

Einige Bemerkungen über den Schwirrflug der Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Halteren der Zweiflügler.

Von **W. von Buddenbrock** (z. Zeit im Felde).

Mit 4 Textfiguren.

Das Problem, zu welchem Zwecke die Halteren der zweiflügeligen Insecten (Dipteren) wohl dienen mögen, ist schon seit langer Zeit gestellt und seine Lösung auf experimentellem Wege versucht worden. Das häufig und von zahlreichen Autoren angestellte Experiment der Exstirpation dieser Organe führte in übereinstimmender Weise zu dem Ergebnis, daß die Tiere nicht mehr imstande sind, geschickt zu fliegen, vor allem mißlingt ihnen der Abflug; nur mit Mühe vermögen sie vom Boden hochzukommen.

Trotz dieser klaren Resultate blieb es bis heute durchaus unverständlich, wozu die Halteren nun eigentlich dienen, denn nur das Was, nicht aber das Wie ihrer Function war durch den Versuch sichergestellt. In welcher Weise die von ihnen ausgehende Beeinflussung des Flugvermögens zu denken sei, ist aber auch durch den Versuch selbst nur schwer zu entscheiden, da sich mit den äußerst zarten Organen viel anderes als ihre gänzliche Entfernung kaum anstellen läßt, höchstens kann man sie noch festkleben. In beiden Fällen erreicht man aber nur den Gesamteffekt, die Flugunfähigkeit des Insects, über deren nähere Bedeutung wir nach wie vor im Unklaren bleiben.

Die Auffassung, welche die einzelnen Autoren von der Function dieser Organe sich bildeten, fiel dementsprechend auch sehr verschieden aus: Sie sind im Laufe der Zeit als Gleichgewichtsorgane betrachtet worden, sie sollten die Respiration während des Fluges erleichtern, oder durch Anschlagen an das Afterläppchen die Flügelbewegungen unter gewissen Umständen hemmen und dadurch den Flug beeinflussen, auch zum Hören sollten sie dienen oder als tonerzeugende Organe usw.

Alle diese Deutungen haben heute nur noch historisches Interesse; Genaues über ihre Widerlegung ist bei WEINLAND nachzulesen (Über die Schwinger [Halteren] der Dipteren, Z. f. wiss. Zoolog. Bd. 51. 1890). Dieser Autor ist meines Wissens der letzte, der eine ausführliche Hypothese über die Function der Halteren aufgestellt hat, dieselbe muß daher noch kurz besprochen werden.

WEINLAND geht von der Grundtatsache aus, daß Festkleben der Halteren ebenso wirkt wie ihre vollständige Entfernung. Die Bewegung der Organe ist somit das Wesentlichste an ihnen. Er betrachtet nun die Schwingkölbchen als eine Art von dynamischen Gleichgewichtsorganen, d. h. sie wirken nach ihm nicht durch ihre Schwere an sich, die ja sehr gering ist, sondern durch die Centrifugalkraft, die sie infolge ihrer rapiden Bewegung auf ihre Basis ausüben sollen. Er schreibt: „Wenn wir jeden der beiden Schwinger einer Fliege als eine gestielte mit Blut gefüllte und also ziemlich schwere Blase auffassen, welche seitlich mit dem hinteren Ende des Thorax verbunden ist so wird die Bewegung des Schwingers einen Zug nach unten auf den hinteren Teil des Thorax ausüben also den Schwerpunkt der Fliege . . . etwas weiter nach hinten zu rücken streben.“ Er unterscheidet dann weiterhin eine Reihe verschiedener Bewegungsarten der Schwinger und sucht ihre Wirkungen im einzelnen zu ergründen. Dieselben interessieren uns hier weniger. Dagegen scheint WEINLANDS Grundauffassung, daß durch hin- und herschwingende Bewegung eines excentrischen Körperteils eine Centrifugalkraft zustande kommen könne, sehr wenig begründet.

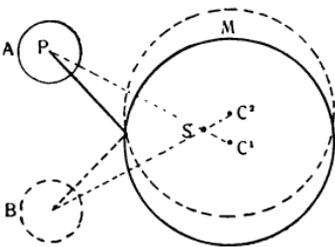


Fig. 1.

Meines Erachtens tritt nur eine geringfügige Änderung des Schwerpunktes in folgender Weise ein: Nehmen wir zur möglichsten Vereinfachung der zu untersuchenden Sachlage eine Kugel M an, mit welcher eine kleinere P durch eine gewichtslose Stange verbunden sei, ferner, daß P von A bis B und wieder zurück schwingt; dann ist klar, daß eine Verlagerung des Schwer- und Mittel-

punktes der Kugel M von C_1 nach C_2 die Folge ist, derart, daß der Schwerpunkt des ganzen Systems seine Lage S beibehält. Bei einer Pendelbewegung der Kugel P pendelt folglich der Mittelpunkt der Kugel M zwischen C_1 und C_2 hin und her, ein weiterer Effekt

ist nicht zu erwarten. Hiervon abgesehen, läßt sich noch ein Einwand allgemeiner Natur gegen die WEINLANDSche Erklärung machen. Wenn man wie er die Halteren mit der Steuerfähigkeit der Fliegen in Beziehung setzt, dann muß man logischerweise annehmen, daß die vierflügeligen Insecten, die doch genau so gut steuern können, irgend ein analoges Organ besitzen. Das ist aber in höchstem Grade unwahrscheinlich. Wir wissen zudem neuerdings durch eine sehr schöne Untersuchung von STELLWAAG (Wie steuern die Insecten während des Fluges? Biol. Zentralbl. Bd. 36. 1916), daß alle Insecten durch einseitige, z. T. sehr ausgiebige Flügelmovierungen steuern. Wir haben nicht den geringsten Anhalt dafür, daß die Tiere hierzu außer den Flügeln noch irgend welcher anderer Hilfsorgane bedürfen. Dies alles spricht sehr gegen die Auffassung der Halteren als Steuerorgane. Wozu also dienen sie?

Der Naturforscher kann in einem solchen Falle, der wie oben ausgeführt wurde, dem Experiment nur wenig zugänglich ist, nur einen einzigen Weg beschreiten, den der vergleichenden Beobachtung. Er muß zusehen, ob es nicht im näheren Umkreise ähnliche Erscheinungen gibt, von denen aus auf das zu lösende Einzelproblem einiges Licht fällt.

Dieser Weg ist in dem folgenden kleinen Aufsatz beschritten. Er bringt experimentell nichts Neues, doch scheint es mir schon mit den jetzt bekannten Versuchsergebnissen möglich zu sein, die Halterenfrage in befriedigender Weise zu lösen, sofern man nur gewisse andere Beobachtungen zum Vergleich heranzieht, die sich auf den Flug der Insecten beziehen.

Der Unterschied zwischen Flattern und Schwirren.

Wir gehen von der Tatsache aus, daß die Schwingkölbchen eine äußerst rasch vibrierende Bewegung ausführen, und daß dieselbe zu ihrer Function unerläßlich ist: Festkleben der Halteren wirkt genau so wie ihre Exstirpation. Suchen wir nach ähnlichen vibrierenden Bewegungen bei anderen Insecten, so zeigt sich zunächst, daß man diese ganze Tiergruppe nach ihrer Art zu fliegen einteilen kann in Schwirrer und Flatterer, die freilich durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind.

Zu den Schwirrern, deren Flügel äußerst schnelle Vibrationen ausführen und demzufolge beim Fliegen einen brummenden bis singenden Ton erzeugen, gehören außer den Dipteren die

größeren Coleopteren, die dickleibigen Nachtfalter unter den Lepidopteren, schließlich noch zahlreiche Hymenopteren.

Als Typus der Flatterer, die mit sehr langsamen Flügelschlägen durch die Luft gleiten, wollen wir die Tagfalter ansehen, während andere Gruppen, z. B. die Libellen, zwischen Schwirren und Flattern vermitteln.

Die Schwirrer sind charakterisiert durch verhältnismäßig kleine Flügel, die Flatterer durch große Flügel. Die verschiedene physikalische Wirkung beider läßt sich in ganz grober Weise wie folgt verständlich machen:

Bezeichnen wir mit F die Flügelfläche, mit p den Druck pro Flächeneinheit, den der Flügel auf die Luft ausübt, so läßt sich die treibende Kraft eines Flügelschlages mit $p \cdot F = K$ veranschaulichen, und zwar beträgt sie beim Schwirrer $p \cdot f = k$, beim Flatterer $p \cdot F = K$. Da nun, gleiche Größe und Geschwindigkeit bei beiden Insecten vorausgesetzt, auch die Arbeitsleistung bei ihnen die gleiche sein muß, so tritt beim Schwirrer eine Vervielfältigung der Flügelschläge $n/1$ gegenüber dem Flatterer ein, so daß jetzt $n \cdot p \cdot f = p \cdot F = K$ ist.

Die Schnelligkeit der Flügelschwingungen der Schwirrer zeigt sich dem Ohre durch die Tonhöhe des summenden Geräusches an, welches das Insect beim Fliegen erzeugt. Sie ist am höchsten bei gewissen Dipteren (Culiciden), deren Singen ja genügend bekannt ist.

Das Schwirren vor dem Fluge der Schwirrer.

Dem Unterschied in der Flugart der beiden Gruppen der Schwirrer und Flatterer entspricht nun auch ihr verschiedenes Verhalten beim Übergang von der Ruhe in die Bewegung. Ein Flatterer, also z. B. ein Tagfalter, kann, wie ein jeder weiß, sich mit dem ersten Flügelschlag von der Blume, die er besuchte, in die Lüfte erheben; ein schwirrender Schmetterling dagegen, sei es ein dickleibiger Sphingide, ein Bombycide oder eine Noctuide, fliegt, aus der Ruhe gestört, oder abends erwachend, nicht sogleich weg, sondern beginnt erst in eigentümlicher Weise „vor dem Fluge auf der Stelle zu schwirren.“ Hierbei bleiben die Flügel fast genau wie in der Ruhe dachförmig geschlossen, sie fangen erst langsamer, dann immer schneller zu vibrieren an, und erst, wenn dieses Spiel eine Zeitlang gegangen ist, öffnet der Falter plötzlich seine Flügel und fliegt pfeilgeschwind davon.

Dieses Vibrieren, bei dem der ganze Körper mit erregt wird, zeigt in durchaus analoger Weise, wenn auch in langsamerem Tempo, ein jeder größere Käfer vor dem Fluge. Wer einmal am Abend einen fluglustigen Maikäfer auf den Finger nahm, dem wird es aufgefallen sein, was für umständliche Manipulationen beschriebener Art das Tier vornimmt, bevor es sich der Luft anvertraut. Die kleineren Käfer fliegen ohne weiteres davon.

Ein wichtiger Unterschied zwischen Käfer und Nachtfalter besteht insofern, als bei dem Käfer hauptsächlich die Elytren, daneben aber auch der Kopf, der Hinterleib usw. vibrieren, die beim Flug selbst bewegungslos sind, während die eigentlichen Flugorgane, die Hinterflügel, am Vibrieren keinen Anteil haben. Beim Nachtfalter hingegen vibrieren vor dem Fluge die Flugorgane selbst.

Wir lernen also hier die sehr merkwürdige Erscheinung kennen, daß die überwiegende Mehrzahl der Schwirrflieger im engeren Sinne, d. h. derjenigen Insecten, die während des Fluges einen hörbaren Ton erzeugen, dem Fluge selbst stets ein „Schwirren vor dem Fluge“ vorangehen lassen, welches den Flatterern und den Übergangsformen fehlt.

Damit sind uns von selbst die beiden folgenden Aufgaben gestellt: Erstens ist das Wesen dieses „Schwirrens vor dem Fluge“ zu ergründen und zweitens gilt es zu erforschen, warum einerseits den Flatterern, andererseits den Dipteren, welche die ausgesprochensten aller Schwirrflieger sind, ein solches Vorstadium fehlt, bzw. es ist festzustellen, ob und inwieweit das Schwirren der Halteren mit diesem Schwirren identifiziert werden kann.

Es ist mir nicht bekannt, wo in der Fachliteratur dem „Schwirren vor dem Fluge“ Erwähnung getan wird, auch bin ich außerstande, hier im Felde etwas darüber nachzulesen. Nur soviel weiß ich, daß die allgemein verbreitete populäre Ansicht über diesen Punkt dahin geht, daß beispielsweise der Maikäfer sich mit diesen Bewegungen Luft einpumpe, um zum Fluge ein geringeres spezifisches Gewicht zu erreichen. Wahrscheinlich gründet sich diese Anschauung lediglich auf den äußeren Eindruck, den die Bewegung des Insects auf den naiven Beschauer macht, ich bezweifle, ob sie jemals einem Versuch unterworfen wurde und glaube sogar mit Sicherheit behaupten zu können, daß sie völlig verfehlt ist.

Meine Hauptargumente, die ich gegen diese landläufige Erklärung des „Schwirrens vor dem Fluge“ ins Feld zu führen habe, sind folgende:

1. Ein Körper, wie ihn ein Insect besitzt, kann sein spezifisches Gewicht nur in der Weise verringern, daß er sein Volumen durch Gasaufnahme oder Gasausscheidung vergrößert. Soll diese Gewichtsverringerung für den Flug von irgend welcher praktischen Bedeutung sein, so muß die Volumvergrößerung prozentual schon einen recht erheblichen Umfang annehmen und folglich ohne weiteres sichtbar sein. Dies ist aber ganz sicher weder bei Käfern noch bei Nachtfaltern der Fall, folglich muß die behauptete Luftaufnahme überhaupt bestritten werden.

2. Ist der Körper des Insects je nachdem, ob sein Darm mit Nahrung gefüllt oder leer ist — man denke an einen gefräßigen Maikäfer — von so verschiedenem Gewicht, daß daneben selbst eine ziemlich bedeutende Luftaufnahme überhaupt nicht in Betracht kommt. Folglich würde dieselbe ein sehr wenig taugliches Mittel sein, was gegen ihre Existenz spricht.

Dies sind zunächst die Gründe allgemeiner Natur, die gegen die bisherige Deutung des „Schwirrens vor dem Fluge“ anzuführen sind. Ihnen schließen sich noch die folgenden von speziellerem Charakter an.

3. Wenn das Vibrieren der Flügel vor dem Fluge eine bessere Füllung der Tracheen mit Luft oder sonst irgend etwas zur Folge hätte, was in nur indirekter Beziehung zum Fluge selbst stände, so wäre es höchst überflüssig. Denn der angestrebte Effekt würde ganz von selbst auch während der ersten wirklichen Flugbewegungen eintreten, mit denen doch genau das gleiche Vibrieren notwendigerweise verbunden ist.

4. Die bereits erwähnte Tatsache, daß nur die Schwirrer, nicht aber die Flatterer vor dem Fluge schwirren, kann nicht darauf beruhen, daß die Flatterer eine Verringerung des spezifischen Gewichts zum Fliegen weniger gut gebrauchen könnten, wenigstens ist dies letztere in keiner Weise einzusehen. Auch mit der Größe dieser Tiere, etwa in dem Sinne, daß die Schwirrer als meist dickleibige schwere Tiere eine solche Luftaufnahme nötiger hätten als die meist schlankeren und zarteren Flatterer, hat diese Frage nichts zu tun. Gerade dies ist lehrreich, daß selbst die größten und dickleibigsten Schmetterlinge, soweit sie Flatterer sind, nicht vor dem Fluge schwirren. Beispiel: die Ordensbänder (*Catocala*).

Die verschiedene Flugtechnik ist also offenbar die Ursache davon, daß nur die Schwirrflieger, nicht die Flatterer vor dem

Fluge schwirren. Folglich kann diese eigentümliche Bewegungsform weder direkt noch indirekt mit dem Fluge im allgemeinen etwas zu tun haben, sondern nur mit der spezifischen Flugleistung, wie sie uns im Schwirrfluge entgegentritt.

5. Gesetzt, das Schwirren vor dem Fluge diene der Luftaufnahme, so könnte dies reizphysiologisch nur so verstanden werden, daß der Luftmangel in irgend welcher Weise hemmend auf die Flugbewegung selbst wirkt.

In diesem Falle ist zu erwarten, daß der eigentliche Flug erst beginnt, wenn die Luftaufnahme beendet, bezw. die sie bedingende Bewegung erloschen ist, anders ausgedrückt, wenn das Schwirren vor dem Fluge selbst aufgehört hat.

Dies widerspricht aber durchaus der Erfahrung. Nirgends liegen die Verhältnisse so, daß das Schwirren vor dem Fluge allmählich wieder aufhört und erst darauf der Flug beginnt, sondern im Gegenteil: Die Schwirrbewegung vor dem Fluge wird mit der Zeit immer stürmischer, der Flug beginnt, wenn sie den Höhepunkt erreicht hat, und dies kann nur so gedeutet werden, daß der Flug die direkte Fortsetzung und Steigerung des Schwirrens ist.

6. Wollen wir unsere Gegen Gründe mit einem solchen beschließen, der sich auf einen Versuch stützt und mir darum doppelt wichtig erscheint: Ich lasse einen Maikäfer in gewohnter Weise abfliegen, fange ihn aber nach wenigen Schritten wieder auf und zwingen ihn zur Ruhe. Das Tier schließt die Flügel. Nun öffne ich die Hand wieder, der Käfer wird von neuem fluglustig und fängt genau wie beim erstenmal zu schwirren an. Dies beweist direkt, daß der Zweck des Schwirrens nicht eine materielle Veränderung irgend welcher Art ist, wie z. B. die behauptete Luftaufnahme, denn alsdann wäre das erneute Schwirren überflüssig. Durch das Schwirren kann nur eine rasch vergängliche Veränderung des Erregungszustandes herbeigeführt werden, und folglich ist ihm keine andere Bedeutung zuzusprechen, als daß es eine notwendige Zwischenstufe zwischen Ruhe und Schwirrflug darstellt.

Die Halteren der Fliegen.

Damit sind wir so weit, daß wir nun auch einen Blick auf die Halteren werfen können. Solange man die Schwirrbewegungen der Nachtfalter und Käfer vor dem Fluge für etwas hielt, was mit dem

Fluge selbst nichts gemein hat, solange blieben die Halteren eine vereinzelte, mit nichts zu vergleichende Erscheinung, und ihr Verständnis wurde hierdurch wesentlich erschwert.

Wenn es nun aber feststeht, daß das Schwirren vor dem Fluge bei den anderen Insecten ein notwendiges Zubehör des eigentlichen Schwirrfluges ist, dann steht nichts mehr im Wege, die sowohl hinsichtlich der Bewegungsart als auch der Wirkungsweise analoge Tätigkeit der Halteren auf die gleiche Stufe zu stellen.

Damit ist aber für das Verständnis der Halteren viel gewonnen. Vorher konnte man sie für allerlei halten, z. B. für eine Art Steuer- oder Gleichgewichtsorgane, wie noch WEINLAND es tat. Jetzt, wo wir ihre Tätigkeit mit anderen Schwirrbewegungen gleichsetzen, welche vor dem Fluge geschehen, kann hiervon keine Rede mehr sein. Was vor dem Fluge geschieht, kann unmöglich die zukünftigen Einzelheiten der Flugbewegungen beeinflussen, sondern nur die Flugleitung insgesamt, die Energie des Fluges.

Somit können wir den folgenden Leitsatz aufstellen: Das Schwirren der Halteren bei den Fliegen, der Elytren, des Kopfes und Abdomens bei den Käfern, der Flügel bei den Nachtfaltern, befördert in irgend einer Weise die Energieleistung des Flügelschlages, wie sie zur Durchführung des Schwirrfluges nötig ist.

Wollen wir nun das Wie dieser Beeinflussung näher ergründen, so ist es notwendig, die Physiologie der rhythmischen Bewegungen ein wenig eingehender zu betrachten.

Das Zustandekommen einer solchen kann man sich zunächst auf folgende Weise vorstellen, die übrigens tatsächlich vorkommt und für gewisse Fälle experimentell nachgeprüft ist.

Es ist ein dauernd wirksamer Reiz vorhanden, er wird aber nur in Intervallen beantwortet, die dadurch entstehen, daß der reizbeantwortende Muskel von Zeit zu Zeit seine Reizbarkeit verliert. Dieser Fall, dessen Klarstellung wir J. v. UEXKÜLL verdanken, liegt wahrscheinlich überall dort vor, wo es sich um die Muskelwirkung zweier Antagonisten handelt. Der jeweils contrahierte Muskel verliert während des Contractionszustandes seine Reizbarkeit und erschlafft, der gedehnte dagegen wird reizbar und contrahiert sich; es resultiert eine pendelnde Bewegung. Als Beispiel sei der Seeigelstachel genannt. Da hierbei die rhythmische Bewegung von der Anfangsbewegung selbst sich ableitet, wollen wir diesen Vorgang Selbsterregung nennen.

Zweitens kann die rhythmische Bewegung irgend eines Gliedes durch nervöse Kuppelung mit einem anderen in rhythmischer Bewegung befindlichen Körperteil zustande kommen. Beispiele hierfür liefert der Bewegungsmechanismus der Vierfüßler (auch der Insecten usw.), bei denen meist das Vorderbein mit dem Hinterbein der anderen Seite durch nervöse Leitung derart verbunden ist, daß die rhythmische Bewegung des Hinterbeins durchaus synchron mit derjenigen der vorderen Extremität verläuft.

Da hierbei der Rhythmus von einem anderen Körperteil übertragen wird, sei die er Vorgang als Fremderregung bezeichnet.

Sehen wir nun zu, ob diese auf anderen Gebieten gewonnenen Kenntnisse eine Nutzenanwendung auf das hier behandelte Problem vom Schwirrflug der Insecten erlauben und fassen wir zunächst den Fall der soeben besprochenen Fremderregung ins Auge.

Zunächst freilich wollen wir uns einem anderen Gegenstande zuwenden. Wenn man die rhythmischen Bewegungen, die sich im Tierreiche vorfinden, mit einer andern vergleicht, so fällt einem sofort die überaus große Ähnlichkeit auf, die zwischen der Tätigkeit eines Hörkölbchens einer Meduse und der Haltere einer Fliege in fast allen Zügen besteht.

Bei beiden existiert zunächst ein klöppelförmiges Gebilde, zu dessen Function seine pendelnde Bewegung unerläßlich ist. Wir müssen es als Reizorgan auffassen. Es ist zunächst belanglos, daß diese Bewegung im Falle der Meduse ein passives Hin- und Herschwingen, bei der Fliegenhaltere eine aktive Muskelbewegung ist. In der Nähe der Reizorgane findet sich in beiden Fällen ein Sinnesorgan, das wir als Receptor des Reizes betrachten müssen, der durch die Bewegung des schwingenden Kölbchens hervorgerufen wird. Schließlich ist hier wie dort ein Erfolgsorgan vorhanden, welches in nachweisbarer Abhängigkeit von der Bewegung des schwingenden Kölbchens Bewegungen vollführt: Der Verlust des Reizorgans hat bei den Medusen völligen Stillstand der Schwimmuskulatur, bei den Fliegen eine bedeutende Beeinträchtigung der Flugbewegung zur Folge.

Die Ähnlichkeit erstreckt sich sogar auf geringfügige Einzelheiten. Ich erinnere an die köpfchenartige Anschwellung, die sowohl das Hörkölbchen als auch die Haltere besitzt. Angesichts dieser weitgehenden Übereinstimmung in Bau und Function ist es kaum möglich, an der wirklichen Wesensgleichheit beider Erscheinungen zu zweifeln. Wir werden folglich im ganzen sagen

müssen, daß wie das Hörkölbchen der Medusen so auch die Haltere der Zweiflügler 1. ein Reizorgan ist, das einen Reiz durch seine schwingende Bewegung hervorruft, und 2. zugleich ein Sinnesorgan, das eben diesen Reiz recipiert, welcher, dem Flügel zugeleitet, diesen zu lebhaften Bewegungen befähigt

Wir haben also bei der Haltere und dem Flügel eine Bewegung A, die durch nervöse Übertragung eine Bewegung B zur Folge hat; und wenn wir uns nun der nervösen Kuppelung der beiden rhythmischen Bewegungen erinnern, die wir beim Bewegungsmechanismus der Quadrupeden kennen lernten, so ist es unter Heranziehung auch dieser Analogie unschwer, sich ein endgültiges Bild von der Tätigkeit der Halteren zu machen: Die rhythmische Bewegung der Haltere erzeugt in den an ihr befindlichen Sinnesorganen einen rhythmischen Reiz, der mit Hilfe nervöser Übertragung das rhythmische Hin- und Herschwingen der Flügel ermöglicht.

Haben wir am Anfang der Untersuchung, ausgehend von der Ähnlichkeit des Schwirrens vor dem Fluge vieler Insecten mit der Tätigkeit der Halteren, einen Rückschluß auf die nähere Function dieser letzteren gezogen und aus ihm mancherlei gelernt, so sind wir jetzt am anderen Ende: Die Halteren sind uns augenblicklich infolge ihrer Vergleichbarkeit mit den Hörkölbchen der Medusen die bestbekanntesten Schwirrorgane, worunter wir also Organe verstehen, deren Function die Erzeugung eines rhythmischen Reizes ist, der sich dem Flugorgan überträgt. Wir ziehen folglich von ihnen aus nunmehr einen Rückschluß auf die Function der anderen Schwirrorgane und beginnen mit den Käfern. Wie bei den Fliegen ist hier Schwirrorgan und Flugorgan getrennt, nur ist kein bestimmtes, der Haltere gleichzustellendes Specialschwirrorgan vorhanden, sondern es beteiligen sich eine ganze Menge verschiedener Organe an der Erzeugung des Rhythmus: Kopf, Abdomen, Elytren. In genauer Analogie mit der Fliege können wir sagen, daß diese rhythmische Bewegung der Elytren usw. einen rhythmischen Nervenreiz hervorruft und daß dieser Reiz, sobald er die nötige Frequenz erreicht hat, ohne weiteres die Flugmuskeln zu rhythmischer Bewegung befähigt. Soweit herrscht genaue Übereinstimmung.

Abweichend ist das Verhalten des Käfers nur insofern, als es bei ihm nur eines Anstoßes bedarf, um den Flügel in Bewegung zu bringen, — die Schwirrorgane, d. h. also Kopf, Abdomen, Elytren

bewegen sich, soviel wir wissen, während des Fluges nicht mehr, — während bei der Fliege die rhythmische Erregung fort-dauert. Da wir nun nichts anderes wissen, als daß eine jede rhythmische Bewegung eines fortgesetzten Reizes bedarf, so müssen wir zunächst annehmen, daß während des Fluges selbst die rhythmische Bewegung eines jeden Flügelschlages in irgend einer Weise den Rhythmus des folgenden hervorruft, so daß die Maschine, ist sie einmal in Gang gesetzt, allein weiter läuft.

Es gilt also jetzt, zunächst das Wesen dieses Mechanismus zu ergründen. Wie vorweggenommen sei, ist die hier aufgeworfene Frage mit der anderen identisch, wie wohl die Entstehung der primären rhythmischen Bewegung der Schwirrorgane zu denken sei, wir wollen daher die Besprechung dieser selbst hier gleich einfügen.

Die primäre rhythmische Bewegung der Schwirrflieger.

Es ist ohne weiteres klar, daß wir hier eines anderen Prinzipes bedürfen als desjenigen der Zurückführung auf einen bereits vorhandenen Rhythmus. Wir werden daher

auf den oben erwähnten Fall der Selbsterregung zurückgreifen: Entstehung eines Rhythmus durch kontinuierlichen Reiz und rhythmische Unterbrechung seiner Beantwortung. Diese Erklärung wurde, wie bereits erwähnt, zum erstenmal von J. v. UEXKÜLL auf das Problem der Bewegung des Seeigel-

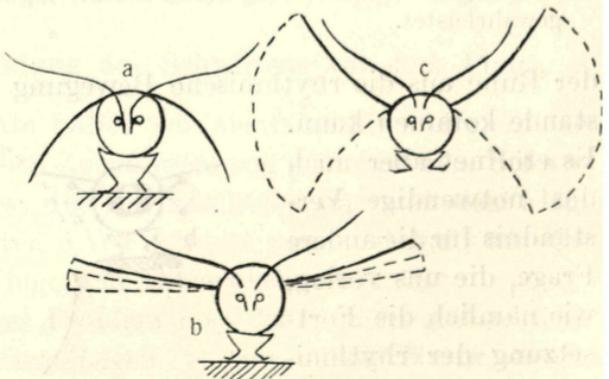


Fig. 2. Nachtfalter,
Beispiel reiner Selbsterregung;

- a) ruhend;
- b) schwirrend; rhythmische Bewegung durch Selbsterregung erzeugt;
- c) fliegend; Fortsetzung der Selbsterregung und Vergrößerung der Amplitude.

stachels angewendet, indessen kann es auch für eine jede andere pendelnde Bewegung Gültigkeit beanspruchen.

Wir gehen also von der Existenz eines einarmigen Hebels aus, der von zwei antagonistischen Muskeln hin und herbewegt wird,

und nehmen als Anfangsstellung eine solche an, wo der eine Muskel verkürzt ist. Beide Muskeln beziehen vom Nervensystem die gleiche

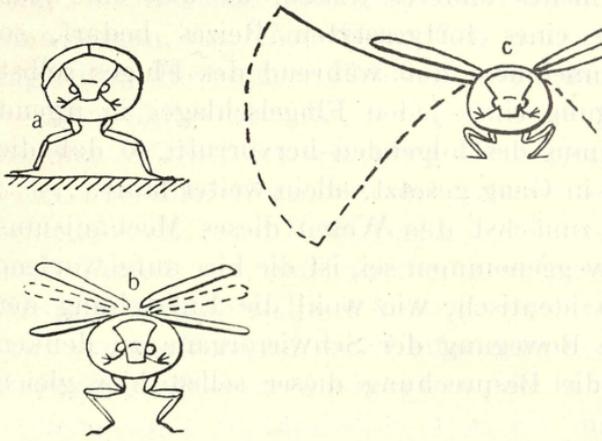


Fig. 3. Käfer,

- a) ruhend;
 b) schwirrend; mit den Elytren, Kopf Abdomen etc. (Selbsterregung);
 c) fliegend; rhythmische Bewegung durch Fremderregung von den Elytren etc. auf die Flügel übertragen. Weiterer Flug durch Selbsterregung gewährleistet.

Erregung. In der angenommenen Stellung ist nun aber der eine, weil verkürzte Muskel nicht mehr erregbar, die Erregung wirkt jetzt folglich auf den erschlafften, dessen Contraction den Hebel nach der anderen Seite hinüberzieht, das Spiel wiederholt sich dauernd, und so erhalten wir den Rhythmus.

Nach diesem Prinzip ist es also zunächst vorstellbar, wie von

der Ruhe aus die rhythmische Bewegung des Schwirr-Organs zu-

stande kommen kann. Es eröffnet aber auch das notwendige Verständnis für die andere Frage, die uns vorlag, wie nämlich die Fortsetzung der rhythmischen Bewegung möglich sei, wenn, wie bei den Käfern, der anfangs als Anstoß wirkende rhythmische Reiz erlischt. Es gilt hier ganz offenbar genau das Gleiche wie beim Anfang der Be-

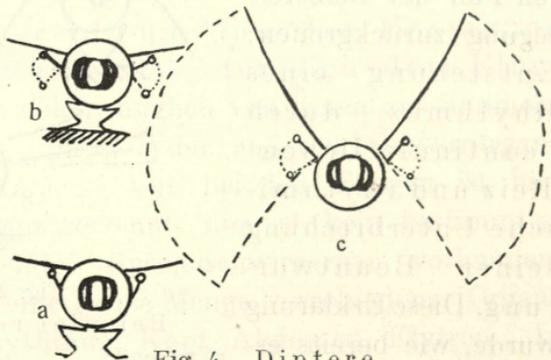


Fig. 4. Diptere,

- a) ruhend;
 b) mit schwirrenden Halteren, Selbsterregung;
 c) fliegend; Halterenrhythmus auf Flügel durch Fremderregung übertragen. Flugrhythmus fortdauernd hierdurch und durch Selbsterregung garantiert.

wegung. Wir können folglich den obigen Satz, „daß während des Fluges selbst die rhythmische Bewegung eines jeden Flügel-

schlages in irgend einer Weise den folgenden Rhythmus hervorruft,“ jetzt dahin ergänzen, daß eine jede Contraction des einen Flugmuskels während des Fluges die nachfolgende Contraction seines Antagonisten unmittelbar bewirkt, und damit können wir die Käfer verlassen.

Es bleiben jetzt nur noch die Nachtfalter zu besprechen, bei denen es also gar kein besonderes Schwirrorgan gibt, sondern die Flugorgane selbst diese Function mit übernommen haben: Erst Schwirren, dann Flug. Nach dem, was wir bereits von Fliegen und Käfern wissen, spielt sich beim Nachtfalter der Erregungsvorgang folgendermaßen ab:

Der Rhythmus entsteht wie überall durch Selbsterregung, erlangt allmählich die zum Fluge nötige Frequenz, worauf der Flug durch Vergrößerung des Flügelschlages eintritt. Eine Zuhilfenahme der bei den Insecten mit Sonderung von Schwirrorgan und Flugorgan auftretenden Fremderregung ist hier überflüssig. Ich habe diesem Abschnitte vorstehend einige Abbildungen beigefügt, an denen das verschiedene Verhalten von Nachtfalter, Käfer und Fliege ersichtlich ist.

Die biologische Bedeutung des Schwirrens vor dem Fluge.

Bis zu diesem Punkte haben wir nichts anderes erreicht, als daß wir den physiologischen Zusammenhang zwischen dem Schwirren vor dem Flug bezw. der Halterenbewegung und der Flugbewegung selbst erkannten: Wir können uns vorstellen, wie das Schwirrorgan auf das Flugorgan tatsächlich wirkt.

Damit ist aber unser Problem noch lange nicht gelöst, denn wir haben noch keineswegs begriffen, warum die Natur diesen anscheinend so complicierten Weg einschlug und zwei rhythmische Bewegungen hintereinander schaltete, statt sich mit einer einzigen zu begnügen.

Mit dem größten Recht kann man sagen, daß, wenn eine rhythmische Bewegung B zu ihrem Zustandekommen der bereits vorhandenen rhythmischen Bewegung A bedarf, dies im Grunde genommen sehr wenig verständlich ist. Bei der Meduse, von welcher wir, wie erinnerlich, ausgingen, liegen die Verhältnisse ja durchaus anders. Auch hier ist zwar eine doppelte rhythmische Bewegung vorhanden, die primäre des Hörkölbehens und die sekundäre der Velum bezw. Subumbrellarmuskeln. Hier aber ist

die primär auftretende Bewegung des „Hörkölbchens“ nicht das Product des Tieres, sondern sie wird rein mechanisch durch die stets vorhandene Bewegung des Wassers hervorgerufen. Bewegt sich später das Tier selbst, so wird eben hierdurch das Hörkölbchen wiederum rein mechanisch in Schwingungen versetzt. Eine doppelte, von dem Tier selbst erzeugte rhythmische Bewegung gibt es also hier gar nicht.

Bei den schwirrenden Insecten dagegen ist die primäre Schwirrbewegung eine aktive Muskelleistung so gut wie die secundäre sich anschließende Flugbewegung, und dadurch wird die ganze Sachlage sehr unverständlich. Es muß also, sollen die bisher gefundenen Resultate zu Recht bestehen bleiben, in folgendem gezeigt werden, warum es des primären Rhythmus überhaupt bedarf, und warum nicht der secundäre Rhythmus so gut wie der primäre ohne weiteres durch Selbsterregung entstehen kann unter Wegfall des Schwirrens vor dem Fluge.

Ein Verständnis für diesen äußerst wichtigen Punkt gewinnen wir durch folgende Überlegung, die freilich eines kleinen hypothetischen Beigeschmackes nicht entbehrt.

Wir wissen zunächst, daß der Schwirrflug der Insecten eine ganz außerordentliche Energieleistung ist, man kann direct sagen, die größte Energieleistung im gesamten Tierreich. Weiterhin wollen wir uns an dieser Stelle dessen erinnern, daß das Tier, von gewissen letzten Dingen abgesehen, eine Maschine ist und der Bewegungsphysiologe durchaus keinen Fehler macht, wenn er dasselbe mit einem Kraftmotor vergleicht.

Von unseren technischen Kraftmotoren wissen wir nun, daß sie vom Stillstand aus ihre maximale Leistung nicht plötzlich erreichen können, sondern nur auf dem Wege einer allmählichen Steigerung. Dies ist es, was ich mich für berechtigt halte, ohne weiteres auf die tierischen Kraftmotore zu übertragen.

Hieraus ergibt sich nun das Folgende: Die Energieleistung des Schwirrfluges der Insecten setzt sich aus zwei Componenten zusammen, erstens der Größe des einzelnen Flügelschlages (Amplitude) und zweitens der Zahl dieser Schläge pro Zeiteinheit. Soll diese Energieleistung von der Ruhe aus allmählich erreicht werden, so könnte dies theoretisch betrachtet auf 3 verschiedene Arten vor sich gehen:

1. Frequenz und Amplitude werden von 0 ausgehend gleichzeitig gesteigert.

2. Die Amplitude setzt sofort mit voller Größe ein, nur die Frequenz steigert sich allmählich bezw. setzt erst nachher mit ganzem Betrage ein.

3. Die Frequenz erreicht bei minimaler Amplitude sofort die Höchstzahl und die große Amplitude kommt erst hinterdrein zur Entwicklung.

Die Schwirrflieger arbeiten nun offenbar nach Modus 3, der sich gewissermaßen mit dem Leerlaufen einer Hochtourenmaschine vergleichen läßt, die dann plötzlich auf Arbeit umgeschaltet wird, und es ist nun recht leicht zu verstehen, warum dies durchaus notwendig ist:

Die Schwirrflieger sind so gebaut, daß ein Flug, d. h. ein dauerndes Schweben des Tieres überhaupt erst bei einer ziemlich hohen Frequenz möglich ist. Ein jeder Flugversuch bei geringer Frequenz, wie Modus 1 und 2 ihn anfangs voraussetzen, führt selbst bei maximaler Amplitude zu keinem Resultat, da die Arbeitsleistung infolge der kleinen Flügelflächen zu gering ist und ein Wiederabsinken zu schnell erfolgt. Man kann das direct beobachten, wenn man einen Nachtfalter z. B. Sphingiden aus der Ruhe aufschreckt und ihm keine Zeit läßt, vor dem Fluge zu schwirren, sondern ihn durch Reizung sofort zum Fluge bringt. Er hüpfert dann in höchst ungeschickter Weise umher, rennt überall an und kommt nicht vom Fleck. Im besten Falle kommt es zu einem ganz kurzen sprunghaften Fluge, ohne daß das Insect in der Lage wäre, seine Landungsstelle zu bestimmen.

Würde der Schwirrflieger nach Modus 1 oder 2 seinen Abflug regeln, so müßte ein jeder Flug in dieser unbeholfenen Weise beginnen, solange, bis im Verlauf der Frequenzsteigerung diejenige Minimalfrequenz erreicht wäre, bei der ein geordneter Flug möglich ist.

Um diesen offensichtlichen Übelstand zu vermeiden, wird also Modus 3 eingehalten, d. h. erst kommt die Frequenz, also diejenige Componente des Schwirrflugs, bei der keine Arbeit geleistet wird, und hierauf erst wird der volle arbeitsleistende Ausschlag der Flügel eingesetzt, der jetzt mit der hohen Frequenz combinirt das Insect in schnellstem Fluge davonträgt. Ob hierbei wie bei den Nachtfaltern Schwirr- und Flugorgane eines ist, oder die Frequenz

auf sensorischem Wege vom gesonderten Schwirrorgan auf das Flugorgan übertragen wird, ist durchaus nebensächlich.

Hierin liegt der prinzipielle Unterschied zwischen Flatterern und Schwirrnern. Auch bei den Flatterern dürfte eine allmähliche Steigerung der Flügelschlagfrequenz stattfinden; bei ihnen leistet aber jeder einzelne Flügelschlag namhafte Arbeit. Er hebt das Insect in die Luft, und die großen Flügelflächen verhindern ein schnelles Niedersinken. Folglich kommt ein richtiger, dauernder Flug schon bei sehr geringer Frequenz zustande und ein „Schwirren vor dem Fluge“ wird überflüssig.

Wir haben in diesem Abschnitt die biologische Notwendigkeit erkannt, die das Schwirren vor dem Fluge für die Schwirrer besitzt, ohne Hinzunahme weiter hergeholter Hilfshypothesen; wir haben ferner gesehen, wie unnütz die gleiche Einrichtung für die Flatterer wäre; es bleibt folglich jetzt nur noch ein Punkt zu untersuchen übrig, welcher die Halteren betrifft. Der Unterschied zwischen ihnen und den Schwirrorganen der anderen Insecten besteht nur darin, daß die Halteren vermöge ihrer kleinen Abmessungen mit großer Amplitude schwirren können, ohne Arbeit zu leisten, und es steht also für uns fest, daß sie „Schwirrorgane“ sind. Warum haben sie nun gerade diese sehr eigentümliche Form und geringe Größe?

Hierauf ist zu antworten: Der Zweck eines Schwirrorgans ist die Erzeugung der zum Fluge notwendigen Schwingungsfrequenz; je schneller diese Frequenz erreicht werden kann, um so besser für das Tier, denn um so eher kann es sich einer etwaigen Gefahr durch den Flug entziehen. Die Schnelligkeit, mit der irgend ein pendelnder Körper von der Ruhe aus eine bestimmte Anzahl Schwingungen pro Zeiteinheit erreichen kann, hängt nun neben anderem auch von seinen physikalischen Daten ab. Und zwar ist diese Schnelligkeit der Masse des betreffenden Körpers und dem durch seine Form bedingten Luftwiderstande umgekehrt proportional. Hieraus folgt unmittelbar, daß die Fliegenhaltere speziell diesem Zweck: in der kürzesten Zeit eine möglichst hohe Schwingungszahl zu erreichen, aufs Genaueste angepaßt ist. Ich sehe in dieser unleugbaren Tatsache einen der stärksten Beweise für die Richtigkeit der in diesem Aufsatze niedergelegten Hypothese. Keine der früheren Anschauungen über die Function der Halteren ist diesen Umständen gerecht geworden, besonders gilt dies von der WEINLANDSchen. Soll die Haltere, wie er es will, als

Schwungkörper durch ihre Centrifugalkraft wirken, dann ist die Winzigkeit ihrer Abmessungen entschieden unzweckmäßig.

Infolge ihrer durch Kleinheit und Form bedingten Vorzüge ist die Haltere dem Flügel, aus dem sie entstanden ist, als Schwirrorgan außerordentlich überlegen. Es ist daher zu erwarten, daß sich dies in einer wenn auch nur bedingten Überlegenheit der Dipteren den 4flügligen Insecten gegenüber kundgibt. Das ist nun auch durchaus der Fall, und zwar zeigt sich charakteristischerweise diese Überlegenheit speziell beim Übergang von der Ruhe in die Bewegung. Kein anderes Insect vermag mit einer solchen Geschwindigkeit unmittelbar vom Sitzen aus abzufliegen wie etwa die Stubenfliege. Häufig kann man sofort einen hohen singenden Ton vernehmen. Reißt man ihr aber die Halteren aus, so bringt sie es nur zu einem matten, hüpfenden Flug. Dies ist offenbar so zu verstehen, daß die Halteren bereits im Bruchteil einer Secunde in rapide Schwingungen versetzt werden, so daß die Flügel sofort mit höchster Frequenz bewegt werden können. Der Flügel selbst dagegen, der eine hundertfach größere Masse besitzt und einen bedeutenden Luftwiderstand erzeugt, kann, wo er als Schwirrorgan auftritt, die gleiche Frequenz nur bedeutend langsamer erreichen, was in der Unfähigkeit z. B. der Nachtfalter sich ausdrückt, von der Ruhe aus sofort abzufliegen.

Fast alle wichtigen Punkte des uns vorliegenden Problems scheinen mir hiermit geklärt zu sein, nur einer, der bisher unerwähnt blieb, macht Schwierigkeiten, nämlich das Verhalten der größeren Hymenopteren. Hornisse, Hummel, Wespe und Biene sind zweifelsohne typische Schwirrfieger, z. T. erzeugen sie sogar einen recht hohen Ton beim Fluge. Trotzdem besitzen sie kein Schwirren vor dem Fluge, sondern fliegen ohne weiteres singend oder brummend davon. Dies scheint sehr gegen meine Hypothese vom Schwirren vor dem Fluge zu sprechen. Wenn ich dieselbe trotzdem aufrecht erhalte, so liegt dies in der Hoffnung begründet, daß vielleicht auch bei den Hymenopteren doch noch vibrierende Bewegungen gefunden werden möchten, welche dem Schwirren vor dem Fluge gleichzusetzen sind. Bei den Wespen dient vermutlich die zitternde Bewegung des Abdomens, die beim Sitzen dieses Insects so häufig beobachtet wird, dem gleichen Zwecke. Die Lösung dieser Frage muß der Zukunft überlassen bleiben.

Zusammenfassung.

I. Die physiologische Wirkung des Schwirrens vor dem Fluge.

1. Die Insecten lassen sich nach der Art ihres Fluges in Schwirrer und Flatterer einteilen.

2. Die überwiegende Mehrzahl der Schwirrer läßt dem eigentlichen Fluge ein „Schwirren vor dem Fluge“ vorausgehen, ohne welches der Flug nicht gelingt. Dieses Schwirren dient nicht der Luftaufnahme, sondern ist als eine direkte Vorstufe des Fluges, als ein Übergang zwischen Ruhe und Schwirrflug zu betrachten. Die das Schwirren ausführenden Organe bezeichnen wir als „Schwirrorgane“.

3. Die Tätigkeit der Halteren ist sowohl hinsichtlich der Bewegungsart als auch der aus ihr resultierenden Wirkung auf den Flug, diesem Schwirren vor dem Fluge vergleichbar. Die Halteren sind folglich keine Steuer- und Gleichgewichtsorgane, sondern Schwirrorgane.

4. Die Tätigkeit der Halteren läßt sich zweitens bis ins einzelne mit derjenigen der Hörkölbchen der Medusen vergleichen, so daß man beide Organe als wesensgleich betrachten muß. Die Halteren sind folglich erstens Reizorgane, indem ihre schwingende Bewegung als mechanischer Reiz wirkt, und zweitens Sinnesorgane, indem die an ihnen befindlichen Sinneszellen eben diesen Reiz recipieren. Der rhythmische Reiz wirkt auf die Flugmuskeln und befähigt dieselben zu schneller, rhythmischer Bewegung.

5. Rückschließend von den Halteren auf die Schwirrorgane der übrigen Schwirrflieger läßt sich nunmehr behaupten, daß auch diese der Erzeugung einer vibrierenden Erregung dienen, die sich dem Flügel überträgt und ihn erst flugfähig macht.

II. Die biologische Bedeutung des Schwirrens vor dem Fluge.

6. Die Schwirrflieger vermögen von der Ruhe aus die hohe Energieleistung, die zum Schwirrflug nötig ist, nicht sprungweise, sondern nur allmählich zu erreichen, fliegen aber können sie nur bei hoher Frequenz.

Ein Flugversuch bei geringer Frequenz hat nur ein unstetes Herumhüpfen und wieder zu Bodenfallen des Insects zur Folge. Um dies zu vermeiden, wird zunächst bei ganz kleiner Amplitude die nötige Frequenz erzeugt (Schwirren), worauf erst die große Amplitude einsetzt, die mit der hohen Frequenz gepaart die Möglichkeit eines raschen Fluges ergibt.

7. Die Halteren der Zweiflügler sind der Aufgabe, die an ein Schwirrorgan gestellt wird, eine hohe Frequenz in möglichst kurzer Zeit zu erreichen, in vollendetstem Maße angepaßt, erstens durch ihre Kleinheit, zweitens durch ihre der Luft einen minimalen Widerstand bietende Form.

Das Neue, was in diesem Aufsätze geboten wird, hat nur den Wert einer Hypothese und beansprucht in keiner Weise das hier behandelte Problem endgültig zu lösen. Wertlos scheint sie mir trotz dessen nicht zu sein, da sie eine Arbeitshypothese darstellt, an deren Hand es einem Experimentator nicht schwer fallen dürfte, eine ganze Anzahl von Einzelfragen durch den Versuch zu lösen und derart zu einer sicheren und endgültigen Entscheidung des Problems zu kommen. Mir selbst verbieten es die derzeitigen Umstände, den interessanten Gegenstand weiter zu verfolgen.

Im Felde, den 15. Juli 1916.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg](#)

Jahr/Year: 1914-1917

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Buddenbrock Wolfgang Freiherr von Hetttersdorf

Artikel/Article: [Einige Bemerkungen über den Schwirflug der Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Halteren der Zweiflügler 497-515](#)