

Eisen-Nickel-Silber, Eisen-Aluminium, Eisen-Aluminium-Zink. Es sollen ferner Versuche gemacht werden, Eisen und Stahl mit Überzügen oder Legierungen jener Metalle zu veredeln, die heutzutage zur Erzeugung von hochwertigen Spezialstählen dienen, wie z. B. Chrom, Wolfram, Molybdän, Vanadium usw. Wir stehen hier ohne Zweifel vor einem Verfahren, das nicht nur wissenschaftlich interessant ist, sondern auch praktisch von großer Tragweite sein dürfte.

## Wie steuern die Insekten im Flug?

Von Privatdozent Dr. F. Stellwaag, Erlangen.

(Schluß)

Die Art der Flügelbewegungen bei den Insekten hat Marey mit Hilfe sinnreicher Experimente studiert und dabei gefunden, daß die Bewegungen auf jeder Körperseite stets vollkommen synchron vor sich gehen. Die Zahl der Schläge des rechten Flügels stimmt also vollkommen mit der des linken in einer gewissen Zeit überein. Man kann das sehr schön nachweisen, wenn man einen Druck auf die Rückenpartie der Brust eines soeben getöteten Insektes ausübt. Es schnellen dann beide Flügel gleichzeitig in die Höhe. Bewegt man ferner nur den einen Flügel, ohne sonst den Rücken zu berühren, so macht der Flügel der anderen Seite gleiche oder ähnliche Ausschläge. Es ist ohne weiteres klar, daß ein völliger Synchronismus, verbunden mit gleicher Schlagrichtung und gleicher Amplitude, den Körper in gerader Richtung vorwärts bewegt.

Die Tatsache des Synchronismus hat Bellesme, wie er ausdrücklich hervorhebt, bestimmt, nach einer außerhalb des Flugapparates gelegenen Steuereinrichtung zu suchen.

Da ich auf Grund des vorhin erwähnten Befundes annehmen mußte, daß das Insekt mit Hilfe seiner Flügel steuert, stellte ich in dieser Richtung weitere Versuche an. Ich variierte die Lage des Körpers während der Flügelbewegungen wie vorher und stellte fest, daß sich das Tier bald im Sinne des Uhrzeigers, bald in umgekehrtem Sinne drehte, je nachdem ich die Nadel neigte, ein Beweis zunächst, daß Gleichgewichtsstörungen des Körpers mit Hilfe der Flügelbewegungen kompensiert werden. Drehungen des Körpers fanden aber auch statt, wenn die Nadel senkrecht festgehalten wurde. Die Versuchstiere waren dann bestrebt, auf diese Weise aus der ihnen unbequemen Lage herauszukommen, d. h. sie versuchten zu steuern.

Die Art und Weise, wie die Insekten die Rotation um die Nadel herbeiführten, konnte ich feststellen, indem ich das Tier mit der Gabel faßte und leicht nach verschiedenen Seiten des Raumes neigte. Es verändert sich dann die Ebene, in der jeder Flügel schwingt. Die Abweichung der Schwingungsebene voneinander

läßt sich am besten von der Seite wahrnehmen, wie Fig. 3 zeigt. Um sie auch in der Vorderansicht deutlich zu machen, braucht man nur die Flügel nach der Angabe Mareys zu vergolden und in bestimmter Richtung einen Lichtstrahl auf sie fallen zu lassen. Es erscheint dann häufig der eine Flügel dunkel, während der andere die Strahlen zum Beschauer reflektiert.

In manchen Fällen ändert das Versuchstier nicht nur die Schwingungsebene, sondern auch die Amplitude des einen Flügels, so daß die Ausschläge auf beiden Seiten des Körpers verschieden groß sind. Diese Erscheinungen stehen nicht im Widerspruch mit der Tatsache des Synchronismus der Flügel. Man kann in einem Kahne sitzend sehr leicht die Art der Ruderschläge auf beiden Seiten unabhängig variieren, auch wenn die Ruder gleichzeitig bewegt werden. Die Experimente mit Fliegen und Sphinx pinastri ergaben, daß die Amplitude des einen Flügels immer mehr verrin-

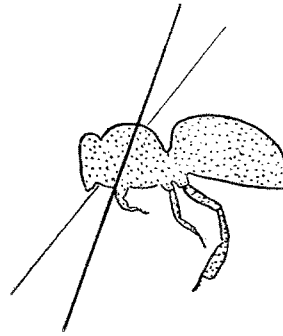


Fig. 3. Biene im Begriff zu schwenken. Die beiden Stücke bedeuten die verschiedenen Schwingungsebenen der Flügel. Die Aufdrehung ist auf der rechten Seite des Tieres stärker als auf der linken und bewirkt eine Schwenkung nach rechts.

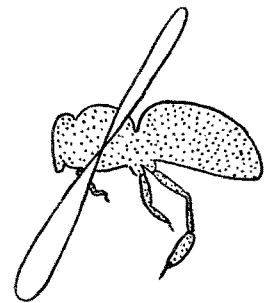


Fig. 4. Die von den Flügeln beschriebene 8-Figur beim Vorwärtsflug.

gert werden kann, bis der Flügel völlig stillsteht, während der andere weiterschwingt. Solche Änderungen der Amplitude hat schon Voß wahrgenommen, als er kinematographische Aufnahmen von fliegenden Insekten machte. In seiner Veröffentlichung „Vergleichende Untersuchungen über Flugwerkzeuge der Insekten“ hat er den Gedanken ausgesprochen, daß sie für die Steuerung, Stabilisierung und Schnelligkeit der Fortbewegung von Bedeutung sind. Sie spielen aber nicht nur eine gewisse Rolle, sondern ermöglichen geradezu zugleich mit der Änderung der Schlagrichtung der Flügel die Steuerung, denn bei den Insekten stellt der Flugapparat gleichzeitig den Steuerapparat dar, wie ich hinreichend bewiesen zu haben glaube.

Zur theoretischen Erklärung der Erscheinungen des Steuerns ist es notwendig, etwas weiter auszuholen.

In der Ruhelage stellt der Insektenflügel im allgemeinen eine ebene Platte mit steifem Vorderbügel und elastischem Hintersaum dar. Während des Fluges aber, wo der Flügel auf die Luftmassen drückt, wird der Hintersaum (bei den Hymenopteren der ganze Hinterflügel, der passiv die Bewegungen der Vorderflügel mitmacht)<sup>1)</sup> vermöge seiner Elastizität in die Höhe gehoben und der Flügel erhält im allgemeinen einen schwach ~-förmigen Querschnitt. Die von ihm getroffenen Luftteilchen werden komprimiert, suchen aber alsbald wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückzukehren. Da bei allen Schlag- und Drehbewegungen des Flügels der Vorderrand vorangeht und wie eine Messerschärfe die Luft durchschneidet, so sind die Luftmengen gezwungen, nach hinten unter dem Hintersaum abzufließen. Sie erzeugen dabei einen Druck auf den Flügel nach vorwärts, wodurch der ganze Körper einen mehr oder weniger kraftvollen Vortrieb erhält. Die Form der

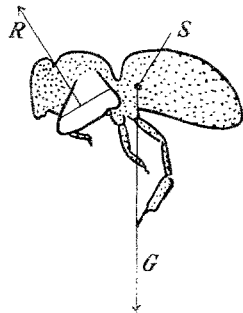


Fig. 5. Mittlere Flügelstellung beim Vorwärtsflug.  $G$  Richtung der Schwerkraft;  $R$  Resultante;  $S$  Schwerpunkt.

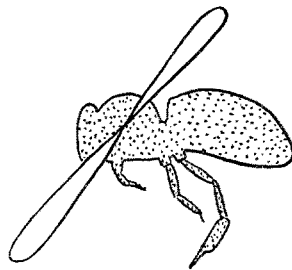


Fig. 6. Die Lage der 8-Figur beim Fluge an Ort.

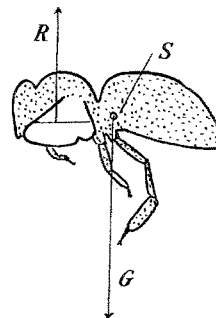


Fig. 7. Mittlere Flügelstellung beim Flug an Ort. Bezeichnung wie bei Fig. 5.

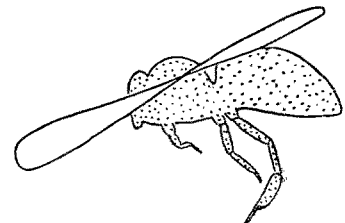


Fig. 8. Die Lage der 8-Figur beim Rückwärtsflug.

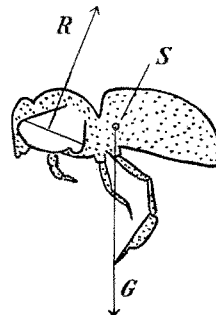


Fig. 9. Mittlere Flügelstellung beim Rückwärtsflug. Bezeichnung wie bei Fig. 5.

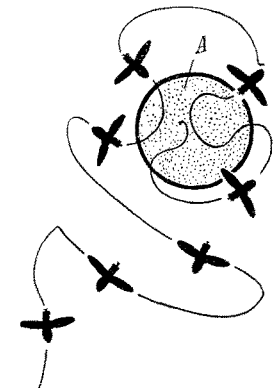


Fig. 10. Flugbahn einer Eristalis, die auf eine Aster ( $A$ ) zufliegt.

Flügelfläche ist also im Verein mit der Drehung für den Flug eine unumgängliche Vorbedingung. Der unter dem abwärts schlagenden Flügel sich bildende Stauhügel übt auf die Flügelunterseite einen Druck aus, der stets senkrecht zu den einzelnen Flächenteilen wirkt. Da die ganze Fläche durch die Hebung des Hinterrands etwas gekrümmt ist, so liegt die Hauptresultante der verschiedenen Kräfteparallelogramme nicht senkrecht auf ihr, sondern schwach nach dem Vorderrand zu geneigt (Fig. 5, 7, 9  $R$ ). Entgegen dem Auftrieb des Körpers wirkt die Schwerkraft, die ihn nach abwärts zieht.

Sucht das Insekt lediglich vorwärtszukommen, so muß es sich einen kräftigen Vortrieb verschaffen. Es stellt dann seine Flügel, wie in Fig. 4 u. 5 ersichtlich, derart, daß die Resultante der Kräfte stark gegen die Richtung der Schwerkraft geneigt ist. (In Fig. 5, 7 u. 9 stellt die Resultante einen Mittelwert dar, denn, wie schon

erwähnt, dreht sich der Flügel ein wenig, wenn er abwärts schlägt.) Beim Schwebeflug, den die Syrphiden besonders bevorzugen, ist die Schwingungsebene der Flügel so gegen die Horizontale geneigt (Fig. 6 u. 7), daß die Resultante mit der Lotrichtung zusammenfällt. Daher fehlt der Vortrieb, während Auftrieb und Schwerkraft sich das Gleichgewicht halten. In dieser Stellung ist auch ein Flug senkrecht in die Höhe möglich, wenn die Auftriebskraft durch schnelle Schläge vergrößert wird. Neigt sich die Resultante zur Lotrichtung hin, so erfolgt eine Bewegung des Körpers nach rückwärts (Fig. 8 u. 9).

In allen diesen Fällen schwingen die Flügel jeder Seite vollkommen gleich (synchron, d. h. mit gleicher Amplitude und gleicher Schwingungsebene), und der Körper behält die einmal eingeschlagene Richtung bei. Wird der eine Flügel aber so aufgedreht, daß er den Auftrieb stärker ausnützt als den Vortrieb, dann findet eine Schwenkung bzw. Drehung um diejenige Körperseite statt, die den geringeren Vortrieb erzeugt (Fig. 3, rechte Seite des Tieres). Es kann sich aber auch die Amplitude der Flügelschläge auf der einen Seite bis zum völligen Stillstand des Flügels verringern. Die Folge davon ist, daß sich der Körper nach dieser

<sup>1)</sup> *Stellwaag*, Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie 1910.

Seite neigt; er wird nicht zu Boden fallen, da die Flügel der anderen Seite ihn immer noch fortbewegen, aber er wird unvermittelt aus der Richtung schwenken. Es findet dabei eine Richtungsänderung statt in der Linie der Resultante der Schwerkraft- und der Lateral- und der Vorwärtsbewegung. Das kann man besonders gut bei Schwebfliegen beobachten. Dadurch nun, daß die Insekten jederseits andere Flügelbewegungen ausführen können, erreichen sie durch geschickte Kombination der verschiedenen Flügelschläge z. T. geradezu überraschende Möglichkeiten der Richtungsänderung. In Fig. 10 habe ich die Flugbahn einer Fliege (*Eristalis tenax*) als Beispiel aus einer Anzahl Aufschreibungen bei verschiedenen Insektenordnungen wiedergegeben. Die Bahn setzt sich aus verschiedenen Bewegungsarten zusammen. Bald werden Abschnitte von Kreisbögen beschrieben, wobei der Kopf in der Richtung der Bewegung vorangeht, bald schnellst sich das Tier seitlich aus der eingeschlagenen Richtung, ohne die Stellung des Körpers zum Raum zu verändern. Auch Wendungen um die Hinterleibsspitze oder um das Kopfende kommen vor. Ähnliche Steuerbewegungen habe ich bei zahlreichen anderen Dipteren, bei Hymenopteren und Nachtfaltern beobachtet. Weniger geschickt steuern die Tagschmetterlinge. Dagegen ist ihre sog. geknitterte Flugbahn sicherlich auf die Unvollkommenheit des Zusammenwirkens beider Flügel zurückzuführen. Besondere Verhältnisse herrschen bei den Käfern. Die Fortbewegung in gerader Richtung macht ihnen zwar keine großen Schwierigkeiten. Dagegen ist für sie die Steuerung nach der Seite erschwert, da sich die Deckflügel dem Luftstrom in den Weg stellen. Die Käfer gaukeln daher ziemlich unbeholfen nach rechts und links, wie man ohne Schwierigkeit beobachten kann.

Vergleicht man die verschiedenen Insekten bezüglich ihrer Steuerfähigkeit miteinander, so kommt man zu dem Schluß, daß Flugfertigkeit und Steuerfähigkeit eng zusammengehören. Je höher der Grad des Flugvermögens ist, desto besser vermag das Tier zu steuern. Da aber die Flugfähigkeit von der Spezialisierung des motorischen Apparates und besonders der Flügelachsel abhängt, so läßt sich die Steuerfähigkeit aus den morphologischen Verhältnissen des Thorax ablesen. Für die anatomisch-physiologische Analyse des Flugapparates der Insekten hat diese Erkenntnis wichtige Konsequenzen.

Die Frage der Steuerung bei den Insekten ist eng verknüpft mit dem Problem, wie das Gleichgewicht während des Fluges erhalten wird. Unter der großen Zahl fliegender Insekten besitzen verschwindend wenige statische Organe. Sie wurden bis jetzt nur bei Dipteren, bei Chermes und Phylloxera gefunden. Dies ist um so auffallender, als gerade bei so vorzüglichen Fliegern

die Erhaltung des Gleichgewichtes von großer Bedeutung sein muß. *Bethe* nahm daher an, daß bei allen Insekten, denen keine statischen Sinnesorgane zukommen, die Gleichgewichtslage mechanisch erhalten wird. Hier sind seine Versuche nur soweit von Interesse, als sie an fliegenden Tieren angestellt wurden.

*Bethe* verfuhr in der Weise, daß er mit Chloroform betäubte oder getötete Tiere bei verschiedener Flügelstellung, die ihnen eigentümlich ist, in großen weiten Zylindern oder frei im Raume fallen ließ. In welcher Lage sich die Tiere auch bei Beginn des Versuches befanden, immer nahmen sie während des Falles die Bauchlage ein und behielten sie bis zum Boden bei. „Daß hierbei die Gestalt der Tiere von großem Einfluß ist, zeigt ein Blick auf das Verhältnis zwischen Flügel und Körper. Daß aber auch bei den meisten untersuchten Tieren das Verhältnis von Luft und Körpersubstanz einen Einfluß auf die Erhaltung der Bauchlage hat, zeigt der Umstand, daß sie mit Ausnahme weniger in derselben Lage in spezifisch schwerem Wasser nach oben getrieben wurden, in der sie in der Luft zu Boden fielen.“

*Amans* äußert sich ähnlich: „Man muß in der Körperhaltung der Wegwespen ein Mittel zur Längsstabilisierung sehen. Die untere Fläche des Körpers ist stark konvex, und wir wissen, daß die Stabilisierung bei einer solchen Krümmung automatisch ist. Um das experimentell festzustellen, genügt es, ein konkav-konvexes Blatt Papier fallen zu lassen — es wird auf die konvexe Seite fallen.“

*Bethes* Versuchsobjekte und das gekrümmte Blatt Papier stimmen insofern überein, als ihnen keine Eigenbeweglichkeit zukommt. Sie gleichen vollkommen den passiven Schweborganismen, die im Medium eine bestimmte Lage zum Raum einnehmen, in die sie bei Störungen mechanisch wieder zurückkehren.

Die Anschauung von *Bethe* und *Amans* trifft nicht die tatsächlichen Verhältnisse. Meine Versuche an Insekten ohne statische Sinnesorgane (Wespen, Sphinx usw.) beweisen, daß diese ebenso wie die Dipteren auf jede Störung der Gleichgewichtslage prompt durch kompensatorische Veränderungen der Schwingungsebene oder der Amplitude der Flügel reagieren, d. h., daß sie Gleichgewichtsstörungen perzipieren und aktiv durch Drucksteuer in die Gleichgewichtslage zurückkehren. Dies ist nicht weiter sonderbar, da die Orientierung der Tiere im Raum durchaus nicht immer durch statische Sinnesorgane geschehen muß, sondern auch mit Hilfe des Lichtsinnes zustande kommen kann. *Bethe* ließ bei seinen Versuchen außer acht, daß es nur wenige Insekten gibt, die passiv schweben. Die überwiegende Mehrzahl muß rasche und z. T. rapide Flügelschläge ausführen, um sich in der Luft zu halten und sich einen Vortrieb zu erzeugen.