

Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 25 (1952)

Heft: 4

Artikel: Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmebahnen und Befallskonzentrationen

Autor: Schneider, F.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-401165>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 14.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen

von

F. SCHNEIDER

Entomologisches Laboratorium der Eidg. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und
Gartenbau in Wädenswil (Zürich)

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit der Frage, wie der Feldmaikäfer *Melolontha vulgaris* F. (= *melolontha* L.) seinen Weg vom Ort der Larvenentwicklung und Metamorphose im Boden nach den oft weit entfernten Frassplätzen finde. Als Engerlingsbrutplätze dienen in der Regel Wiesen und Äcker, als Frassorte der Käfer Wälder, Hecken und Einzelbäume. Vergleichsweise prüfte ich gelegentlich auch das Verhalten des Waldmaikäfers *Melolontha hippocastani* F. Obwohl diese Art in der Schweiz nur von untergeordneter praktischer Bedeutung ist, sind Parallelversuche mit beiden Arten recht aufschlussreich, weil sie Eigentümlichkeiten im Orientierungsmodus besonders deutlich hervortreten lassen.

Es ist eine Erfahrungstatsache, dass der ausfliegende Waldmaikäfer gerne nahe Einzelbäume, Sträucher und kleinere Baumgruppen ansteuert (ESCHERICH 1916, NEU 1939, SCHNEIDER 1952 a) und dass anderseits die Feldmaikäfer in sog. Schwärmbahnen parallel auf ein gemeinsames, gelegentlich weit entferntes Ziel zufliegen (NEU 1941). Man weiss auch, dass Waldränder trotz gleichmässiger Verteilung geeigneter Frassbäume (Eichen, Buchen, Ahorn etc.) nicht selten einen sehr unterschiedlichen *vulgaris*-Befall aufweisen. Es bilden sich ausgeprägte primäre Befallskonzentrationen. Die Kenntnis der Ursachen und damit die Prognose solcher Ansammlungen sind von praktischer Bedeutung bei der Bekämpfung dieser gefürchteten Schädlinge der Land- und Forstwirtschaft.

Die Literatur liefert nur wenige Erklärungsversuche für die eigentümlichen Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen von *M. vulgaris*. RHUMBLER (1925) hat in Münten während aufeinanderfolgender Flugjahre mit Studenten Flugbeobachtungen angestellt. Er wies die örtliche Konstanz der Schwärmbahnen nach und zog den Schluss, die Schwärmbahnen des Feldmaikäfers würden durch « Geländelinien stärkster Sinneseindrücke auf die Geruchs- und Sehorgane » bestimmt. Er schrieb dem mit « Waldduft beladenen Fallwind » eine grosse Bedeutung zu. Doch findet er auch einen Beweis für die zusätzliche visuelle Orientierung in einer zufälligen Beobachtung,

indem die Käfer aus grosser Entfernung durch eine Bahnhofshalle angelockt wurden und das Dach wie eine Baumkrone umschwärmten. Neuerdings äussert sich BORCHERS (1952, Anmerkung von GERNECK) zu dieser Frage, der Maikäfer sei als schlechter Flieger an günstige Aufwinde gebunden, und die Bildung von Befallskonzentrationen sei auf spezielle thermische Verhältnisse zurückzuführen.

Im Frühjahr 1951 ist das Problem erstmals experimentell in Angriff genommen worden. COUTURIER (1951 a) legte eine hohe künstliche Nebelwand vor einen stark beflogenen Waldrand und beobachtete, dass die anfliegenden Maikäfer nach dem noch sichtbaren, jedoch weiter entfernten Waldabschnitt abschwanken. Er lieferte damit einen weiteren Beweis für das Vorliegen einer optischen Orientierung des Maikäfers und bezeichnete den Orientierungsmodus als eine Art Skototaxis. Über unsere gleichzeitig begonnenen, jedoch methodisch verschiedenen Untersuchungen (SCHNEIDER 1951) soll im Folgenden etwas ausführlicher berichtet werden.

Die Untersuchungen wurden im Rahmen und im Sinne unserer schweizerischen Arbeitsgemeinschaft «Zentrale für Maikäfer-Bekämpfungskaktionen» durchgeführt. Eine wesentliche Förderung erfuhren die Versuche und die Drucklegung der Arbeit durch einen Spezialkredit der Abteilung für Landwirtschaft des Eidg. Volkswirtschaftsdepartementes. An den zahlreichen Flugbeobachtungen im Gelände beteiligten sich in den beiden Jahren 1951—1952 neben meinen ständigen Mitarbeitern insgesamt 85 Personen. All denen, die unsere Arbeiten erleichtert und unterstützt haben, sei an dieser Stelle herzlich gedankt.



Abb. 1. — Kontrollpflock mit Zeiger zur Feststellung der Haupt- und Nebenflugrichtung.

1. Versuchstechnik

a) Beobachtungen in Schwärmbahnen

Im schweizerischen Mittelland dauert die Entwicklung der Maikäfer drei Jahre, an der alpinen Verbreitungsgrenze in der Regel 4 Jahre. Die ausgeprägte räumliche Trennung der einzelnen Flugjahrggebiete (siehe SCHNEIDER-ORELLI, 1949) bringt es mit sich, dass in jedem Geländeabschnitt normalerweise nur alle 3—4 Jahre Studien an Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen betrieben werden können. Aber auch in Flugjahren sind die Beobachtungsmöglichkeiten beschränkt, weil der erste Ausflug oft in wenigen Tagen abläuft (Abb 13); sobald der

Rückflug zur Eiablage einsetzt, muss die Arbeit beendet sein. Der erste Ausflug ist ein Dämmerungsflug (MEUNIER, 1929) und wickelt sich unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen sehr gedrängt in einer

Zeitspanne von etwa 20—30 Minuten ab (Abb. 7). Er ist mengenmässig oft unberechenbar, weil er bei tiefer Temperatur (unter 8—9° C) und nach Regengüssen gedrosselt wird.

Um den Verlauf und die gegenseitige Abgrenzung von Schwärmbahnen kartieren zu können, bediente ich mich folgender Methode: an bestimmten Punkten im Gelände steckt man 80 cm lange Holzpflöcke in den Boden, an denen oben zwei Zeiger (einseitig zugespitzte Holzetiketten) mit Gummibändern befestigt sind (Abb. 1). Ein Zeiger trägt die Nummer des Kontrollortes. Der Beobachter hat nun die Aufgabe, die Zahl der vorbeifliegenden Käfer zu schätzen, die Hauptflugrichtung und eine eventuell auftretende Nebenflugrichtung sich einzuprägen und den prozentualen Anteil Käfer für die beiden Richtungen ungefähr zu ermitteln. Die beiden Zeiger werden dann in der Haupt- und Nebenflugrichtung eingestellt. Nach dem Flug protokolliert man die Beobachtungen an jedem einzelnen Posten, bestimmt die Zeigerrichtung mit dem Kompass und trägt sie später in die topographische Karte ein. Vorausgesetzt, dass genügend Hilfskräfte zur Verfügung stehen, die Kontrollorte geschickt gewählt werden und am Kontrolltag viele Käfer ausfliegen, lässt sich der Schwärmverlauf zwischen zwei Bergrücken, Waldrändern usw. rekonstruieren. Von besonderem Interesse ist die Ermittlung derjenigen Punkte im Gelände, von wo aus zwei Frassplätze mit derselben Intensität befliegen werden (Flugscheide) und demnach auf den Maikäfer gleich attraktiv wirken. Im Jahre 1951 (Bernerflugjahr; III, 1) standen uns Versuchsgelegenheiten reichlich zur Verfügung und die kühle Witterung verzögerte den Ausflug. Unter diesen günstigen Voraussetzungen hat die Analyse der Schwärmbahnen viele brauchbare Ergebnisse geliefert. 1952 arbeiteten wir zusätzlich mit Einzelkäfern.

b) Freilandversuche mit Einzelkäfern

Flugbeobachtungen mit Hilfe von Einzelkäfern bieten manche Vorteile. Man ist unabhängig in der Wahl des Versuchsgeländes und kann die Arbeit bis in den Sommer hinein fortsetzen, wenn die Käfer im Freien schon längst verschwunden sind. Die Käfer werden anfangs April, bevor sie bis zur Oberfläche gestiegen sind, sorgfältig ausgegraben und einzeln, Kopf nach oben, in Glasröhren (60 × 17 mm) übertragen. Die gefüllten Röhren bringt man an Ort und Stelle sofort in eine Eiskiste. Die Tiere lassen sich in Einzelhaft bei 2° C ohne Schaden zu nehmen monatelang bis Ende Juli aufbewahren.

Nun füllt man flache Holzkisten mit feuchter lehmiger Erde, stanzt etwa 7 cm tiefe und 1,5 cm breite runde Löcher im Abstand von 7 cm aus und lässt die Kisten ebenfalls auf 2° C abkühlen. Die kältestarren Käfer stösst man mit einer grossen Pincette Kopf nach oben in die Löcher (Abb. 2) und verschliesst die Öffnungen dicht durch seitlichen Druck mit den Fingern. Sobald man flugreife Käfer benötigt, bringt

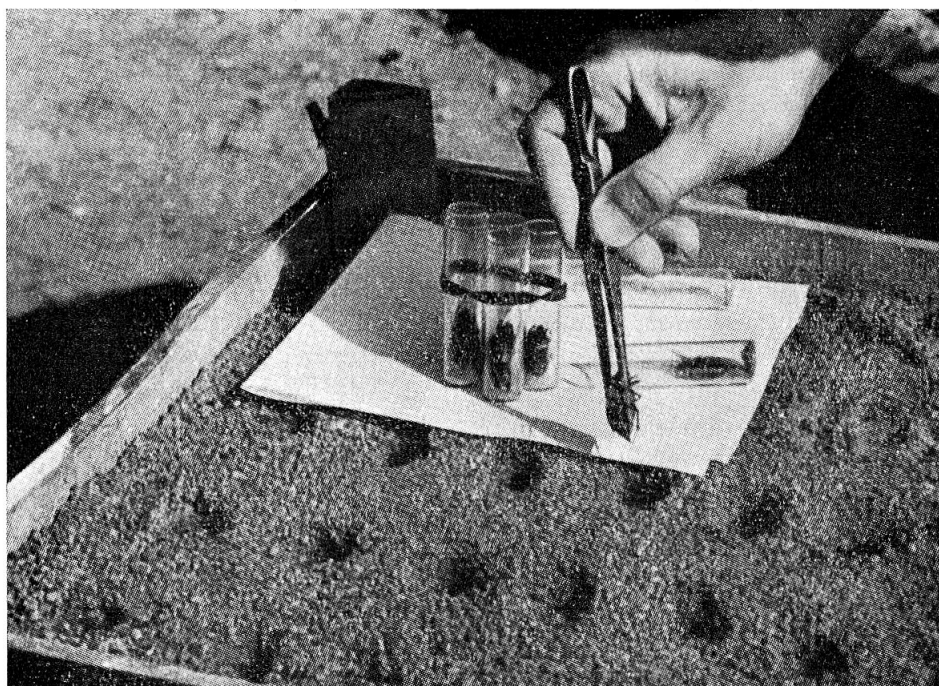


Abb. 2. — *Gekühlte Käfer werden einzeln in Erde übertragen.*



Abb. 3. — *Flugreifer Käfer wartet bis zur Dämmerung in seinem Schlüpfloch.*

man eine Kiste allmählich an die Wärme unter eine Glühlampe. Die Käfer graben mit ihrem Kopfschild eine Ausflugöffnung, bleiben jedoch unter dem Einfluss von hellem diffusen Tageslicht oder unter einer Glühlampe in einer Art Starrezustand im Boden (Abb. 3). Durch natürliche oder künstliche Dämmerung werden sie aktiviert; sie steigen aus dem Flugloch, stossen ihren aus Exkreten bestehenden und intensiv « nach Maikäfer riechenden », weisslichgrauen Darminhalt (Meconium) aus und versuchen wegzufiegen. Im Verlauf dieser Dämmerungsaktivierung steigen Körpertemperatur und Atmungsfrequenz ganz beträchtlich.

Für Flugversuche im Freien überträgt man die flugreifen, jedoch noch immobilisierten Tiere sorgfältig in zylindrische Drahtkäfige (7 cm hoch, 1,6 cm Durchmesser, 0,7 mm Maschenweite), die unten mit einem Kork, oben mit grober starker Gaze (Baumwolltüll) und Gummiband verschlossen werden. Die unteren drei Viertel der Käfige sind mit schwarzem Papier umwickelt (Abb. 4). Die Käfer können sich darin gut anklammern und bleiben unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen. Die gefüllten Käfige müssen dem Kunstlicht oder diffusem Tageslicht ausgesetzt bleiben. Man kann sie auch im Dunkeln bei einer Temperatur von 2–6° C aufbewahren, doch ist es zweckmässig, sie vor einem Versuch etwa 10 Stunden an der Wärme (20° C) zu lagern, um sie physiologisch wieder umzustimmen. Gekühlte Käfer sprechen noch stundenlang nicht auf den Dämmerungsreiz an oder

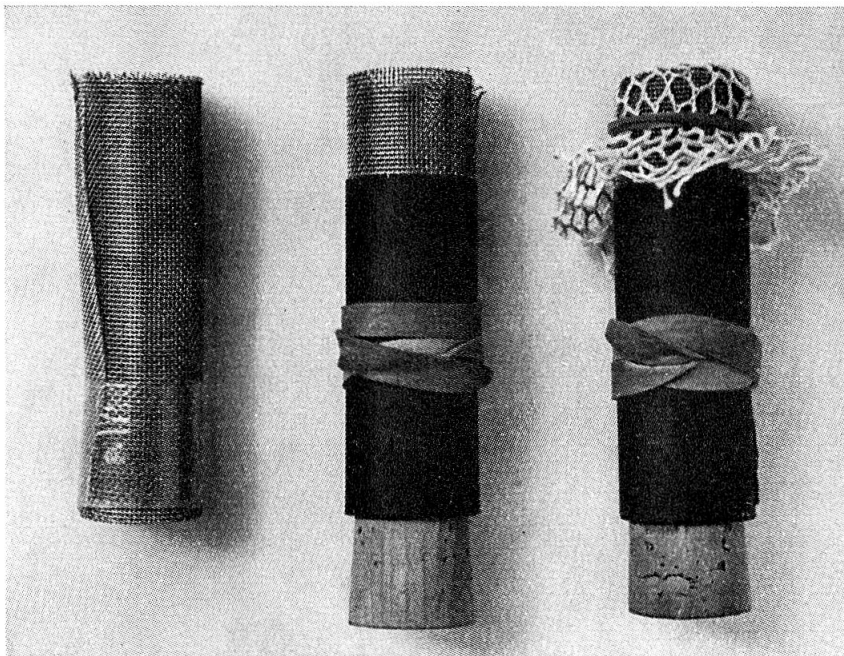


Abb. 4. — *Drahtkäfig für den Transport einzelner flugreifer Käfer.* Das Aluminiumgitter ist seitlich mit schwarzem Papier abgeschirmt und vorn mit grober Gaze verschlossen.

erscheinen mit Verspätung. Die Käfige sollten möglichst erschütterungsfrei 1—2 Stunden vor Sonnenuntergang nach dem Versuchsgelände gebracht werden; starke Erschütterung am Abend verzögert oder blockiert oft den Ausflug. Die aktivierten Käfer darf man nur vorsichtig anfassen, weil sie sonst überreizt werden und in Fluchtstimmung nicht mehr normale Rundflüge ausführen. *Melolontha hippocastani* schwärmt etwa zur Zeit oder kurz nach dem astronomischen Sonnenuntergang, *vulgaris* 20—40 Minuten später.

Einzelne Käfer sind in ungünstigem Gelände oft nur mit grosser Mühe zu verfolgen. Wir haben sie deshalb mit Schwänzen aus feinem weissen Seidenpapier markiert. Die 1,6 cm breiten Papierstreifen sind vorn spitz zugeschnitten und werden symmetrisch am Pygidium angeklebt (Abb. 5). Bei *vulgaris* hat sich eine Streifenlänge von 8 cm, bei *hippocastani* eine solche von 6 cm bewährt. Die markierten Käfer sind in der Regel weder beim Abflug noch im Rund- und Zielflug behindert, und man kann sie vom Standort aus nicht selten 100—200 m weit verfolgen. Die Papierstreifen dürfen beim Abflug weder zerknüllt noch von Exkrementen beschmutzt sein; es empfiehlt sich deshalb, sie erst unmittelbar vor dem Abflug anzuheften. Zur Erleichterung dieser Prozedur kleben wir einige Stunden vor Versuchsbeginn dem Käfer ein nach hinten gefaltetes, auf der Innenseite gummiertes Stückchen Papier mit Nitrocellulose-Aceton-Gemisch (Cementit) hinter den Hinterrand der Flügeldecken. Sobald die Käfer am Versuchsort die

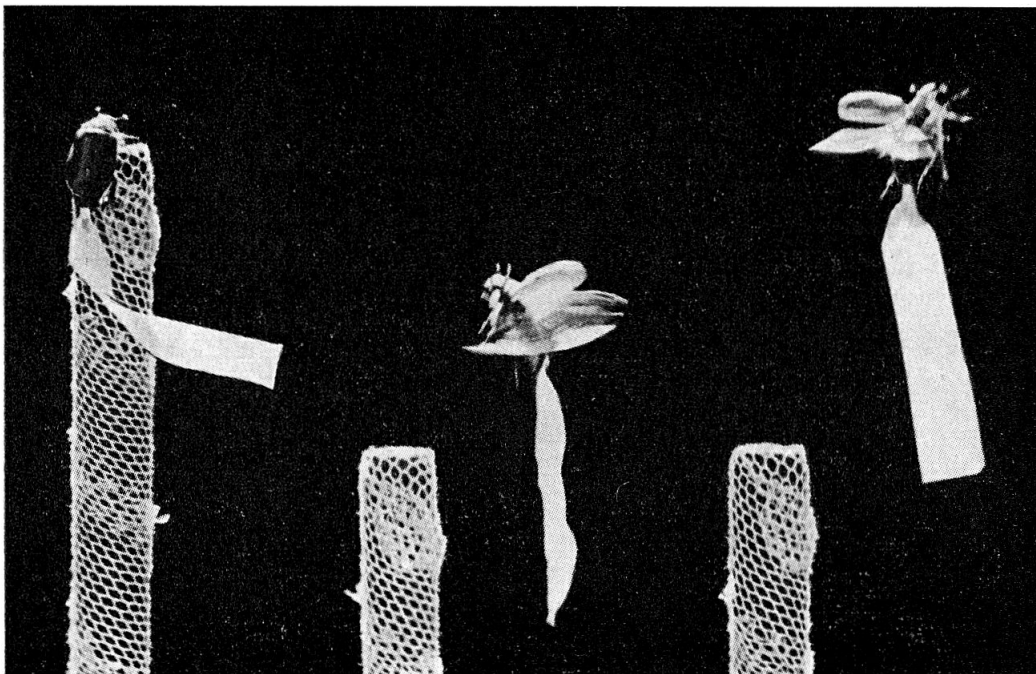


Abb. 5. — Abflug eines mit Papierfahne markierten Käfers. Man beachte die anfänglich sehr steile Körperhaltung.

Drahtkäfige verlassen, wird das gummierte Papier angefeuchtet und die Spitze der Papierfahne beidseitig angeklebt. Die markierten Käfer lässt man zum Abflug am Finger oder an einem mit grober Gaze überzogenen Holzpflöck emporklettern.

Für diese Versuche mit Einzelkäfern im Sommer 1952 gruben wir am 10. April etwa 800 *vulgaris* in Sommeri (Kt. Thurgau, 490 m) und am 9. Mai 1000 *hippocastani* in Alvaneu (Kt. Graubünden, 1100 m) aus.

c) Aktivierung der Käfer bei natürlicher und künstlicher Dämmerung

Um mir weitere Unterlagen für die Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer zu beschaffen, baute ich eine kleine Kammer mit indirekter künstlicher Beleuchtung, die mit einem Schiebewiderstand beliebig variiert werden kann. Die relative Helligkeit wird photoelektrisch mit einer Selenzelle bestimmt. Die Käfer werden

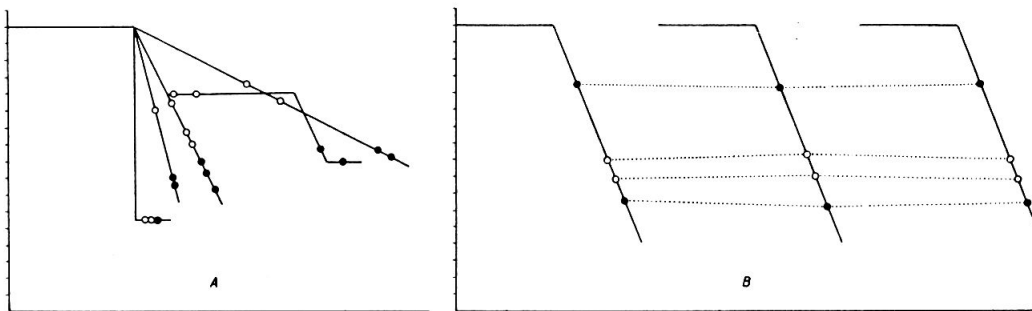


Abb. 6. — Aktivierung von *Melolontha vulgaris* in künstlicher Dämmerung. A. Verschiedene Dämmerungsgeschwindigkeiten. B. Wiederholung eines Versuches mit vier Individuen. Abszisse: Zeit, 1 Teilstrich = 10 Minuten; Ordinate: relative Helligkeit (photoelektrische Messungen), von einem Teilstrich zum nächsttieferen vermindert sich die Lichtmenge auf die Hälfte. Die ausgezogenen Linien geben den Verlauf der Helligkeitsabnahme an, die gestrichelten verbinden aufeinanderfolgende Versuche mit gleichen Individuen. Weisse Kreise: Weibchen, schwarze: Männchen. Temperatur 26° C.

in den offenen Drahtkäfigen in die Kammer gestellt und vor Versuchsbeginn während einer halben Stunde der grössten Helligkeit ausgesetzt. Aus Abbildung 6 A sind Zeitpunkt und Helligkeitsgrad im Moment der Aktivierung für verschiedene Dämmerungsformen ersichtlich. Ein Käfer gilt als aktiviert, wenn er den Käfig verlassen hat und auf dem Rand umherklettert, um einen günstigen Platz für den Abflug zu suchen.

Bei einem plötzlichen Helligkeitsschwund auf etwa $1/3000$ folgt die Aktivierung nach einer Reaktionszeit von $2\frac{1}{2}$, 3 und $5\frac{1}{2}$ Minuten, bei allmählicher Helligkeitsabnahme in einem bestimmten, für das einzelne Individuum charakteristischen Helligkeitsgrad. Obwohl die Käfer eine einheitliche Vorbehandlung genossen und alle erst an diesem Tag ihre Flugbereitschaft erreicht haben (Bodenoberfläche mit dem Kopf

durchstossen), findet man auffällige Differenzen. Je langsamer die Dämmerung verläuft, desto später erfolgt die Aktivierung, desto höher liegt aber auch die kritische Helligkeitsstufe, bei welcher der Käfer emporsteigt.

Nun wählte ich eine mittlere Dämmerungsgeschwindigkeit (Lichtschwund auf die Hälfte in je 2 Minuten), setzte die aktivierten Käfer sofort wieder diffusem Tageslicht aus und wiederholte den Versuch dreimal hintereinander. Eine starke Belichtung frisch aktivierter Käfer führt in der Regel sofort wieder zu einer reflektorischen Immobilisation. Die Tiere ziehen die Extremitäten und Fühler an oder erstarren in der im Moment der Belichtung eingenommenen Körperhaltung. Abb. 6 B zeigt, dass Aktivierung und Immobilisierung reversibel sind und dass die einzelnen Tiere innerhalb der Versuchsdauer von drei Stunden ihre individuelle kritische Belichtungsschwelle, welche die Blockierung löst, beibehalten. Weitere Versuche haben ferner gezeigt, dass sich der Schwellenwert bei halb- bis mehrtägiger Aufbewahrung ändert. An der Wärme steigt er allmählich, bei kurzer Abkühlung auf 2—6° C, nach Beregnung und Erschütterung sinkt er vorübergehend.

Wenn die Käfer im April oder Mai durch die Erwärmung des Bodens veranlasst werden, sich emporzugraben und zum Tageslicht durchstossen, werden sie an der Erdoberfläche immobilisiert. Sie fallen in Starre, schon wenn das Licht durch dünne Spalten zu ihren Augen dringt, oder sie weiten die Öffnung vorher noch zu einem Schlüpfloch von Kopf- bis Thoraxbreite aus (Abb. 3). Während der abendlichen Dämmerung werden nicht alle Käfer gleichzeitig aktiviert, weil sie ganz verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind und der kritische Dämmerungsgrad individuell variiert. Der Ausflug zeigt denn auch oft eine gewisse Streuung. In einem gegebenen Moment sind Käfer unter feinen Erdspalten und in dicht bewachsenen Wiesen schon schwächer belichtet als unter grossen Schlüpflöchern und auf offenen Äckern; sie werden deshalb durchschnittlich früher aktiviert. Sie stossen ans Licht durch, fallen jedoch zum Teil wieder in Starre, bis die Dämmerung weiter fortgeschritten ist. Dieses Emporsteigen und vorübergehend Blockiertwerden lässt sich regelmässig bei Versuchen mit Drahtkäfigen beobachten. Man kann die Käfer am Versuchsort leicht aus den Behältern locken, indem man sie mit einem schwarzen Tuch beschattet. Nach Sonnenuntergang bleiben sie dann in der Regel an dem mit Gaze überzogenen Pflock sitzen, bis der geeignete Dämmerungsgrad erreicht ist; helles Tageslicht löst hier jedoch eine Erregung und Fluchtreaktion aus.

2. Nadelwald als « Attrappe »

Am Abend des 2. Mai 1951 kontrollierte ich vor einem Mischwald (Abb. 8, A) oberhalb Wädenswil (Stöcken) den Maikäferanflug und bestimmte die Zahl der pro 5 Minuten in einem begrenzten Ausschnitt

über dem Horizont anfliegenden Käfer. Die Lufttemperatur betrug 13°C . Das Flugmaximum fiel auf die Zeitspanne von 8.05 bis 8.10 Uhr mit 740 Käfern (Abb. 7). Die Tiere flogen aus SW-Richtung von den schwach ansteigenden Wiesen und Äckern in gestrecktem Flug gegen den Waldrand, wobei sie eine annähernd konstante Flughöhe von 1–2 Meter über dem Boden einhielten und erst unmittelbar vor der Waldfront steil gegen die Baumkronen hinaufflogen. Fichtengruppen wurden mit etwa gleicher Intensität befliegen wie Eichen und Buchen und es schien, als könnten die Käfer beim Anflug geeignete Frassbäume nicht von ungeeigneten unterscheiden. Erst in unmittelbarer Nähe der Baumkronen begannen sie nach Frassobjekten zu suchen. Wenige Käfer blieben auf Fichtenästen sitzen.

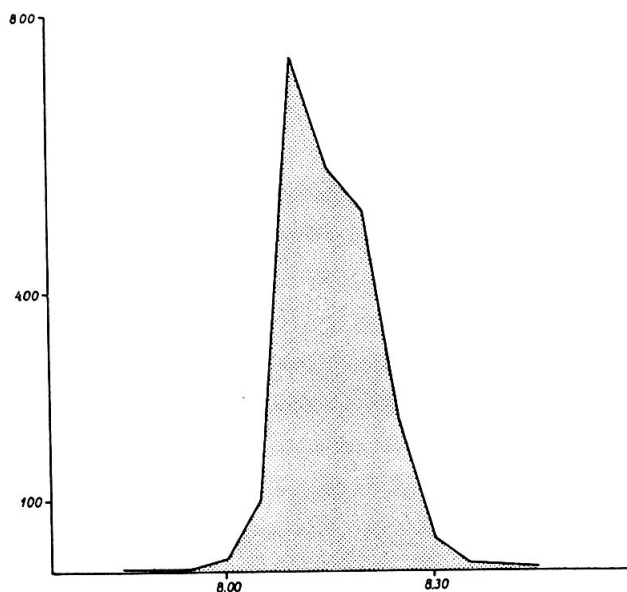


Abb. 7. — Zahl der während je 5 Minuten in einem begrenzten Waldabschnitt anfliegenden Maikäfer.
Abszisse : Zeit ; Ordinate : Käferzahl.

Am folgenden Abend wurde der Beobachtungsort nach dem benachbarten Wäldchen (Abb. 8, B) verlegt. Abgesehen von einer Eiche am NW-Ende und unbedeutenden Einstreulingen besteht der ganze Wald aus Fichten. Ich wollte prüfen, ob die Maikäfer auch von diesem als Frassplatz ungeeigneten Nadelwald angelockt werden. Witterungsbedingungen während der Flugzeit : Lufttemperatur 14°C , schwacher

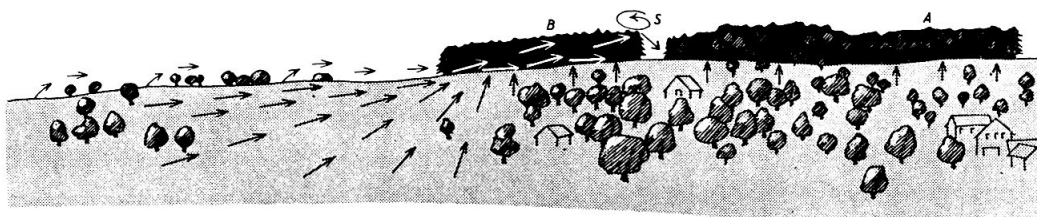


Abb. 8. — Anflug der Maikäfer an einen Nadelwald (Wädenswil). Schwarz : Fichten ; schraffiert : Laubbäume (im Vordergrund Obstbäume, am Waldrand Eichen und Buchen). A. Beobachtungsort am 2. Mai, B. am 3. Mai. Die Käfer werden vom Nadelwald (B) angelockt, steigen längs der Waldfront in die Wipfelregion, führen an der höchsten Stelle (S) Rundflüge aus, gehen im Sturzflug wieder in die Tiefe und fliegen nach dem Mischwald (A) weiter.

Westwind, gewitterig; bewölkt, besonders im Westen. Das nahe Einzugsgebiet ist grösser als am ersten Beobachtungsort und erstreckt sich nach SW und NW über leicht abfallende, gleichmässig exponierte Wiesenflächen von etwa 15 Hektaren. Die Zahl der anfliegenden Käfer nimmt rasch zu: 7 Uhr 55 19 Käfer, 8 Uhr 00 340, 8 Uhr 05 4000; dann wird das Zählen ganz unmöglich, eine dichte Wolke zieht über die Felder gegen den Waldrand, es mögen in 5 Minuten etwa 50 000 bis 200 000 Käfer sein. Dieser ausserordentliche Anflug dauert ungefähr 15 Minuten.

Die Käfer fliegen grösstenteils in spitzem Winkel aus W gegen den Waldrand, teilweise aus SW im rechten Winkel. Der Wald wird auch von der anderen Seite her (NE, N, NW) schwach befliegen. Die Flughöhe über den Wiesen beträgt wieder 1—2 Meter. Das Verhalten vor der Waldfront ist unterschiedlich. Ein Teil der Käfer dreht schon in $\frac{1}{2}$ bis 2 Meter Entfernung von der Kronentraufe gegen SE ab und fliegt dann längs dem Waldrand weiter. Andere werden unmittelbar vor oder unter den überhängenden Ästen abgestoppt und steigen im Steilflug hinauf an die äussersten Astpartien. Sie beginnen in einer Entfernung von 5—40 cm vor den Ästen allmählich in die höheren Kronenregionen hinauf zu fliegen. Die Käfer dringen kaum in den Wald ein, sondern ziehen in Form dichter Schwaden Richtung SE in die Höhe. Vereinzelte Individuen setzten sich auf die Fichtenäste. Die Käferschwaden fliessen schliesslich in den Wipfeln und an den Flanken der am SE-Ende stehenden Bäume zusammen und bilden eine bienenschwarmartige Wolke (Abb. 8, S). Hier können charakteristische Rundflüge beobachtet werden, welche offenbar der Orientierung dienen. Aus der Wolke lösen sich ständig Gruppen, die im Sturzflug im Winkel von 45° Richtung SE auf die Wiese hinabfliegen, um hier in ihrer ursprünglichen Flughöhe von 1—2 Metern über dem Boden nach dem 80 Meter entfernten, benachbarten Waldrand weiterzuziehen.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Maikäfer bei ihrem ersten Ausflug auch hochliegende Nadelwälder anfliegen, welche als Frassplätze kaum geeignet sind. Die Käfer können offenbar erst auf relativ kleine Entfernung geeignete von ungeeigneten Frassbäumen unterscheiden. Sie ziehen in der Kronenregion aufwärts bis zum höchsten Punkt am Ende des Waldes und müssen sich in Rundflügen neu orientieren. Ein benachbarter Wald wird nicht direkt von Krone zu Krone angefliegen, sondern die Tiere gehen zuerst wieder auf die ursprüngliche Flughöhe hinunter.

Am 9. Mai kontrollierte ich den Befall an diesem stark befliegenen Waldrand mit einem Feldstecher von einer 20 m hohen Fichte aus und zählte die Käfer auf verschiedenen Baumarten pro Meter Astlänge:

Kiefer an der Waldfront: 10×0

Fichten an der Waldfront: 0, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 2, 2

Fichten, Wipfelpartie, 5—10 m tief: 10×0

Buche, obere Partie, 15 m tief: 13, 15, 19, 25, 29

Eiche am Waldrand: 17, 23, 46

Eiche obere Partie, 10 m tief: 14, 38, 40, 42

Auf den Fichten sitzen sämtliche Käfer an männlichen Blüten und erzeugen hier charakteristische Frass-Spuren. Die Eiche am Waldrand ist in ihrer ganzen Höhe annähernd kahl gefressen, Eichen und Buchen im Innern des Waldes zeigen schwere Schäden in der oberen Kronenhälfte. Trotz des massiven Befluges der Fichtenwaldfront werden schliesslich die vereinzelt Eichen und Buchen als Frassbäume eindeutig bevorzugt.

Um zu prüfen, ob auch kleine künstliche Attrappen angefliegen werden, stellten wir am 18. Mai ein Netz von 20 m Länge, 2 m Höhe und 2 cm Maschenweite an einen Abhang in eine bekannte und stark beflogene Schwärmbahn westlich Hirzel (Kt. Zürich). Hinter der rechten Hälfte errichteten wir im Abstand von 2 m eine schwarze Stoffattrappe von 5 m Länge und 2 m Höhe. Der untere Rand des Netzes war 50 cm über dem Boden, derjenige der Attrappe 80 cm. Während des Fluges wurden nun alle Käfer von einem je 2 m breiten Streifen des Netzes abgesammelt, und zwar direkt vor der Attrappe und rechts ausserhalb des Bereiches des Stoffschirmes. Die Attrappe war so aufgestellt, dass sie vom anfliegenden Käfer als Silhouette vor dem Osthimmel erkannt werden musste. Der Himmel war klar und der Ausflug ziemlich stark. Die Attrappe wirkte statt anziehend deutlich als Hindernis und wurde von den Maikäfern um- oder sofort überflogen. Vor ihr sammelten wir insgesamt 137 Käfer, im gleich grossen Kontrollfeld daneben 365. Dieses Ergebnis deutet vielleicht darauf hin, dass dunkle Flächen eine bestimmte Minimalgrösse besitzen müssen, um attraktiv zu wirken. Eine kleine Attrappe, welche plötzlich auftaucht und im Gesichtsfeld rasch wächst, kann eine hohe ferne, die nur allmählich an Grösse zunimmt, nicht ersetzen.

3. Die Bedeutung der Silhouettenhöhe bei der Wahl ferner Flugziele

Wenn aus den Beobachtungen vom 3. Mai hervorging, dass die optische Orientierung beim Ausflug offenbar eine grosse Rolle spielt und hohe Silhouetten besonders attraktiv wirken, so versuchte ich in einer weiteren Beobachtungsreihe, die Präzision dieses Orientierungsvermögens näher kennenzulernen. Es musste vorerst ein Gelände gefunden werden mit zwei Silhouetten von ähnlicher Struktur und Form, jedoch unterschiedlicher tatsächlicher Höhe, die gegeneinander ausgespielt werden konnten. Solche ideale Bedingungen bietet das Wehntal (Kanton Zürich), das im Süden durch den geraden Grat der Lägern und im Norden durch die Egg begrenzt wird. In der Gegend von Schleinikon besitzen beide Höhenzüge einen sehr ähnlichen Umriss. Der Lägerngrat liegt jedoch 400 m über dem Talboden, die Südkante der Egg nur 170 m. Lägern und Egg sind in ihren oberen Partien bewaldet und als Frassorte der Maikäfer geeignet. Infolge der WE-Richtung des Tales muss zur Zeit des Maikäferfluges auch kein störender Einfluss des hellen Westhimmels befürchtet werden.

Am 5. Mai stellten sich 6 Beobachter in gleichen Abständen in einer Linie auf, die quer durch die Talebene verläuft, ungefähr von P. 460 nach P. 480 der Siegfriedkarte. Sie hatten die Aufgabe, die Flugrichtung der Käfer zu kontrollieren. Sobald sich ein einheitlicher Flug gegen die Lägern oder Egg feststellen liess, wurden die Beobachtungsposten näher zusammengerückt, um die Flugscheide (SCHNEIDER 1951),

d. h. den Punkt im Gelände, wo Egg und Lägern für den Maikäfer gleich attraktiv wirken, genau festzulegen. Diese Kontrolle wurde am 6. und 7. Mai wiederholt.

In einer Zone von 10—20 m Breite machten die Käfer weite Rundflüge und es war schwierig, die vorherrschende Flugrichtung zu bestimmen. Ausserhalb dieses Bereiches flogen sie annähernd 100%ig entweder gegen die Lägern oder gegen die Egg. Die Mitte der unbestimmten Zone lag an den drei Abenden nicht genau am gleichen Ort, doch betrug die Abweichung nicht viel mehr als 10 m. Die Flüge waren stark genug, dass man sich ein gutes Bild von der allgemeinen Flugrichtung machen konnte; der Horizont war klar oder schwach bewölkt.

Später wurde von der Flugscheide (= Mitte der unbestimmten Zone) aus das Panorama photographiert (Tafel I, A), stark vergrössert, die Horizontlinie eingetragen und jede Silhouette planimetrisch ausgemessen. Als maximale Silhouettenhöhe bezeichne ich den Winkel zwischen dem höchsten, vom Maikäfer wahrnehmbaren Punkt der Silhouette und dem astronomischen Horizont. Die mittlere Silhouettenhöhe (50) entspricht der Höhe eines Rechtecks vom Inhalt der Silhouette, gemessen in Winkelgraden und bezogen auf einen Horizontabschnitt von 50° Breite. Die Berechnung der Silhouettenhöhe geht im Folgenden aus technischen Gründen nur bis zu einer Genauigkeit von $\mp 3'$. Für den Punkt bei Schleinikon, wo Lägern und Egg gleich attraktiv wirken, erhielt ich folgende Werte:

	max. Silhouettenhöhe	mittl. Silhouettenhöhe (50)
Lägern	10° 0'	9° 38'
Egg	10° 12'	9° 43'

Die Flugscheide liegt also ziemlich genau dort, wo Lägern und Egg gleich hoch zu sein scheinen (Abb. 12 A, S). Da die Egg in Wirklichkeit niedriger ist als die Lägern, befindet sich diese Linie näher bei der Egg. Das Einzugsgebiet der Egg ist demnach wesentlich kleiner als dasjenige der Lägern. In der Flugrichtung der Maikäfer liegt der Waldrand der Egg in einer Entfernung von 750 m, in der Richtung Lägern müssen die Käfer dagegen 1250 m weit fliegen, um zum nächsten Frassort zu gelangen. Man sieht daraus, dass bei der Wahl der Flugrichtung nicht der Ort geeigneter Frassplätze, sondern allein die Höhe der Silhouette massgebend ist.

Am 20. Mai 1952 prüften wir auf der Flugscheide Schleinikon die Flugrichtung einiger Einzelkäfer (Himmel über beiden Silhouetten wolkenlos, 11° C, E-Wind 1,7 m/sec.).

Maikäferart	<i>vulgaris</i>		<i>hippocastani</i>	
	Lägern	Egg	Lägern	Egg
Flugscheide	3	5	3	3
50 m südl. der Flugsch.	1	1	3	1
100 m südl. der Flugsch.	4	0	—	—

Auf der Flugscheide werden Lägern und Egg angefliegen, südlich dieser Linie überwiegt die Südrichtung. *Hippocastani* scheint sich in dieser Situation ähnlich zu orientieren wie *vulgaris*, und das Ergebnis stimmt ziemlich gut mit den vorjährigen Beobachtungen in der Schwärmbahn überein.

Am 5. Mai 1951 machten wir Flugbeobachtungen in der Ebene nördlich Embrach (Kt. Zürich), welche im Norden vom Irchel (685 m),

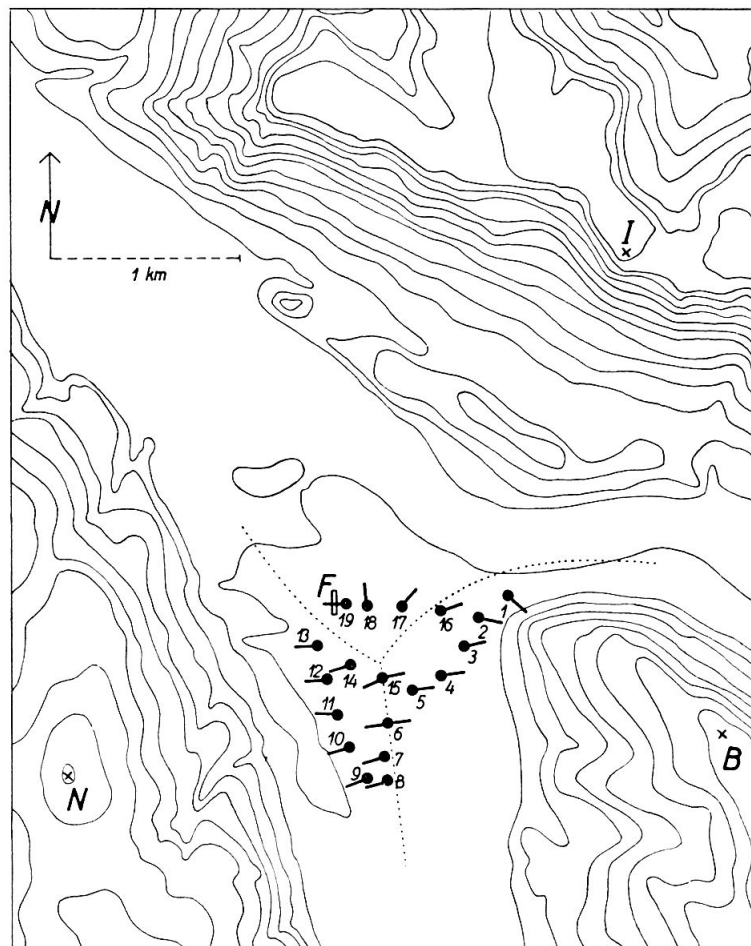


Abb. 9. — Bestimmung der Flugscheiden in einer Ebene zwischen drei Höhenzügen (Embrach). I : Irchel, N : Neubruch, B : Blauen, F : Fabrikgebäude ; nummerierte schwarze Punkte : Beobachtungsorte, die kurzen schwarzen Striche geben die Flugrichtung an ; punktierte Linien : ungefähre Verlauf der Flugscheiden. Abstand der Höhenkurven 20 m (Höhenkurven unter 410 m im NW nicht eingezeichnet).

im Osten vom Blauen (613 m) und im Westen vom Neubruch (601 m) umschlossen ist (Abb. 9). Der flache Talboden selbst liegt auf einer Höhe von 430 m und ist grösstenteils frei von störenden Baumgruppen und Häusern. Die drei Höhenzüge sind besonders in den oberen Partien mit Mischwald bewachsen und stellen geeignete Frassplätze für Maikäfer dar. Die Ebene wird von mehreren Autostrassen durchzogen, welche versuchstechnisch ideal angeordnet sind. Hier richteten wir in Abständen von je 200 m 19 Kontrollposten ein.

Der Nachmittag war warm und sonnig, doch sank die Temperatur um 8 Uhr 00 auf 10° C, bis 8 Uhr 30 sogar auf 9°. Es war beinahe windstill, bis auf eine Wolkenbank im Westen nur schwach bewölkt. Das Flugmaximum wurde etwa um 8 Uhr 20 ermittelt. Die Versuchsergebnisse und deren Auswertung sind in Abbildung 9 und 10 und in der nachstehenden Tabelle zusammengefasst. Der Flug war schwach, pro

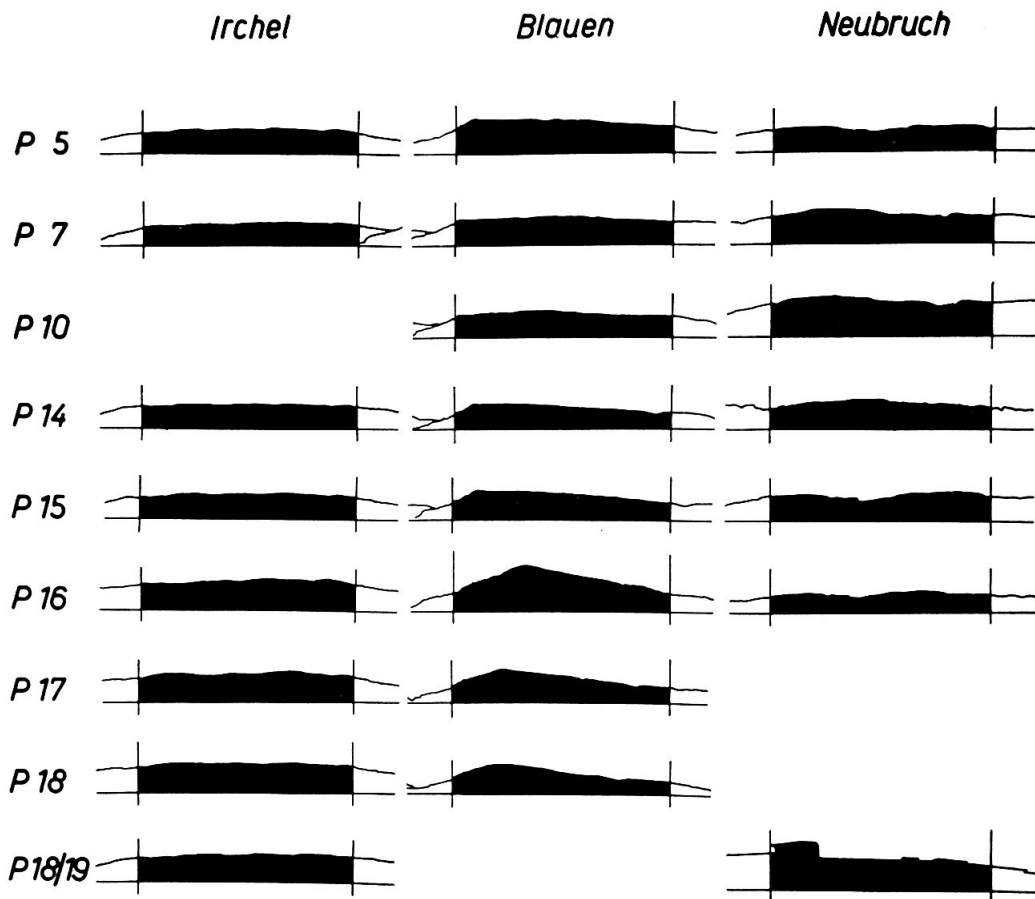


Abb. 10. — Abhängigkeit der Flugrichtung von der Silhouettenhöhe in der Ebene von Embrach (siehe Abb. 9). Panoramaausschnitte über der Horizontalebene in einer Breite von 50° schwarz hervorgehoben. Flugrichtung Irchel: Punkt 17, 18; Blauen: 5, (16); Neubruch: 7, 10, 14; bei Punkt 15 (Flugscheide) fliegen ebenso viele Käfer nach dem Blauen wie nach dem Neubruch, zwischen Punkt 18 und 19 werden die Käfer vom Irchel nach der ebenso hohen oder höheren Silhouette des Fabrikgebäudes abgelenkt.

Kontrollort zählten wir nur 20 bis 250 Käfer. Abgesehen von den Orten in der Nähe einer Flugscheide flogen die Käfer derart ausgerichtet einem bestimmten Ziele zu, dass über die Flugrichtung kein Zweifel aufkommen konnte. Einen solchen einheitlichen Flug beobachteten wir an folgenden Punkten :

<i>Ziel :</i>	<i>Kontrollposten :</i>
Blauen	1, 2, 3, 4, 5
Neubrich	7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14
Irchel	17, 18.

An den Punkten 6, 15, 16 und zwischen 18 und 19 flogen die Käfer nach 2—3 verschiedenen Richtungen. Hier lohnt sich eine genauere Untersuchung des Panoramacharakters.

In der folgenden Tabelle sind die Höhen der Silhouetten für einzelne Punkte wiedergegeben :

Punkt	Maximale Silhouettenhöhe			Mittlere Silhouettenhöhe (50)		
	Irchel	Blauen	Neubrich	Irchel	Blauen	Neubrich
14	6° 0'	6° 12'	7° 0'	5° 42'	5° 18'	6° 18'
15	6° 0'	7° 0'	6° 36'	5° 48'	6° 6'	6° 0'
16	7° 24'	10° 48'	5° 0'	6° 54'	7° 54'	4° 36'
17	7° 24'	8° 0'	—	6° 48'	6° 0'	—

Bei Punkt 14 stiegen viele Käfer aus dem Gras und beschrieben in der Luft mehrere Spiralen und Schleifen mit relativ kleinem Durchmesser, bevor sie in der Richtung Neubrich davonflogen. Die mit jeder Umdrehung grösser werdenden Rundflüge von etwa 0,5 bis 2 m Durchmesser liefen beispielsweise dreimal in der Richtung des Uhrzeigers und darauf fünfmal in der Gegenrichtung. Ganz anders lagen die Verhältnisse beim benachbarten Punkt 15, wo der übliche kurze und kleinspiralige Flug allmählich in einen weit ausholenden Spiralfly mit Runden von etwa 10—20 m Durchmesser überging. Die Käfer schienen hier zu zögern, sich für eine bestimmte Flugrichtung zu entscheiden und flogen schliesslich zu je etwa 50 % gegen den Blauen und gegen den Neubrich. Ein Blick auf die Tabelle und auf Abbildung 10 zeigt, dass bei Punkt 14 der maximale und mittlere Silhouettenwinkel des Neubrichs etwas grösser ist als derjenige des Blauen und Irchels, ein Unterschied, der offenbar im Wahrnehmungsbereich des Maikäfers liegt. Andererseits nähern sich die beiden Werte für den Blauen und Neubrich bei Punkt 15 so sehr, dass sie für den Käfer gleichwertig sind. Der merkwürdige weitgespannte Rundflug ist ein sprechender Ausdruck für dieses Dilemma.

Bei Punkt 16 war die Flugrichtung nicht einheitlich. Sie streute vom rechten Ausläufer des Irchels über die tief eingeschnittene Lücke

bis gegen die Kuppe des Blauen. Die Flüge gegen den Blauen sind auf Grund der Werte in der Tabelle verständlich, denn die maximale und mittlere Silhouettenhöhe ist hier deutlich grösser als für den Irchel. Warum fliegen jedoch nicht alle Käfer gegen den Blauen? Zur Erklärung muss man sich vergegenwärtigen, dass der Punkt 16 schon sehr nahe am Steilabhang des Blauen liegt. Wenn wir entlang der Flugbahn « Lücke » oder « Irchelausläufer » zurückgehen, wird die Silhouette des Blauen sehr rasch kleiner. Bei Punkt 17 ist seine mittlere Silhouettenhöhe schon wesentlich geringer als diejenige des Irchels. Wir kommen beim Zurückschreiten deshalb bald zu einem Punkt, wo die Silhouetten von Irchel und Blauen gleich attraktiv wirken, und die Käfer scheinen in diesem Fall, wenn der Winkel zwischen den beiden Erhebungen nur etwa 90° beträgt, in die Lücke zwischen die beiden Attraktionsflächen, d. h. in der Richtung der Winkelhalbierenden zu fliegen. Beim Flug in die Lücke wächst die Silhouette des Blauen infolge der kürzeren Entfernung viel rascher, die Symmetrie wird gestört und die Käfer wenden sich nun, sobald der Reiz ausreicht, nach einer spitzwinkligen Richtungskorrektur endgültig dem Blauen zu. In der Fortsetzung der Flugbahn « Lücke » bei Punkt 1 fliegen sämtliche Käfer gegen die Kuppe des Blauen.

Bei Punkt 17 fliegen alle Käfer gegen den Irchel, obwohl der maximale Silhouettenwinkel des Blauen etwas grösser ist (siehe Tabelle und Abb. 10). Die Silhouette des Blauen ist ein flaches Dreieck, die des Irchels ein langgestreckter Kreisbogen. Man sieht daraus, dass die Attraktionswirkung nicht allein von der Höhe, sondern ebenfalls von der Breite der Silhouette abhängig ist. Diesem Umstand ist mit der Bestimmung der mittleren Silhouettenhöhe Rechnung getragen worden. Es muss jedoch betont werden, dass die Wahl einer Breite von 50° nur eine Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse darstellt, die sich bei der Auswertung ruhiger und gerader Horizontlinien bewährt hat.

Gehen wir weiter zu Punkt 18, so hält der eindeutige Flug gegen den Irchel an, und erst zwischen Punkt 18 und 19 stellen sich wieder Komplikationen ein. Im Westen steht nämlich ein langgestrecktes Fabrikgebäude. Sobald die scheinbare Höhe dieser Fabrik etwa so gross wird wie diejenige des Irchels, fliegen sämtliche Käfer direkt auf die Fabrik zu, wie wenn es sich um einen Bergzug oder Waldrand handeln würde. Über die grosse Anziehungswirkung der Fabrik kann kein Zweifel bestehen, denn es konnten etwa 100 Käfer gezählt werden, welche an der Fabrikfront emporflogen und dann in westlicher Richtung über den First hinwegsetzten. Die Fabrik wirkt als Attrappe wie der Nadelwald oberhalb Wädenswil, die Farbe der Attraktionsfläche ist offenbar ohne entscheidende Bedeutung.

Während in Schleinikon und Embrach Bergsilhouetten miteinander verglichen wurden, deren absolute Höhen in der gleichen Grössenordnung liegen, folgt nun ein Beispiel, in welchem die eine Silhouette

(Berg) beinahe zehnmal höher ist als die andere (Wald). In der Ebene südlich Hüntwangen (Zürich) bestimmten wir die theoretische Flugscheide zwischen dem Wald im Süden und den Hügeln Bähl-Stocken im NW des Dorfes. Von hier aus errichteten wir auf einem Feldweg Richtung Berg in Abständen von je 50 Meter weitere Kontrollposten und liessen von diesen Punkten am 17. Juni 1952 *vulgaris* und *hippocastani*, am 28. Juni nur *vulgaris* fliegen. An beiden Abenden war es windstill, am 17. gleichmässig bedeckt und 17° C, am 28. wolkenlos und 15° C. Die Ergebnisse der beiden Tage stimmen soweit überein, dass sie zusammengefasst werden können :

Art	<i>vulgaris</i>		<i>hippocastani</i>	
	Berg	Wald	Berg	Wald
50 m nördl. theoret. Flugsch. . . .	—	—	0	3
100 m » » » . . .	4	4	0	2
150 m » » » . . .	1	1	1	3
200 m » » » . . .	9	0	1	2

In Bezug auf *vulgaris* gilt auch hier die Regel, dass die tatsächlich höhere Silhouette ein breiteres Einzugsgebiet besitzt als die niedrigere. 400 m vom Waldrand weg fliegen schon sämtliche Käfer nach der 1000—2000 m weit entfernten Silhouette im Norden, etwa 300 m vom Waldrand liegt die tatsächliche Flugscheide, bei 200 m die theoretische, wo die beiden Silhouetten gleich hoch sind. Die Käfer richten sich in diesem Fall offenbar nicht allein nach der Silhouettenhöhe, sondern auch nach der Entfernung ; eine nahe Waldsilhouette ist dunkler als eine entfernte. Viel auffälliger ist dagegen die Abweichung bei *hippocastani*, indem hier die Käfer noch in einer Entfernung von 150—200 m von der theoretischen Flugscheide mehrheitlich gegen den Wald fliegen. Sie scheinen sich vom hellen NNW-Himmel abzuwenden oder vom Wald als solchem, der von hier aus von den Hügeln jenseits des Rheins (Laubberg, Hiltenberg) überragt wird, angelockt zu werden.

Noch extremer liegen die Verhältnisse in der Thurebene bei Sängen südl. Weinfelden (Thurgau), wo 1952 an vier Abenden der Verlauf der Schwärmbahnen von *vulgaris* bestimmt worden ist. Hier kommen folgende Objekte als Flugziele in Frage : im SW der lockere schmale, im Hintergrund durch die Hügel südlich der Thur abgeschirmte Uferwald, im NE ein geschlossener Fichtenwald von ausgeglichener Höhe (Obere Au) und im N der Ottenberg, welcher sich 250 m über das Tal erhebt. Obwohl der Ottenberg als Silhouette dominiert, trennen sich die Schwärmbahnen nicht längs den Wäldern auf der theoretischen Flugscheide, sondern das Einzugsgebiet der beiden Wälder ist verhältnismässig gross. Für einen Punkt auf der Flugscheide zwischen Oberer Au und Uferwald, wo noch keine Käfer nach dem Ottenberg

fliegen, berechneten wir folgende mittlere Silhouettenhöhe (50): Ottenberg 4°36', Obere Au 2°54', Uferwald mit den dahinter liegenden Hügeln 2°54'. Die entsprechenden Entfernungen sind nach dem Ottenberg 2600 m, Obere Au 350 m, Uferwald 420 m. Die tatsächliche Flugscheide zwischen Ottenberg und Oberer Au liegt etwa 350 m vom Waldrand entfernt, die theoretische nur 180 m, was einer distanzbedingten Abweichung von etwa 170 m entspricht.

4. Bedeutung der Silhouettenbreite

Die Flugbeobachtungen in Embrach 1951 wiesen schon auf die Tatsache hin, dass die Attraktivität einer Silhouette nicht allein durch die maximale Höhe, sondern auch durch die Breite bestimmt wird. Der dreieckige « Blauen » muss höher sein als der breite Irchel, um eine ähnliche Anziehungskraft auszuüben.

Nordöstlich Bleiken (Thurgau) liegen zwei Waldsilhouetten in einer Entfernung von 800 m einander gegenüber, es handelt sich um Fichtenwald mit eingestreuten Laubbäumen. Am 27., 28. und 30. April 1952 bestimmten wir die Flugscheide. Diese Linie liegt nun an allen drei Abenden nicht in der Mitte, wo beide Wälder gleich hoch erscheinen, sondern ist um etwa 35 m gegen Norden verschoben. Von hier aus ist der Wald im Norden etwa 50° breit und flach-dreieckig, im Süden etwa 90° breit und asymmetrisch. Eine planimetrische Ausmessung des Panoramas ergibt folgende Werte auf der Flugscheide:

Wald	Maximale Silhouettenh.	Mittlere Silhouettenh. bez. auf 50°	Mittlere Silhouettenh. bez. auf 70°	Mittlere Silhouettenh. bez. auf 90°
Nord	9° 12'	6° 24'	5° 48'	4° 36'
Süd	6° 48'	5° 24'	5° 12'	4° 36'

Wenn auch hier die in Schleinikon und Embrach zu Tage getretenen Beziehungen gültig sind und der Attraktionsgrad von der mittleren Silhouettenhöhe abhängt, so kommen wir auf der Flugscheide erst dann zu einer Übereinstimmung der mittleren Silhouettenhöhen, wenn wir den Sehwinkel auf 90° erweitern. Diese Beobachtung lässt den Schluss zu, dass der Maikäfer beim Entscheid für ein Flugziel nicht nur einen schmalen Horizontausschnitt berücksichtigt, sondern einen Breitenwinkel von etwa 90° gesamthaft erfasst. Die aus praktischen Gründen in andern Versuchen berechnete mittlere Silhouettenhöhe (50) bezogen auf eine Breite von 50° gilt daher nur für relativ breite, in ihren Konturen ruhige Silhouetten.

Die Ebene zwischen Märwil und Affeltrangen (Thurgau) ist im SE und NW von langgestreckten niedern, vorwiegend mit Fichtenwald

bewachsenen Hügeln eingerahmt. Dazwischen steht ein isoliertes kompaktes Wäldchen (Fichten von hohen Eichen umsäumt), dessen Silhouette sich von der Schmalseite (SWW) scharf vom Himmel abhebt, annähernd rechteckig, zweimal so breit wie hoch. Tafel I, D gibt das Panorama wieder von einem Punkt, wo die Silhouetten der beiden bewaldeten Hügel etwa die gleiche maximale Höhe ($6^{\circ}12'$) aufweisen wie diejenige des kleinen Wäldchens. Wir befinden uns hier (Punkt 105) 213 m von der Front des Wäldchens entfernt und je etwa 400 m von den Hügeln im SE und NW. Die mittlere Silhouettenhöhe bezogen auf eine Breite von 90° beträgt hier gegen NW und SE etwa $5^{\circ}6'$, gegen das Wäldchen nur $2^{\circ}36'$. Von hier aus folgen die Kontrollposten 106, 107 und 108 im Abstand von je 50 m Richtung Wäldchen; je mehr wir uns dem Wäldchen nähern, desto höher wird auch der linke Flügel der Silhouette im SE.

Am 27., 28. und 29. April 1952 wurden die Richtungen der Schwärmbahnen bestimmt, am 16. Mai und 10. Juni liessen wir an verschiedenen Orten markierte Käfer fliegen (16 *vulgaris*, 13 *hippocastani*). Am 16. Mai war es bedeckt, windstill, 16° C zur Zeit des Fluges, am 10. Juni wolkenlos, windstill, 12° C. Die Ergebnisse aller dieser Kontrollen stimmen soweit überein, dass sie zusammengefasst werden können:

Kontrollort	Art	Flugziel
105	<i>vulgaris</i>	Mitte Hügel SE
106	»	» »
106	<i>hippocastani</i>	» »
107	<i>vulgaris</i>	» »
107	<i>hippocastani</i>	» »
10 m westl.		
108	<i>vulgaris</i>	Hügel S (1); Winkelhalbierende Wäldchen-Hügel S, dann Hügel S(2); Winkelhalbierende Wäldchen-Hügel S, dann Wäldchen (1); weite Rundflüge bis Nähe Waldrand, dann Wäldchen (3); Winkelhalbierende Hügel N-Wäldchen (1)
108	<i>vulgaris</i>	Meist Winkelhalbierende Wäldchen-Hügel S
108	<i>hippocastani</i>	Winkelhalbierende Hügel N-Wäldchen (1)
10 m östl.		
108	<i>vulgaris</i>	Winkelhalbierende Wäldchen-Hügel S, dann Wäldchen (1); Wäldchen (1); Winkelhalbierende Hügel N-Wäldchen (2)
108	<i>hippocastani</i>	Höchster Punkt Hügel S (4); Winkelhalbierende Wäldchen-Hügel S, dann Wäldchen (1), Hügel N (1)

Beide Maikäferarten verhalten sich in dieser Umgebung sehr ähnlich. Die schmale Silhouette des kleinen Wäldchens ist viel weniger attraktiv als die beiden breiten, flachen. Die vertikale Komponente des Umrisses scheint unwirksam zu sein. Auch in einer Entfernung von 70—50 m wird die hohe Silhouette noch nicht direkt angefliegen.

Die Käfer fassen entweder Wäldchen und Hügel im Süden oder Norden gesamthaft als Attraktionsfläche auf, fliegen in der Winkelhalbierenden zwischen beide Silhouetten hinein und werden gelegentlich nach dem Wäldchen abgelenkt, oder sie beschreiben weite Rundflüge, weil sie sich auf der Flugscheide zwischen den beiden Hügeln befinden, und geraten damit allmählich in den Attraktionsbereich des Wäldchens. Der mit Eichen besetzte Waldrand wird für *vulgaris* erst auf eine Entfernung von etwa 40 m konkurrenzfähig gegenüber den breiten Hügeln S und N, obwohl der Waldrand dort auf beiden Seiten etwa 300 m weit entfernt ist.

Selbstverständlich sagt dieser Versuch nichts aus über die absolute Attraktionswirkung einer schmalen Silhouette. Der kleine Wald würde vermutlich auf eine viel grössere Entfernung angefliegen, wenn er allein in einer Ebene stehen würde. Gegenüber einer breiten, wenn auch niederen Silhouette ist er jedoch erst auf kurze Distanz konkurrenzfähig und besitzt somit eine geringe relative Attraktionswirkung.

Übrigens zeigte der Versuch wiederum, dass die beiden Arten nicht unbedingt vom kontrastreichsten Horizontabschnitt angelockt werden. Der Kontrast Hügel-Himmel an der Stelle des Sonnenunterganges (etwa 296°) war zur Zeit des Fluges viel ausgeprägter als über dem Hügel im Süden, wo die meisten Käfer hinflogen. Die *hippocostani* haben im Anschluss an die Rundflüge oft eine geschlängelte Flugbahn auf das Ziel zu beschrieben, hie und da eine weitere Schleife einschaltend. *Vulgaris* flog bei Punkt 108 5—13, durchschnittlich 9 Kreise.

5. Formsehen der Maikäfer

Dass Feld- und Waldmaikäfer Einzelbäume optisch wahrnehmen können, unterliegt keinem Zweifel. Uns interessiert hier lediglich die Frage, ob sie schon beim ersten Ausflug durch Einzelbäume und Baumgruppen angelockt werden, besonders wenn ihnen noch andere attraktive Objekte zur Verfügung stehen. Um dieses Problem einer Lösung näher zu bringen, kehren wir wieder nach dem hoch gelegenen Nadelwald bei Stocken-Wädenswil zurück, wo wir am 2. und 3. Mai 1951 einem massiven Anflug beiwohnten. Als Fortsetzung der untern Waldecke zieht sich eine Reihe von etwa 12 grossen Birnbäumen auf dem Hügel gegen NW (Tafel II, G links). 75 Meter südwestlich der Baumreihe kontrollierten wir am 19. Juni, 11. und 14. Juli 1952 die Flugrichtung beider Maikäferarten (markierte Einzelkäfer, die von Schülern meist mehrere hundert Meter weit verfolgt wurden). Die Baumreihe hebt sich von hier aus deutlich gegen den Himmel ab, die Silhouette des Nadelwaldes (180 m) ist etwas höher, jedoch ziemlich schmal, und im SW liegt die weit entfernte (1350 m), jedoch breite Silhouette von Schlieregg-Schumel. Wenn die Maikäfer kontrastreiche Baumsilhouetten bevorzugen, müssen alle gegen die Birnbäume fliegen.

Flugrichtung	<i>vulgaris</i>			<i>hippocastani</i>		
	19.6.	11.7.	14.7.	19.6.	11.7.	14.7.
Bäume	1	6	0	1	(1)	1
(davon links, Mitte, rechts)	(0,1,0)	(3,2,1)		(0,0,1)	(1,0,0)	(0,0,1)
Wald	5	1	2	0	0	2
Hoher Ron (SSE) . . .	0	0	0	1	0	4
Schlieregg	0	1	6	3	3	0

Die Tabelle gibt die Flugrichtung der Einzelkäfer an, die 3—14 Rundflüge ausführten. Es fällt sofort auf, dass die Obstbäume nur am 11. Juli von *vulgaris* mehrheitlich als Flugziel gewählt worden sind. *Hippocastani* an allen drei Tagen und *vulgaris* am 19. Juni und 14. Juli wenden sich deutlich andern Zielen zu. Die Aufstellung zeigt ferner, dass die Flugrichtung speziell von *vulgaris* an diesem Beobachtungspunkt auffällig variiert. Nach den Feststellungen in der Flugbahn 1951 gehört der Beobachtungsort zum Einzugsgebiet des Nadelwaldes (angedeutet durch das Ergebnis vom 19. Juni). Die Abweichungen vom 11. und 14. Juli können weder aus dem physiologischen Zustand der Käfer noch aus Unterschieden der Temperatur und Windrichtung abgeleitet werden, dagegen scheint die Verteilung der Bewölkung eine entscheidende Rolle zu spielen: am 19. Juli war der ganze Himmel bedeckt, am 11. Juli nur hinter der Waldsilhouette und den Bäumen rechts bedeckt, über den Bäumen links und zur Hälfte über der Schlieregg hell; am 14. Juli lag hinter Wald und Bäumen eine dünne Wolkendecke, über der Schlieregg war der Himmel klar. Eine Wolkendecke, auch wenn sie dünn und hell erscheint, setzt demnach die Attraktionswirkung einer Silhouette herab (Kontrastwirkung für das Maikäferauge). *Melolontha vulgaris* fliegt bei klarem oder bedecktem Himmel vom Kontrollort vorwiegend gegen die hohe schmale Waldsilhouette. Wenn allein der Wald durch eine Wolkendecke entwertet wird, wird die Baumreihe, d. h. eine hohe, jedoch nicht kontinuierliche Silhouette angefliegen. Wenn Wald und Bäume wegen einer zusammenhängenden Wolkendecke als Flugziel wegfallen, wenden sich die Käfer der fernen Silhouette der Schlieregg zu.

Hippocastani orientiert sich offenbar weniger nach scharfen, kontrastreichen Baumsilhouetten, sondern bevorzugt primär relativ dunkle Panorama-Abschnitte, also in bezug auf Himmelsrichtung, Bewölkung und mittlere Silhouettenhöhe lichtarme Partien (SW, S, SE-Schlieregg, Hoher Ron, Wald). Innerhalb dieser Sektoren werden dann mit Vorliebe Einzelbäume und kleinere Baumgruppen angefliegen (Obstbäume im SW, Linde im SSE), deren Kronen nicht oder kaum über den Horizont hinausragen. Der Versuch zeigt also, dass Baumformen vor Wiesen und Wäldern für *hippocastani* viel attraktiver sind als solche, deren Kronen sich scharf vom Himmel abheben. Der Käfer, welcher

am 11. 7. gegen Norden flog (Bäume links), wurde mit einer Verspätung von einer halben Stunde aktiviert, als es schon sehr dunkel war. Die in der Richtung Schlieregg fliegenden Käfer orientierten sich nicht nach dem gleichen Ziel. *Hippocastani* flog eindeutig nach den beiden Birnbäumen im Vordergrund, *vulgaris* dagegen genau in die Mitte der breiten bewaldeten Bergsilhouette.

Unter Berücksichtigung dieser Erfahrung führten wir am 17. und 18. Juli 1952 westlich Niederweningen (Zürich) einen weiteren Versuch durch. Die Ergebnisse stimmen hier soweit überein, dass sie sich zusammenfassen lassen. Witterungsbedingungen am 17. Juli: wolkenlos, windstill bis leichter SW-Wind (0,7 m/sec); am 18. Juli bedeckt bis auf einzelne Wolkenfenster im Westen, windstill, 18° C. Ort des Sonnenuntergangs etwa 296°. Vor dem Kontrollort in SE-Richtung, also im dunkelsten Horizontabschnitt, liegt in einer Entfernung von etwa 150 m ein Baumgarten, im Hintergrund abgeschirmt durch den etwas mehr als 3 Kilometer entfernten Lägerngrat. Links am Abhang stehen weitere, näher gelegene Birnbäume, rechts erhebt sich ein flacher, bogenförmiger Grashügel, dessen oberer Rand etwa 180 m weit entfernt ist und die höchste Silhouette darstellt. Die mit Papierfahnen markierten Käfer wurden einzeln verfolgt. Ausflug von *hippocastani* am 18. Juli, 8.10—8.42, von *vulgaris* 8.46—8.56. Zahl der Rundflüge von *hippocastani* 3—10 durchschnittlich 7, von *vulgaris* 3—15 durchschnittlich 8. In Tafel II, F sind die Flugziele der beiden Arten angegeben. Es fällt sofort auf, dass alle 7 *vulgaris* trotz Gegenwart auffälliger Baumformen in der nahen Nachbarschaft den baumlosen Hügel rechts, d. h. die höchste Silhouette bevorzugen. Von 17 *hippocastani* fliegen dagegen 15 eindeutig die nahen Bäume oder Baumgruppen an und offenbaren damit einen ausgeprägten Formensinn. Die Käfer lassen sich aber nicht auf den Bäumen nieder, sondern gehen nach einer kurzen, gelegentlich wiederholten Prüfung der Krone aus einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ —1 Meter auf die Suche nach geeigneten Frassobjekten. Das sommerharte Laub der Birnbäume vermag die Tiere offenbar nicht zurückzuhalten.

Eine ähnliche Trennung der beiden Maikäferarten auf Grund ihres unterschiedlichen Orientierungsmodus gelang in der Nähe von Hütten (Zürich). In der Ebene am Westufer des Hüttensees kontrollierten wir an 4 Abenden im Mai 1952 vom gleichen Punkte aus die Flugrichtung von Einzelkäfern. *Hippocastani* (15 Stück) bevorzugt hier eindeutig abgeschirmte grosse Einzelbäume und Baumgruppen in SE-Richtung, während *vulgaris* (12 Stück) vorwiegend nach der 500 m entfernten, scharf gegen den NW-Himmel abstechenden Silhouette des Laubeggügels fliegt (Tafel II, E rechts). Weil der obere Rand der etwas höheren Silhouette des Hohen Ron etwa 2,5 Kilometer weit entfernt ist, wird er nur von wenigen Käfern angesteuert. Die Rundflüge und Spiralen von *hippocastani* bleiben nicht am Ort, sondern verschieben sich in der Richtung der bevorzugten Baumgruppe und werden schliesslich von

einem links und rechts hin und her pendelnden Flug auf das Ziel hin abgelöst. Erst nahe am Ziel wird der Flug gerade.

Am 25. Juni 1952 liessen wir in Beichlen (Wädenswil) 13 *hippocastani* in nördlicher Richtung gegen das 500 m breite Gerenholz fliegen. Der Wald steht auf einem flachen Hügel, vor dem Waldrand befindet sich am Hang links ein Baumgarten, den Hang rechts bedecken Wiesen und Acker. Wir wollten sehen, ob der Baumgarten die Flugrichtung beeinflusse. Aus 300 m Distanz liess sich keine Ablenkung nachweisen, die meisten Käfer flogen nach einer Scheune vor der Mitte der breiten Waldsilhouette. In 150 m Entfernung vom Obstgarten flogen 2 Käfer direkt gegen die Obstbäume, 2 gegen den Wald, führten auf halbem Wege grosse Rundflüge aus mit gegen 50 m Durchmesser, flogen zurück gegen eine Scheune und schwenkten schliesslich gegen den Obstgarten ab. Zwei weitere Käfer flogen direkt gegen die Scheunen in der Ebene, einer liess sich nach kurzem Suchen auf dem Dachrand nieder. Aus diesen Beobachtungen mag geschlossen werden, dass *hippocastani* erst auf relativ kurze Entfernung von Baumformen angelockt wird und dass mittelgrosse braune Holzscheunen, welche nicht als Silhouetten hervortreten, wie Bäume angeflogen werden können. Die Käfer schalten in bestimmten Situationen in den Geradflug Rundflüge ein und ändern plötzlich ihre allgemeine Flugrichtung, ohne vorher ein bestimmtes Ziel erreicht zu haben.

6. Vergleich von Nadelwald mit Laubwald

Wenn oberhalb Wädenswil festgestellt werden konnte, dass Nadelwald von Maikäfern massiv angeflogen wird, galt es nun noch, Nadelwald und Laubwald gegeneinander auszutesten. Es ist von Interesse zu wissen, ob die Käfer beim Anflug eine der zwei Waldarten bevorzugen, wenn ihnen beide nebeneinander zur Verfügung stehen.

Am 7. Mai 1951 führte ich in der Nähe von Koppigen (Kt. Bern) an zwei Waldrändern Flugbeobachtungen durch. Zur Zeit des Käferfluges war der Himmel bedeckt, es war praktisch windstill (zeitweise spürte man einen sehr leichten Ostwind), die Temperatur sank auf 11° C.

In der Kontrollstrecke « Geren » südwestlich Koppigen ist ein 120 m langer Nadelwald (Fichten mit spärlichem Buchenunterholz) links von Mischwald (Eichen, Buchen, Fichten), rechts von Laubwald (Eichen, Buchen) eingefasst. Die Fichten sind von ausgeglichener Höhe und bilden eine einheitliche dunkle Wand. Der Mischwald links zeigt eine zerrissene Silhouette, der Laubwald rechts ist von gleicher ausgeglichener Höhe wie die Fichten, jedoch stellenweise etwas locker und durchsichtig. Es liess sich keine Bevorzugung des Laubwaldes, d. h. der späteren Frassplätze erkennen. Im Gegenteil steuerten die Käfer von der Grenze Nadelwald-Laubwald deutlich dem Nadelwald

zu. Vor der Grenze Nadelwald-Mischwald verhielten sie sich eher indifferent.

Nördlich Koppigen stossen auf flachem Terrain ein Laubwald (Eichen, Buchen) und ein Nadelwald (Fichten) rechtwinklig zusammen. Die Fichten sind etwas höher als die Buchen und Eichen, doch ist die Baumgrösse innerhalb der beiden Abschnitte ziemlich einheitlich. Die Kontrollposten wurden entsprechend Abbildung 11 angeordnet.

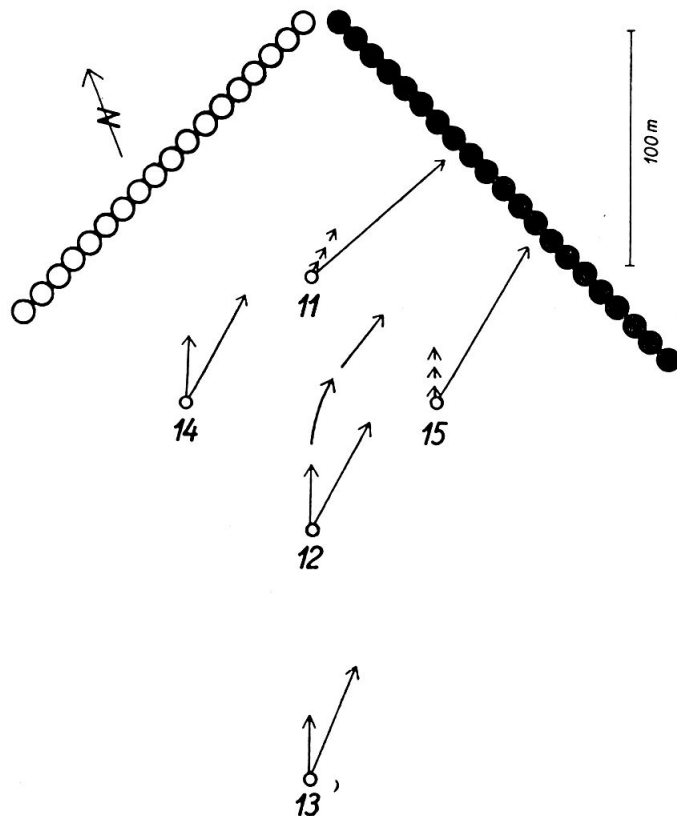


Abb. 11. — Verhalten der Maikäfer bei der Wahl zwischen Laubwald (Eichen und Buchen) und etwas höherem Nadelwald (Fichten). Weiss: Laubwald, schwarz: Nadelwald. Die Pfeile geben die Haupt- und Nebenflugrichtungen an. Die Länge der Pfeile entspricht dem prozentualen Anteil der am Beobachtungsort (Kreis mit Nummer) festgestellten, anfliegenden Maikäfer. Zwischen den Beobachtungspunkten 11, 12 und 15 schwenken die Käfer trotz der günstigen Frassplätze auf der linken Seite nach dem Nadelwald ab.

Die ursprüngliche Flugrichtung war nicht einheitlich, etwa ein Drittel der Käfer flog in der Richtung der Winkelhalbierenden, zwei Drittel gegen den Nadelwald rechts. Diese Situation gilt unverändert für Punkt 13, 12 und 14. Etwa 50 Meter vor Punkt 12 beobachtete ich jedoch, wie die Käfer der kleinen Komponente alle nach dem Nadelwald abbogen. Bei Punkt 11 und 15 war die kleine Komponente von etwa 30 % auf 5 % oder weniger zusammengeschmolzen, fast alle Käfer flogen auf die Mitte des Nadelwaldes zu. Der Nadelwald zieht die Käfer deutlich stärker an als der Laubwald, doch ist einzig aus diesem Versuch nicht ersichtlich, ob dieses Ver-

halten dem grösseren Silhouettenwinkel oder eventuell auch dem tieferen Kontrast des Nadelwaldes gegen den Himmel zuzuschreiben sei. Die maximale und mittlere Silhouettenhöhe (50) zeigen bei Punkt 14 und 12 und in der Mitte zwischen 12 und 11 (Wendepunkt) folgende Werte:

Kontroll- punkt	max. Silhouettenhöhe		mittl. Silhouettenhöhe (50)		
	Laubwald	Nadelwald	Laubwald	Nadelwald	Differenz
14	13° 12'	10° 12'	12° 0'	11° 36'	— 0° 24'
12	8° 0'	10° 0'	6° 36'	8° 30'	+ 1° 54'
11/12	—	—	9° 34'	12° 19'	+ 2° 45'

Die anfliegenden Käfer behalten, wie man sieht, recht lange ihre ursprüngliche Flugrichtung bei. Erst bei einer Differenz der mittleren Silhouettenhöhe links und rechts von 2°45' ist die Asymmetrie des optischen Reizes so gross, dass sie trotz ihres Beharrungsvermögens eine spitzwinklige Korrektur der Flugrichtung von 38° vornehmen.

Ein Tag nach der Flugbeobachtung zählten wir auf den Fichten viel mehr Käfer als auf den Eichen und Buchen am Waldrand links, nämlich 3 bis maximal 10 pro Meter Astlänge. In der Nadelwaldfront stand eine einzige Eiche mit Massenbefall und schweren Frass-Schäden. Die Käferzahl pro Meter Astlänge betrug hier trotz der Bespritzung mit einem Hexa-Präparat vor 4 Tagen 2—48, durchschnittlich 12; am Boden lagen 208 Käfer pro m². Am Rande des benachbarten Laubwaldes zählten wir auf Eichen gleicher Höhe 0—2, durchschnittlich 0,14 Käfer, am Boden 18 pro m². Diese Zahlen deuten auf eine fortlaufende sekundäre Zuwanderung von den Fichten nach der isolierten Eiche hin.

Der massive Beflug von Nadelwäldern hat zur Folge, dass sich hier vorübergehend grosse Mengen Käfer niederlassen können. Auf Fichten nagen sie vorwiegend an männlichen Blüten und an den zarten Maitrieben. Die Käfer und ihre Frassschäden sind hier viel weniger auffällig als an Eichen und Buchen. Solche Ansammlungen an Rottannen beobachtete ich auch an andern Orten (z. B. Wädenswil, Müswanger Almend- Luzern). Die Käfer suchen bald bessere Frassbäume und es ist mir kein Fall bekannt, dass sie ihre Ovarientwicklung auf Fichten vollendet hätten. Eichen und Buchen mitten in Nadelwaldfronten leiden besonders unter diesen Wanderungen und bilden auffällige Befallskonzentrationen von praktischer Bedeutung.

7. Die distanzbedingte Sichtgrenze

Auch südlich der Lägern, in Otelfingen, konnte ein Mitarbeiter gewonnen werden, der die Flugscheide im Furttal zwischen Lägern und Altberg markierte. Die Höhendifferenz vom Tal zum Lägergrat beträgt hier etwa 430 m, zum Altberg dagegen nur 170 m (Abb. 12, B). Die Kontrolle fiel auf den 5. Mai 1951 und wurde am folgenden Tag wiederholt. Der Himmel war an beiden Abenden schwach bewölkt, und der Umriss der beiden Höhenzüge im Norden und Süden trat

scharf hervor. Die Flugscheide war wieder durch die weit ausholenden Spiralflüge charakterisiert. Nördlich und südlich dieser etwa 30 m breiten Zone flogen alle Käfer nach Norden bzw. Süden. Die Flug-

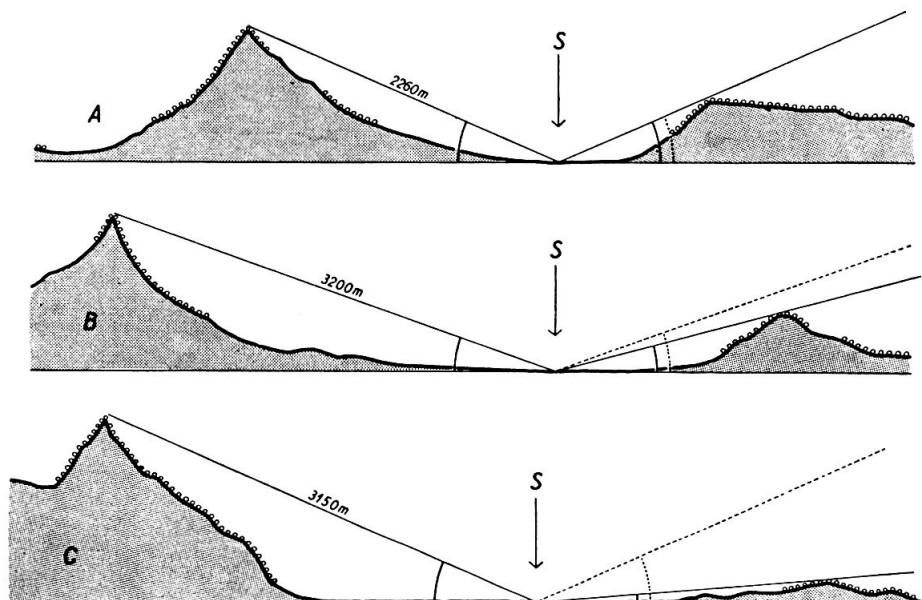


Abb. 12. — *Sichtgrenze des Maikäfers*. S : Flugscheide, von hier aus sind die Winkel nach den beiden gegenüberliegenden Bodenerhebungen eingezeichnet ; gestrichelte Linien : Winkel zur höheren Erhebung links auf die rechte Seite übertragen ; kleine Kreise : Wald. Profile 2,5mal überhöht. A (Schleinikon) : Bei kleineren Entfernungen liegt die Flugscheide an jener Stelle, wo die Silhouettenhöhe (Winkel) auf beiden Seiten gleich ist. B (Otelfingen) und C (Neuendorf) : Die Flugscheide liegt in einer Entfernung vom Bergkamm links, welche der maximalen Sichtweite des Maikäfers entspricht, unabhängig von der Silhouettenhöhe des gegenüberliegenden kleineren Höhenzuges.

scheide liess sich parallel zum Lägernkamm 200 m nach Osten verfolgen. Die Ergebnisse der beiden Tage stimmten miteinander überein.

Wenn wir die Panorama-Aufnahme von dieser Flugscheide aus planimetrisch auswerten, erhalten wir folgende maximale und mittlere Silhouettenhöhen :

	max. Silhouettenhöhe	mittl. Silhouettenhöhe (50)
Lägern	7° 48'	7° 44'
Altberg	6° 0'	5° 17'

Nach unseren bisherigen Erfahrungen sollte hier der Flug noch einheitlich gegen die Lägern gerichtet sein und die Flugscheide müsste weiter im Süden liegen. Warum erhalten wir nicht die präzisen Resultate von Schleinikon und Embrach ?

Ein ebenso überraschendes Ergebnis zeigte eine wiederholte Flugbeobachtung in der Ebene zwischen Egerkingen und Neuendorf durch den Leiter der Maikäferbekämpfungsaktion des Kantons Solothurn. Auf unsern Wunsch hin bestimmte er die Flugscheide zwischen dem hohen Jurakamm im Norden und dem bewaldeten Hügel südlich Neuendorf. Die Hohe Fluh ob Egerkingen erhebt sich bis 532 m über den Talboden, der Eichbann im Süden dagegen nur 57 m (Abb. 12, C). Die Flugscheide läuft an der Kapelle St. Stephan vorbei und der Jura erscheint hier bedeutend höher als der flache Hügel über Neuendorf (Tafel I, B). Die planimetrische Prüfung des Panoramas ergibt folgende Werte :

	max. Silhouettenhöhe	mittl. Silhouettenhöhe (50)
Hohe Fluh	9° 36'	8° 50'
Eichbann	2° 24'	2° 7'

Wenn wir diese beiden paradoxen Resultate deuten wollen, müssen wir die Entfernung von der Flugscheide zum Bergkamm berechnen. Diese beträgt bei Schleinikon gegen den Lägergrat hinauf 2260 m, bei Otelfingen 3200 m und bei Neuendorf in der Richtung der Hohen Fluh 3150 m. Bei Schleinikon ist die einfache Korrelation zwischen Silhouettenhöhe und Attraktionswirkung noch gültig. Bei Otelfingen und Neuendorf wirkt die Silhouette der Lägerb bzw. der Hohen Fluh bis auf eine Entfernung von rund 3200 m noch anziehend ; wird die Distanz jedoch grösser, dann verliert der hohe Bergkamm seine Wirkung und die Maikäfer bevorzugen eine nähere, wenn auch viel niedrigere Silhouette.

Ein Bergkamm verliert demnach seine attraktive Wirkung auf den Maikäfer, sobald die Entfernung auf etwa 3200 m ansteigt. Die Silhouette löscht für den Maikäfer aus, die davor liegenden Wälder und Hänge können diesen Verlust nicht ersetzen, weil die Kontrastwirkung des Himmels fehlt. Der Himmel geht für den Maikäfer vermutlich mit undeutlichen Konturen allmählich in die dunklen Partien des Vordergrundes über und die näher liegenden Silhouetten auf der entgegengesetzten Seite des Panoramas üben unabhängig von ihrer Höhe eine stärkere Wirkung aus. Die Beziehung zwischen Silhouettenhöhe und Attraktivität bricht an dieser Sichtgrenze zusammen. Ob der Grenzwert von 3200 m nur für den Dämmerungsgrad zur Zeit des ersten Ausfluges, ganz bestimmte Witterungsverhältnisse, Höhenlagen, Silhouettenhöhen und -breiten gilt, wird durch weitere Versuche abzuklären sein.

Am 8. Mai 1951 hatten wir in der Ebene südöstlich Bettlach (Kt. Solothurn) einen Versuch vorbereitet, um die Flugscheide zwischen den hohen Juraketten und den Hügeln bei Leuzingen jenseits der

Aare festzulegen. Ein Regenguss bei Flugbeginn vereitelte das Unternehmen, wir konnten lediglich feststellen, dass bis in die Nähe der Bahnlinie, d. h. auf der ganzen 2 km breiten Ebene die Käfer nicht gegen den als Silhouette ausserordentlich imposanten Jura, sondern gegen die unscheinbaren Hügel im Süden oder andere untergeordnete Ziele flogen. Die Höhendifferenz Bahnlinie-Juragrät beträgt 970 m, die Entfernung in der Luftlinie 3700—4700 m.

Am 4. Juli 1952 wiederholten wir bei wolkenlosem, warmem Wetter die Flugbeobachtungen bei Neuendorf und Bettlach mit markierten Einzelkäfern. Auf der Flugscheide Neuendorf flogen 6 Käfer Richtung Eichbann gegen Süden, 1 gegen die Hohe Fluh im Norden und 2 nach kleinen Gebäuden in der Nähe. In der Ebene vor Bettlach errichteten wir vom Aareknie (Eichacker) bis zum Hügel Bühlen beim Dorfe Bettlach 12 Kontrollposten in Abständen von je 200 m und liessen je 2—4 markierte Käfer fliegen. Von den südlichen Posten flogen die Käfer vorwiegend gegen die Hügel hinter Leuzingen. In der Mitte der Ebene bis zur Autostrasse Solothurn-Grenchen liegen Jura im Norden und die Hügel im Süden ausserhalb der 3-km-Zone, die Käfer richteten sich hier in Ermangelung einer attraktiven Bergsilhouette nach nahen niederen Objekten (Gebäude und Baumgarten Ettershof, Waldstreifen westlich Altreu, Wald zwischen Selzach und Bettlach). Erst auf der Höhe des Dorfes Bettlach war eine eindeutige Flugtendenz Richtung Jurakamm nachzuweisen (etwa 3000 m bis zum Bettlacherstock). Auch diese ergänzenden Beobachtungen bestätigen, dass *Melolontha vulgaris* durch eine überragende Silhouette, die viel mehr als 3000 m weit entfernt ist, nicht mehr angelockt wird.

8. Verschiebungen der Flugscheiden

Südlich Sulgen (Thurgau) in der Ebene von Unterau fanden wir ein geeignetes Gelände, um die Flugscheide zwischen einem Waldrand und einer breiten, oben annähernd horizontalen Bergsilhouette zu ermitteln. Die theoretische Flugscheide kreuzt bei der Kiesgrube die Fahrstrasse nach der Fähre Buhwil. Von hier aus (Punkt 101) sind zwei dominierende Silhouetten zu sehen, im NW die breite Waldfront (Sulgenau) mit Fichten, Föhren, Buchen usw. in einer Entfernung von 150 m, im Süden der mit Fichten- und Mischwald dicht bewachsene, breite Hügelzug westlich Schönenberg, dessen obere Kante 1100 m entfernt ist und 110 m über der Ebene liegt. Im rechten Winkel zum Waldrand errichteten wir von P. 101 eine Kontrollstrecke in die Ebene hinaus mit den je 50 m auseinanderliegenden Posten 102, 103, 104 und 105. Am 27., 28. und 29. April 1952 bestimmten wir zwischen den Schwärmbahnen die Lage der Flugscheide, am 11. Juni und 1. Juli liessen wir 29 bzw. 13 markierte Käfer fliegen.

27. April: ganzer Himmel mit dünnem Wolkenschleier, schwacher Westwind (0,8 m/sec). 8° C, Flugmaximum um 8 Uhr 05. Bei P. 101,

102, 103, 104 (Tafel I, C) fliegen praktisch alle Käfer gegen den Wald im NW, bei P. 105 alle gegen den Berg, die Flugscheide liegt also zwischen P. 104 und 105, d. h. sie ist gegenüber der theoretischen um 170 m verschoben. Bei P. 101 werden einige Hundert Käfer gezählt. Wahrscheinlich infolge zu tiefer Temperatur suchten viele nach kurzen Flugversuchen wieder den Boden auf.

28. April: bewölkt, windstill, 10° C. Flugbeginn 7 Uhr 43, Maximum 7 Uhr 55—8 Uhr 00, sehr starker Flug. Die Käfer klettern an Grashalmen empor, fliegen zuerst in sehr steiler Körperhaltung über dem Schlüpfloch (Abb. 5), kreisen eng und langsam. Mit zunehmender Flugeschwindigkeit nähert sich die Körperhaltung immer mehr der horizontalen und die Kreise werden weiter. Die Schleifen verlaufen 2—3 mal in der Richtung des Uhrzeigers, dann 2—3 mal in der Gegenrichtung usw., bis 15 Kreise und Schleifen zuletzt von mehreren Meter Durchmesser. Aus einer Wiese fliegen die Käfer etwas früher auf als aus einem kahlen Acker. Bis 8 Uhr richten sich die Käfer bei den Posten 101, 102 und 103 vorwiegend gegen den Wald (294°), also gegen den hellen NW-Himmel, bei P. 105 alle gegen den Berg. Die Flugscheide liegt etwa bei P. 104. Nach 8 Uhr wandert die Flugscheide gegen NW, 8 Uhr 12 fliegen bei P. 103 schon 90 % gegen den Berg (196°), bei P. 102 etwa gleich viele gegen Berg und Wald. Während des Fluges schrumpft das Einzugsgebiet des Waldes zusammen, es normalisiert sich.

29. April: wolkenlos, windstill, 10° C, Flugmaximum 8 Uhr 07, sehr schwacher Flug. Zwischen P. 103 und 102 fliegen 204 Käfer gegen den Berg, 10 hauptsächlich anfangs gegen den Wald. Bis in die Nähe der theoretischen Flugscheide ist der Flug gegen den Berg vorherrschend.

11. Juni: wolkenlos, windstill, 13° C. Bei P. 103 fliegen 10 *vulgaris* und 3 *hippocastani* gegen den Berg, keine gegen den Wald. Bei P. 102 4 *vulgaris* gegen den Berg, 2 gegen den Wald. Tatsächliche und theoretische Flugscheide decken sich ungefähr.

1. Juli: wolkenlos, windstill, 16° C. Das Käfermaterial (*vulgaris*) ist teilweise 1—2 Tage warm gelagert worden. Bei P. 103 fliegen 11 Käfer gegen den Berg, 2 gegen den Wald.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die tatsächliche Flugscheide am 27. April um etwa 170 m gegen Osten verschoben war, am 28. April im Verlaufe des Ausflugs in die Nähe der Normallage zurückwanderte und am 29. April, 11. Juni und 1. Juli bis auf eine kleine distanzbedingte Abweichung mit der theoretischen Flugscheide übereinstimmte.

Bei Flugversuchen mit markierten Käfern kommt es immer wieder vor, dass vereinzelte Individuen 10—20 Minuten vor der Hauptmasse aktiviert werden. Diese überreifen Tiere fallen auch in Bezug auf ihre Wahl der Flugziele aus dem Rahmen, indem sie oft unabhängig von der Silhouettenhöhe gegen den hellen W oder NW-Himmel abfliegen,

sich also ausgesprochen lichtpositiv verhalten. Diese Ausnahmen wurden bei der Verwertung der Protokolle jeweils nicht berücksichtigt; doch geben sie uns hier vielleicht eine Erklärung für die Flugscheidenverschiebung in Sulgen-Unterau.

Aus Abbildung 13 können die mittleren Tagestemperaturen von Frauenfeld und die Niederschläge von Sulgen für die Zeit vom 15. April bis 2. Mai 1952 abgelesen werden. Durch die Warmwetterperiode

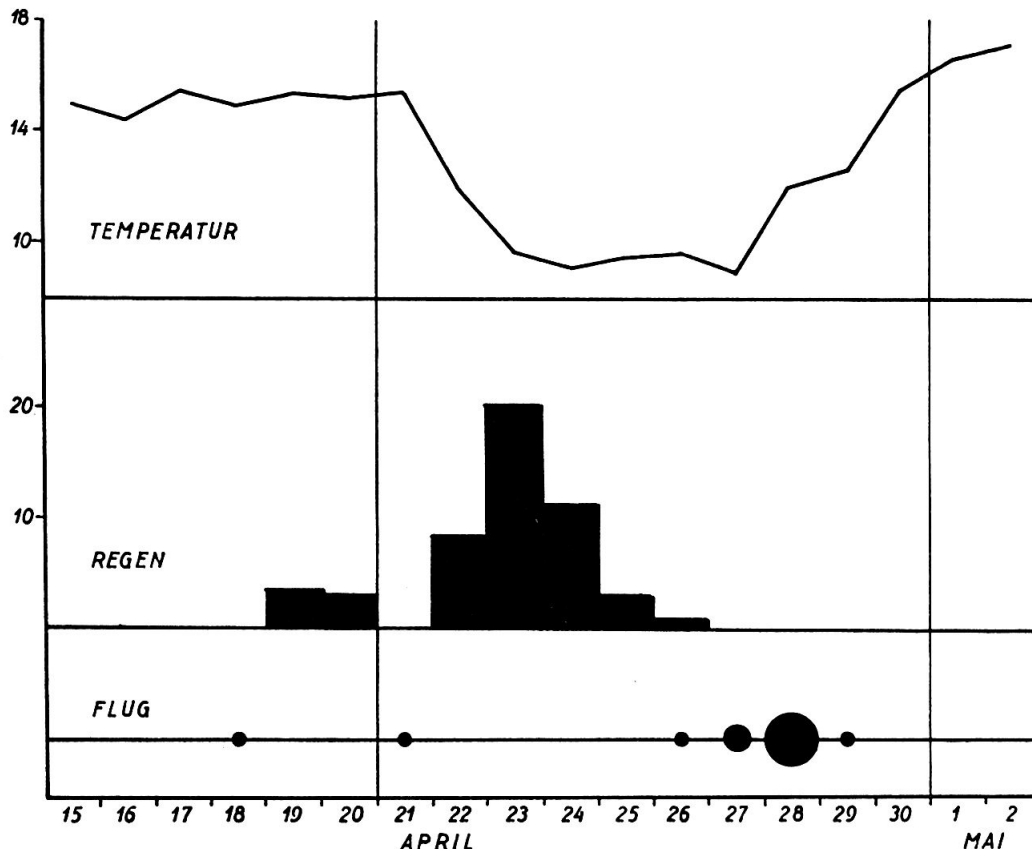


Abb. 13. — *Stauung des Maikäferausfluges infolge einer Schlechtwetterperiode. Thurgau 1952.* Oben: mittlere Tagestemperaturen (Celsius); Mitte: tägliche Regenmenge (mm); Unten: Käferausflug. Je nach Kreisgrösse schwacher bis massiver Ausflug.

Mitte April erwärmte sich der Boden dermassen, dass im Tiefland die Maikäfer an die Oberfläche stiegen und am 18. und 21. April schon schwach flogen. Die Regenperiode vom 22.—26. April drosselte jedoch den weiteren Ausflug, die physiologische Reifung der Käfer schritt trotzdem weiter, sie wurden « überreif ». Ein Ausdruck für diese Stauung ist der Umstand, dass sie am 27. April bei 8° C an verschiedenen Orten in der Thurebene schon ziemlich stark flogen. Die Erwärmung am 28. April bewirkte einen explosionsartigen Ausflug, so dass in tiefen Lagen am 29. April und später trotz Temperaturanstieg praktisch keine weiteren Käfer erschienen.

Alle diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass eine längere witterungsbedingte Ausflugdrosselung oder eine Sperre infolge künstlicher Belichtung bei hoher Temperatur zu einer physiologischen Veränderung der Käfer führen kann, in dem Sinn, dass sie bei einer etwas früheren Dämmerungsstufe aktiviert werden und photopositiv reagieren. Eine Ausflugdrosselung kann dazu führen, dass sich die Flugscheide vorübergehend verschiebt und die SE- und E-Seiten von Wäldern und Bodenerhebungen anormal stark befliegen werden.

Zur gleichen Zeit wie in Sulgen-Unterau liefen Flugkontrollen in der Ebene nördlich der Verbindungsstrasse Bürglen-Opfershofen (Thurgau). In der Mitte zwischen beiden Dörfern führt ein Feldweg über zwei Brücken gegen Mauren. Als Silhouette dominiert im NW der Ottenberg, dessen obere Abgrenzung 230 m über der Ebene liegt und dessen scheinbar höchster Punkt 3000 m von der Autostrasse entfernt ist; der grösste Teil der westlichen Hälfte liegt demnach ausserhalb der Sehweite des Maikäfers. Der östliche Ausläufer ist viel niedriger und nur 2 km von der südlichen Brücke entfernt. Bei der nördlichen Brücke taucht ein mit Obstbäumen bewachsener Hügel von 30 m Höhe und 400 m Entfernung als Silhouette auf. Hier fliegen die Käfer stets gegen diesen nahen Hügel. In der Nähe der Autostrasse ist der Flug unbestimmt und oft nach einzelnen Baumgruppen orientiert. Bei der südlichen Brücke flogen die Käfer am 27. April gegen den Ottenberg (NW), am 28. April anfänglich gegen den Ottenberg, nach 8 Uhr zur Hälfte gegen Norden (Ausläufer). 90 m nördlich dieser Stelle kam es während des Ausfluges zu einem deutlichen Wechsel der Flugrichtung von NW nach N, der vielleicht die gleichen Ursachen hat wie die an diesem Abend beobachtete Flugscheidenverschiebung in Sulgen-Unterau.

Dass in der Nähe von Flugscheiden auch die Bewölkung die Flugrichtung beeinflussen kann, haben wir schon von den Versuchen in Stocken-Wädenswil gelernt. Das folgende Beispiel weist in dieselbe Richtung. Auf der Grenze der Gemeinden Altnau und Güttingen

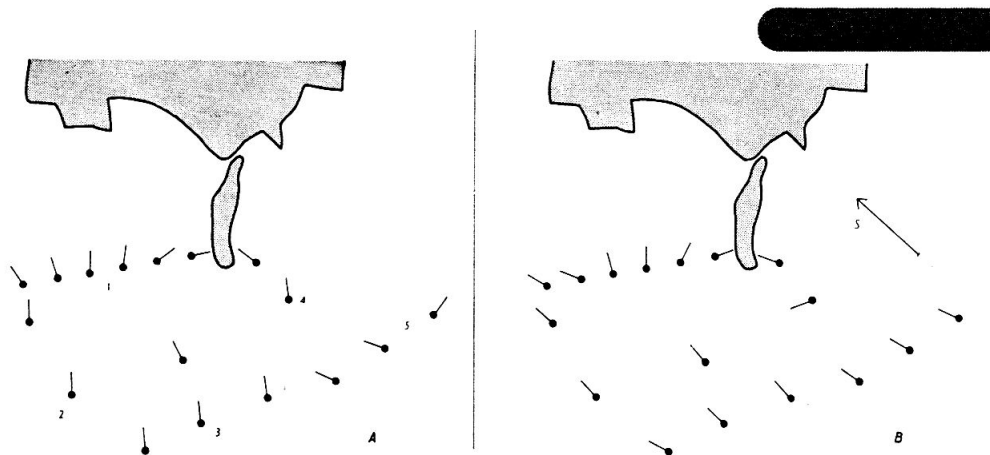


Abb. 14. — Änderungen der Flugrichtung infolge asymmetrischer Bewölkung hinter der befliegenen Silhouette (Altnau-Güttingen). Schwarze Punkte mit Strichen: Kontrollorte und Flugrichtungen; Länge des Pfeils: 200 m, Richtung: Süd; graue Flächen: Wald; schwarzer Streifen: Wolkenwand. A: Flug bei klarem Himmel; B: bei asymmetrischer Bewölkung. Bei den Geländeabschnitten 2, 3, 4 und 5 drehen die Käfer deutlich vom bewölkten Silhouettenabschnitt nach links ab.

(Thurgau) errichteten wir in sanft gegen den Wald hin ansteigendem Gelände eine Anzahl Kontrollposten, um das Einzugsgebiet eines vorspringenden Waldzipfels zu ermitteln (Abb. 14). Die Flugrichtung wurde wie üblich genau mit dem Kompass bestimmt. Der Waldvorsprung tritt nur schwach als Silhouette hervor, weil er in einer Bachmulde liegt. Im Geländeabschnitt 1 sieht man deutlich die «Saugwirkung» der Waldzunge auf die bergwärts fliegenden Käfer, und es kam hier stellenweise auch zu beträchtlichen primären Befallskonzentrationen. Im übrigen stimmen die Ergebnisse der beiden Abende (rechts 28. April, links 29. April 1952) nur an wenigen Punkten überein. Der Wind war als richtungsbestimmender Faktor bedeutungslos, die Temperatur betrug 11 und 12° C, am 28. April lag jedoch hinter der rechten Waldpartie eine kompakte dunkle Wolke, während am 29. April der Himmel klar war.

Die Abweichung in der Flugrichtung hängt offenbar auch hier mit der Bewölkung zusammen, denn man sieht in den Geländeabschnitten 2, 3 und 4 deutlich, wie sich die Käfer vom bewölkten Silhouettenabschnitt nach links abwenden. Bei 5 befindet sich normalerweise eine Flugscheide zwischen dem Wald und dem rechts anschliessenden Geländeabschnitt; am 28. April flogen die Käfer von hier aus ebenfalls gegen die Waldzunge.

Ein weiteres Beispiel möge zeigen, dass unter Umständen auch der Dunstgehalt der Luft für Flugscheidenverschiebungen verantwortlich gemacht werden muss. Bevor wir die maximale Sichtweite des Maikäfers kannten, führten wir am oberen Zürichsee Flugbeobachtungen durch, um zu prüfen, ob die Käfer vom relativ flachen Nordufer über die Wasseroberfläche nach den etwa 1200 m hohen Vorbergen des Wägitaler im Süden gelockt würden. Wir bezogen am 9. Mai 1951 Beobachtungsposten im Delta der Wägitaleraa nordöstlich des Dorfes Lachen und auf der gegenüberliegenden Seeseite beim Kloster Wurmsbach. Der Himmel war bedeckt, die umliegenden Berge traten jedoch noch deutlich hervor. Temperatur 13° C, mässiger NW-Wind. Beim Beobachtungsposten Lachen tritt flaches Weideland unmittelbar an das Seeufer heran, dahinter finden sich in geringer Entfernung Auenwälder und Gebüsche mit Pappeln, Weiden, Eichen usw., die damals stellenweise einen starken Maikäferbefall aufwiesen (Tafel II, H).

In bezug auf die Flugrichtung trat nun genau das Gegenteil dessen ein, was wir vermutet hatten. Die aus dem Boden schlüpfenden Käfer flogen von der Weide gruppenweise auf den See hinaus (in 5 Minuten beispielsweise 150 Stück), einige zögerten und zogen eine Strecke weit dem Ufer entlang, um dann ebenfalls gegen das andere Ufer hin wegzufiegen. Der See ist hier nur etwa 1,5 km breit, doch wurde er nicht direkt überquert, sondern schräg in der Richtung des Hügels «Oberwald» nördlich Bollingen (Abb. 21). Dieser Hügel erhebt sich 120 m über den Seespiegel, der westliche Abhang liegt 2,2–3,4 km vom Beobachtungspunkt entfernt. Die Silhouette im Süden ist viel höher

und breiter (Pfiffegg 870 m über dem See), doch beträgt die Entfernung bis zum Bergkamm 6 km. Für die Käfer, welche aus der Uferwiese schlüpften, lag demnach einzig die relativ niedere Silhouette des Oberwaldes innerhalb des Sichtbereichs. Dieser Punkt ist tatsächlich auch angefliegen worden, obwohl eine 2 km breite Wasserfläche überquert werden musste und geeignete Frassbäume in 100—200 m Entfernung nahe dem Ufer zur Verfügung standen.

Am 18. Mai und 27. Juni 1952 liessen wir vom gleichen Punkt aus markierte *vulgaris* und *hippocastani* fliegen, um den Flug über den See zu reproduzieren. An beiden Tagen war es wolkenlos, am 18.5. 11° C, windstill oder schwacher NW-Wind, am 27.6. 16° C, SE-Wind (1,3 m/sec.). Von den 8 *hippocastani* und 6 *vulgaris* flogen keine auf den See hinaus. Der Oberwald am anderen Ufer trat an diesen beiden Tagen als Silhouette gar nicht hervor, weil die Berge dahinter nicht wie am 9. Mai 1951 im Dunst verschwanden, sondern klar sichtbar waren. Berge, auch wenn sie weit ausserhalb der Sehweite des Maikäfers liegen, scheinen speziell bei klarer Luft wie Wolken eine davor liegende Silhouette entwerfen zu können. Damit ist den Käfern an dieser Stelle die letzte Möglichkeit, sich nach einer Silhouette zu orientieren, geraubt worden und *vulgaris* flog ähnlich wie *hippocastani* gegen die Bäume des Auenwaldes. Tafel II, H. lässt erkennen, dass *vulgaris* die Mitte der Baumreihe auswählt, *hippocastani* dagegen durch die markante Baumgruppe links etwas abgelenkt wird.

Auf der ebenen Weide verfolgten wir einzelne Tiere im Laufschrift 100—300 m weit. *Hippocastani* fliegt nach einigen Rundflügen in geschlängelter Bahn 2—3 Meter über dem Boden gegen die bevorzugte Partie der Baumreihe, erst etwa 50—100 Meter vor dem Ziel steuern die Käfer in gestreckter Flugbahn auf eine bestimmte Baumgruppe zu. Gelegentlich wird nach 50—100 m ein weiterer Rundflug eingeschaltet.

9. Verhalten auf ungeeigneten primären Flugzielen

Die Ausrichtung von *Melolontha vulgaris* nach hohen Silhouetten führt zwangsläufig zu Fehlleistungen, weil nicht alle primären Flugziele mit geeigneten Frassplätzen identisch zu sein brauchen. Wir wollen anhand weniger Beispiele untersuchen, wie sich der Maikäfer in solchen Fällen aus der Affäre zieht, und beginnen mit dem einfachsten Fall.

Die Schwärmbahn östlich des Dorfes Sulgen (Thurgau) beginnt an den Hängen nördlich der Bahnlinie. Die Käfer fliegen gegen den nördlichen Hügelzug (Kirche—P. 491—P. 503) und stossen hier auf eine Häuserreihe. Da in der ursprünglichen Flugrichtung weitere Silhouetten auftauchen (Baumgärten, Häuser, Alleebäume und im Hintergrund der 500 m weit entfernte Gorstwald), setzen sie ihren Flug fort und gelangen schliesslich zusammen mit den Käfern aus der

Nachbarschaft vor die imposante Silhouette des Gorstwaldes, die sie am Schlüpfort bei der primären Orientierung gar nicht sehen konnten.

Bei Hütten oberhalb Wädenswil hat die Sihl parallel zum Zürichseetal einen schmalen Graben in die Flanke des Hohen Ron geschnitten (Abb. 15). Der dadurch isolierte Bergkamm (B) ist auf weite Strecken

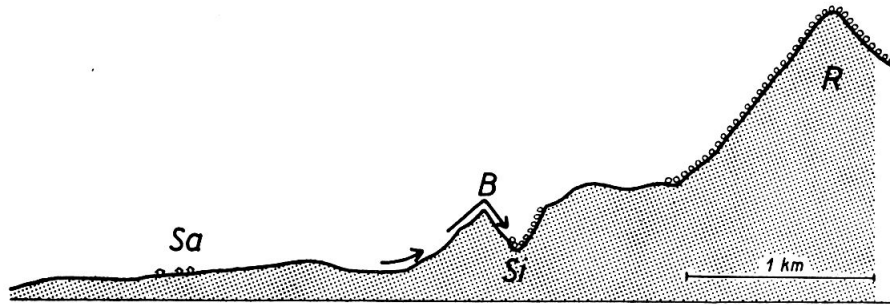


Abb. 15. — *Talflug beim ersten Ausflug* (Flugbeobachtung Hütten). Die Käfer fliegen aus der Gegend südlich Samstagern (Sa) gegen den Bergkamm (B) hinauf und dann steil gegen die Sihl (Si) hinunter. Bei B findet keine Neuorientierung statt, weil der innerhalb der Sichtweite liegende Hohe Ron (R) das erste Flugziel B ersetzt. Profil 2,5mal überhöht.

unbewaldet und diente am 19. und 20. Mai 1951 zu Flugbeobachtungen. Am ersten Abend errichteten wir auf der Höhe (820 m), dem Albis (808 m) und der Berglihöhe (780 m) Beobachtungsposten. Nach Sonnenuntergang setzte ein starker Anflug aus der Gegend von Samstagern (Sa) ein. Die Käfer suchten in direktem Flug über den Bergkamm hinwegzusetzen, wurden jedoch durch einen steifen Bergwind aus der Richtung des Hohen Ron (R) daran verhindert. Minutenlang standen sie gruppenweise Kopf in der Richtung gegen R in der Luft und wurden in weitem Bogen zurückgeschleudert, sobald sie aus dem Windschatten emporzusteigen suchten. Am folgenden Tag wiederholte ich die Kontrolle auf der Berglihöhe (B). Temperatur 10° C, praktisch windstill, bewölkt. Der Flug dauerte ziemlich lange (8 Uhr 15 bis 8 Uhr 50), was auf eine lange Anflugstrecke hindeutet.

Die ersten vereinzelt Käfer, welche bei B anlangten und vermutlich vom Steilhang links stammten, führten kurze Rundflüge (1–2 Kreise) aus und flogen dann direkt nach der Sihl (Si) hinunter. Später wurden mit der Zunahme der Flugintensität die Suchflüge seltener. Die Käfer flogen auf den Grat hinauf und stiessen, ohne die Flugeschwindigkeit herabzusetzen, sofort gegen Si hinab. Nicht selten erschienen gedrängte Gruppen von 5–10 Individuen, während des etwa 10 Minuten dauernden Flugmaximums total 4000–6000 Stück. Die Käfer blieben bei diesem Talflug stets 2–3 m über dem Boden und es konnte auch mit dem Feldstecher von B und Si aus kein einziges Tier beobachtet werden, das von B den gegenüberliegenden Wald rechts von Si direkt angesteuert hätte. Die Ovarialkontrolle an gefangenen Weibchen bewies, dass es sich um den ersten Ausflug handelte.

Die Entfernung von B nach R beträgt 1900 m, der Bergkamm R kann deshalb von den anfliegenden Käfern gesehen werden. Die Käfer sind hier beim Anflug eines unbewaldeten Grashügels nicht zur Wiederholung der Rundflüge gezwungen, sondern die Neuorientierung erfolgt sofort, weil die Silhouette von B durch diejenige von R ersetzt wird. Primäres und sekundäres Flugziel liegen gestaffelt hintereinander und können ohne wesentliche Richtungsänderung nacheinander angefliegen werden.

Im folgenden Beispiel versuchten wir am 7. Mai 1951 in der Ebene östlich Utzenstorf (Kt. Bern) die Flugscheide zwischen einem hohen Fichten-Buchen-Eichenwald und einer Hofstatt mit Birnbäumen festzulegen (Abb. 16). Es war unmöglich, eine klare Trennungslinie zu

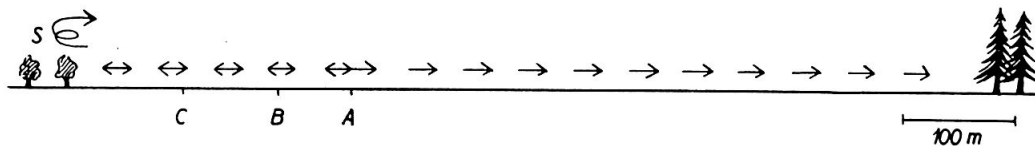


Abb. 16. — Verhalten auf einem als Frassplatz ungeeigneten Flugziel (Utzenstorf). Bäume dreimal überhöht; die Pfeile geben die Flugrichtung an. A: Flugscheide zwischen Obstpflanzung links und Wald rechts. Zwischen A und S fliegen die Käfer nach der Obstpflanzung, die Birnbäume sind als Frassplatz ungeeignet, Neuorientierung im Rundflug (S) und Abflug nach dem Wald rechts, der von allen sichtbaren Attraktionsflächen den höchsten Silhouettenwinkel aufweist.

finden. Rechts von A flogen noch sämtliche Käfer gegen den Wald; bei B etwa 80 % gegen den Wald und 20 % gegen die Obstbäume, bei C etwa 70 % gegen den Wald, vor den Obstbäumen je 50 % nach links und rechts. Dieses regelwidrige Verhalten war darauf zurückzuführen, dass die bei S anfliegenden Käfer sich nicht auf den Birnbäumen niederliessen, sondern in den Kronen die bekannten Rundflüge ausführten und dann in der entgegengesetzten Richtung wieder nach dem Wald zurückflogen. Die Birnbäume — ein ungeeigneter Frassplatz — zwangen die Käfer zu einer Neuorientierung, umso mehr als in der primären Flugrichtung attraktive Silhouetten fehlten. Die nächste überragende Bodenerhebung, der Mühledorfwald, liegt hier in einer Entfernung von 6 km, also ausserhalb der Sehweite der Maikäfer. Als Silhouette dominiert der Weissenstein nördlich Solothurn mit einer maximalen Silhouettenhöhe von 3°48' und einer mittleren von 3°12', doch liegt auch dieser Bergzug in einer Entfernung von 15 km.

Bei Punkt B bestehen folgende Beziehungen zwischen Wald und Hofstatt :

	max. Silhouettenhöhe	mittl. Silhouettenhöhe (50)
Wald	2° 24'	2° 06'
Birnbäume.	3° 36'	2° 12'

Die mittlere und maximale Silhouettenhöhe der Hofstatt ist den Werten des Waldes überlegen, die Käfer fliegen deshalb von hier aus zuerst alle nach links. Von den Kronen der Birnbäume aus bildet der Wald die weitaus attraktivste Silhouette, und die Änderung der Flugrichtung um 180° ist auf Grund unserer bisherigen Erfahrung leicht verständlich.

Abbildung 17 zeigt einen mit vereinzelt Birnbäumen bewachsenen Hügelzug östlich Hirzel (Kt. Zürich). Das hauptsächliche Einzugsgebiet liegt in NE-Exposition auf einer Höhe von 610–700 m, so dass

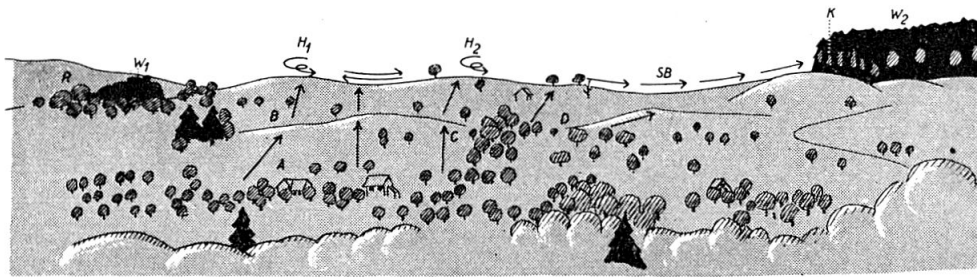


Abb. 17. — Sammlung der Käfer auf einem primären, als Frassplatz ungeeigneten Flugziel, Bildung einer dichten Schwärmbahn und Befallskonzentration (Hirzel). Die Käfer fliegen von A, B und C gegen die beiden Hügel H_1 und H_2 und werden nicht abgelenkt, auch wenn rechts die hohe Silhouette des Waldes W_2 auftaucht. Bei D überwiegt der direkte Flug nach dem Wald. Auf den Hügeln Neuorientierung in Rundflügen. Der nahe Wald W_1 liegt zu tief, der Bergkamm R zu weit weg, um attraktiv zu wirken. Die Käfer fliegen in dichter, geschlossener Schwärmbahn (SB) nach dem Wald W_2 und bilden bei K eine Befallskonzentration. Entfernung H_1 -K 430 m.

am 18. und 19. Mai 1951 hier nach einer Reihe kühler Tage noch massive und reine Ausflüge stattfanden. Rings um die beiden Kuppen H_1 und H_2 richteten wir 23 Beobachtungsposten ein, die Haupt- und Nebenflugrichtungen wurden wieder mit Hilfe von Holzzeigern auf kleinen Pflöcken festgelegt und nachher mit dem Kompass genau bestimmt. Zudem schritt ich während des Flugmaximums die Hügel und deren Umgebung ab, um einen Gesamteindruck von den Flugverhältnissen zu gewinnen. Der Hügelzug wird von beiden Längsseiten her befliegen, besonders von NE. Auf dem Rücken angelangt stossen die Käfer noch einige Meter gegen die andere Seite vor, schwenken dann ab und beginnen weite Kreise und Spiralen von bis zu 30 m Durchmesser zu beschreiben. Die beiden Kuppen H_1 und H_2 werden schliesslich von dichten Käferwolken gleich Bienenschwärmen umflogen, die von weither sichtbar sind. Die wirr durcheinander fliegenden Käfer prallen häufig zusammen und fallen zu Boden. Von H_1 fliegen vereinzelte Käfer gegen die Obstbäume links, oder die Suchspiralen setzen sich im Südwesten gelegentlich bis an den Fuss der Hügel fort und bringen somit etwas Unklarheit in die allgemeine Flugrichtung. Auf dem Sattel zwischen H_1 und H_2 kommt es zur Bildung geschlossener Käferströme, der von H_1 gegen den Sattel abfallende liegt etwa 30 cm

höher als der in der Gegenrichtung ansteigende. Von H_1 nach H_2 strömen etwa doppelt so viele Käfer wie von H_2 nach H_1 . Von H_2 zieht ein dichter, geschlossener Strom (SB) nach dem Punkt K des Waldes W_2 . Für die auf den Wiesen A—B bis gegen C schlüpfenden Käfer erscheinen besonders am Steilhang die Hügel H_{1-2} als höchste Silhouette. Auf H_1 angelangt haben sie die Wahl zwischen folgenden Objekten :

Bezeichnung	Abkürzung	Entfernung	maximale Silhouettenhöhe	mittlere Silhouettenhöhe (50)
Hoher Ron	R	6000 m	4° 24'	4° 08'
Rechbergwald	W_1	320 m	2° 36'	0° 20'
Rechberghofstatt	W_1-H_1	80 m	2° 48'	0° 32'
Schliereggwald (mit dem Baum links von H_2) .	W_2	420 m	2° 48'	1° 30'

Die weitaus imposanteste Silhouette, der Hohe Ron (R), kommt als Flugziel nicht in Frage, weil der Berg ausserhalb der Sehweite liegt. Die nächstliegenden Frassplätze Rechbergwald (W_1) und Rechberghofstatt (W_1-H_1) liegen zu tief und erreichen deshalb nur eine sehr geringe mittlere Silhouettenhöhe. Die höchste mittlere Silhouettenhöhe innerhalb der Sichtweite besitzt der Schliereggwald W_2 , und fast alle Käfer ziehen schliesslich über H_2 nach diesem Waldrand. Auf dem Hügel H_2 wird die maximale und mittlere Silhouettenhöhe von W_2 noch grösser, nämlich 3°12' bzw. 2°0'.

Man könnte sich unter diesen Umständen fragen, warum viele Käfer, welche von unten her auf H_2 ankommen, überhaupt nach H_1 weiterfliegen. Vielleicht handelt es sich um eine Art Suchflug, bei dem der Hügel als Ganzes geprüft wird. An der nördlichen Flanke des Hügels H_2 bei C—D—SB herrschen ziemlich verwickelte Flugverhältnisse. Bei D zieht etwa die Hälfte der Käfer bereits gegen W_2 , die anderen steuern H_2 an. W_2 dominiert hier als Silhouette mit 15°24' maximaler und 13°24' mittlerer Höhe gegenüber dem Grashügel mit 13°0' maximaler und 8°0' mittlerer Höhe. Für die nach H_2 fliegenden Käfer liegt W_2 seitlich in einem Winkel von 120° und wirkt trotz der bedeutenden Höhe offenbar nicht attraktiv. Die Käfer stammen von den Abhängen unterhalb D, wo der Grashang und eventuell einzelne Obstbaumgruppen maximale Silhouettenhöhen aufweisen. Aus den Wiesen rechts der Verbindungslinie D—SB ziehen alle Käfer direkt gegen W_2 .

Man erhält den Eindruck, dass die am Brutplatz auf Grund einer präzisen Orientierung einmal eingeschlagene Flugrichtung mit ziemlich grossem Beharrungsvermögen eingehalten wird, selbst dann, wenn seitlich überragende Silhouetten auftauchen. Auch Häuser und Obstbäume verursachen später auf Entfernungen von 20—30 m meist nur

geringe Störungen. So kommt es, dass bei verwickelten Geländebeziehungen an ein und demselben Beobachtungspunkt eine Haupt- und verschiedene zum Teil entgegengesetzte Nebenflugrichtungen wahrgenommen werden können, je nach Herkunft der anfliegenden Maikäfer. Die Flugbeobachtungen in Hirzel sind ein gutes Beispiel für die Bildung sehr gedrängter Schwärmbahnen und auffälliger Befallskonzentrationen an Waldrändern. Am 18. und 19. Mai erschienen nach 9 Uhr Bauern aus der Umgebung mit Stangen und Fangtüchern, um bei Punkt K ihr Pflichtquantum zu sammeln, also genau dort, wo die Schwärmbahn SB in den Wald einmündet. Dieser Konzentrationspunkt ist in den benachbarten Bauernhöfen schon seit langem als ergiebiger Maikäfer-Fangplatz bekannt. In der Nacht vom 18. auf den 19. Mai schüttelten hier die Leute von wenigen Bäumen (etwa 30 m Waldfront) 160 Liter, d. h. etwa 64 000 Käfer.

10. Verhalten der Käfer beim Wechsel des Frassplatzes

In der Regel bleiben die Maikäfer einige Tage am Frassort, den sie beim ersten Ausflug gefunden haben. Wenn ihnen z. B. das Futter nicht zusagt oder wenn die Bäume übervölkert sind, gehen sie tagsüber oder während der abendlichen Dämmerung auf die Wandschaft. Nach dem Massenflug am 28. April 1952 im Thurgau, bei welchem Waldränder und die verschiedenen Obstbäume stellenweise schwer befallen wurden, schwärmten die Käfer bei Rothenhausen vormittags zwischen 9 und 10 Uhr in den Obstgärten und konzentrierten sich allmählich auf Zwetschgen-, Pflaumen- und Kirschbäumen, während Apfel- und Birnbäume ohne beschädigt worden zu sein entlastet wurden. Am 30. April zirkulierten die Käfer vormittags in der Ebene von Weinfelden zwischen Thurwald, Oberer Au und Ottenberg. Am Kirchbühl bei St. Margarethen (Thurgau), einem Konzentrationspunkt mit weitem Einzugsgebiet, jedoch sehr wenigen Frassbäumen, bot sich am gleichen morgen zwischen 9 Uhr 30 und 10 Uhr bei wolkenlosem, warmem Wetter (15° C) folgendes Bild: die wenigen Eichen und Buchen waren noch kaum belaubt, und die Käfer hingen wie Trauben an den Ästen. Ständig flogen weitere Tiere von Süden her in den normalen Schwärmbahnen den Hang hinauf (z. B. 150 pro Minute). Die einzelnen Baumkronen und die ganze Kuppe wurden umschwärmt, vor einer Eichenkrone schätzte ich 500 Käfer. Neben dem Zuflug fand speziell gegen NE ein reger Abfluss statt. Die den Hang hinabstossenden Käfer steuerten tief liegende Birnbäume und Baumgruppen an, kreisten und zogen weiter talwärts.

Es könnten noch viele weitere Beispiele angeführt werden, welche zeigen, dass bei diesem Tagflug unmittelbar nach dem ersten Ausflug folgende Orientierungsarten vertreten sind: 1. die Käfer fliegen wie beim ersten Ausflug nach hohen Silhouetten und verfolgen die

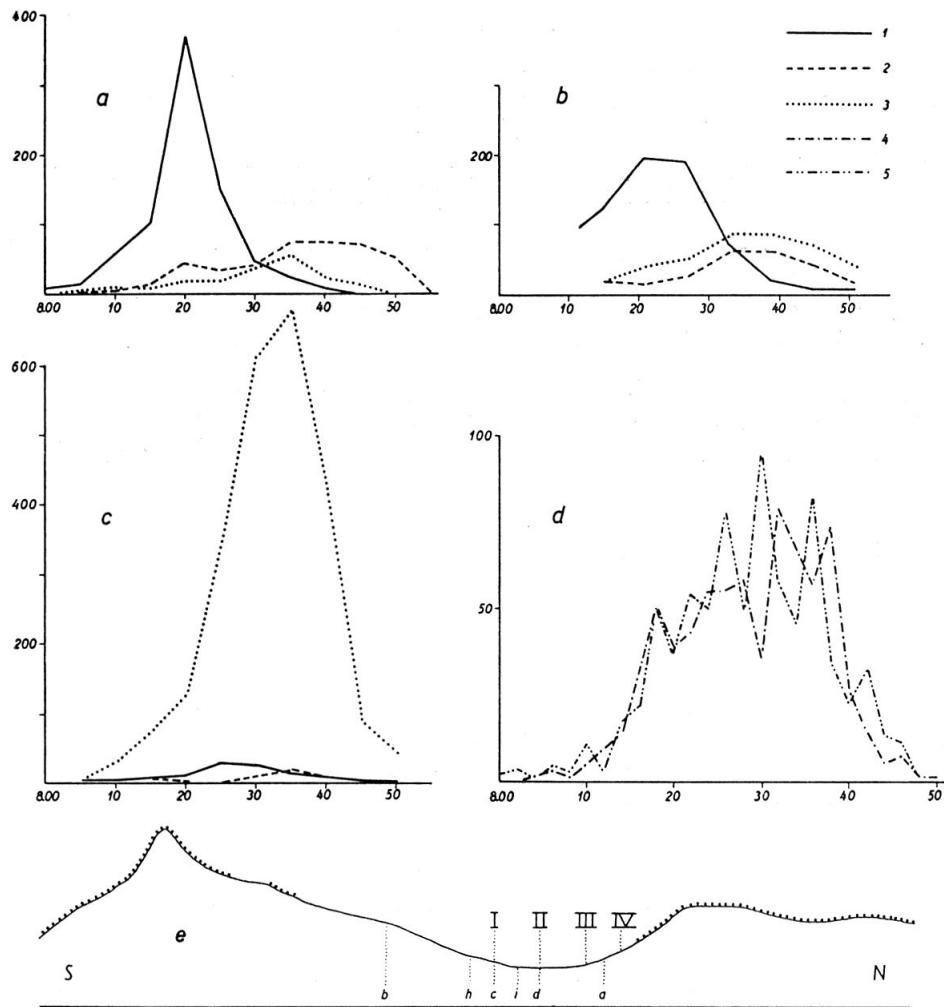


Abb. 18. — *Rückflug zur Eiablage*. Beobachtungen an verschiedenen Orten im Wehntal. Abszisse: Zeit, Ordinate: Käferzahl. 1 Talflug, 2 Bergflug, 3 Suchflug, 4 Flug von Norden, 5 Flug von Süden. e Querschnitt durch das Wehntal (schwarze Punkte: Wald). a—d, h, i Standort der Beobachter, I—IV Standort der Netze.

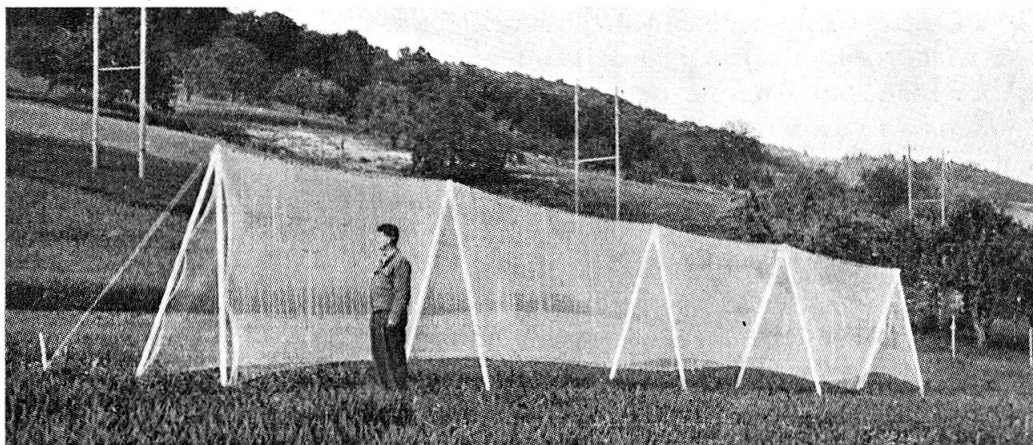


Abb. 19. — *Doppelnetz zum Abfangen schwärmender Käfer*.

bekannten Schwärmbahnen des Dämmerungsfluges, 2. sie fliegen gezielt nach unter Umständen tief liegenden Baumformen, die nicht als Silhouetten hervorzutreten brauchen, 3. sie schwärmen in den Baumkronen vermutlich zum Zwecke nahoptischer und geruchlicher Orientierung.

Die abendliche Dämmerung aktiviert auch die jungen Käfer auf den Bäumen. Sitzen sie an ungeeigneten Frassbäumen, so neigen sie zur Abwanderung und können sich in die Schwärmbahnen der Ausflieger eingliedern. Die Bergkuppe oberhalb Schönholzerswilen (Thurgau, 650 m) wurde am 30. April 1952 noch intensiv befliegen, als der Ausflug in der Thurebene (440 m) schon beendet war. An diesem Abend herrschte schönes Wetter, wolkenlos, 15° C, und das Flugmaximum wurde um 8 Uhr 06 registriert. Vier Leute stellten sich in die Schwärmbahn und fingen hoch und tief fliegende Käfer getrennt mit dem Netz. Alle 5 Minuten erneuerten wir die Sammelbüchsen. Die Sektion von 619 Maikäfern bewies, dass 16 % der Weibchen bereits kopuliert hatten, sich also auf der Wanderschaft befanden. Diese unterschieden sich von den frischen, die den Boden eben verlassen hatten, in bezug auf ihre Orientierung nach der höchsten Silhouette und ihrer Schwärmzeit in keiner Weise, doch flogen sie durchschnittlich etwas höher als die Ausflieger.

11. Rückflug zur Eiablage

Ich prüfte nun noch die Frage, ob der zur Eiablage zurückfliegende weibliche Käfer die Flugscheide als Grenze seines Aktionsbereiches respektiere oder in die Einzugsgebiete anderer Frassplätze vorstosse. Es ist in theoretischer und praktischer Hinsicht nicht gleichgültig, welche Eiablageorte den einzelnen Frassplätzen an Waldrändern zuzuordnen sind und ob benachbarte Populationen getrennt bleiben oder sich ständig vermischen.

Für diese Flugbeobachtungen am 21., 23. und 26. Mai 1951 wählte ich wieder das ideale Gelände im Wehntal zwischen Lägern und Egg (Abb. 18e). Zur Analyse des Fluges bedienten wir uns folgender Methoden: an verschiedenen Punkten, (I, II, III, IV) stellten wir Doppelnetze auf mit je 2×20 Meter Fangfläche auf jeder Seite und 2 cm Maschenweite (Abb. 19). Die Käfer wurden durch 6 Schüler abgesammelt und später im Laboratorium gezählt und seziert. An anderen Stellen (a, b, c) standen Beobachter mit Zähluhren, um die Zahl der während je 5 Minuten in den beiden Hauptrichtungen fliegenden Käfer zu bestimmen; daneben wurde das Verhalten einzelner Käfer, z. B. bei den Punkten h und i genau verfolgt.

Am 21. Mai setzte in der Dämmerung ein deutlicher Rückflug vom südexponierten Abhang der Egg ein (Abb. 18e rechts) und die Netze lieferten folgende Fangzahlen:

Netz-Nr.	Seite	Weibchen		Männchen
		Ovarien gefüllt	Ovarien leer	
I	Süd	9	0	0
	Nord	20	1	0
II	Süd	36	4	1
	Nord	94	0	0
III	Süd	19	5	3
	Nord	72	4	1
Total		250	14	5

Am 23. Mai verlegten wir ein Netz von I nach IV. Die Temperatur betrug um 8 Uhr 45 14° C, es war klar und windstill.

Netz-Nr.	Seite	Weibchen		Männchen
		Ovarien gefüllt	Ovarien leer	
II	Süd	95	4	1
	Nord	165	3	0
III	Süd	52	34	6
	Nord	148	4	1
IV	Süd	10	12	6
	Nord	44	9	10
Total		514	66	24

Bei einzelnen Kontrollposten wurden am 23. Mai Käfer, welche in eindeutig gerader Bahn Richtung Lägern oder Egg flogen, abgefangen:

Ort	Flugrichtung	Zeit	Weibchen		Männchen
			Ovarien gefüllt	Ovarien leer	
a	Nord	bis 8.35	18	5	2
a	Nord	nach 8.35	5	0	11
b	Süd	—	10	1	7
h	Süd	bis 8.35	19	1	1
i	Süd	nach 8.35	9	0	0

Aus mikroklimatischen Gründen setzte der Rückflug am Südhang der Egg früher ein als am Nordhang der Lägern. Am 21. und 23. Mai

wurde deshalb die Nordseite der Fangnetze gesamthaft viel stärker beflogen als die Südseite. Bei Netz I war der Bergflug etwa doppelt so stark wie der Talflug, auf der Flugscheide (Netz II) flogen 2,6 bzw. 1,7 mal mehr Käfer Richtung Süden als Richtung Norden, was einer beträchtlichen Populationsverschiebung vom Einzugsgebiet Egg nach demjenigen der Lägern gleichkommt. Wenn von der Lägernseite überhaupt keine Käfer gekommen wären, würde diese Dislokation noch viel mehr in die Augen springen.

Abb. 18, a—c bezieht sich auf die Flugzählungen an den entsprechenden Kontrollorten am 23. Mai. Wir unterschieden Talflug, Bergflug und den kurvenreichen, unbestimmten Suchflug. An den beiden Hängen (a, b) bildet die Talflugkurve ein ausgeprägtes Maximum etwa um 8 Uhr 20—8 Uhr 25. Entsprechend der etwa 550 m längeren Anflugstrecke ist das Maximum bei b gegenüber a um 2—3 Minuten verschoben (Fluggeschwindigkeit beim Talflug etwa 4 m/sec., in 150 sec., also 600 m). Die Bergflugkurven sind viel flacher und der Suchflug verläuft ihnen, besonders bei b, annähernd parallel. Bei c im Talgrund löst sich der Talflug in einen ungerichteten Suchflug auf mit einem Maximum um 8 Uhr 30—8 Uhr 35. Quantitativ dürfen Tal- und Bergflug nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden, weil die emporsteigenden Käfer tiefer und bei ungünstigeren Beleuchtungsverhältnissen fliegen. Abb. 18 d vermittelt einen Begriff vom Suchflug auf der Flugscheide am 26. Mai. In einem begrenzten Geländeabschnitt zählte ich die Käfer, welche in je 2 Minuten die Flugscheide in nördlicher beziehungsweise südlicher Richtung überquerten. Das Maximum entspricht zeitlich ungefähr demjenigen vom 23. Mai. Total zählte ich hier 733 Flüge in der Südrichtung, 784 Richtung Norden. Von 102 gefangenen Käfern waren 92 % legereife Weibchen, 7 % leere und 1 % Männchen. Während etwa einer halben Stunde ist der Talgrund mit scheinbar regellos in Schleifen und Kreisen schwärmenden Käfern erfüllt.

Zum besseren Verständnis der Tabellen und Kurven mögen noch folgende übereinstimmende Beobachtungen an den Punkten h, i, a, b und c dienen :

- a) Die Käfer verlassen mit grosser Geschwindigkeit und oft in hohem Flug fluchtartig den Waldrand. In geneigtem Gelände stossen sie dabei bis 700 m weit schräg oder direkt gegen den Talboden hinab. Dieser gradlinige Fluchtflug geht besonders an weiten, baumlosen Abhängen (Lägern Nordhang beispielsweise 1400 m) in einen slalomartigen Flug über, der durch einen periodisch wellenförmigen Wechsel in der Flugrichtung ausgezeichnet ist.
- b) Dann folgt ein Suchflug mit weiten oder engen Schleifen und Kreisen, der offenbar dazu dienen soll, einen geeigneten Platz für die Eiablage zu finden.

- c) Diejenigen Käfer, welche sich im Talboden nicht niedergelassen haben, steigen später wieder gegen den ursprünglichen oder gegenüberliegenden Abhang hinauf (Gegenflug). Die Flugstrecke mag dabei 1 km und mehr betragen. Der geradlinige Gegenflug kann besonders an steilen Böschungen früher oder später wieder in einen langsameren Suchflug übergehen, der nicht selten quer zur Fallrichtung verläuft. Die einzelnen Individuen anfliegender Gruppen verhalten sich oft verschieden.

Aus den Fangzahlen, Flugzählungen und Einzelbeobachtungen lassen sich noch einige weitere Schlüsse ziehen. Der markante Talflug besteht zur Hauptsache aus legereifen Weibchen, die Netzfänge III und IV Nord lassen jedoch besonders in Waldnähe auch eine Beteiligung leerer Weibchen und vor allem der Männchen erkennen. Die Dominanz der charakteristischen Suchflüge im Talgrund (c) deutet anderseits darauf hin, dass hier diese Mitläufer zahlenmässig keine Rolle mehr spielen.

Auch der Bergflug setzt sich aus leeren und vollen Weibchen und aus Männchen zusammen. Der 2. Ausflug der Weibchen mit leeren Ovarien ist in den Netzen III und IV Süd am 23. Mai stark vertreten, obwohl viele leere Weibchen tagsüber nach dem Wald geflogen sind. Er fällt hier nach den Einzelfängen zu schliessen zeitlich mit der ersten Hälfte des Gegenfluges zusammen. Dass unter den vielen Käfern, die in geradem Flug an den Hängen emporsteigen, legereife Weibchen häufig sind, beweisen die Einzelfänge. Die Maxima von Talflug und Bergflug liegen 15—20 Minuten auseinander. Schliesslich kehren auch die Männchen zum Wald zurück, bei *a* auffallend spät. Die Ausbuchung der Bergflugkurve um 8 Uhr 50 scheint mit dem massiven Männchenanflug zusammenzuhängen (siehe Einzelfänge).

Am 6. Mai 1952 prüften wir an einem Waldrand oberhalb Kesswil (Thurgau) die Frage, ob die im Gegenflug aufwärts fliegenden Weibchen tatsächlich in den Wald zurückkehren. Sechs Leute stellten sich mit Fangnetzen unmittelbar vor dem Waldrand auf mit der Aufgabe, direkt gegen den Wald fliegende Käfer abzufangen. Alle 4 Minuten wechselten wir die Sammelbüchsen. Ferner waren grosse Netze am Waldrand und im offenen Feld aufgestellt. Das Gelände fällt sanft gegen den Bodensee ab und ist schon wenige hundert Meter vom Waldrand stellenweise dicht mit Obstbäumen bewachsen. So musste man damit rechnen, dass im Gegensatz zum Wehntal der Fluchtflug vieler Käfer nur kurz ausfallen werde. 5—10 Minuten nach Beginn des massiven Fluchtfluges aus den hohen Baumkronen schräg zum Waldrand in NW-Richtung setzte ein Waldflug ein, welcher etwa 40 Minuten dauerte und sich aus folgenden Käferkategorien zusammensetzte (Handnetzfänge):

109 Weibchen mit vollen Ovarien (Gegenflug), Flugmaximum 7.42—8.02 Uhr.

33 Weibchen mit leeren Ovarien (2. Ausflug), Flugmaximum 7.58—8.02 Uhr.

70 Männchen, Flugmaximum 8.02—8.14 Uhr.

Zuerst erscheinen die Gegenflieger, welche nur eine kurze Exkursion über den Wiesen vor dem Waldrand ausgeführt haben, dann diejenigen Käfer, die nach der ersten Eiablage den Boden verlassen haben, und zuletzt folgen wie im Wehntal die schwärmenden Männchen. Zur Zeit des reinen Gegenfluges sah man viele Käfer in den Wald eindringen. Die Ovarialentwicklung dieser Gegenflieger war im Durchschnitt deutlich rückständiger als bei den im Feld drunten im Suchflug abgefangenen Tieren (Eier noch nicht prall rund, sondern mit etwas abgeplatteten Polen).

12. Besprechung der Ergebnisse und Schlussfolgerungen

a) Rundflug

Wir können nun versuchen, uns anhand der angeführten Beobachtungen über die einzelnen Phasen der Orientierung beim ersten Ausflug ein Bild zu machen. Wie wir gesehen haben, wird der Maikäfer bei einem durch Art und Individuum bestimmten Dämmerungsgrad

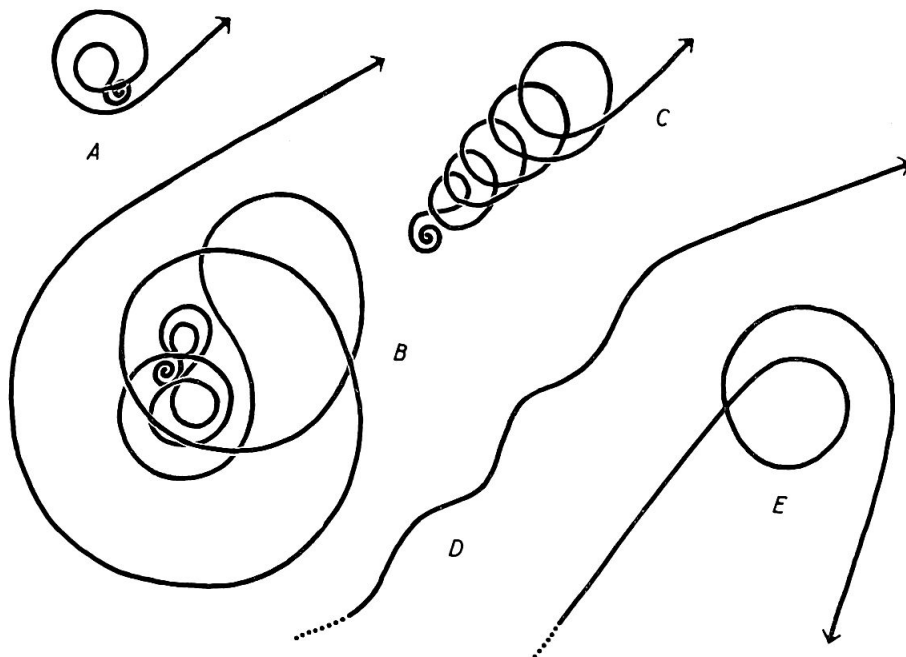


Abb. 20. — Flugbahnen der Maikäfer. A. kurzer Rundflug vor einer dominierenden Silhouette, B. weiter Rundflug in der Nähe einer Flugscheide, C. gegen das Flugziel hin verschobene Schleifen, D. wellenförmige Flugbahn vor zwei nebeneinanderliegenden Baumgruppen, E. in die gerade Flugbahn eingeschalteter Rundflug mit Richtungswechsel. A, B : *Melolontha vulgaris* ; C, D, E : *M. hippocastani*.

aktiviert. Mit der bedeutenden Heraufsetzung der Körpertemperatur wird er in einen Zustand erhöhter Reaktionsbereitschaft versetzt. Wenn er an einem Grashalm emporklettert und abfliegt, hat er sich in der Regel noch nicht für ein bestimmtes Flugziel entschieden. Die Kreise, Schleifen und Spiralen links und rechts herum, die er anfänglich beschreibt, sind ein augenfälliger Ausdruck für sein unentschiedenes Verhalten. Im Verlauf dieses Rundfluges nimmt die Fluggeschwindigkeit zu und die Körperhaltung nähert sich der Horizontallage; dabei wird die Flugbahn so geführt, dass der Horizont in seinem ganzen Umfang von vorn wahrgenommen werden kann.

Der Rundflug von *Melolontha vulgaris* kann sehr kurz ausfallen (1—3 Kreise), wenn am Horizont eine Silhouette dominiert (Abb. 20, A). Ist der Horizont jedoch mit 2 oder 3 einander gegenüberliegenden, gleichwertigen Silhouetten besetzt oder fehlt ein markantes Flugziel, so hat der Maikäfer Mühe, aus der Phase des Rundfluges hervorzutreten. Er beschreibt 8—15 Kreise, die Spiralen werden allmählich grösser und können einen Durchmesser von 10 und mehr Meter erreichen, wie beispielsweise auf der Flugscheide von Embrach und Schleinikon (B). Er schaltet nicht selten 8-förmige Schleifen ein und fliegt 2—3 mal im Sinne des Uhrzeigers, dann wieder in der Gegenrichtung usw. Schliesslich entscheidet sich der Käfer für eine bestimmte Richtung und fliegt in gerader Bahn davon.

Auch *Melolontha hippocastani* beschreibt anfangs Kreise und Spiralen wie *vulgaris*. Man beobachtet bei dieser Art jedoch häufiger verschiedene Übergänge zwischen Rundflug und dem anschliessenden geradlinigen Zielflug. So können schon die Spiralen deutlich in der Richtung auf eine attraktive Baumgruppe hin verschoben sein (Abb. 20, C), d. h. der Käfer zeigt schon während des Rundfluges die Tendenz, sich nach einem Objekt auszurichten. Nach dem Rundflug folgt oft eine wellenförmig hin und her pendelnde Flugbahn als Ausdruck dafür, dass sich das Tier zwischen zwei nebeneinanderstehenden Objekten noch nicht entschieden hat (D). In einer bestimmten Distanz steuert es dann plötzlich einen Baum in gerader Flugbahn an. Gelegentlich fliegt ein Käfer gerade nach einem Geländeabschnitt, schaltet, da er auf keinen Baum stösst, wieder eine Runde ein und fliegt unter Umständen in einer ganz anderen Richtung weiter (E). Das Verhalten von *hippocastani* ist plastischer, die Orientierung bezieht sich mehr auf die nächste Umgebung des Schlüpfortes als bei *vulgaris*.

Meine Mitarbeiter und ich haben den Rundflug als Vorläufer des gerichteten Zielfluges, sofern wir darauf achteten, stets feststellen können. In der Literatur wird er nur selten erwähnt, beispielsweise von RIGGERT (1939), WIESMANN (1950 b) und COUTURIER (1951 a). Vielen Autoren ist diese erste Phase des Ausfluges vielleicht deshalb entgangen, weil sie bei Dominanz einer Silhouette rasch abläuft und dann als erster unbeholfener Flugversuch bewertet wird.

b) Geruchliche Orientierung und Einfluss des Windes

Über den Einfluss des Windes auf die Flugrichtung des Maikäfers und die Entstehung von Schwärmbahnen bestehen in der Literatur zwei entgegengesetzte Ansichten. RHUMBLER (1925), SCHUCH (1935) und andere Autoren nahmen an, der Maikäfer werde durch den Wald-duft angelockt. Es müsste demnach eine enge Beziehung bestehen zwischen Wind- und Flugrichtung, indem die Käfer gegen den Wind fliegen, der ihnen die Düfte ihrer Frassbäume zuträgt. Andererseits glaubt BORCHERS (1952), der Maikäfer sei als schlechter Flieger auf günstige Aufwinde angewiesen, um überhaupt zu seinen oft hoch gelegenen Frassplätzen zu gelangen, er fliege also mit dem Winde. Wir wollen nun einige unserer Flugbeobachtungen an *Melolontha vulgaris* in dieser Hinsicht nachprüfen:

Beobachtungsort	Datum	Wind nach	Flug nach
Wädenswil	3.5.1951	E	E
Hütten	19.5.1951	N	S
Schleinikon	20.5.1952	W	N und S
Lachen	9.5.1951	SE	NE
Lachen	27.6.1952	NW	S
Unterau	27.4.1952	E	NW
Niederweningen	17.7.1952	NE	S

Diese Beispiele könnten beliebig vermehrt werden. Der Wind weht von hinten, vorn, seitlich im rechten Winkel oder spitz, und es lässt sich keine Beziehung zwischen Wind- und Flugrichtung konstruieren. Die primäre Orientierung wird nicht durch die Windrichtung bestimmt, dagegen kann der Flug rein mechanisch durch Luftströmungen beeinflusst werden. Ein Seitenwind von beispielsweise 1,7 m/sec. vermag den Käfer etwas abzutreiben, so dass er sich in der Resultierenden von aktivem Flug und Wind bewegt und die Körperachse mit der Flugrichtung einen spitzen Winkel bildet (Schleinikon 20.5.1952). Wind von hinten fördert den Flug, Gegenwind kann zu einem unüberwindlichen Hindernis werden, sobald die Windstärke so gross wird wie die normale Fluggeschwindigkeit der Käfer, d. h. etwa 3—3½ m/sec. (Hütten 19.5.1951). Gegen eine geruchliche Orientierung auf grössere Entfernungen sprechen auch die Beobachtungen, dass sich bei vollkommener Windstille die Käfer einheitlich nach einem gemeinsamen, weit entfernten Flugziel wenden können, wobei nahe Frassbäume vernachlässigt werden, oder dass sie von Laubwäldern weg nach Nadelwäldern oder nach Gebäuden fliegen.

Unsere Beobachtungen bestätigen diejenigen von SACHTLEBEN (1926) und SCHNEIDER-ORELLI (1927), welche auch keine Beziehung finden zwischen Wind- und Flugrichtung und daraus den Schluss ziehen,

für die Richtung der Schwärmbahnen sei der Gesichtssinn bestimmend. RIGGERT (1940) kommt zu ganz ähnlichen Folgerungen, er zweifelt jedoch an der Fähigkeit der Maikäfer, ihre Frassplätze schon auf eine Entfernung von 500 m erkennen zu können.

c) *Optische Orientierung der Maikäfer*

Bei der Diskussion über die optischen Orientierungsmöglichkeiten des Maikäfers wird es zweckmässig sein, die folgenden Grenzen abzu- stecken. Wir wissen noch wenig über sein Sehvermögen und vor allem über seine Empfindlichkeit für Strahlung verschiedener Wellenlänge. Es wird auch schwer sein, das Verhalten dieses Insektes mit seinen kilometerweiten Flugzielen und Flugbahnen im Laboratorium voll- ständig zu analysieren. Dazu kommt, dass in der Terminologie der Orientierungsreaktionen heute noch keine einheitliche Auffassung besteht.

Der Begriff « Taxis » bezieht sich auf :

1. die physikalische Art des Reizes und damit auf das perzipierende Organ (z. B. Phototaxis, Geotaxis, Hygrotaxis, Chemotaxis); statt von positiver und negativer Phototaxis kann man auch von entsprechenden Lichtstimmungen sprechen ;
2. den meist in Laboratoriumsexperimenten ermittelten inneren Orientierungs- mechanismus: Phobo-, Tropo-, Meno-, Telo- und Mnemotaxis nach KÜHN (1919) oder Klino-, Tropo- und Telotaxis im Sinne von FRAENKEL & GUNN (1940).
3. bestimmte wesentliche Grundeigenschaften der Orientierungsziele (z. B. Skoto- taxis, Photohorotaxis als Überleitung zur Orientierung nach Formen).

KOEHLER (1950) stützt sich auf die Einteilung von KÜHN und schlägt im Sinne von LORENZ vor, den Taxisbegriff sehr eng zu fassen und darunter nur einen zwangs- läufig arbeitenden, angeborenen Mechanismus, der auf einen äusseren Reiz hin eine orientierende Wendung bewirkt, zu verstehen und das Ziel dieser Orientierung aus dem Taxisbegriff zu verbannen. GUNN (1950) versteht dagegen unter Taxis im ein- fachsten Fall eine « orientated locomotory reaction leading directly towards (or away from) an undifferentiated source of stimulation » im Sinne eines praktischen Begriffs für einfachere Verhaltensformen, z. B. bei Insekten. Die Zahl der Taxisformen nach 1 bleibt beschränkt, und eine Einteilung nach diesem Schema wird kaum Anlass zu Unklarheiten geben können. Es ist jedoch im Einzelfall oft schwierig, das Verhalten auch eines gründlich untersuchten Versuchstieres den unter 2 angeführten Mecha- nismen zuzuordnen (z. B. HIERHOLZER 1950). Die auf praktischen Überlegungen beruhende Einteilung nach den Zielen (3) dürfte sinnvoll und zweckmässig sein, wenn sie unter Ausschluss aller « mnemotaktischen » Reaktionen auf sehr einfache Ziel- schemata psychisch wenig differenzierter Tiere beschränkt bleibt. Solange für die 3 Gruppen von Taxisbegriffen, welche alle an und für sich berechtigt sind, noch keine besonderen Bezeichnungen vorgeschlagen und allgemein akzeptiert worden sind, müssen wir uns wohl mit der Vieldeutigkeit des Wortes « Taxis » abfinden.

Die primäre Orientierung von *Melolontha vulgaris* gehört in die Gruppe der phototaktischen Reaktionen, doch lässt sie sich nur aus- nahmsweise mit Begriffen wie negative und positive Phototaxis (Licht- stimmung) deuten. Käfer, die man anfangs April dem Boden entnimmt,

sind ausgesprochen lichtscheu und versuchen sich so rasch als möglich wieder einzugraben. Auch flugreife Käfer verhalten sich oft negativ phototaktisch, wenn man sie schon am Tage aus ihrem Schlüpfloch nimmt, so dass ihre Augen auch von der Seite, von unten und hinten intensiv belichtet werden. Andererseits neigen, wie wir bereits gesehen haben, überreife Käfer, die infolge ungünstiger Witterung oder in Gefangenschaft am Ausflug verhindert worden sind, zu positiver Phototaxis, die soweit gehen kann, dass der übliche Orientierungsmodus in den Hintergrund tritt (Unterau April 1952). Abgesehen von solchen Ausnahmen spielt die Lichtstimmung nur eine untergeordnete Rolle. In unseren Flugbeobachtungen sind alle Himmelsrichtungen gleichmäÙig vertreten und es lässt sich weder eine Bevorzugung noch eine Flucht vor dem hellen Westhimmel erkennen. Der Flug nach einer relativ hohen Silhouette ist keine negative Phototaxis, keine Abkehr von der hellsten Stelle des Horizontes, denn die Silhouette wird auch befliegen, wenn sie vor dem hellen Westhimmel steht.

Melolontha hippocastani scheint dagegen den gesamthaft dunklen Horizontabschnitten oft den Vorzug zu geben. Im Versuch Stocken werden nahe Baumsilhouetten vor dem hellen Nordhimmel kaum befliegen, ein Horizontabschnitt mit attraktiven Baumformen wird gemieden, wenn darüber ein helles Wolkenfenster zu liegen kommt. In Beichlen fliegen die Käfer nur teilweise oder indirekt gegen einen Obstgarten in der Richtung des hellen Nordhimmels, und eine saubere Trennung der beiden Maikäferarten gelingt erst in Niederwenigen, wo *hippocastani* Baumformen in östlicher Richtung vorgesetzt bekommt.

COUTURIER (1951a) bezeichnet die Orientierung des ausfliegenden Maikäfers (*vulgaris*) als eine Art Skototaxis. Nach ALVERDES (1930) verhält sich ein Tier positiv skototaktisch, wenn es unabhängig von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen (einer Lampe) sich zur dunkelsten Stelle seines Gesichtsfeldes hinbewegt. Sein Schüler DIETRICH (1931), von dem der Ausdruck Skototaxis offenbar stammt, bezeichnet damit eine Orientierung in der Richtung einer dunklen Stelle innerhalb eines beleuchteten Feldes. MEYER (1932) und KLEIN (1934) zeigen, dass dunkle Graufächen helleren vorgezogen werden. In allen diesen Fällen scheint die relative Dunkelheit der Attraktionsfläche von Bedeutung zu sein. Es handelt sich im allgemeinen um photo-negative Versuchstiere, welche mit Vorliebe dunkle Höhlen in der Erde, unter Steinen usw. aufsuchen (Tausendfüßler, Landasseln, *Lepisma*, *Forficula*). WEIHRAUCH (1936) warnt davor, «schwarz als Reiz», d. h. die Skototaxis im engsten Sinn mit der attraktiven Wirkung eines Formfaktors zu vermengen, und FRAENKEL & GUNN (1940) glauben, dass «Skototaxis» in manchen Fällen identisch sei mit negativer Phototaxis oder überhaupt nicht unter den Taxisbegriff falle, weil eine primitive Kategorie des Formsehens vorliege.

Ich habe etwas Bedenken, das Verhalten von *Melolontha vulgaris* als Skototaxis zu bezeichnen, obwohl die Silhouetten von Wäldern und Bergen mit den dunklen Versuchsschirmen verglichen werden könnten. Bei Embrach wurde der Blauen gleich wie der Ircchel und der

Neubruich angefliegen, obwohl er vom gegenüberliegenden Westhimmel heller beleuchtet war und sich für unser Auge vom dunkeln Osthimmel weniger abhob als die beiden anderen Höhenzüge. Ein Bergkamm kann in einer Entfernung von etwa 3200 m seine attraktive Wirkung verlieren und verschwindet damit für den Maikäfer. Man darf wohl annehmen, dass sein Kontrast gegenüber dem Himmel auch schon innerhalb der Sichtweite beträchtlich abnimmt und z. B. ein 2000 m weit entfernter Berg heller erscheint als einer in 1000 m Entfernung. Trotz verschiedener Entfernung wirken zwei Berge ähnlicher Grössenordnung ungefähr gleich attraktiv, sofern sie die gleiche Silhouettenhöhe aufweisen (Lägern, Embrach). Der Grad der absoluten und relativen Dunkelheit scheint innerhalb gewisser Grenzen nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Damit entfernen wir uns aber auch von der ursprünglichen Fassung des Begriffes Skototaxis.

KALMUS (1937) fand, dass vor allem senkrechte hell-dunkle Grenzlinien frisch geschlüpfte Larven von *Dixippus* anlocken und nennt diese Reaktion Photohorotaxis. Ein ähnliches Verhalten zeigen nach HUNDERTMARK (1937) *Lymantria monacha* und nach HIERHOLZER (1950) *Ips curvidens*. Bei *Lymantria* ist vor rechteckigen Attraktionsflächen nicht die Höhe der oberen Kante, sondern die Länge der vertikalen Grenzlinie für die Orientierung massgebend. Die Orientierung des Maikäfers richtet sich auch nach hell-dunkel Konturen, doch ist es innerhalb der Sehweite weniger die Kontur als solche oder die Tiefe des Kontrastes, als die Höhe der horizontalen Grenzlinie, welche schliesslich die Flugrichtung bestimmt.

Zweifellos besitzen Bäume, Wälder und Bodenerhebungen, nach welchen sich die Maikäfer orientieren, nicht selten einen markanten Umriss, und es liegt nahe, das Verhalten mit dem Ausdruck « Formsehen » zu bezeichnen. Die Vorliebe von *Melolontha hippocastani* für nahe Bäume und Sträucher gehört wohl in diese Kategorie. Allein es fehlen bis heute Anhaltspunkte für die Annahme, dass bei der Orientierung von *vulgaris* nach hohen Silhouetten die Form als solche eine wesentliche Rolle spiele und dass die figurale Intensität (HERTZ 1933) wie bei der Orientierung der Honigbiene das Verhalten bestimme. Im Gegenteil haben uns die Versuche von Stocken und Märwil gezeigt, dass eine sehr konturenreiche Silhouette aus einer Anzahl Birnbäumen nicht besonders attraktiv wirkt und dass bei einem isoliert stehenden, schmalen Wäldchen die vertikale Komponente der Silhouette kaum wirksam ist. Es ist auch schon SACHTLEBEN (1926) aufgefallen, dass einzelstehende (und damit konturenreiche) Frassbäume von *vulgaris* primär weniger befliegen werden als ein benachbarter exponierter Waldrand. Nach allen bisherigen Erfahrungen zu schliessen genügt zur Orientierung von *Melolontha vulgaris* eine relativ hohe waagrechte Horizontlinie, welche auf beiden Seiten ausserhalb des Sehbereichs verschwindet. Von einer Form oder Figur kann hier wohl kaum mehr gesprochen werden.

d) *Hypsotaxis*

Um die Begriffe Skototaxis, Photohorotaxis und Formsehen nicht mit einem Modus, der etwas aus dem Rahmen fällt, zu belasten, bezeichne ich die Orientierung von *Melolontha vulgaris* beim Ausflug als Hypsotaxis¹ (SCHNEIDER 1951) und verstehe darunter eine Orientierung in der Richtung eines Abschnittes der Horizontlinie, welcher innerhalb des taktisch wirksamen Sehbereiches des Tieres liegt und den grössten mittleren Höhenwinkel aufweist.

Die angeführten Flugbeobachtungen bei Schleinikon und Embrach geben uns einige vorläufige Anhaltspunkte in bezug auf die Präzision der hypsotaktischen Orientierung. Auf der Flugscheide ist die Differenz der mittleren Silhouettenhöhe (50) zweier Attraktionsflächen etwa 5—6 Winkelminuten, entspricht also ungefähr der Fehlergrenze der ziemlich groben Vermessungsmethode. Auf der Flugscheide bei Schleinikon beträgt der mittlere Höhenwinkel der Silhouetten im Norden und Süden 9°40'. Der Abstand zur Lägern ist hier 2260 m, zur Egg 1130 m. Nur innerhalb einer Zone von 20 m Breite war der Flug am 5.—7. Mai 1951 unbestimmt. Wenn wir die Änderung der Silhouettenhöhe bei einer N—S-Verschiebung des Beobachtungsortes um 10 Meter berechnen, erhalten wir für die Egg 5'14" und für die Lägern 2'37". Bei einer Differenz der Silhouettenhöhe von rund 8 Winkelminuten fliegen die Maikäfer demnach einheitlich nach der höheren Kontur. Solche geringe Unterschiede muss der Maikäfer beim Rundflug noch erkennen können, eine Leistung, die unseren Sinn für Höhendifferenzen zweifellos übertrifft.

Wir haben gesehen, dass bei der Orientierung von *Melolontha vulgaris* weniger die maximale als die mittlere Silhouettenhöhe massgebend ist. Eine breite niedere Attraktionsfläche wird unter Umständen einer hohen schmalen vorgezogen (Embrach, Bleiken, Märwil). Dies hängt offenbar damit zusammen, dass der Maikäfer einen grösseren Horizontabschnitt gesamthaft für seine Orientierung auswertet. In Märwil muss eine schmale Silhouette 50° breit und 22° hoch werden, um die Käfer von einer benachbarten von etwa 90° Breite und 7° Höhe endgültig abzulenken. Die Tendenz der Käfer, in der Richtung der Winkelhalbierenden zwischen zwei nebeneinanderstehende Silhouetten zu fliegen (Embrach, Märwil), deutet ebenfalls auf eine gesamthafte Erfassung eines Winkels von etwa 90° hin. Andererseits ist es unwahrscheinlich, dass die Beschaffenheit des Horizontes in der Richtung senkrecht zur Körperachse die Orientierung wesentlich beeinflusst. In Hirzel (Abb. 17, D) steuern viele Käfer nach dem Grashügel, obwohl im Verlaufe des Bergfluges seitlich eine um 5°24' überlegene, sehr markante und breite Waldsilhouette auftaucht. Der hypsotaktisch wirksame Sehbereich umfasst etwa den Winkel von 90°, und die

¹ hypsos = hoch.

Berechnung der mittleren Silhouettenhöhe bezogen auf eine solche Breite (bei ausgeglichenen breiten Silhouetten genügen 50°) gibt in manchen Fällen einen brauchbaren Anhaltspunkt zur Abschätzung der relativen Attraktionswirkung.

Die hypsotaktische Orientierung ist im Anschluss an den Rundflug zweifellos am genauesten und auffälligsten. Wenn der Maikäfer einmal eine bestimmte Flugrichtung eingeschlagen hat, so hält er mit einem grossen Beharrungsvermögen daran fest. Für den aus dem Boden schlüpfenden Käfer ist abgesehen von der unbestimmten Zone einer Flugscheide die Flugrichtung zum voraus gegeben und einheitlich, während derselbe Ort von Käfern anderer Schlüpfplätze in verschiedener Richtung überquert werden kann. Die Flugbeobachtungen bei Hirzel, Koppigen und Utzenstorf liefern Beispiele in dieser Richtung. Es findet also nicht eine fortwährende Korrektur der Flugrichtung statt, auch wenn im Verlauf der Horizontlinie Verschiebungen auftreten, und zwar aus folgenden Gründen: 1. Kleinere Objekte wie Einzelbäume, Häuser bleiben oft unbeachtet, vermutlich weil ihre Breite zu gering ist und sie erst aus nächster Nähe vorübergehend als Silhouette hervortreten; 2. seitlich auftauchende Silhouetten sind verhältnismässig wenig wirksam; es scheint, dass die frontalen Augenpartien für die hypsotaktische Orientierung massgebend sind; 3. auch bei Auftreten einer anhaltenden Asymmetrie der Horizontlinie in der Flugachse bleibt die Flugrichtung noch längere Zeit erhalten, bis sie sich sprunghaft ändert, z. B. bei einer Differenz der mittleren Silhouettenhöhe (50) links und rechts von $2^{\circ}45'$ (Flugbeobachtungen Koppigen und ferner Embrach Punkt 16). Der spätere Verlauf der Flugbahn kann deshalb nur aus der Tendenz, die Flugrichtung beizubehalten, und der oft nicht gleichsinnig wirkenden und auf einen kleinen Horizontausschnitt beschränkten, hypsotaktischen Orientierung verstanden werden.

e) Kontrastfaktor und maximale Sehweite

Aus verschiedenen Beispielen war ersichtlich, dass der Maikäfer nicht unbedingt den kontrastreichsten Horizontabschnitt anfliegt oder durch scharfe Baumsilhouetten am meisten angelockt wird. In Märwil flogen weder *Melolontha vulgaris* noch *hippocastani* trotz seiner Höhe gegen den äusserst grell hell-dunkel gezeichneten Nordwestabschnitt, sondern gegen den um wenig höherem, für unser Auge jedoch kontrastarmen Hügel im Südosten. Die nahe Baumreihe vor dem hellen Himmel bei Stocken (Wädenswil) wirkte auf *hippocastani* nicht besonders attraktiv. Nur bei überreifen *vulgaris* liess sich bei Unterau-Sulgen eine vorübergehende Bevorzugung des hellen und gleichzeitig kontrastreichsten Nordwestabschnittes nachweisen.

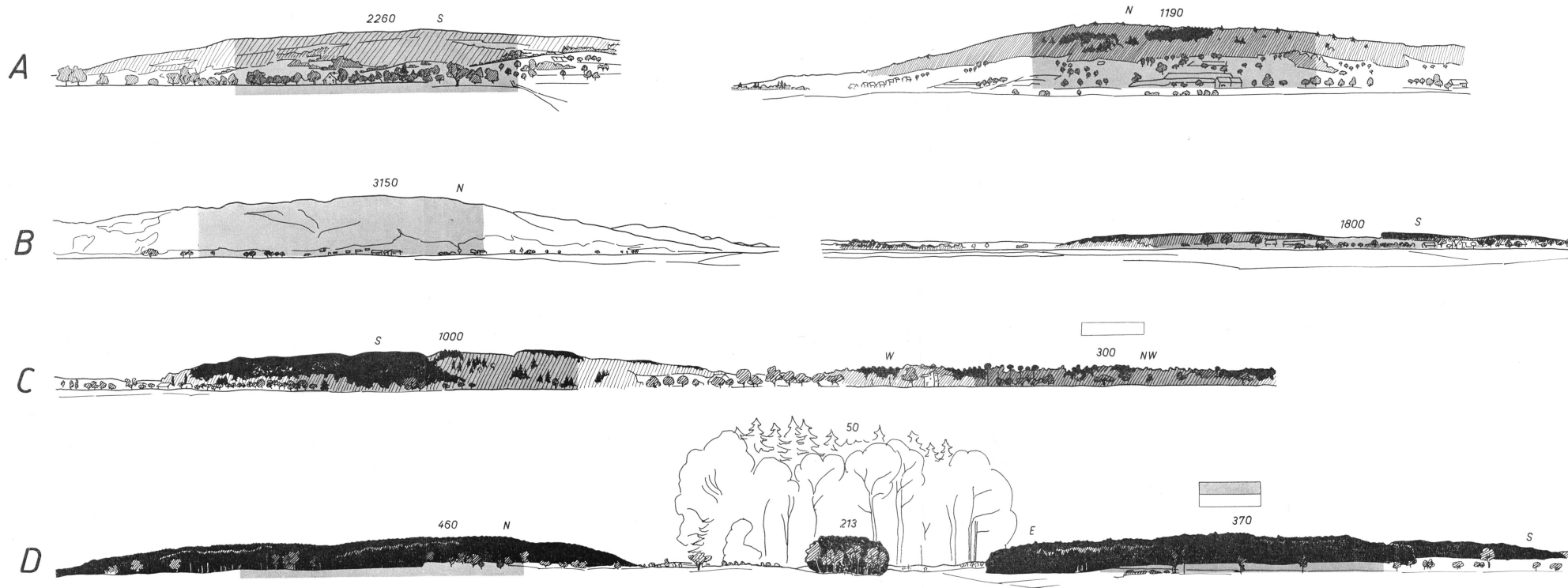
Innerhalb bestimmter Grenzen scheint der Kontrast Silhouette-Himmel jedoch nicht belanglos zu sein. Die Flugbeobachtungen von

Stocken-Wädenswil und Güttingen weisen darauf hin, dass Wolken die Attraktionswirkung einer Silhouette vermindern können; dünne Wolkenschleier genügen schon. Auch KERN & GÜNTHART (1950) berichten über eine solche Beobachtung in Baselland. Die Käfer flogen von einem Kontrollort in der Regel gegen einen nahen Wald im Norden und an drei Abenden, als im Norden eine dunkle Wolke lag, gegen den hellen unbewölkten Westhorizont. Vermutlich vermindern Wolken den Kontrast Silhouette-Himmel und damit die Sichtbarkeit für den Maikäfer.

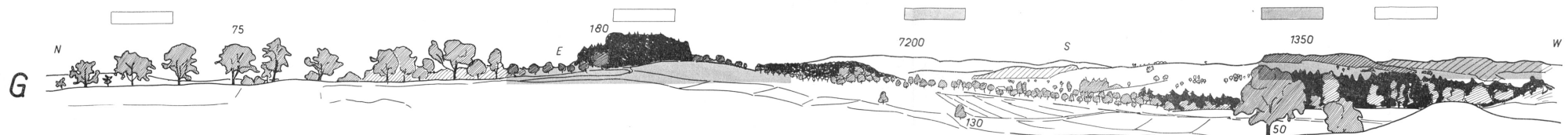
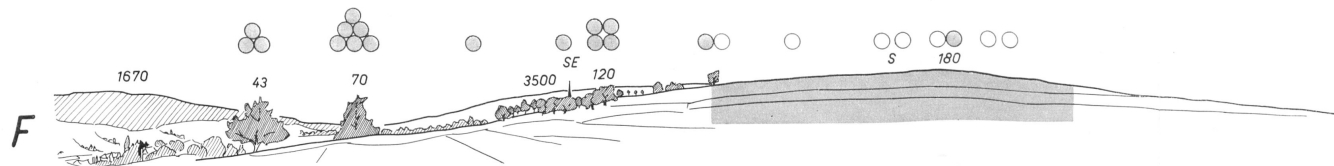
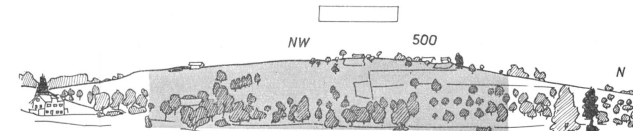
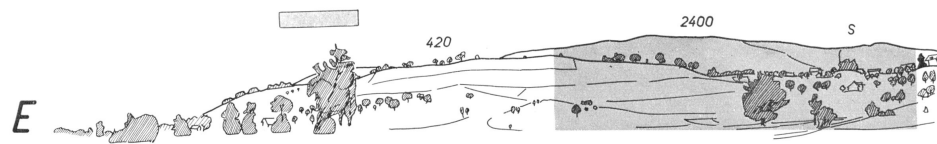
Zwischen Silhouetten sehr verschiedener tatsächlicher Höhe (Hüntwangen, Weinfelden) kommt es zu einer relativen Entwertung der höheren, d. h. die Flugscheide ist von der niederen gegen die höhere verschoben. Wahrscheinlich muss für dieses Phänomen die Aufhellung weit entfernter Silhouetten infolge Lichtstreuung und damit die Verminderung des Kontrastes gegenüber dem Himmel verantwortlich gemacht werden. Die Entfernung von etwa 3 km stellt einen Grenzfall dar. Hier verblasst die obere Kontur der Silhouette, der Kontrast wird für die hypsotaktische Orientierung unerschwellig (Otelfingen, Neuen-dorf, Bettlach). Dies will allerdings nicht heissen, der Helligkeitswert der oberen Silhouettenkante stimme an dieser Sichtgrenze für den Maikäfer schon mit demjenigen des Himmels überein, besonders bei geringem Dunstgehalt der Luft; das Ergebnis in Lachen spricht gegen eine solche Auffassung. Doch ist anzunehmen, dass für die hypsotaktische Orientierung eine bestimmte minimale Helligkeitsdifferenz zwischen Silhouette und Hintergrund erreicht werden muss. Dies gäbe auch eine Erklärung für die Tatsache, dass *Melolontha vulgaris* Baumgruppen, Wälder und Hügel, die vor einer überragenden Bodenerhebung stehen, in der Regel gar nicht beachtet und oft an günstigen Frassplätzen vorbei oder davon wegfliegt.

Die bisherigen Erfahrungen können wir in folgenden Regeln zusammenfassen: Die relative Anziehungskraft einer Silhouette lässt sich im Wesentlichen auf die zwei Faktoren mittlere Höhe und Kontrast gegenüber dem hellen Hintergrund zurückführen. Es besteht aber keine einfache Proportionalität zwischen Kontrast und Wirkung. Liegt der Helligkeitsunterschied unter einem bestimmten Schwellenwert, so wird die Silhouette, auch wenn sie überragend hoch ist, gar nicht als solche erkannt und deshalb nicht angefliegen. Steigern wir nun allmählich den Kontrast über diesen kritischen Punkt hinaus, indem wir die Silhouette verdunkeln, so nimmt die Attraktivität sehr rasch zu bis zu einem Optimum, das nur noch wenig überschritten werden kann, auch wenn wir die Silhouette weiter verdunkeln oder den Himmel aufhellen. In diesem optimalen Kontrastbereich gilt nun die reine hypsotaktische Orientierung, die Flugrichtung lässt sich in der Regel allein aus der mittleren Höhe der in Konkurrenz stehenden Silhouetten ableiten. Wenn jedoch der Kontrast einer Silhouette den Schwellenwert überschritten hat, ohne das Optimum erreicht zu haben, dann lässt sich die relative Attraktivität und damit die Flugrichtung nur

Tafel I



Tafel II



unter Berücksichtigung der Silhouettenhöhe und des Kontrastes bestimmen.

Die Sichtweite steht in Beziehung zur Lufttrübung. Staub, Dunst und Luftmoleküle zerstreuen das direkte und indirekte Sonnenlicht. Es bildet sich vor Wäldern und Bergen ein Lichtschleier, dessen Helligkeit mit der Entfernung zunimmt, bis schliesslich der Kontrast gegenüber dem Himmel vom Auge kaum mehr wahrgenommen werden kann. Kurzwellige Strahlen werden von Luftmolekülen und feinen Dunstpartikelchen viel stärker zerstreut als langwellige. Innerhalb des blauen, violetten und besonders des ultravioletten Bereichs erfolgt in reiner Luft mit dem Kleinerwerden der Wellenlänge ein steiler Abfall in der Durchlässigkeit. Die Sichtweite wird deshalb kleiner vom ultraroten über den sichtbaren bis zum ultravioletten Spektralbereich unter der Annahme, dass von einem Tier oder einem photographischen Film nur ein enger Ausschnitt des Spektrums perzipiert werden kann. Diese Verhältnisse lassen sich leicht anhand von Landschaftsphotographien mit Ultraviolettfilter (z. B. UG 1 von Schott-Jena) reproduzieren (Abb. 21).

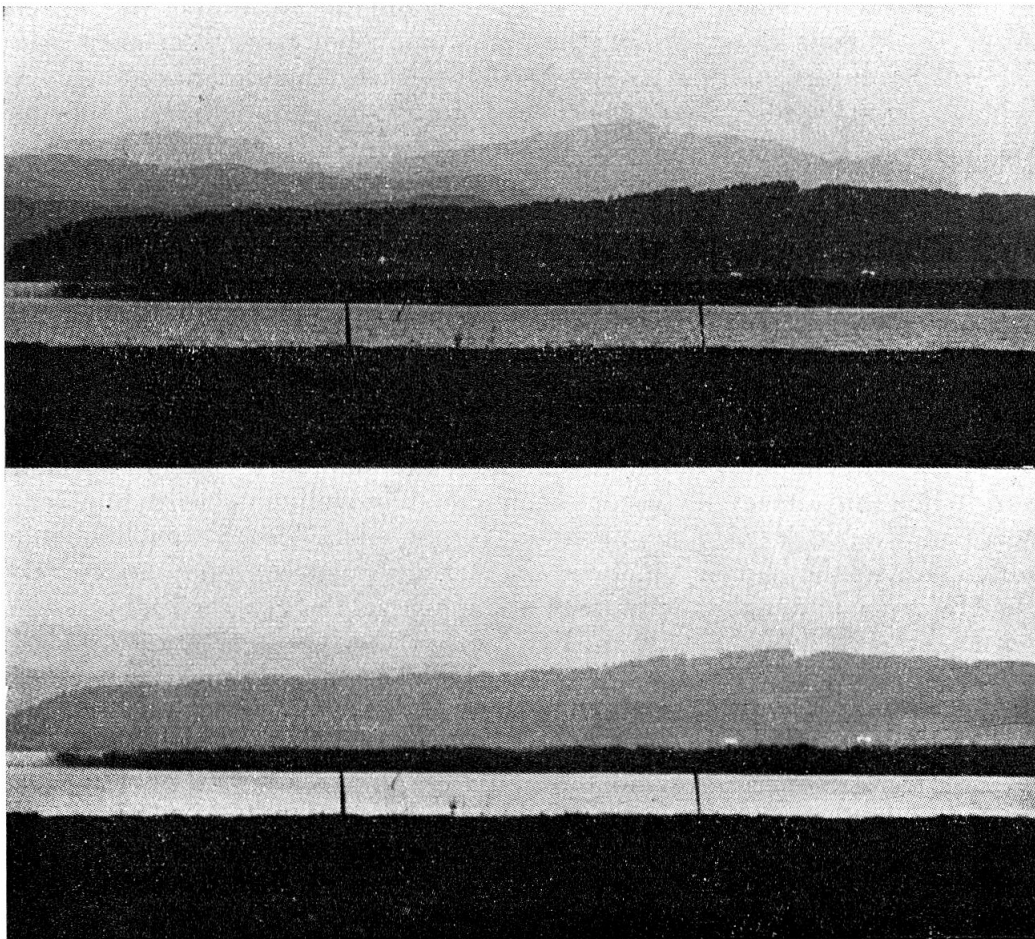


Abb. 21. — *Abhängigkeit der Fernsicht von der Wellenlänge des Lichtes.* Ausschnitt des Panoramas H auf Tafel II bei leicht dunstigem Wetter mit verschiedenen Lichtfiltern auf Gevaert Duplo Ortho Reproduktionsfilm photographiert; optimale Belichtung. Oben: heller Gelbfilter (GG 3 Schott-Jena), sichtbares Licht 430-580 m μ . Unten: Ultraviolett Filter (UG 1), um 360 m μ ; die 3 km entfernte Silhouette des Oberwaldes wird stark aufgehellt und der Schwarzenberg dahinter (12 km) löst sich zu einem wolkenähnlichen Schleier auf.

Wie steht es nun aber mit der Ultravioletttempfindlichkeit des Maikäfers? Obwohl Quecksilberdampflampen kaum zur Maikäferbekämpfung benützt werden können (HORBER 1949), deuten doch wiederholte Beobachtungen in Sammlerkreisen auf eine gewisse Ultravioletttempfindlichkeit hin. Man kann ferner mit folgender Versuchsanordnung die Sensibilität von *Melolontha vulgaris* auf Ultraviolett eindeutig nachweisen. Anlässlich unserer Versuche in künstlicher Dämmerung wählte ich Individuen aus, welche im sichtbaren ultraviolett-freien Spektralbereich einer schwach glühenden elektrischen Lampe erst bei einem relativ fortgeschrittenen Dämmerungsgrad aktiviert wurden. Drahtgitter mit solchen Käfern bedeckte ich mit einer dünnen Glasscheibe (Deckgläschen), stellte sie um die Mittagszeit am Schatten unter freiem Himmel in eine oben offene Kammer und bedeckte die Öffnung dicht mit einem Ultraviolettfilter (UG 1). Obwohl die Kammer für unser Auge verdunkelt war, wurden die Käfer auch bei einer Wartezeit von 30–60 Minuten nicht aktiviert. Nun bedeckte ich allmählich $1/2$, $3/4$, $7/8$, $15/16$ usw. der Öffnung zusätzlich mit einem hellen Gelbfilter (GG 3), welcher das für unser Auge sichtbare, jedoch kein ultraviolettes Licht durchlässt. Damit erzeugt man eine künstliche Dämmerung im ultravioletten Licht. Die Käfer wurden dabei aktiviert und stiegen aus dem Drahtgitter, wobei die Glasscheibe in der Kammer zu Boden fiel (akustisches Signal). Trotz dieses Ergebnisses ist es unwahrscheinlich, dass der Käfer im Freien nur infolge Abnahme der Ultraviolettstrahlung aktiviert wird. Wir wissen überhaupt nicht, ob für die optische Orientierung im Gelände und die Auslösung der Aktivierung dieselben Lichtstrahlen massgebend seien.

Auch bei vielen anderen Insekten ist der sichtbare Spektralbereich verglichen mit unseren Augen nach der kurzwelligen Seite hin verschoben. WEISS (1943) beobachtete ferner, dass bei Versuchen mit über 50 Insekten, speziell Käfern, die Art der positiven phototaktischen Reaktionen von der Lichtintensität abhängig ist. Bei grosser Lichtmenge wird blaugrünes Licht ($500\text{ m}\mu$) bevorzugt, bei geringer Intensität jedoch ultraviolettes ($365\text{ m}\mu$). Es könnte also sein, dass auch bei der Orientierung im Dämmerungsflug Ultraviolett eine Rolle spielt und der Maikäfer beim Ausflug deshalb weniger weit sieht als wir mit unseren Augen, weil er in diesem Moment relativ empfindlich ist auf kurzwellige Strahlen.¹

Auch die auffällige Ablenkung der Käfer durch Wolken, welche hinter einer Silhouette stehen, hängt vielleicht mit einer Ultraviolett-

¹ Zur Klärung des ganzen Fragenkomplexes wäre es allerdings wertvoll, die Strahlungsverhältnisse nach dem astronomischen Sonnenuntergang zu kennen, vor allem die relative Intensität der Ultraviolettstrahlung. Auf Grund einer freundlichen brieflichen Mitteilung von Herrn J. C. THAMS, Leiter des meteorologischen Observatoriums in Locarno, scheinen in dieser Richtung mangels Interesse bei Meteorologen und Medizinern und wegen grossen technischen Schwierigkeiten (sehr geringe Strahlungsintensitäten) noch keine Messungen durchgeführt worden zu sein.

empfindlichkeit zusammen; denn Wolken halten bekanntlich einen beträchtlichen Teil dieser kurzwelligen Strahlung zurück.

Die Fluggeschwindigkeit von *Melolontha vulgaris* beim ersten Ausflug beträgt etwa 3—3,5 m/sec. Um eine Strecke von 3200 m zurückzulegen, würden demnach 15—18 Minuten benötigt. Bei reinem Ausflug dauert das Schwärmen in der Regel 30—40 Minuten (Abb. 7). Unabhängig davon, ob die Käfer einen beliebten oder ungeeigneten Frassbaum gefunden haben, treten sie nach kurzer Zeit in eine Art Starrezustand, so dass sie sich leicht von den Bäumen schütteln lassen. Die Flugzeit ist begrenzt. Wenn man nun von den wenigen Vorläufern und Nachzüglern absieht, dauert die Phase der Flugaktivität nicht länger als 20 Minuten, für das einzelne Individuum durchschnittlich wohl nur etwa 15 Minuten. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt man, wenn man vor einem frisch befallenen Waldrand am Abend schwärmende Käfer mit dem Netz abfängt; in den ersten Tagen, die auf den Ausflug folgen, regt die Dämmerung viele Käfer noch zum Schwärmen vor den Frassbäumen an. Am 22. April 1952 dauerte diese Aktivität in Altnau von 7 Uhr 30 bis 7 Uhr 47, d. h. 17 Minuten. Daraus ergibt sich die bemerkenswerte Schlussfolgerung, dass der Maikäfer beim Ausflug nur etwa soweit sieht, als er während seiner Aktivitätsphase fliegen kann. Silhouetten, mögen sie noch so hoch sein und dominieren, existieren für den Käfer überhaupt nicht, sobald sie ausserhalb des begrenzten abendlichen Aktionsbereichs liegen.

f) Formen- und Farbensehen

Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, dass die beiden Käferarten beim Ausflug in der Wahl ihrer Flugziele sich verschieden verhalten (NEU 1939, SCHNEIDER 1952 a, b). In den Versuchen bei Hütten und vor allem bei Niederweningen gelang es, von einem Kontrollort aus *vulgaris* nach einem hohen, als Frassort ungeeigneten Hügel, *hippocastani* dagegen nach nahen Bäumen zu dirigieren. Der Flug nach Einzelbäumen muss auf einen ganz andern Orientierungsmodus zurückgeführt werden als die Hypsotaxis, umsomehr als die bevorzugten Bäume in der Regel gar nicht als Silhouetten hervortreten (Stocken-Wädenswil). Die Form der Bäume scheint ohne grosse Bedeutung zu sein. Sträucher, Bäume mit hohen Stämmen, kompakte breite Baumgruppen, ja sogar Holzscheunen von rechteckigem Umriss werden angefliegen. Grosse Formen werden einer Vielzahl kleiner isolierter vorgezogen (Hüttensee, Beichlen-Wädenswil). Andererseits besitzen imposante Formen, welche als Silhouetten vor dem Himmel stehen, eine relativ geringe Attraktionswirkung (Märwil, Stocken-Wädenswil). Der ganze Orientierungsablauf von *Melolontha hippocastani* führt zwangsläufig dazu, dass der Käfer an seinem natürlichen Wohnplatz, in den von hohen bewegten Bergsilhouetten umrahmten Wiesen von Alvaneu, Andeer, Ausserferrera usw. einen der nächstliegenden

Haselnusssträucher ansteuert. Die Verhaltensanalyse im artfremden Gelände des schweizerischen Mittellandes weist auf verschiedene Eigentümlichkeiten des ursprünglichen Habitats in den engen Bergtälern hin.

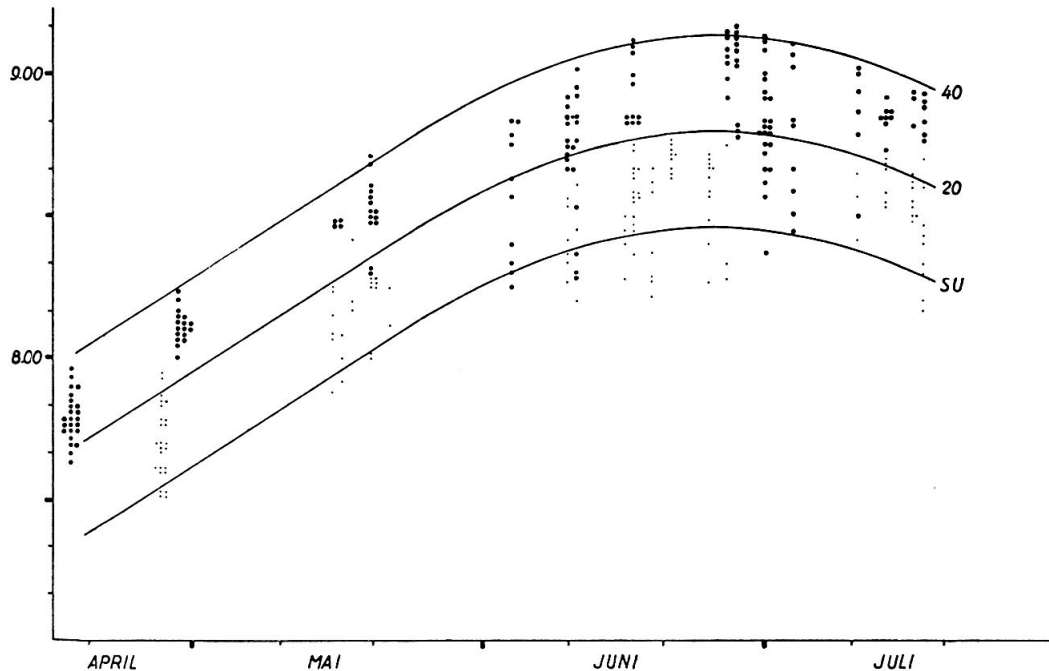


Abb. 22. — Beziehung zwischen Sonnenuntergang und erstem Ausflug von *Melolontha vulgaris* und *M. hippocastani*. Abszisse: Versuchsdatum; Ordinate: Zeitpunkt des Ausschwärmens. Grosse Punkte: *Melolontha vulgaris*; kleine Punkte: *M. hippocastani*. SU: astronomischer Sonnenuntergang für Zürich. Der Ausflug der beiden Arten ist 20 bzw. 40 Minuten nach dem Sonnenuntergang beendet, *M. hippocastani* schwärmt früher als *M. vulgaris*.

In Abbildung 22 ist die Beziehung zwischen Ausflug der beiden Maikäferarten und dem Dämmerungsgrad dargestellt. Man erkennt sehr deutlich, wie sich der Zeitpunkt des Ausschwärmens mit dem astronomischen Sonnenuntergang vom April bis Juli verschiebt. Die Beobachtungen im April beziehen sich auf den natürlichen Ausflug aus dem Boden, die übrigen auf Versuche mit Einzelkäfern. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die zum Teil beträchtliche Streuung nach unten experimentell bedingt ist; einzelne Individuen waren überreif oder wurden durch künstliche Verdunkelung vorzeitig aus ihren Käfigen gelockt. Die Verhältnisse lassen sich auch mit den folgenden Zahlen veranschaulichen:

Ausflug	<i>vulgaris</i>	<i>hippocastani</i>
Vor Sonnenuntergang	5	26
0—20 Minuten nach Sonnenuntergang . . .	24	99
20—40 Minuten nach Sonnenuntergang . . .	134	7
Später	6	0

Die Hauptmasse der Käfer schwärmt bei *hippocastani* 0—20 Minuten, bei *vulgaris* 20—40 Minuten nach dem astronomischen Sonnenuntergang.

Photoelektrische Lichtmessungen zeigen, dass die Beleuchtungskurve vom astronomischen Sonnenuntergang an sehr steil abfällt. Zur Zeit des Ausfluges von *hippocastani* ist es noch viel heller als später, wenn *vulgaris* nachfolgt. Bei einem ganz bestimmten, artspezifischen Dämmerungsgrad 20 bzw. 40 Minuten nach Sonnenuntergang ist der Ausflug beendet. Der frühere Ausflug von *hippocastani* ist wohl kein Zufall. Für die vorwiegend hypsotaktische Orientierung von *vulgaris* nach der hell-dunkel Grenzlinie Himmel-Silhouette genügt schon ein relativ heller Himmel, während für das Formsehen vor dunklem Hintergrund unter der Annahme einer ähnlichen Augenempfindlichkeit eine bessere Beleuchtung erforderlich ist. Der späte Flug von *vulgaris* hat zur Folge, dass sich der hypsotaktische Orientierungsmodus voll auswirken kann. Das Formsehen wird für *vulgaris* erst später bedeutungsvoll, wenn die Bindung zwischen Aktivität und Dämmerungsgrad lockerer wird, die Käfer gelegentlich am Tage schwärmen und nun auch einzelstehende Eichen befallen und kahlfressen (Märwil 1952).

Vor der Eiablage wird der Boden optisch geprüft. Das Maximum des Rückfluges von *vulgaris* auf die Felder finden wir etwa 15 Minuten nach dem astronomischen Sonnenuntergang, also verglichen mit dem ersten Ausflug um 15 Minuten vorverschoben, obwohl die Käfer auf den Bäumen viel mehr dem Licht ausgesetzt sind als in ihren Erdlöchern. Das Aufsuchen eines geeigneten Eiablageplatzes erfordert wahrscheinlich eine bessere Beleuchtung als die rein hypsotaktische Orientierung.

Um die beiden Maikäferarten unter den gleichen Beleuchtungsbedingungen fliegen zu lassen, müsste man die Aktivierung von *hippocastani* künstlich verzögern, entweder durch eine zusätzliche Beleuchtung oder rein mechanisch z. B. durch Erschütterung. Am 21. Juni 1952 liess ich 6 Drahtkäfige mit Weibchen eine Stunde vor Sonnenuntergang sechsmal 15 cm tief auf eine harte Unterlage fallen. Sonnenuntergang um 8 Uhr 28. Die Käfer verliessen darauf unter freiem Himmel 45, 47, 50, 50, 53, 53 Minuten nach 8 Uhr ihren Käfig; nicht erschütterte Kontrolltiere 38, 39, 40, 42, 43, 43, 44, 45, 46 Minuten nach 8 Uhr, was einer durchschnittlichen Verspätung von 8 Minuten entspricht.

Wir haben bis jetzt alle Versuchsergebnisse so ausgelegt, wie wenn die Maikäfer farbenblind wären und nur Helligkeitsunterschiede wahrnehmen könnten. Aus versuchstechnischen Gründen ist es ungewiss, ob sich die Frage nach dem Farbsehen beim Maikäfer überhaupt je befriedigend lösen lasse. Immerhin sprechen folgende Beobachtungen gegen die Annahme einer Farbenunterscheidung und ihre Auswertung bei der optischen Orientierung: *Melolontha hippocastani* fliegt in Gegenwart von Baumgruppen und Wäldern braune Holzscheunen an und umschwärmt die Scheunendächer wie Baumkronen (Beichlen-Wädenswil), *Melolontha vulgaris* fliegt statt gegen nahe Wälder und mit Frassbäumen bewachsene Hügel gegen die Silhouette eines Fabrikgebäudes

(Embrach), ferner übt ein dunkelgrüner, als Frassplatz minderwertiger Fichtenwald eine grössere Anziehungskraft aus als ein danebenstehender hellgrüner Eichen-Buchenwald (Koppigen). Im vererbten optischen Schema « Frassplatz » ist die für unser Auge so auffällige Farbe eines frisch belaubten Baumes offenbar nicht enthalten, was umso bemerkenswerter ist, als ein solches Farbensehen in Gegenden mit viel Nadelwald Selektionswert besitzen würde.

g) Regulierung der Flughöhe

Wenn man von Hypsotaxis als einer Orientierung nach dem höchsten Abschnitt des Horizontes spricht, darf man sich nicht vorstellen, der Maikäfer fliege diese höchste Horizontlinie in der kürzesten Verbindungslinie an. Er wird im Gegenteil durch einen weiteren psychischen Mechanismus, die Höhenregulierung, in annähernd konstanter Flughöhe (1—4 m) und Bodennähe gehalten, das will sagen in einem Bereich, von welchem aus Bodenerhebungen, Waldränder und Baumgruppen als Silhouetten vor dem hellen Himmel am besten sichtbar sind. Dies geht vor allem aus den Flugbeobachtungen ob Wädenswil (Abb. 8) und Hütten (Abb. 15) hervor. Statt auf dem kürzesten Weg von einer als Frassplatz ungeeigneten Baumkrone nach dem benachbarten Wald zu fliegen, gehen die Käfer im Sturzflug nach unten, um ihren Weg in der ursprünglichen Flughöhe von 1—2 m fortzusetzen. Ein schmales Tal wird nicht direkt überflogen, sondern in Bodennähe überquert. Da der Käfer beim Rückflug zur Eiablage den Untergrund optisch prüft und dabei oft eine ähnliche Flughöhe einhält wie beim Ausflug, liegt die Vermutung nahe, er halte sich auch beim Ausflug in einer für die Bodensicht optimalen Distanz, von welcher aus bei einer bestimmten Geschwindigkeit die Musterung des Untergrundes am besten perzipiert werden könne.

Ausnahmsweise scheint diese Höhenregulierung gestört zu sein. In unseren Versuchen mit Einzeltieren flog einmal ein *vulgaris*, ein anderes Mal ein *hippocastani* in verhältnismässig engen Spiralen steil in die Höhe und verschwand, ohne dass in Sichtweite der anormale Rundflug von einem geraden Flug auf ein bestimmtes Ziel hin abgelöst worden wäre. In Lachen gelangte ein *hippocastani* im Rundflug in eine Höhe von etwa 10 Meter, stiess jedoch sofort wieder auf 2 Meter hinab und steuerte eine 300 m weit entfernte Baumgruppe an. Bei Massenflug von *vulgaris* können diese seltenen Ausnahmen doch auffällig werden, denn HÖHENER (1952) beobachtete in der abendlichen Dämmerung des 5. Mai 1951 anlässlich einer Maikäferbekämpfungsaktion im Kanton Bern noch in 100—120 m Höhe viele Käfer, welche gegen die Windschutzscheibe eines Helikopters flogen.

Auch über Wasserflächen kann die Höhenregulierung gestört werden, wohl weil das Bodenmuster hier undeutlich oder in Form von Wellenreflexen bewegt und grob ist. Die Käfer fliegen, sobald sie auf

das Wasser gelangen, steil aufwärts (Lachen). Am 3. Juni 1951 während und nach der zweiten Eiablage befanden sich in Wädenswil viele *vulgaris* auf der Wanderschaft. Um 8 Uhr 30 zählte ich in 5 Minuten etwa 150 Käfer, die auf den Zürichsee hinausflogen und dann nach leichten Flughemmungen in einer Entfernung von 10—40 Meter 40—50 Meter hoch stiegen. Vereinzelte Individuen flogen schräg auf die Wasseroberfläche, wie wenn sie in 3—4 Meter Höhe über dem steinigen Untergrund weiterziehen wollten. In Flugjahren fallen, vielleicht nicht zuletzt infolge der gestörten Regulierung der Flughöhe, massenhaft Käfer ins Wasser und werden nachträglich ans Ufer geschwemmt (Zürichsee, Bodensee).

In der ersten Phase des Rückfluges zur Eiablage, beim 2. und 3. Ausflug am Tage und bei Wanderflügen fliegen die Käfer oft höher als beim ersten Ausflug, selbstverständlich auch wenn sie über Obstgärten oder Häusergruppen hinwegsetzen.

Es sei noch auf eine charakteristische Reaktion hingewiesen, welche dann eintritt, wenn die Käfer rechtwinklig auf eine Barriere, z. B. einen Waldrand, eine Baumgruppe oder ein breites Haus stossen und sich das Gesichtsfeld vor ihnen plötzlich verdunkelt: sie steigen am Hindernis steil empor (Wädenswil, Fabrik bei Embrach). Je nach Art des Hindernisses und dem Grad der Flugaktivität lassen sie sich darauf nieder, ziehen dem Waldrand entlang oder überfliegen das Hindernis. Ein offener oder mit spät treibenden Eichen besetzter Wald wird durchflogen, die Käfer dringen tief ein, bevor sie in die Baumkronen emporsteigen. Eine dichte Fichtenwaldfront mit einzelnen belaubten Buchen hält sie anderseits zurück, die Schwärme fliessen dem Waldrand entlang und konzentrieren sich auf den Frassbäumen (Thurgau 1952).

h) Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen von *Melolontha vulgaris*

Wir können schliesslich der eingangs aufgeworfenen Frage nachgehen, wie *Melolontha vulgaris* zu seinem Frassplatz gelange. In ebenem Gelände kann ein naher Wald mit geeigneten Nährpflanzen mit der höchsten Silhouette identisch sein und der Käfer wird auf dem kürzesten Wege nach seinem endgültigen Ziel geleitet. Die finale Bedeutung der Hypsotaxis und der Höhenregulierung ist hier einleuchtend. In einer bergigen Gegend braucht die höchste Silhouette jedoch nicht Frassplatz zu sein, sie ist lediglich Wegweiser, und zwar oft ein « falscher », indem sie den Käfer von einem nahen Frassplatz weg oder daran vorbeiführt.

Der Zwang, eine bestimmte niedere Flughöhe einzuhalten, bringt den Käfer vor verschiedene Hindernisse, welche in seiner vorgezeichneten Flugbahn liegen und infolge ihrer relativ geringen Höhe auf grössere Entfernung vielleicht gar nicht wahrgenommen werden könnten. Niedere Büsche, Hecken und Obstgärten werden bei grosser Flugaktivität (hohe Temperatur und kurze Anflugstrecke) oft überflogen.

Geschlossene Waldränder, welche quer zur Flugrichtung liegen, sind schon wirksamere Barrieren, an denen der Maikäfer emporsteigen muss. Damit kommt er zwangsläufig in den engeren Sicht- und Duftbereich der Baumkronen. Es zeigen sich nun zum ersten Mal auffällige individuelle Unterschiede im Verhalten. Besteht der Wald aus geeigneten Frassbäumen mit jungem Laub (Eichen, Buchen, Ahorn), so werden sich die meisten Käfer am Rande niederlassen, kopulieren und zu fressen beginnen. Sehr aktive Käfer fliegen jedoch weiter, sofern sie in der ursprünglichen Flugrichtung eine Attraktionsfläche (Berghang) vor sich haben. Besteht der Wald nur aus ungeeigneten Bäumen (Fichten), dann bleiben mehrere flugträge Individuen vorübergehend an dieser Barriere hängen, die übrigen setzen ihren Weg fort. Im Mischwald werden die bevorzugten Baumarten schon in der ersten Nacht oder später angegangen. Am Waldrand tritt demnach die geruchliche und nahoptische Attraktion (Nahrung, weibliche Käfer) in Konkurrenz mit der Flugaktivität und Hypsotaxis.

Die Regeln, welche wir für die Flugbahn eines einzelnen Maikäfers abgeleitet haben, gelten selbstverständlich auch für einen Käferschwarm aus einem bestimmten Engerlingsbrutplatz. Abgesehen von den schmalen Streifen der Flugscheiden, welche die Grenzen bilden zwischen den Einzugsgebieten verschiedener Frassplätze, stehen alle Individuen eines solchen Schwarmes, wenn sie den Boden verlassen, einer ähnlichen Reizsituation gegenüber und fliegen parallel nach dem gleichen Horizontabschnitt. Die Zahl der Käfer, die solchen Schwärmbahnen folgen, ist sehr unterschiedlich je nach der Befallsstärke und Ausdehnung des rückwärtigen Einzugsgebietes. Die Schwärme können sehr dicht werden, wenn sich die Käfer auf einem primären, als Frassplatz ungeeigneten Flugziel von mehreren Seiten her sammeln und dann geschlossen nach einem sekundären Ziel weiterziehen (Flugbeobachtung Hirzel).

SCHUCH (1935) schildert übrigens auch einen solchen Anflug eines primären ungeeigneten Flugzieles, allerdings ohne ihn in diesem Sinn zu deuten. Ein auf schwacher Anhöhe gelegenes Roggenfeld war schon wenige Minuten nach Schwärmbeginn in eine Wolke von Käfern gehüllt, welche « auf- und absteigende Flüge » ausführten und dann nach einer im Osten vorgelagerten Hecke abströmten. FABER & SCHREIER (1952) beobachteten, wie die Käfer nicht nach einem nahen Wald, sondern nach einer unbewaldeten Anhöhe flogen, wo sie sich in blühenden Rapsfeldern vorübergehend ansammelten.

Dort wo stark beflogene Schwärmbahnen in Waldränder mit geeigneten Frassbäumen einmünden, bilden sich die bekannten primären Befallskonzentrationen. Im flachen Gelände besitzen isolierte Waldinseln ein im Verhältnis zur Baumzahl oft sehr grosses Einzugsgebiet und werden stark befallen. Vorspringende Waldzungen bilden für den anfliegenden Käfer höhere Silhouetten als der dahinter liegende Waldrand; sie werden deshalb konzentrisch angefliegen (Abb. 14). Im

hügeligen Gelände zwingt die Hypsotaxis die Käfer, die scheinbar höchsten noch sichtbaren Bodenerhebungen anzusteuern. Dies führt oft zu einer auffälligen Entlastung der Wälder im Talgrund, sofern sie nicht als Barrieren quer in einer stark besetzten Schwärmbahn liegen. Wälder auf isolierten oder vorspringenden Bergkuppen bilden dagegen Konzentrationspunkte, wo Eichen und Buchen in Flugjahren kahl gefressen werden (Wald oberhalb Hirzel-Zürich, Westhang des Born bei Olten, Bähl im Rafzerfeld-Zürich, Wald ob Trüllikon-Zürich). Auffällige Konzentrationen entstehen auch dann, wenn ein Bergrücken auf der Anflugseite kahl und oben nur lückenhaft bewaldet ist. Die Käfer fliegen parallel den Hang hinauf, schwenken oben angelangt im rechten Winkel ab und ziehen aus einem grossen Einzugsgebiet in dichten Schwärmen gegen die nächste (höchste) Waldecke (Oberneunforn-Thurgau 1951).

Es lassen sich wohl alle von uns im schweizerischen Mittelland festgestellten primären Befallskonzentrationen auf Grund der Hypsotaxis des Maikäfers erklären, und die Beispiele aus der Literatur, soweit sie auf Grund der Beschreibungen überhaupt beurteilt werden können, fügen sich zwangslos in das skizzierte Bild ein (RHUMBLER 1925, SACHTLEBEN 1926, NEU 1939, 1941, STEUDEL 1941, CLAUSEN 1950, COUTURIER 1951 a).

Untersuchungen an Konzentrationspunkten haben gezeigt, dass die primäre Befallstiefe an Waldrändern sehr unterschiedlich sein kann. Die Käfer fliegen schon am ersten Abend tief in den Wald hinein, wenn die Waldfront offen, d. h. lückenhaft oder mit noch spärlich belaubten Bäumen (Eichen) bewachsen ist, ferner wenn der Wald in der Anflugrichtung ansteigt und am Rande mit ungeeigneten Bäumen besetzt ist. Oberhalb Lanzenneunforn (Thurgau) überflogen die Käfer einen etwa 150 m breiten Waldstreifen mit Föhren und Fichten, um sich in einem schwach ansteigenden Buchen-Streifen zu konzentrieren. Am Steilhang der Haslern westlich Weiningen (Zürich) bestimmten wir am 4. Mai 1951 am Tage nach dem ersten massiven Ausflug die Befallstiefe mit dem Feldstecher. Der Abhang besitzt eine Steigung von 40 % und ist vom Rande bis auf die Kuppe hinauf mit geeigneten Frassbäumen (Eichen, Buchen, Hagebuchen, Kirschbäumen) bewachsen. Durchschnittliche Käferzahl pro Meter Astlänge auf exponierten Partien von Eichen und Buchen in verschiedenem Abstand vom Waldrand:

0	20	40	60	80	100	120	140	180	Meter
24	8	4	14	10	11	6	7	7	Käfer

Mehr als die Hälfte der Käfer ist nicht von den Frassbäumen am Waldrand zurückgehalten worden.

Andererseits bleibt besonders in der Ebene der Einflug in engen Grenzen, wenn der Waldrand hoch und dicht ist und zur Zeit des Ausflugs aus gut belaubten Buchen oder Fichten mit eingestreuten Buchen besteht. Eine geringe Befallstiefe kann man auch beobachten, wenn

der Waldrand auf einem Bergrücken liegt, wobei der Zuflug nur vom unbewaldeten Abhang her erfolgt; die Käfer müssten in diesem Fall, um tiefer in den Wald einzudringen, abwärts fliegen, was ihrer hypso-taktischen Orientierungstendenz zuwiderläuft (Trüllikon-Zürich).

Dieser primäre Tiefenbefall darf nicht verwechselt werden mit der allmählichen Einwanderung von Käfern ins Waldesinnere zur Zeit der Ovogenese, auf die VOGEL (1951) besonders hingewiesen hat und die zu einer Entmischung der Weibchen in verschiedene Reifeklassen führen kann.

Das Zusammentreffen der Käfer aus einem grossen Einzugsgebiet an einer Art Brennpunkt dürfte bei schwachem Befall den Männchen das Auffinden der Weibchen erleichtern. Bei schwerem Befall erleiden solche Plätze jedoch in kurzer Zeit Kahlfrass und die Käfer sind zur Abwanderung gezwungen.

Die Kenntnis primärer Konzentrationsorte bildet die Grundlage für die Maikäferbekämpfung. Daneben leistet sie auch bei epidemiologischen Studien nützliche Dienste, indem hier Zyklus und Stärke des Maikäferfluges nicht selten direkt oder in der wechselnden Dicke der Jahrringe (Eichen) registriert werden können.

Die vorliegenden Ergebnisse führen ferner zu folgenden praktischen Überlegungen: 1. Es sollte möglich sein, unter Berücksichtigung der topographischen und waldbaulichen Verhältnisse Konzentrationsbildungen vorauszusagen. 2. Unter günstigen Voraussetzungen könnten durch waldbauliche Massnahmen auf lange Sicht bedeutende Schwärmbahnen nach Orten hingeleitet werden, wo die Käfer sich ansammeln und leicht bekämpft werden können. 3. Es muss damit gerechnet werden, dass in speziellen Fällen in gebirgigem Gelände *Melolontha vulgaris* durch die Hypsotaxis nach Orten ohne geeignete Nahrung weggeführt wird, so dass sich das Insekt nur unter Inkaufnahme ständiger grosser Verluste ansiedeln kann (SCHNEIDER 1952 a). Eine solche Irreleitung findet vielleicht auch in den mit ausgedehnten Kieferwäldern bewachsenen Gebieten Nordostdeutschlands statt und bewirkt zusammen mit anderen Faktoren, dass mancherorts *vulgaris* durch *hippocastani* abgelöst wird.

Im Frühjahr 1952 versuchte ich erstmals in einem Gelände mit ziemlich verwickelten Flugverhältnissen (Bussnang-Werthbühl, Thurgau), an 20 auf der topographischen Karte fixierten Punkten die Flugrichtung der Maikäfer vorauszusagen. Mit einem einfachen, selbst konstruierten Steigungsmesser (Abb. 23) bestimmte ich die maximale und schätzte die mittlere Silhouettenhöhe (50). Auch im Zusammenhang mit den zahlreichen Flugversuchen mit Einzelkäfern versuchten wir jeweils, die Flugrichtung zum voraus zu bestimmen. Es hat sich gezeigt, dass eine Prognose der Flugrichtung in den weitaus meisten Geländeabschnitten leicht möglich ist, sofern man nicht nur die Höhe, sondern auch die Breite und Distanz der umliegenden Silhouetten berücksichtigt und sich nicht zu nahe an die unbestimmten Zonen der

theoretischen Flugscheiden, besonders zwischen Objekten ganz verschiedener Grössenordnung, heranwagt. Obstpflanzungen und Häuseransammlungen können eine Vorhersage ebenfalls erschweren; ferner müssen die aus der Bewölkung und einer Überreife der Käfer resultierenden Abweichungen gelegentlich in Kauf genommen werden.

Die chemische und die in ihrer Wirksamkeit noch viel problematischere mechanische Maikäferbekämpfung (Käfersammeln) sollten die Regeln der Schwärmbahn- und Befallskonzentrationenbildung in vermehrtem Masse berücksichtigen. Bei der Planung von Bekämpfungsaktionen ist es sehr wichtig zu wissen, ob der Grossteil der Käfer an Orte hinfliegt, wo die zur Verfügung stehenden Apparate mit der nötigen Präzision und Gründlichkeit eingesetzt werden können. Auch bei der Abgrenzung der Aktionsgebiete muss man die Zusammenhänge zwischen Engerlingsbrutplätzen und den ihnen zugeordneten Frassplätzen der Käfer einigermassen kennen. Fliegt auf Grund einer Prognose ein grosser Prozentsatz der Käfer nach unzugänglichen Orten oder muss mit schweren Einflügen aus der Nachbarschaft gerechnet werden, so sind die Erfolgsaussichten sehr gering und man kann sich die grossen Auslagen ersparen. In günstigem Gelände wird eine Prognose zusammen mit den Erfahrungen der einheimischen Bevölkerung und den Befallskontrollen bei Flugbeginn die Organisation und den zweckmässigen Geräteeinsatz erleichtern.

Unmittelbar nach dem ersten Ausflug beobachtet man in der Regel nur lokale Befallsverschiebungen nach bevorzugten Frasspflanzen ins Waldesinnere oder nach windgeschützten Stellen. RIGGERT (1940) wies diese Ortstreue anhand eines Markierungsversuches nach. Später, speziell wenn die Blätter

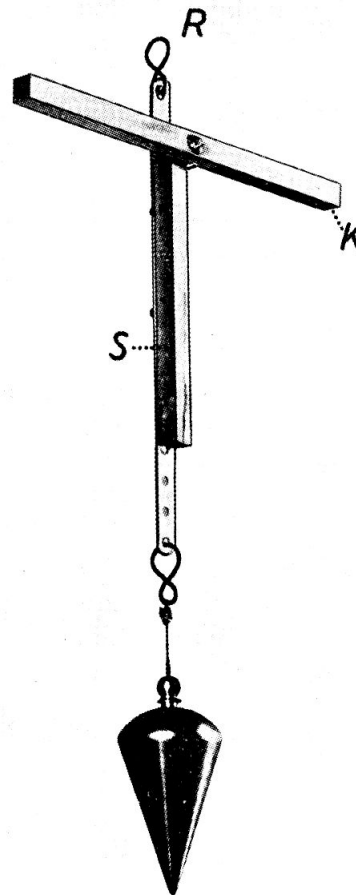


Abb. 23. — *Steigungsmesser zur Bestimmung der Silhouettenhöhe im Gelände.* Das Instrument hängt frei am Ring R. Der auf eine Aluminiumleiste aufgeschraubte vertikale Arm trägt eine Skala 0—100 mm. Horizontaler Arm in der Blickrichtung. Die Kante K wird mit der oberen Grenzlinie der Silhouette zur Deckung gebracht und die Steigung in Prozent auf der Skala links (S) abgelesen.

der primär angegangenen Frassbäume älter werden und nach Kahlfrass, neigen die Käfer zu Wanderflügen, wobei kilometerweite Entfernungen zurückgelegt werden können (SCHUCH 1935, WIESMANN 1950 a, SCHNEIDER 1950). Diese Wanderungen sind nicht auf die Zeit der Dämmerung beschränkt, sondern finden auch während des Tages statt. Auch der zweite Ausflug nach der ersten Eiablage ist oft ein Tagflug. Über die Orientierung bei solchen Dislokationen am Tage oder auf grosse Entfernungen liegen noch keine systematischen Untersuchungen vor. Nach Einzelbeobachtungen bei Alpnach (Obwalden), Schleinikon, Neunforn (Thurgau), Müswangen (Luzern) zu schliessen, fliegt der Käfer am Tage oft in den gleichen Bahnen wie während der Dämmerung beim ersten Ausflug, und eine wenigstens teilweise hypsotaktische Orientierung darf mit Sicherheit angenommen werden. SCHUCH (1935) beobachtete einen Tagflug bei einer Temperatur von 19° C 6—20 Meter über dem Boden, der 2,5 km weit zu verfolgen war. Bei dieser Flughöhe werden in ebenem Gelände manche Hecken und niedere Wälder einen Teil ihrer Attraktionswirkung einbüssen, und die Flugrichtung wird wohl eher durch die Höhe und Kontrastwirkung entfernter Geländeabschnitte oder durch die momentanen Beleuchtungsverhältnisse bestimmt werden.

i) Rückflug von *Melolontha vulgaris*

Aus den Flugbeobachtungen bei Schleinikon lässt sich der Schluss ziehen, der Rückflug des Maikäfers bestehe im wesentlichen aus Fluchtflug und Ablage-Suchflug und in der zweiten Phase könne sich ein Gegenflug einschalten oder anschliessen. Unter Fluchtflug verstehe ich die erste Phase des Rückfluges zur Eiablage, welche mit dem Abflug vom Frassbaum beginnt und mit den ersten typischen Suchschleifen endet. Er ist, wenigstens anfangs, durch eine aussergewöhnliche Flugeschwindigkeit und Flughöhe gekennzeichnet. Es sieht so aus, als würden die Käfer aus den Baumkronen abgeschossen. Die Flugrichtung steht in der Regel senkrecht zum Waldrand, gelegentlich mit einer kleinen Abweichung in der Richtung des hellen Westhimmels oder eines tiefen und deshalb relativ lichtreichen Panorama-Abschnittes. Der Käfer geht nicht wie beim Ausflug sofort in Bodennähe, sondern kann an Abhängen auf eine Strecke von gegen 700 m eine Höhe von 6—8 m über dem Boden beibehalten (Schleinikon). Oberhalb Wädenswil beobachtete ich einen Fluchtflug von einem Waldrand, der parallel zur Fallrichtung eines Steilhanges verläuft. Die Käfer flogen schräg über den Hang vom Waldrand weg. 250 m westlich von diesem Punkt stiessen sie in der Fallrichtung hinab, entsprechend der horizontalen Lage des Waldrandes. An einem andern Orte schwärmten die Käfer an einem Steilhang senkrecht zum Waldrand in grosser Höhe über eine Obstpflanzung gegen den Talgrund.

Nach einigen Sekunden beginnt die Fluchtreaktion abzuklingen, der Flug wird langsamer und tiefer und kann nun unter dem Einfluss äusserer Faktoren in einen Suchflug ausarten. Oberhalb Wädenswil war es ein Baumgarten mit hohen Birnbäumen, bei Schleinikon der Übergang vom Abhang zum Talboden (Verkleinerung des Neigungswinkels), wo der Fluchtflug in einen Suchflug umschlug (Abb. 18 c). Vielleicht kann jedes grössere Hindernis in der Flugbahn, welches die Fluggeschwindigkeit herabsetzt, nach einer bestimmten Flugdauer diesen Phasenwechsel anregen. Bei langandauerndem, ungehindertem Flug über einen Abhang hinunter (bei Schleinikon beispielsweise 1,5 km) geht die anfänglich gerade Flugbahn in eine wellenförmige über.

Über die Distanz der ersten Rückflugsphase gehen die Meinungen auseinander. Sie scheint von der Aktivität der Käfer, von der Topographie des Untergrundes und vom Baumbestand abzuhängen. Oberhalb des Dorfes Wädenswil betrug sie etwa 200—400 m, bei Schleinikon 400—800 m (Egg) bis 1500 m (Lägern). COUTURIER (1951b) findet in einem ebenen Versuchsgebiet Frankreichs, dass die eierlegenden Weibchen sich kaum weiter als 1 km vom Frassplatz entfernen. SCHUCH beobachtete anderseits noch in einer Entfernung von 1 km vom Waldrand einen gestreckten Flug und hält eine Eiablage 2—3 km vom Frassplatz für möglich.

Der Ablage-Suchflug besteht aus weiten Schleifen nach beiden Seiten, Kreisen und Spiralen. Dabei wird der Untergrund wohl vorwiegend optisch geprüft. Flächen mit lückenhaftem, lockerem und niederem Pflanzenbestand scheinen besonders attraktiv zu sein. Die Spiralfüge werden an bevorzugten Stellen enger, langsamer und tiefer, und plötzlich lässt sich der Käfer zu Boden fallen, um sich einzugraben.

Der Übergang des Fluchtfluges in einen Suchflug steht im Zusammenhang mit einer Umstimmung des Maikäfers, indem nun wieder hypsotaktische Tendenzen hervortreten. Am Abhang geht der Suchflug vorwiegend quer oder aufwärts. Käfer, die im Talgrund sich nicht eingegraben haben, steigen im Gegenflug wieder an den Hängen empor, wie beim Ausflug die höchste Silhouette als Wegweiser benützend. Sie lassen sich nur auf Grund von Ovarialuntersuchungen von den Individuen des 2. oder 3. Ausflugs unterscheiden. Ich habe den Terminus Gegenflug von SCHUCH (1935) übernommen, möchte ihn jedoch präzisieren als diejenige Phase des Rückfluges zur Eiablage, welche dem Suchflug folgt oder in ihn eingeschaltet ist und sich durch eine ziemlich gerade Flugbahn und hypsotaktische Orientierung auszeichnet. SCHUCH beobachtete einen Waldflug im Anschluss an den Rückflug und fing 68 Männchen und 17 legereife Weibchen. RIGGERT (1939) konnte im kühlen Frühjahr 1938 keinen Gegenflug, der unserer Definition entsprechen würde, nachweisen; neben Männchen fing er Weibchen mit leeren Ovarien, also solche des zweiten Ausfluges.

Auch unsere Beobachtungen im Wehntal zeigen, dass sich Männchen zur Zeit der Eiablage am Schwärmen beteiligen. Sie verlassen

zusammen mit den Weibchen den Frassplatz, stossen in einer Art Fluchtflug vom Wald weg ins Tal hinunter — allerdings in der Regel nicht so weit wie die Weibchen — und kehren wieder nach dem Waldrand zurück. Dieses eigentümliche Verhalten ist vielleicht nicht ganz bedeutungslos. Nach dem ersten Ausflug verteilen sich die Käfer allmählich auf geeigneten Frassbäumen am Waldrand und im Waldesinnern. Die ursprünglichen Konzentrationspunkte werden damit entlastet. Wenn nun die Männchen zur Zeit der Eiablage mit den Weibchen den Wald verlassen und hypsotaktisch orientiert wieder nach den Frassplätzen zurückkehren, so müssen sie unfehlbar wieder nach typischen Konzentrationspunkten gelangen, wo sie die von der Eiablage zurückkehrenden und ebenfalls hypsotaktisch orientierten Weibchen in Empfang nehmen können.

Der Gegenflug kann wieder in einen Suchflug übergehen, besonders wenn die Steigung am Abhang zunimmt (Schleinikon). Damit stimmen auch die Ergebnisse der Engerlingsgrabungen von HORBER überein, welche ergaben, dass Böschungen oft dichter mit Eiern belegt sind als flache Terrassen. Der Gegenflug braucht beim einzelnen Individuum nicht in der Bahn des Fluchtfluges zurückzulaufen. Wenn Flucht- und Suchflug den Käfer in den Bereich einer anderen Attraktionsfläche geführt haben, kann der Gegenflug vom ursprünglichen Frassort weg- oder daran vorbeiführen, z. B. oberhalb Wädenswil nach einem mit Gras bewachsenen Hügel, bei Schleinikon nach dem gegenüberliegenden Berghang. Die Eiablage erfolgt an den Berghängen hauptsächlich im Berg- und nicht im Talflug und beschränkt sich, wie wir gesehen haben, keineswegs auf die ursprünglichen Engerlingsbrutplätze. Die Weibchen, welche sich am Rückflug beteiligen, gehen nicht alle in den Boden. Die eindeutig geraden Gegenflüge noch hoch oben an den Talhängen und vor dem Waldrand beweisen, dass ein Teil der Weibchen nach der Exkursion im Talgrund wieder in den Wald zurückkehrt, um am folgenden Abend das Spiel zu wiederholen. Unterdessen nimmt auch die Legebereitschaft zu und zwingt die Tiere schliesslich, den Boden aufzusuchen.

13. Zusammenfassung

1. Es werden zwei Methoden beschrieben zur Untersuchung der optischen Orientierung der Maikäfer im Gelände. Die eine besteht in einer Analyse der Schwärmbahnen, bei der anderen werden markierte Einzelkäfer verwendet.
2. Wenn die Käfer im Frühjahr sich an die Erdoberfläche emporgraben, werden sie immobilisiert, sobald sie mit dem Kopf ans Tageslicht durchstossen. Die abendliche Dämmerung führt später

wieder zu einer Aktivierung, die Käfer steigen aus ihrem Schlüpfloch und fliegen nach den Frassplätzen. Die Aktivierung erfolgt bei einem für Art und Individuum charakteristischen Dämmerungsgrad.

Aktivierung und Immobilisierung sind reversibel bei entsprechender Änderung der Belichtung.

3. Die Maikäfer führen bei Beginn ihres Dämmerungsfluges über dem Engerlingsbrutplatz einen Rundflug aus, wobei der ganze Horizont optisch geprüft und ein bestimmter Horizontabschnitt als primäres Flugziel ausgewählt wird.
4. Flugscheiden sind Linien im Gelände, von welchen aus der Horizont mit wenigstens zwei dominierenden und optisch gleichwertigen Silhouetten besetzt ist. Sie bilden die Grenze zwischen den Einzugsgebieten verschiedener Frassplätze.
5. *Melolontha vulgaris* fliegt in der Regel nach dem scheinbar höchsten Horizontabschnitt. Dieses Verhalten wird als Hypsotaxis bezeichnet und auf Grund zahlreicher Beispiele analysiert. Mit der wirklichen Höhe einer Silhouette wächst die Fläche des ihr zugeordneten Einzugsgebietes.
6. Die hypsotaktische Orientierung erreicht zwischen Attraktionsflächen von ähnlicher Höhe, Form und Struktur eine bedeutende Präzision, doch fliegen die Käfer unter folgenden Bedingungen nicht überall nach dem scheinbar höchsten Horizontabschnitt :
 - a) Wenn die höchste Silhouette schmal ist. Massgebend ist nicht die maximale, sondern die mittlere Silhouettenhöhe bezogen auf eine Breite von 50—90°.
 - b) Wenn zwei gegenüberliegende Silhouetten in ihrer tatsächlichen Höhe sehr stark differieren. Eine nahe niedere Waldsilhouette kann beispielsweise gleich attraktiv wirken wie die Silhouette eines weit entfernten Bergrückens von scheinbar doppelter Höhe (Distanzfaktor).
 - c) Wenn eine Silhouette weiter entfernt ist als etwa 3200 Meter. In diesem Fall verliert sie jede Attraktionswirkung (maximale Sehweite des Maikäfers).
 - d) Wenn die höchste Silhouette von Wolken überlagert ist, bevorzugen die Käfer unter Umständen einen niedrigeren Horizontabschnitt unter wolkenlosem Himmel (Bewölkungsfaktor).
 - e) Wenn der Ausflug durch Regenwetter tagelang gedrosselt worden ist, werden die flugreifen Käfer gelegentlich photopositiv umgestimmt und zeigen dann eine gewisse Bevorzugung der Silhouetten am hellen West- und Nordwesthimmel.

- Die Faktoren d und e können zu meist geringfügigen vorübergehenden Verschiebungen der Flugscheide führen.
7. Hohe Silhouetten werden nicht direkt angeflogen, sondern die Maikäfer werden durch einen weiteren psychischen Mechanismus, die sog. Höhenregulierung in Bodennähe gehalten.
 8. Das auf Grund der hypsotaktischen Orientierung gewählte primäre Flugziel ist oft kein Frassplatz (Gebäude, Grashügel, ungeeignete Bäume), und die Käfer sind hier unter Umständen gezwungen, sich in einem Rundflug neu zu orientieren.
 9. Die nebeneinander aus dem Boden schlüpfenden Käfer stehen der gleichen Reizsituation gegenüber und fliegen parallel nach demselben Horizontabschnitt. Diese Schwärmbahnen werden besonders dicht, wenn sich die Käfer aus einem grossen Einzugsgebiet auf einem als Frassort ungeeigneten primären Flugziel sammeln und geschlossen nach einem sekundären Ziel weiterziehen.
 10. Wo dichte Schwärmbahnen auf Waldränder mit geeigneten Frassbäumen treffen, bilden sich die auffälligen primären Befallskonzentrationen. Auf Grund unserer Kenntnisse der optischen Orientierung des Maikäfers ist es in vielen Fällen leicht möglich, den Verlauf von Schwärmbahnen und den Ort von Befallskonzentrationen vorauszusagen. Es wird auf die praktische Bedeutung solcher Prognosen für die chemische Maikäferbekämpfung hingewiesen, speziell bei der Auswahl und Abgrenzung von Aktionsgebieten und bei der Planung des Geräteeinsatzes.
 11. Im Rückflug zur Eiablage lassen sich drei Phasen unterscheiden: Fluchtflug, Ablage-Suchflug und Gegenflug. Der Gegenflug ist hypsotaktisch orientiert und führt einen Teil der Weibchen wieder in den Wald zurück. Die Käfer können beim Rückflug in die Einzugsgebiete neuer Frassplätze vorstossen. Die Männchen schwärmen ebenfalls zur Zeit der Eiablage.
 12. *Melolontha hippocastani* zeigt im Gegensatz zu *vulgaris* eine ausgesprochene Vorliebe für nahe Bäume und Baumgruppen, die den Horizont nicht oder nur wenig überragen. Auch nahe Holzscheunen werden wie Bäume angeflogen.
 13. In baumlosem Gelände orientiert sich *hippocastani* ähnlich wie *vulgaris* nach der höchsten Silhouette (Hypsotaxis), sofern sie nicht vor dem hellen Westhimmel steht. Andererseits fliegt *vulgaris* Bäume und Baumgruppen an, wo attraktive hohe Silhouetten innerhalb des beschränkten Sehbereichs fehlen, gelegentlich auch

beim nachträglichen Wechsel des Frassplatzes oder wenn ein besonderer physiologischer Zustand vorliegt. Der Orientierungsmodus von *vulgaris* und *hippocastani* ist deshalb nicht grundsätzlich, sondern bloss graduell verschieden, indem bei *vulgaris* in der Regel die Hypsotaxis, bei *hippocastani* das Formsehen auf dunklem Hintergrund dominiert.

Definitionen häufig verwendeter Ausdrücke

Ablage-Suchflug : Phase des Rückfluges zur Eiablage, welche durch eine geringe Flughöhe und kurvenreiche Flugbahn charakterisiert ist.

Attraktionsfläche : Horizontabschnitt, welcher für den Maikäfer als Flugziel in Frage kommt.

Ausflug : Flug der Käfer vom Engerlingsbrutplatz nach dem Frassort. Am ersten Ausflug beteiligen sich auch die Männchen, die Weibchen sind stets durch unentwickelte Ovarien gekennzeichnet.

Barriere : Hindernis in einer Schwärmbahn, welches vor dem Flugziel auftaucht.

Befallsverschiebung : Abwanderung der Käfer von einem Frassort nach einem andern.

Einzugsgebiet : Mit Engerlingsbrutplätzen besetzter Geländeabschnitt, welcher auf Grund der Hypsotaxis des Maikäfers einem Frassplatz zugeordnet ist.

Fluchtflug : Erste Phase des Rückfluges zur Eiablage, welche den Käfer in raschem geradem Flug vom Frassplatz wegführt.

Flugbahn : Linie im Gelände, welcher ein Käfer im Fluge folgt.

Flugscheide : Linie im Gelände, von wo aus die Maikäfer wenigstens zwei dominierende Silhouetten mit gleicher Intensität anfliegen. Sie bildet die Grenze zwischen den Einzugsgebieten verschiedener Frassplätze.

Gegenflug : Phase des Rückfluges zur Eiablage, welche durch eine gerade Flugbahn und hypsotaktische Orientierung gekennzeichnet ist.

Höhenregulierung : Fähigkeit und Tendenz des Maikäfers, beim Flug eine bestimmte, annähernd konstante Höhe über dem Boden einzuhalten.

Hypsotaxis : Orientierung in der Richtung eines Horizontabschnittes, welcher innerhalb des taktisch wirksamen Sichtbereichs liegt und den grössten mittleren Höhenwinkel aufweist (kürzer, jedoch weniger präzise : Orientierung nach der höchsten Silhouette).

Maximale Sichtweite : Grösste Entfernung, in welcher eine Silhouette eben noch attraktiv wirkt.

Maximale Silhouettenhöhe : Maximale Höhe einer Silhouette über dem astronomischen Horizont, gemessen in Winkelgraden.

Mittlere Silhouettenhöhe (50) : Mittlere Höhe einer Silhouette von 50° Breite über dem astronomischen Horizont, gemessen in Winkelgraden.

Primäre Befallskonzentration : Frassplatz mit relativ hohem primärem Befall. Das Einzugsgebiet solcher Plätze ist oft sehr ausgedehnt.

Primäres Flugziel : Ort im Gelände, welcher auf Grund der optischen Orientierung des Käfers über dem Engerlingsbrutplatz zuerst angepeilt wird.

Rückflug: Flug legereifer Weibchen vom Frassplatz nach den Engerlingsbrutplätzen.

Rundflug: Flug längs einer kreis-, spiral- oder schleifenförmigen Bahn, welcher der optischen Orientierung des ausfliegenden Maikäfers dient.

Schwärmbahn: Gesamtheit der Flugbahnen, welche von einem Engerlingsbrutplatz nach dem ihm zugeordneten primären Frassplatz führen.

Sekundäres Flugziel: Ort im Gelände, welcher auf Grund der optischen Orientierung der Käfer über einem nicht als Frassplatz benützten Flugziel angepeilt wird.

Silhouette: Relativ hoch liegender Ausschnitt des wirklichen Horizontes.

Theoretische Flugscheide: Linie im Gelände, von wo aus der Horizont mit wenigstens zwei dominierenden Attraktionsflächen gleicher mittlerer Silhouettenhöhe besetzt ist.

Zielflug: Geradliniger Flug im Anschluss an den Rundflug.

Literaturverzeichnis

- ALVERDES, F., 1930. *Tierpsychologische Analyse der intrazentralen Vorgänge, welche bei decapoden Krebsen die locomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen* Z. f. wiss. Zoologie, **137**, 403—475.
- BORCHERS, F., 1952. *Bekämpfung der Maikäfer. Gesunde Pflanzen*. 4. Beiheft, 1—91.
- CLAUSEN, R. & NICOLLIER, J., 1950. *Les rassemblements de hannetons observés dans la région de Martigny*. Mitteil. Schweiz. Ent. Ges., **23**, 297—302.
- COUTURIER, A. & ROBERT, P., 1951a. *Observations préliminaires sur le déterminisme de l'orientation des vols crépusculaires du Melolontha melolontha*. IX. Internat. Kongr. f. Entomologie in Amsterdam.
- COUTURIER, A., 1951b. *Caractères des pullulations du Hanneton commun (M. melolontha L.) dans l'Est de la France*. IX. Internat. Kongr. f. Entomologie in Amsterdam.
- DIETRICH, W., 1931. *Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit*. Z. f. wiss. Zoologie, **138**, 187—232.
- ESCHERICH, K., 1916. *Die Maikäferbekämpfung im Bienwald (Rheinpfalz)*. Z. f. angew. Entomologie, **3**, 134—156.
- FABER, W. & SCHREIER, O., 1952. *Maikäferbekämpfungsversuche 1951 in Österreich*. Pflanzenschutzberichte, **8**, 97—117.
- FRAENKEL, G. & GUNN, D. F., 1940. *The orientation of animals; kineses, taxes and compass reactions*. Oxford.
- GUNN, D. F., 1950. *Bemerkungen zum Vortrag von O. Koehler*. Symp. Soc. for Exper. Biology, **4**, 303.
- HERTZ, M., 1933. *Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens*. Biol. Zbl., **53**, 10.
- HIERHOLZER, O., 1950. *Ein Beitrag zur Frage der Orientierung von Ips curvidens Germ.* Z. f. Tierpsychologie, **7**, 588—620.
- HÖHENER, H., 1952. *Diskussionsbeitrag, Protokoll der 5. Konferenz der Zentrale für Maikäfer-Bekämpfungsaktionen in Zürich am 28. März 1952*.
- HORBER, E., 1949. *Maikäferfang mit Quecksilberdampflampen?* Mittl. Schweiz. Ent. Ges., **22**, 116—124.
- HORBER, E. *Kontrolle der chemischen Maikäferbekämpfungsaktionen 1951 durch Engerlingsgrabungen*. Noch nicht veröffentlicht.

- HUNDERTMARK, A., 1937. *Das Formenunterscheidungsvermögen der Eirauen der Nonne (Lymantria monacha L.)*. Z. f. vergl. Physiologie, **24**, 563—582.
- KALMUS, H. Z., 1937. *Photohorotaxis, eine neue Reaktionsart gefunden an den Eilarven von Dixippus*. Z. f. vergl. Physiologie, **24**, 644—655.
- KERN, F. & GÜNTART, E., 1950. *Weitere Untersuchungen über den Flug des Maikäfers (Melolontha vulgaris F.)*. Mittl. Schweiz. Ent. Ges., **23**, 226—232.
- KLEIN, K., 1934. *Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden*. Z. f. wiss. Zoologie, **145**, 1—38.
- KOEHLER, O., 1950. *Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens*. Symp. Soc. for exper. Biology, **4**, 269—302.
- KÜHN, A., 1919. *Orientierung der Tiere im Raum*. Jena.
- MEUNIER, K., 1929. *Experimentelles über den Schwärmttrieb und das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen beim Maikäfer (Melolontha melolontha L.)*. Z. f. angew. Entomologie, **14**, 91—139.
- MEYER, A. E., 1932. *Über Helligkeitsreaktionen von Lepisma saccharina*. Z. f. wiss. Zoologie, **142**, 254—312.
- NEU, W., 1939. *Unterschiede im Schwärmverlauf von Melolontha hippocastani F. und M. melolontha L.* VII. Internat. Kongr. f. Entomologie in Berlin, 2231—2240.
- NEU, W., 1941. *Beiträge zur Biologie des Feldmaikäfers (Melolontha melolontha L.)*. Die Schwärmbahnen des Feldmaikäfers. Z. Morph. Oekol. d. Tiere, **37**, 565—583.
- RIGGERT, E., 1939, 1940. *Beobachtungen und Untersuchungen über den Maikäferflug 1938 in Ostholstein*. Arb. phys. angew. Entomologie Berlin-Dahlem, **6**, 367—378; **7**, 59—66.
- RHUMBLER, L., 1925. *Maikäferflüge in Münden*. Verh. d. dtsh. Ges. f. angew. Entomologie, **5**, 30—40.
- SACHTLEBEN, H., 1926. *Versuche zur Maikäferbekämpfung mit arsenhaltigen Stäubemitteln*. Arb. Biol. Reichsanstalt Berlin, **15**, 19—46.
- SCHNEIDER, F., 1950. *Vergleichende Bekämpfungsversuche gegen Maikäfer (Melolontha vulgaris) mit Hexa und DDT in Alpnach (Obwalden)*. Schweiz. Z. f. Obst- und Weinbau, **59**, 397—405.
- SCHNEIDER, F., 1951. *Warum bildet der Maikäfer Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen?* Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges., Luzern, 151—152.
- SCHNEIDER, F., 1952a. *Auftreten und Ovarientwicklung der beiden Maikäferarten Melolontha vulgaris F. und M. hippocastani F. an der alpinen Verbreitungsgrenze im Hinterrheintal*. Mittl. Schweiz. Ent. Ges. **25**, 111—130.
- SCHNEIDER, F., 1952b. *Weitere Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer*. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges., Bern.
- SCHNEIDER-ORELLI, O., 1927. *Notizen über Maikäferflugbeobachtungen in Zürich-Höngg am 29. April und 2. Mai und in Edlibach (Zug) am 3. Mai* (nicht veröffentlicht).
- SCHNEIDER-ORELLI, O., 1949. *Die Maikäferflugjahre in der Schweiz nach dem Stande der Untersuchungen von 1948*. Schweiz. Z. f. Obst- und Weinbau, **58**, 105—109.
- SCHUCH, K., 1935. *Beobachtungen über die Biologie des Maikäfers*. Arb. phys. angew. Entomologie Berlin-Dahlem, **2**, 157—174.
- STEUDEL, W., 1941. *Die Maikäferbekämpfung 1940 mit Dinitro-o-kresol im Nusswinkel bei Rathenow*. Arb. physiol. angew. Ent., **8**, 1—26.
- VOGEL, W., 1951. *Die Prognose für Bekämpfungsaktionen auf Grund von Ovarialuntersuchungen*. Internationales Maikäfer-Symposium, Zürich.

- WEISS, H. B., 1943. *Color perception in insects*. J. econ. Entomology, **36**, 1—17.
- WEYRAUCH, W., 1936. *Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden: Über die Orientierung nach dunklen Flächen*. Zoolog. Anz., **113**, 115—125.
- WIESMANN, R., GASSER, R., GROB, H., 1950a. *Versuch zur Bekämpfung des Maikäfers durch Flugzeugbehandlung mit DDT-Stäubemittel*. Mittl. Schweiz. Ent. Ges., **23**, 1—36.
- WIESMANN, R. & GASSER, R., 1950b. *Fünf Jahre Erfahrungen in der Bekämpfung des Maikäfers (Melolontha melolontha L.) und Beobachtungen zu seiner Oekologie*. Z. f. Pflanzenkrankheiten u. Pfl. schutz, **57**, 17—37.

TAFEL I. — *Panorama von verschiedenen Kontrollorten.*

N, W, S, E: Himmelsrichtungen, Zahlen: Entfernung von Bäumen, Wäldern und Bodenerhebungen (Meter). Kreise und Streifen: Flugrichtung von Einzelkäfern und ganzen Gruppen; weiss: *Melolontha vulgaris*, grau: *M. hippocastani*. Silhouetten von 50° Breite sind durch graue Tönung hervorgehoben.

- A. *Schleinikon*, auf der Flugscheide; links Lägern, rechts Egg. Gleiche mittlere Silhouettenhöhe.
- B. *Neuendorf*, auf der Flugscheide; links Hohe Fluh, rechts Eichbann. Trotz ihrer Höhe ist die Attraktivität der Silhouette im Norden nicht grösser als diejenige des Eichbanns, weil sie an der Grenze des Sichtbereichs liegt.
- C. *Unterau-Sulgen*, Punkt 104. Von hier aus flogen die von einer Schlechtwetterperiode zurückgehaltenen Käfer am 27. April 1952 regelwidrig gegen die niedere Waldsilhouette im NW.
- D. *Märwil*, Punkt 105. Die Käfer bevorzugen die breite Silhouette im SE. In dieser Umgebung wirkt das kleine Wäldchen in der Mitte erst in einer Entfernung von 50 m anziehend. Die Grösse der Silhouette an diesem Punkt ist dahinter eingezeichnet (50).

TAFEL II. — *Panorama von verschiedenen Kontrollorten.*

Zeichenerklärung siehe Tafel I.

- E. *Hüttensee*. *Melolontha hippocastani* wird von den Baumformen links, *M. vulgaris* von der Silhouette des Hügels rechts angelockt. Die hohe Silhouette im S ist infolge ihrer fünfmal grösseren Entfernung trotz überlegener Höhe etwas weniger attraktiv als diejenige des Hügels im NW.
- F. *Niederweningen*. *Melolontha hippocastani* orientiert sich nach Baumformen, *M. vulgaris* hypsotaktisch nach der höchsten Silhouette (Grashügel) im S.
- G. *Stocken-Wädenswil*. Die Flugrichtung beider Maikäferarten ändert sich mit der Bewölkung. *Melolontha hippocastani* bevorzugt Baumformen, welche nicht als kontrastreiche Silhouetten hervortreten.
- H. *Lachen*. *Melolontha vulgaris* fliegt nach der 3000 m entfernten Silhouette über den See, sofern die dahinter liegenden 12 Kilometer entfernten Berge im Dunst verschwinden. Bei klarer Sicht fliegen beide Arten nach dem Auenwald rechts.