Beitrag zur Physiologie der Flugmuskulatur der Insekten.

Von **Felix Roch.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit 2 Abbildungen.

Die im folgenden zu schildernden Experimente beschäftigen sich mit der Frage, welchen Einfluß die Amputation der Insektenflügel auf die Schwingungszahl derselben besitzt. In seiner Arbeit über die Halteren der Fliegen hat v. Buddenbrock[1]) hervorgehoben, „daß die Frequenz des Flügels im stärksten Maße von der Belastung desselben abhängt.“ Wird nämlich die Belastung des Flügels künstlich durch Aufkleben eines Pappstückchens erhöht, so verlangsamt sich das Schwingungstempo erheblich; tritt jedoch infolge teilweiser Amputation des Flügels Unterbelastung ein, „so steigt die Frequenz um so höher, je kleiner der restliche Flügelstumpf ist“. Bei *Tipula*, deren normale Flügellänge 22 mm beträgt, ist, wie in jener Abhandlung angegeben wird, bei Stutzung der Flügel auf 10 und 5 mm ein Ansteigen der Frequenzziffer von 9 auf 12 bezw. 20 festzustellen. Aus dieser Schilderung, die sich offenbar auf die Stutzung beider Flügel bezieht, geht jedoch nicht hervor, wie sich ein Insekt benimmt, dem nur ein Flügel verkürzt ist. Der Feststellung dieses wichtigen Punktes sollen die nachfolgenden Erörterungen dienen.

Als Versuchstiere nahm ich Vertreter dreier verschiedener Familien der Dipteren. Zunächst benutzte ich *Tipula*, die sich ja wegen der Länge ihrer Flügel zu derartigen Versuchen besonders gut eignet; dann zog ich von den Asiliden *Laphria* und von den Musciden *Calliphora* heran. Die Tiere wurden am Rücken des Thorax mit Syndetikon an einem Drahtgestell festgeklebt und die Flügelschwingungen auf einem am Flügelende vorbeigleitenden berußten Glasstreifen aufgezeichnet (Schußkymograph von Ritter)[2]). Mit jedem Individuum machte ich drei kymographische Aufnahmen und zwar bestimmte ich zuerst die Schwingungszahl eines Flügels des normalen Insekts; dann stutzte ich diesen Flügel zur Hälfte, während der andere unversehrt blieb, und ließ den Glasstreifen an dem verkürzten Flügel vorbeischießen. Schließlich stutzte ich auch den andern Flügel zur Hälfte und machte mit dem schon zweimal benutzten Flügel auch noch die dritte Aufnahme. Beim Vergleich dieser Aufnahmen (s. Abb. 1) gelangte ich nun zu folgendem interessanten Resultat:

	Tipula	*Laphria*	*Calliphora*
a) normales Tier	6 Schläge	12 Schläge	15 Schläge
b) dasselbe Tier nach Stutzung eines Flügels	6 „	11 „	14 „
c) dasselbe Tier nach Stutzung beider Flügel	10 „	14 „	19 „

1) v. Buddenbrock, Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere, 1919, Bd 175, 3 6.

2) W. Ritter, The flying apparatus of the blow fly. Smithson. misc. Coll. Vol. 56, Nr. 12, 1911.

Wir sehen zunächst aus dieser Tabelle, die sich aus den beigegebenen Abb. nach Photographien ergibt, daß entsprechend den v. Buddenbrock'schen Beobachtungen bei beiderseitiger Flügelstutzung die Frequenz steigt. Ganz anders dagegen verhält sich das einseitig operierte Tier; es zeigt sich, daß die Zahlen der zweiten Kymogramme (s. b in Abb. 1) niemals die der ersten (s. a in Abb. 1) übersteigen, obwohl der in Betracht kommende Flügel nur halb so lang ist wie in der ersten Aufnahme. Hieraus läßt sich also der Schluß ziehen, daß eine einseitige Flügelstutzung keinen Einfluß auf die Schwingungszahl beider Flügel besitzt, sowie daß der kürzere Flügel nicht, wie man vielleicht annehmen könnte, infolge seiner geringeren Belastung schneller schwingt.

Daß bei den dritten Aufnahmen die Zahlen im Verhältnis zu denen bei der ersten nicht noch höher sind und bei *Laphria* und *Calliphora* nach Verkürzung eines Flügels die Zahlen sogar etwas zurückgingen, möchte ich als eine leichte Ermüdungserscheinung der Tiere auffassen, denn schon während der Dauer der Versuche und namentlich nachher konnte ich eine gewisse Ermattung der Insekten feststellen. Immerhin zeigen die Versuche mit aller Deutlichkeit, daß in keinem Falle nach einseitiger Amputation der kürzere Flügel schnellere Schwingungen ausführt als vorher.

Im Anschluß hieran schritt ich nun noch zu Parallelversuchen mit *Apis*, also einem Vertreter der Hymenopteren, die zwar vier Flügel besitzen, aber, da sich beim Fluge Vorder- und Hinterflügel miteinander verbinden und somit eine Einheit ergeben, physiologisch als zweiflüglig anzusehen sind. Durch Kymogrammaufnahmen von *Apis*, die ich derselben Versuchsanordnung wie bisher die Dipteren unterwarf, erhielt ich folgendes (s. Abb. 2):

	Apis
a) normales Tier	32 Schläge
b) dasselbe Tier nach Stutzung eines Flügels (Vorderflügels)	32 „
c) dasselbe Tier nach Stutzung beider Flügel (Vorderflügel)	39 „

Diese Zahlen besagen also dasselbe wie bei den Dipteren. Es läßt sich demnach auch hier der Satz aufstellen: Nach Verkürzung eines Flügels (hier eines Vorderflügels) erhöht sich dessen Schwingungsfrequenz nicht, sondern behält denselben Wert wie vor der Amputation bei und schwingt folglich mit dem längeren Flügel synchron; wenn dagegen beide Flügel verkürzt sind, ergibt sich für beide eine höhere Schwingungszahl als die normale.

Suchen wir nun zu einer Erklärung dieser merkwürdigen Ergebnisse zu gelangen. Zunächst ist ganz offenbar die Schwingungszahl

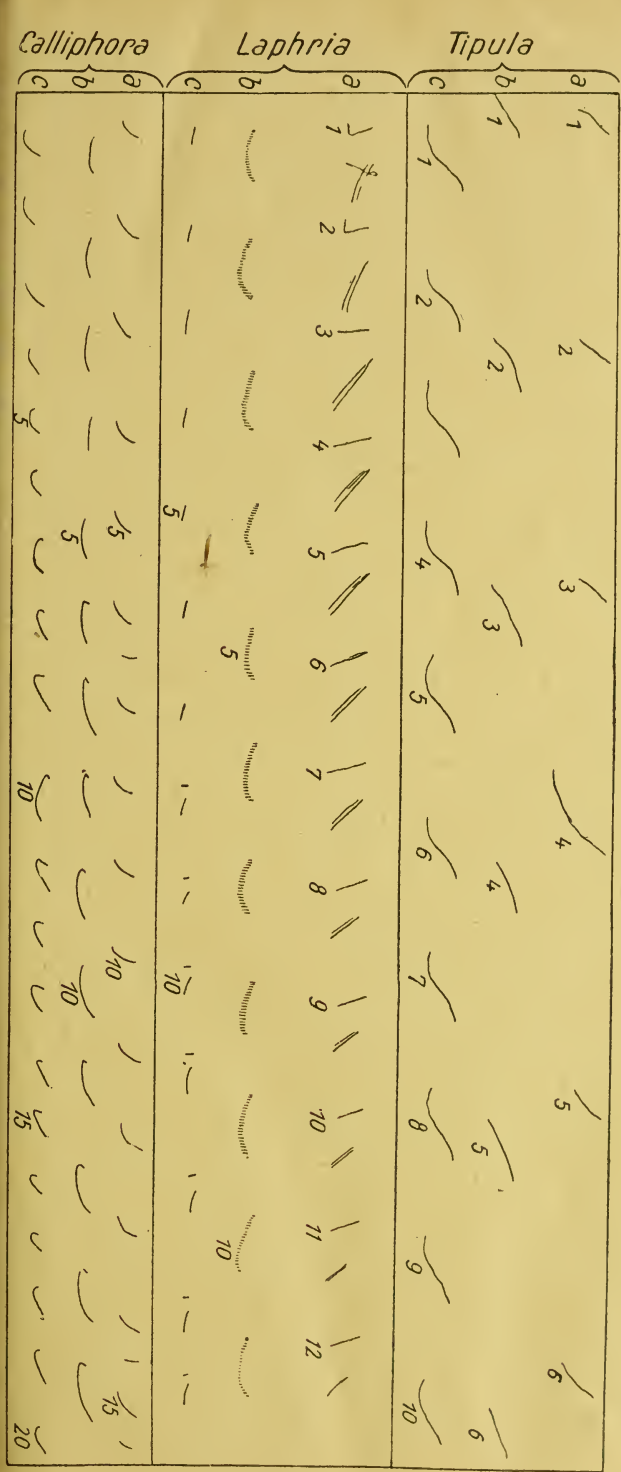

Abb. 1.

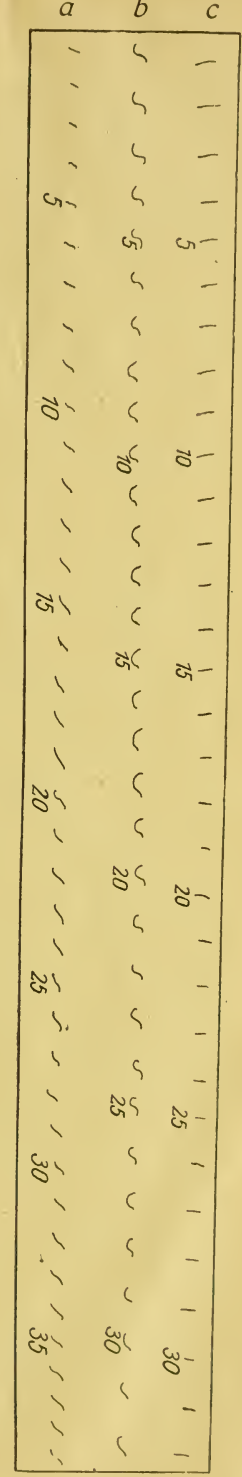

Abb. 2.

von der Belastung der Flügel abhängig. Wir sahen, daß sich die Schwingungszahl bei geringerer Belastung beider Flügel erhöht. Diesen Zusammenhang kann man vielleicht durch die Formel: $E = BF$ ausdrücken, wobei E die vom Tiere aufzuwendende Energie bezeichnen soll, B die Größe der Belastung der Flügel und F die Frequenz der Schläge. Darnach würde sich, wenn man die Energie als einigermaßen konstant annimmt und das Produkt BF denselben Wert behalten soll, ergeben, was der Versuch lehrt, daß bei wachsender Belastung sich die Frequenz verringert, und umgekehrt die Frequenz zunimmt, wenn die Flügel gestutzt sind. Diese Formel trifft jedoch, wie die Versuche beweisen, nur zu, wenn beide Flügel eine Kürzung erfahren. Bei einseitiger Flügelstutzung nimmt die Gesamtbelastung der Flugmuskulatur ohne Zweifel ab; es müßte folglich die Schwingungszahl soweit ansteigen, daß $B'F'$ wiederum gleich E ist. Da dies nicht eintritt, sondern die Frequenz des gekürzten Flügels genau die gleiche wie vorher bleibt, so folgt hieraus, daß die Belastung nicht in allen Fällen für die Frequenz der Flügelschläge allein maßgebend ist. Man könnte nun versucht sein, die Ursache für das Verhalten des einseitig gestutzten Insekts in einer anatomisch bedingten Synchronität beider Flügel zu sehen. Bekanntlich haben wir es bei den Dipteren und Hymenopteren mit einer indirekten Flugmuskulatur zu tun, d. h. die Bewegung der Flügel wird nicht durch direkt an den Flügeln ansitzende Muskeln verursacht, sondern geschieht dadurch, daß infolge abwechselnder Zusammenziehung und Erschlaffung der thorakalen Längs- und Transversalmuskelpartien eine Deformierung des Thorax alternierend in der Längsachse und in dorsoventraler Richtung erfolgt und hierdurch die in die Wandung eingelenkten Flügel in Schwingungen versetzt werden. Durch diese Anordnung ist es vielleicht mit bedingt, daß beide Flügel synchron schwingen; denn, wenn sich z. B. auf der einen Seite eine Muskelpartie kontrahiert, müßte durch die damit verbundene Näherung der Thoraxplatten sich auch der entsprechende Teil der Muskulatur auf der andern Seite kontrahieren. Die anatomischen Verhältnisse dürften aber sicherlich nicht ausreichen, das Phänomen erschöpfend zu erklären; gerade sie müßten uns vielmehr zu dem Schluß führen, daß das einseitig operierte Insekt zwar synchrone aber, infolge der geringeren Gesamtbelastung, schnellere Schwingungen ausführt als das normale. Aus dem Experiment gewinnt man dagegen die Vorstellung, daß die Seite des normalen Flügels garnicht von dem beeinflußt wird, was auf der andern Seite vorgeht, sondern lediglich ihren eigenen Rhythmus der andern Seite aufzwingt. Es scheint hiermit bewiesen zu sein, daß noch ein anderer Faktor für das Zusammenarbeiten der Flügel maßgebend sein muß, nämlich eine Koppelung der beiden Hälften des in Frage kommenden Thorakalganglions derart, daß vom Ganglion nach beiden Seiten nur ein und derselbe Schwingungsrhythmus weitergegeben werden kann. Der ganze Vorgang, der rein reflektorischer Natur ist, verläuft dem-

nach vermutlich folgendermaßen: die beiderseitigen Muskelpartien haben das Bestreben, sich — je nach der Belastung des von ihnen in Bewegung gesetzten Flügels — schneller oder langsamer zu kontrahieren, werden jedoch durch nervöse Impulse vom Bauchganglion her angewiesen, beide im gleichen Rhythmus zu schwingen, wobei die langsamere Hälfte das Tempo angibt.

Die hier geschilderte nervöse Koordination zweier an sich getrennter Muskelapparate steht nicht ganz allein da. Ähnliche Erscheinungen konnte L. S. Schultze[3]) bei seinen Untersuchungen am Salpenherz feststellen. Die Pulsation des schlauchförmigen Herzens wird dadurch hervorgerufen, daß durch Kontraktion des einen oder anderen Schlauchendes in periodischem Wechsel wellenförmige über das Herz hinfließende Bewegungen entstehen, die die Zirkulation des Blutes in der einen oder der anderen Richtung bewirken. Um nun die Frage zu lösen, an welchen Stellen die Kontraktionsreize ihren Sitz haben, wurde das Herz von *Cyclosalpa pinnata* in vier gleichgroße Teile zerschnitten. Hierbei stellte sich heraus, daß alle Teile fähig sind, Kontraktionen auszuführen, der Rhythmus der Zuckungen jedoch bei jedem Teilstück verschieden ist. Die Koordination der Bewegungen der einzelnen Abschnitte zur Erzielung einer gleichmäßig fortlaufenden Pulsationswelle kommt beim nicht operierten Tiere, wie der Verfasser angibt, dadurch zustande, daß „die schnelleren Pulse des Herzendes die Herzmitte zwingen, ihren langsameren Eigenrhythmus zugunsten einer einheitlichen Schlagfolge des ganzen Herzens aufzugeben."

Ferner sei hier auf die Untersuchungen über den Atemrhythmus von *Limulus* hingewiesen, von denen Jacques Loeb[4]) in seiner vergleichenden Gehirnphysiologie berichtet. Beim normalen Individuum schlagen bekanntlich alle Kiemenbeinpaare gleichzeitig in einem bestimmten Rhythmus. Nun handelte es sich hier darum, festzustellen, ob diese koordinierten Bewegungen von einem irgendwo in den Ganglien befindlichen Zentrum aus einheitlich reguliert werden oder ob nur die rhythmische Bewegung eines Ganglions nötig ist, um auch auf alle andern die gleiche Phase zu übertragen. Zu diesem Zwecke trennte man die Verbindungen zwischen verschiedenen Gangliengruppen durch, und es ergab sich, daß die einzelnen Gruppen in ihren Atembewegungen fortfuhren, in den In- bezw. Exspirationsphasen jedoch nicht mehr übereinstimmten. Dasselbe zeigte sich auch nach Isolierung einzelner Ganglien. Hiermit, glaubt J. Loeb, sei bewiesen, daß ein allen Ganglien übergeordnetes Zentrum nicht in Betracht kommt, wohl aber notwendigerweise zur Erklärung einer koordinierten Atembewegung folgendes angenommen werden muß: „das

3) L. S. Schultze, Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 35. Band, Jahrgang 1901.

4) Jacques Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig 1899.

zuerst resp. das am schnellsten tätige Ganglion erregt die mit ihm nervös verbundenen, und das bestimmt die Phasengleichheit.“ Auch, was die koordinierte rhythmische Kontraktion des Schirmrandes der Medusen und der einzelnen Teile des Froschherzens betrifft, kommt der Autor in demselben Buche zu dem Schluß, daß „der Teil, welcher sich am häufigsten kontrahiert, die anderen Teile zwingt, in gleichem Rhythmus tätig zu sein.“

Aus diesen verschiedenen Beispielen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Resultat meiner Untersuchungen zeigen, ersehen wir, daß auch in anderen Tiergruppen nervöse Regulierungen zur Erklärung koordinierter Bewegungen gleichartiger Elemente angenommen werden. Deshalb erscheint es wohl gerechtfertigt, auch im vorliegenden Falle zu dieser Hypothese zu greifen; der Unterschied zwischen ihm und den angeführten Beispielen liegt nur darin, daß bei letzteren der schnellere Teil für die übrigen bestimmend ist, während beim Flugmechanismus der Insekten die langsamere Hälfte den Ausschlag gibt.

Über den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regenerationen.

Experimenteller Beitrag zum Todproblem.

Von **Max Hartmann.**

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

Problemstellung.

Die Versuche, über die ich im folgenden berichten möchte, sind hervorgegangen aus langjähriger, bis in das Jahr 1903 zurückgehender Beschäftigung mit dem Todproblem. In früheren experimentellen Arbeiten (1917, 1921) war durch Versuche an *Eudorina elegans* zunächst die Jahrzehnte lang diskutierte Frage zur Entscheidung gebracht worden, ob Organismen bei Ausschaltung der Befruchtung und unter Ausschluß sonstiger Regulationen ohne irgendwelche Schädigungen ad infinitum gezüchtet werden können. (Potentielle Unsterblichkeit im Sinne Weismanns). Durch die *Eudorina*-Versuche war die Frage im positiven Sinne beantwortet, und somit gezeigt, daß es ein Altern von Generationen bei Protisten nicht zu geben braucht. Wenn somit auch die sogenannte potentielle Unsterblichkeit der Protisten im Sinne Weismanns sachlich erwiesen schien, so war jedoch keineswegs das eigentliche Problem des Individualtodes und individuellen Alterns der Protisten damit berührt, ein Problem, das bekanntlich Weismann durch seine Fragestellung verwischt hat. Ich hatte nun früher schon mehrmals, besonders im Anschluß an Götte zunächst durch entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen den Nachweis zu führen versucht, daß es einen natürlichen physiologischen Tod, einen Individualtod, auch bei Protozoen gibt, wobei Tod und Fortpflanzung zusammenfallen; ja viele Formen, speziell solche mit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Roch Felix

Artikel/Article: Beitrag zur Physiologie der Flugmuskulatur der Insekten. 359-364