© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über den Thorax von Gryllus domesticus,

mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Von

Friedrich Voß

aus Düsseldorf.

Dritter Teil.

Die Mechanik.

Mit Tafel XXIV und 16 Figuren im Text.

I. Die Mechanik des Flügels.

I. a. Die Mechanik des Hinterflügels.

1. Allgemeine Vorbedingungen.

Die Betrachtung des Metathorax (vgl. S. 314, 413 f.) hat gezeigt, daß der Flügelmechanismus einen gesonderten seitlichen mechanischen Bezirk, der im Tergit dem Einfluß intersegmentaler Muskulatur entrückt ist, vorstellt. Da die einzelnen Lagebeziehungen und die mechanische Bedeutung der einzelnen Gelenkplatten und Muskeln bereits vom beschreibenden Teil her bekannt sind, handelt es sich nun um die Darstellung des Zusammenwirkens aller dieser Teile [vgl. S. 271, 3)] und zunächst um eine Zusammenfassung der in Betracht zu ziehenden Faktoren:

Von den

Skelettteilen

sind hervorzuheben (vgl. Taf. XV):

Die Pleuralleiste (*lp*) mit dem Pleuralgelenkkopf (*pk*) und das Mittelgelenkstück (*b*) als im Mittelbezirk des Flügels und des Gelenkes gelegene, ruhende Stützen, um welche sich die Ausbreitung und Bewegung des Flügels vollzieht, wie sie einerseits im Costalfelde, anderseits im Analfelde sich abspielt: Stufe 3 bzw. 4 und 5 (vgl. S. 653 bzw. 662 f.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Bewegung des Costalfeldes (fl_1) und des Costalgelenkes geschieht zunächst einmal dadurch, daß das Präscutum (t_2) herabgezogen wird, — das Gelenk wird also mittelbar bewegt —; sie geschieht des weiteren dadurch, daß die episternale Gelenkplatte (*ep*) herabgezogen wird. Zu diesen Bewegungserscheinungen nimmt die vordere Tergalplatte (a_1) die Stellung eines passiven, vermittelnden Gelenkteiles ein: der Flügel wird ausgebreitet (Stufe 3, S. 653).

Die Bewegungsmöglichkeit des Analfeldes (fl_2) ist an die vorhergehende Bewegung des Costalfeldes geknüpft, sie ist eine zweifache, insofern als die epimeralen Gelenkplatten (p_1, p_2) der Abwärtsbewegung des Flügels dienen, und die Bewegung des Tergalfortsatzes (*ta*) am Analgelenk (d_2) einen davon in gewisser Weise unabhängigen Einfluß auf die Spannungsverhältnisse des Analfächers hat. Die hintere Tergalplatte (a_3) hat in diesem Bezirk eine mehr regulative Bedeutung (Stufen 4 u. 5, vgl. S. 662 f.).

Außerdem gibt es eine weitere, von obigen Bewegungen unabhängige und für sie von primärer Bedeutung erscheinende Bewegung des Flügels, welche sich auf den Flügel insgesamt bezieht und an die mittlere Tergalplatte a_2, das Mittelgelenkstück *b* und das Pleuralgelenk (*pk*) geknüpft ist (Stufe 2, S. 652).

Soviel über die Bedeutung der Gelenkteile, deren Lagebeziehungen im einzelnen bei Kenntnisnahme der einzelnen Bewegungsetappen an Querschnitten betrachtet werden sollen.

Die

Ligamente

sind bei der mechanischen Betrachtung zur Beurteilung der zwischen den einzelnen Plattenbezirken stattfindenden Zugwirkungen von Wichtigkeit.

Die Ansätze der Muskulatur

und die Gruppierung derselben entsprechen den bei obiger Übersicht über die Skelettteile zur Anschauung kommenden Funktionen.

1) Die Flügelmuskulatur ist eine sehr reichliche, und es beteiligen sich an einer mechanischen Zugwirkung, wie wir sehen werden, manchmal mehrere, vielleicht einander ergänzende Muskeln in gleicher Weise. Diese Vielheit im selben Sinne wirkender Faktoren, man kann sagen: diese nicht strenge Differenzierung der Muskulatur zu einem auf einen bestimmten Zweck gerichteten, einfachen Verhalten, wie sie besonders im Costalgelenk sich zeigt, kann einmal als ein Ausdruck primitiver Verhältnisse aufgefaßt werden und veranlaßt später,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(S. 665) bei der Rückführung auf ein Schema der Flugmechanik, die zahlreichen Muskeln vielfach zu einer mechanisch-einheitlichen Gruppe zusammenzuziehen, ergab dann aber, zumal bei ihrer zum Teil geringen Größe, Schwierigkeiten, mit allen Muskeln einzeln zu experimentieren; gleichwohl läßt sich durch das Experimentieren mit den Chitinteilen ein Urteil über die mechanische Bedeutung der Muskeln leicht durch ihre Anheftungspunkte erlangen.

2) Die Flügelmuskulatur wird von drei Kategorien der Muskulatur geliefert: von der dorsoventralen Muskulatur, von der tergalpleuralen — nicht aber auch, falls die an den pm_6 (S. 490) geknüpfte Vermutung richtig ist, von der sternalpleuralen Flankenmuskulatur, wobei dann pm_7 als tergalpleuraler Muskel zu rechnen wäre, — und schließlich von der mindestens funktionsschwachen, dorsalen Längsmuskulatur.

3) Da die Anheftungsweise der Muskeln in den wichtigen Arbeiten Grabers, Luks' usw. nur ungenau bestimmt worden ist, so muß die dort angewandte Einteilung der Muskeln in direkt wirkende Flugmuskeln, sog. direkte Flugmuskulatur, und indirekt wirkende, sog. indirekte Flugmuskulatur, von neuem versucht werden:

Als indirekt wirkende Muskulatur ist solche zu bezeichnen, welche am festen Tergit und den Pleuren angeheftet ist, ohne daß eine Ablösung ihrer chitinösen Ansatzstellen von jenem Zusammenhange erfolgt.

Findet eine Abtrennung von Gelenkplatten und eine gelenkige Verbindung derselben mit dem Tergit statt, so ist die mit jenen gleichfalls abgelöste Muskulatur als direkte zu bezeichnen; topographisch läßt sich eine solche Einteilung der Muskulatur durchführen, morphologisch hat sie weniger Sinn, wie die nachfolgende Übersicht zeigen wird (vgl. in dieser Hinsicht die Ansatzstellen der $pm_{1,2,3}$ mit denen der $pm_{6,7}$).

4) Wie bisher die Muskulatur nach topographisch-morphologischem Gesichtspunkte eingeteilt wurde, und eine Scheidung zwischen indirekt und direkt wirkender Muskulatur vorgenommen wurde (vgl. die beiden vorherigen Absätze), so ist nunmehr eine Einteilung und Bezeichnung (an zweiter Stelle) der Muskeln nach mechanischen Gesichtspunkten (vgl. Vorbem. b, S. 360) vorzunehmen. Die Einzelheiten der Mechanik sind bereits im beschreibenden Teil bekannt geworden; es sind demnach zu unterscheiden:

I) Elevatores alae: Muskeln, welche am Scutum ansetzen und den Flügel insgesamt heben und von welchen der vierte Dorso-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ventralmuskel *dvm*$_4$ (45) eine spezielle Bedeutung als Herabdrücker des Tergalhebels (*th*) erlangt; die übrigen hierher zu rechnenden Dorsoventralmuskeln sind:

Der zweite, in diesem großen Zusammenhang auf das Analfeld bezügliche, *dvm*$_2$ (43),

und der dritte, *dvm*$_3$ (44), beide zugleich Beinmuskeln, was für den ersten, *dvm*$_1$, ausschließlich gilt.

Alle diese indirekten Flugmuskeln entsprechen der von Chabrier angewandten Bezeichnung der »constricteurs du thorax« und »releveurs des aîles«; es sind die von v. Lendenfeld als »mittlere Dorsoventralmuskeln« bezeichneten; zu ihnen kommt noch der neunte Seitenmuskel, als tergalpleuraler Muskel, *pm*$_9$ (56).

II. Expansores alae: Muskeln, welche den Flügel spannen, d. h. das Costalfeld nach vorn vorführen und deshalb auch als Protractores alae costales bezeichnet werden können. Diese Expansoren und Protractoren sind wiederum:

a. Dorsoventralmuskeln und ihre scheinbar pleuralen Teilmuskeln, *pm*$_{1,2,3}$; ihre gemeinsame Wirkung bezieht sich auf das Costalfeld (*fl*$_1$) und auf die Entfaltung des Flügels allein, und es ist ausdrücklich hervorzuheben, daß die mechanischen Experimente keinen Hinweis enthalten, daß jene einen etwa der Ruhelage und dem Herabschlagen des ausgebreiteten Flügels dienlichen Muskel enthielten. Das gleiche gilt von den

b. tergalpleuralen Expansoren.

Es ist dies deshalb hervorzuheben, weil die allgemeinen Schemata Grabers und die Abbildungen und Angaben Luks' (1883) leicht den Irrtum hervorrufen, daß alle unterhalb der Anheftungslinie des Flügels ansetzenden Muskeln ohne weiteres als Flügelsenker aufzufassen seien, was, wie sich herausstellen wird, nur für den epimeralen Bezirk gilt. Hingegen enthält die Gemeinsamkeit der Funktion der *pm*$_{1,2\,u.\,3}$ mit den präscutalen Dorsoventralmuskeln im episternalen Bereich einen interessanten Hinweis auf ihre wahrscheinlich gemachte morphologische Herleitung (vgl. S. 467 f.).

Die topographische Einteilung in präscutale Muskeln (vgl. nachfolgende Tabelle: II, 1, 4) und episternale »pleurale« Muskeln (2, 3, 5, Tabelle) ist mit einer Verschiedenheit der Funktion verknüpft, während die auf beide zugleich bezogenen tergalpleuralen (Tabelle II, 6, 7) wohl mehr den präscutalen Muskeln zu Hilfe kommen.

III. Tensor analis alae; als einziger, wirklich direkter Muskel zu bezeichnen, *pm*$_{12}$ (59), welcher durch Veränderung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Spannungsverhältnisse des ausgebreiteten Analfächers eine ganz spezielle und mehr regulierende Aufgabe erfüllt.

IV. Depressores alae (vgl. dieselben bei Luks und Graber), Muskeln, welche den gespannten Flügel nach abwärts bewegen und, zwar hauptsächlich von Bedeutung für das Analfeld, auch für das Costalfeld nicht ohne Einfluß sind, da sich ihre Wirkung durch das Mittelgelenkstück dem letzteren mitteilt. Die beiden Muskeln setzen als epimerale Seitenmuskeln unterhalb der Ansatzlinie des Flügels an den Epimeralgelenkplatten p_1 und p_2 an und sind als »direkte« Flügelmuskeln zu bezeichnen; sie seien als der erste, pm_6 (53), und der zweite, pm_7 (54), direkte Flügelsenker bezeichnet; letzterer ist mutmaßlich ein tergalpleuraler Muskel, wie der vorhergehende (pm_{12}). Diesen gleicht funktionell wiederum ein:

V. Depressor alae, ein tergaler Längsmuskel, dlm_1 (37), welcher seiner Stellung nach als indirekter Flügelsenker wirksam ist und im Unterschiede zu den soeben genannten depressores nicht auf das Analfeld allein, sondern antagonistisch zur gesamten Muskulatur der elevatores alae durch das Mittelgelenkstück und den Tergalhebel auf den gesamten Flügel und zwar im Sinne der Herbeiführung der Ruhelage desselben wirksam ist. Es ist hierbei zu erwähnen, daß seine bei *Gryllus* zum mindesten sehr geringe Wirksamkeit durch die allgemeine Elastizität ersetzt ist. Es ist der von Chabrier als »abaisseur des aîles« und »dilatateur du tronc« bezeichnete indirekte Flugmuskel, welcher bei den besser fliegenden Insekten (vgl. bereits *Locusta* Luks, Amans 1885) eine gute Ausbildung erlangt und für die höheren Insektenordnungen: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera (vgl. später) charakteristisch wird. Bei *Gryllus* ist er durch die direkten Flügelsenker (depressores) ersetzt, in Übereinstimmung mit der guten Ausbildung des Analfächers, dessen Senken nach unten folglich nicht dem durch den indirekten Flügelsenker dlm_1 veranlaßten und bei jenen obengenannten Gruppen vorherrschenden Flügelschlag nach unten und hinten entspricht, da letzterer ja vom Costalfelde ausgeht. Soviel zur Beurteilung des Muskels an dieser Stelle (vgl. S. 663, Abs. f, S. 664 u. S. 689).

Die Aufzählung der Muskelgruppen in genannter Reihenfolge geschah entsprechend der nachher zu besprechenden Stufenfolge der Flügelbewegungserscheinungen und ergibt fünf Gruppen nach mechanischen Gesichtspunkten. Daraus ergibt sich, daß von den 15, mit Sicherheit auf den Flügel wirksamen Muskeln nur drei, dem gespannten Analfelde dienliche Muskeln als direkte bezeichnet werden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

können, der Tensor analis, pm_{12} (59) und die beiden direkten Flügelsenker (Tabelle, IV); da dem gegenüber 12 Muskeln als indirekte zu gelten haben, ist der von Luks für Orthopteren verallgemeinerte Grundsatz (S. 545), daß sich indirekte und direkte Flugmuskeln in ihren Größenverhältnissen das Gleichgewicht halten, für *Gryllus domesticus* nicht anwendbar. Es seien die Muskeln zusammengestellt:

Tabelle der Flugmuskeln[1].

I. Elevatores alae: Flügelheber, constrictores thoracis, indirekt.
   1) Musculus dorsoventralis secundus (43).
   2) Musculus dorsoventralis tertius (44).
   3) Musculus dorsoventralis quartus (45).
   4) Musculus lateralis nonus (56).

II. Protractores et Expansores alae: Flügelausbreiter, indirekt.
   1) Musculus dorsoventralis sextus (47) } Coxa.
   2) Musculus lateralis primus (48) } Coxa.
   3) Musculus lateralis secundus (49) } Coxa.
   4) Musculus dorsoventralis quintus (46) } Trochanter.
   5) Musculus lateralis tertius (50) } Trochanter.
   6) Musculus lateralis decimus (57).
   7) Musculus lateralis undecimus (58)?, vielleicht nämlich nur Antagonist zu $II\,dlm_{3+4}$ (71, 72).

III. Tensor analis alae: spezieller Analfächermuskel, direkt.
   1) Musculus lateralis duodecimus (59).

IV. Direkte Depressores (Flexores) alae: direkte Flügelsenker.
   1) Musculus lateralis sextus (53).
   2) Musculus lateralis septimus (54).

V. Indirekter Depressor alae: Indirekter Zurückzieher und Senker des Flügels als Dilatator thoracis (abaisseur des aîles).
   1) Musculus metanoti primus (37).

2. Einzelheiten der Mechanik.

Nach diesen allgemeinen Voraussetzungen folgt nunmehr die Darstellung der Einzelheiten des mechanischen Zusammenhanges im Flügelgelenk und die Sonderung der Flügelbewegung in einzelne aufeinanderfolgende Stufen.

[1] Über die Benennung der Flügelmuskeln vgl. Anmerkung 1 zu S. 361 im II. Teil.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. Die Ausbreitung des Flügels.

a. **Erste Stufe.** Die Ruhelage des Flügels (vgl. hierzu Fig. 1, 2 und 3, Taf. XXIV mit Fig. 3, 4 und 6, Taf. XV, sowie Textfigur 13).

Die vereinigten Costal- (*I*) und Radial- (*III*) Adern sind basal in der Flügelgelenkhöhle geborgen, der Vorsprung des Costalgelenks *cg*, *ck* ist, im Gegensatz zum Verhalten in Fig. 4 und Textfig. 9, in der Mittelhöhle *mh* geborgen, die basale Aderpartie vermöge ihrer mehrfachen Biegungen dem seitlichen Thorax unterhalb der Analgelenkplatten (c_1, c_2, d_1, d_2) dicht angelagert, und dahinter distal-dorsalwärts dem seitlichen Teil des Abdominaltergits allmählich aufgelagert (vgl. Fig. 1 mit 3). Sie bilden somit die chitinöse Seitenkante des Flügels, treten aber im abdominalen Bezirk unter das Chitinfeld der Cubitalader *VII*, welche als dünne »Gräte« unter dem schützenden Deckflügel hinten hervortritt (vgl. Saussure 1876, 78, Taf. XII. In unsrer Fig. 1 liegen sie lateral, weil die Flügelfaltung gelockert wurde).

Unter die Cubitalader kommt hierbei sowohl die *IX.* Ader, wie auch die *XIII.* Ader zu liegen. Dies wird dadurch ermöglicht, daß die *VIII.* Ader eine bewegliche Konkavfalte bedingt, und die im Wurzelfelde (*cw* und *aw*) des Flügels unpaare, im Scharniergelenk *x* des Analfächerrahmens, am Ende des Verbindungssteges *v* (S. 322, Taf. XV, Fig. 3, 6), distalwärts jedoch zweifach auseinandertretende Konvexfalte einen scharfen Faltenrücken bildet (vgl. bei *x* Fig. 1, 2). Das Scharniergelenk ist also zusammengeschlagen und der Fächerbezirk (fl_2) dazwischen folgendermaßen gefaltet:

Die vordere erste Teilfläche des Analfächers, das Gebiet der IX. Ader, ist basal ziemlich wenig gefaltet, umgekippt und dem Costalfelde (fl_1), ihm räumlich ganz entsprechend, untergelagert (vgl. Fig. 1 mit Taf. XV, Fig. 3).

Die zweite Teilfläche, der eigentliche Fächer, ist ein 10mal doppelschichtiges Faltenpaket, welches, nicht gekippt, unter das vorhergehende tritt.

Das sog. Hautfeld (*sp*), analwärts von der Konvexfalte gelegen, tritt, wiederum umgekippt, unter die vorhergehenden (vgl. bes. Fig. 2). Es zeigt sich, daß die Faltungsweise dafür sorgt, daß alle diese Falten distalwärts verschmälerte Bezirke darstellen und unter den chitinösen Bezirken des Costalfeldes geborgen sind.

Von den Gelenkbezirken zeigt das Analwurzelfeld *aw* eine umgekippte Auflagerung auf die Analgelenkplatten, besonders

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf die hintere (d_2), wobei die konkave vordere, d_1, als ein ziemlich starrer Bezirk die nötige Umbiegung allmählich vermittelt. Die Betrachtung des Anallappens fl_3 ist unwichtig.

Diese Lagerungsverhältnisse in Fig. 1 sind leicht zu veranschaulichen, wenn man (Taf. XXIV, Fig. 2) das gefaltete Analfeld vom Tergit abhebt und zur Seite wendet, wobei zweierlei Widerstände zu überwinden sind: einmal die der Ruhelage des Flügels günstige Elastizität des Gelenkes, sodann der im entgegengesetzten Sinn wirksame Muskel »tensor analis« (Tabelle, III), welcher, den Tergalfortsatz (*ta*) des Analgelenkes nach innen und vorn ziehend, die Auflagerung des Analfächerpaketes sichert. Das Experiment entspricht keiner natürlichen Lage. Die Faltungsweise im übrigen läßt sich aus dem beschreibenden Teil und den Figuren ersehen (Textfig. 13).

b. **Zweite Stufe.** Der Flügel wird, dem Körper noch gefaltet angelagert, insgesamt gehoben, d. h. etwa um die Längsachse der Flügelfaltung einwärts und aufwärts gedreht, so daß die in der Flügelgelenkhöhle geborgene Costal-Radialader I und III und das Costalgelenk (*cg*) zur Ermöglichung der weiteren Bewegungsabschnitte frei werden. Wirkungskraft der scutalen Elevatoren, vermittelt insbesondere durch den Tergalhebel (*th*). Es ist zu unterscheiden:

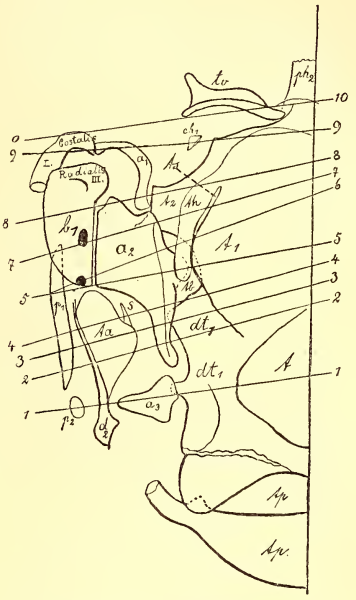
1) Allgemein die Gesamtwirkung aller betreffenden Muskeln, welche herbeiführen, daß der tergale Seitenrand mitsamt der anschließenden mittleren Tergalplatte (a_2) sich senkt, daß bzw. der Pleuralgelenkkopf (*pk*) nach oben steigt und daß (durch pm_9, 56) sich letzterer dem ersteren (dt_1) nähert.

2) Speziell die Wirkung des Tergalhebels (durch dvm_4 [45]), welcher auf den Seitenfortsatz der mittleren Tergalplatte (a_2) drückt; hierdurch wird folgende Wirkung erzielt: Der mediale Seitenrand der Platte wird noch mehr abwärts gedrückt, der von ihr mit dem seitlichen Tergit gebildete Winkel wird kleiner, die Platte wird gegen den Pleuralgelenkkopf hin gedrückt, und ihr lateraler Seitenrand steigt unter Mitwirkung des relativ nach oben steigenden Pleuralgelenkkopfes gleichfalls nach oben; dies letztere geschieht durch Vermittlung des Mittelgelenkstückes (b_1), welches gegen den Pleuralgelenkkopf gestemmt (vgl. S. 328) und, mit der Tergalplatte durch jenes schmale Ligament verbunden (vgl. S. 347 und die Querschnitte Textfig. 7, 8), ein wenig um seine Längsachse gedreht wird. Da es den Flügel trägt und zunächst über d_1 die Vermittlungsplatte (Fig. 3, c_1) beeinflußt, so wird der ganze Flügel gleichfalls gedreht und gehoben und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seine Ruhelage gelockert. Der Flügel wird aber noch nicht entfaltet und nach vorn geführt.

Ein anschauliches Bild hiervon geben die (Textfig. 1) Querschnittbilder 3, 4, 5, 6, 7 (vgl. Fig. 4, 5, 6, 7, 8) durch den Gelenkbezirk, in welchem die Stufe 2 — jedoch bei schon ausgebreitetem Flügel — dargestellt ist. Sie zeigen, abgesehen von den dicken, die mittlere Tergalplatte (a_2) beiderseits verbindenden Ligamenten, wie die letztere, hinten gestützt auf den seitlichen Vorsprung des tergalen Seitenfeldes (dt_1) mit dem Muskel pm_9 (vgl. Textfig. 4), vorn gestützt auf das Präscutum (Textfig. 7, 8) unter dem Drucke des Tergalhebels (*th*) (Textfig. 6) sich hebt (Textfig. 7) (vgl. Taf. XV, Fig. 9).



Textfig. 1. Vergr. 15fach.
Die linke Hälfte des Metanotum nebst den Flügelgelenkteilen (vgl. mit der Totalansicht in Fig. 2 des I. Teiles und als Schema zu den Fig. 8, 9, 10*a* der Taf. XV u. XVI im I. Teil). Schema, um die Schnittlinien *1—10* für die Querschnitte *1—10* durch den Thorax und die Gelenkteile auf den Textfig. 2—11 anzugeben.

Der nunmehrige Zustand ist insofern mechanisch noch weiter bedeutsam, als sich um die im Mittelgelenk (lp-pk-b_1-a_2-t_1) dargestellte feste, tergal-pleurale Verbindungsmasse vorn und dahinter die im folgenden zu betrachtenden Bewegungserscheinungen abspielen.

c. **Dritte Stufe.** Während das Analfeld (fl_2) sich passiv verhält, wird der Flügel durch Vorführung der Costal- Radialader I und III gespreizt, der Analfächer entfaltet; dies geschieht dadurch, daß das Costalgelenk (*cg*) bezüglich seiner Unterkante von unten nach oben d. h. also nach vorn gedreht wird und dabei um das entgegengestemmte Mittelgelenkstück (b_1) nach abwärts, d. h. medianeinwärts gezogen wird.

Dieser Vorgang ist sehr kompliziert und wird am besten in zwei Unterstufen zerlegt:

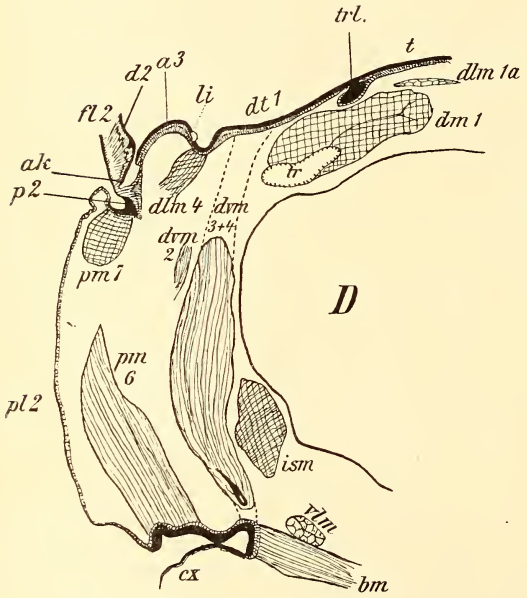
Erste Unterstufe: Es erfolgt eine mäßige Spreizung des Flügels. Wirkung der präscutalen Expansoren $dvm_{5\ u.\ 6}$ (46 und 47) und etwa des pm_{11} (58) und pm_{10} (57) durch die vordere Tergalplatte a_1. Der vor dem Mittelgelenkstück befindliche, weichhäutige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

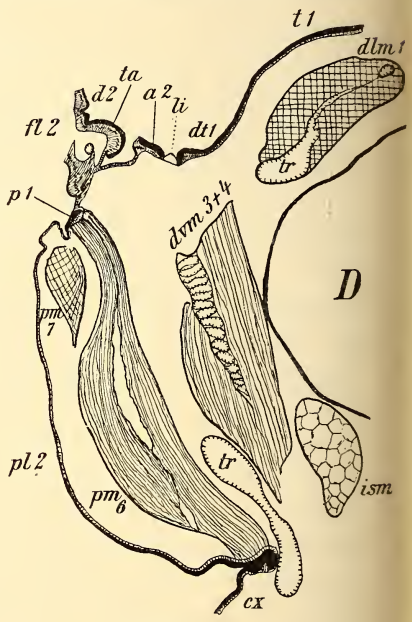
Untergrund der Gelenkteile und Raum (mit *hp*) wird verengt und vertieft, indem einmal das Präscutum (t_2) und die Präsegmentallamelle (*tv*) sich dem Episternum (pl_1) durch pm_{10} und pm_{11} nähern, dann aber die Präscutalmuskulatur und pm_{11}, letzterer durch das die

Textfig. 2—11. Vergr. etwa 23½fach (z. B. nach Textfig. 2 u. 10; Textfig. 7 etwas größer, etwa 28fach).

Schnittserie von zehn Querschnitten durch die linke Hälfte des Metathorax, um die Gelenkteile des Flügels und ihre Beziehungen zur Flugmuskulatur, sowie die Ligamente und den mechanischen Zusammenhang aller dieser Teile zu zeigen. Die Lagen der gewählten Querschnitte deuten die durch das Metatergit und p_1 gelegten Orientierungslinien auf Textfig. 1 an. Die Querschnitte sind für den ausgebreiteten Flügel gültig und beginnen mit *1* hinten. Das Tier wurde im Zustande der Flügelentfaltung bei noch unfertigen Flügeln getötet; ein Zustand, in welchem von ihm das Gelenk zur Ermöglichung der Entfaltung des Flügels ausgebreitet gehalten wurde, bis der Flügel hart geworden ist. Die Umrisse der einzelnen getroffenen Teile sind mittels des Zeichenapparates naturgetreu wiedergegeben, im übrigen wurde schematisiert. Die Nomenklatur und Figurenbezeichnung stimmt mit den allgemeinen Angaben überein. *D*, Darm; fl_1, fl_2 kennzeichnet den Ansatz des abgebrochenen Flügels.



Textfig. 2.



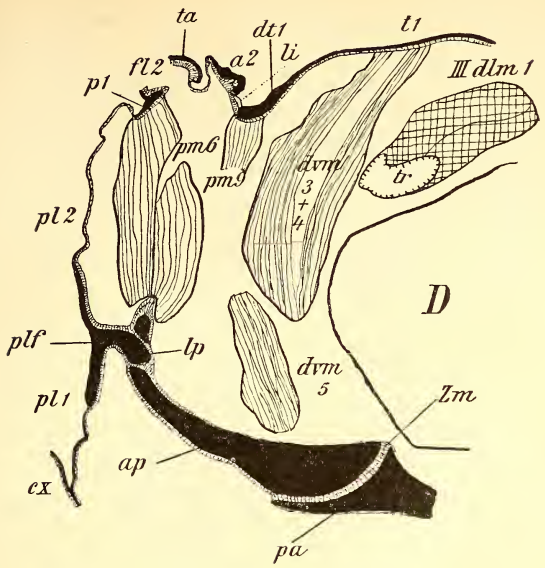
Textfig. 3.

Fig. 2. Querschnitt 1: der hinterste Schnitt. Er wurde aus drei verschiedenen Schnitten kombiniert. *trl*, Trennungsleiste von *t* und dt_1. Der Verlauf der nicht getroffenen Strecken von dvm_{3+4} ist angedeutet; dvm_{3+4} enthält unten die Chitinsehne, in welche auch (weiter hinten) der mächtige dvm_2 einläuft.

Fig. 3. Querschnitt 2: Wie in Schnitt 1 erscheint hier die untere Anheftung des pm_6 unabhängig für die Bewegung der Hüfte *cx*.

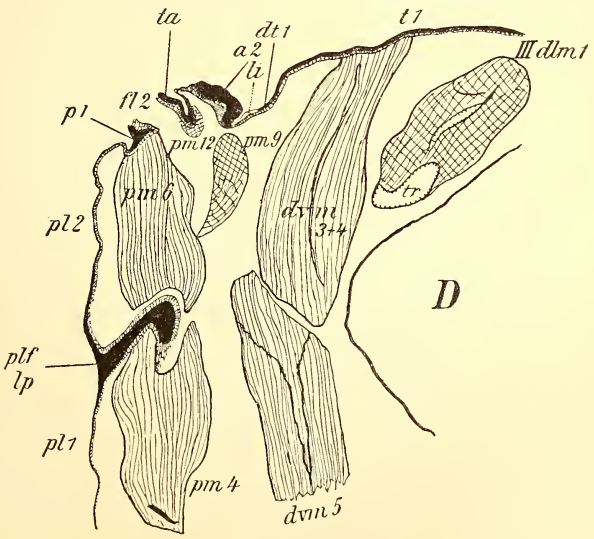
mützenförmige Sehne (ch_1) mit dem Präscutum (t_2) verbindende Ligament (Querschnitt 9, Textfig. 10), das Präscutum hinabziehen. Das durch eine tiefe Faltenleiste (vgl. besonders Textfig. 8) abgesetzte Präscutum ist, in dieser federnd, für sich beweglich und zieht, mittels

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Textfig. 4.

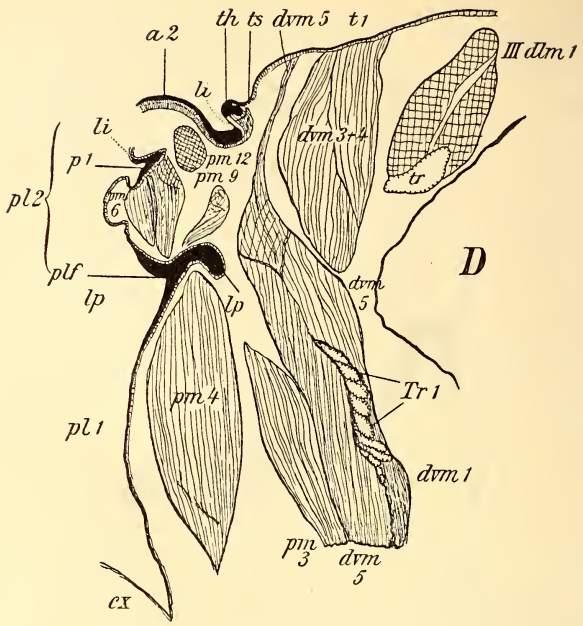
Querschnitt 3: liegt bereits vor dem von der Pleuralleiste gebildeten Hüftgelenk *c*. Es ist daher von jetzt an in der Pleuralwand die Pleuralleiste *lp* quer getroffen, und zwar, weil sie sehr schräg nach vorn läuft, nur auf ein kurzes Stück; es ist von nun ab auch das Episternum pl_1 (zunächst unten) getroffen.



Textfig. 5.

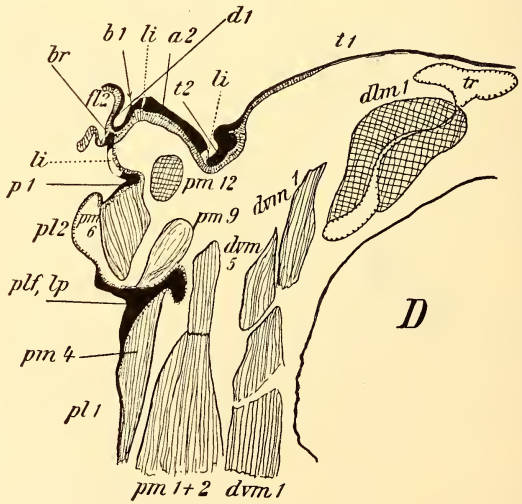
Querschnitt 4: *ta*, der Tergalfortsatz der hinteren Analgelenkplatte d_2 zeigt in tiefer Einfaltung medial den Ansatz des Sporns *s*, an welchem pm_{12} ansetzt; den Ansatz von pm_{12} am andern, dem vorderen Ende vgl. Querschnitt 8, Fig. 9.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Textfig. 6.

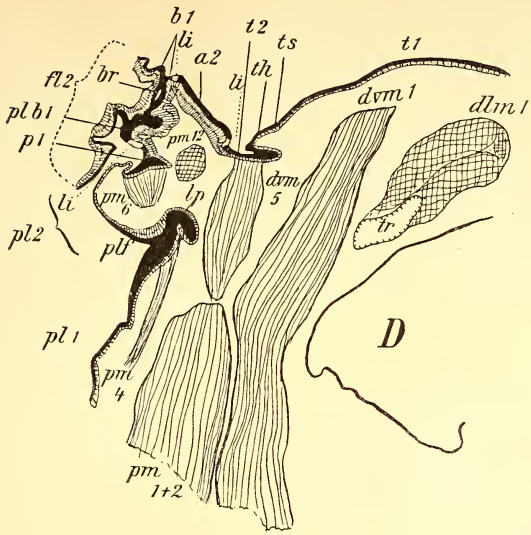
Querschnitt 5: Bezüglich *th* und *ts* vgl. Querschnitt 7. Die mit Tr_1 bezeichneten Tracheen drängen sich dicht aneinander gelagert zwischen die beiden Muskeln dvm_1 und dvm_5, beide voneinander trennend. Die hier getroffene Stelle ist jene Zone, in welcher sich die beiden Muskeln dicht aneinander lagern, so daß nur noch der untere, medianseitige Teil dem dvm_1 angehört.



Textfig. 7.

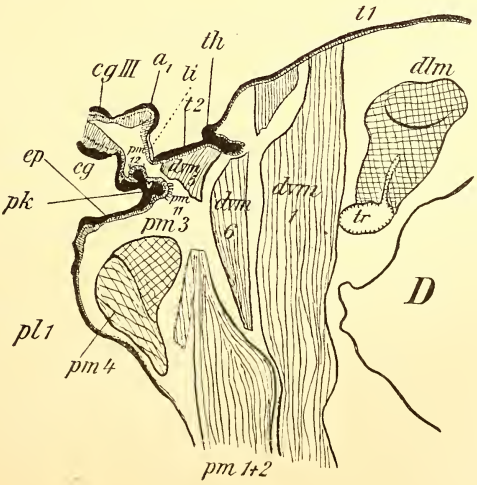
Querschnitt 6: *br*, zu dieser hintersten Querbrücke im Mittelgelenkstück b_1, vgl. außer Textfig. 1 noch die Fig. 10, Taf. XVI: *li*: das Ligament oberhalb p_1 leitet zu dem an seinem hinteren Ende selbst ligamentösen Pleuralbalken a—a_2 des Mittelgelenkstücks b_1 (vgl. Fig. 4 und 10 *b*, Taf. XV u. XVI).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Textfig. 8.

Querschnitt 7: Der Tergalhebel *th* erscheint hier nicht so abgesetzt, wie auf dem Schema Textfig. 1, wo der Tergalspalt *ts*, der eine feinere, elastische Chitinstrecke, distal nur eine ganz dünne Haut, aber kein Ligament etwa ist, auch basal noch scharf angedeutet ist; daß dies auf dem Querschnitt nicht so scharf hervortritt, liegt wohl an der individuellen Verschiedenheit der je genau wiedergegebenen Originalvorlagen, sowie auch wohl daran, daß der Schnitt doch noch etwas schräger und somit mehr vor dem Vorderende von *ts* liegt, als es in Textfig. 1 angedeutet ist (vgl. auch Querschnitt 5). *li*: vgl. bei Querschnitt 6. *br*, zu dieser mittleren Querbrücke des Mittelgelenkstückes b_1 vgl. die Fig. 10, Taf. XVI (spezielle Teilfiguren). plb_1 der mit p_1 durch das Ligament *li* verbundene hintere Pleuralbalken a—a_1 von b_1 (vgl. Fig. 10*b*, Taf. XVI).

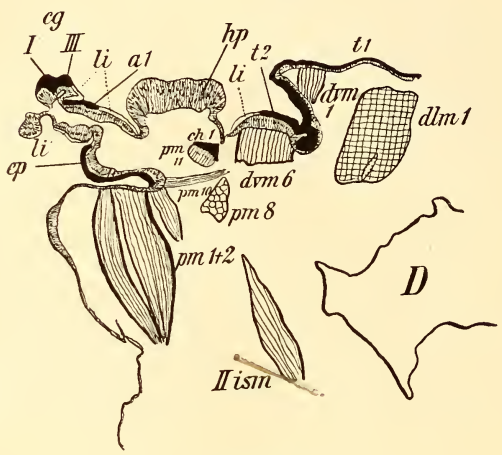


Textfig. 9.

Querschnitt 8: pm_{12} (beginnend in Querschnitt 4) endet hier vorn, oben am Pleuralgelenkkopf *pk*, an welchem unterhalb der pm_{11} nach vorn ziehend beginnt; *th*, Ursprungsstelle des Tergalhebels.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eines Ligaments (Textfig. 9) mit der vorderen Tergalplatte a_1 verbunden, auch diese und zumal, unter Wölbung der Platte in der Längsachse, ihr distales Ende, somit auch wiederum das dem letzteren aufgelagerte Costalgelenk (*cg*) nach unten und innen. Zwei Querschnitte 8 und 9 (Textfig. 9 und 10, vgl. Taf. XV, Fig. 3, 4) zeigen die verbindenden Ligamente und die Lagebeziehungen der vorderen Tergalplatte a_1. Das Vorderende der also in der Längsachse gebogenen, vorderen Tergalplatte a_1 nähert sich dem Pleuralgelenkkopf (*pk*). Wie sehr sich nunmehr das Präscutum (t_2) dem letzteren genähert hat, zeigt der Querschnitt 8 bei entfaltetem Flügel (Textfig. 9); das Costalgelenk erscheint aus der Flügelgelenkhöhle (bei ×) (Textfig. 11) gleichsam herausgedrückt. Den die Wirkung veranschaulichenden Verlauf des zehnten Pleuralmuskels pm_{10} (57) zeigen die Querschnitte 9 und 10; durch die durch pm_{10} vollzogene Annäherung des Unterrandes der Episternalgelenkplatte (*ep*) an das Tergit (*t*) wird die episternale Flügelgelenkhöhle vertieft.



Textfig. 10.
Querschnitt 9 (Kombination aus drei Schnitten): a_1, vorderstes, mit dem Costalgelenk *cg* (*I* + *III*) ligamentös verbundenes Ende der vorderen Tergalplatte.

Die gegen den Pleuralgelenkkopf und die Stelle des vorderen Zusammentreffens des Mittelgelenkstücks (b_1) mit der mittleren Tergalplatte a_2 gerichteten Bewegungserscheinungen im Costalgelenk erklären den kräftigen Bau des ganzen Bezirks (vgl. Skelettbeschreibung). Der Gesamterfolg ist hierbei der, daß das Costalgelenk nach abwärts gezogen wird um einen ideellen Drehungspunkt, jenseits dessen das distale Ende der Costalader, also der freie Flügel, nach vorn geführt und aufwärts gehoben wird, so daß die vordem seitlich weisende Kantenlinie nach oben zu liegen kommt, d. h. die Ader ein wenig gedreht wird. Die hierzu gemachten Experimente ergaben zwar eine schnelle und leichte, aber noch nicht genügende Spreizung des Flügels; dies vollendet sich erst in der folgenden Stufe.

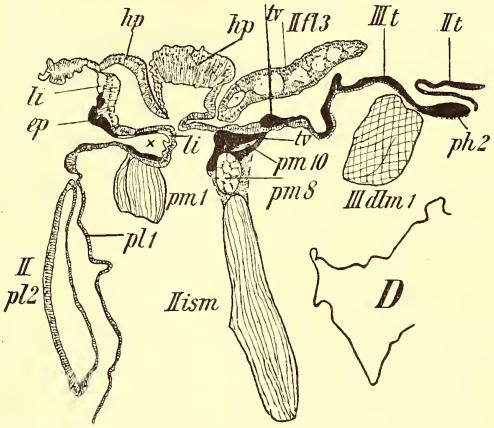
Merkwürdig erscheint es, daß die vordere Tergalplatte a_1 ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rein passiver Gelenkteil ist, obwohl ein an ihrem Vorderende ansetzender Muskel den Gelenkmechanismus wesentlich vereinfachen könnte; er erscheint, wie so manche Chitinteile, als ein ruhender, innerhalb zahlreicher Bewegungserscheinungen Widerstand bietender, daher fester Faltenbezirk.

Zweite Unterstufe: Der Flügel wird vollends ausgebreitet und der Analfächer mäßig gespannt (vgl. Taf. XV, Fig. 3). Wirkung der scheinbaren Pleuralmuskeln $pm_{1,2,3}$, der Expansoren 2, 3, 5 in Tabelle: II, vermittelt durch die Episternalgelenkplatte (*ep*).

Die Stellung der Episternalgelenkplatte (*ep*) (vgl. Taf. XV, Fig. 4) ist eine eigentümliche geworden; durch Annäherung von Tergit und Pleuren und durch das hinabgedrückte Costalgelenk (*cg*) ist sie als feste Grenze des vorderen Gelenkbezirks vor die vordere Tergalplatte a_1, ihre obere Vorderecke etwas nach oben und medialwärts getreten (Textfigur 10, 11). Indem die am eingebogenen, oberen Episternalrand (pl_1) ansetzenden Seitenmuskeln die Gelenkhöhle weiter vertiefen (Textfig. 10) und vor dem, im Mittelgelenkstück (b_1) gegebenen, Unterstützungspunkt angreifen, wird eine ähnliche Wirkung erzielt, wie in der vorigen Stufe. Von den drei Muskeln ist die Wirksamkeit des am meisten einwärts angreifenden Muskels pm_2 ohne Zweifel die größte. Der also einwärts und abwärts gebogene, widerstandskräftige Chitinrand des Episternum zieht hierbei die anschließende Episternalgelenkplatte nach unten und zwar in ungleicher Weise, indem die hintere Ecke, die ihres Zusammentreffens mit der Pleuralleiste (*lp*), stabil bleibt, die vordere, mit dem episternalen pl_1-Vorderwinkel zugleich verlängerte, medialwärts gerichtete, untere Ecke (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. XV) jedoch stark nach abwärts gezogen wird.

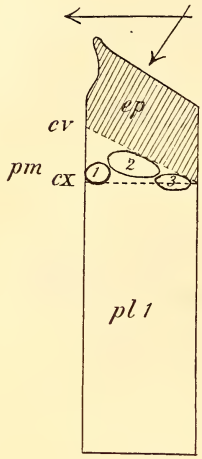


Textfig. 11.

Querschnitt 10: *tv*, die Präsegmentallamelle wurde lateral andeutungsweise erweitert, um den erst später, weiter vorn an ihr erfolgenden Ansatz von pm_8, pm_{10} und *II ism* zu zeigen. ×, die episternale Flügelgelenkhöhle; $II\,fl_3$, Hinterrand des Elytron (Anallappen); *III t*, Metatergit; *II t*, Mesotergit; $IIpl_2$, Hinterrandsfalte des mesothorakalen Epimerons; ph_2, Ursprung des Deutophragma. »*tv*« oben ist irrtümlich und muß »t_2« heißen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Experiment mit einem Kartonblatt (Textfig. 12) veranschaulicht diese Bewegung: Knickt man ein das Episternum darstellendes Kartonblatt von verlängert rechteckiger Form, aber mit einem spitzen oberen Vorderwinkel, an seinem oberen Ende in zwei sich am Hinterrande spitzwinkelig treffenden Querlinien, deren obere, schräge konkav (*cv*), deren untere, zu den Längsseiten senkrechte konvex (*cx*) ist, so stellt von den beiden so entstandenen oberen Abschnitten der oberste parallelogrammförmige (*ep*) die Episternalgelenkplatte und der kleinere untere, rechtwinklig-dreieckige das umgebogene, obere Episternalende (von pl_1) vor, welches mit den drei Seitenmuskeln $pm_{1,2,3}$ besetzt ist. Auch hieraus läßt sich, wie das Experiment am Präparat zeigt, leicht ersehen, daß der obere Vorderwinkel der Episternalplatte in den durch die Pfeile angedeuteten Richtungen nach vorn und unten geführt wird. Der experimentelle Versuch zeigt nun weiter: Der mit der Unterkante des Costalgelenks (*cg*) durch ein sehr kräftiges Ligament verbundene (Querschnitt 9 und 10) obere Vorderwinkel der Episternalgelenkplatte *ep* zieht die Unterkante des ersteren nach vorn, so daß sie nach vorn weist und die vordem in Stufe 1 seitlich weisende Oberfläche der Costal-Radialader I + III nun völlig nach oben zu liegen kommt; der Flügel ist nunmehr völlig entfaltet und gespannt.



Textfig. 12 (Taf. XV, Fig. 5). Schematische Ansicht des metathorakalen Episternum (pl_1) mit der Episternalgelenkplatte *ep*, um deren Mechanismus und den Ansatz der $pm_{1,2,3}$, »Flanken«muskeln zu zeigen. *cv*, konkave Faltenlinie; *cx*, konvexe Faltenlinie. Die Pfeile deuten die Bewegungsrichtung des Teiles *ep* bei Kontraktion der in ihren Ansatzstellen bezeichneten drei Muskeln an.

Da dieser Mechanismus möglicherweise noch eine zweite Bedeutung (S. 665, 2 und S. 690 f.) hat, so ist für die besprochene erste Bedeutung folgendes hervorzuheben:

Die vorbeschriebenen Stufen b und c, 1 sind Vorbedingung für diese (Stufe c, 2): Wirkung der Expansoren und Protractoren.

Das distale Ende der Tergalplatte a_1 ist mit dem oberen Vorderwinkel der Episternalgelenkplatte nicht ligamentös, sondern durch feine Häute verbunden (vgl. Querschnitt 9).

Das distale Ende der vorderen Tergalplatte, welches demnach

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht nach vorn gezogen werden kann, muß in der Richtung auf den Pleuralgelenkkopf *pk*, also nach hinten, gebogen sein.

Es entsteht dadurch im unteren Teil des Costalgelenks eine Zugwirkung antagonistisch zu der nach hinten dem Zuge der vorderen Tergalplatte (a_1) folgenden Oberseite der Costalgelenkbasis.

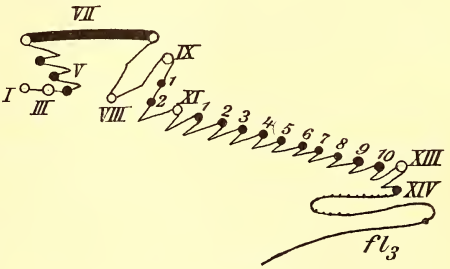
Diese den Flügel ausbreitende Bewegung ist ausgiebig und geht leicht von statten, wie das Experiment zeigt.

Aus dieser Funktion ist auch die Ausrandung und kräftige Ausbildung der verbogenen Episternalgelenkplatte (*ep*) leicht verständlich.

B_1. Die Lage des ausgebreiteten Flügels.

Wie die Lagerungsverhältnisse bei ausgebreitetem Flügel sich gestalten, geht aus der Beschreibung des Flügels S. 318, den Fig. 3 und 4 der Taf. XV und der Querschnittserie Textfig. 2—11 hervor. Letztere zeigt hierfür:

1) Die Annäherung des Präscutum t_2 an den Pleuralgelenkkopf (*pk*), Querschnitt 8, Textfig. 9.
2) Das aus der Gelenkhöhle (×) herausgetretene (Fig. 10) Costalgelenk (*cg*), Querschnitt 8, Textfig. 9.
3) Die Lagerungsverhältnisse des distalen Endes der vorderen Tergalplatte a_1 zur Episternalgelenkplatte *ep*, Querschnitt 8 und 9, Textfig. 9, 10.



Textfig. 13.
Schematischer Querschnitt durch die Flügelfaltung (Hinterflügel). (Hierzu vgl. Fig. 3 und 6 auf Taf. XV.) Schnitt etwa auf der Höhe des ersten Abdominalsegments. Die Konkavadern *VIII* und *XIV* sind bezeichnet. Im übrigen sind nur die Konvexadern gezeichnet, von denen die Hauptstrahlen im Querschnitt nicht ausgefüllt, die Nebenstrahlen, sowie die *V* Adern schwarz ausgefüllt sind. *I—VIII*, Costalfeld fl_1; *VIII* bis *XIV*, Analfächer fl_2; fl_3, Anallappen.

4) Die durch die Wirkung der kontrahierten *III* $pm_{1,2,3}$ vertiefte, episternale Flügelgelenkhöhle (×), Querschnitt 9 u. 10, Textfig. 10, 11.

Alles dies zeigt, wie das Costalgelenk seitlich und nach vorn aus der Gelenkhöhle heraustreten muß, wenn die Expansoren wirken.

5) Die vordere Tergalplatte a_1 endet vorn früher als die Episternalgelenkplatte (*ep*), (vgl. Querschnitt 9 mit 10, Textfig. 10, 11), so daß das nach hinten geführte distale Ende der ersteren an dem oberen Rande der letzteren abwärts, gewissermaßen entlang

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleitet (vgl. auch Taf. XV, Fig. 4 *x*) und derart die Drehung des Costalgelenks nach vorn, wie beschrieben ist, sichert.

6) Die Ligamentverbindung der mützenförmigen Sehne (ch_1) des Muskels pm_{11} mit dem Präscutum (t_2) und dem Vorderende der vorderen Tergalplatte (a_1), Querschnitt 9, Textfig. 10.

Soviel über die zur Ausbreitung des Flügels wirksamen und besonders wichtigen, mechanischen Faktoren.

Der durch sie ausgebreitete Flügel (Textfig. 13) zeigt den durch die tiefe Konkavfalte der VIII. Ader auffallenden Gegensatz zwischen Costalfeld (fl_1) und Analfeld (fl_2). Der Analfächer tritt hierbei nach oben bauschartig und faltenreich vor; seine Glättung ist dem lebenden Tier kaum möglich. Dadurch charakterisiert sich der Analfächer als vorzüglicher Fallschirm, in welchem sich eine größere Menge Luft fangen kann. Unter der vorläufigen Annahme, daß das Costalfeld stabil bleibt, ist nun die völlig unabhängige Bewegung des durch das feste Mittelgelenkstück b_1 in mechanischer Hinsicht isolierten Analfeldes zu betrachten.

B_2. Die Bewegung des ausgebreiteten Flügels

zerfällt in zwei weitere, unterschiedliche Stufen:

d. **Vierte Stufe.** Die nach abwärts gerichtete Flatterbewegung des Flügels, als Folge der Wirkung der direkt wirkenden epimeralen Flügelmuskeln pm_6 und pm_7, der direkten Depressoren (Tabelle: IV, S. 650).

Beide Muskeln ziehen die epimeralen Platten (p_1 und p_2) unter Vertiefung der Gelenkhöhle abwärts, pm_6 in gerader, pm_7 in nach vorn schräg abwärts gerichteter Zugwirkung; der Flügel klappt nach unten, indem die hintere Epimeralgelenkplatte (p_2) durch eine ligamentartige Verbindung (Querschnitt 1, Textfig. 2) den Analgelenkkopf *ak* abwärts zieht, die vordere Epimeralgelenkplatte (p_1) durch ein Ligament den hinteren Pleuralbalken (Fig. 10, a—a_2, Taf. XVI) des Mittelgelenkstückes b_1 abwärts zieht (Querschnitt 6, 7, Textfig. 7, 8). Das Experiment nun zeigt, daß bei ausgebreitetem Flügel das Mittelgelenkstück diesem Zuge zu folgen vermag, demnach in der durch sein Zusammentreffen mit dem Pleuralgelenkkopf *pk* gekennzeichneten Längsachse, gegen letzteren gestemmt, gedreht wird und somit seine lateral-abwärts gerichtete Bewegung auch dem Costalfelde (fl_1) des Flügels mitteilt.

Die Querschnitte 1 und 2, Textfig. 2 und 3 zeigen den Muskel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pm_7, bzw. die hintere Epimeralplatte (p_2); die Querschnitte 2—7 (Textfig. 3—8) den kräftigen sechsten »Pleural«muskel pm_6 und die lange vordere Epimeralplatte (p_1) (vgl. Schnittlinien in Textfig. 1); Querschnitt 1, Textfig. 2 zeigt außerdem, daß eine mechanische Beeinflussung des Hüftrandes durch pm_6 (vgl. S. 386, 396) zum mindesten sehr gering ist.

Der hinteren Tergalplatte a_3 kommt bei der Bewegung des Analgelenks (vgl. Querschnitt 1, Textfig. 2) die Rolle einer widerstandsfähigen Führungsplatte zu. Die Amplitude des Herunterschlagens des Flügels durch die direkt wirkenden Flugmuskeln ist natürlich am stärksten im Analfelde; wie groß dieselbe im Costalgelenk und bezüglich der vereinigten Costal- (*I*) und Radialader (*III*) ist, konnte nicht festgestellt werden, da die Versuche am lebenden Tiere keine genauen Anhaltspunkte geben, und die Experimente mit den Präparaten zu der nicht wahrscheinlichen Auffassung führten, daß das Costalgelenk in diesem Sinne untätig bleibt.

e. **Fünfte Stufe.** Die Regulation der Spannungsverhältnisse des Analfächers durch die hintere Analgelenkplatte (d_2) und den Muskel tensor analis pm_{12} (59). Tabelle: III.

Das eigentliche Analgelenk (Taf. XV, Fig. 3, Textfig. 2) ist nicht nur in soeben genanntem Sinne beweglich, sondern vermag infolge der nur schmalen, aber festen Verbindung (zwischen Querschnitt 4, 5) mit dem Hinterrand des Mittelgelenkstückes (b_1) um diesen Treffpunkt nicht nur etwas abwärts, sondern in der horizontalen Ebene auch medianwärts-vorwärts gezogen werden; dies geschieht durch den Eintritt des Tergalfortsatzes *ta* in die Gelenkhaut zwischen der mittleren (a_2) und hinteren (a_3) Tergalplatte, wobei diese beiden Stücke wiederum regulatorisch wirken, und wobei der Tergalfortsatz sogar etwas unter die mittlere Tergalplatte (a_2) gezogen wird, vgl. Querschnitt 3, 4, Textfig. 4, 5.

Indem somit durch den Muskel das Analgelenk einwärts gedreht und außen-seitlich gehoben wird, wird der Analfächer noch besonders gespannt, ohne jedoch auch dann eine glatte Fläche darzustellen.

Die Vorwärtsbewegung des Analfeldes (fl_2) durch diesen Muskel um die Hinterkante des stabilen Mittelgelenks als Widerlager ist ein Gegenstück zu der Bewegung des Costalfeldes fl_1 nach hinten um den Vorderrand desselben Widerlagers (b_1).

f. **Sechste Stufe**; sie bedeutet hier, falls der *III dlm*$_1$ wirksam wäre, die Rückkehr zur Ruhelage, hat aber bereits bei Locustiden und Acridiern die Bedeutung einer aktiven Flugbewegung (Herab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schlagen des Flügels nach hinten), welche einer Modifikationsbewegung der Bewegung nach unten im Sinne der Ruhelage entspricht (S. 689).

C. Die Rückkehr des entfalteten Flügels zur Ruhelage.

Da eine Funktion des seiner Stellung nach den Zusammenschnürern (constrictores) des Thorax, den Expansoren und insbesondere den Elevatoren des Flügels antagonistischen dorsalen Längsmuskels, des Musc. metanoti 1, ausgeschlossen erscheint, daher eine bei anderen Insekten so bedeutend werdende Wirkung eines indirekt wirkenden Depressor, der die Flügel, insbesondere das Costalfeld nach unten und hinten herabschlägt, nicht statthat, so erfolgt die Ruhelage des Flügels durch die allgemeine Elastizität jener Elemente, deren Widerstände bei der Ausbreitung des Flügels zu überwinden waren, und welche bei Nachlassen der Dorsoventralmuskelzüge usw. zur freien Geltung kommen. Diese die Ruhelage herbeiführenden elastischen Faktoren sind:

1) Die Spannungsverhältnisse im Scutum, welche die Konvexität des Tergits zu erhalten bestrebt sind und die Wirkung des seitlichen Tergalhebels (*th*) aufheben, durch Erhöhung des seitlichen Tergalrandes.
2) Das im Verbindungssteg der *IX.* mit der *XIII.* Analader befindliche scharnierartige Gelenk (vgl. Beschreibung S. 322), welches in konvexer Falte den den Analfächer spannenden Rahmen zusammenklappt, so daß des letzteren beide Schenkel, die *IX.* und *XIII.* Ader, sich zusammenlegen (Taf. XV, Fig. 3, Taf. XXIV, Fig. 2).
3) Die Elastizität des starren Faltenbezirks der vorderen und hinteren Analgelenkplatte (d_1 und d_2), welche eine konkave, die Flügelbasis über den Rücken legende und umkippende Falte bedingen.
4) Die vordere Tergalplatte a_1.
5) Die Verbindung des dorsalen Teils des Costalgelenks *cg*, d. h. der *III.* Ader mit dem Mittelgelenkstück b_1, welche den Eintritt des Costalgelenks (*ck*) in die Mittelgelenkhöhle (*mh*) herbeiführt.
6) Die Episternalgelenkplatte (*ep*) und das Oberende des Episternum.

Daß außerdem noch Muskeln für die Ruhelage des Flügels bedeutsam sind, machen die experimentellen Untersuchungen nicht unwahrscheinlich:

1) Es ist die Lage des pm_{12} geeignet zu verhindern, daß das gefaltete, dem Rücken aufgelagerte Flügelpaket sich vom Rücken

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abhebt; der Muskel kommt also der soeben unter 3 erwähnten Elastizität zu Hilfe (vgl. Taf. XXIV, Fig. 1 und 2).

2) Es ist folgendes hervorzuheben:

Es wurde für die pleuralen Expansoren (Stufe c, 2) und die direkt wirkenden Flügelsenker (Stufe 4) gezeigt, daß sie nach vorhergehender Druckwirkung des Tergalhebels *th* sich an der Ausbreitung, bzw. Flugbewegung des Flügels beteiligen (vgl. Amans 1885, S. 184 »Dorsal«, Abs. 3; S. 690).

Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie, ohne vorhergehende Druckwirkung des Tergalhebels, die Ruhelage des Flügels zu sichern vermögen, falls dieselbe durch äußere Eingriffe etwa gestört würde. In beiden Fällen beruht ihre Wirkung in der Vertiefung der Gelenkhöhle; in dieser ist ja in der Ruhelage die Costal-Radialader (*I* und *III.* d. h. *cg*) geborgen, deren Heraustreten im letzteren Falle durch das Ausbleiben einer Wirkung des Tergalhebels verhindert ist. Wie sehr die Ruhelage des Costalgelenks in der Mittelgelenkhöhle gesichert ist, zeigt der leichte Bruch der Costalader am Costalgelenk, wenn man den Flügel ohne vorhergehendes Hinabdrücken des Tergalhebels entfalten will.

Es ist wohl nicht mehr nötig, die Gründe hierfür im einzelnen wiederholend anzugeben.

Elastische Bänder, wie sie für andere Formen von Graber und v. Lendenfeld beschrieben sind, fehlen.

Im übrigen verweise ich auf die übereinstimmende Faltungsweise bei Blattiden (Saussure), wobei besonders die Beschreibung der Mechanik des Costalfeldes und das Emporheben der bande anale, *VII.* Ader, beachtenswert ist (vgl. auch S. 319, 651).

3. Schema der Flügelmechanik.

Versucht man die Summe der Einzelerscheinungen auf einen schematischen, einfachen Ausdruck zurückzuführen, so ist folgendes zusammenfassend zu sagen:

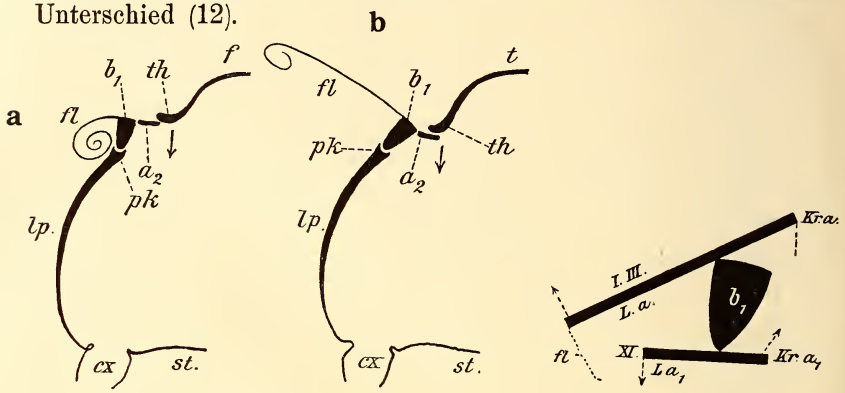
Die Entfaltung des Flügels zerfällt in zwei Einzelstufen [2. (b) und 3. (c)]: vgl. Textfig. 14 und 15.

a. Erstere (Stufe 2, Textfig. 14), die Emporhebung des noch nicht entfalteten Flügels läßt sich durch das Schema eines zweiarmigen, in vertikaler Ebene bewegten Hebels, wie es Graber (1877, S. 207 und Fig. 132) an einem Schema allgemein für Insekten angibt, veranschaulichen. Der proximal vom Unterstützungspunkte und der Drehungsachse (Pleuralgelenk [*pk*] und Mittelgelenkstück [b_1])

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am Kraftarme des Hebels (mittlere Tergalplatte [a_2]) angreifende Druck der durch den Tergalhebel (*th*) indirekt wirkenden Muskeln hebt den Lastarm, d. i. den gefalteten Flügel.

Im Unterschied vom Schema Grabers *a i* ist der Muskelzug also kein direkter nach unten; prinzipiell ist im übrigen kein Unterschied (12).



Textfig. 14 *a* und *b* (Schema *a*). Textfig. 15 (Schema *b*).

Fig. 14 *a* u. *b*. Darstellung der Flügelmechanik bezüglich des Mittelgelenkstückes b_1; senkrechte Kraftwirkungen. Schematische Querschnitte durch den Thorax (links), vgl. Querschnittserie, Textfig. 6 und 8. Fig. 14 *a*. Der Flügel in Ruhelage und gefaltet. Fig. 14 *b*. Der durch den Tergalhebel *th* auf die mittlere Tergalplatte a_2 und über b_1 gegen den Pleuralgelenkkopf *pk* (*lp*) ausgeübte Druck veranlaßt die Hebung des Flügels *fl*, wonach die Entfaltung durch die Expansoren beginnen kann. *t*, Tergit; *st*, Sternit. Fig. 15. Die an den in vorhergehendem Schema dargestellten Vorgang anknüpfenden, um das Mittelgelenkstück schräg abwärts wirkenden Kräfte, welche zur völligen Ausbreitung des Flügels *fl* (Pfeilrichtung) führen. Zwei Hebelarme: *I*, *III*, Costalfeldhebel; *XI*, Analfeldhebel; *Kr.a*, Kraftarm; *La*, Lastarm. (Weitere Erklärung siehe im Text.)

b. Zweite (Stufe 3) Textfig. 15: Der Flügel ist zunächst noch nicht ausgebreitet: Die hierzu stattfindenden Bewegungen sind zweifache und lassen sich durch das Schema zweier, etwa in der horizontalen Ebene bewegter, zweiarmiger Hebel darstellen.

b, 1. Die erstere Bewegung, die Wirkung der Expansoren, S. 653, Stufe c, 1 und c, 2, ist die wichtigste; die beiden Teilfunktionen, in welche sie zerfällt, mögen im Schema vereinigt werden. Sie ist eine Summe von Bewegungen der zahlreichen, indirekt wirkenden Flugmuskeln vor dem Mittelgelenkstück und läßt sich darstellen durch einen Hebel (= vereinigte Costal- I und Radialader III), dessen proximal vom Unterstützungspunkt (der Drehungsachse) — d. i. dem lateralen Vorderwinkel des Mittelgelenkstücks (b_1) — befindlicher Kraftarm *Kr.a*, = Costalgelenk (*cg*) + vordere Tergalplatte (a_1), durch die indirekt wirkende Muskulatur nach hinten (und unten) gezogen wird, so daß der Lastarm *L.a*, der Flügel, insbesondere das Costalfeld fl_1, nach vorn geführt wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b, 2. Die zweite Bewegung ist von untergeordneter, spezieller Bedeutung. Sie besteht (vgl. Stufe 5, S. 663) in einer Wirkung des direkten Flügelmuskels pm_{12} hinter dem Mittelgelenkstück und bedeutet schematisch die Bewegung eines zweiarmigen Hebels (XI. Ader), dessen Kraftarm $Kr.a_1$, Tergalfortsatz (*ta*) der Analgelenkplatte (d_2), proximal vom Unterstützungspunkt, d. h. = dem Hinterrande des Mittelgelenkstückes, in einem dem Costalgelenk entgegengesetzten Sinne, nämlich nach vorn (und unten), gezogen wird, so daß der Lastarm La_1, jenem gleichfalls entgegengesetzt, nach hinten geführt wird.

Die Lastarme beider Hebel divergieren also von einer Linie aus, welche, in Übereinstimmung mit dem morphologischen Ergebnis (vgl. S. 320 f.), durch die konkave VIII. Ader und das Mittelgelenkstück b_1 zu legen ist.

Diese beiden Hebel sind im Schema Grabers, welches ja einen stets ausgebreiteten Flügel voraussetzt, nicht angegeben; da sie aber, selbst nicht streng horizontal bewegt, als vordere bzw. hintere Modifikation desselben einen Hebels aufgefaßt werden können, leicht auf jenes Schema Grabers zu beziehen. Es ist dann jedoch auch hier zu betonen, daß die am Kraftarm *Kr.a* wirksame Muskulatur nur indirekt angreift (12).

c. Völlige Übereinstimmung mit dem Schema Grabers (*Kd*) ergibt die Bewegung der direkten Depressoren, der direkt wirkenden Flügelsenker; sie greifen gleichfalls am Lastarm La_1 des soeben (unter b_2) und des unter a beschriebenen, vertikal bewegten Hebels an, wie in Stufe 4 ausgeführt ist (vgl. pm_6 in Textfig. 3 u. II. Teil: Textfig. 14).

Die bei Amans enthaltene schematische Anschauung der Mechanik wird später besprochen werden, unter II, d, S. 688.

4. Der Flug.

Es ist nunmehr das aus den Experimenten im einzelnen bekannt gewordene Nebeneinander der mechanischen Einzelwirkungen zu einem einheitlichen Bilde der Flügel- und etwaigen Flugbewegung zusammenzuordnen; bei der Unmöglichkeit diesen Zusammenhang direkt experimentell zu studieren, müssen die Vergleiche mit andern Insekten ergänzend hinzukommen.

In der Voraussetzung, daß bei *Locusta viridissima*, in Anbetracht der Übereinstimmung in der allgemeinen Organisation mit dem Rückbildungserscheinungen zeigenden *Gryllus domesticus*, der Flügelmechanismus, wenn auch vielleicht vereinfacht und daher zu größeren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flugleistungen befähigt, so doch im Prinzip die bei *Gryllus* studierten Teilmechanismen tätig zeigt, wurden die folgenden Tatsachen durch Experimente festgestellt. Im Vergleich mit den anatomisch bekannten Dingen ergibt sich dann folgendes Bild der Flugbewegung:

Unter Fluginstinkt ist die Eigenschaft zu verstehen, welche, abgesehen vom willkürlichen Gebrauch der Flügel, das Tier zur Ausbreitung der Flügel veranlaßt, sobald es den Boden unter den Füßen verliert; er kann einen verschiedenen Grad der Ausbildung erreichen.

Der Fluginstinkt ist bei *Locusta viridissima* gut ausgebildet, die Flugfähigkeit wird jedoch freiwillig selten und im allgemeinen nur bei Sprungbewegungen angewandt. Der Flug ist ein plumpes, schwerfälliges Flattern, welches dem Tier Anstrengung und baldige Ermüdung verursacht.

a. Man kann dies studieren, wenn man das Tier in einer losen Fadenschlinge, welche die Gelenke nicht behindert und unten hinter die Vorderbeine oder Mittelbeine, oben hinter das Halsschild gelegt ist, aufhängt; das Tier beginnt sofort mit den Flatterbewegungen, welche durch Schwingenlassen des Fadens und Anblasen gesteigert und immer wieder von neuem veranlaßt werden können, bis das Tier ermüdet und nur noch die leichter zu bewegenden, nicht der Ausbreitung bedürfenden, Deckflügel bewegt.

b. Wirft man das Tier hoch in die Luft, so senkt es sich in mehr oder minder abschüssiger Richtung unter schnellen Flatterbewegungen herab; daß es sich mittels der Flügel höher in die Luft zu erheben vermag, gelang mir nicht zu beobachten. Wenn auch Wankel (1871) einen solchen Fall angibt, so besteht dennoch vielleicht ein, wenn auch nicht scharfer Gegensatz zu den auch freiwilliger von ihrer leichten Flugbewegung Gebrauch machenden Acridiern. Die Flatterbewegungen sind kaum als Flug zu bezeichnen, und es ist mir keine Locustide oder Gryllide bekannt, welche freiwillig und »frei« fliegt (vgl. Abbildung 3 bei Poujade, 1884, Taf. VIII, *Locusta*) (1).

c. Beim Sprunge der *Locusta viridissima* geschehen zahlreiche Flügelschläge, so daß der Flügel hier nicht allein ein stehender Fallschirm ist, sondern zu bewegtem Flugorgan vervollkommnet ist.

d. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen Chabriers läßt sich auch für *Locusta* eine aktive Bedeutung der Deckflügel für die Flugbewegung feststellen, während ihnen z. B. bei Käfern nur noch eine passive Hilfsbedeutung zukommt (Versuche mittels Durchschneiden der Hinterflügeladern bei *Locusta*). *Locusta* vermag in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der unter b beschriebenen Weise mit dem Vorderflügelpaar ebenso zu flattern und den Fall abzuschwächen, wie mit den Hinterflügeln; zum richtigen Fluge mögen die Deckflügel vielleicht nicht ausreichen, vgl. Amans, S. 67, Abs. 2 des Kap. »Comparaison . . . usw.«.

Die Beobachtung der einzelnen Flügelschläge zeigt nun zweierlei:

1) Trennt man die Costal- (I) Radial- (III) Ader und die Analadern IX, XIII basal durch, so zeigt der Flügel zwar keine Fähigkeit mehr sich zu spreizen, wohl aber eine in einem Heben und Senken bestehende Zitterbewegung (Experiment am hängenden Faden).

Für diese Bewegung möchte ich Muskeln verantwortlich machen, welche den scutalen Dorsoventralmuskeln bei *Gryllus* entsprechen und dort den Druck des Tergalhebels *th* veranlassen, vgl. die Stufe 2 (S. 652). Hindert man diese Bewegung, indem man mittels eines Seidenfadens die Brust zusammenschnürt (2), so wird eben durch die Erhaltung der Konvexität des Tergits in der Richtung der Längsachse, im Sinne des dorsalen Längsmuskels, die Wirkung jener Muskeln aufgehoben.

Der Seidenfaden wurde mehrmals um den Hinterrand des Metathorax geschlungen und sowohl vor das Metasternum als auch vor die Mittel- und Vorderbeine durchgelegt. Es wurde dadurch die Bewegung des Deckflügels, welche, wie wir sehen werden, nicht eines dem Drucke des seitlichen Tergalhebels analogen besonderen Vorgangs bedarf und unabhängig von der scutalen Wölbung geschieht, nicht gehindert.

Dieser Versuch bestätigt einen Teil der von Chabrier besprochenen Vorbedingungen des Fluges (3).

Außerdem ist der unverletzte Flügel, wie der Versuch am hängenden Faden zeigt, befähigt, in einer mäßigen Spreizung eine Zeitlang erhalten zu werden. Für diese Bewegung sind Muskeln in Anspruch zu nehmen, welche den präscutalen (t_2) und andern, in Stufe 3, 1 (S. 653) beschriebenen Muskeln entsprechen. Da die theoretische Betrachtung von *Gryllus* zu gleichen Resultaten führte, wie sie bei *Locusta* zu beobachten sind, so halte ich diese Exemplifizierung für berechtigt. Die Betrachtung des Deckflügels wird dies bestätigen.

2) Reizt man nun die in der Fadenschlinge hängende *Locusta* zum Flattern an, so beobachtet man zweierlei:

a. Die Costal-Radialader wird nach vorwärts geschnellt, der Fächer gespreizt, was dem für *Gryllus* in Stufe 3 betrachteten Verhalten analog ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b. Der gesamte Flügel wird nach unten geschlagen, was zunächst den bei *Gryllus* in Stufe 4 angegebenen Faktoren zuzuschreiben ist.

Da aber außerdem der dorsale Längsmuskel bei *Locusta* vorzüglich ausgebildet ist, und sowohl eine einfache Überlegung (S. 649, 664, 690), wie auch die bisherigen Angaben der Autoren zeigen, daß dieser Muskel ein Flügelsenker ist, in dem Falle, daß die Flügel ausgebreitet sind, so ist die Teilnahme dieses Muskels am Flügelschlag nach unten bei *Locusta* als gesichert anzunehmen.

Es ist dabei aber der funktionelle Unterschied dieses Flügelsenkers *dlm* von den andern *pm* (S. 649, auch 650) nochmals zu betonen:

Er wirkt hauptsächlich auf das Costalfeld (fl_1) und führt dasselbe indirekt in einem der Ruhelage günstigen Sinne aktiv und kräftig nach hinten, während die direkten Senker des Analfeldes nach unten ziehen (15).

Bei *Gryllus* ist diese Bewegung s. *dlm* eine rein elastische (vgl. C, S. 664).

Erst hierdurch wird hier ein kräftiger Flügelschlag erzielt, welcher den Flügel über die Bedeutung eines Fallschirmes hinausführt und welcher, wie Chabrier ausführlich zeigt, die Vorbedingung der Flugmechanik bei höheren Insekten überhaupt mit Ausnahme der Libellen ist.

Demgegenüber zeigt *Gryllus domesticus* einen durch gewisse Rückbildungsmerkmale vereinfachten, wenn man will, primären, Zustand; der Flügel kommt über den Zustand eines plumpen Gelenkfaltensystems mit der Bedeutung eines wenig aktiven Fallschirmsystems nicht hinaus; namentlich die indirekt wirkende Muskulatur erscheint noch mancher Vereinfachungen fähig, durch welche erst eine einheitlichere, präcisere Muskelwirkung erreicht würde und bei *Locusta* anscheinend auch erreicht ist; die Untersuchungen für *Locusta* durch Amans zeigen dies (vgl. S. 689 f.).

Übersicht über den Flug.

I. Ausbreitung des Flügels	Der Flügel wird gehoben (Stufe 2). Der Flügel wird (Costalfeld) mäßig gespreizt (Stufe 3, 1).

Diese Bewegungen erscheinen als Vorbedingungen bei gefaltetem Flügel zur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

II. Bewegung des ausgebreiteten Flügels durch verschiedene, miteinander abwechselnde, Bewegungsfaktoren.	Der Flügel (das Costalfeld) wird nach vorn geführt (Stufe 3, 2). Der Flügel wird im Analfelde gespreizt und bewegt; direkt wirkende (Stufe 4 und 5) Muskeln; Fallschirm! Der Flügel wird im Costalfeld nach hinten bewegt; Stufe 6, bei *Gryllus* durch die Existenz des *III dlm*$_1$ angedeutet, aber durch elastische Bewegung der Chitinteile im Sinne der Ruhelage ersetzt; bei höheren Flugleistungen die Hauptbedingungen des aktiven Fluges.

Es ist demnach bei *Gryllus domesticus* im Hinterflügel — und prinzipiell, wie gezeigt werden wird, auch im Vorderflügel — jener von Chabrier, Saussure und Amans hervorgehobene Gegensatz zwischen Costalfeld und Analfeld auch vom Standpunkte der Mechanik aus streng durchzuführen, da hierdurch sowohl über die Flugbewegung des Flügels der Orthopteren eine genauere Kenntnis möglich wird, als auch Gesichtspunkte zum Verständnis des Fluges der höheren Insekten gewonnen werden könnten.

Die Wichtigkeit des im Orthopterenflügel gegebenen Prinzips der Flugbewegung, welches für alle andern Insekten von grundlegender Bedeutung ist, wurde von Amans bereits betont (1885, S. 53, oben); wir kommen hierauf zurück, S. 684 (Chabrier), S. 686 (Saussure) und S. 688 (Amans):

Der Orthopterenflügel läßt ja noch alle Teilbewegungen der Flugmechanik in größerem Umfange zur Geltung kommen, als es die viel minutiöseren Teilvorgänge im Fluge höherer Insekten ermöglichen. Im Gegensatz zu diesen läßt sich die Kenntnis des Orthopterenfluges aus dem eingehenden Studium der Gelenkteile und der Muskulatur und deren Beziehungen zueinander leichter und ausreichend gewinnen.

Dem (vgl. Amans S. 50 f.) vor Aufstellung von Theorien über die Physiologie des Fluges bei höheren Insekten unbedingten Erfordernis der Feststellung anatomischer Befunde, insbesondere Kenntnis der Gelenkteile zumal auch bei niederen Insekten, mit daraus folgender Darstellung primitiver Flugbewegungen, möchte ich in vorstehenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ableitungen der Mechanik aus der Anatomie von *Gryllus domesticus*, Amans ergänzend, entsprochen haben (vgl. S. 345, I. Teil u. S. 509).

Der Fluginstinkt ist bei *Gryllus domesticus* wenig ausgebildet:

1) Es wurde nur einmal bei einem ♀ beobachtet, daß beim Säubern der Extremitäten nicht nur die Oberflügel nach Art zirpender ♂♂ bewegt, sondern auch die Unterflügel unter erheblicher Anstrengung nach vorn geführt, locker fächerförmig ausgebreitet und in dieser Stellung zum Entfernen des anhaftenden Staubes geschüttelt wurden.
2) Versuche an in einer lockeren Fadenschlinge aufgehängten Tieren zeigten, vielleicht nur zufällig, bei älteren ♂ und ♀ keinen Fluginstinkt. Solche Versuche mit einem unlängst zum Imago gehäuteten, sehr lebhaften ♀ Tiere ergaben erst dann zur Ausbreitung des Flügels Anlaß, nachdem das Tier zu einem Sprunge in die Luft veranlaßt war; späterhin auch durch Anblasen. Bei freiem Schwingenlassen erfolgte keine Reaktion, wodurch sich im Gegensatz zu *Locusta* eine geringe Ausbildung des Fluginstinktes zeigt.

Die Ausbreitung des Flügels war hierbei eine nur mäßige.

Es läßt sich demnach aus der Betrachtung der Anatomie und Mechanik ersehen, daß mit *Gryllus domesticus* eine nur wenig rückgebildete Vergleichsbasis von primärer Bedeutung für höhere Insektentypen gewonnen ist; hierauf werden wir im IV. Teil zurückkommen. Dort soll angedeutet werden, ob und welche der eben betrachteten Teilbewegungen späterhin in Betracht kommen.

I. b. Die Mechanik des Deckflügels.

Die Beschreibung dieser Verhältnisse kann nach den vorhergehenden Ausführungen kurz gefaßt werden, mit Betonung lediglich der abweichenden Dinge (vgl. Taf. XVI, Fig. 11, 12 und Taf. XXIV. Fig. 4).

1. Allgemeine Vorbedingungen.

Indem im Gegensatz zu den bei höheren Insekten mit weitgehenden Reduktionen erfolgenden Weiterbildungen der Flügel, — z. B. dem Deckflügel der Coleopteren —, bei *Gryllus* in der Rückbildung zum Deckflügel unter völliger Erhaltung aller homologen Gelenkteile nur räumliche Veränderungen — im Zusammenhang mit der Reduktion des Analfeldes und der flächenartigen Ausbildung desselben zu einer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

soliden, einheitlichen, musikalischen Platte — stattfinden, ergibt sich eine gleiche Übersicht über die Skelettteile, wie im Metathorax:

Skelettteile:

Ruhende Stützen, Widerlager: Der Pleuralgelenkkopf *pk*, das Mittelgelenkstück b_1.

Im Costalfelde fl_1: Präscutum (t_2) und eine vom Metathorax abweichende Ausbildung des oberen Endes des Episternum (pl_1), die vermittelnde vordere Tergalplatte (a_1), alles auf das Costalgelenk (fl_1, *cg*, *ck*) mechanisch wirksam.

Im Analfelde fl_2: Epimerale Gelenkplatten (p_1) (p_2, die hintere, ist völlig rückgebildet), die regulatorische hintere Tergalplatte (a_3) und die zweiteilige Analgelenkplatte (d_1 und d_2), deren hintere (d_2) als Analgelenkkopf (*ak*) in der Längsrichtung des Körpers verkürzt ist, deren vorderer (d_1) nur noch die Bedeutung einer starren, elastischen konkaven Falte zukommt.

Für die Bewegung des ganzen Flügels ist wiederum die mittlere Tergalplatte (a_2) bedeutsam; der auf sie bezügliche Tergalhebel (*th*) fehlt und ist mechanisch durch die Einlenkung des medianseitigen Seitenfortsatzes von a_2, der in den ausgehöhlten Rand der Tergalgelenkbucht (*tb*) eingreift, und die festen Ligamente ersetzt.

Die

Ligamente

sind wiederum zu berücksichtigen als Ausdruck der Bewegungsrichtungen.

Die

Flügelmuskulatur

1) (vgl. S. 646) ist durchaus homolog der metathorakalen; es ergeben sich jedoch bezüglich der mechanischen Wirksamkeit geringe Abänderungen. Ein neuer Teilmuskel vom pm_{12} ist pm_{13}; er bezieht sich auf die im Metathorax fehlende Falte (vgl. oben S. 408).

Von den Änderungen sind hervorzuheben:

Der dritte und vierte Dorsoventralmuskel und die Tergalhebelmechanik fehlen, eine ähnliche mechanische Bedeutung gewinnt, sie ersetzend, der hier nur noch zum geringsten Teil dem Präscutum (t_2) angehörige dorsoventrale Trochantermuskel dvm_5 (76). Ein neuer Präscutalfeldmuskel ist dvm_7 (78).

Der pleurale Trochanterenmuskel ist nach vorn gerückt und erfüllt, dort als mächtigster Muskel mit Unterstützung der andern, die Aufgabe, welche im Metathorax hauptsächlich dem pm_2 zukam.

2) (Vgl. S. 647.) Die Muskeln zerfallen also in die drei Kategorien

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der dorsoventralen, mit dem gleichen morphologischen Vorbehalt für pm_6 und pm_7 (vgl. S. 490 u. 647), der tergalpleuralen und — man darf ihn hier eigentlich gar nicht mehr hinzuzählen — des rein intersegmental wirksamen, dorsalen Längsmuskel ($II\,dlm_1$).

3) (Vgl. S. 647.) Von den 16 auf den Flügel bezüglichen Muskeln sind vier als direkt und zwölf als indirekt wirkende Muskeln zu bezeichnen.

4) (Vgl. S. 647 ff.) Nach mechanischen Gesichtspunkten ergibt sich, mit gleicher Begründung wie im Metathorax, folgende Zusammenstellung:

I. Elevatores alae: Flügelheber, Constrictores thoracis, indirekt.
   1) Musculus dorsoventralis secundus (75).
   2) Musculus dorsoventralis quintus (76).
   3) Musculus lateralis nonus (86).

II. Protractores et Expansores alae: Flügelausbreiter im Metathorax, hier bei dem Mangel einer Ausbreitung gleichfalls Heber, und als Heber zweiten Grades zu bezeichnen; ihre Wirkung ist indirekt.

1) Musculus dorsoventralis sextus (77)		Coxa.
2) Musculus dorsoventralis septimus (78)	*cst*	Coxa.
3) Musculus lateralis quartus-decimus (91)	*cst*	Coxa.
4) Musculus lateralis primus (79)		Coxa.
5) Musculus lateralis secundus (80)		Coxa.
6) Musculus dorsoventralis quintus (76)		Trochanter.
7) Musculus lateralis tertius (81)		Trochanter.
8) Musculus lateralis decimus (87)		tergalpleural.
9) Musculus lateralis undecimus (88) [? S. 407]		tergalpleural.

Sie zerfallen gleichfalls in solche, welche Nr. 1, 2, 6 sich allein auf das Präscutum t_2, welche Nr. 3, 4, 5, 7 sich nur auf das Episternum pl_1 und in solche, welche sich auf beide beziehen, 8 und 9. Die mit diesen Muskeln im Metathorax gegebene funktionelle Differenzierung ist hier nicht vorhanden, entsprechend der Vereinfachung des Deckflügels; eine dennoch versuchte funktionelle Sonderung hat mehr einen theoretischen Wert.

III. Tensores anales alae: spezielle Analfächermuskeln, von direkt wirkender und musikalischer Bedeutung.
   1) Musculus lateralis duodecimus (89),
   2) Musculus lateralis tertius-decimus, als Hilfsmuskel des ersteren (90).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

IV. Direkte Depressores (Flexores) alae, direkt wirksame Flügelsenker, von musikalischer Bedeutung.
   1) Musculus lateralis sextus (84),
   2) Musculus lateralis septimus (85), rudimentär und funktionell unwichtig.

V. Indirekter Depressor alae: indirekt wirkender Zurückzieher und Senker.
   1) Musculus metanoti primus (69), ist völlig bedeutungslos für den Deckflügel und hier erst recht durch die Elastizität der starren Gelenkfalten ersetzt. Er scheidet also praktisch für nachfolgende Betrachtung aus (vgl. auch unter V, S. 649).

2. Einzelheiten der Mechanik.

A. Die Ausbreitung des Deckflügels.

a. **Erste Stufe**: Die Ruhelage des Deckflügels (vgl. hierzu Taf. XVI, Fig. 11, 12 und Taf. XXIV, Fig. 4).

Der Doppelvorsprung *ck* des Costalgelenks (*cg*) ist in der Mittelgelenkhöhle *mh* geborgen (vgl. Querschnitt 8).

Das Analfeld fl_2, die Zirpplatte, liegt dem Rücken des Tieres auf, das Costalfeld fl_1 hängt seitlich tief herab.

Im Gelenkbezirk zeigt die Analfeldwurzel ($aw = c_1 + c_2$) eine umgekippte Auflagerung auf das Mittelgelenkstück und die Tergalplatten a_{1-3}, so daß der Basalrand des Analfeldes fl_2 (vgl. auch Fig. 11) quer zur Längsachse des Körpers steht, das distale Ende bei *e* am meisten medianwärts gelagert. Die hohe Aufwölbung des tergalen Gelenkbezirks (b_1, b_2, a_{1-3}) und die Breite des den Analfächer fl_2 mit den Gelenkteilen verbindenden häutigen Feldes *h* entsprechen einander; die Vermittlungsplatte c_1 bedeutet die allmählich sich vollziehende Umkippung, in einem d_1 im Metathorax entsprechenden konkaven Bezirk; die Analgelenkplatte c_2 liegt dem Mittelgelenkstück b_1 auf; das Analgelenk paßt sich in seinen starren Falten den Tergalplatten und b_1, denen es aufgelagert ist, so an, daß der Analgelenkkopf (*ak*) lateralwärts weisend ins Körperinnere eingesenkt ist. In Fig. 4 ist der Flügel bereits etwas emporgehoben, aber diese Ruhelage noch am besten zu veranschaulichen. Daß in dieser Gelenklage der Deckflügel (fl_2) platt über dem Rücken des Tieres liegt, ist leicht einzusehen.

Die nun erfolgende Hebung des Flügels ist eine für die Anschauung wenig differenzierte; gleichwohl ist die Elevatorenbewegung und Expansorenbewegung gesondert zu halten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b. **Zweite Stufe:** Der Deckflügel wird, um das Costalgelenk freizulegen, insgesamt gehoben, d. h. gedreht in einer, die Unterseite hier nur sehr wenig auswärts kehrenden Richtung. Da die spezielle Wirkung eines Tergalhebels ja fortfällt, so ist diese Bewegung eine Folge der allgemeinen scutalen, den Tergalseitenrand herabdrückenden, den Thorax zusammenschnürenden, im Metathorax näher beschriebenen Muskulatur (vgl. S. 652). Diese durch die mittlere Tergalplatte a_2 und das Mittelgelenkstück (b_1) gegen den Pleuralgelenkkopf (*pk*) gerichtete Bewegung geht der folgenden, mit welcher sie sich vereinigt, theoretisch voraus.

c. **Dritte Stufe:** Der Deckflügel wird durch die vor dem Mittelgelenkstück sich abspielenden Bewegungen der Expansoren im Costalfeld gehoben, d. h. die Analfächerplatte hebt sich vom Rücken ab und steigt nach oben.

Der Vorgang zerfällt theoretisch in zwei Unterstufen, die denen des Metathorax (vgl. S. 653 ff.) analog sind, jedoch räumlich und zeitlich nur wenig differenziert zur Anschauung gelangen.

Erste Unterstufe: Es erfolgt ein mehr gerade nach oben gerichtetes Heben des Deckflügels durch die Wirkung der präscutalen Expansoren (II: 3, 4, 5, 7, vgl. S. 674) und die tergalpleuralen Muskeln pm_{10} und pm_{11} (88). Der erstere beteiligt sich auch mutmaßlich an der folgenden Stufe.

Die hiermit erfolgte Flügelhaltung ist in biologischer Hinsicht zu beachten.

Zweite Unterstufe: Entsprechend der vollendeten Flügelausbreitung im Metathorax erfolgt ein mehr seitlich gerichtetes Heben des musikalisch bedeutsamen Analfeldes fl_2, wodurch also soeben genannte Bewegung (Unterstufe 1) seitlich modifiziert wird; auch dieser Vorgang ist mutmaßlich für die Biologie bedeutsam und später noch einmal zu betrachten: Es würde alsdann den episternalen »Flanken«muskeln eine ausschließlich direkte, musikalische Bedeutung zukommen, antagonistisch zu den nun folgenden, auch topographisch direkten, Flügelmuskeln.

B_1. Die Lage des gehobenen Deckflügels.

Die nunmehr erreichte Flügelhaltung entspricht dem ausgebreiteten Hinterflügel; die angespannte, indirekt wirkende Muskulatur erhält die entgegengesetzten Widerstände der allgemeinen Elastizität des Gelenkes, welche die Ruhelage herbei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zuführen bestrebt ist, in stetiger Spannung, und der Deckflügel ist zur Ausübung seiner musikalischen Aufgabe völlig bereit; dieselbe erfolgt durch den im Sinne der Ruhelage wirkenden Depressor alae: den sechsten Pleuralmuskel und den Tensor des Analfeldes pm_{12} (89).

B_2. Die Bewegung des gehobenen Deckflügels, das Zirpen.

Dies geschieht durch die hinter dem Mittelgelenkstück b_1 sich abspielenden Bewegungserscheinungen im Analfeld.

d. **Vierte Stufe:** Der Deckflügel wird in einer den präscutalen Expansoren entgegengesetzten Richtung durch den antagonistischen Depressor pm_6 (Tab.: IV, S. 675) nach abwärts gezogen. Läßt er nach, so schnellt der Flügel elastisch in die alte Lage zurück.

e. **Fünfte Stufe:** Die Analgelenkplatte c_2, d_2 (Taf. XVI, Fig. 11, 16) wird in annähernd horizontaler Richtung durch den sehr kräftigen Tensor des Analfeldes pm_{12} (Tab.: III, S. 674) am medialen Innenwinkel (*ak*) nach vorn gezogen, so daß die fl_2-Platte mit der Schrillader über den Rücken vorgezogen wird (vgl. Textfig. 8, I. Teil). Die Richtung dieser Bewegung ist eine den antagonistisch wirkenden episternalen Flügelmuskeln und den durch letztere gegebenen, nach seitlich und auswärts gerichteten Spannungsverhältnissen entgegengesetzte. Insbesondere scheint mir hierfür die (in Taf. XVI, Fig. 12 sichtbare) vom Episternum zum Costalgelenk führende Leiste *l* von Bedeutung, was sich durch ein Experiment vielleicht würde nachweisen lassen. Läßt die Wirkung des Tensor nach, so schnellt der Flügel in die alte Lage elastisch zurück (2).

f. **Sechste Stufe:** Diese mit der Ausbildung eines dorsalen Flügellängsmuskels dlm_1 zusammenhängende Stufe fällt hier gänzlich fort.

Auf dem Zusammenwirken dieser in Stufe 4 und 5 beschriebenen Faktoren des einen Deckflügels mit denen des andern beruht das Zirpen: Dies ist also einmal der energische Druck der abwärts gezogenen Analfeldplatten fl_2 aufeinander, zugleich mit der horizontalen Reibung der beiden Platten aufeinander, wobei die Schrillleiste über die Schrillkante gleitet (Textfig. 8, S. 334).

Hinsichtlich der weiteren Vorgänge schließt sich hier die Arbeit Regens (1903) über das Zirpen an, auf welche hier ausdrücklich verwiesen sei. Die von mir bei dem Erscheinen jener Arbeit bereits angestellten Untersuchungen über die Bedeutung des Umwechselns beider Deckflügel hatten zu den gleichen Resultaten geführt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Unterschied der Mechanik des Deckflügels von der des Hinterflügels ist demnach ein nur gradueller, sonst aus den gleichen prinzipiellen Faktoren zusammengesetzter: Die etwas seitlich gerichtete Hebung des Deckflügels erfolgt leichter und einfacher, als die des Hinterflügels; mit dem Fortfall eines so großen Ausbreitungsbedürfnisses des Flügels, wie es in Tafelfig. 11 künstlich hervorgerufen ist, hängt die einfache Gestaltung der episternalen Flügelgelenkhöhle zusammen, an deren Stelle eine einspringende Faltenleiste getreten ist. Dagegen ist die Mechanik des Analfeldes, besonders auch hinsichtlich des pm_{12}, vorherrschend geworden.

C. Die Rückkehr des gehobenen Deckflügels zur Ruhelage.

Sie erfolgt bei Nachlaß der Muskelkontraktion durch die allgemeine Elastizität der Gelenke, ohne Veranlassung durch aktive Muskelkräfte. Die hierzu führenden Faktoren sind weniger zahlreich als im Metathorax. Es sind hauptsächlich:

1) die vordere Tergalplatte a_1;
2) die Elastizität im Costalgelenk *cg*, und besonders
3) der starre konkave Faltenbezirk des Analgelenks.

Ob, entsprechend dem Metathorax, pm_6 und pm_{12} insofern der Ruhelage dienlich sind, als sie einem gewaltsamen Abheben der Flügel vom Rücken Widerstand leisten können, ist nicht von der Hand zu weisen.

Im übrigen dient der freie Hinterrand des Halsschildes zur Sicherung der Ruhelage des Deckflügels.

3. Schema der Deckflügelmechanik.

Das Schema für die Mechanik des Deckflügels enthält nur geringe Abweichungen von der des Hinterflügels.

a. (Vgl. S. 665.) Das für die Emporhebung des Flügels (Stufe a) gültige Schema ist für den Metathorax ausführlich dargestellt worden.

b. (Vgl. S. 666.) Die der Entfaltung des Hinterflügels entsprechenden Stufen lassen sich auch für den Deckflügel schematisch darstellen.

Jedoch führen alle auf den episternalen Bezirk bezüglichen Kräfte zu einer mehr vertikalen Auslösung der Bewegung.

b, 1. So wird der Kraftarm *Kr.a* (Textfig. 15 b_1), der im episternalen Hebel zu vereinigenden Stufe b, 1 (= c, 1 u. 2), senkrecht nach unten, weniger schräg einwärts nach hinten gezogen und der Lastarm mehr vertikal gehoben, weniger dabei nach vorn geführt, als im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hinterflügel. Der Vorderrand der Dorsalplatte des Mittelgelenkstücks b_1 ist der Unterstützungspunkt, um welchen diese Bewegung ausgeführt wird.

b, 2. (Vgl. S. 667.) Die auf das Analfeld bezügliche und von dem Muskel pm_{12} ausgeführte Hebeldarstellung bzw. Bewegung ist, entsprechend den bei Betrachtung des Mittelgelenkstückes des Mesothorax im Bau erkannten Abweichungen vom metathorakalen (vgl. S. 327 ff., 340 ff. u. 343, I. Teil, Fig. 3, 10 mit 11, 18) verändert, wenn auch nicht prinzipiell. Während nämlich im Metathorax das Analgelenk um den kurzen Hinterrand (*bf*, dem die Erweiterung zu $b_2 + a_2$ ja entspricht) des Mittelgelenkstückes, welches hier als Unterstützungspunkt für die Drehungsachse zu gelten hatte, herum bewegt wird, ist im Mesothorax der geknickte, laterale Seitenrand *edb* des Mittelgelenkstückes — man möchte zur Anschauung fast sagen: dem Zuge der horizontal nach vorn bewegten Analfeldplatte nachgebend und ausweichend — nach hinten und einwärts (*db*) abgeschrägt; der Analgelenkkopf (*ak*) tritt unter den hinteren Seitenrand *db* und den Hinterrand *bf* ins Körperinnere vor (Taf. XVI, Fig. 11, 17), und der Drehungspunkt des Hebels, welchem der mediale Basalrand der Analfeldplatte fl_2 und die ihm parallele Seitenrandlinie der Analwurzelplatte c_2 und der Costalwurzelplatte *f* entsprechen, befindet sich in jenem Punkte, in welchem die Platten des Costalwurzelfeldes *f* und die Analwurzelplatte c_2 mit der Vermittlungsplatte c_1 lateral zusammentreffen und durch welchen obengenannte konvexe, die *IX.* Aderfalte und die *XIII.* Aderfalte vereinigende Falte (vgl. S. 333 u. 338) — welche dem konvexen Faltenrücken *x* der Hinterflügel entspricht (vgl. Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 3) — verläuft. Der proximal von diesem Unterstützungspunkt gelegene Kraftarm Kra_1, das Analgelenk d_2 mit c_2, wird nach vorn, der Lastarm La_1 hingegen nach hinten geführt (Schema, Textfig. 15, S. 666).

Die Lastarme beider Hebel divergieren also auch hier, und es stimmt mit der starren Beschaffenheit und dem mangelnden Spielraum einer Fächerfaltung im Deckflügel überein, daß die antagonistischen, ja auch nach oben gerichteten Bewegungen der Lastarme nicht mehr so sehr nach vorn bzw. nach hinten auseinandertreten können, sondern sich nach dem Grundsatze des Parallelogramms der Kräfte zu einer gemeinsamen Hebung des Deckflügels vereinigen und die der musikalischen Aufgabe günstigen, erhöhten Spannungsverhältnisse hervorrufen. (Im übrigen vgl. bei Abschnitt b, 2 im Metathorax, S. 667.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

c. (Vgl. S. 667.) Das Schema der Depressoren pm_6 (und pm_7) entspricht dem von Graber gegebenen Schema.

Die Hebeldarstellung der Deckflügelmechanik gibt also ein im Vergleich mit dem Metathorax vereinfachtes Bild.

Da der übereinstimmende Bau der beiden Gelenke und die Beobachtungen am lebenden Tiere zu obigen Schlüssen für den Deckflügel berechtigen, so wurden Untersuchungen im einzelnen nicht ausgeführt; das Studium an den auch in den am kräftigsten chitinisierten Gelenkpartien wohlerhaltenen Querschnittbildern, ergab eine ähnliche Anschauung, wie die über die Querschnitte durch den Metathorax mitgeteilte, so daß eine Wiederholung obiger Einzelheiten, z. B. auch hinsichtlich der Ligamentbildungen, für den Deckflügel unterlassen werden kann.

4. Das Zirpen.

Der Deckflügel hat bei *Gryllus* seine Bedeutung für den Flug völlig verloren.

Die biologischen, für vorstehende Betrachtungen in Betracht zu ziehenden Beobachtungen sind zum Teil bereits von Regen veröffentlicht: Es ist nach obigen Angaben leicht zu veranschaulichen, daß die Hemmungsvorrichtungen im Deckflügel sich auf die Funktion des Depressors pm_6 beziehen; desgleichen zeigte die Beobachtung jener unterschiedlichen Flügelbewegungen, welche bei der, auch von Regen beobachteten, in »psychologischer« Beziehung interessanten, Verschiedenheit der Zirptöne stattfinden, daß letztere wohl auf verschiedenartigen Kontraktionswirkungen der episternalen Expansoren und des Tensor des Analfeldes beruhen dürfte.

Die kurz abgerissenen, wohl einen höheren Grad der Erregung ausdrückenden, schnell einander folgenden Töne, bei welchen die Analfeldplatten nur an ihrer medialen Kante noch übereinandergreifen und etwas seitlicher gestellt sind, dürften einer besonders energischen, andauernden Kontraktion, zumal der episternal ansetzenden Expansoren zuzuschreiben sein.

Wenn das zirpende Tier mäßig gestört wird, so daß es den Gesang abbricht, so beobachtet man außer dem damit erfolgenden Aufhören der Tätigkeit der Analfeldmuskeln pm_6 und pm_{12} auch ein geringes Senken der Flügel nach unten in etwas medianwärts gerichteter Bewegung.

Darauf bleiben die noch erhobenen Flügel stehen und erst dann, wenn die Störung zur Flucht veranlaßt, werden die Flügel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnell, mit hörbarem Geräusch der Schrillader, über den Rücken zusammengelegt. Ich habe die Anschauung bekommen, daß hierin die oben genannten fünf Bewegungsstufen zum Ausdruck kommen, indem der letztere, der noch abwartende Zustand bei noch halb erhobener Flügelhaltung der Kontraktion der Heber, der Elevatoren, 2. Stufe (b), und der der präscutalen Expansoren, 3. Stufe (c), Unterstufe 1, entspricht, daß in dem geringen Flügelsenken bei der nur die Unterbrechung des Gesanges veranlassenden ersten Störung das Nachlassen der kontrahierten episternalen Expansoren (*c*) Unterstufe 2 zum Ausdruck kommt. Es würde dieser Unterschied zwischen einer das Zirpen vorbereitenden, aus zwei mechanischen Faktoren zusammengesetzten Bewegung und einer die musikalische Leistung vollziehenden aus drei Faktoren (Stufen c 2, d, e) bestehenden Bewegungsgruppe genau den Flug-Teilbewegungen der Hinterflügel entsprechen, wie sie durch die Experimente mit *Locusta* deutlich wurden.

Ferner ist im Anschluß an (S. 671, Absatz 2) hervorzuheben:

Während nun im Vorderflügel von *Gryllus domesticus* wie im Hinterflügel, also in jedem Flügel der je voneinander unabhängigen Flügelpaare der Unterschied von Costalfeld und Analfeld durchzuführen ist, **so ist** — noch unbeschadet dieser Unabhängigkeit und ohne durchgreifende Unterschiede in Gelenk und Muskulatur — **durch morphologische Reduktion des Analfeldes im Vorderflügel und durch die räumliche Verringerung des Costalfeldes im Hinterflügel jener Zusammentritt von Vorder- und Hinterflügel zu einer flugphysiologischen Einheit angedeutet enthalten,** jedoch durch die ausschließliche Funktion des Deckflügels als Zirporgan — d. h. durch räumliche Vergrößerung des vorderen Analfeldes — unwirksam geworden,

wie er bei *Locusta* — durch hinzukommende morphologische und räumliche Reduktion, d. h. durch absolute Verschmälerung des Deckflügels — vorbereitet und in diesen seinen Anfängen gewiß schon wirksam geworden ist,

wie er höheren Insekten mit zwei Flügelpaaren in der Bedeutung des Vorderflügels nur als »Costalfeld«, des — nunmehr von ihm abhängigen oder ganz unselbständigen — Hinterflügels nur als »Analfeld« zukommt: — das gleiche Prinzip also in einem jeden Orthopterenflügel, wie es sonst im Vorder- und Hinterflügel zusammen sich zeigt —; wobei dann die Muskulatur (z. T. eine tergalpleurale!) des Hinterflügels sich von der des Vorderflügels erheblicher unterscheidet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hierauf kommen wir im IV. Teil zurück.

Daß die Trochanterenmuskulatur bei der Deckflügelbewegung unmittelbar in Betracht kommt, kann ein durch einen glücklichen Zufall beobachtetes Beispiel an einer Locustide, *Platycleis brachypterus* zeigen, welche in nicht sehr schnell aufeinanderfolgenden Tönen, etwa im Takte von *Gryllus domesticus* zirpt. Das Beispiel ist allerdings mit großem Vorbehalt anzuführen, einmal wegen der noch unbekannten Organisation der Flügelmechanik dieses Tieres, dann auch aus dem Grunde eines von mir beobachteten, bei *Gryllus* nicht möglichen »Flügelstriches« beim Musizieren. Die Stellung des zirpenden Tieres war eine solche, daß das eine Mittelbein frei in die Luft hing und sich in einem dem Zirpen gleichen Takte mitbewegte; eine nur geringe Bewegung, von der ich auf die Wirkung eines dorsoventralen Trochanterenmuskels (nicht eines solchen Hüftmuskels) schließen möchte. Ob es allerdings vielleicht auch der episternale Muskel pm_3 ist, bleibt eine offene Frage.

I. c. Verhältnis der Flügelmechanik zur Beinmechanik.

Es liegt an dieser Stelle eine sich der experimentellen Untersuchung entziehende Frage nahe: Wie verhält sich die dorsoventrale Flügelmuskulatur zur Beinmuskulatur überhaupt? Beteiligt sie sich an der Bewegung der Beine überhaupt oder nur zeitweise oder gar nicht?

Die Betrachtung der Mechanik des Beines (S. 472) hat gezeigt, daß eine ausgiebige Beinbewegung allein mit Hilfe der sternalen, sternalpleuralen Muskulatur, sowie des ersten und zweiten Dorsoventralmuskels, welche als Flügelmuskeln bedeutungslos und hierin durch andre Muskeln ersetzt sind — dvm_1 durch dvm_4 und dvm_6, dvm_2 durch pm_9 —, vollauf erreicht werden kann, auch ohne die dorsoventralen Muskeln des Trochanters; sind daher die dorsoventralen Flügelmuskeln, den hypothetischen (vgl. S. 490) pm_6 mit einbegriffen, für die Beinbewegung nicht notwendig, so ist doch eine Beeinflussung der letzteren durch jene Muskeln nicht ausgeschlossen. Es wird sich um die Frage handeln: Wo ist, wenn diese Muskeln sich kontrahieren, das punctum mobile und das punctum fixum, an welchem Muskelende und unter welchen biologischen Umständen erfolgt die Auslösung der Kontraktion; gibt es Umstände oder Einrichtungen, welche etwa den oberen Hüftrand festlegen können zur Bedeutung als Stützpunkt der Flügelmuskulatur?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Da für die Hinterflügel festgestellt wurde, daß eine Ausbreitung nur dann stattfinden kann, wenn die scutale Muskulatur, insbesondere der Muskel des Tergalhebels dvm_4, wirksam wird, der Flügel also ohne vorhergehende Wirkung dieser Muskeln festgelegt bleibt, so ist für die präscutalen und episternalen (*pm*) Dorsoventralmuskeln ein dorsaler punctum fixum gegeben, so daß deren sonst wenig verständliche untere Differenzierung, vgl. $II\,pm_1$ und $II\,pm_2$, als Zeichen einer direkten Beteiligung an der Beinbewegung angenommen werden darf, z. B. gewiß für die Trochanterenmuskeln. Für die im Scutalfeld wirksamen Muskeln $III\,dvm_2$, $III\,dvm_3$ ist eine Beteiligung an der Beinbewegung als sicher anzunehmen, für dvm_3 allein auf Grund der unteren Differenzierung und Mächtigkeit, die doch einer besonderen Funktion entsprechen muß; daß zur Erhaltung der tergalen Wölbung, d. h. eines oberen punctum fixum, jene, die Ruhelage des Flügels sichernden, Muskeln, insbesondere dlm_1, wirksam werden könnten, erscheint nicht ausgeschlossen.

Ist aber einmal, aus irgend welchen Gründen, der untere Anheftungspunkt weniger leicht beweglich geworden als der obere, so erfolgt die Auslösung der Kontraktion des Muskels am oberen Ende. Solche Gründe sind wahrscheinlich:

1) Zunächst eine Willkür des Tieres, durch welche der untere Insertionspunkt der Muskeln durch antagonistische Muskelkräfte festgelegt wird und die Wirkung des Tergalhebels (Stufe b) *th* ausgelöst wird.
2) Durch die nunmehrige Lockerung der Flügelruhelage wird eine Kontraktion der bisherigen dorsoventralen Beinmuskeln ganz von selbst — infolge Verlagerung des punctum fixum nach unten — im Flügelbezirk oben ausgelöst werden (Stufe c, 1 u. 2).
3) Die Art des oberen Ansatzes der Muskeln verbürgt, wie an betreffender Stelle erwähnt ist (vgl. S. 395), eine leichtere Wirkung im Flügelbezirk, als unten; dies gilt von den Trochanterenmuskeln dvm_5 und pm_3 und besonders von den, unten nicht zur Differenzierung gelangten, Doppelmuskeln, von dem auf den Flügel bezüglichen Teilmuskel: für $III\,dvm_4$ (+ $III\,dvm_2$, 43) und $III\,dvm_6$ (+ $III\,dvm_1$, 42).
4) Auch nach dieser Überlegung würde die Insertion am Trochanter für die betr. Muskeln nicht besonders festgelegt werden können, und das an *Platycleis* (S. 682) beobachtete Beispiel würde zeigen, daß den dorsoventralen Trochanterenmuskeln an beiden Enden sich einander nicht ausschließende Funktionen zukommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Versuche an in einer lockeren Fadenschlinge aufgehängten Tieren, *Locusta* und *Gryllus*, zeigen ein mit einer gewissen Anstrengung verbundenes gleichzeitiges Auftreten der Bein- und ersten Flügelbewegung, welche der soeben unter 1 angeführten Stufe b anzugehören scheinen, worauf dann das unter 2 Gesagte in Betracht zu ziehen ist. Da hier die Beine in der Luft schweben, wird erst von einem gewissen Punkte an ein über die zur Beinbewegung nötige Kraft hinausgehender Kraftüberschuß im Flügel wirksam werden. Inwiefern die hin und wieder bei Insekten zu beobachtende besondere Vorbereitung zum Fliegen, sowie die bei der soeben zum Imago gehäuteten, und bei ausgebreiteten Gelenken die Flügel entwickelnden Grille dem Boden angedrückte Haltung des Körpers in den Bereich vorliegender Betrachtung zu ziehen ist, ist nicht zu entscheiden.

Ferner ist zu beachten, daß die Beine beim Fluge der Insekten eine Haltung einnehmen, welche der Herstellung eines punctum fixum für die Flügelmuskeln dienlich scheint.

Dies gilt für alle Geradflügler. Wie aber späterhin die Flügelmechanik von der Beinmechanik gänzlich unabhängig wird, soll der folgende Abschnitt (II, c) zeigen.

II. Vergleich von Gryllus domesticus mit den übrigen Geradflüglern hinsichtlich der Flugmechanik.

(Literatur über die Flügelmechanik der Geradflügler.)

Arbeiten, welche über die Flugmechanik der Orthopteren (*O. genuina*) handeln, sind außer den bereits berücksichtigten Untersuchungen Grabers, insbesondere die von Chabrier, Saussure, Amans und in Verbindung mit diesen auch Luks:

a. Chabrier (vgl. auch S. 511) hat in seinem die Flugmechanik der Insekten allgemein behandelnden Teile seiner Arbeiten (Mem. du Muséum d'hist. nat. Tom VI, 1820, des aîles en général S. 424, 430) ein zum Teil mehr auf Überlegungen als auf Experimenten beruhendes Bild der zum Fluge notwendigen Faktoren auch für Orthopteren zusammengestellt (3), deren einige durch die Befunde an *Gryllus* bestätigt werden können. Es sind auch für *Gryllus* hervorzuheben:

Die mit Chabriers Angaben (S. 440) übereinstimmende Form der Flugmuskeln, Eigenschaften, welche zum Teil bereits oben hervorgehoben sind: wie Parallelismus der Fasern, die Länge und Kraft, der zum Teil senkrechte Ansatz der Muskeln, die Bildung mützenförmiger Sehnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die nach Entfernung der großen Flugmuskeln sichtbar werdenden kleinen Flugmuskeln, die tergalpleurale Flugmuskulatur, welche eine die Flügelausbreitung vervollständigende und eine spezielle, zum Teil regulatorische Bedeutung hat und welche bei der Betrachtung höherer Insektenordnungen wichtig wird.

Die bereits oben (S. 647—650) hervorgehobene Einteilung der Muskeln in (vgl. Chabrier 1820, S. 439):

1) Dorsalmuskeln (muscles dorsaux) d. h. die dorsalen Längsmuskeln als Erweiterer des Thorax und indirekt wirkende Flügelsenker, wobei der Begriff »Costal« (= Phragma) eine für die übrigen Insektenordnungen verschiedene morphologische Bedeutung gewinnt und daher zu vermeiden ist. Hierzu sog. »Pectoral«muskeln als Hilfsmuskeln, unter welchen wohl die tergalpleuralen Muskeln (*Gryllus*) zu verstehen sind.

2) Flügelheber, Zusammenschnürer des Thorax:

Muscles sternali dorsaux, vom Sternit zum Tergit; die Elevatoren und Protractoren-Expansoren von *Gryllus* (dvm, $pm_{1, 2, 3}$).

Muscles costali-dorsaux vom sog. »Costal« = Phragma nach vorn an das Tergit; also kräftige dorsale Längsmuskeln und den nur kleinen dlm_{3+4} bei *Gryllus* entsprechend.

Im Flügel das konvexe und konkave Faltensystem zum Festhalten der Luft, welche alsdann als »Stütze« zur Bewegung des Körpers nach vorn dient. Dieser Flugbedingung dienen die mannigfaltigsten Einrichtungen bei Insekten (vgl. auch v. Lendenfeld). Diese auch für Grillen und Orthopteren überhaupt zutreffenden Faktoren sind von Chabrier (S. 464 und 468, 469) ausführlich behandelt.

Nach hinten gerichtete Windfänger, Analanhänge des Flügels, wie sie bei Insekten (z. B. Dipteren usw.) verbreitet und hier im Anallappen gut entwickelt sind.

Die noch mangelnde Balance des den Flug erschwerenden Hinterleibes (vgl. 9. Anm. zu S. 477, II. Teil).

Hinsichtlich des Gebrauches der im Thorax eingeschlossenen, bei dem Fluge komprimierten Luft ist auch bei der Grille die Möglichkeit eines Verschlusses der thorakalen Stigmen, wie gezeigt ist, vorhanden, sowohl durch indirekte, wie auch direkte Muskelwirkung. Es ist zu vermuten, daß derartig komprimierte Luft als ein wirksamer Elastizitätsfaktor bei der Ausbildung zu vollkommenerem Fluge von wesentlicher Bedeutung wird (vgl. Chabrier S. 446) und es ist gewiß annehmbar, daß die bei Orthopteren so mächtige Entwicklung der Tracheen, analog den Luftsäcken der Vögel, in ursächlichem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenhange mit der Flugbewegung und dem Bedarfe von Atemmaterial bei dem während des Fluges stattfindenden Stigmenverschlusse steht. (Weiteres vgl. Chabrier.)

Der von Chabrier hervorgehobenen Bedeutung des Gegensatzes von aktivem Vorderflügel und mehr passivem Hinterflügel bei höheren Insekten entspricht bei *Gryllus* und den übrigen Orthopteren die physiologisch gleichwertige und morphologisch durchgreifende Zweiteilung des Hinterflügels in fl_1 und fl_2, welcher — von einem für Orthopteren hypothetischen, in den Libellen spezialisiert zum Ausdruck kommenden Zustande gleicher Bedeutung beider Flügel für den Flug aus — noch nicht, wie bei Coleopteren, ausschließliches Flugorgan ist, sondern im allgemeinen bei Orthopteren diese Bedeutung mit dem ihm zu Hilfe kommenden Vorderflügel teilt. Die Orthopteren sind also ähnlich den Libellen solche Insekten, bei denen die beiden Flügel keine funktionelle Einheit darstellen (S. 691, 694), sondern bei denen sie, wenn auch nicht so gleichwertig wie bei Libellen, doch noch unabhängig voneinander sind, mit der Tendenz des Hinterflügels eine größere Beteiligung am Fluge zu erhalten. Versuche an *Locusta* zeigten, daß bei durchschnittener Basis der Hinterflügel die Vorderflügel, zwar weniger wirksam, die Rolle der ersteren vertreten können (vgl. Libellen, v. Lendenfelds Versuch).

Chabriers allgemeine Angabe, daß keine Flügelader ohne Vermittlung äußerer oder innerer Gelenkstücke unmittelbar vom Thorax ausgehe, dürfte nicht ganz mit dem Befunde der ziemlich tief in den Thorax eingesenkten Basis der XIII. Ader übereinstimmen.

Die anatomischen Angaben von Amans (c) und Saussure (b) wurden bereits bei der Darstellung des Chitinskeletts (I. Teil S. 345) und der Muskulatur (II. Teil S. 509) eingehend berücksichtigt.

b. Saussures, mit den vorstehenden, auch in der Ausdrucksweise, ziemlich übereinstimmende Angaben über die Mechanik ausschließlich vgl. S. 695.

Hinsichtlich der Flugmechanik ergeben sich schon innerhalb der Geradflügler zwei wichtige anatomische Unterschiede zwischen *Gryllus* einerseits, Acridiern und Locustiden anderseits, welche im Sinne der letzteren fernerhin bei den übrigen Insekten immer mehr ausgebildet sind (vgl. auch II. Teil, Abschnitt M, S. 510 f.):

c. 1) Luks, Chabrier und Amans zeigen, daß bei Acridiern und Locustiden die »Flexores« alae dlm_1, sowie die dlm_{3+4} nicht allein im Metathorax als aktive Flugmuskeln eine große Bedeutung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erlangen, sondern auch im Mesothorax infolge des Fortfalles der musikalischen Funktion des Deckflügels bzw. infolge des guten Flugvermögens desselben, sowie infolge der Konzentration des Thorax zu einer einheitlichen Masse. Hierin liegt wieder ein Hinweis auf die bei höheren Insekten eintretende Vorherrschaft der dorsalen Längsmuskeln, welche bei *Gryllus* im Metathorax rückgebildet (*IIIdlm*$_1$ 37) und schwach (*III dlm*$_{3+4}$ 39, 40) sind, — wobei der letztere bei vorgeschrittener Verwachsung des Metatergits mit dem ersten Abdominalsegment nur schwache intersegmentale Funktionen erfüllt —, im Mesothorax und Prothorax aber als kräftige Muskeln, zugleich unter Ausbildung von Präsegmentallamellen als hinteren Ansatzstellen bei letzteren, nur wichtigen intersegmentalen Aufgaben dienen. Ferner liegt hierin auch für *Gryllus* ein Hinweis darauf, daß die Rückkehr des Flügels in die Ruhelage eines hierzu besonders veranlassenden, die allgemeine Elastizität unterstützenden Muskels nicht bedarf (vgl. S. 664).

2) Der zweite wichtige Unterschied beruht in der Entwicklung der bei *Gryllus* nur im Mesothorax! vorhandenen und nur schwachen, Rückbildungsmerkmale tragenden, beiden am Coxosternum *cst*, dem antésternum Amans', angehefteten Dorsoventralmuskeln *II pm*$_{14}$ (vgl. S. 509 ff.) und *II dvm*$_7$ welche bei Acridiern und Locustiden bei mächtiger Entwicklung große, und bei den höheren Insektenordnungen weitaus vorherrschende Bedeutung für den Flug erhalten.

Erst in höheren Insektenordnungen tritt damit eine Vergrößerung des vor der Hüfte befindlichen sternalen Bezirks ein, wobei die, bei den hauptsächlich fliegenden Insekten im allgemeinen lokomotorisch weniger wichtigen Beine gewissermaßen nach hinten gedrängt werden. Es vollzieht sich dabei eine Sonderung der Flügelmechanik von der Beinmechanik (vgl. Anschluß an S. 472, 511 im II. Teil), denen nunmehr, je unabhängig voneinander, bestimmte Muskelgruppen — nämlich der letzteren hauptsächlich sternale und sternalpleurale — ausschließlich zukommen. Die völlige Durchführung dieses Prinzips scheint bei Dipteren erfolgt (vgl. S. 718). Von den übrigen Ordnungen, bei denen zum Teil noch eine solche Funktionsgemeinschaft weniger Muskeln besteht, dürften Tagschmetterlinge, Hautflügler und Libellen bei den für ein abschließendes Urteil noch ausstehenden Untersuchungen besonders zu berücksichtigen sein.

Es erscheint also von Interesse, daß beide Verhältnisse bei Geradflüglern zum Teil in Gegensatz zu *Gryllus domesticus* und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwar unter dem Kausalmoment der Flugmechanik bereits angebahnt sind (vgl. Luks 1883, S. 548, letzter Abs.).

d. Amans folgert aus den anatomischen Befunden ein anschauliches Bild der Flügelmechanik der Orthopteren, welches er der der höheren Insekten zugrunde legt. Da aber zum Teil detaillierte Angaben über die einzelnen Teilmechanismen, wie sie in oben erwähnten (S. 651—663) Stufen der Mechanik dargestellt wurden, fehlen, so möge Bestätigendes und Ergänzendes in folgendem angeführt werden (vgl. hierzu Amans 1885, S. 211 ff.):

Der Unterscheidung anatomisch eines versant antérieur = Costalfeld (fl_1), von einem versant postérieur = Analfeld (fl_2), entspricht mechanisch die einer arête antérieure bzw. einer arête postérieure im Flügel.

Zur ersteren gehört außer dem versant antérieur des Flügels und dem golfe antérieur, der vorderen Gelenkbucht des Tergits, das Episternalgelenk *ep*, appareil de pronation; außerdem sind die vordere Tergalplatte a_1 und die Präsegmentallamelle *tv* und das Präscutum t_2 bei *Gryllus domesticus*, welche von Amans nicht beschrieben sind, hinzuzurechnen.

Zur letzteren, der arête postérieure, werden außer dem versant postérieur im golfe postérieur, der hinteren Gelenkbucht, die Gelenkstücke des Terminal = c_2 und weitere Analgelenkteile: c_1, d_2, *e* mit dem Analgelenkkopf (*ak*, Proterminal, Tampon) gerechnet, ferner das Dorsoterminal, = hintere Tergalplatte a_3, das Pleuroterminal, eine Epimeralgelenkplatte (p_1, p_2), und die dépression dorsale dt_1.

Zwischen beiden steht die arête (médiane) interne, um welche sich die beiden andern drehen! Ihr gehört das dorsum, = der Hauptteil des Tergit *t*, t_1 nebst dem sigmoide = der mittleren Tergalplatte a_2, das Mittelgelenkstück b_1 = der lame carrée, nebst seinem auf *pk* bezogenen pleuralen Anteil, dem submédian, und der Pleuralgelenkkopf *pk* = pivot fixe, médian, zu. Sie setzt sich im Flügel fort in die nervure médiane = VII. Ader und die nervure submédiane = VIII. Ader. In dieser arête interne, mit welcher also das Gebiet der VIII. Ader als dépression submédiane (vgl. Amans, Annales, z. B. S. 110, bei Hemipteren und Orthopteren) gemeint ist, stoßen demnach Costalfeld fl_1 und Analfeld fl_2 winklig aneinander, was Amans als dièdre, dessen Basalteil er als dièdre basilaire bezeichnet (d. i. der für *Gryllus* [S. 561] beschriebene unpaare Faltenrücken, vgl. Fig. 1 und 2), auf welches der von mir als Tergalhebel *th* bezeichnete, von Amans in der Beschreibung des zweimal geknickten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seitenrandes mit der vorderen stumpfen Winkelspitze des tergalen Seitenrandes gemeinte, Teil (S. 62, unterer Absatz in den Annales) als angle au dièdre durch Vermittlung der mittleren Tergalplatte a_2 und der lame carrée = b_1 Bezug nimmt.

Dies entspricht obigen, für *Gryllus* gegebenen Ausführungen, wonach die in Stufe b (S. 652) besprochenen Teile und Vorgänge der arête interne und der Wirkung des dièdre basilaire angehören und wonach sich gleichfalls um dieses die Bewegungen im Costalfelde (Stufe c, 1 und c, 2, S. 653) bzw. im Analfelde (Stufen d, e) darauf je unabhängig voneinander vollziehen.

Die Vorgänge des in Stufe b beschriebenen allgemeinen Hebens des Flügels insgesamt sind bei Amans zwar aus dem Gesamtbilde heraus verständlich, aber nicht von der folgenden Stufe c getrennt gehalten. Die einzelnen Teilfunktionen der sternal-dorsalen Muskeln werden (Amans S. 64) nicht näher beschrieben, jedoch wird (S. 65) die Hebung des Flügels durch Vermittlung der lame carrée und durch relatives Emporsteigen des Pleuralgelenkkopfes (mit der ligne de bascule) unter dem Hinweis auf vermutete Spezialfunktionen in dieser Muskelgruppe festgestellt; allerdings sind dabei auch Muskeln genannt, welche sich erst an der folgenden Stufe beteiligen und als präscutale *dvm* erst in der Stufe c, 1 wirksam werden. Im übrigen sagt Amans selbst (S. 64), daß die Entfaltung der Flügel durch den angle au dièdre, also Stufe b, nicht vollständig ist.

Auch bei *Locusta* (Amans) kommt nun hinzu die völlige Ausbreitung durch den appareil de pronation (vgl. dort S. 58, Abschnitt: Periode der Entfaltung) Stufe c, 2, deren eingehende Beschreibung für *Gryllus* mit der allgemeiner gehaltenen der *Locusta* prinzipiell übereinstimmt. Das Oberende der Episternalgelenkplatte *ep* tritt relativ zu seiner Basis nach auswärts.

Die vierte und fünfte Stufe d und e (S. 662 ff.) bietet bei *Locusta* nach Amans kaum Verschiedenheiten.

Dagegen zeigt *Locusta* (Amans unter »muscle dorsal«, S. 63 f., und »Periode des Senkens«, S. 58 f.) die volle Bedeutung des hinsichtlich der Muskulatur bei *Gryllus* (vgl. *II* dlm_1 [69] mit *III* dlm_1 [37]) rudimentären, aber durch die Elastizität im Sinne der Ruhelage ersetzten Mechanismus der sechsten Stufe f (S. 663). Dieser bei *Gryllus* rückgebildete Vorgang wird bei *Locusta* und den meisten der übrigen flugbaren Insekten ein Hauptfaktor beim Fluge, und es ist die Bedeutung dieses großen dorsalen Längsmuskels demnach schon bei Geradflüglern vollkommen erreicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus den Angaben für *Gryllus* (S. 649, V) wurde ersichtlich, daß er als Antagonist der Dorsoventralmuskeln die Wölbung des Tergits in der Längsachse verstärkt, die Wirkung des Tergalhebels, angle au dièdre, aufhebt und somit das Senken der mittleren Tergalplatte a_2 und des Mittelgelenkstückes b_1 mitsam dem angehefteten Flügel bewirken muß. Dies würde, bei Nachlassen der übrigen Muskeln, die Ruhelage des Flügels bedeuten.

Das lateralwärtige Senken der lame carrée um die ligne de bascule (vg S. 328, 652, b u. 663, f) ist bei Amans übereinstimmend (S. 57, 58 f., 65) beschrieben.

Es ist mir gemäß der aus den Verhältnissen bei *Gryllus* gewonnenen Anschauung verständlich, daß bei Kontraktion der dorsalen Längsmuskeln bei *Locusta* ein Herabdrücken des angle au dièdre = Tergalhebels und eine Bewegung des Flügels nach unten und hinten erfolgt, nicht aber eine solche nach vorn (Amans S. 64), die ja erst der Vorgänge der 3. Stufe (S. 653) bedarf.

Jedenfalls nun findet durch den dorsalen Längsmuskel eine Bewegung des Flügels nach unten statt.

Dabei müssen zur Vermeidung der Rückkehr zur Ruhelage noch andre Faktoren tätig sein, welche den Flügel ausgebreitet erhalten, und dies beruht wohl in der Kombination genannter Bewegung mit dem appareil de pronation, dem Episternalgelenk *ep*, und seinen Muskeln pm_{14} usw. Dieser Vorgang ist für *Locusta* von Amans (1885, S. 184, unter »Dorsal«) in Anspruch genommen (vgl. auch S. 665, 2); er wird aus der Mechanik von *Gryllus* ohne weiteres einleuchtend, und darin, dass pm_{14} (91) und dvm_7 (78) — allerdings im Mesothorax — als rückgebildete Muskeln histologisch einander gleichen, ist ein starker Beweisgrund für die ehemalige Flugfunktion der Vorderflügel enthalten. Nur so auch ist es verständlich, daß durch Zusammenziehung des Längsmuskels eine Bewegung des ausebreiteten Flügels nach unten stattfinden kann.

Es tritt also bei *Locusta* und von da ab bei allen fliegenden Insekten eine bei *Gryllus* nicht vorhandene Kombination von Muskelbewegungen ein, welche das für *Gryllus* gegebene Flugbild entsprechend ändert; d. h. die episternalen Flankenmuskeln, zwar nach wie vor der Ausbreitung des Flügels günstig, sind nun nicht mehr mit den *dvm* zusammen zu nennen, sondern, mit den *dlm* zusammen, in Gegensatz zu jenen.

Der in Stufe c, 2 beschriebene Mechanismus des Episternalgelenks, kombiniert mit dem der sechsten Stufe f, wird im Insektenfluge vorherrschend, und es ist die von Amans für Dipteren gegebene Bestätigung hierfür interessant: Daß das Senken, der Flügelschlag abwärts durch den *dlm*, den Rotator der mittleren Tergalplatte a_2 (sigmoide), erst durch die Wirkung der Präaxillarmuskeln, Episternalmuskeln, welche — bei *Gryllus* den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flügel ausbreitend und nach vorn führend — hier keine Ausbreitung mehr zu vollziehen haben, vollständig wird; daß nun beide entgegengesetzt zu den den Flügel hebenden Dorsoventralmuskeln (*dvm*) wirken (insofern also Flügelsenker, vgl. bei Luks).

Ferner mag auch hier die Ruhelage endlich, ähnlich wie bei *Gryllus* ausschließlich durch Elastizität des Gelenks herbeigeführt werden — vielleicht auf Grund ganz abweichender Spannungsmechanismen. Man darf vielleicht daraus den Schluß ziehen, daß ein dorsaler Längsmuskel (*dlm*) wohl überhaupt nicht für eine Funktion im Sinne der Ruhelage von Bedarf ist und seine Ausbildung bei *Gryllus* gleichfalls auf eine etwaige frühere Flugfähigkeit des Tieres hindeutet.

Kommen nun noch die unter Stufe d und e beschriebenen Muskeln hinzu, so ist es verständlich, aus wie vielen Faktoren das komplizierte Flugbild zusammengesetzt ist, welches je nach den Insektenordnungen durch Ausbildung des einen oder andern Faktors ein wechselndes ist (13).

Die Gesamtwirkung jener Faktoren bildet den Gegenstand eingehender physiologischer Untersuchungen Mareys 1869, 72, und Pettigrews 1871/75. Dem kann ich jedoch weder hier, noch im IV. Teil, der nur vergleichend-anatomisch-mechanische Angaben enthalten soll, nachgehen, und ich begnüge mich zum Schluß damit, die von Amans beschriebenen

allgemeinen Bewegungserscheinungen

des »dièdre« mit dem bei *Gryllus* Beobachteten zu vergleichen.

Die Beschreibung der im Costalfeld mehr horizontalen (S. 653, c), im Analfeld schräg vertikalen (S. 662, d) Bewegungsrichtung für *Locusta* (Amans, S. 63) gibt ein ähnliches Bild, wie es für *Gryllus* beschrieben wurde. Auch der Vorderflügel und Hinterflügel bewegen sich hier in verschiedener Bewegungsrichtung, was aber erst für fliegende Insekten von wirklicher Bedeutung wird (u. a. gut zu beobachten an vor Blüten schwebenden *Bombus*). Dies so gebildete große, aus zwei Flügeln zusammengesetzte »dièdre« entspricht, nach Amans, dem bei Geradflüglern in jedem Flügel für sich bestehenden und neben dem großen für sich wirksamen kleineren dièdre. Ersteres wird bei höheren Insekten, schon Hemipteren, durch innige Funktionsgemeinschaft der beiden Flügelpaare, zum Teil in der Form der direkten Abhängigkeit des Hinterflügels vom Vorderflügel, vorherrschend, womit eben eine große Vereinfachung und Vervoll-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kommnung der Flugbewegung erreicht wird. Es sei auf den von Amans S. 63 entwickelten Lehrsatz von der Analogie der Summe zweier Flügel mit der regionalen Zweiteilung im einzelnen Flügel hiermit verwiesen.

Von der anatomischen Betrachtung abgelöste, rein flugphysiologische Beobachtungen und Experimente, wie sie Marey und Pettigrew mit Erfolg bei höheren Insekten angestellt haben (bezüglich der Literatur über Flugmechanik sei hiermit auf das Verzeichnis bei Kolbe 1903, S. 390 verwiesen), wurden nicht angestellt, und es soll daher auf diese Fragen nicht weiter eingegangen werden. Da die Flügelmechanik von *Gryllus* mit *Locusta* prinzipiell übereinstimmt, so sei auf die Ausführungen bei Amans fernerhin verwiesen (Annales S. 41—49, 53, 62 f., 68 Abs. 4 und Referat in Revue des sciences, sér. 3, Tom. 4, 1885 S. 525).

Die Anfertigung eines Modells der Flügelgelenke nach Querschnittserien habe ich in Angriff genommen; Mitteilung hierüber wird nach Fertigstellung desselben erfolgen (vgl. Bemerkung bei Amans, S. 11, 49 unten, 50).

III. Übersicht über die Flugmechanik der Geradflügler.

1. Die Rückbildung des Orthopterenflügels.

Im Gegensatz zu den Coleopteren gilt also für die Orthopteren Chabriers Satz, die Elytren der Orthopteren werden durch eigne, unabhängige Muskulatur bewegt, ein Satz, dessen Richtigkeit sich erweist, selbst wenn man den bei Orthopteren stattfindenden »Rückfall« der Elytren zur Flugunfähigkeit betrachtet. Derselbe findet statt, von dem mit Recht vorauszusetzenden Zustand zweier gleichartiger, nicht musikalischer Flügelpaare (vgl. zunächst Acridier) — und abgesehen von den einer besonderen, neuen Untersuchung zu unterwerfenden Forficuliden — auf zwei Linien:

1) Bei den Locustiden, welche vornehmlich Staudengewächse und Gebüsch bewohnen, und 2) bei den erdbewohnenden Grylliden: Bei beiden verlieren die Hinterflügel und Vorderflügel die Flugfähigkeit, letztere jedoch unter Übernahme der musikalischen Funktion in folgenden Stufen (die angeführten Beispiele beziehen sich auf europäische Arten):

I. Beide Flügelpaare völlig ausgebildet und flugfähig:
   a. Deckflügel unmusikalisch, guter oder schlechter Fluginstinkt, Gehörorgan vorhanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1) *Meconema* (1)
2) *Gryllotalpa* ♀

Analogie zu den Acridiern.

b. Deckflügel musikalisch, guter Fluginstinkt:
1) *Locusta*, *Decticus*, *Acrometopa*! usw.
2) *Gryllotalpa*, *Oecanthus?*

c. Deckflügel musikalisch, schlechter Fluginstinkt:
1) *Platycleis specc.* (*Gampsocleis?*)
2) *Gryllus domesticus* (Hinweis zu Locustiden)
Gryllus campestris, var. mit unverkürzten Flügeln
Oecanthus pellucens, Deckflügel bereits mehr rückgebildet als bei *Gryllus*, d. h. der distale, netzaderige Teil fehlt.

II. Deckflügel gut ausgebildet, d. h. der unmusikalische, netzaderige distale Teil noch mehr oder weniger verkürzt vorhanden, musikalisch; Hinterflügel verkürzt, Fluginstinkt nicht vorhanden:
1) *Platycleis*, *Xiphidium* usw. } in reichlicher Abstufung.
2) *Gryllus campestris.*

III. Deckflügel vorhanden, bei ♂ ausschließlich musikalisch, d. h. der netzaderige Teil fehlt; also verkürzt. Hinterflügel verkürzt oder rudimentär oder fehlend, Fluginstinkt fehlt:
1) *Thamnotrizon cinereum.*
Leptophyes ♂
Odontura ♂
Orphania.
2) *Nemobius sylvestris.*

IV. Deckflügel völlig verkümmert oder fehlend, unmusikalisch; Hinterflügel fehlen:
1) Weibliche *Thamnotrizon*, *Leptophyes*, *Odontura*, *Saga* usw.
2) *Mogisoplistus*
Gryllomorphus.

Wie sich dies hinsichtlich der Einzelheiten der Muskulatur verhält, dürfte noch weiter zu untersuchen sein.

Nähere Untersuchungen über die vorstehend genannten, dem Rückbildungstypus angehörigen Orthopteren sind bisher außer dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über *Gryllus domesticus* Mitgeteilten nur noch die von Amans über *Locusta*; letztere, zwar anatomisch bereits einfacher gebaut (vgl. S. 345 und 510), steht mit *Gryllus* allgemein dem Grundtypus der Geradflügler näher als die Acridier, steht aber zudem noch dem hinsichtlich speziell der Flügelmechanik angenommenen Ausgangstypus, dem der annähernd gleichgestalteten und gleich funktionierenden beiden Flügelpaare, ebenso nahe wie die Acridier.

Vorliegende Aufzählung ist in Anbetracht mangelnder, biologischer und physiologischer Tatsachen nur unvollständig und umfaßt die bekannteren Arten, über die ich mir zum Teil ein eignes Urteil bilden konnte (vgl. auch Tümpel).

2. Die Weiterentwicklung des Orthopterenflügels.

Unter Zurückstellung der soeben betrachteten Locustiden und Grylliden, deren musikalische Fähigkeit von den Deckflügeln allein (ohne Hilfe der Beine) übernommen wird und welche ganz allgemein eine Rückbildung auch der Hinterflügel, also allgemeine Rückbildung zeigten, ergeben sich nunmehr von dem mit Recht vorauszusetzenden Zustand zweier gleichartiger Flügelpaare aus innerhalb der *Orthoptera* im engeren und weiteren Sinne zwei Entwicklungsrichtungen:

a. Es erhält sich die Gleichartigkeit der beiden Flügelpaare mehr oder minder; eine Betrachtung, welche von den Acridiern, deren musikalische Fähigkeiten mehr verteilt sind, d. h. von den Beinen mit Beteiligung der Flügel ausgeübt werden und daher (den wenig rückgebildeten Locustiden, *Locusta* z. B., nahestehend) zu keinen beträchtlichen Änderungen der Flügel führen, sowie auch von den Mantiden, also zum Teil recht flugbaren Tieren, ausgeht. Die höchste Steigerung erfährt diese Entwicklung unvermittelt bei den fluggewandten Libellen, deren Anatomie bekannt ist, und führt vielleicht auch zu weiteren Vergleichen mit den nahestehenden Neuropteren und den fernerstehenden Trichopteren und Lepidopteren.

Alle diese Insekten — die letzteren sind von Amans beschrieben — bedürfen noch erneuter Untersuchung; ebenso *Mantis* und die, in der Verwachsung der Thorakalsegmente vorgeschrittenen und daher vom einfachen, in *Locusta* besser dargestellten Geradflüglertypus entfernten Acridier, für welche von Amans die für *Locusta* mitgeteilten Befunde in Anspruch genommen werden.

b. Ausgehend von Acridiern und Mantiden zeigt die Betrachtung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichfalls eine Steigerung der Flugfähigkeit, welche jedoch zu einer Ungleichartigkeit beider Flügelpaare und zur Vorherrschaft und Spezialisierung des Unterflügels führt. Diese Entwicklungsrichtung führt zu den Coleopteren und zeigt auf Grund veränderten Flügel- und Gelenkbaues, sowie andrer Muskulatur in der Rückbildung des Deckflügels und Unterflügels eine dritte Reihe von Parallelerscheinungen zu den Grylliden und Locustiden.

Diese Betrachtung führt über die Blattiden und Forficuliden; bei jenen zeigt sie zugleich eine Faltungsart des Hinterflügels quer zur Längsachse, bei diesen außerdem einen aderlosen Deckflügel, beides Analogien zu den Käfern. Das Costalgelenk muß bei beiden stark genug sein, um die neue Faltungsweise zu beherrschen.

Die Untersuchung von *Locusta* hat nach Amans auch für Blattiden Gültigkeit! (?)

Die von Amans für **Acridier** (S. 67 ff.), außerdem für *Locusta* gültigen, noch im besondern gemachten Angaben, sind nur ungenau; sie lassen aber in der Lockerung der Gelenkteile zueinander und der Zweiteiligkeit der arcade terminal (Amans S. 68) den Blattiden ähnliche und vielleicht zu den Coleopteren führende Abweichungen vermuten. Hiermit ist, vgl. Amans S. 168, die Stellung der Käfer in der Ableitungsreihe der Dipteren von Orthopteren aus übereinstimmend. Genaue Untersuchungen sind von Interesse.

Genaue Untersuchungen hat Saussure (1868) bei Blattiden bezüglich des Skeletts angestellt: Der oben geschehene (I. Teil, S. 345) morphologische Vergleich ist hinsichtlich der Mechanik dahin zu ergänzen, daß auch hier (trotz, wie es scheint, veränderter Gelenkteile) das aktive »Schulter«feld (huméral) = Costalfeld fl_1, durch die indirekt wirksame Muskulatur bewegt, für den ganzen Flügel Bedeutung hat. Daß das Axillarfeld, d. h. das Analfeld fl_2, jedoch bedeutungslos für die Flugbewegung ist, kann für *Gryllus* nicht gelten. Daß es zur Herbeiführung der Ruhelage des Flügels (ohne die Wirkung der Muskulatur) wichtig wird, stimmt mit den Befunden bei *Gryllus* überein: Es ist das den Analgelenkplatten — nicht dem Mittelgelenkstück, wie Amans fälschlich homologisierte — entsprechende carrée axillaire Saussures, welches bei Blattiden umzukippen bestrebt ist. Es sei auf die, im übrigen auch für *Gryllus* gültige, von Saussure gegebene Darstellung verwiesen, deren Einzelheiten ich nicht zu wiederholen brauche. Bezüglich des den Käfern analogen abgeleiteten Typus der Flügelfaltung bei Blattiden vgl. man das betr. Kapitel Saussures. Die Betonung, daß das Costalfeld

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allein aktive flugmechanische Bedeutung habe, ist im Hinblick auf die höheren Insekten von Wichtigkeit.

Nähere Untersuchungen der Forficuliden beabsichtige ich, im Besitze von ausreichendem Material, bekannt zu machen. Die hier vorliegenden Arbeiten beziehen sich auf andre Organe oder sind systematischen Inhalts.

Über die Geradflügler ist demnach zusammenfassend zu sagen: Von dem in *Gryllus domesticus* dargestellten einfachsten Zustande eines plumpen Fallschirmsystems aus ergeben sich über Locustiden und Acridier zwei verschiedene Wege zu größerer und vollkommenerer Flugfähigkeit, welche

einmal zur Betrachtung der Libellen (Abschn. 2, A. S. 699),

zweitens zur Betrachtung der Käfer (Abschn. 2 E, S. 706),

als den in beiden Richtungen nächstliegenden Typen führen (15).

Schließlich sei einer eigentümlichen Auffassung Amans' gedacht, die Geradflügler als rückgebildete Gruppe aufzufassen, von einem Ausgangspunkte aus, der die Merkmale der Planipennier (S. 704) und Pseudoneuropteren in sich vereinigt, und von dem aus die Libellen ohne weiteres abgeleitet werden können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig 1.

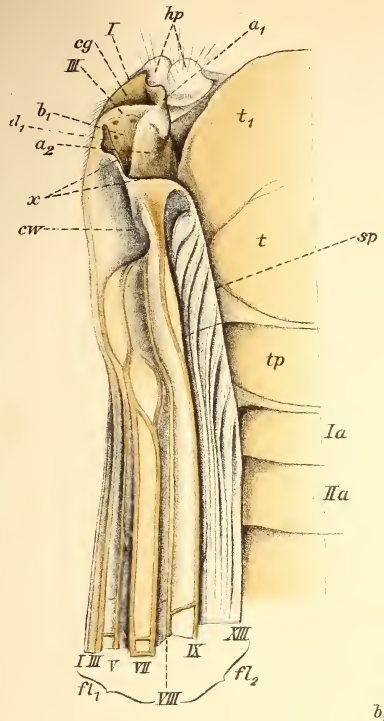


Fig. 2

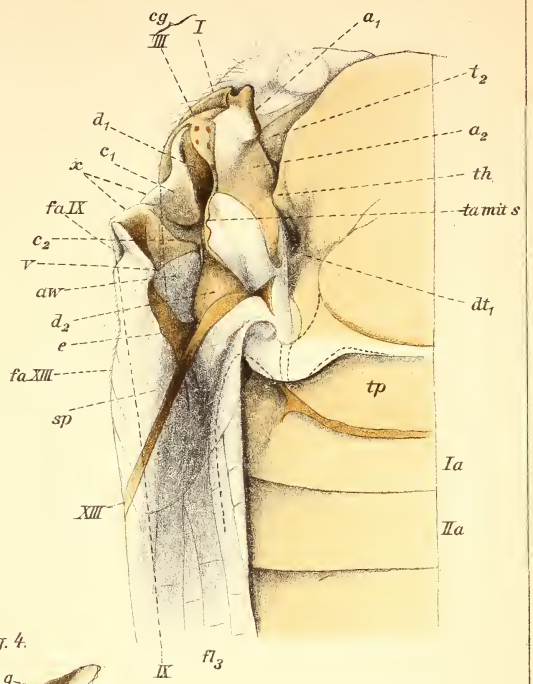


Fig. 4.

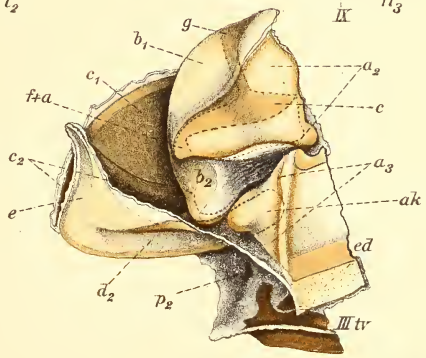
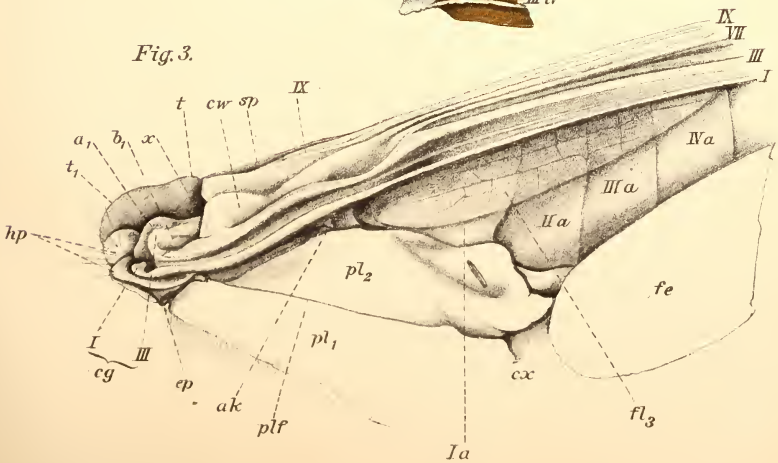


Fig. 3.



Fr. Voss gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Voß Friedrich

Artikel/Article: Über den Thorax von Gryllus domesticus mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Dritter Teil 645-696