

## Der Flug der Libellen.

Ein Beitrag

zur

### Anatomie und Physiologie der Flugorgane der Insecten.

Von R. v. Lendenfeld,

*stud. phil. in Graz.*

(Mit 7 Tafeln und 13 Holzschnitten.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. Jänner 1881.)

### Einleitung.

Wenn die Fähigkeit eines Organismus, seinen Ort und seine Lage zu verändern, auch nicht mehr als ein den Thieren allein zukommendes und sie von den anderen Lebewesen, den Pflanzen, scharf unterscheidendes Merkmal angesehen werden kann, so bleibt die freie Ortsveränderung doch eine der wichtigsten Eigenschaften der Thiere im Allgemeinen.

Sie ist es, die die so grosse Entwicklung des Thierreiches bedingt, und verdient daher gewiss die allergrösste Aufmerksamkeit.

Die Art der Bewegung, und mit ihr die Construction der locomotorischen Organe hängt in erster Linie von dem Medium ab, in oder auf welchem ein Thier lebt. Ausserdem lassen sich Bewegungsarten, die sich ausschliesslich auf eine Locomotion in einer Fläche beschränken, von solchen unterscheiden, die eine Bewegung in allen drei Richtungen des Raumes ermöglichen.

Es bewegt sich ein Thier also entweder in einem Medium, und dann in drei Richtungen oder an der Grenze zweier verschiedener Medien, und dann in zwei Richtungen.

Da es nun drei Aggregatzustände auf der Erde gibt, so ergeben sich folgende sechs mögliche Bewegungsarten:

1. in der Luft — das Fliegen;
2. im Wasser — das Schwimmen der Fische;
3. in der Erde — das Wühlen des Maulwurfs;
4. zwischen Luft und Wasser — das Schwimmen der Enten;
5. zwischen Luft und Erde — das Gehen;
6. zwischen Wasser und Erde — das Kriechen der Krebse;

Grundverschieden von allen anderen Bewegungsarten ist die Bewegung in der Luft. Während beim Schwimmen und Schreiten der Körper ohne Muskelarbeit an seiner Stelle erhalten wird, so liegt eben die grösste Schwierigkeit der Bewegung in der Luft darin, den Körper an seiner Stelle zu erhalten.

Es muss die Schwere durch Muskelarbeit überwunden werden. Beim Schwimmen in oder auf dem Wasser ist das Gewicht des verdrängten Wassers immer annähernd gleich dem Körpergewichte; der Fisch oder die Ente bedarf daher keiner Bewegung, um an derselben Stelle zu bleiben, ausser im ersten Falle höchstens eine kleine Arbeit der Schwimmblasenmuskulatur. Bei der Bewegung auf der Oberfläche und in der Erde kommt die Überwindung der Schwere auch nicht in Betracht, weil der Körper durch Bänder an seinen Stützen, den Beinen, aufgehängt erscheint.

Die eigene Körperschwere durch Muskelarbeit zu überwinden, ist eine schwere Arbeit, und es sind daher auch die Flugmuskeln der fliegenden Thiere relativ weitaus die stärksten, denen wir im ganzen Thierreiche begegnen.

Ein schreitendes oder schwimmendes Thier kann nicht lange die eigene Schwere durch blosse Muskelarbeit überwinden, was den, viele Stunden nach einander fliegenden Zugvögeln zum Beispiele, wenig Mühe kostet. Weil nun die Luft ein so leichter und wenig dichter Körper ist, so ist den fliegenden Thieren die Möglichkeit geboten, sich rascher zu bewegen wie andere.

Mit der Geschwindigkeit einer Brieftaube kann die Schnelligkeit eines Rennpferdes oder eines Fisches nicht verglichen werden. ;

Die Raschheit und Eleganz des Fluges sind es, die dieser Bewegung ein besonderes Interesse verleihen. Der Flug ist die entwickeltste Bewegung, denn die zum Fluge verwendeten Organe erscheinen am meisten differenzirt, am weitesten von einer mehr

charakterlosen Urform entfernt. Denn je mehr die Anpassung an eine bestimmte Function zur Geltung kommt, desto mehr muss sich das verwendete Organ differenziren. Wie die Flugbewegung an sich die entwickeltste ist, so finden wir sie auch nur bei den höchst entwickelten Typen, den Arthropoden und Vertebraten. Bei den letzteren sind die oberen Extremitäten zu Flugwerkzeugen umgebildet mit Ausnahme des *Draco*, und erhalten eine sehr starke Musculatur, so dass die bei allen gehenden Vertebraten stärkeren Muskeln der unteren Extremität bei den Fledermäusen und Vögeln von der Musculatur der oberen Extremität weit übertroffen werden. Die Flügel der Insecten sind nicht umgeformte Extremitäten, sondern Rückenanhänge, die sich auf Beine nicht zurückführen lassen.

Die beim Fluge wirksamen Organe, die Flügel, sind ganze oder durchbrochene Platten, die mit grosser Schnelligkeit derart bewegt werden, dass eine nach oben wirkende Kraft entsteht, die die Schwere des Fliegers überwindet. Die Flügel aller fliegenden Thiere sind auf der oberen Seite des Körpers und ziemlich weit vorne inserirt. In allen Fällen liegen die Insertionsstellen der Flügel vor und über dem Schwerpunkte. Beim Fluge erscheint der Körper des Thieres an den durch den Widerstand der Luft unterstützten Flügeln aufgehängt; würde nun der Schwerpunkt über den Flügelininsertionsstellen, d. h. näher dem Rücken liegen, so müsste das, sich im labilen Gleichgewichte befindliche Thier umkippen. Dieses Umkippen würde ein Fliegen unmöglich machen, und es müssen daher die Flügel über dem Schwerpunkte inserirt sein.

Natürlich ist es für das Thier sehr vortheilhaft, wenn sich bei der Bewegung in horizontaler Richtung der mit den hauptsächlichsten Sinnesorganen ausgestattete Kopf vorne befindet. Um dieses zu bewirken, müssen die Flügel zwischen Kopf und Schwerpunkt, d. h. vor letzterem inserirt sein; weil der, wie gesagt, an den Flügeln aufgehängte Körper in Folge der Reibung mit der Luft immer eine solche Lage einnehmen muss, dass Aufhänge- und Schwerpunkt in der Bewegungsrichtung liegen. Der Körper wird von den Flügeln gewissermassen durch die Luft geschleift und es wird daher der Schwerpunkt immer hinter dem Aufhängepunkte liegen.

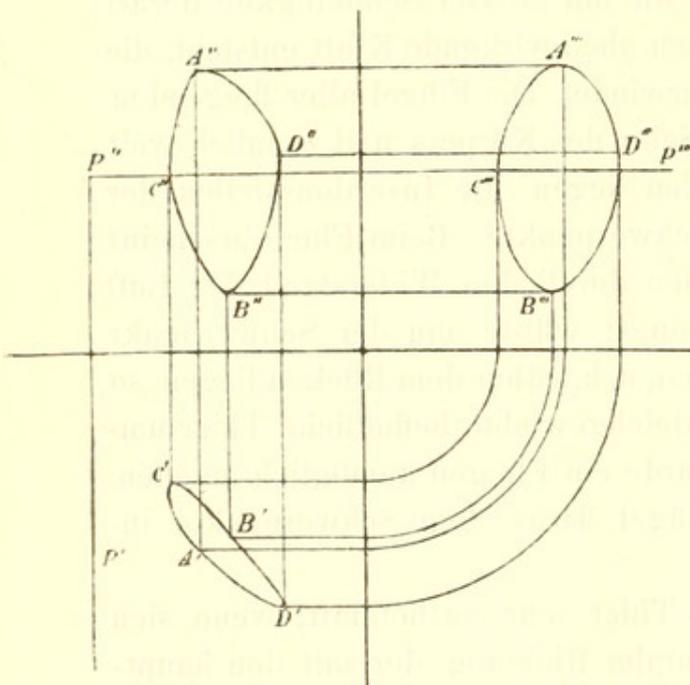
Die Flügel müssen also nach den Gesetzen der Mechanik dort inserirt sein, wo sie bei allen Thieren angewachsen sind. Schon E. Plateau erwähnt dieser Thatsache; er sagt, der Schwerpunkt pendle, an der Verbindungslinie der Insertionsstellen der Flügel aufgehängt, beim Fluge hin und her.

Da die sogenannten fliegenden Fische (Scomberesocidae), die Flughörnchen und Draconen, eigentlich nicht fliegen, sondern sich ihrer Brustflossen, beziehungsweise Flughaut, nur als Fallschirme oder als Drachen (Pettigrew) bedienen, so können wir bei der Vergleichung des Wirbelthier- und Insectenfluges über diese hinweggehen. Marey zeigte, dass die Vögel und Fledermäuse so fliegen, dass ihre Flügelspitzen Ellipsen beschreiben, deren lange Achse sehr steil steht. Die Fledermäuse ziehen

ihre Flügel beim Aufwärtsbewegen ziemlich stark zusammen, so dass die von der Flügelspitze der Fledermäuse beschriebene Curve eine doppelt gekrümmte ist, wie aus Figur 1 ersichtlich.

Auch die Spitze des Vogelflügels beschreibt eine Ellipse, wenn der Vogel an einer Stelle bleibt, wie ein rüttelnder Falco tinnuculus. Der Vogelflügel wird bei der Hebung nicht oder wenig eingezogen. Es ist dies auch nicht nöthig, weil der Vogel im Stande ist, die Schwungfedern so zu drehen, dass der Flügel einmal (beim Senken) für Luft wenig durchdringbar, einmal (beim Heben) für Luft leicht durchdringbar wird. Die von einer Vogelflügelspitze beschriebene Ellipse

Fig.1.



$M'$  Horizontal-  
 $M''$  Vertical-  
 $M'''$  Kreuzriss- } Projection

$AB$  höchster und tiefster Punkt der Curve.

$CD$  centripetalster und centrifugalster Punkt der Bahn der Flügelspitze bei festgehaltenem Thiere.

$P$  Axe der Fledermaus.

ist auch eine doppelt gekrümmte Curve, sie liegt annähernd in einer Kugelfläche, deren Mittelpunkt im Flügelgrunde gelegen ist. Im Gegensatze zu diesen Arten der Flügelbewegung bewegen die Insecten ihre Flügel so, dass die Spitze eine Curve beschreibt, die der Ziffer 8 ähnlich sieht. Pettigrew, der diese Bewegungsart der Insectenflügel entdeckt hat, nennt die von der Flügelspitze beschriebene Curve daher eine „Achterfigur“. Auch diese Curve, wie die vorher betrachtete der Vögel liegt in einer Kugelfläche, deren Mittelpunkt im Vorderrande des Flügels liegt. Im Allgemeinen bewegen die Wirbelthiere ihre Flügel mehr auf und ab, die Insecten mehr in horizontaler Richtung nach vorwärts und rückwärts.

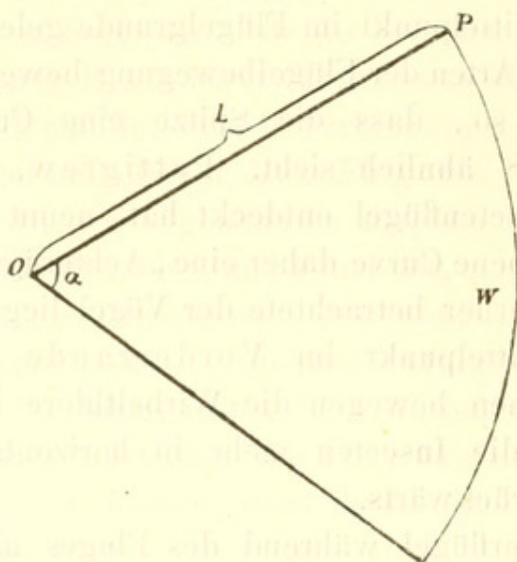
Während die Wirbelthierflügel während des Fluges mehr oder minder eingezogen, verkürzt werden können, bleibt die Länge der Insectenflügel während des Fluges immer gleich. Die Flügel der Wirbelthiere sind stets an der Basis breiter als an irgend einer anderen Stelle. Die breiteste Stelle der Insectenflügel hingegen liegt fast immer in der Längenmitte oder noch centrifugaler. Bei den vierflügeligen Insecten hat dieses Gesetz nur auf die Vorderflügel Anwendung.

Die Hinterflügel der Orthopteren zum Beispiele sind grossentheils an der Basis am breitesten.

Die breiten Basaltheile der Flügel können wegen der relativ sehr geringen Geschwindigkeit derselben bei der Flügelbewegung nur zum Schweben, d. h. zum Fortgleiten des Thieres in der Luft ohne Flügelschlag verwendet werden. Sie sind bei allen Insecten, die man zeitweise schweben sieht (Acridier, Libellen) entwickelt, und fehlen den nie schwebenden Dipteren und Hymenopteren, sowie den Sphingiden ganz. Was die Grösse der Flügelfläche betrifft, so ist dieselbe im Allgemeinen bei kleinen Thieren relativ bedeutend grösser wie bei grossen. Der Grund hiefür ist folgender:

Der Luftwiderstand wächst annähernd proportional der dritten Potenz der Geschwindigkeit, mit der sich ein Körper durch die Luft bewegt, abgesehen von dem Einflusse der Fläche und Form derselben. Da nun die Flügel grosser Thiere absolut grösser und länger sind, wie jene kleinerer Thiere, so wirken die Endtheile der grossen Flügel, bei sonst gleichen Umständen mit viel mehr Geschwindigkeit wie die kleinerer Flügel. Da nun

Fig. 2.



der Luftwiderstand mit der dritten Potenz der Geschwindigkeit wächst, so wird ein um wenig es längerer Flügel bei gleicher Geschwindigkeit der Flügelbewegung eine bedeutend grössere Wirksamkeit haben.

Nun ist die mittlere Geschwindigkeit und daher Wirksamkeit eines längerer Flügels grösser, letztere um vieles grösser.

In Figur 2 sei  $O$  der Insertions-,  $P$  der Endpunkt des Flügels,  $L$  die Länge des als gleich breit angenommenen Flügels,  $\alpha$  der von den extremen Flügellagen eingeschlossene Winkel.

Es ist  $c_P$  (Geschwindigkeit eines unendlich schmalen Flügelquerstreifens bei  $P$ ) gleich  $w$  (der vom Flügelende durchlaufenen Bahn) getheilt durch  $t$  (die Zeitdauer eines Flügelschlages).

$$w = 2L\pi \cdot \frac{\alpha}{360}; \quad c_P = \frac{w}{t}; \quad c_P = L \cdot \frac{\pi \cdot \alpha}{t \cdot 180}.$$

Die Arbeitsleistung ( $m$ ) des Flügeltheiles bei  $P$  ist:

$$m = c_P^3 \cdot f(x) = L^3 \cdot \left( \frac{\pi \alpha}{t \cdot 180} \right)^3 \cdot f(x),$$

und die Gesamtleistung des Flügels ( $M$ ):

$$\begin{aligned} M &= [1^3 + 2^3 + 3^3 + \dots + (L-1)^3 + L^3] \cdot \left[ \left( \frac{\alpha \cdot \pi}{t \cdot 180} \right)^3 \cdot f(x) \right] \\ &= \left[ \frac{L^2 + L}{2} \right]^2 \cdot \left[ \left( \frac{\alpha \cdot \pi}{180 \cdot t} \right)^3 \cdot f(x) \right] \\ M &= (L^3 + 2L^3 + L^2) \cdot \left[ \frac{\left( \frac{\alpha \cdot \pi}{180 \cdot t} \right)^3 \cdot f(x)}{4} \right] \end{aligned}$$

Da nun die Flügelformen innerhalb der einzelnen Gruppen annähernd ähnliche Formen haben, so kann man diese schon wegen der unregelmässigen Gestalt der Flügelfläche ungenaue Formel doch in Betracht ziehen und ersieht hieraus, dass bei gleichem Winkel und gleicher Zeitdauer eines Flügelschlages die Gesamtleistung mit der Länge des Flügels ungefähr in der vierten Potenz wächst. Es müssen demnach die Flügel kleiner Thiere relativ viel grössere Flächen im Vergleiche mit dem Körpergewichte haben als jene grosser Thiere, was zu erweisen war.

Während der, als ausgezeichnete Flieger bekannte *Cypselus murarius* auf 1 Grm. Körpergewicht, 426 □Mm. Flügelfläche hat, kann *Decticus verrucivorus*, der auf 1 Grm. 490 □Mm. Flügelfläche besitzt, überhaupt nicht frei fliegen.

Nach De Lucy hat auch Villeneuve dieses Gesetzes der relativen Grössenabnahme bei zunehmendem Körpergewichte Erwähnung gethan. Hartings hat in einer Arbeit über Vogelflug einen Factor  $\frac{\sqrt{a}}{\sqrt{p}}$  in Rechnung gezogen, wobei  $a$  die Fläche eines Flügels,  $p$  das Körpergewicht bedeutet, auch Marey hat eine solche Formel  $\frac{\sqrt{2a}}{\sqrt{p}}$  zur Herstellung einer Flugtafel verwendet.

Tabelle I.

Name	Körpergewicht in Gramm.	Fläche der Flügel auf einer Seite in □Ctm.	Auf 1 Grm. kommen □Mm.
Australischer Kranich, nach de Lucy, ohne Gewichts-Angabe . . . . .	—	—	90
<i>Coturnix dactylisonans</i> , ♂ . . . . .	92·07	71	154
<i>Laurus argenteus</i> , nach Hartings . . . . .	565	541	191
<i>Columba livia</i> , ♂ . . . . .	297·8	304	204
<i>Vultur cinereus</i> , nach Marey . . . . .	1535	1616·5	210
<i>Ardea cinerea</i> , ♀ . . . . .	1409·5	1792	254

Name	Körpergewicht in Gramm	Fläche der Flügel auf einer Seite in □ Ctm.	Auf 1 Grm. kommen □ Mm.
<i>Passer domesticus</i> , ♀ . . . . .	28·33	38	268
<i>Nisus comunis</i> , ♂ . . . . .	266·07	433	325
<i>Alcedo ispida</i> , nach Marey .	82·89	135	337
<i>Cypselus murarius</i> , ♀ . . . . .	33·53	72	426
<i>Lanius excubitor</i> , ♀ . . . . .	31	72	464
<i>Decticus verrucivorus</i> , ♂ . . . . .	2·65	6·49	490
<i>Parus coeruleus</i> , nach Hartings . . . . .	9·1	24	494
<i>Hirundo rustica</i> , junges ♀ . . . . .	19·35	57	588
<i>Hirundo rustica</i> , altes ♀ . . . . .	19·85	67	675
<i>Vespertilio murinus</i> , ♂ . . . . .	20·9	90	861
<i>Sphinx ligustri</i> , ♀ . . . . .	1·92	9·32	971
<i>Tabanus infuscatus</i> , ♂ . . . . .	0·16	0·88	1100
<i>Sphinx ligustri</i> , ♂ . . . . .	1·37	8·00	1167
<i>Smerinthus ocellatus</i> , ♂ . . . . .	0·55	4·94	1796
<i>Sphinx pinastri</i> , ♀ mit Eiern .	0·54	5·17	1916
<i>Sphinx pinastri</i> , ♂ . . . . .	0·43	5·04	2344
<i>Aeschna cyanea</i> , ♂ . . . . .	0·92	11·45	2489
<i>Libellula cancellata</i> , ♂ . . . . .	0·44	7·04	3200
<i>Libellula quadrimaculata</i> , ♂ .	0·29	5·54	3821
<i>Euplexia lucipara</i> , ♀ . . . . .	0·075	1·67	4492
<i>Calopteryx virgo</i> , ♀ . . . . .	0·2	6·97	6970
<i>Agrion puella</i> , ♂ . . . . .	0·026	1·10	8461
<i>Calopteryx virgo</i> , ♂ . . . . .	0·1	5·56	11120
<i>Argynnis aphirope</i> , ♂ . . . . .	0·025	2·02	16160
<i>Lycæna argus</i> , ♂ . . . . .	0·012	1·47	24500
<i>Colias rhamni</i> , ♂ . . . . .	0·183	26·27	28710
(Den fremden Beobachtungen sind die Autornamen beigefügt.)			

In der angeführten Tabelle I ist die erwähnte relative Grösse der Flügel zum Körpergewichte ausgedrückt. Die Zahlen in der letzten Colonne bedeuten die Zahl der □ Mm. Flügelfläche, die auf 1 Grm. Körpergewicht entfallen. Nach diesen Zahlen ist

die Tabelle geordnet. Es zeigt sich, dass im Allgemeinen das Gewicht mit Zunahme dieses Coëfficienten abnimmt. Übrigens ist die Grösse der Flügel und ihr Verhältniss zum Körpergewichte ungemein variabel, wie aus folgenden 4 Messungen am *Hirundo rustica* zu ersehen ist.

	Körper- gewicht	Fläche eines Flügels	Auf 1 Grm. kommen □Mm
1	19·85	6700	675
2	18	5500	611
3	19·35	5700	588
4	15·66	6750	861
	Gramm	□Mm	

Die Vögel wurden grossentheils gefangen und nach Tödtung mit Chloroform, gemessen und gewogen. Die Insectenmasse sind Mittelwerthe aus mindestens zwei Messungen.

Sowohl unter den fliegenden Vertebraten, wie auch besonders bei den Insecten ist die Grösse der Flügel gleichschwerer Thiere überaus verschieden.

Im Allgemeinen haben specifisch schwere, gedrungen gebaute Thiere kleine Flügel. Leichte Thiere dagegen grosse Flügel. Hierauf gründet sich Pettigrew's Paradoxon, wonach in gewissen Fällen das specifische Gewicht im umgekehrten Verhältnisse zur Grösse der Flügel steht. Dieses Paradoxon wurde von Brauer durch die verschiedene Grösse der Flugmuskeln gleichschwerer Thiere erklärt, indem ein Thier mit mächtig entwickelten Flugmuskeln nur kleinerer Flügel bedarf, als ein Thier mit kleinen, schwachen Flugmuskeln, das mehr auf's Schweben angewiesen ist. Jedenfalls steht die Grösse der Muskeln und die Ausdehnung der Flügel in Correlation.

Übrigens dürften die ganz unverhältnissmässig grossen Flügel der Falter in Folge der geschlechtlichen Zuchtwahl so gross geworden sein.

Während bei den Schmetterlingen, besonders den Weibchen, das Gewicht der Flugmuskeln nur einen geringen Theil des Gesamtgewichtes ausmacht und bei kleinflügeligen Dipteren und bei Hymenopteren das Gewicht der Flugmuskulatur einen grossen Theil des Gesamtgewichtes bildet, halten Libellen, deren vegetative Organe übrigens sehr leicht gebaut sind, in Bezug auf die Flugmuskulatur zwischen beiden die Mitte und es sind auch ihre Flügel dementsprechend mässig gross.

Das Überwiegen des Gewichtes der vegetativen Organe (Eierstock) kann so weit gehen, dass einzelne Schmetterlinge (*Bombyx dispar* ♀) trotz grosser Flügel gar nicht fliegen. Besonders vortheilhaft für fliegende Thiere erscheint die Leichtigkeit der Flugorgane, und wir sehen auch, dass die mit schweren Flügeln versehenen Heuschrecken am schlechtesten fliegen und in vielen Fällen trotz ihrer grossen Flügel doch nur springen und die Flugorgane entweder nur zum Schweben, wie die Flughörnchen und fliegenden Fische ihre Fallschirme, benützen; oder durch Flügelschläge die Sprungbewegung unterstützen.

Hier wollen wir uns mit dem Flugapparate der Insecten eingehender beschäftigen. Längst kannte man schon die Anatomie der Vertebraten genau, ehe irgendwelche Forschungen die Anatomie der Arthropoden bekannt gemacht hatten; und wenn auch unzählige Forscher und Dilettanten sich mit dem Studium der höchstentwickelten Arthropodenklasse, den Insecten, beschäftigten, so blieb doch der anatomische Bau den meisten verborgen.

Ausser Chabrier, Meckel, von Siebold, Kölliker und Anderen haben sich in erster Linie Strauss-Dürkheim, Saussure und Leon Dufour um die Anatomie der Insecten verdient gemacht. Die Physiologie der Flugbewegung der Insecten wurde zuerst von Pettigrew bearbeitet. Dieser, sowie Marey und seine Schüler, haben wesentlich zur Erkenntniss des Insectenfluges beigetragen. Doch haben diese ausgezeichneten Physiologen die anatomischen Details nicht berücksichtigt.

Von den zahlreichen Arbeiten allgemeinen und systematischen Inhalts, die unsere Gruppe betreffen, dürften die von

Graber, Scudder, Hagen, de Selys-Longchamps, de Saussure, Plessis, Mc. Lachlan, Paecckard, Brauer, Charpantier, Ausserer, Frivaldszky, Uhler die wichtigsten sein. Die bedeutendsten auf unseren Gegenstand mehr minder bezughabenden Schriften anatomischen, physiologischen, paleontologischen und entwicklungsgeschichtlichen Inhalts mögen hier folgen:

### **Paleontologie.**

- Scudder: „Devonian Insects of new Brunswik.“  
Boston society of natural history, Flugblatt, Jänner 1865.
- Scudder: „Palaeozoic Insects.“  
American naturalist. V, 1, pag. 625 ff.
- Weijenberg: „Fossile Insecten von Solenhofen.“  
Tijdschrift von Entomologie. T. XII, 2. ser., Deel. 4, p. 230.
- Scudder: „Carbonic Insects.“  
Proceedings of the Boston society of natural history. V. 11.
- Scudder: „Fossil Insects of the green river in Colorado.“  
Proceedings of the Boston society of natural history. V. 11, p. 117, 150.
- Scudder: „New and interesting Insects from the carboniferous of cap Breton.“  
Proceedings of the American association for advance of science. XXIV., 1875, p. 110.
- Hagen: „Neuroptera des lithographischen Schiefers.“  
Paleontographica XIII und XIV.
- Scudder: „An Odonat larva from the carboniferous of cap Breton.“  
Proceedings of the Boston society, XVIII, p. 113.
- Scudder: „Fossil Insects.“  
Lecture given at the national academy.

### Postembryonale Entwicklungsgeschichte.

L. Dufour: „Etudes anatomiques et physiologiques sur les larves des libellules.“

Annales des sciences naturelles. 3. sér., tom. XVII, 1852.

H. Landois: „Die Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe.“

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXI, S. 305.

Oustalet: „Note sur la respiration chez les nymphes des libellules.“

Annales des sciences naturelles 5. sér., XI, p. 370, Pl. 10—12.

Lubbock: „Origin and metamorphosis of Insects.“

Nature series.

Wood-Mason: „On the final stage of development of the organs of flight in the homomorphous Insects.“

Annals and Magazine of natural history. 4. Ser. XIX. vol., p. 380.

Fritz Müller: „Entstehung des Insecten-Flügels.“

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. IX., S. 253.

Paul Meyer: „Über Ontogenie und Philogenie der Insecten.“

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, X., 1875.

Cabot: „The immature state of Odonata. P. I. Subfamily Gomphinae.“

Illustrated Catalogue of Howard College, Nr. 5.

Ganin: „Postembryonale Insectenentwicklung.“

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXVIII., S. 386 ff.

Dewitz: „Beiträge zur postembryonalen Gliedmassenbildung bei den Insecten.“

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXX. Supplementsband, S. 87, und XXXI., S. 23, und Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin, 1878, S. 122.

**Anatomie.****Allgemeines.**

Strauss-Dürkheim: „Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulées.“

L. Dufour: „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, Hymenoptères etc.“

Annales des sciences naturelles, sér. 2, tom. IV, 1835, p. 238—243.

Burmeister: „Einleitung in die Entomologie von Oken.“

L. Dufour: „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères etc.“

Mémoires mathématiques des savants étrangers. Tom. VII, 1841, p. 565.

von Siebold: „Vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere.“

S. 562 etc.

F. Leydig: „Zur Anatomie der Insecten.“

Müller's Archiv 1859, S. 33, 149.

Meckel: „System der vergleichenden Anatomie.“

III. Theil, S. 40 etc.

Milne-Edwards: „Lessons sur physiologie.“

Henke: „Anatomie und Mechanik der Gelenke.“

F. Leydig: „Vom Baue des thierischen Körpers.“

Tübingen, 1864.

Gerstäcker: „Orthoptera amphibiotica.“

Festschrift zur Feier des 100jährigen Bestehens der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin.

Newport: „Cyclopaedia of anatomy and physiology by Todd.“ Art. Insecta p. 935.

Gerstäcker: „Morphologie der Orthoptera amphibiotica.“

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XXIV., S. 204.

Mc. Lachlan: „Dragonfly.“

Article in Encyc. Brit. 9th Edition, VII., p. 385 ff.

C. Brunner von Wattenwyl: „Die morphologische Bedeutung der Segmente, speciell des Hinterleibes bei den Orthopteren.“

Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestehens der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 1876.

H. de Saussure: „Mélanges orthoptériques.“

Fascicle Iff.

M. Girard: „Les Insectes.“

Tom. II.

V. Graber: „Insecten.“

Band I.

### Bau der Flügel.

H. de Saussure: „Etudes sur l'aile des Orthoptères.“

Annales des sciences naturelles, 5. sér., tom. X, p. 161.

Hagen: „Nomenclatur des Flügelgeäders.“

Entomologische Zeitschrift. Stettin 1870, S. 316, Tafel III.

E. Adolph: „Über Insectenflügel.“

Nova acta der kaiserl. Leop.-Car. deutschen Akademie der Naturforscher. Band XLI, pars II, Nr. 3, 1880, Tafel XXVII—XXXII.

E. Adolph: „Über abnorme Zellbildung einiger Hymenopterenflügel.“

Nova acta der kaiserl. Leop.-Car. deutschen Akademie der Naturforscher. Band XLI, pars II, Nr. 4, 1880, Tafel XXXIII.

### Histologie.

Wagner: „Über Histologie der Muskeln.“

Müllers Archiv 1835, S. 320.

Chabrier: „Mémoires du Museum d'histoire naturelle.“

Tom. III, S. 858, und Tom. VI, S. 440.

Kölliker: „Mikroskopische Anatomie.“

Band II, erste Hälfte, S. 203, 263 etc.

Aubert: „Über die eigenthümliche Structur der Thoraxmuskeln der Insecten.“  
Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band IV,  
1853, S. 388 ff.

### Physiologie.

F. A. Mühlhäuser: „Über das Fliegen der Insecten.“  
22.—24. Jahresbericht der Pollichia. Dürkheim 1866,  
S. 37—42.

Hartings: „Über den Flug.“  
Niederländisches Archiv, Band IV.

de Lucy: „Le vol des oiseaux, chauve-souris et insectes.“  
Paris.

Pettigrew and J. Bell: „On flight.“  
Transactions of the Linnean society, XXVI, p. 197  
bis 277.

Tresca: „Rapport sur Marey; l'ail sur l'air.“  
Comptes rendues LXXVIII.

E. Plateau: „Sur la force musculaire des insectes.“  
Bulletin de l'academie des sciences Belgique, 2 sér.  
XX, p. 732—757 et XXII, p. 283—308.

Pettigrew: „Die Ortsbewegung der Thiere.“  
Internationale wissenschaftliche Bibliothek. Band X.

Tatin: „Le vol.“  
Comptes rendues LXXXIII.

Marey: „Sur la resistance de l'air pendant le vol.“  
Travaux du laboratoire du Marey 1875.

Tatin: „Le vol.“  
Travaux du laboratoire du Marey 1876 et 1877.

J. Pérez: „Sur les causes de bourdonnement chez les insectes.“  
Comptes rendues 1878, LXXXVII, p. 378—380.

Jousset de Bellesme: „Note au sujet d'une travail adressé à l'Académie par M. J. Pérez sur le bourdonnement des insectes.“

Comptes rendues 1878, LXXXVII, p. 535.

Strasser: „Mechanik des Fluges.“

Archiv für Anatomie und Physiologie 1878, S. 319.

Marey: „Locomotion terrestre et arienne.“

Internationale wissenschaftliche Bibliothek.

Wenn wir uns mit irgend einem Organe und mit der Function desselben beschäftigen, so drängt sich uns die Frage nach der Entstehung dieses Organes zuerst auf. Dass die Flügel der Wirbelthiere modificirte obere Extremitäten sind, kann nicht in Frage gestellt werden.

Anders verhält es sich bei den Arthropoden, bei denen die nicht fliegenden keine Extremitäten oder stellvertretenden Organe an Stelle der Flügel besitzen.

Wenn wir die fliegenden Arthropoden, die Insecten, in's Auge fassen, so treten uns Formen mit einem, und solche mit zwei Flügelpaaren entgegen. Die mit einem Flügelpaare versehenen Insecten erscheinen stets am höchsten organisirt; sie besitzen das grösste Gehirn. Nach Scudder finden sich vor der Juraperiode ausschliesslich Coleopteren, Hemipteren, Orthopteren und Neuropteren. Erst im Jura finden wir zweiflügelige Insecten, Dipteren, und solche mit sehr verschieden grossen Flügelpaaren, Hymenopteren, während schon im Devon Hexapodenflügel überhaupt vorkommen.

In den paläozoischen Formationen finden sich Insecten, die den Übergang sowohl zwischen den Neuropteren und Pseudoneuropteren als auch zwischen den Neuropteren und Orthopteren vermitteln. Im Devon finden sich ausser diesen Zwischenformen nur Pseudoneuropteren. Etwas später kommen neben den zahlreichen Neuropteren und Orthopteren nur sehr vereinzelt Coleopteren und Hemipteren vor.

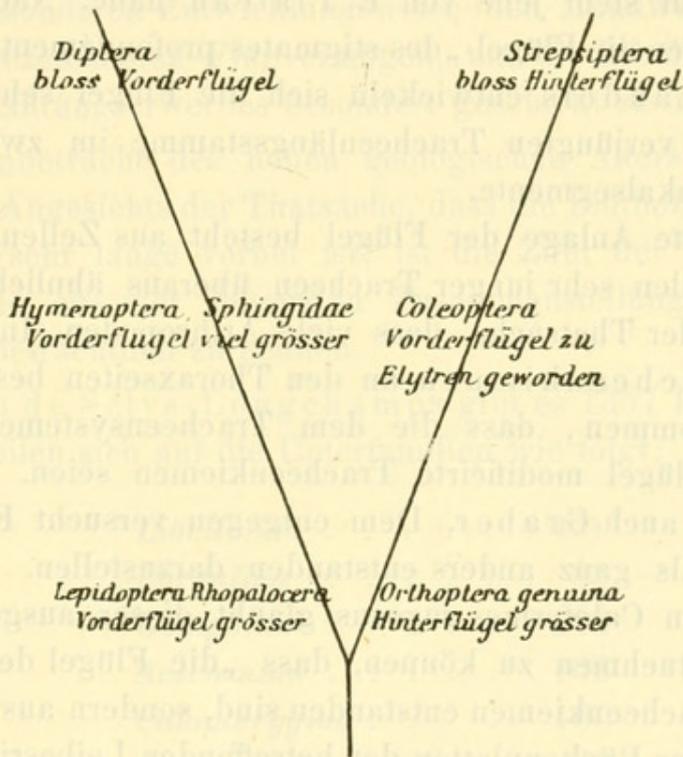
Der allgemeine Bau der Flügel der paläozoischen Insecten ist dem der jetzt lebenden ähnlich. Fast alle hatten einander ähnliche Vorder- und Hinterflügel. Da nun die Insecten mit vier Flügeln und einander ähnlichen Vorder- und Hinterflügeln weit früher auf der Erde vorkamen, als die mit ungleich gestalteten Vorder- und Hinterflügeln, und die zweiflügeligen erst ganz spät auftraten, so können wir annehmen, dass sich die zweiflügeligen aus den vierflügeligen Insecten mit gleichartigen Vorder- und Hinterflügeln entwickelt haben und dass die Formen mit

ungleichartigen Flügelpaaren Übergänge von letzteren zu den Zweiflügeligen darstellen.

Diese Annahme wird besonders durch die in anderen Organen der zweiflügeligen Insecten bemerkbare höhere Entwicklung gestützt.

Wenn wir von einer Urform mit zwei gleichen Flügelpaaren ausgehen, so kann sich daraus die höhere zweiflügelige Form auf zweierlei Weise entwickeln: es können die Hinterflügel grösser werden und die Vorderflügel verkümmern oder die

Fig. 3.



*Neuroptera planipennia*, *Orthoptera*, *Libellulidae*  
 beide Flügelpaare gleich gross.

Vorderflügel allmähig grösser werden und die Hinterflügel verkümmern.

Es finden sich unter den jetzt lebenden Insecten alle möglichen Zwischenstufen zwischen dem Anfangsstadium und den beiden möglichen Zweiflüglerformen. In der vorstehenden Fig. 3 sind die jetzt lebenden Insecten von diesem Gesichtspunkte aus zusammengestellt.

Wir finden also, dass die, die höhere Entwicklung so oft begleitende Reduction der Zahl der demselben Zwecke dienenden Organe auch bei den Insectenflügeln stattfindet. Wir finden dieser Annahme gemäss auch bei vielen zweiflügeligen Insecten Rudimente des verkümmerten Flügelpaares.

Die Frage nach der Entstehung der Insectenflügel überhaupt kann, da uns geologische Belege fehlen, nur hypothetisch an der Hand der Entwicklungsgeschichte des Individuums beantwortet werden.

M. E. Blanchard definirt die Insectenflügel als nach aussen vorgestülpte und zwischen zwei Blättern gepresste Tracheen; dieser Ansicht steht jene von E. Plateau nahe. Nach diesem Forscher sollen die Flügel „des stigmates profondément modifiés“ sein. Nach Landois entwickeln sich die Flügel sehr früh an dem etwas verjüngten Tracheenlängsstamme im zweiten und dritten Thorakalsegmente.

Die erste Anlage der Flügel besteht aus Zellen, die den Peritonealzellen sehr junger Tracheen überaus ähnlich sind. In Anbetracht der Thatsache, dass viele Arthropoden (Insecten als Larven) Tracheenkiemen an den Thoraxseiten besitzen, hat man angenommen, dass die dem Tracheensysteme so nahe stehenden Flügel modificirte Tracheenkiemen seien. Diese Ansicht vertritt auch Graber. Dem entgegen versucht F. Müller die Flügel als ganz anders entstanden darzustellen. Aus Beobachtungen an *Calotermes rugosus* glaubt dieser ausgezeichnete Forscher entnehmen zu können, dass „die Flügel der Insecten nicht aus Tracheenkiemen entstanden sind, sondern aus seitlichen Fortsätzen der Rückenplatten der betreffenden Leibesringe.“ Bei Crustern kommen auch zum Theil der Athmung dienende Rückenplatten dieser Art vor.

Ich glaube, dass durch meine Detailuntersuchung des Rückenskelettes der Libellen eher diese als eine andere Ansicht gestützt wird. Aus den Beobachtungen Wood-Mason's, nach welchem vor dem Übergange der Larve in das geschlechtsreife Thier die Flügel sehr rasch wachsen und in dichten Querfalten angeordnet die einer Scheide gleichen Larvenflügelstummel ausfüllen, lassen sich auf die phylogenetische Entwicklung unserer Organe wohl keine Schlüsse ziehen.

Jedenfalls gehören die Libellen unter den jetzt lebenden Insecten zu jener Gruppe, die der Urform, was Flügelbildung anbelangt, am nächsten stehen. Aus diesem Grunde, und da sie ausgezeichnete Flieger sind, erscheinen sie zu einer Untersuchung besonders geeignet. Im Folgenden werden wir uns mit dem Fluge und den Flugorganen der Libellen beschäftigen.

Die Libellen, eine Familie der Orthoptera-Pseudoneuroptera, sind gefräßige Raubthiere und zeichnen sich vor anderen Raubinsecten besonders dadurch aus, dass sie ihre Beute im Fluge fangen. Die riesigen Augen und freie Beweglichkeit des Kopfes vereinigen sich mit der von Gerstäcker so eingehend geschilderten besonderen Entwicklungsweise der Mundwerkzeuge und dem ausgezeichneten Flugvermögen, um die Libellen zu dieser Art des Nahrungserwerbes besonders geschickt zu machen.

In Anbetracht des hohen geologischen Alters der Libelluliden und Angesichts der Thatsache, dass die Blüthezeit ihrer Entwicklung sehr lange vorbei ist, ist die Zahl der jetztlebenden Arten, wie aus der folgenden Zusammenstellung hervorgeht, ziemlich beträchtlich zu nennen.

Nach de Selys-Longchamps gibt es 1357 Libellenarten. Sie vertheilen sich auf die Unterfamilien wie folgt:

<i>Libellulina</i> . . . . .	461
<i>Cordulina</i> . . . . .	83
<i>Gomphina</i> . . . . .	172
<i>Aeschinina</i> . . . . .	108
<i>Calopterygina</i> . . . . .	160
<i>Agriona</i> . . . . .	373

Fossile Libellen sind aus dem miocänen Thone von Schosnitz bei Kauth (*Libellula Kieseli*, Assmann), aus der Kohlenformation von Cap Breton (*Libellula carbonaria*, Scudder), aus der Tertiärformation des Pariser Beckens (*Libellula minuscula*, Oustalet) und von anderen Orten bekannt geworden.

Die Libellen pflegen in der Umgebung jener Stelle zu bleiben, wo sie die Larvenhülle verlassen haben; doch kommt es auch vor, dass sie in grossen Schaaren wandern. So beobachtete Kunert am 13. Mai 1873 einen grossen Schwarm von *Libellula*

quadrimaculata, der gegen den Wind über Wernsdorf bei Tharau dem frischen Haff zuflog.

### Bau der Flugorgane.

Ehe wir auf die Besprechung des Fluges der Libellen selbst eingehen, ist es nothwendig, die zum Fluge verwendeten Organe zu betrachten, und dies umso mehr, da die Anatomie des Skelettes und der Muskeln der Insecten mit Ausnahme der Coleopteren noch nicht mit genügender Genauigkeit beschrieben ist. Jene beiden erwähnten ausgezeichneten Physiologen, Pettigrew und Marey, sind von der Annahme ausgegangen, dass die Insectenflügel von nur je zwei Muskeln bewegt würden, und dass die Gelenkverhältnisse ganz einfache seien. Die complicirte Flügelbewegung sei einzig und allein als Resultat der Wirkung der zwei Muskeln und des Luftwiderstandes anzusehen. Schon vor längerer Zeit hat Strauss-Dürkheim nachgewiesen, dass die Coleopterenflügel durch ein complicirtes System von zahlreichen Muskeln bewegt werden. An Lepidopteren habe ich nirgends weniger wie sechs Muskel für jeden Flügel gefunden, ebenso verhält es sich bei Hymenopteren und Dipteren. Die Musculatur der Libellen ist im Folgenden detaillirt beschrieben. Auch die Gelenkverhältnisse sind keineswegs einfach, so dass die Flügelbewegung der Libellen als das Resultat des Zusammenwirkens zahlreicher Muskeln und Bänder und einer grossen Anzahl von gelenkig verbundenen Chitin-stücken anzusehen ist.

### Das Skelett.

Das Skelett der Insecten ist, was Lage anbelangt, von dem der Wirbelthiere grundverschieden. Freilich kommen auch bei Arthropoden hie und da Endoskeletstücke vor, z. B. in den Scheeren von Homarus. Im Allgemeinen ist aber das Skelett ein Exoskelett.

Der Thorax der Libellen, der aus drei Segmenten, dem Pro-, Meso- und Metathorax zusammengesetzt erscheint, wird von dem Exoskelett umgeben. Ausserdem findet sich eine Art Diaphragma aus Chitin, welches die Musculatur der Flügel von jener der

III

Beine trennt. Allgemeinen besteht das Exoskelett aus dünnen Chitinplatten, deren Ränder durch leistenartige Verdickungen gefestigt erscheinen. Nur die ganz kleinen articulirenden Chitinstücke können nicht auf leistenumrahmte Platten zurückgeführt werden. Die Rückenplatten tragen ein verwickeltes System von theils weit nach innen vorspringenden Leisten, an denen die Flügelwurzelstücke articuliren. Die als Skelett der Flügel selbst aufzufassenden Strahlen und Adern sind hohl, erfüllt von einer dünnen Blutschicht und grossen Tracheen, den lufthohlen Röhrenknochen einiger Vögel vergleichbar.

Die Gelenke, die wir am Libellen-Thorax finden, sind denen der Wirbelthiere zum Theil ähnlich gebaut, wir können Rotations-, Charnier- und Rollengelenke unterscheiden. Die Rotationsgelenke (Fig. 4) sind Verbindungen von Skeletttheilen, deren Gelenkfläche eine Rotationsellipsoidfläche ist und zwar liegen die Rotationsaxe der Gelenkflächen und die Axe des centrifugalen, also sich bewegenden Skelettstückes, in einer Geraden. Solche Rotations-

Fig. 4.

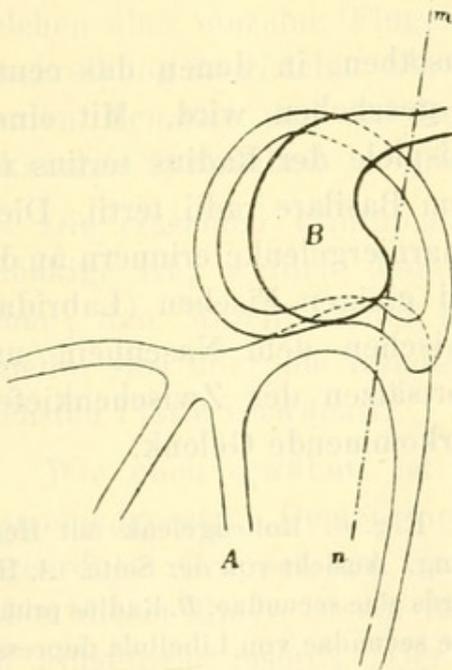
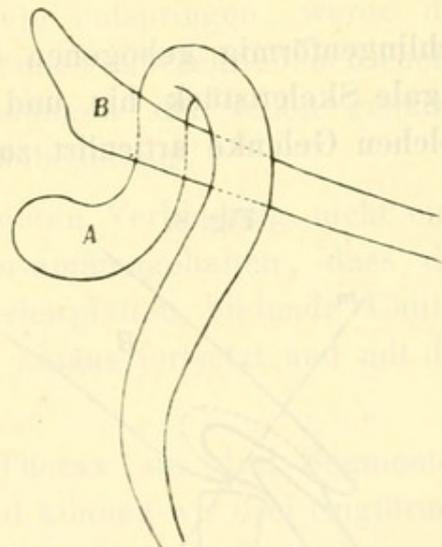


Fig. 5.



*mn* bedeutet in den Figuren 4 bis 8 die Gelenksaxe.

Fig. 4. Rotationsgelenk. *A*. Scapula alae secundae. *B*. Humerus alae secundae von *Libellula vulgata*.

Fig. 5. Charniergelenk. *A*. Basilare radii tertii alae primae. *B*. Radius tertius alae primae von *Aeschna cyanea*.

gelenke finden sich zwischen Scapula und Humerus alae primae und secundae. Die Charniergelenke (Fig. 5) bestehen aus

Fig. 6.

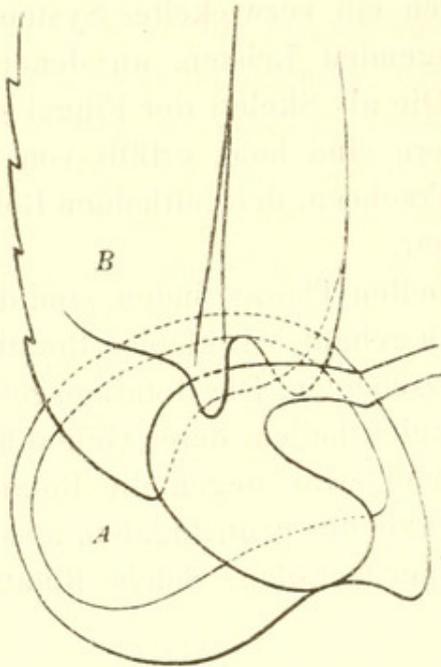
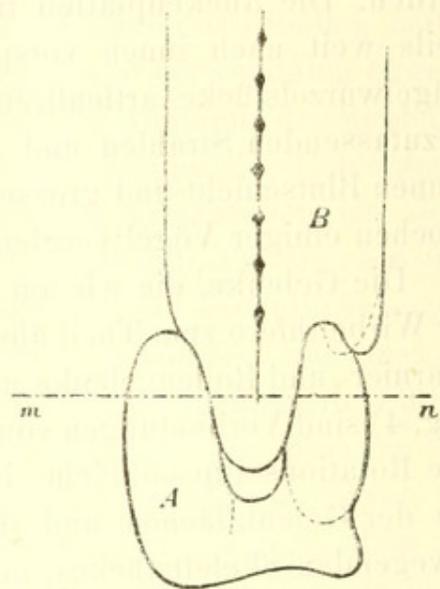


Fig. 7.



schlingenförmig gebogenen Chitinstäben, in denen das centrifugale Skelettstück hin und her geschoben wird. Mit einem solchen Gelenke articulirt zum Beispiele der Radius tertius mit dem Basilare radii tertii. Diese Charniergelenke erinnern an das bei einigen Fischen (Labridae) zwischen dem Nasenbein und Fortsätzen des Zwischenkiefers vorkommende Gelenk.

Fig. 8.

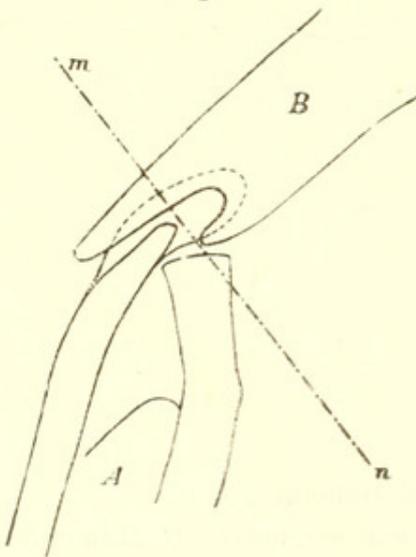


Fig. 6. Rollengelenk mit Hemmung. Ansicht von der Seite. A. Humerus alae secundae. B. Radius primus alae secundae von *Libellula depressa*.

Fig. 7. Dasselbe, Ansicht von vorne von *Libellula depressa*.

Fig. 8. Rollengelenk ohne Hemmung. A. Condylus metanoti. B. Subligamentum alae secundae von *Corulia aena*.

Die Rollengelenke (Fig. 6—8) sind denen der Vertebraten ganz ähnlich; wir finden solche mit Hemmungseinrichtungen, zum Beispiel zwischen Humerus und Radius primus und andere, bei denen eine solche die Bewegung beschränkende Einrichtung fehlt, wie an dem Gelenke zwischen Condylus metanoti und Subligamentum alae secundae. Die nebenstehenden Figuren 4 bis 8 stellen diese Gelenksverhältnisse dar.

Die Gelenke sind von dünnen Chitinkapseln umgeben, die wegen ihrer grossen Elasticität und auch in Folge des äusseren Luftdruckes knapp anliegen. Es ist anzunehmen, dass in den Gelenken, wenigstens in den Rollengelenken, die beiden sie bildenden Stücke durch die Wirkung des äusseren Luftdruckes wie bei den Vertebraten zusammengehalten werden.

Die hier folgende Beschreibung des Skelettes des Libellenthorax bezieht sich auf diejenigen Chitintheile, welche die „Flügelwurzel“ der Entomologen zusammensetzen und auf die das centripetale Flügelende umgrenzenden Exoskelettstücke des Thorax. Auch auf alle jene Chitintheile, die nicht hieher gehören, an welchen aber einzelne Flügelmuskeln entspringen, wurde die Beschreibung ausgedehnt. Die bisher noch unbeschriebenen Theile wurden benannt und die Bezeichnungen der schon genauer bekannten Skeletttheile möglichst beibehalten.

Die einzelnen Chitinplatten, deren Verbindung nicht eine gelenkige ist, werden dadurch zusammengehalten, dass die dünne, den Mitteltheil der Exoskelettplatten bildende Chitinlamelle, sich über die Randleisten hinaus fortsetzt und mit der nächsten Platte verwächst.

Wie oben erwähnt, ist der Thorax aus drei Segmenten zusammengesetzt. Dementsprechend können wir drei ringförmig angeordnete Gruppen von Exoskelettstücken unterscheiden. An jedem dieser Ringe ist ein Beinpaar, an den beiden hinteren je ein Flügelpaar inserirt. Der Prothorax unterscheidet sich daher wesentlich von den unter einander ähnlicheren Meso- und Metathorax.

Die Flügel sind an den Pleurae und an den Rückenplatten inserirt, und wir können daher die ventralen Schlussstücke der Exoskelettringe, die Sternaltheile und Parapleurae übergehen;

und dieses umsomehr, als durch die von den unteren Rändern der Pleurae nach innen ragenden horizontalen Chitinplatten, an denen ein grosser Theil der Flügelmuskeln inserirt ist, der Thoraxraum in zwei scharf getrennte Räume gesondert erscheint, zwischen denen der Darm liegt. Der ventrale Raum wird von der Musculatur der Beine, der obere von jener der Flügel eingenommen. Nur wenige unbedeutende Muskeln zur Bewegung von Hals und Abdomen finden sich neben diesen in beiden Räumen. Die drei Paare von Pleuren sind einander sehr ähnlich, besonders Propleuron und Mesopleuron. Wir wollen mit der Besprechung dieser grössten Skelettstücke der Libelle beginnen.

1. *Propleuron*.<sup>1</sup> Taf. I, *a*. Taf. III, *abc*. Das Propleuron ist ein starkes rechteckiges Chitinstück, das vorn und oben den Thorax bedeckt. Besonders steil gegen die Horizontalebene steht es bei *Cordulia*, am geneigtesten dagegen bei *Agrioniden*. Bei den übrigen Libellen schliesst es einen Winkel von ungefähr 30° mit der Horizontalebene ein. Die vorderen Ränder des linken und rechten Propleuren stossen in der Symmetralebene des Körpers zusammen.

Die obere Randleiste Taf. III, *bc* ist schwach concav und die dünnste. Mächtig entwickelt erscheinen die vordere und hintere Randleiste, (Taf. III, *ac*), die gewissermassen als Strebe- Pfeiler fungiren, indem sie den kräftigsten Muskeln parallel liegen und als Stützen der die Flügel bewegenden Hebel wirken. Die untere Randleiste ist die Ursprungsstelle eines Theiles der nach innen ragenden Chitinplatte, die oben erwähnt wurde. Von der unteren, hinteren Ecke des Propleuron geht eine horizontale Chitinleiste nach innen ab, die wesentlich zur Festigung der horizontalen Chitinplatte beiträgt.

Der centrale Theil des Propleuron ist sehr zart und liegt das Pigment, das die Seiten der Libellen auszeichnet, in der weichen unter der Exoskelettplatte befindlichen Haut.

---

<sup>1</sup> Dieses Skelettstück gehört nicht dem Prothorax an, es ist ein Theil des mittleren Skelettringes (Mesothorax) und erscheint der Name dieses Theiles des Mesonotum nur durch die vollkommene Übereinstimmung in Function und Form mit dem Mesopleuron gerechtfertigt.

Von dem hinteren oberen Rande des Propleuron geht ein Fortsatz nach oben ab: der Processus propleurontis.

2. *Processus propleurontis*, Taf. III., *c*. Dieser, als eine Verlängerung der hinteren Randleiste anzusehende starke Chitinfortsatz trägt am Ende eine nach vorn schnabelartig vorspringende Spitze, unter welcher sich das Foramen processus propleurontis (Taf. III., *d*) befindet. Dieses Foramen ist ein tiefer ovaler Querschnitt an der Vorderseite des Processus, durch welchen die Sehnen des Pronator radii primi alae primae und des Abductor alae primae (Taf. III., *A*<sub>1</sub>, *B*<sub>1</sub>) hindurchgehen. Nach rückwärts geht von dem Processus ein horizontales, drehrundes Chitinstück, die Clavicula ab.

3. *Clavicula alae primae*, Taf. III., *n*. Die Clavicula des ersten Flügels liegt unter der Scapula und ist gelenkig mit der Postelavicula alae primae (Taf. III., *z*<sub>1</sub>) verbunden.

Vollkommen ähnlich sind die Verhältnisse der Seitenplatte des zweiten Thorakalsegmentes.

4. *Mesopleuron*, Taf. I., *b*, Taf. III., *efgi*. Dieses Exoskelettstück ist breiter, wie das vorhergehende und kürzer. Es ist nicht rechteckig, sondern trapezförmig, indem die untere Seite länger ist, wie die obere. Die untere Randleiste setzt sich nach innen in eine durch zwei Randleisten gestützte horizontale Chitinplatte fort. Die stärkere obere Randleiste (Taf. III., *fg*) ist S-förmig gekrümmt und wird nach rückwärts zu mälig dicker. Die vordere Randleiste (Taf. III., *ef*) ist mit der hinteren Randleiste des Propleuron durch einen dünnen elastischen Chitinstreifen verbunden. Stärker als die obere Randleiste fungirt sie wie jene des Propleuron als Strebepfeiler. Die hintere Randleiste ist sehr schwach und setzt sich in einen

5. *Processus mesopleurontis*, Taf. III., *g*, fort, der dem des Propleuron völlig gleicht. Das Foramen processus mesopleurontis (Taf. III., *h*) ist etwas seichter; die Sehnen des Pronator radii primii alae secundae und des Abductor alae secundae (Taf. III., *A*<sub>II</sub>, *B*<sub>II</sub>) laufen durch dasselbe hindurch.

6. *Clavicula alae secundae* (Taf. III., *o*) ist stärker, wie jene des ersten Flügels und endet, nicht wie jene mit einem einwärts gebogenen Haken, sondern mit einem kugeligen, an der Postclavicula inserirten Gelenkkopfe.

Das Metapleuron unterscheidet sich wesentlich von den beiden vorderen Pleuren durch den Mangel eines Processus.

7. *Metapleuron*, Taf. I, *c*, Taf. III, *klm*. Die vordere Randleiste (Taf. III, *kl*) des bei Agrioniden dem Propleuron ähnlichen, bei anderen Libellen mehr trapezförmig gestalteten Metapleuron erscheint sehr schwach, ebenso die schwach concave obere Randleiste (Taf. III, *lm*). Mit der hinteren Randleiste grenzt diese letzte Seitenplatte an die Abdominalringe. Der untere Rand besitzt eine schwache nach innen vorspringende Chitinlamelle, die nur an der Vorderseite durch eine von der vorderen unteren Ecke des Metapleuron entspringenden Chitinleiste gestützt wird. Der vordere Rand ist mit der hinteren Randleiste des Mesopleuron verwachsen.

Wir sehen also, dass besonders die Seitenplatten der zwei vorderen Thorakalsegmente für die Befestigung der Flügel wichtig erscheinen.

Viel verwickelter als diese Verhältnisse der Seitenplatten erscheinen jene der Rückenplatten, die wir im Folgenden kennen lernen wollen.

8. *Pronotum* (Taf. I,  $n_1$ , Taf. III,  $N_1$ ). Das Pronotum deckt in Form zweier nach vorn kielförmig verlängerter Platten das rautenförmige Stück des Rückens zwischen dem Mesonotum und den beiden Propleuren. Die vordere Platte erscheint  $\vee$ -förmig; die Spitze liegt den vorderen oberen Ecken der Propleuren an. Die hintere  $\top$ -förmige Platte übergreift mit ihrem hinteren Rande die Scapula alae primae ein wenig und ist mit dem Vorderrande des Mesonotum fest verbunden.

9. *Mesonotum*, Taf. I,  $n_2$ ; Taf. III,  $N_2$ . Das Mesonotum füllt den zum ersten Flügelpaare gehörigen Theil des Rückens aus, und trägt auf der Innenseite eine grosse Zahl von mehr oder minder isolirten Chitinstücken, deren Aufgabe es ist, die angewandte Muskelkraft auf die Vorderflügel zu übertragen.

10. *Metanotum*, Taf. I,  $n_3$ , Taf. III  $N_3$  ähnelt dem vorhergehenden sehr. Es ist nur durch eine dünne Chitinplatte und einem einzigen Paare von Leisten mit dem Mesonotum verbunden. Rückwärts wird das Metanotum von den oberen Rändern der sich fast berührenden Metapleuren begrenzt. In der Mitte des Vorderrandes des Mesonotum liegt die

11. *Subscapularis alae primae*, Taf. III,  $S_1$ . Dies ist ein sehr starker, transversal liegender Chitinstab, der vorn in der Mitte concav und nach hinten in einen Fortsatz ausgezogen ist.

Die beiden lateralen Enden dieses Chitinstabes liegen, wie ein Theil des Hinterrandes des Pronotum, unter dem Innenrande der Scapula alae primae. Beim Abwärtsbewegen des Flügels stützt sich die Scapula auf diese Subscapularis, während sie, als einarmiger Hebel wirkend, sammt dem Flügel durch den Flexor alae primae nach abwärts gezogen wird.

12. *Processus anticus mesonoti*, Taf. III,  $P_1$ . Von der Mitte der Unterseite der Subscapularis alae primae ragt ein starker in der Symmetralebene gelegener Chitinfortsatz nach unten und hinten, an dessen Spitze ein Ligament inserirt, das die Muskelgruppen der beiden Seiten trennt, und an dem der Darmcanal zum Theil wie an einem Mesenterium aufgehängt erscheint.

13. *Processus posticus mesonoti*, Taf. III,  $P_2$ . An einer dünnen, bogenförmigen, nach vorne concaven Chitinleiste des Mesonotum, die dicht hinter der Subscapularis gelegen ist, entspringt dieser, dem vorhergehenden parallel gestellte Fortsatz. Er übertrifft den Processus anticus an Länge und ist die oben erwähnte mesenteriumartige Haut auch an der Spitze dieses Fortsatzes angewachsen.

14. *Subscapularis alae secundae*, Taf. III,  $S_{II}$ . Dieses ebenfalls sehr starke transversale Chitinstück ist dem entsprechenden im Mesonotum nur der Function nach ähnlich. Am Vorderrande des Metanotum gelegen bildet es einen nach vorn convexen Chitinstab, dessen Enden unter den Innenrand der Scapulae alae secundae liegen. Der grösseren Entfernung der Hinterflügelinsertionsstellen von der Symmetralebene gemäss ist dieses Chitinstück derart verlängert, dass es die Subscapularis des vorderen Flügelpaares an Länge um mehr als das dreifache übertrifft. Das Ende, auf das sich bei der Wirkung des Flexor alae secundae die Scapula stützt, ist viel stärker wie das Ende der vorderen Subscapularis. Es ist dies dadurch bedingt, dass hier der ganze Druck der Scapula durch die Subscapularis ausgehalten werden muss, während vorne der Druck auf Subscapularis und Pronotum vertheilt wird. Die Subscapularis alae secundae entbehrt der

Fortsätze nach innen, dafür geht von ihrer Mitte ein Paar von Chitinleisten nach vorne ab: die

15. *Crista postica mesonoti*, Taf. III,  $q_1$ . Dies sind zwei schwache Chitinleisten, die vorne mit den Subligamentstücken gelenkig verbunden sind. Diese Leisten erscheinen als Stützen der die Hebung des fünften Strahles besorgenden Skelettstücke. Sie gehören dem Mesonotum an.

16. *Crista postica metanoti*, Taf. III,  $q_2$ . Sie ist der des mittleren Rückentheiles in Lage und Bau ähnlich. Sie entspringt von einer transversalen leistenartigen Verdickung in der Nähe des Hinterrandes des Metanotum und endet mit breiter Gelenkplatte hinter dem centripetalen Ende des fünften Strahles des zweiten Flügels. Sie fungirt zum Theil als Stütze der Basilarstücke des fünften Strahles, zum Theil als Hemmungseinrichtung, um einer übergrossen Wirkung des Ligamentum alae secundae entgegenzutreten. Sie ist, wie alle dem Hinterrande des Hinterflügels angehörige Skelettstücke grösser, wie die entsprechenden des Vorderflügels, und demgemäss bedeutend stärker, als die *Crista postica mesonoti*. Natürlich bedarf der viel grössere hintere Theil des Hinterflügels viel stärkerer Basilartheile, wie der entsprechende weit kleinere Theil des Vorderflügels.

17. *Condylus mesonoti*,<sup>1</sup> Taf. III,  $M_1$ . Diese mächtige Chitinverdickung des Mesonotum liegt etwas hinter der Mitte der mittleren Rückenplatte in der Symmetralebene. Sie besteht aus einer paarigen, annähernd rechteckigen lateral verbreiterten Chitinmasse. An dem hinteren seitlichen Rande des Condylus ist auf der Oberseite das Ligamentum alae primae inserirt, während sich seitlich und etwas tiefer gelegen ein Gelenkkopf findet, der sich mit dem centripetalen Ende des Subligamentum alae primae zu einem Rollengelenke ohne Hemmungseinrichtung mit horizontaler weit rückwärts die Symmetralebene schneidender Gelenksaxe, verbindet. Vordem Condylus liegt ein nach hinten concav gebogener Chitinstab, der den Condylus zum Theile umfasst und sich nach seitwärts und wenig nach vorne in die Supralamina alae primae fortsetzt. Der centripetale Theil dieses Stabes ist sehr dünn und

<sup>1</sup> Mesocutellum der Entomologen.

elastisch, so dass der Endtheil am Condylus mehr minder festgeheftet auf und ab bewegt werden kann.

18. *Condylus metanoti*, Taf. III,  $M_2$ . Der Condylus der hinteren Rückenplatte ist dem der mittleren ganz ähnlich. Er ist durch die bessere Ausbildung des Gelenkkopfes für das Subligamentum ausgezeichnet und liegt relativ etwas weiter vorne, so dass die von ihm zum fünften Strahle des Hinterflügels abgehenden Stücke weniger steil auf die Symmetralebene zu stehen kommen, wie dies beim Vorderflügel, wo diese Stücke fast senkrecht auf jener Ebene stehen, der Fall ist. Der in die Supralamina alae secundae sich fortsetzende Stab ist nicht so innig mit diesem, als der entsprechende mit dem vorderen Condylus verbunden.

19. *Lamina tensoris alae primae*, Taf. III,  $T_1, t_1$ . Diese seitlich von dem Processus mesonoti gelegene Platte ist die Endplatte des Tensor alae primae und vertritt als solche physiologisch die Stelle der Chitinbecher von Chabrier in welchen die mit Sehnen versehenen Muskeln enden. Sie besteht aus zwei getrennten Stücken der Pars major (Taf. III,  $T_1$ ) und der Pars minor (Taf. III,  $t_1$ ). Beide Stücke sind horizontale Platten, deren hintere breite Ränder mit der Supralamina verbunden sind. Vorne verschmälern sich beide Theile und laufen in runde Chitinstäbe aus. Der, der Symmetralebene näher gelegene Theil ist der grössere (Pars major).

Die Stäbe, mit welchen die beiden Platten vorne enden, sind mit der Subscapularis gelenkig verbunden. Diese Enden der Stäbe erscheinen in die Masse der Subscapularis eingesenkt und am Ende derart verdickt, dass sie nicht herausgezogen werden können. Durch einen elliptischen Querschnitt dieser Gelenkköpfe wird das Gelenk zu einem Rollengelenke, indem dadurch die Bewegung nur in einer Ebene ermöglicht wird. Die Gelenksaxe liegt horizontal und schneidet die Symmetralebene dicht hinter der Subscapularis. Der von dem Tensor auf die Lamina ausgeübte Zug wird auf die Supralamina übertragen; die beiden Theile der Lamina alae primae wirken als einarmige Hebel und ziehen bei der Contraction des Tensor alae primae die Sublamina alae primae nach abwärts.

20. *Lamina tensoris alae secundae*, Taf. III,  $T_{II}$ ,  $t_{II}$ . Die Lage dieser Endplatte des Tensor alae secundae stimmt mit jener der vorderen Lamina überein. Im Allgemeinen erscheint sie viel grösser, so dass die beiden durch die zwei Insertionsfelder der beiden Tensorbündel bezeichneten Theile, Pars major und minor, ihrer ganzen Länge nach mit einander verschmelzen. An ihrem hinteren Ende erscheint die *Lamina tensoris alae secundae* abgerundet, das Vorderende setzt sich nicht in einen Chitinstab fort, sondern verschmälert sich nur ein wenig.

Der Hinterrand ist mit der *Supralamina alae secundae* verbunden, während das Vorderende in einer langen transversalen Furche der Hinterseite der *Subscapularis* liegt und sich an dieser wie eine Thüre an den Angeln auf und abbewegt. Die Axe dieses Gelenkes liegt horizontal, fast senkrecht auf die Symmetralebene. Bei der Contraction des Tensor alae secundae wird die Lamina nach abwärts bewegt und zieht, als einarmiger Hebel wirkend, die darüber liegende *Supralamina* nach sich.

21. *Supralamina alae primae*, Taf. III,  $w_1$ . Dieses bereits mehrfach erwähnte Chitinstück stellt einen am centrifugalen Ende stark verdickten, von hinten und innen nach vorn und aussen verlaufenden Chitinstab dar. Sie übertrifft die *Subscapularis* an Länge und reicht etwas weiter als die Lamina. Der dünne Stab, mit dem sie dicht vor dem *Condylus mesonoti* entspringt, ist mit diesem verbunden. Biagsam und elastisch, gestattet dieser Stab eine Bewegung des Endtheiles in verticaler Richtung. In der Mitte ihrer Länge ist die *Supralamina* mit dem Hinterrande der *Lamina alae primae* verwachsen. Vor dem centrifugalen Ende findet sich auf der Hinterseite eine Gelenkgrube zur Aufnahme des Gelenkkopfes des *Condylus supralaminae alae primae* (Taf. III,  $x_1$ ). Das Ende selbst ist nach oben gebogen und trägt auf der Oberseite eine Rinne zur Aufnahme schmaler Fortsätze dreier Chitinstücke des *Interbasilare anticus*, *Interbasilare posticus* und *Basilare radii tertii alae primae*. Wie oben auseinandergesetzt wurde, bewegt sich die *Supralamina* in Folge der Elasticität ihres am *Condylus* befestigten Stieles, an diesem federnd auf und ab. In der Gleichgewichtslage erscheint die *Supralamina* annähernd horizontal gelagert. Durch die vom Tensor bewirkte Abwärtsbewegung werden die drei oben erwähnten, am centri-

fugalen Ende der Supralamina angehefteten Chitinstücke nach abwärts gezogen und zugleich wird der elastische Stiel, einem Bogen gleich, gekrümmt und gespannt.

22. *Supralamina alae secundae*, Taf. III, w<sub>11</sub>. Diese erscheint zwar der vorderen gleichgelagert, ist aber an ihrem Ende weniger verbreitert, wie die vorhergehende. Die Aufwärtskrümmung des centrifugalen Endes ist hier stärker ausgesprochen und umfasst dieser hakenförmige Theil auch hier die dünnen Fortsätze der drei entsprechenden Chitinstäbe. Etwas länger als die *Supralamina alae primae*, bleibt sie doch hinter der Länge der *Subscapularis alae secundae* zurück. Sie steht, der mehr nach rückwärts gerichteten Lage aller Theile des Metanotum gemäss, steiler auf der Symmetralebene als die vordere *Supralamina*. Die vom *Tensor alae secundae* durch die *Lamina* bei der Construction jenes Muskels übertragene Bewegung nach abwärts biegt und spannt den dünnen, am *Condylus metanoti* angehefteten Stiel und zieht die drei centrifugalen Chitinstücke: *Interbasilare anticus*, *Interbasilare posticus* und *Basilare radii tertii alae secundae* nach abwärts.

Wenn der *Tensor alae secundae* zu wirken aufhört, schnellt die *Supralamina* in Folge der Wirkung des elastischen Stieles in ihre frühere Lage zurück und überträgt dann den drei erwähnten Chitinstücken ihre Bewegung nach aufwärts.

23. *Subligamentum alae primae*, Taf. III, p<sub>1</sub>. Dieses Skelettstück ist ein schwacher, vom *Condylus mesonoti* nach aussen und wenig nach hinten verlaufender Chitinstab. Es endet an der Innenseite des *Intrabasilorum posticus* und erreicht ungefähr die Länge der *Supralamina*. Es besteht aus einem verdickten Streifen des *Mesonotum*, auf welchem sich zwei nach aussen spitz zulaufende Chitinleisten erheben. An der hinteren Ecke des *Condylus mesonoti* befindet sich ein oben näher beschriebener Gelenkkopf, den das centripetale Ende des *Subligamentum* als Gelenkpfanne umgibt. Das Gelenk ist ein Rollengelenk. Die Bewegung des *Subligamentum* erfolgt in verticaler Richtung. Die Gelenksaxe liegt horizontal und schneidet die Symmetralebene weit hinter dem *Condylus mesonoti*.

Ungefähr an die Mitte der Hinterseite des *Subligamentum alae primae* angelegt, befindet sich die vordere Endplatte der *Crista*

postica mesonoti (Taf. III,  $q_1$ ). Das centrifugale Ende ist mit dem Hinterende des Interbasilare posticus verbunden. Bei der durch die abwechselnde Wirkung des Tensor alae primae und des elastischen Stieles der Supralamina hervorgerufenen rythmischen Auf- und Abbewegung dieses Theiles des Mesonotum wird das Subligamentum mitbewegt. Seine Function ist die, der allzugrossen Wirkung des Ligamentum alae primae entgegenzutreten, wie dies auch zum Theile die Function der oben besprochenen Crista postica mesonoti ist.

24. *Subligamentum alae secundae*, Taf. III,  $p_{II}$ . Dieses stimmt zwar in Lage und Richtung mit dem vorhergehenden überein, erscheint aber etwas mehr nach rückwärts gerichtet und unvergleichlich mächtiger entwickelt. An diesem Chitinstück sieht man die mächtigere Entwicklung aller dem Hinterrande des Hinterflügels angehörenden Skelettstücke am deutlichsten ausgeprägt. Das Subligamentum alae secundae ist das stärkste Skelettstück des ganzen Metanotum. Das dem Gelenke am Condylus mesonoti ähnliche Gelenk besitzt keine Hemmungseinrichtung. Der Gelenkkopf des Condylus mesonoti ist viel weiter vorstehend, wie jener des Condylus mesonoti. Die Function des Subligamentum alae secundae ist die gleiche, wie die des vorderen Subligamentum.

25. *Interbasilare anticus alae primae*, Taf. III,  $\rho_1$ . Dieses Skelettstück ist ein ausserhalb der Lamina alae primae gelegener Chitinstab, der von der Oberseite der Subscapularis zum centrifugalen Ende der Supralamina alae primae hinzieht. Es liegt annähernd horizontal, seine Längsaxe schneidet die Symmetralebene vor der Subscapularis. Gegen das freibewegliche Ende hin ist das Interbasilare anticus verdickt; ober dem Gelenkkopfe, mit dem es an der Subscapularis befestigt ist, aber etwas eingeschnürt. Das Gelenk besteht aus einer ovalen Pfanne auf der Oberseite der Subscapularis, dicht neben der Pfanne für den Stiel der Lamina pars minor und ermöglicht dem mit einem elliptischen Querschnitte versehenem Gelenkkopfe eine Bewegung um eine Axe. Die Axe liegt horizontal und schneidet die Symmetralebene vor dem Condylus mesonoti. Im äusseren Drittel des Interbasilare anticus ist die Suprascapularis (Taf. III,  $s_1$ ) angeheftet. Das centrifugale Ende setzt sich in einen dünnen, kurzen Stab fort, der, wie oben erwähnt, mit dem äusseren Ende der Supralamina

verbunden ist. Das Interbasilare anticus wird von der Supralamina alae primae auf- und abbewegt und theilt also alle Bewegungen der Lamina alae primae.

26. *Interbasilare anticus alae secundae*, Taf. III,  $\rho_{II}$ . Es ist, wie die Lamina des Metanotum stärker und grösser als das entsprechende Stück des Mesonotum und liegt der Symmetralebene mehr gleichlaufend, wie das entsprechende vordere Stück; auch hier finden wir eine Einschnürung in der Nähe der Basis und dem Ende zu eine Verdickung. Das Gelenk mit der Subscapularis ist nicht wie das des vorderen Interbasilare anticus aus einer ovalen Pfanne und einem eiförmigen Gelenkkopfe zusammengesetzt, sondern wie das Gelenk der Lamina alae secundae eine Furche, in der der horizontal ausgebreitete Basaltheil des Interbasilare posticus alae secundae liegt. Das hintere Ende ist durch einen dünnen Stab mit der Supralamina verbunden. Von der Mitte der Verdickung entspringt die Suprascapularis alae secundae. Das ganze Chitinstück wird mit der Lamina an der Subscapularis auf- und abbewegt.

27. *Interbasilare posticus alae primae*. Taf. III,  $\pi_1$ . Dieses ist ein ziemlich kurzer, vom centrifugalen Ende der Supralamina nach rückwärts verlaufender Chitinstab. An seinem hinteren Ende ist er knopfförmig verdickt und trägt hier einen nach aussen gerichteten Fortsatz. Dieses Skelettstück ist durch einen kurzen Stab mit dem Ende der Supralamina verbunden.

Von der äusseren Seite, ungefähr in der Mitte, entspringt ein zur Suprascapularis hinziehender schwacher Chitinstab. Der nach aussen gerichtete Fortsatz ist mit dem centripetalen Ende des fünften Strahles verbunden. Bei starker Contraction des Ligamentum alae primae kommt der fünfte Strahl auf die knopfförmige Verdickung des hinteren Endes zu liegen. Die Bewegung des äusseren Endes der Supralamina wird auf dieses Interbasilare posticus alae primae übertragen, jedoch etwas durch die federnde Wirkung des Basaltheiles abgeschwächt. In dieser Art wird die Bewegung der Lamina auf das innere Ende des fünften Strahles übertragen, das also mit dem hinteren Ende des Interbasilare bei der Contraction des Tensor alae primae nach unten, bei der Wirkung des elastischen Supralaminastieles nach oben bewegt wird.

28. *Interbasilare posticus alae secundae*, Taf. III,  $\pi_{II}$ . Das Interbasilare posticus des Metanotum ist dem entsprechenden

Stücke des Mesonotum überaus ähnlich; es erscheint nicht wie jenes nach aussen concav, sondern verläuft mehr gerade der Symmetralebene parallel. Der nach aussen abgehende Fortsatz des Hinterendes ist kürzer, wie der entsprechende Fortsatz des Interbasilare posticus alae primae. Der hintere Theil kommt bei starker Contraction des Ligamentum alae secundae zwischen dem centripetalen Ende des fünften Strahles und dem äusseren Ende des Subligamentum zu liegen. Durch den erwähnten Fortsatz wird die Bewegung der Lamina auf das innere Ende des fünften Strahles im gleichen Sinne, ebenso wie beim vorderen Interbasilare posticus übertragen.

29. *Basilare radii tertii alae primae*, Taf. III,  $u_1$ . Dieses Basilare ist ein winkelförmig gebogener Chitinstab. Die Spitze des Winkels liegt nach aussen, unten und vorne. Der vordere kürzere Ast liegt tiefer als der hintere längere. Der vordere Schenkel endet mit einem, am centrifugalen Ende der Supralamina befestigten Chitinstift. Der nach hinten und oben verlaufende hintere Schenkel endet mit einem am Interbasilare posticus inserirten dünnen Chitinstab, der federnd wirkt. Von der Mitte dieses Hinterschenkels geht ein Chitinstab horizontal nach innen ab, der mit dem nach vorne gewendeten Condylus supralaminae endet.

In dem Winkel gleitet das innere Ende des dritten Strahles hin und her. Es erscheint also das Basilare radii tertii alae primae mit der Supralamina durch ein Kugelgelenk und eine Verwachsung fest verbunden und hat demnach die Aufgabe, die durch den Tensor und den elastischen Stiel der Supralamina bewirkte Auf- und Abbewegung im gleichen Sinne auf das centripetale Ende des dritten Strahles zu übertragen.

Das Gelenk zwischen diesen Stücken ist ein Charniergelenk und es werden die Bewegungen des Basilare radii tertii in gleicher Weise auf den dritten Strahl übertragen, ob derselbe weit ausgezogen oder tief hineingeschoben ist.

30. *Basilare radii tertii alae secundae*, Taf. III,  $u_{II}$ . Dieses Stück ist dem vorderen entsprechenden ganz ähnlich, nur erscheint es etwas mehr schlingenförmig, indem die beiden Schenkelmitten einander genähert sind.

Die Verbindung mit dem *Condylus supralaminae* ist länger wie am selben Basilare des ersten Flügels. In der Schlinge des Winkels gleitet das centripetale Ende des *Radius tertius alae secundae* hin und her. Die Function ist die gleiche wie beim ersten Flügel. Die Bewegungen der *Lamina alae secundae* werden im gleichen Sinne durch das Basilare *radii tertii* auf das innere Ende dieses Strahles übertragen.

31. *Condylus supralaminae alae primae*, Taf. III, *x*<sub>1</sub>. Dieser schon mehrfach erwähnte Vorsprung der Hinterseite des äusseren Endes der *Supralamina* ist ein mit dieser durch eine Art Kugelgelenk sehr fest verbundener kegelförmiger Chitinzapfen, der sich mit dem Basilare *radii tertii alae primae* verbindet. Er trägt wesentlich zur festen Verbindung dieses Skelettstückes mit der *Supralamina* bei.

32. *Condylus supralaminae alae secundae*, Taf. III, *x*<sub>II</sub>. Dieser stimmt mit dem vorhergehenden überein. Er erscheint etwas schwächer und kürzer.

33. *Suprascapularis alae primae*, Taf. III, *s*<sub>1</sub>. Dieses Skelettstück besteht aus einem flächenhaft ausgebreiteten, horizontalen, im Allgemeinen dreieckigen Chitinstücke, das zwischen den äusseren Enden der *Subscapularis* und *Supralamina* liegt. Die hintere, innere Spitze des Dreieckes ist mit dem *Interbasilare anticus*, wie schon erwähnt, verbunden. Die vordere Spitze setzt sich in einen drehrunden, nach vorne und aussen gerichteten Fortsatz aus, der mit einer knopfförmigen Verdickung über dem äusseren Rande des vorderen Theiles der *Scapula* endet. Die hintere äussere Ecke endlich erscheint nur schwach ausgezogen und endet ohne Verdickung über dem inneren Rande des Mittelfeldes der *Scapula*. Mit dem *Interbasilare anticus* erscheint die *Suprascapularis* verwachsen. Die beiden äusseren Dreieckecken aber enden in Gruben der *Scapula* oberseite gelenkartig. Die Bewegungen des *Interbasilare anticus* werden der *Subscapularis alae primae* gleichsinnig übertragen und durch sie dem Innenrande der *Scapula* mitgetheilt. Bei der *Contraction* des *Tensor* wird der *Scapulainnenrand* also gesenkt, bei dem *Emporschnellen* des *Supralaminastieles* gehoben.

34. *Suprascapularis alae secundae*, Taf. III, *s*<sub>II</sub>. In Function und Lage stimmt sie mit der vorhergehenden überein; sie

erscheint mehr langgestreckt und ist die vordere Spitze des Dreieckes nicht in einen so langen Fortsatze ausgezogen, wie vorne. Sie überträgt alle Bewegungen gleichsinnig auf die Scapula alae secundae, weil ihre Verbindungen mit den Nachbarstücken ebenso beschaffen sind, wie die beim ersten Flügel.

35. *Basilare radii quarti alae primae*, Taf. III,  $y_1$ . Dieses ist eine starke von der Mesonotalplatte nach innen vorragende Chitinleiste, die vom hinteren Ende des Interbasilare posticus nach vorne und aussen verläuft. Sie ist in der Mitte am dicksten und nach hinten ein wenig convex. Von ihrem inneren Ende geht ein Fortsatz nach vorne und innen unter ungefähr rechtem Winkel ab, sich mit dem Interbasilare posticus fest verbindend. Ausserdem erscheint der Haupttheil des Basilare alae primae mit jenem mehrfach erwähnten Chitinfortsatze verwachsen, der vom hinteren Ende des Interbasilare posticus nach aussen zieht. Von dem äusseren Ende des Basilare geht ein Chitinstab nach innen und oben ab. Die Leiste trägt wesentlich zur Festigung des zwischen dem dritten und fünften Strahle gelegenen Theiles des Mesonotum bei. Ihrem centrifugalen Ende zu ist diese Leiste mit dem darunter liegenden Basilare radii quinti verbunden, so dass das Basilare radii quarti als zweiarmiger Hebel wirkt und die ihm vom Interbasilare posticus mitgetheilten Bewegungen in entgegengesetzter Richtung auf das innere Ende des vierten Strahles überträgt. Durch die Vermittlung dieses Skelettstückes wird also bei der Contraction des Tensor alae primae der vierte Strahl gehoben, bei der Wirkung des elastischen Supralaminastieles aber der vierte Strahl gesenkt.

36. *Basilare radii quarti alae secundae*, Taf. III,  $y_{II}$ . Dieses Stück ähnelt der Lage nach dem vorhergehenden. Es ist viel stärker, da es zum Basilartheile des Hinterrandes gehört und nicht in der Mitte am dicksten, sondern mehr gleichförmig mächtig. Die Verbindungsweise mit den Nachbarstücken und die Function stimmt mit der des vorhergehenden Basilare radii quarti alae primae vollkommen überein, so dass die Wirkungen des Tensor alae primae und des elastischen Supralaminastieles in entgegengesetzter Richtung auf den vierten Strahl durch das Basilare radii quarti alae secundae übertragen werden.

37. *Crista adductoris alae primae*, Taf. III,  $v_1$ . Diese starke, vom Mesonotum nach innen ragende Chitinleiste liegt dicht hinter dem inneren Ende des dritten Strahles. Sie ist stark nach vorne concav und steht schief, so dass das centrifugale Ende nach aussen und hinten liegt. Sie dient dem Adductor radii quinti zur Anheftung.

38. *Crista adductoris alae secundae*, Taf. III,  $v_{II}$ . Sie erscheint weniger concav und weniger schief gestellt als die vordere, der sie sonst in jeder Beziehung vollkommen gleicht. Sie dient dem Adductor radii quinti alae secundae zur Anheftung.

39. *Postclavicula alae primae*, Taf. III,  $z_1$ . Die Postclavicula des ersten Flügels ist eine kleeblattförmige Chitinplatte, deren vorderer Rand mit dem hinteren Ende der Clavicula verwachsen erscheint. Sie liegt gerade unter dem dritten Strahl. Bei der Bewegung des inneren Endes dieses Strahles nach abwärts (bei der Contraction des Tensor) wirkt die Postclavicula, auf die der dritte Strahl dann zu liegen kommt, als Unterstützung des in diesem Falle als zweiarmigen Hebel fungirenden dritten Strahles. Durch ihre feste Verbindung mit der dem Propleuron angehörenden Clavicula scheint sie zu diesem Zwecke besonders geeignet.

40. *Postclavicula alae secundae*, Taf. III,  $z_{II}$ . Die Postclavicula des zweiten Flügels tritt uns als ein nach aussen und hinten convexer Bogen entgegen, der aussen und hinten das Hinterende der Clavicula umgibt. Der Function nach ist sie der vorhergehenden ähnlich, indem sie dann zur Unterstützung des dritten Strahles dient, wenn dieser als zweiarmiger Hebel wirkt.

41. *Basilare radii quinti alae primae*, Taf. III,  $r_1$ . Dieses Skelettstück liegt zwischen der Postclavicula und dem fünften Strahl. Es besteht aus mehreren Chitinleisten des Mesonotum, die nach hinten convergiren und sich zu einem massiven Chitinstücke vereinigen, das hinten in eine Art Gabel ausläuft. Die beiden Zinken der Gabel liegen übereinander, die untere etwas weiter nach aussen. Diese Gabel umschliesst die vordere Seite des fünften Strahles an einer dem centripetalen Ende desselben sehr nahe gelegenen Stelle, dicht neben dem Insertionsfelde des Adductor radii quinti alae primae, mehr nach aussen; noch centrifugaler liegt die Insertionsstelle der Sehne des Flexor radii

quinti. Durch die Wirkung des Adductor und des Ligamentum alae primae wird der fünfte Strahl hin und her bewegt, so dass er in dieser, als Charniergelenk anzusehenden Gabel auf und ab gleitet. Ihre Aufgabe ist bei allen Flügellagen, den einmal als ein-, einmal als zweiarmigen Hebel fungirenden fünften Strahl zu unterstützen.

42. *Basilare radii quinti alae secundae*, Taf. III,  $r_{II}$ . Dieses Skelettstück besteht nur aus einem nach innen concaven, gebogenem Chitinstabe, der am Hinterende in eine starke Gabel ausläuft. Wie das Basilare radii quinti des Vorderflügels ist auch dieses mit dem Basilare radii quarti verbunden; reicht aber nach vorne weiter, wie das vorhergehende, bis zur crista adductoris, wo es mit einem nach aussen ziehenden Fortsatze endet. In der Function stimmt dieses Basilare mit dem vorhergehenden vollkommen überein.

Alle diese Stücke können als Theile der Rücken- und Seitenplatten des Thorax angesehen werden. Die nun folgenden gehören dem Flügel an und sie erscheinen als centripetale Fortsetzungen der einzelnen Strahlen. Wir wollen sie, nach den Strahlen geordnet, besprechen.

#### Der erste Strahl.

43. *Scapula alae primae*, Taf. I,  $s_1$ , Taf. III,  $\beta_1$ . Die Scapula des ersten Flügels ist ein grosses starkes flächenhaft ausgebreitetes Chitinstück, das die Basis des ersten Strahles bildet.

Sie erscheint als ein Rechteck mit abgestumpften Ecken, die längeren Seiten gehen von innen und vorne nach aussen und hinten. Sie liegt annähernd horizontal (Ruhelage), der vordere Rand ist nach abwärts gebogen. Man kann an ihr drei Theile, das Vorder-, Mittel- und Hinterfeld unterscheiden; jedes dieser Felder besteht aus einer dünnen Chitinplatte mit starken Randleisten. Das Vorderfeld ist das kleinste, nimmt etwa den fünften Theil der ganzen Scapula ein und erscheint länglich-elliptisch. Die Randleisten der Felder stehen senkrecht auf die langen Rechteckseiten der Scapula. Am Innenrande der Vorderfeldrandleiste befindet sich auf der Oberseite eine kleine Grube zur Aufnahme des verdickten Endes des vorderen Fortsatzes der Suprascapularis. Das Mittelfeld nimmt die mittleren zwei Viertel der

Scapula ein und ist durch eine diagonal von der äusseren hinteren zur inneren vorderen Ecke verlaufende Chitinleiste gefestigt. Am hinteren inneren Rande derselben findet sich auf der Oberseite eine Grube zur Aufnahme des Endes des hinteren äusseren Fortsatzes der Suprascapularis. In der Mitte der Unterseite, dicht vor der diagonalen Leiste, liegt die Insertionsstelle der Sehne des Flexor alae primae. Das Hinterfeld ist ein spitzes gleichschenkeliges Dreieck, dessen Spitze nach innen liegt. Der äussere Rand dieses Feldes ist stark verdickt und trägt den Humerus, der mit der Scapula durch ein Rotationsgelenk verbunden ist. Bei der Contraction des Flexor stützt sich die Scapula an das Ende der Subscapularis und bewegt sich demnach der äussere, den Humerus tragende Theil derselben nach abwärts; sie wirkt in diesem Falle als einarmiger Hebel. Wenn durch die Contraction des Tensor die Suprascapularis nach unten gezogen wird, so stützt sich die Scapula ebenfalls auf das Ende der Subscapularis. Nun liegt aber die Endverdickung der Suprascapularis näher der Symmetralebene als das, als Unterstützungspunkt anzusehende Ende der Subscapularis und wird die Bewegungsrichtung daher umgekehrt. Bei der Contraction des Tensor wird also der centrifugale Rand der Scapula nach oben bewegt und sie wirkt in diesem Falle als zweiarmiger Hebel.

44. *Scapula alae secundae*, Taf. III,  $\beta_{11}$ . Die Scapula des Hinterflügels ist etwas grösser als die vordere. Ihrem Bau, ihrer Gelenkverbindungen und ihrer Function nach stimmt sie mit der Scapula alae primae vollkommen überein. Beide Scapulae bewegen sich ausschliesslich in verticaler Richtung. Die Bewegungsaxe geht durch den Punkt, wo die Scapula auf das Ende der Subscapularis ruht und liegt fast parallel der Längsaxe des Körpers.

45. *Humerus alae primae*, Taf. III,  $\alpha_1$ . Dieses Skelettstück hat einige Ähnlichkeit mit dem Humerus der Wirbelthiere, indem es wie dieser centripetal rotirt und aussen ein Rollgelenk mit Hemmungseinrichtung trägt. Im Allgemeinen ist er ein starker Chitincylinder, ebenso breit als lang. Der Humerus ist lufthohl. Der hohle Raum ist im Vergleiche mit den überaus dicken Wänden sehr klein. Der Humerus besteht aus zwei, durch eine tiefe, in der Ebene des Flügels liegende Einschnürung getrennte Hälften. Er sitzt mit einem Rotationsgelenke dem Hinterfelde der

Scapula auf. Die erwähnte Einschnürung kommt an der Basis, wo beide Hälften verbunden sind, nicht zum Ausdrucke.

Die der Scapula zugekehrte Gelenkfläche erscheint schwach eingedrückt. In dieser Pfanne liegt der Gelenkkopf der Scapula, eine mässige Aufwulstung. Vom hinteren unteren Rande des Humerus geht ein breiter Fortsatz aus, der die Scapula übergreift und viel zur Festigung des Gelenkes beiträgt. Durch die starke Gelenkkapsel und die beschriebene Flächenform kommt ein Gelenk zu Stande, das nur eine Axe hat, welche in der Richtung des ersten Strahles liegt. Die untere der beiden Humerushälften ist mit jener dreieckigen Chitinplatte verbunden, die zwischen den Basen der drei ersten Strahlen senkrecht auf die Richtung derselben ausgespannt ist. An der Oberseite der die untere Hälfte an Grösse weit übertreffenden oberen Humerushälfte ist die Sehne des kleinen Pronator radii primi alae primae inserirt. Die Bewegungen der Scapula werden durch den Humerus unverändert auf den ersten Strahl übertragen.

Bei der Contraction des Pronator radii primii alae primae wird, da seine Sehne an der Oberseite des Humerus inserirt ist und nach unten und vorne zieht, der Humerus von oben nach vorne gedreht, welche Bewegung auch dem ersten Strahle unverändert mitgetheilt wird.

46. *Humerus alae secundae*, Taf. III,  $\alpha_{11}$ . Dieser stimmt mit dem vorhergehenden in jeder Beziehung überein, nur erscheint er etwas schief nach vorne geneigt, wie der in der Richtung des ersten Strahles liegende Humerus alae primae.

47. *Radius primus alae primae*, Taf. III, 1<sub>1</sub>. Dieser von den Entomologen als Costa bezeichnete Strahl ist weitaus der stärkste Strahl des ganzen Flügels. Er spielt demgemäss auch die Hauptrolle bei der Bewegung des Vorderflügels. Die Physiologen Marey und Pettigrew, sowie die Schüler des ersteren nahmen sogar an, dass nur dieser Strahl bewegt würde und der ganze Flügel durch seine Bewegungen allein alle jene Lagen einzunehmen veranlasst würde, die wir thatsächlich beobachten.

Wie wir später sehen werden, fällt dem ersten Strahle allerdings eine grössere Bedeutung zu wie den anderen Strahlen, doch keineswegs eine ausschliessliche.

Der erste Strahl hat in der Nähe seiner Basis einen viereckigen Querschnitt. Eine Diagonale dieses Viereckes liegt in der Flügelebene. Sein vorderer Rand ist gezähnelte. Er ist lufthohl. Dieser diagonale viereckige Bau steht mit dem Bau der ganzen Flügelbasis im Einklange, wo wir immer einzelne Flächenstreifen so gestellt finden, dass die hauptsächlichsten Bewegungsrichtungen des Flügels in sie hineinfallen. Bei der Bewegung nach unten und vorne wirken die vordere obere und untere hintere Seite nach der Kante; bei der Bewegung nach hinten und unten die beiden anderen Begrenzungsflächen nach der Kante. Auf diese Art erscheint der erste Strahl wegen seiner Querschnittsform ganz besonders gegen diejenigen Kräfte, die in Folge des Luftwiderstandes beim Fluge entstehen, gefestigt. Das Gelenk, durch welches er mit dem Humerus verbunden ist, ist ein sehr complicirt gebautes Rollgelenk mit Hemmungseinrichtung. Ein keilförmiger Vorsprung des centripetalen Endes des ersten Strahles greift zwischen die beiden Humerushälften ein. Während zwei andere kleine Vorsprünge der unteren hinteren Seite eine allzugrosse Bewegung nach hinten verhindern, bildet der mediane keilförmige Vorsprung selbst einen Schnabel, der einer etwaigen übergrossen Bewegung nach vorne Schranken setzt. Die Gelenkaxe steht senkrecht auf die Flügelebene und kreuzt also die Bewegungsaxe der Scapula unter einem rechten Winkel. Dicht ausserhalb des Gelenkes ist am vorderen Rande die Sehne des *Abductor alae primae* inserirt. Durch die Contraction des *Abductor* wird der erste Strahl nach vorne bewegt, indem er, als einarmiger Hebel wirkend, sich um obige Axe dreht.

48. *Radius primus alae secundae*, Taf. III, 1<sub>II</sub>. Dieser Strahl stimmt mit dem vorhergehenden in allen Stücken vollkommen überein.

#### Der zweite Strahl.

49. *Radius secundus alae primae*, Taf. III, 2<sub>I</sub>. Dieser Strahl ist sehr schwach und entbehrt jeder selbstständigen Bewegung. Er hat einen rundlichen Querschnitt und ist lufthohl. Durch die oben erwähnte Chitinplatte mit dem Humerus des ersten und dem dritten Strahle an der Basis verbunden, bildet er mit diesen zwei Stücken zusammen ein festes System. Die grosse Beweglichkeit

in horizontaler Richtung kommt durch die Elasticität der Chitinplatte zu Stande, die leicht nach allen Richtungen gebogen werden kann und nur ein Zusammenfallen der drei ersten Strahlen verhindert. Dieser Strahl ist viel tiefer gelegen wie der erste und dritte. Der Flächenstreif zwischen den Basen der beiden ersten Strahlen wirkt bei der Bewegung von oben und vorne nach unten und hinten nach der Kante.

50. *Radius secundus alae secundae*, Taf. III, 2<sub>II</sub>. Wie der ganz gleichgestaltete zweite Strahl des Vorderflügels heisst auch dieser Subcosta. Am Hinterflügel ist der zweite Strahl dem dritten ein wenig näher, wie am Vorderflügel. Es ist dies der einzige Unterschied zwischen beiden.

#### Der dritte Strahl.

51. *Radius tertius alae primae*, Taf. III, 3<sub>I</sub>. Dieses ist der zweitstärkste Strahl des Flügels. In gleicher Höhe mit dem ersten inserirt schliesst er mit dem zweiten einen Flächenstreif ein, der bei der Bewegung nach vorne und unten der Kante nach wirkt. Er wird von den Entomologen als Radius bezeichnet. Sein Querschnitt ist rund und er ist lufthohl. Sein centripetales Ende liegt in der Schlinge des Basilare radii tertii und bildet mit demselben ein Charniergelenk, indem er in der Richtung seiner eigenen Axe in jener Schlinge hin und her geschoben wird. Das innere Ende dieses Strahles erscheint schief abgestutzt und nach vorne gebogen. Wie schon erwähnt, werden die Bewegungen des Basilare radii tertii alae primae dem Strahl ungleichsinnig übertragen, indem dieser sich auf die Postclavicula stützend als zweiarmiger Hebel wirkt. Vom inneren Ende des dritten Strahles gehen zwei Fortsätze, ein oberer, Processus superior und ein unterer, Processus inferior ab. Weiters erscheint er durch dünne Chitinleisten mit dem zweiten Strahle verbunden und geht durch die hintere Ecke der erwähnten dreieckigen Chitinplatte, die ihn mit den beiden vorhergehenden Strahlen verbindet, hindurch. Dieser Strahl dreht sich wie der erste um drei Axen. Durch den Berührungspunkt der Subclavicula und des Radius tertius alae primae geht die horizontale Axe senkrecht auf den Strahl gestellt für die Bewegung des Strahles in verticaler Richtung. Die verticale

Bewegungsaxe für die horizontale Bewegung des dritten Strahles geht durch den Humerus. Die dritte Axe liegt im Strahle selbst, er rotirt bei der Pronation und Supination um dieselbe. Marey hat angenommen, dass der ganze Flügel um den ersten Strahl rotirt; diese Annahme erscheint nur theilweise gerechtfertigt, da der durch Subclavicula und Basilare radii tertii festgehaltene dritte Strahl um den ersten Strahl unmöglich rotiren kann, ohne seine Richtung zu ändern.

52. *Radius tertius alae secundae*, Taf. III, 3<sub>II</sub>. Dieser Strahl stimmt mit dem vorderen dritten Strahle überein. Das innere Ende ist etwas weniger nach vorne gekrümmt. Die Verdickung ausserhalb des Anheftungspunktes ist hier nicht so mächtig und bildet der centrifugale Theil des Strahles keinen so ausgesprochenen Winkel mit dem innerhalb der Verdickung gelegenen Theile, als dieses beim Vorderflügel, wo der dritte Strahl dadurch stark nach hinten convex wird, der Fall ist.

53. *Processus inferior radii tertii alae primae*, Taf. III,  $\delta_1$ . Dieses ist ein von einer Stelle nahe dem inneren Ende des dritten Strahles, von der Unterseite desselben unter spitzem Winkel nach aussen, unten und wenig nach hinten abgehender Chitinstab. Er ist nach vorne und oben convex und ist an der Spitze nach innen hakenartig umgebogen. An dem Haken ist die Sehne des Supinator alae primae inserirt. Durch die Contraction dieses Muskels wird das freie Ende des Processus inferior nach vorne gezogen und hiebei um den dritten Strahl mit diesem von hinten nach unten gedreht.

54. *Processus inferior radii tertii alae secundae*, Taf. III,  $\delta_{II}$ . Dieser Fortsatz des dritten Strahles des Hinterflügels ist etwas schwächer und am freien Ende mit einem nach vorne gekrümmten Haken versehen. Seine Function stimmt mit der des obigen überein.

55. *Processus superior radii tertii alae primae*, Taf. III,  $\gamma_1$ . Dieser Fortsatz liegt dem Inferior gegenüber, und zwar so, dass der Basaltheil des dritten Strahles und seine beiden Fortsätze Processus inferior und superior in einer Ebene liegen, die senkrecht auf die Muskeln (Pronator, Supinator) steht, wie es für ihren Zweck als Handhaben des dritten Strahles auch geboten ist. Der Processus superior ist wenig gekrümmt und schliesst mit dem

dritten Strahle einen ähnlichen Winkel ein, wie der Processus inferior.

Nahe seinem freien Ende ist die Sehne des Pronator alae primae inserirt. Durch die Contraction dieses nach vorne und unten ziehenden Muskels wird das freie Ende des Processus superior nach vorn und unten um den dritten Strahl gedreht, der sich hiebei im gleichen Sinne um die eigene Axe drehend, mit bewegt.

56. *Processus superior radii tertii alae secundae*, Taf. III,  $\gamma_{II}$ . Dieser stimmt mit dem entsprechenden Stücke des ersten Flügels vollkommen überein.

#### Der vierte Strahl.

57. *Radius quartus alae primae*, Taf. III,  $4_I$ . Dieser dünne cylindrische Strahl ist durch einen der Basis sehr nahe gelegenen vorderen Fortsatz mit dem dritten Strahle leicht verbunden; ausserdem ist er durch einige sehr dünne Chitinleisten mit dem Basaltheile des fünften Strahles verbunden. Er entbehrt jeder selbstständigen Bewegung und wird nur passiv von den Nachbarstrahlen mit bewegt. Nur durch das Basilare radii quarti wird ihm die Bewegung der Lamina im umgekehrten Sinne mitgetheilt, doch kann diese nicht als eine selbstständige Bewegung angesehen werden, weil die Nachbarstrahlen auf ganz gleiche Weise sich bewegen.

58. *Radius quartus alae secundae*, Taf. III,  $4_{II}$ . Dieser wie derselbe Strahl des Vorderflügels wird Nervus submedianus genannt. Er ist wie obiger tiefer inserirt, als der dritte Strahl. Das von beiden eingeschlossene Flächenstück wirkt bei der Bewegung von vorne und oben nach unten und hinten nach der Kante. Dieser Strahl entbehrt des nach vorne gerichteten Fortsatzes und erscheint fester mit dem Basilare radii quarti verbunden, als dies beim Vorderflügel der Fall ist. Im Übrigen stimmt er mit Obigem überein.

#### Der fünfte Strahl.

59. *Radius quintus alae primae*, Taf. III,  $5_I$ . Der fünfte Strahl (Nervus subcostalis) ist ein cylindrischer luftthohler, in der Stärke

den dritten Rang einnehmender Strahl, er ist am weitesten rückwärts, und etwas höher inserirt als der vorhergehende.

An der Hinterseite liegen nächst dem centripetalen Ende zwei Höcker. Das ganze innere Ende erscheint schwach kolbig verdickt. An diesem Ende sind zwei Muskeln und ein starkes elastisches Band inserirt. Auch dieser Strahl dreht sich um drei, sich vertical kreuzende Axen. Die verticale Axe geht durch den Humerus (d. h. die auf die Flügelebene senkrecht stehende Axe), allein es dreht sich der fünfte Strahl nicht genau um dieselbe, da er in Folge der Nachgiebigkeit seiner Verbindungsstücke bei der Bewegung in horizontaler Richtung nicht eine kreisförmige, sondern kreisevolutenförmige Bahn beschreibt.

Die horizontale Axe (d. h. die in der Flügelebene liegende) geht durch das Basilare radii quinti und steht senkrecht auf den fünften Strahl. Die dritte Axe endlich ist die Rotationsaxe des dritten Strahles, um welche, bei der Pro- und Supination des Flügels der fünfte Strahl sammt seinem Basilare rotirt, wobei er seine Richtung ändert. Bei der Contraction des Adductor wird der als zweiarmiger Hebel wirkende fünfte Strahl nach rückwärts bewegt, bei der Contraction des Flexor radii quinti aber wird der, dann als einarmiger Hebel wirkende fünfte Strahl nach unten und vorne bewegt. In beiden Fällen ist die Gabel des Basilare radii quinti alae primae die Unterstützungsstelle. Das Ligamentum alae primae zieht den fünften Strahl nach innen, in welchem Falle er in der Gabel seines Basilare, die dann ein Charniergelenk bildet, schleift.

60. *Radius quintus alae secundae*, Taf. III, 5<sub>II</sub>. Dieser Strahl stimmt mit dem vorhergehenden im Allgemeinen überein, nur ist er etwas mehr nach hinten convex und der bedeutenderen Flächenausdehnung des Hintertheiles, des Hinterflügels gemäss, beträchtlich stärker als der fünfte Strahl des ersten Flügels.

#### Der sechste Strahl.

61. *Radius sextus alae primae*, Taf. III, 6<sub>I</sub>. Ob dieser dünne lufthohle cylindrische Stab als Strahl aufzufassen ist, oder nicht, ist schwer zu sagen. Er ist zwar nur ein hinterer Ast des fünften Strahles, liegt aber tiefer wie jener und wiederholt somit die regelmässige tiefere Lage des zweiten und vierten, auch nicht selbst-

ständig beweglichen Strahles. Er geht unter einem spitzen Winkel (bei *Aeschna*  $70^\circ$ , bei *Libellula*  $30^\circ$ , bei *Calopteryx*  $25^\circ$ ) vom fünften Strahle ab und trägt an seiner Innenseite die Membranula.

Er geht allmählig in die hintere Randleiste des Flügels über. Und macht an jener Stelle, wo die Membranula aufhört, einen nach vorne offenen Winkel.

Für jenen Theil des Flügels, der zwischen dem fünften und sechsten Strahle eingeschlossen ist, gelten die Marey'schen Gesetze, nach welchen der Flügel rein mechanisch, durch nur zwei Kräfte und den Luftwiderstand bewegt, alle jene Formen annimmt, die wir beobachten.

Jedoch gelten diese Gesetze eben nur für diesen Theil des Flügels und es ist dieser Theil der kleinere und unbedeutendere, da schon Pettigrew gezeigt hat, dass Insecten, denen man den Hinterrand der Flügel abgeschnitten hatte, noch immer fliegen konnten.

62. *Radius sextus alae secundae*, Taf. III, 6<sub>II</sub>. Dieser Strahl, dem obigen ähnlich, geht bei allen Libellen ausser den Agrioniden unter einem stumpferen Winkel vom fünften Strahle ab, als der sechste Strahl des Vorderflügels. Auch an der Innenseite dieses Strahles finden wir oft eine Membranula.

### Die Flügel.

Taf. IV und V.

Nachdem wir das Skelett, das die Flügel trägt, betrachtet haben, wollen wir auf den Bau der Flügel, d. h. des auf die Luft direct wirkenden Theiles der Flugorgane selbst, eingehen.

Wie dies schon in der Einleitung erwähnt wurde, sind die Flügel dünne, feste und elastische Platten, die deshalb sehr rasch bewegt werden können, weil alle Sehneninsertionsstellen sehr nahe an den Gelenksaxen liegen.

Alle Libellen besitzen zwei ungefähr gleichgrosse und ähnlich gebaute Flügelpaare. Das erste Paar ist gewöhnlich etwas länger und schmaler als das zweite.

Besonders an der Basis unterscheiden sich die Vorder- und Hinterflügel durch die an dieser Stelle oft doppelt so grosse Breite der letzteren.

Die grosse Ähnlichkeit der beiden Flügelpaare, die mit der Analogie der Musculatur und der Chitintheile der beiden flügel-

tragenden Metameren Hand in Hand geht, machte es von vornherein wahrscheinlich, dass die Flügel auf gleiche Weise metamerisch, daher unabhängig von einander wirkten. Pettigrew hat beobachtet, dass Libellen, die man eines Flügelpaares beraubt hatte, ganz gut fliegen konnten. Ich habe diesen Versuch öfter wiederholt und gefunden, dass nicht allein die Libellen mit einem Flügelpaare fliegen können, sondern dass es auch fast gleichgiltig ist, ob man das vordere oder hintere Paar entfernt. Libellen, denen die Vorderflügel fehlen, scheinen nicht so sicher zu fliegen, wie solche ohne Hinterflügel. Dies kommt daher, dass die Insertionspunkte der Hinterflügel weiter rückwärts und tiefer gelegen sind, als jene der Vorderflügel. Für das Insect ist es natürlich leichter, sich in seiner Lage zu erhalten, wenn der Aufhängepunkt höher und weiter vorn liegt, als wenn derselbe bis in das Niveau des Schwerpunktes herabsinkt und nach rückwärts verlegt wird.

Ausserdem zeigen alle meine Momentphotographien beide Flügelpaare in ähnlicher Stellung und es ist daher wohl anzunehmen, dass beide Flügelpaare ebenso wie sie gleichartig gebaut sind auch gleichartig bewegt werden und wirken.

Die Flügel der Libellen bestehen aus einer dünnen, aus zwei Platten zusammengesetzten Membran, die zwischen Chitinleisten ausgespannt ist. Die meist farblose, zuweilen braun oder schwarz tingirte Membran ist elastisch und kann ohne bedeutendem Kraftaufwand gedehnt und verzerrt werden. Die Chitinleisten, die mehr minder als Skelett der Flügel anzusehen sind, zeigen verschiedene Dicke und verschiedene Querschnittsformen.

Die kleinen „Adern“ sind rund, die grösseren oft von elliptischem oder viereckigem Querschnitt. Die kleineren Chitinleisten des Flügels sind lufthohl wie die Federkiele der Vögel. Die ganze zwischen den Adern ausgespannte Membran ist trocken und todt. Blut kreist nur in den grossen Rädien, doch nur in geringer Menge, da der grössere Theil der Chitinröhren von Tracheen ausgefüllt ist.

Diese Verminderung des Blutquantums in den Libellenflügeln kommt ihren Trägern sehr zu Statten, da dadurch ungemein leichte Organe erzielt werden. Desshalb sind auch die Libellenflügel viel leichter als die immer blutgefüllten Flügel der Schmetterlinge.

Die Basilartheile der sechs Strahlen, mit denen die Flügel am Körper inserirt sind, liegen, wie das erwähnt wurde, keineswegs in einer Ebene, sondern so, dass der zweite und vierte Strahl um vieles, der sechste um etwas tiefer liegt als die übrigen.

Durch die Anordnung der Strahlen wird eine Längsfaltung der Flügelfläche bedingt. Pettigrew und Marey haben die Flügel als einfache windschiefe Flächen angesehen und haben die, besonders bei den Libellenflügeln so deutlich hervortretenden Knickungen nicht beschrieben.<sup>1</sup>

Der erste, dritte und fünfte Strahl liegen allerdings meist in einer windschiefen Fläche. Jedoch ist das nicht von so grosser Bedeutung, da diese Fläche keineswegs eine bestimmte unveränderliche ist und sich während der Flugbewegung immerfort verdreht, ja sogar umkehrt, so dass in einem Augenblicke während jedes Flügelschlages die drei ungeraden (1, 3, 5) Strahlen in eine Ebene zu liegen kommen.

Auch die Chitinleisten oder Adern des Flügels sind nicht unbeweglich, sondern elastisch biegsam. Und es kommt die nöthige Starrheit des Flügels nicht durch die Starrheit einzelner Adern, sondern durch die den Gesetzen der Mechanik gemässe Anordnung derselben zu Systemen von festen Stäben zu Stande. Das Pterostigma und die Farbe der verschiedenen Theile des Flügels, sowie andere systematisch wichtige Details haben für den Mechanismus dieser Stabverbindungen keine Bedeutung; ich kann sie daher wohl unberücksichtigt lassen.

Der erste Strahl (Costa) ist die dickste Ader des ganzen Flügels und bildet zugleich den Vorderrand desselben. Er hat einen viereckigen Querschnitt. Eine Kante des vierseitigen Prisma's ist nach vorne gekehrt, die Kante trägt eine feine Zähnelung. Der erste Strahl verjüngt sich zuerst stark und dann allmählig bis zum Pterostigma, hinter welcher er an der Flügelspitze in die hintere Randleiste übergeht. An der Basis ist er nach vorne convex, verläuft dann gerade bis zum Nodus und bildet hier einen, am

<sup>1</sup> E. Adolph's Arbeit, in welcher diese Längsfaltung beschrieben wird (nova acta 1880), ist dem Verfasser erst nach Einsendung seiner Arbeit zugekommen. Die detaillirte Nomenclatur Adolphs hier einzuführen, hätte für die Erklärung der Mechanik des Fluges keinen Vortheil, da hiebei doch nur die Stellung der Radien belangreich ist.

Vorderflügel stärker, am Hinterflügel schwächer ausgesprochenen einspringenden Winkel.

Von hier an ist er gleichmässig nach vorne convex gekrümmt.

Der zweite Strahl (Subcosta), liegt viel tiefer als der erste, er entspringt bei *Aeschna grandis* z. B. 1·5 Mm. näher der Bauchseite als der erste, er bildet eine schwach S-förmig gekrümmte Linie, der Basaltheil ist nach vorne, der Endtheil nach hinten convex, er endet an jener starken Querader, die vom Nodus nach rückwärts läuft. Er ist durch eine grössere Anzahl von dünnen, auf beide Strahlen senkrecht stehende Queradern (*Nervi anticubitales*) mit dem ersten Strahle verbunden.

Der von der Nodus-Querader und den beiden ersten Strahlen eingeschlossene Flächenstreif liegt in einer mit der Flügelebene einen Winkel von 15—20° einschliessenden Ebene und ist nach hinten abschüssig. Bei der Bewegung des Flügels von vorne und obennachrückwärts und unten liegen die wirkenden Kräfte und Widerstände in der Ebene dieses Flächenstreifens und es ist daher dieser Theil des Flügels ein starres System von Stäben, das nach Art des Seitentheiles einer Gitterbrücke mit möglichster Leichtigkeit möglichste Festigkeit vereint, um so bei der Bewegung nach hinten den Flügel zu festigen. Bei der Bewegung nach vorn wirkt dieser Flügeltheil einfach als luftverdrängende Fläche.

Der dritte Strahl (Radius) entspringt ungefähr in gleicher Höhe mit dem ersten und verläuft, wie der zweite, schwach S-förmig gekrümmt, anfangs nach hinten, später nach vorne convex bis zu der Nodus-Querader und von hier, an Stärke allmähig abnehmend, in einem nach vorne convexen Bogen. Gegen die Flügelspitze hin nähert er sich immer mehr dem ersten Strahle und vereinigt sich an der Flügelspitze mit diesem.

Die Queradern, welche die beiden ersten Strahlen verbinden, setzten sich auf die hintere Seite des zweiten Strahles fort, um diesen mit dem dritten zu verbinden. Ausserhalb vom Nodus sind der erste und dritte Strahl durch Queradern verbunden, die in der Mitte auf beide Strahlen senkrecht stehen, an beiden Enden des eingeschlossenen Flächenstreifens aber vorne divergiren.

Nahe der Flügelspitze sind die beiden Strahlen durch die Pterostigma verbunden. Der Flächenstreif zwischen dem zweiten

und dritten Strahle centripetal vom Nodulus, schliesst mit der Flügelebene einen Winkel von  $40^\circ$ , jener zwischen dem ersten und dritten Strahle, centrifugal vom Nodulus, einen von  $20^\circ$  ein, diese beiden Flächenstreifen sind nach vorne abschüssig. Bei der Bewegung des Flügels von oben und hinten nach unten und vorne wirken diese beiden Flächenstreifen nach der Kante als Stützorgane, bei den übrigen Bewegungen als luftverdrängende Flächen.

Der vierte Strahl (Nervus submedianus). Dieser Strahl entspringt zwar tiefer als der dritte, aber nicht so tief wie der zweite, er bildet einen nach rückwärts convexen Bogen und endet nach kurzem Verlaufe in der Nähe des Flügeldreieckes (am Hinterflügel an der entsprechenden Stelle). Er erreicht den fünften oder sechsten Theil der Länge des Flügels. An der Basis ist er sowohl mit dem folgenden als auch mit dem vorhergehenden durch starke Queradern verbunden. Der centripetalste der Nervi antecubitales setzt sich bis zum vierten Strahle fort. Diese Fortsetzung bildet eine Querader zwischen dem dritten und vierten Strahle, von deren Mitte zwei Nebenstrahlen entspringen.

Nebenstrahlen sind solche Strahlen die sich nicht am Körper inseriren.

Der vordere von diesen beiden läuft dem dritten Strahle parallel und ist mit diesem durch Queradern, die auf beiden senkrecht stehen, verbunden. Dieser Nebenstrahl endet am Hinterrande des Flügels dicht hinter der Flügelspitze; der von diesem Nebenstrahl und dem dritten Strahle eingeschlossene Flächenstreif erscheint als Fortsetzung des centripetalen vom dritten und vierten Strahle eingeschlossenen, und schliesst mit der Flügelebene einen Winkel von  $15^\circ$  ein, er ist nach rückwärts abschüssig und wirkt bei der Bewegung nach rückwärts als Stütze nach der Kante, bei den übrigen Bewegungen als luftverdrängende Fläche. Von diesem Nebenstrahl zweigen drei Nebenstrahlen zweiter Ordnung ab. Diese letzteren zweigen am Vorderflügel unter spitzeren, am Hinterflügel unter stumpferen Winkeln von ihrem gemeinsamen Stamme ab. Der Zwischenraum zwischen diesen Nebenstrahlen zweiter Ordnung ist von einem Netzwerke von Adern erfüllt. Überall stehen die aus den Strahlen entspringenden Queradern senkrecht auf jene; dies gilt auch von der hinteren Randleiste. Im Übrigen besteht das Netzwerk aus sechseckigen, gegen den Hinterrand

immer kleiner werdenden Maschen. Die Nebenstrahlen sind mehrfach gekrümmt; im Allgemeinen nach vorne und aussen convex. Ihre centrifugalen Enden stehen auf die hintere Randleiste senkrecht.

Die Fläche, die vom vordersten Nebenstrahle zweiter Ordnung und dem ersten Nebenstrahle erster Ordnung begrenzt wird (Sector nodalis), hat in der Mitte eine höher gelegene Ader und ist nach oben convex.

Der erste und mittlere Nebenstrahl zweiter Ordnung liegen nahe aneinander, der eingeschlossene Flächenstreif (Sector subnodalis) ist wenig nach vorne abschüssig. Die Neigung dieses Flächenstreifens ist an seinem centripetalen Ende am grössten. Weit auseinander stehen der mittlere und hinterste Nebenstrahl zweiter Ordnung. Der zwischen beiden liegende Flächenstreif ist nach rückwärts schwach abschüssig.

Der zweite Nebenstrahl, der von der Querader zwischen dem dritten und vierten Strahl entspringt, läuft dem hinteren Nebenstrahle zweiter Ordnung parallel und ist mit diesem durch senkrechte Queradern verbunden. Der eingeschlossene schmale Flächenstreif ist  $15^\circ$  gegen die Flügelebene geneigt (am centripetalen Ende) und nach vorne abschüssig. Dieser Nebenstrahl endet an einem einspringenden Winkel des Hinterrandes. Am Vorderflügel im zweiten Drittel der Flügellänge; am Hinterflügel mehr centripetal.

Der vordere und äussere Theil der Vorder- und Hinterflügel bis zu diesem Nebenstrahle sind ganz ähnlich. Der hintere und innere Theil des zweiten Flügels dagegen weicht von der Bildung desselben Theiles des Vorderflügels bei allen Libellen mit Ausnahme der Agrioniden so sehr ab, dass er einer gesonderten Erörterung bedarf.

Am Vorderflügel endet der dem vierten parallele, aber höher inserirte, fünfte Strahl an der vorderen inneren Ecke des Flügel-dreieckes. Nahe der hinteren Spitze dieses aus drei stärkeren Adern gebildeten Dreieckes entspringt ein Nebenstrahl, der den Hinterrand des Flügels, auf den sein centrifugales Ende senkrecht steht, erreicht. Der Flächenstreif zwischen dem vierten und fünften Strahle hat eine Neigung von etwa  $30^\circ$  gegen die Flügelebene und ist nach vorne abschüssig. Er fungirt wie der Flächenstreif zwischen dem zweiten und dritten Strahl. Er besitzt keine Querader.

Das Flügeldreieck ist eben; der innere Rand springt etwas vor und es ist die Fläche des Dreieckes schwach nach aussen abschüssig. Der Flächenstreif zwischen den beiden Strahlen, die von den Dreieckspitzen in einem nach vorne convexen Bogen nach aussen und hinten verlaufen, ist mässig nach rückwärts abschüssig. Zwischen dem von der hinteren Dreieckspitze entspringenden Nebenstrahle und dem Hinterrande liegt eine Längsader etwas höher, so dass diese Fläche nach oben convex erscheint. Der vom Flügeldreiecke nach innen gelegene Theil des Vorderflügels ist mässig nach innen und hinten abschüssig. Auch in diesem Theile des Flügels stehen alle Queradern senkrecht auf die Strahlen und den Hinterrand, während der mittlere Theil der Flächenstreifen von einem Netzwerke sechseckiger Adermaschen eingenommen wird. Die Maschen sind am centripetalen Ende des Flügels grösser, wie am centrifugalen. Am Innen-Hinterrande des Flügels liegt noch die Membranula.

Der sechste Strahl, der eigentlich kein Strahl, sondern nur der Anfang der hinteren Randleiste ist, zweigt sehr nahe der Insertionsstelle vom fünften Strahle ab, er setzt in einem spitzen Winkel am fünften Strahle an, und bildet am Anfange einen nach vorne und aussen concaven Bogen. Er trennt die Membranula vom eigentlichen Flügel.

Am Hinterflügel ist der fünfte Strahl noch kürzer wie am Vorderflügel und zieht so stark nach rückwärts, dass er mit der Symmetralebene einen Winkel von  $60-45^\circ$  einschliesst (erster Strahl  $\perp$  Symmetralebene). Bei Agrion ist dieser Winkel am grössten und daher der Hinterflügel dem Vorderflügel sehr ähnlich. Der fünfte Strahl spaltet sich centrifugal gabelig. Der vordere Ast ist nach vorne convex und theilt sich nach kurzem Verlaufe in drei Äste, von denen der vorderste sich mit dem vierten Strahle verbindet, als Verlängerung des Stammes angesehen werden kann und den Hinterrand erreicht, der hintere sich abermals gabelig theilt und beide Äste bis an den Hinterrand entsendet. Der hintere Zweig ist S-förmig gebogen, anfangs nach vorne concav und erreicht den Hinterrand. Der fünfte Strahl und die von ihm ausgehenden zwei Äste liegen höher als die umliegenden Theile. Ebenso sind die beiden äusseren Zweige des vorderen Gabelastes erhaben, so dass der centripetale Theil der hinteren Flügelfläche in eine

Anzahl gegen einander geneigter Flächenstreifen aufgelöst erscheint. Der Flächenstreif zwischen dem hinteren, von der Querader zwischen dem dritten und vierten Strahl entspringenden Nebenstrahle und dem mittleren Zweige des vorderen Gabelastes ist nach hinten und innen abschüssig. Der Flächenstreif zwischen diesem und dem hinteren Zweige des vorderen Gabelastes ist nach vorne und aussen abschüssig. Ein Zweig, der von letzterem centrifugal verlaufend den Hinterrand erreicht, schliesst mit ihm ein nach oben concaves dreieckiges Flächenstück ein. Ebenso ist das Flächenstück zwischen den beiden Gabelästen nach oben concav. Das Flächenstück zwischen dem hinteren Gabelaste und dem inneren Theile des Hinterrandes ist nach rückwärts und innen abschüssig. Die Adermaschen dieses Hinterflügeltheiles entsprechen denen des Vorderflügels, nur sind sie in allen Theilen kleiner. Diese so verwickelten Verhältnisse der Hinterflügelfläche sind bei den verschiedenen Arten nicht so übereinstimmend, wie andere Flügeltheile; doch sind auch hier die Abweichungen vom mechanischen Standpunkte aus sehr unwesentlich.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die Flügel der Libellen der Länge nach gefaltet sind; und ich werde mich bemühen zu zeigen, welche ausserordentliche Bedeutung diese von den Physiologen nicht berücksichtigte Längsfaltung der Libellenflügel für die Flugbewegung hat.

Diese Längsfaltung bedingt es, dass die Theile der Flügel aneinander verschoben werden können, dass aber eine Biegung des Flügels in einer Richtung senkrecht auf seine Fläche unmöglich ist, weil jeder in dieser oder einer ähnlichen Richtung wirkenden Kraft das System von Stäben, welches die Flügeladern bilden, als starres System entgegentritt. Jede andere an irgend einem Flügeltheile wirkende Kraft dagegen vermag die einzelnen Theile des Flügels gegen einander zu verschieben und ist somit die Möglichkeit gegeben, die für den Flug nothwendige Gestaltveränderung der Flügel herbeizuführen.

Jene Flügeladern sind weitaus die stärksten, die in der Beschreibung als Strahlen bezeichnet wurden; alle Strahlen verlaufen in annähernd gleicher Richtung, sie bilden nach vorne convexe Bögen, centripetal schwach, centrifugal stärker gekrümmt.

Die zwischen ihnen liegenden Flächenstreifen sind abwechselnd nach vorne und nach hinten abschüssig.

Die Flügeladern selbst biegen sich bei den beim Fluge vorkommenden Gestaltveränderungen nicht, sondern ändern nur ihre relative Lage zu einander, während die schwachen Queradern gebogen werden.

In der Ruhelage liegen die Strahlen derart, dass der Flügel im Grossen und Ganzen windschief erscheint. Von dieser Ruhelage weicht der Flügel während der Flugbewegung in den beiden möglichen Richtungen gleich weit ab. Die Flügelfläche wird hiedurch mehr oder weniger stark windschief. Die relative Lage der die windschiefe Flügelfläche als leitende Gerade begleitenden kreuzenden Geraden ändert sich so sehr, dass sich die Richtung der windschiefen Verdrehung sogar umkehrt. Es gibt daher einen Moment während jedes Flügelschlages, in welchem der Flügel als eben angesehen werden kann, wie das schon erwähnt worden ist.

Was die Grösse der Flügel betrifft, so sind die Hinterflügel gewöhnlich um wenigens grösser als die Vorderflügel.

Mit Ausnahme von *Calopteryx* haben unsere einheimischen Libellen mässig grosse Flügel; zwar relativ grösser als die Flügel der Hymenopteren und Coleopteren, sind sie doch nie, wie aus der ersten Tabelle hervorgeht, so unverhältnissmässig gross, wie die Flügel der Tageschmetterlinge.

Das Gesetz der Abnahme der relativen Flügelgrösse hat bei den Libellen volle Giltigkeit. Die beigefügte Tabelle gibt eine Reihe von Massen von Libellen und ihren Flügeln; die angegebenen Zahlen sind Mittelwerthe aus mindestens drei Messungen. Die in der Rubrik: „Auf 1 Gramm □ Mm. Flügelfläche“ angegebenen Zahlen drücken die relative Grösse der vier Flügel im Vergleiche mit dem Körpergewichte aus:

$$n \text{ Gramm} : m \text{ □ Mm.} = 1 : x$$

$$x = \frac{m}{n}$$

d. h.  $x$  ist jene Fläche, die auf 1 Grm. des Gesamtgewichtes kommt.

Flügeltablelle einiger Libellen.

Name	Ganzes Thier			Länge Mm.		Breite Mm.		Fläche eines Flügels □Mm.		Summe der Flächen aller 4 Flügel □Mm.	Auf 1 Grm. □Mm. Flügelfläche
	Länge Mm.	Flügelspannung Mm.	Gewicht Grm.	Vorderflügel	Hinterflügel	Vorderflügel	Hinterflügel	Vorderflügel	Hinterflügel		
<i>Agrion puella</i> ♂	34	45	0.025	22	20	4.5	4	59	51	220	8461
<i>Calopteryx virgo</i> ♂	48	68	0.1	33	32	11.5	12	276	280	1112	11120
<i>Libellula vulgata</i> ♂	39	47	0.15	28.5	27.5	7	9	172	192	728	4853
<i>Calopteryx virgo</i> ♀	49	75	0.2	37	36.5	12.5	13	365	332	1394	6970
<i>Cordulia aenea</i> ♂	52	71	0.24	35	33	8	11	245	279	1048	4367
<i>Libellula quadrimaculata</i> ♀	43	76	0.29	37	36	8	10	248	306	1108	3821
<i>Libellula cancellata</i> ♂	52	86	0.44	42	40	10	13	301	403	1408	3200
<i>Libellula depressa</i> ♂	42	82	0.6	39	38	9	13	292	374	1332	2220
<i>Libellula cancellata</i> ♀	51	75	0.62	41	40	10	12	321	407	1456	2348
<i>Aeschna cyanea</i> ♂	78	108	0.92	53	52	12	16	487	658	2290	2489

### Die Muskeln, Sehnen und Bänder.

Die zur Bewegung der Flügel dienenden Thoraxmuskeln der Libellen bestehen nach Aubert aus „Muskelprimitivbändern.“ Diese bestehen zwar auch aus Primitivfasern, doch treten letztere zu enger verbundenen Gruppen zusammen, als dies bei anderen Insecten der Fall ist. Alle Fasern laufen parallel und enden treppenförmig in einem Chitinbecher, aus dessen Spitze die farblose meist dünne und ziemlich starre Sehne hervorgeht. Da die Fasern sich nicht wie jene der Wirbelthiere schief an den Sehnen inseriren, so wird die ganze durch die Muskelcontraction ausgelöste Kraft wirksam, weil jede Faser in derselben Richtung wirkt, in welcher die Resultirende der Kräfte aller Fasern liegt. Diese Insectenmuskeln sind also besser eingerichtete Maschinen wie die Vertebratenmuskeln, da nur die mit dem Cosinus des Insertionswinkels der Fasern an die Sehne multiplicirte Kraft aller Muskelfasern in der Sehne wirkt, und dieser hier ( $\sphericalangle \alpha = 0$ ;  $\cos \alpha = 1$ ) den grösstmöglichen Werth hat. Dem metameren Baue der Insecten gemäss ist die Musculatur der Vorder- und Hinterflügel sehr ähnlich. Eine Analogie der Libellenflugmuskeln mit jenen der Coleopteren, die von Straus-Dürkheim so classisch beschrieben sind, ist nicht vorhanden. Das Fehlen eines Rückenmuskels (Abaisseur de l'aile Straus-Dürkheim), wie er bei Coleopteren, überhaupt allen jenen Insecten vorkommt, die sich fast oder ganz ausschliesslich des hinteren Paares der Flügel zum Fluge bedienen, gibt schon Meckel an. Chabrier fand, dass nur die Libellen-Flugmuskeln sich direct an den Flügeln inseriren; er gibt an, dass für jeden Flügel zwei Niederzieher und ein Heber vorhanden seien und dass einige kleine Muskeln als „Hilfsmuskeln des Flügelhebers“ zu deuten seien.

Dicht unter den Pleurae liegen sechs Muskeln, drei davon gehören dem Vorderflügel, drei dem Hinterflügel an. Sie entspringen an den unteren Randleisten der Pleurae und an jenen transversalen Chitinplatten, die von diesen Leisten nach innen ragen und die Musculatur der Flügel von jener der Beine trennen.

Es sind der Pronator radii primi, der Abductor und der Flexor des ersten und zweiten Flügels; die Pronatoren und Abductoren

stehen sehr schief, die Flexoren steiler; alle laufen von unten und vorne nach oben und hinten. Unter diesen, näher der Symmetralebene, liegen die Flexores radii quinti parallel den Abductoren und die Adductores radii quinti, kleine von vorne nach rückwärts verlaufende dem Rücken dicht anliegende Muskeln. Noch weiter nach innen endlich liegen die Pronatoren und Supinatoren und die Tensoren der beiden Flügel; alle entspringen auf der Bauchseite und verlaufen nach hinten und oben; die Pronatoren und Flexoren steiler, die Supinatoren mehr der horizontalen Lage genähert. Nach diesen allgemeinen Andeutungen über die gegenseitige Lage der Muskeln gehe ich auf die Beschreibung der einzelnen ein.

1. *Abductor alae primae* Taf. VI, Fig. 1 und 3,  $a_1$ . Der Abductor des ersten Flügels ist ein starker Muskel, er entspringt theils an der unteren Randleiste des Propleuron, theils an der oben erwähnten Chintinplatte, die horizontal von dieser Leiste nach innen vorragt. Seine Fasern verlaufen dicht unter dem Propleuron nach oben und hinten und enden in einem ovalen Chitinbecher, dessen Rand stark gelappt erscheint. Die Sehne des Abductor alae primae, die aus der schnabelartig ausgezogenen Spitze des Bechers hervorgeht, ist flach bandförmig. Sie läuft durch das Foramen processus propleurontis und inserirt am Vorderrande des ersten Strahls des Vorderflügels sehr nahe dem Basalgelenke desselben. Durch die Contraction dieses Muskels wird der erste Strahl und der ganze Flügel horizontal nach vorne bewegt. Relativ am stärksten ist dieser Muskel bei Agrioniden, aussergewöhnlich schwach bei Calopteryx.

2. *Pronator radii primi alae primae*, Taf. VI, Fig. 1 und 3,  $b_1$ . Dieser Pronator ist ein kleiner, schwacher und kurzer Muskel. Er entspringt an der vorderen unteren Ecke des Propleuron, wo die vordere und untere Randleiste zusammenstossen. Er liegt dem Abductor parallel und erreicht etwa den dritten Theil der Länge dieses Muskels. Aus dem kleinen ganzrandigen Chitinbecher am Ende des Pronator radii primi entspringt eine lange dünne und halbstarre Sehne, die sich eng an die Sehne des Abductor anschliesst und mit dieser durch das Foramen processus propleurontis hindurchgeht, um sich auf der Oberseite des Humerus des ersten Flügels zu inseriren. Dieser Muskel bewirkt eine Drehung des ersten Strahles von oben nach vorne. Dieser Pronator dürfte auch,

wie der vorhin besprochene, bei allen Libellen vorkommen, wenn es mir auch nicht gelungen ist, ihn überall aufzufinden.

3. *Flexor alae primae*, Taf. VI, Fig. 1 und 3, *c*<sub>1</sub>. Der Beuger des ersten Flügels entspringt zum Theil in der Mitte der unteren Randleiste des Mesopleuron, zum Theil an der auch hier, wie am Propleuron vorragenden horizontalen Chitinplatte. Der Flexor ist der stärkste von allen Flügelmuskeln, er liegt dem Mesopleuron dicht an und steht von allen Thoraxmuskeln am steilsten.

Der Winkel zwischen dem mehr liegenden Abductor und den Flexor alae primae beträgt bei *Libellula depressa* 30°, bei *Agrion puella* gegen 40°. Letzterer schliesst bei *Libellula* mit der Horizontalebene einen Winkel von 80° ein. Wie der Abductor hat auch dieser Muskel einen elliptischen Querschnitt, die grosse Axe der Ellipse liegt schief, so dass der vordere Rand des Flexor vom hinteren Rande des Abductor aussen verdeckt ist. Der Flexor durchsetzt den ganzen Thoraxraum und endet in einen elliptischen, nahezu horizontal ausgebreiteten Chitinbecher. Die kurze Sehne, die aus letzterem hervorgeht, ist an der Unterseite der Scapula im Mittelfelde derselben inserirt. Durch die Contraction des Flexor wird die am Innenrande eingelenkte Scapula so weit nach abwärts bewegt, bis ihr äusserer Rand die obere Randleiste des Mesopleuron berührt. Bei vielen von mir untersuchten Libellen (*Aeschna*, *Cordulia*, *Calopteryx*, *Libellula*) ist dieser Muskel um weniges mächtiger, wie der Abductor alae primae; nur bei *Agrion* ist der letztere Muskel der stärkere.

4. *Flexor radii quinti alae primae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3, *d*<sub>1</sub>. Der Beuger des fünften Strahles entspringt an einer Chitinleiste, die von der unteren hinteren Ecke des Mesopleuron nach innen ragt, näher der Symmetralebene, als der Flexor alae primae. Er ist ein schwacher Muskel mit kreisrundem Querschnitte, er zieht, wie alle bisher besprochenen, von unten und vorne nach oben und hinten; steiler gestellt als der Abductor, steht er doch nicht so steil, wie der Flexor.

Seine Fasern erreichen die Thoraxdecke nicht und enden im zweiten Drittel der Höhe in einen kleinen trichterförmigen Chitinbecher, die Sehne ist an der Unterseite des Radius quintus angeheftet und zieht bei der Contraction des Muskels den fünften Strahl

des ersten Flügels nach unten und ein wenig nach vorne. Libellula und Aeschna haben unter allen Libellen den stärksten Flexor radii quinti.

Bei Calopteryx ist er am schwächsten und endet bei dieser schon in halber Höhe des Thorax.

5. *Adductor radii quinti alae primae*, Taf. VI, Fig. 2,  $e_1$ . Der Bezieher des fünften Strahles ist ein kleiner kurzer Muskel, der nicht, wie die anderen, den Thorax quer durchsetzt, sondern, in horizontaler Richtung von vorne nach hinten verlaufend, dem Mesonotum dicht anliegt. Er entbehrt einer Sehne. Er ist an einer Chitinleiste (*Crista adductoris*) angeheftet, die vom Mesonotum hinter dem Gelenke des dritten Strahles nach innen vorspringt. Der Bezieher des fünften Strahles inserirt sich an der Basis des fünften Strahles an der Vorderseite und zieht diese nach vorne, wodurch der in diesem Falle als zweiarmiger Hebel wirkende fünfte Strahl nach hinten bewegt wird. Dieser Muskel fehlt keiner der gewöhnlichen bei uns vorkommenden Libellen.

6. *Pronator alae primae*, Taf. XII, Fig. 2 und 3,  $f_1$ . Der Pronator des ersten Flügels entspringt an einer horizontal verbreiterten Chitinleiste, die von der unteren vorderen Ecke des Mesopleuron nach innen vorspringt. Der Pronator des ersten Flügels ist ein mittelgrosser Muskel und erreicht fast die Grösse des Flexor alae primae, mit Ausnahme von Calopteryx, wo er bei weitem stärker ist. Er zieht von vorne und unten nach oben und hinten, und steht fast so steil, wie der Flexor alae primae. Auch er endet, wie der Flexor radii quinti, im zweiten Drittel der Höhe des Thoraxraumes mit einem dem Querschnitte gemäss kreisrunden Chitinbecher. Seine Sehne ist an der Unterseite des Processus superior radii tertii in der Nähe des Endes desselben inserirt. Er bewirkt bei der Contraction eine Drehung des ersten Flügels von oben nach vorne. Schwach erscheint dieser Muskel bei Agrion, besonders entwickelt dagegen bei Calopteryx.

7. *Supinator alae primae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3,  $g_1$ . Der Supinator des ersten Flügels ist an derselben Chitinleiste inserirt, wie der Pronator, nur etwas weiter nach vorne und innen. Er verläuft von unten und vorne nach oben und hinten, liegt aber nicht so steil, wie der Pronator, so dass sein oberes Ende hinter dem Ende des Pronator zu liegen kommt. Er endet in halber Höhe des

Thoraxraumes in einem kleinen kreisrunden Chitinbecher. Seine Sehne inserirt an der Unterseite der Verdickung am Ende des Processus inferior radii tertii.

Er dreht den ersten Flügel von oben nach hinten. Auch dieser Muskel ist wie der vorhergehende besonders stark bei Calopteryx entwickelt.

8. *Tensor alae primae*, Taf. VI Fig. 2, und 3.  $h_1$ . Der Strecker des ersten Flügels liegt von allen Muskeln der Symmetralebene am nächsten. Er entspringt am inneren Ende jener mehrfach erwähnten platten Leiste, die von der vorderen unteren Ecke des Mesopleuron nach innen ragt.

Er ist ein starker, fast so steil wie der Flexor, stehender Muskel. Er hat an der Ursprungsstelle einen rechteckigen Querschnitt und liegt so, dass die breiteren Seitenflächen der Symmetralebene parallel liegen, am oberen Ende ist er gespalten. Er besitzt keine Sehne und ist an der Lamina tensoris inserirt. Wie gesagt ist der Muskel am oberen Ende gespalten, der grössere innen und hinten gelegene Theil ist an die Pars major, der kleinere vorne und aussen gelegene an die Pars minor der Lamina tensoris angewachsen. Durch die Contraction des Tensor alae primae wird die Lamina tensoris und mit ihr die Basis des Flügels nach abwärts gezogen, und der Flügel selbst nach Art eines zweiarmigen Hebels gehoben.

Dieser Muskel kommt allen von mir untersuchten Libellen, (Aeschna, Cordulia, Libellula, Calopteryx, Agrion) zu.

Die Musculatur des Hinterflügels ist jener des Vorderflügels noch ähnlicher als das Skelet und die Gestalt der beiden Flügel einander ähnlich sind. Bei jenen Gattungen, bei welchen der eine oder andere Muskel am Vorderflügel besonders stark oder besonders schwach entwickelt ist, ist derselbe Muskel des Hinterflügels ebenso ausgezeichnet.

Die Dimensionen der Muskeln des ersten Strahles sind am Vorder- und Hinterflügel dieselben; dagegen sind die Muskeln des dritten und fünften Strahles am Hinterflügel stärker.

Die beiden Tensoren sind gleich gross. Schon bei Perla, deren Muskeln denen der Libellen ähnlich sind, finden wir der bedeutenderen Gestaltungsdifferenz der Vorder- und Hinterflügel gemäss,

grössere Unterschiede zwischen der Musculatur des ersten und zweiten Flügelpaares.

Die Muskeln des Hinterflügels, die ich ihrer Analogie gemäss wie jene des Vorderflügels benannt habe, sind:

9. *Abductor alae secundae*, Taf. VI, Fig. 1 und 3, *a<sub>II</sub>*. Der Abductor des zweiten Flügels ist dem Abductor alae primae vollkommen ähnlich. Er entspringt dicht hinter dem Flexor alae prima an der unteren Randleiste des Metapleuron und der von dieser nach innen vorragenden horizontalen Chitinplatte. Wie die Sehne des Abziehers des ersten Flügels durch das Foramen processus propleurontis hindurchgeht, so geht die Sehne des Abductor alae secundae durch das Foramen processus mesopleurontis, um sich am vorderen Rande des ersten Strahles zu inseriren. Dieser Muskel bewegt den zweiten Flügel nach vorne. Er ist wie dies, als für alle Muskeln geltend, bereits erwähnt wurde, bei jenen Gattungen besonders stark oder schwach, bei denen dies vom Abductor alae primae bereits hervorgehoben wurde.

10. *Pronator primi radii alae secundae*, Taf. VI, Fig. 1 und 3 *b<sub>II</sub>*. Dieser Muskel stimmt mit dem entsprechenden (Pronator radii primi alae primae) vollkommen in Gestalt und Richtung überein. Er ist an der unteren Randleiste des Metapleuron angeheftet und liegt dicht unter demselben, zwischen dem Flexor alae primae und dem Abductor alae secundae. Seine Sehne läuft durch das Foramen processus mesopleurontis, inserirt an der Oberseite des Humerus alae secundae und dreht den ersten Strahl des zweiten Flügels von oben nach vorne.

11. *Flexor alae secundae*, Taf. VI, Fig. 1 und 3. *c<sub>II</sub>*. Der Beuger des zweiten Flügels entspricht dem des ersten vollkommen. Er entspringt am hinteren Theile der unteren Randleiste des Metapleuron und der von hier nach innen vorspringenden horizontalen Chitinplatte. Er inserirt am Mittelfelde der Scapula alae secundae und bewegt den zweiten Flügel ebenso, wie der Beuger des ersten den ersten nach unten.

12. *Flexor radii quinti alae secundae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3, *d<sub>II</sub>*. Dieser Muskel ist zwar auch dem entsprechenden des ersten Flügels sehr ähnlich, jedoch etwas dicker und ein wenig länger, indem er fast den ganzen Thoraxraum durchsetzt und eine sehr kurze Sehne hat. Er entspringt an einer Chitinleiste, die von der

hinteren unteren Ecke des Metapleuron nach innen ragt. Die Insertion am fünften Strahle ist analog der am Vorderflügel. Er bewegt den fünften Strahl des Hinterflügels nach unten und ein wenig nach vorne. Auch der Flexor radii quinti alae secundae ist bei Libellula und Aeschna der stärkste Muskel des Hinterflügels, während er bei Calopteryx noch viel stärker ist, als der entsprechende Muskel des Vorderflügels.

13. *Adductor radii quinti alae secundae*. Taf. VI. Fig. 2  $e_{II}$ . Dieser Muskel ist dem entsprechenden des ersten Flügels vollkommen ähnlich, jedoch etwas stärker.

Er entspringt an einer Chitinleiste (Crista adductoris), die hinter dem Ursprunge des dritten Strahles vom Metanotum nach innen ragt und inserirt an dem centripetalen Ende des fünften Strahles; er bewegt den fünften Strahl nach hinten, wie beim ersten Flügel.

14. *Pronator alae secundae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3,  $f_{II}$ . Der Pronator des zweiten Flügels ist dem des ersten gleich und nicht um so vieles grösser wie der Adductor radii quinti des zweiten Flügels.

Er entspringt mit dem Flexor radii quinti und dem Supinator an jener schon erwähnten Leiste, die von der hinteren unteren Ecke des Metapleuron nach innen ragt. Die Insertionsverhältnisse sind wie beim ersten Flügel, seine Sehne ist an den Processus superior radii tertii alae secundae angeheftet. Er dreht den Flügel von oben nach vorne.

15. *Supinator alae secundae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3,  $g_{II}$ . Der an der erwähnten Chitinleiste angeheftete Supinator des zweiten Flügels inserirt mit einer etwas kürzeren Sehne, als der Supinator alae primae an das entsprechende Chitinstück, den Processus inferior radii tertii alae secundae, und dreht den zweiten Flügel von oben nach rückwärts.

16. *Tensor alae secundae*, Taf. VI, Fig. 2 und 3,  $h_{II}$ . Der Beuger des zweiten Flügels entspringt an dem Ende jener Leiste, die von der unteren hinteren Ecke des Metapleuron nach innen ragt.

Er ist in allen Theilen dem Tensor des ersten Flügels ähnlich und inserirt an den Partes minor und major der Lamina tensoris alae secundae.

Er bewegt, wie der Tensor alae primae den ersten, den zweiten Flügel nach oben.

Zwei grosse und starke elastische Chitinstücke an jeder Seite, die aus einem farblosen aus Chitin bestehenden cylindrischen Axenfaden und einem um diesen spiralig gewundenen braunen Chitinfaden zusammengesetzt sind, haben physiologisch die Bedeutung von Bändern.

1. *Ligamentum alae primae*, Taf. III,  $L_1$ . Dieses Band entspringt an einem massiven in der Symmetralebene gelegenen Chitinwulste an der Innenseite des Hinterrandes des Mesonotum, dem Condylus, und verläuft mehrfach gebogen dicht unter dem Mesonotum ungefähr senkrecht zur Symmetralebene nach aussen, um sich an der unteren hinteren Seite des centripetalen Endes des fünften Strahles anzuheften. Durch die Bewegung des Flügels nach vorne (Wirkung des Musculus abductor alae primae) wird dieses Band gespannt und gerade gestreckt. Wenn der Abductor zu wirken aufhört, so schnellt das gedehnte elastische Band zusammen und zieht den Flügel nach rückwärts. Dieses Band ist bei allen bei uns gewöhnlichen Libellen vorhanden.

2. *Ligamentum alae secundae*, Taf. III,  $L_{II}$ . Dieses dem Bande des ersten Flügels vollkommen ähnliche Ligament entspringt an einem massiven in der Symmetralebene gelegenen Chitinwulste an der Innenseite des Hinterrandes des Metanotum dem Condylus metanoti. Es verläuft etwas mehr nach rückwärts, wie das Ligamentum alae primae und inserirt an der unteren hinteren Seite des centripetalen Endes des fünften Strahles des Hinterflügels. Es wirkt wie das Band des ersten Flügels und zieht also den zweiten Flügel, wenn der Abductor alae secundae zu wirken aufgehört hat, nach rückwärts.

Wir finden also, dass die bewegenden Kräfte der Vorder- und Hinterflügel der Libellen einander überaus ähnlich sind, und dass auch die Vertheilung der Muskeln und Bänder auf die einzelnen Strahlen eine Gesetzmässigkeit erkennen lässt, die aus dem metameren Baue der Flügel selbst schon hervorgeht.

### Die Bewegung der Flügel.

Wir haben jetzt den anatomischen Bau der Flugorgane der Libellen kennen gelernt, und wollen nun sehen, wie sich die Flügel bewegen, um dann die thatsächliche Bewegung der Flügel durch die mechanische Wirkung der Flugorgane zu erklären.

Pettigrew hat schon im Jahre 1867 nachgewiesen, dass die Insectenflügel sich derart bewegen, dass ihre Spitzen acht<sup>1</sup> ähnliche Bahnen durchlaufen. Er klebte ein Goldblättchen auf die Flügelspitze einer Wespe, die festgehalten wurde und liess einen Sonnenstrahl darauf fallen. Das hellglänzende Goldblättchen erschien als leuchtende achter Linie, wenn sich der Flügel bewegte; ebenso wie ein mit einer glimmenden Cigarre in die Luft geschriebener Buchstabe, in der Finsterniss als solcher ersichtlich wird. Diesen Versuch hat Marey wiederholt und das Resultat Pettigrew's bestätigt. Ausserdem sah letzterer, dass die eine Linie der acht viel heller erschien, als die andere, und erklärte diese Erscheinung als Beweis für die Drehung der Flügel um ihre Längsaxe während des Fluges zweimal bei jedem Bewegungscyclus, indem das eine Mal das Goldblättchen direct sichtbar ist, während es das andere Mal nur durch den Flügel durchschimmert. Ausserdem hat Marey durch die graphische Methode, die in allen Zweigen der Physiologie so herrliche Resultate geliefert hat, einige wichtige Thatsachen, die die Flügelbewegung der Insecten betreffen, entdeckt. In erster Linie wurde diese Methode zur Bestimmung der Zahl der Flügelschläge in der Secunde benützt.

Das Insect wurde hiebei mit einer Pincette gehalten und dürfte desshalb das Resultat wohl immer, so lange das Versuchsthier noch frisch war, zu gross ausgefallen sein, da ein geängstigtes zu fliehen versuchendes Insect jedenfalls mehr Flügelschläge in der Secunde machen wird, als ein ruhig dahinfliegendes. Weiters kann ein festgehaltenes Insect entweder kleine, rasch aufeinander folgende, oder weniger rasche Flügelschläge mit grosser Amplitude machen. Die Tabelle gibt nach Marey die letzteren grossen Flügelschläge an. Das Thier wurde so gehalten, dass eine Flügelspitze bei jedem Flügelschlage den rotirenden berussten Cylinder an einer Stelle berührte. Die Zahl der erhaltenen Punkte, während der Cylinder eine Secunde lang rotirte, gibt die Zahl der Flügelschläge in der Secunde.

Musca . . . . .	330
Bombus . . . . .	240

<sup>1</sup> Siehe diese Arbeit, S. 5.

Apis . . . . .	190
Macroglossa . . . . .	72
Libellula . . . . .	28
Papilio . . . . .	9.

Diese Methode ergibt zwar brauchbare Relativzahlen, jedoch keineswegs die absoluten, denn es verhalten sich die Zahlen der Flügelschläge in der Secunde wenn das Thier rasch kleine und langsam grosse Flügelschläge macht wie 3:1. Es ist eine bekannte Thatsache, dass die meisten Insecten beim Fluge einen Ton hervorbringen. Einige Forscher haben zwar angenommen, dass dieser Ton durch das Ein- und Ausströmen der Luft durch die Stigmen hervorgebracht werde. Jedoch dürfte diese Annahme nicht so wahrscheinlich sein, wie jene, dass der Ton beim Fluge durch die Bewegung der Flügel hervorgebracht wird. Hauptsächlich ist es der Hinterrand der Flügel, der den Ton erzeugt. Pettigrew hat den Hinterrand der Flügel einiger Insecten mit häutigen Flügeln entfernt und gefunden, dass das Flugvermögen dadurch wenig, die Erzeugung des Flugtones aber wesentlich beeinträchtigt wird.

Der Ton lässt sich nicht zur Analyse der Zahl der Flügelschläge in der Secunde verwerthen, weil er mit der Richtung, in welcher das Insect fliegt, wechselt. Wenn sich das Insect dem Beobachter nähert, so ist der Ton, den man hört, höher als der wirkliche, weil der Weg, den der Schall zurücklegen muss, immer kürzer wird und daher die Schallwellen in rascherer Folge ans Ohr dringen, als sie erzeugt werden. Wenn sich das Insect entfernt, tritt das Umgekehrte ein, und der Ton klingt tiefer als er ist. In einem Gefechte hat man reichlich Gelegenheit, diese Erscheinung an den nahe vorbeisausehenden Kugeln zu beobachten. In dem Augenblicke, in welchem die Kugel am Ohre vorbeifliegt, sinkt der Ton, den die Kugel erzeugt, je nach ihrer Schnelligkeit, um ein Terz bis zu einer Quint. Ausserdem ist die Zahl der erzeugten Schallschwingungen grösser, als die Zahl der Flügelschläge, weil bei jedem Flügelschlage mindestens zwei Stösse auf die Luft gemacht werden.

Durch Insecten, welche derart gehalten wurden, dass beide Flügelspitzen auf einmal den berussten Cylinder berührten, konnte nachgewiesen werden, dass die Flügelbewegung der beiden

Seiten in allen beobachteten Fällen gleichartig und gleichzeitig erfolgt. Marey gibt an, dass durch die Schreibmethode die Drehung des Flügels um seinen vorderen Rand bewiesen erscheint,

Fig. 9.

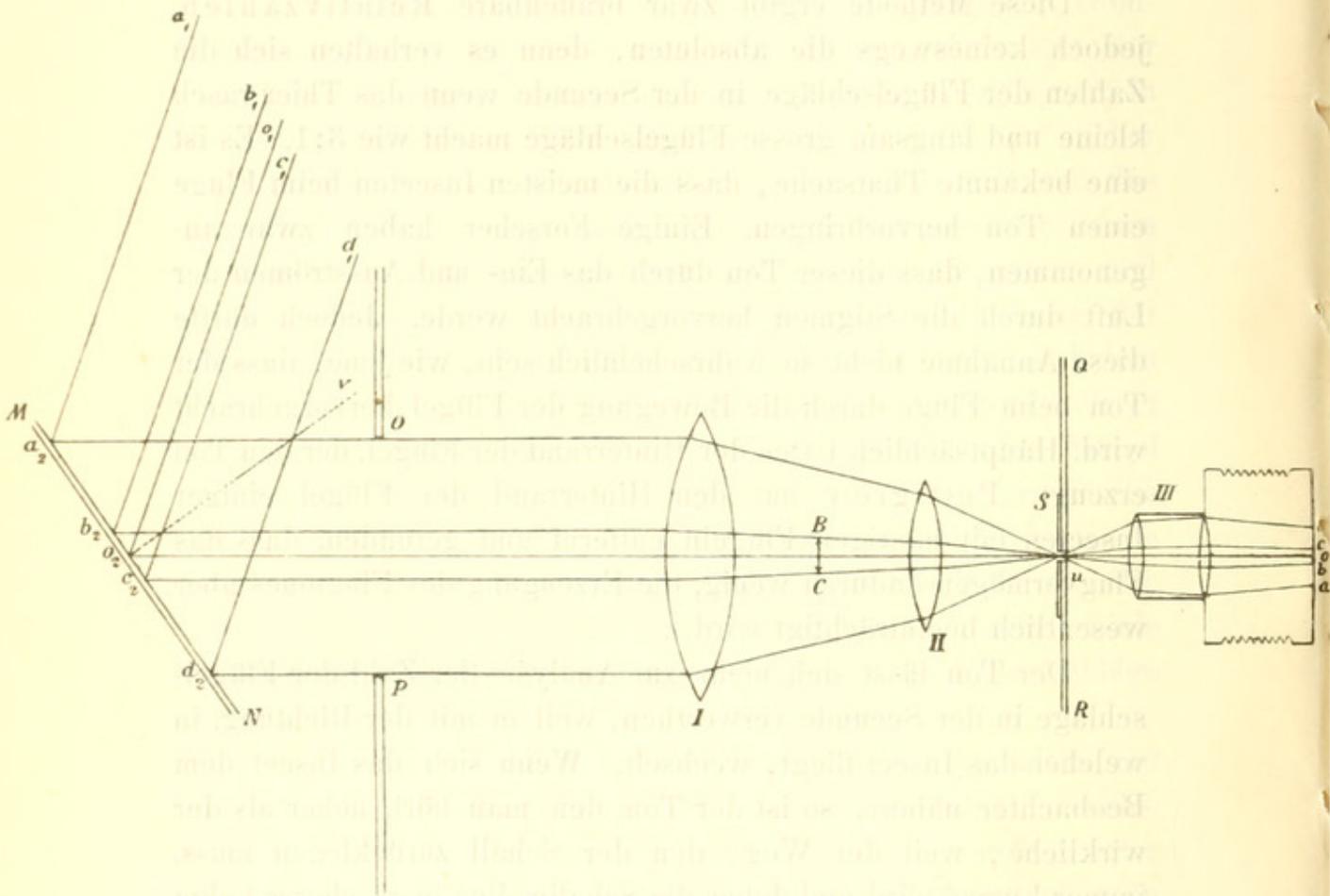


Fig. 9 und 10.

$a_1 a_2 o$  Optische Axe.

$a_1 a_2 a$  }  
 $b_1 b_2 b$  }  
 $c_1 c_2 c$  } Sonnenstrahlen.

$d_1 d_2 d$  }

$o_1 o_2 o$  }

$MN$  Heliostat.

$o_2 v$  Einfallsloth.

$OP$  Öffnung im Fensterladen.

$I, II$  Linsen.

$III$  Photographischer Apparat.

$BC$  Object,  $bc$  Bild.

$QR$  Scheibe.

$u$  Loch darin.

$f_1$  und  $f_2$  Stiften zur Hemmung.

$S, S_1$  und  $S_2$  bewegliche Scheibe.

$s_1$  und  $s_2$  Spalt darin.

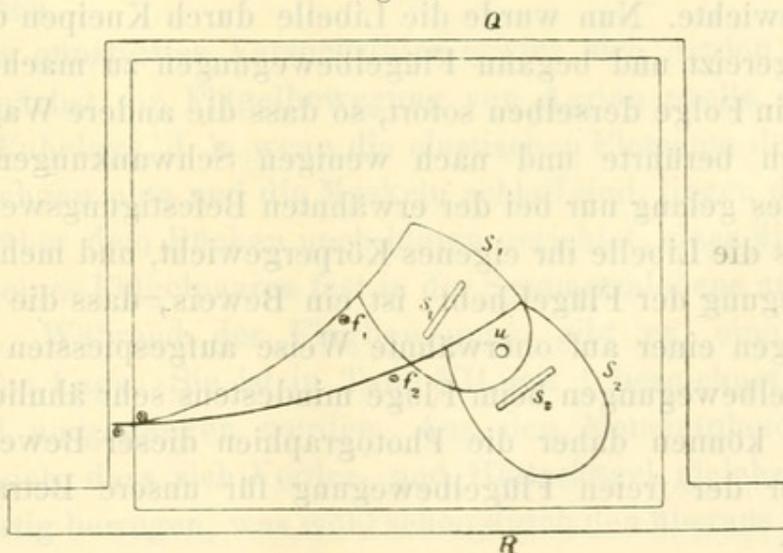
indem bei der Bewegung nach vorne eine andere Figur am berussten Papier entsteht als bei der Bewegung nach hinten. Da sich die Flügelspitze, wenn das Insect festgehalten wird, in einer

Kugelfläche bewegt, deren Mittelpunkt in der Nähe der Insertionsstelle des ersten Strahles ist, so stösst die graphische Methode schon deshalb auf grosse Schwierigkeiten, weil man nur sehr schwer eine Fläche würde construiren und benützen können, auf welcher man die ganze Bahn der Flügelspitze in einer Figur erhalten könnte. Ausserdem wird eine graphische Methode nie einen Einblick in die Details der Gestaltung der Flügel in verschiedenen Stellungen gewähren.

Da nun zu einer genaueren Erforschung des Libellenfluges diese Details unbedingt nothwendig sind, so versuchte ich durch Momentphotographien Bilder zu erhalten, die zur Kenntniss der Flügelgestalt in verschiedenen Stellungen während der Flugbewegung beitragen würden. Nach einer Reihe von Versuchen, die im physikalischen Institute der Universität Graz angestellt wurden, erwies sich folgende Methode als die beste.

Mittelst eines Heliostaten  $MN$  (Figur 9) wurde ein Sonnenstrahl durch ein rundes Loch in dem Fensterladen  $OP$  horizontal in das Laboratorium geworfen und wurde von einer grossen, starken Linse I aufgefangen und derart gebrochen, dass sich die Strahlen hinter der grossen Linse I auf einer kleineren Linse II vereinigten. Zwischen Beiden befindet sich das Object in der optischen Axe des Systems. Die kleinere Linse II vereinigt alle Strahlen in einem Punkte. Hier ist eine Scheibe  $QR$  (Figuren 9 und 10) aufgestellt, in der sich nur ein kleines Loch  $u$  zum Durchtritt der Strahlen befindet. Vor dem Loche ist eine, an einer

Fig. 10



starken Stahlfeder befestigte Scheibe  $S, S_1, S_2$  angebracht, in welcher sich ein Spalt  $s_1 s_2$  befindet. Dicht hinter der Scheibe steht der photographische Apparat. Das im Punkte  $u$  umgekehrte Bild des Objectes  $BC$  wird scharf eingestellt und erscheint als Schattenbild auf einem runden von directen concentrirten Sonnenstrahlen sehr hell erleuchteten Grunde. Durch ein Verschieben des Objectes zwischen den Linsen I und II kann man ein vergrössertes oder verkleinertes Bild desselben erhalten. Es erwies sich am günstigsten, die Libellen in natürlicher Grösse zu photographiren. Grosse Schwierigkeit macht die Fixirung der Libelle an einem Punkte. Die einzige brauchbare Methode war die, die Libelle auf eine verticale fixirte Nadel so aufzuspiessen, dass bloss eine Sternalplatte durchbohrt wurde und die Nadelspitze höchstens 0.5 Mm. weit in's Thoraxlumen vorragte. Nur die Fluchtversuche einer derart fixirten Libelle entsprechen dem wirklichen Fluge. Eine auf diese Weise aufgespiessete Libelle hebt durch die Flügelbewegung ein Gewicht, welches dem eigenen Körpergewichte gleich oder überlegen ist.

Eine so aufgespiessete *Libellula vulgata* wurde ruhend auf die Wagschale gebracht und sammt dem Korke, in welchem die Nadel befestigt war und der Nadel gewogen. Hierauf das früher bestimmte Gewicht des Korkes und der Nadel abgezogen. Die Differenz ist gleich dem Körpergewichte. Dann wurde das Gewicht des Korkes und der Nadel auf die andere Wagschale gelegt.

Die Wagschale mit der ruhenden Libelle war unten, die Differenz der Gewichte in beiden Wagschalen war gleich dem Körpergewichte. Nun wurde die Libelle durch Kneipen des Abdomens gereizt und begann Flügelbewegungen zu machen und hob sich in Folge derselben sofort, so dass die andere Wagschale den Tisch berührte und nach wenigen Schwankungen unten blieb. Dies gelang nur bei der erwähnten Befestigungsweise.

Dass die Libelle ihr eigenes Körpergewicht, und mehr durch die Bewegung der Flügel hebt, ist ein Beweis, dass die Flügelbewegungen einer auf oberwähnte Weise aufgespiesseten Libelle den Flügelbewegungen beim Fluge mindestens sehr ähnlich sind. Und wir können daher die Photographien dieser Bewegungen als Bilder der freien Flügelbewegung für unsere Betrachtung benützen.

Wenn die auf obige Weise befestigte Libelle auf der matirten Platte des photographischen Apparates scharf eingestellt war, wurde das Laboratorium mit Ausnahme des vom Helio-  
staten reflectirten Sonnenstrahls verfinstert und die an der Stahlfeder auf und ab bewegliche Scheibe durch den Stift  $f_1$  (Figur 10) in der Stellung  $S_1$  festgehalten. Hierauf wurde die Libelle, nachdem die empfindliche Platte in den Apparat eingeschoben und blossgelegt war, gereizt und sobald sie ihre Flügel bewegte, der Stift  $f_1$  entfernt. In Folge der Wirkung der starken gespannten Stahlfeder schnellte die Scheibe nach abwärts bis in die Lage  $S_2$  wo sie durch den Stift  $f_2$  gehemmt blieb.

In dem Augenblicke, während welchem der 1·5 Mm. breite Spalt  $s_1, s_2$  das Loch  $u$  passirte, entstand auf der Platte ein Bild der Libelle in irgend einer Stellung während der Flügelbewegung. Die Scheibe bewegte sich an dem Loche mit einer Geschwindigkeit von etwa drei Metern vorüber, so dass, da der Spalt 1·5 Mm. breit war, der Lichtblitz  $\frac{1}{2000}$  Secunde auf die Platte einwirkte.

Während dieser Zeit kann der Flügel selbst bei rascher Bewegung fast als ruhend angenommen werden und gab auch immer klare Bilder, auf denen alle Adern des sich bewegenden Flügels zu sehen waren. Nach der Hervorrufung erschien das Bild der fliegenden Libelle weiss auf dunklem Grunde.

Durch eine grössere Anzahl solcher Photographien bin ich in die Lage versetzt, die Änderungen der Gestalt und Stellung des Flügels während eines Flügelschlagecyclus genau schildern zu können.

Als günstigstes Versuchsthier erwies sich Agrion, und ich will zunächst die Flügelbewegung von Agrion puella schildern. In der Ruhelage, d. h. wenn die elastischen Elemente des Flügels im Gleichgewichte und die Muskeln schlaff sind, liegen die Flügel derart über dem Rücken nach hinten gerichtet, dass die Flügelspitzen eines Flügelpaares fast in der Symmetralebene aneinander stossen. Während der Flugbewegung gibt es eine, dieser ähnlichen Lage. Sie ist in Tafel VII mit 1 bezeichnet und von ihr soll ausgegangen werden. Aus den Momentphotographien ergibt sich, dass sich Vorder- und Hinterflügel gleichzeitig und gleichartig bewegen, was wohl schon durch den überaus ähnlichen

anatomischen Bau der beiden Flügelpaare von vorn herein wahrscheinlich gemacht wurde.

Es wird daher genügen, die Bewegung eines Flügels zu beschreiben, es soll der linke Vorderflügel, dessen Bewegung auf Tafel VII schematisch dargestellt ist, sein.

In der Lage 1 (Taf. VII, Fig. 1 *Ff* I 1) ist der Flügel fast in der Ruhelage. Der Vorderrand *F* 1 geht vom Insertionspunkte *F* nach rückwärts und wenig nach aussen und oben. Der Hinterrand *f* I geht nach hinten und wenig nach unten und aussen.

Die Linie 1 I stellt eine Gerade vor, die als Verbindungslinie der Flügelränder, an der breitesten Stelle des Flügels anzusehen ist. In Tafel VII steht sie immer senkrecht auf den Vorderrand und drückt die Form der windschiefen Lage der Flügelfläche aus.

Wenn man durch Punkt 1 eine Ebene senkrecht auf den Vorderrand *F* I legt, so ist diese Gerade 1 I in der Ebene gelegen. Projicirt man nun die Insertionslinie des Flügels *Ff* auf diese Ebene  $M_1 O_1$ , so schliesst die Projection der Insertionslinie mit der Linie 1 I einen Winkel ein, der als Ausdruck der windschiefen Flügelfläche angesehen werden kann. Dieser Winkel (Tafel VII, Figur 2) *fF* 1, 2, 3, . . . *fF* 8 beträgt in der Lage 1,  $48^\circ$ . Um nun die Richtung, nach welcher die Fläche windschief verdreht erscheint, ausdrücken zu können, werden die Winkel rechts von *fF* positiv, die links negativ bezeichnet werden. Wenn man durch die Insertionslinie und den Vorderrand, das heisst durch den Basaltheil des Flügels eine Ebene legt, so liegt der centrifugale Theil des Flügels unter oder über dieser Ebene; im ersteren Falle sind die Winkel  $\varphi$  (*Ff* 1, 2, . . . *Ff* 8) negativ, im letzteren positiv. Der Winkel von  $-48^\circ$  entspricht also der Lage 1 und annähernd auch der Ruhelage. Von hier wird der Flügel so nach oben und innen, dann nach oben und aussen bewegt, dass der Punkt 1 (Endpunkt des Vorderrandes) die punktierte Bahn in der Richtung der Pfeile durchläuft. In der Lage 1 war der Flügel am meisten nach rückwärts gestellt. Der Punkt 1 ist der am weitesten nach rückwärts gelegene Punkt der Bahn des Vorderrandes. Die Lage 2 ist die höchste, die der Flügel einnimmt. Der Flügel erscheint in der Lage 2 bei weitem nicht so windschief, wie in der vorhergehenden Lage, indem sich

die früher nahezu vertical stehende Flügelfläche so neigt, dass sie mit der horizontalen einen Winkel von  $40\text{--}50^\circ$  einschliesst. Der Winkel  $\varphi_2$  beträgt, der Ausflachung der Flügelfläche in dieser Stellung gemäss, nur  $-10^\circ$ . Man kann dieses Ausflachen des Flügels als ein Zurückbleiben des Hinterrandes ansehen.

Von der Lage 2 bewegt sich der Flügel nach unten und vorn, so dass das Ende des Vorderrandes die Bahn 2, 3 durchläuft. Am Wege bleibt der Hinterrand des Flügels noch mehr zurück. In der Lage 3 erscheint der Flügel völlig ausgeflacht. In dieser nahezu horizontalen Lage des Flügels beträgt der Winkel  $\varphi_3$   $0^\circ$ . Die Flügelfläche schliesst mit der Horizontalebene einen Winkel von  $25\text{--}30^\circ$  ein.

Die Flügelebene steht hier fast senkrecht auf die Bewegungsrichtung. Von hier bewegt sich der Flügel zuerst nach unten und dann nach vorne; er erreicht seine tiefste Lage in der Stellung 4. Der Hinterrand des Flügels bleibt während dieser Bewegung noch weiter zurück, so dass der Flügel nach der entgegengesetzten Richtung windschief verdreht ist wie in Lage 2. Der Winkel  $\varphi_4$  beträgt  $+23^\circ$ .

Die Flügelfläche schliesst mit der Horizontalebene in dieser Lage 4 den kleinsten bei der Flugbewegung vorkommenden Winkel ein; er beträgt nur  $5\text{--}10^\circ$ .

Von hier wird der Flügel längs der Linie 4, 5 nach oben und vorne bewegt und dabei stark von oben nach rückwärts gedreht. Zugleich bewegt sich der Hinterrand dem Vorderrande voraus, so dass die Flügelfläche in Lage 5 abermals fast senkrecht auf die Horizontalebene steht.

Der Winkel  $\varphi_5$  beträgt  $-32^\circ$ , so dass also durch das Vorauseilen des Hinterrandes bei der Bewegung von 4 nach 5 die Richtung der windschiefen Verdrehung der Flügelfläche umgekehrt wird. Von hier bewegt sich der Vorderrand von vorne nach oben und hinten.

Hiebei wird der Flügel noch mehr von oben nach hinten gedreht. Der Hinterrand bleibt bei dieser Bewegung zurück, so dass der Flügel in der Lage 6 eine ungemein starke windschiefe Verdrehung erkennen lässt. Winkel  $\varphi_6$  beträgt  $-64^\circ$  und die Flügelfläche schliesst mit der Horizontalebene einen Winkel

von  $50\text{--}60^\circ$  ein. Von hier bewegt sich der Flügel längs 6, 7 nach hinten und wenig nach unten.

Durch noch weiteres Zurückbleiben des Hinterrandes wird die Flügelfläche noch windschiefer, so dass der Winkel  $\varphi$  hier den grössten Werth hat;  $\varphi_7$  beträgt  $-98^\circ$ . Die Lage des Vorderandes ist dieselbe wie bei der Bewegung nach unten und vorne in der Stellung 3. Da sich in dem Punkte 3 die beiden Theile der 8er Linie schneiden, so fallen natürlich die Linien  $F3$  und  $F7$  zusammen. Wie bei der Bewegung nach unten und vorne  $\varphi$  hier am kleinsten war, so ist bei der Bewegung nach unten und hinten  $\varphi$  hier am grössten, es kommt dadurch die umgekehrte Flügelstellung bei den Bewegungen in diesem Punkte zu Stande. Mit der Horizontalebene schliesst die Flügelendfläche in der Lage 7 einen Winkel von  $35\text{--}40^\circ$  ein.

Von hier bewegt sich der Flügel längs 7, 8 nach unten und hinten. Die Stärke der windschiefen Verdrehung nimmt bei dieser Bewegung durch das Vorseilen des Hinterrandes ab. Der Winkel  $\varphi_8$  beträgt  $-66^\circ$ . Mit der Horizontalebene schliesst die Flügelendfläche in Lage 8 einen Winkel von  $70\text{--}80^\circ$  ein. Bei der Bewegung nach hinten und oben bewegt sich abermals der Hinterrand rascher, als der sich von obene nach vorn drehende Vorderrand und auf diese Weise kommt die schon besprochene Lage 1 zu Stande. Die Kugelfläche, in welcher die Bahn des Vorderrandpunktes liegt, ist auf Tafel VII ersichtlich. Da der Mittelpunkt derselben im Insertionspunkte des Vorderrandes liegt, und die Strahlen doch mehr oder minder fest miteinander durch die Queradern des Flügels verbunden sind, so muss sich die Länge des Hinterrandes fortwährend ändern, sie ist am grössten, wenn  $\varphi$  am grössten ist, da die Insertionslinie fix bleibt.

Die beschriebene, durch eine grössere Zahl auf oben angeführte Weise angefertigter Momentphotographien erkannte und klargelegte Bewegungsart des Flügels wird, wie ich im Folgenden zu zeigen bestrebt sein werde, durch die mechanische Zusammenwirkung der Skeletttheile, Muskeln und Flügel, sowie durch den Luftwiderstand nicht nur erklärt, sondern auch bedingt.

Auf die Darstellung der Detailwirkung der einzelnen Theile des Skeletts und der einzelnen Flächenstreifen der Flügel muss hier verzichtet werden, da diese Einzelheiten im anatomischen Theile

bereits genau beschrieben sind. Da sich die beiden Flügelpaare vollkommen gleichartig bewegen, so wird die Schilderung der Umwandlung von Muskelcontraction in Flügelbewegung an einem Flügel genügen. Wir wollen auch hier mit der der Ruhelage am nächsten stehenden Flügellage, der Lage 1 (Taf. VII) beginnen. In dieser Lage befinden sich die elastischen Theile der Flugorgane in der Gleichgewichtslage, sämtliche Muskeln sind schlaff und der Flügel liegt so, dass der erste Strahl nach hinten und oben, der sechste nach hinten unten und aussen zieht. Der die windschiefe Verdrehung der Flügelfläche ausdrückende oben genau beschriebene Winkel  $\varphi_1$  beträgt  $-48^\circ$  (bei *Agrion puella*, deren Flügelbewegung auch hier in's Auge gefasst werden soll). Der erste, dritte und fünfte Strahl liegen der Symmetralebene näher, als der zweite, vierte und sechste. Die Längsfaltung des Flügels ist sehr stark, so dass die einzelnen Flächenstreifen in dieser Ruhelage die grössten Winkel mit der Flügelebene einschliessen.

Die, wegen ihrer grössten Breite und Geschwindigkeit wirksamste Flügelendfläche liegt fast vertical, so dass sie bei der Bewegung in jene Fläche zu liegen kommt, welche der Vorder- rand bei der Flügelbewegung erzeugt; es wird hiedurch der Luftwiderstand auf das kleinstmögliche Minimum reducirt.

Nun wirken folgende Muskeln: Tensor, Pronator, Pronator radii primi und Abductor. Durch die Contraction des Tensor werden, wie aus der Skelettbeschreibung zu ersehen, alle Strahlen des Flügels gleichmässig nach oben bewegt, indem die Bewegung der Lamina nach abwärts auf Supralaminae, Interbasilare anticus, Interbasilare posticus, Suprascapularis und auf die Basilarstücke gleichsinnig, von diesen auf die, als zweiarmige Hebel wirkende Strahlen aber ungleichsinnig übertragen wird. Der Pronator radii primi dreht den ersten Strahl von oben nach vorne und trägt im Vereine mit dem Pronator, der den dritten Strahl von oben nach vorne dreht, zur Ausflachung der Flügelfläche bei. Der Flächenstreif zwischen dem ersten und zweiten Strahl stellt sich hiedurch noch steiler auf die Flügelebene. Diese Ausflachung durch die Pronation ist eine Folge der durch diese Bewegung des ersten und dritten Strahles herbeigeführten Parallelisirung dieser beiden Strahlen, die dann ihrerseits die Ausflachung auch auf den Hinterrand des Flügels überträgt. Wenn sich das centrifugale Ende

des dritten Strahles jener Ebene nähert, die durch die Insertionslinie des Flügels und den ersten Strahl geht, so wird durch die Queradern auch der hintere Theil des Flügels derart mitgezogen, dass auch die Enden der Zweige des fünften Strahles sich dieser Ebene nähern, oder in anderen Worten: der Flügel ausgeflacht wird. Ausserdem wird durch die Pronation des zweiten und dritten Strahles die Flügelendfläche von oben nach vorne gedreht, so dass sie in Lage 2 weniger steil gegen die Horizontalebene geneigt erscheint. Der Abductor zieht den, als einarmigen Hebel wirkenden ersten Strahl nach vorne, und es wird durch seine Wirkung die Pronation des ganzen Flügels zunächst unterstützt, indem alle Theile des Flügels sowohl wegen des Beharrungsvermögens als auch wegen des Luftwiderstandes hinter dem ersten Strahle zurückbleiben. Wie hieraus hervorgeht, bewirken die vier Muskeln, die sich während der Bewegung des Flügels von hinten nach oben (von Lage 1 nach 2) contrahiren, mit dem Luftwiderstande und dem Flügelbaue zusammen, die Lage und Form des Flügels in Lage 2.

Durch die Abductorwirkung werden auch die Längsfalten des Flügels etwas seichter gemacht, so dass dieser in Lage 2 etwas breiter ist wie in Lage 1. Die centripetalen Enden des dritten und fünften Strahles erscheinen aus den Charnieren, in denen sie gleiten, etwas herausgezogen, das Ligamentum und der elastische Stiel der Supralamina gespannt. Die erwähnte Ausflachung bedingt den in Lage 2 so kleinen Winkel  $\varphi$  ( $\varphi_2 = -10^\circ$ ).

In der Lage 2 hört der Tensor auf zu wirken, und es beginnt der Flexor die jetzt, als einarmiger Hebel wirkende Scapula nach abwärts zu ziehen. Der Abductor und die beiden Pronatoren fahren fort in gleicher Weise, wie zwischen 1 und 2 zu wirken. Die Bewegung der Scapula pflanzt sich zwar wohl auf alle Strahlen fort, doch können die hinteren Strahlen, besonders die letzten drei, soweit zurückbleiben, als es die Elasticität der Queradern gestattet. In der Nähe der Lage 2 bewegt sich der Flügel mehr nach vorne, später mehr nach unten. Die Pronatoren bleiben contrahirt und flachen im Vereine mit dem Luftwiderstande den Flügel noch mehr aus, so dass er in Lage 3 nicht mehr windschief, sondern eben ist. Die Flügelebene steht in der Lage 3 fast senkrecht auf die Bewegungsrichtung des Flügels, und

schliesst daher mit der Horizontalebene einen ganz kleinen Winkel ein. Sowohl Abductor als Flexor greifen am ersten Strahle an und unterstützen so die Pronatoren in der Ausflachung des Flügels, indem sie ein Zurückbleiben des nur durch die Queradern angehefteten Hintertheiles des Flügels, der durch die Luft vom ersten Strahle gewissermassen nachgeschleift wird, ermöglichen. Während der Bewegung von 3 nach 4 contrahiren sich die Pronatoren, der Flexor und Abductor, noch weiter. Während durch die beiden Letzteren der Flügel von oben und hinten nach unten und vorne bewegt wird, veranlassen die sich weiter zusammenziehenden Pronatoren eine Verdrehung des Flügels. Jetzt contrahirt sich auch der Abductor radii quinti, und es wird dadurch der als zweiarmiger Hebel wirkende fünfte Strahl relativ nach rückwärts bewegt. Wie oben beschrieben, ist dieser Muskel sehr klein und daher seine Wirkung auch unbedeutend, jedoch gross genug, um im Vereine mit den Pronatoren den Flügel so zu verdrehen, dass er in Lage 4 nach der entgegengesetzten Seite windschief erscheint ( $\angle \varphi_4 = +23^\circ$ ).

Die Wirkung des elastischen Stieles der Supralamina der in Lage 2 gespannt, nun wieder seine Gleichgewichtslage gewonnen hat, ist auf eine rasche und sichere Festigung der Notumstücke, die während der Contraction des Tensor auf oben beschriebene Weise verschoben werden, beschränkt. Er bewirkt nämlich, dass sie rasch ihre alte Lage wieder gewinnen, da sie nur so sich in der, für die richtige Übertragung der Bewegung der Lamina nach abwärts auf die centripetalen Strahlenenden nöthigen Stellung befinden. Während sich der Flügel in der Lage 4 befindet, hört die Wirkung des Flexor auf und es beginnt wieder der Tensor auf oben beschriebene Weise den Flügel nach aufwärts zu bewegen. Die Pronatoren und der Abductor radii quinti hören ebenfalls auf zu wirken und strecken sich. In Lage 4 sind die Strahlen sehr weit von ihrer Ruhelage entfernt, die elastischen in den Queradern liegenden Kräfte somit stark angespannt. In dem Augenblicke als die drei diese Flügelform (Lage 4) bedingenden Muskeln zu wirken aufhören, schnellen die Adern in ihre Ruhelage zurück, und so zeigt der Winkel  $\varphi$  in einer Lage zwischen 4 und 6 wieder die der Ruhelage entsprechende Grösse von  $-48^\circ$ . Da jedoch dieses Zurückschnellen in die Ruhelage

einige Zeit erfordert, so finden wir den Flügel in der vordersten Lage (5) noch etwas von der Wirkung dieser Muskeln beeinflusst ( $\varphi_5 = -42^\circ$ ). In der Lage 5 erscheint das Ligamentum stark ausgedehnt und die inneren Enden des dritten und fünften Strahles fast ganz aus den Charnieren, in denen sie gleiten, herausgezogen. Während der Flügel die Lage 5 einnimmt, hört der Abductor auf zu wirken und das stark gespannte Ligament zieht den als zweiarmigen Hebel wirkenden fünften Strahl derart an, dass er in seinem Charniergelenke nach innen geleitet und dass der ausserhalb des Gelenkes liegende Theil nach rückwärts bewegt wird. Der Tensor wirkt fort und vereinigt seine Wirkung mit der des Ligamentum derart, dass sich der Flügel nach oben und hinten bewegt. Zugleich contrahirt sich auch der Supinator. Seine Wirkung ist der besprochenen ausflachenden des Pronator gerade entgegengesetzt, so dass durch ihn der Flügel stark windschief in der negativen Richtung von der Ruhelage aus verdreht wird. Der ganze Flügel wird in allen seinen Theilen gleichzeitig vom Tensor gehoben. Der fünfte Strahl wird nach rückwärts bewegt und durch die Contraction des Supinator der dritte Strahl derart verdreht, dass der vor dem fünften Strahle liegende Theil des Flügels (1—4er Strahl) rascher nach rückwärts bewegt wird, als der dritte Strahl selbst. Der Hinterrand wird theils durch den Luftwiderstand zurückgehalten, theils von der Verdrehung des Flügels derart beeinflusst, dass er in Lage 7 in die Flügelfläche hineinfällt. Besonders ist es die Wirkung des Supinators, welche den grossen Winkel  $\varphi$  der Lage 6 veranlasst ( $\varphi_6 = -64^\circ$ ). In Lage 6 hört wieder der Tensor zu wirken auf, während durch die Contraction des Flexor die einarmig wirkende Scapula und mit ihr der erste Strahl nach abwärts bewegt werden. Der elastische Supralaminastiel bringt die Notumstücke rasch wieder in die alte Lage und der Flügel wird durch das kräftig wirkende Ligamentum und den sich nur schwach contrahirenden Flexor nach hinten und wenig nach unten bewegt. Da der Flexor den ersten Strahl nach abwärts zieht und der Supinator fortwirkt, so wird der Flügel noch mehr verdreht, so dass in Lage 7 das Maximum der Verdrehung statthat.  $\varphi_7 = -98^\circ$ . Diese Verdrehung wird theils durch die Supinatorwirkung, theils durch das durch den Luftwiderstand bedingte Zurückbleiben des Flügels hinter dem ersten

Strahl hervorgerufen. Die Lage 7 ist sehr interessant, weil hier der erste Strahl mit der Lage 3 zusammenfällt und die grosse Differenz in den Flügelformen während der Bewegung von hinten nach vorne und während der Bewegung von vorne nach hinten deutlich zu Tage tritt. In der Mitte zwischen den beiden extremen Flügelgestalten würde eine Flügelform stehen, die einen Winkel

$$\varphi = -\frac{0 + 98}{2} = -49^\circ \text{ hat. Nun ist Winkel } \varphi \text{ der Ruhelage}$$

des Flügels  $\varphi_1 = -48^\circ$  und es zeigt sich also, dass, wie von vorneherein als wahrscheinlich anzunehmen war, der Flügel in Lage 3 und 7 nach beiden Richtungen gleich stark verdreht wird. In Lage 7 beginnt auch der Flexor radii quinti sich zu contrahiren, während die Wirkung des Flexor, Supinator und des Ligamentum fort dauert. Durch die Wirkung der Letzteren wird der Flügel nach unten und hinten bewegt und sowohl durch die Supinatorwirkung als durch den Luftwiderstand stark verdreht erhalten. Der Flexor radii quinti, der den als einarmigen Hebel wirkenden, fünften Strahl nach abwärts bewegt, bewirkt ein Vorseilen des hinteren Theiles des Flügels, wodurch der Winkel  $\varphi$  in Lage 8 wieder etwas kleiner wird.  $\varphi_8 = -66^\circ$ . In Lage 8 hört die Wirkung der Flexoren und des Supinator auf, während das Ligamentum noch fortfährt sich zu contrahiren. Hier beginnen nun wieder Pronator und Tensor sich zusammenzuziehen. Der Flügel wird hiedurch nach oben und hinten bewegt und so gedreht, dass der Winkel  $\varphi$  abnimmt,  $\varphi_1 = -48^\circ$ , worauf dasselbe Spiel von neuem beginnt.

Wir sehen also, dass die thatsächlich beobachteten Flügelstellungen durch die Form und Lage der Flugorgane bedingt werden, und dass somit die anatomischen und physiologischen Beobachtungsreihen sich gegenseitig beweisen. In welchem Theile des Weges, den der Flügel durchläuft, dieser sich am schnellsten bewegt, lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen. Die Annahme mehrerer Beobachter, dass der Flügel sich pendelartig dort am schnellsten bewege, wo er senkrecht auf die Symmetralebene steht, wird dadurch unwahrscheinlich gemacht, dass gerade hier die Flügelendfläche senkrecht auf die Bewegungsrichtung steht und somit gerade hier der grösste Widerstand zu überwinden ist.

Alle Momentphotographien zeigen ungefähr die gleiche Schärfe des Bildes, woraus sich schliessen lässt, dass jedenfalls keine grossen Differenzen in der Schnelligkeit der Flügelbewegung an verschiedenen Stellen, der vom Flügel durchlaufenen Bahn vorkommen.

Keineswegs bewegen alle Libellen ihre Flügel genau so wie Agrion. Calopteryxflügel beschreiben eine steilere 8er Figur, Libellulaflügel dagegen eine ebenso gestellte 8er Figur wie Agrion, nur ist sie hier viel kleiner, indem zwischen den extremsten Flügellagen viel kleinere Winkel liegen wie bei Agrion. Cordulia hält zwischen Agrion und Libellula die Mitte, indem die Corduliaflügel einen ziemlich geneigten und relativ mittel-grossen 8er beschreiben. Aeschna schliesst sich an Libellula an. Trotz dieser Verschiedenheiten erscheinen die Stellungen der Flügel in einzelnen Bewegungsphasen den Stellungen der Agrionflügel so ähnlich, dass eine gesonderte Besprechung nichts neues bieten würde.

Wir haben nun den Bau und die Bewegungsart der Libellenflügel kennen gelernt, und wollen nun die Wirkung in's Auge fassen, welche diese Flügelbewegung hervorbringt.

### Der Flug.

Bei der Bewegung des Flügels können zwei Phasen unterschieden werden. Die eine, eine Bewegung von hinten nach vorne, die zweite eine von vorne nach hinten. Bei der ersteren Bewegung von hinten nach vorne bildet der wegen seiner grössten Breite und Schnelligkeit wirksamste Theil des Flügels, die Flügelendfläche, stets einen nach vorne offenen Winkel mit der Horizontalebene; <sup>1</sup> bei der Bewegung nach hinten stets einen nach hinten offenen Winkel. Hiedurch entsteht bei beiden Bewegungsphasen eine nach aufwärts wirkende Kraft. Die ausserdem entstehenden, horizontal wirkenden Kräfte wollen wir später ins Auge fassen. Nur bei der Bewegung des Flügels senkrecht nach oben (Lage 1 und 5) übt der Flügel keine Hebung auf den Körper aus. Während die nach unten und vorne sich bewegenden Flügel einen Druck auf den Körper derart ausüben, dass dieser sich nach oben und hinten bewegt und bei der Bewe-

<sup>1</sup> Die Horizontalebene wird als unter der Libelle liegend gedacht.

Fig. 1.

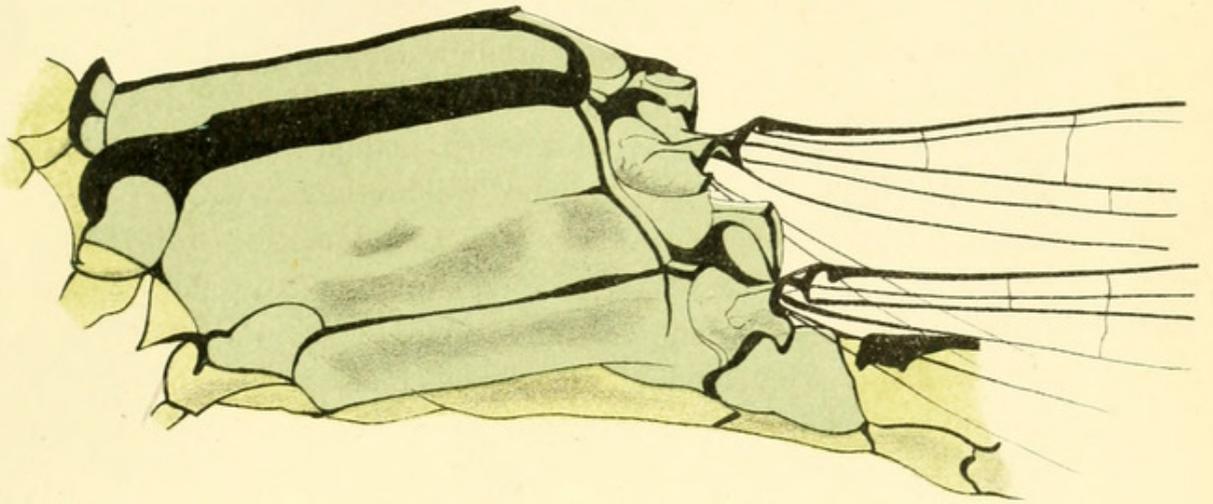
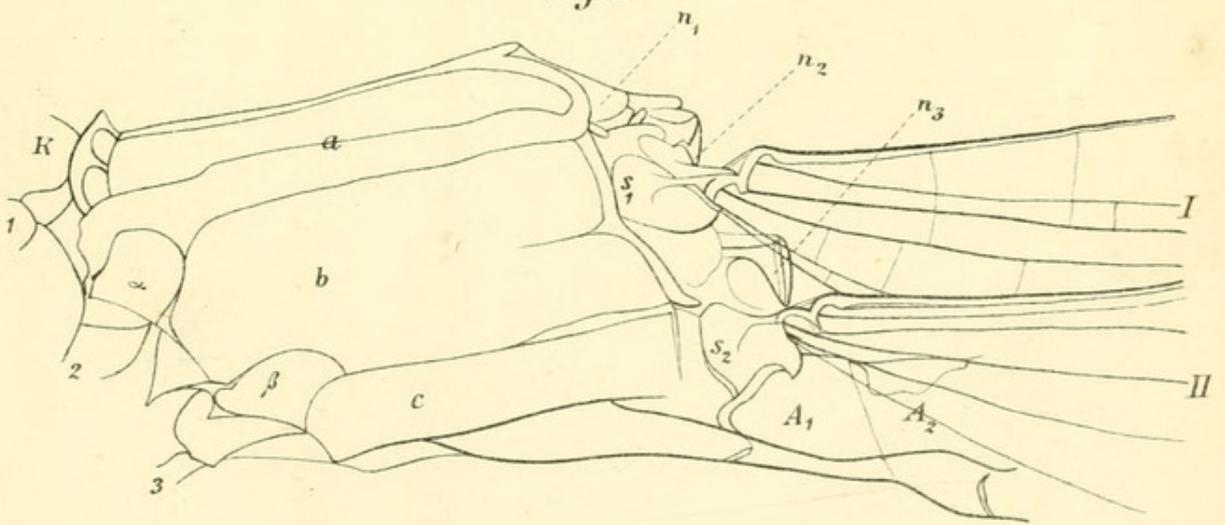
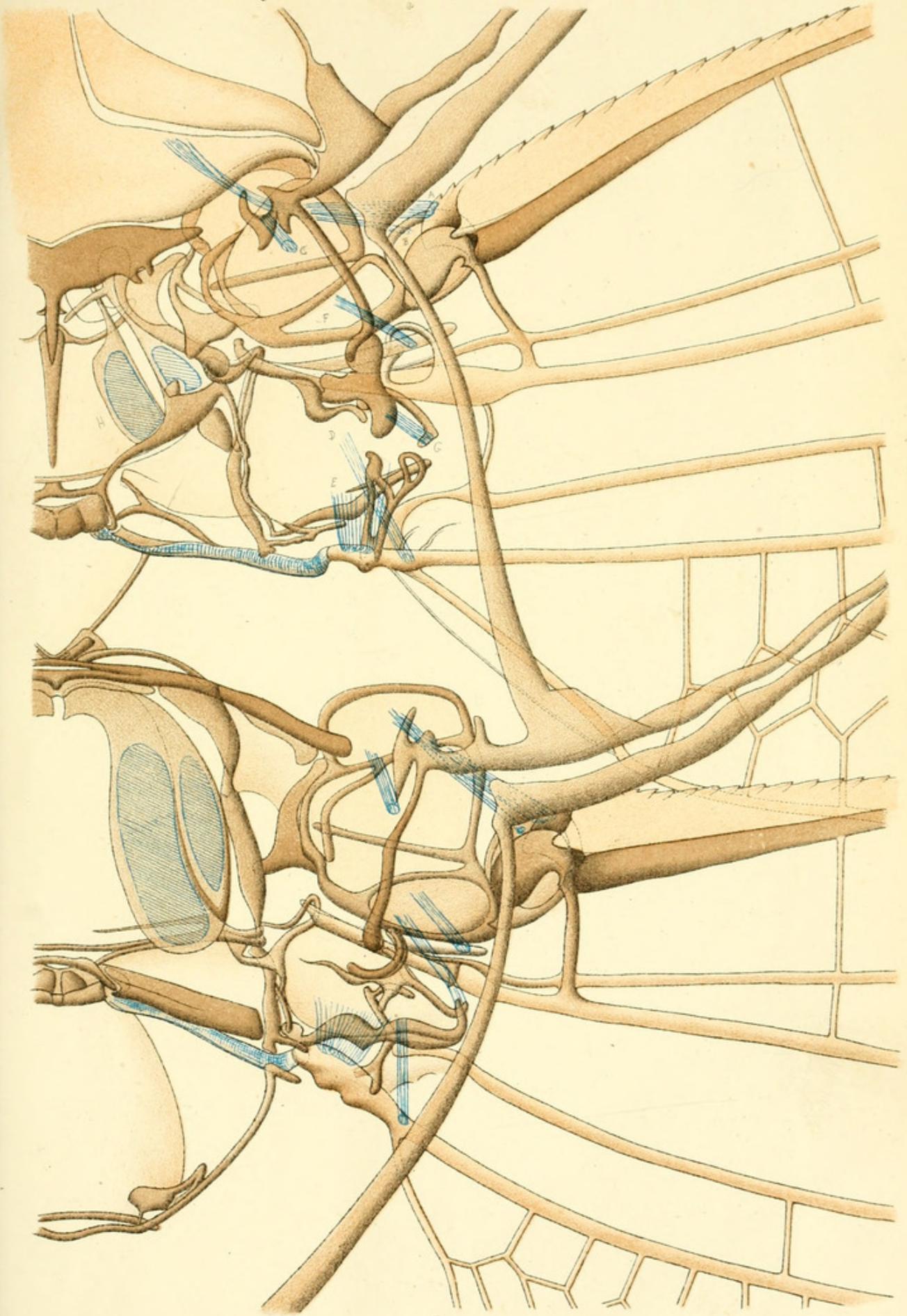


Fig. 2.

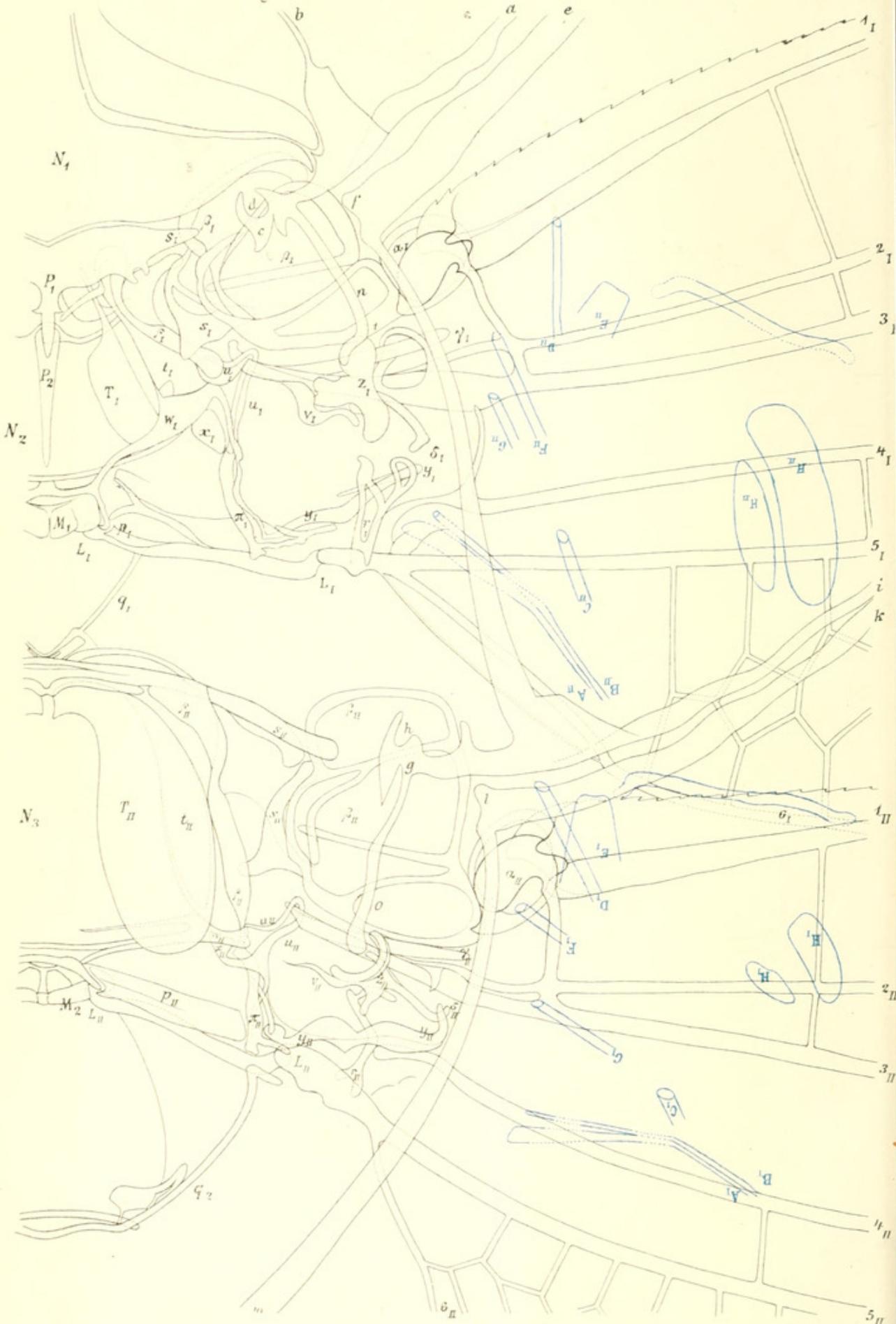






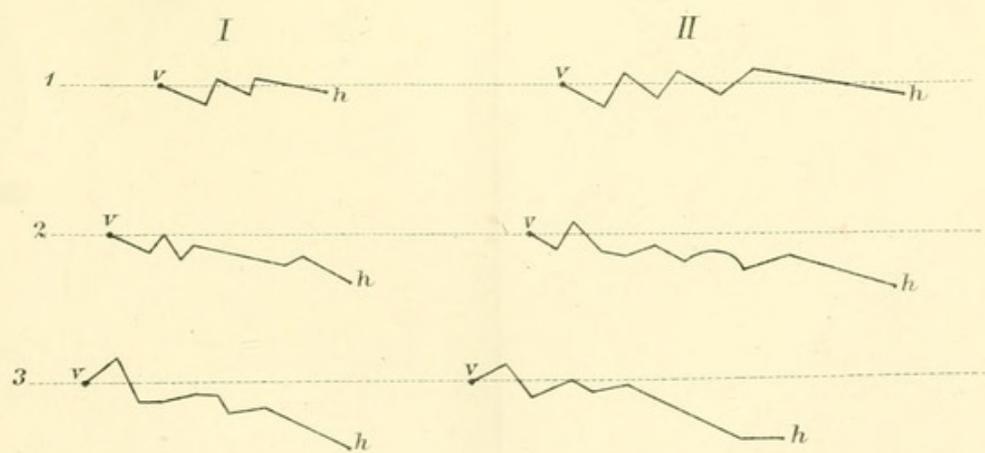
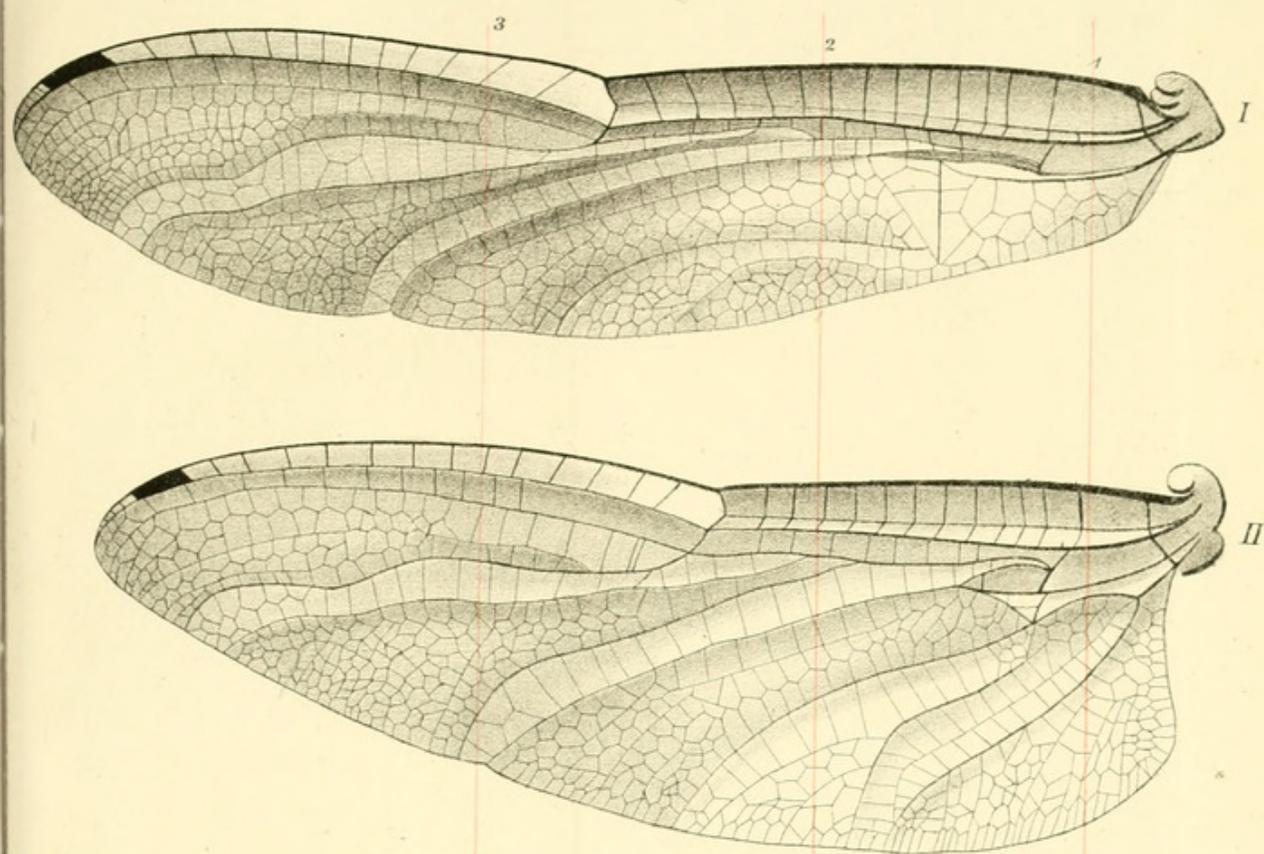




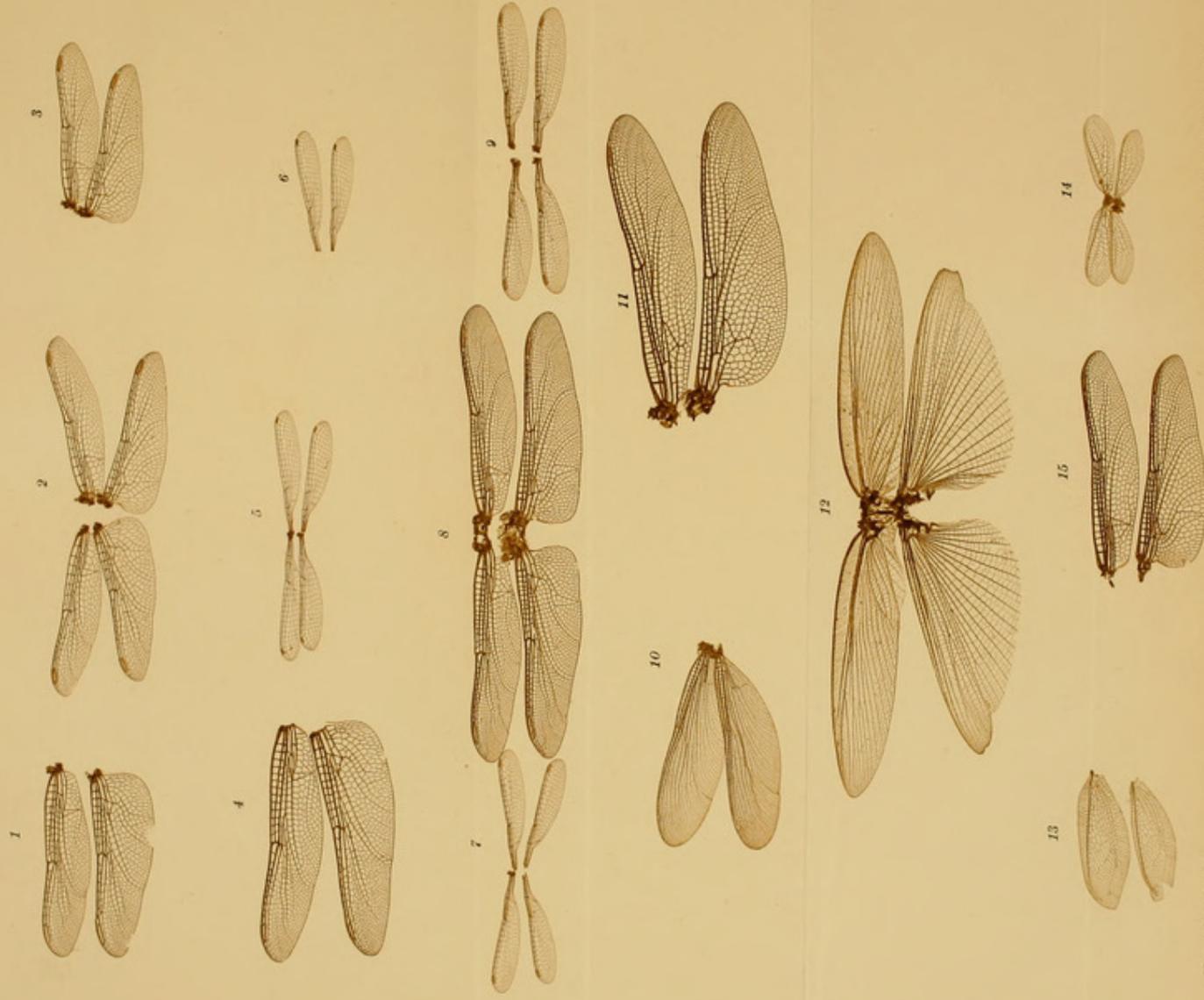


Autor del. lith. Dr. J. Heilmann.

K. k. Hof- u. Staatsdruckerei.











Lendenfeld, R. von. 1881. "Der Flug der Libellen. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Flugorgane der Insecten." *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 83, 289–376.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/30052>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/232230>

**Holding Institution**

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

**Sponsored by**

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

**Copyright & Reuse**

Copyright Status: NOT\_IN\_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.