

Zeitschrift:	Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Herausgeber:	Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen
Band:	27 (1959-1962)
Artikel:	Bau und Wirkungsweise des Flugapparates von Libellen mit besonderer Berücksichtigung von <i>Aeschna cyanea</i>
Autor:	Russenberger, H. / Russenberger, M.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-584810

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 11.12.2025

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

BIOLOGISCHE VERSTÄNDLICHUNG
VON FLIEGEN UND LIBELLEN

1. THEORETISCHE GRUNDLAGEN
ZUR BIOLOGISCHEN VERSTÄNDLICHUNG
VON FLIEGEN UND LIBELLEN

Bau und Wirkungsweise des Flugapparates
von Libellen

mit besonderer Berücksichtigung von
Aeschna cyanea

(With a summary in English)

von H. und M. RUSSENBERGER

Herausgegeben

mit Unterstützung der Johann Conrad-Fischer-Stiftung

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Summary (in English)	4
I. Einleitung	5
II. Anatomische Verhältnisse	6
A. Systematik und Versuchstier	6
B. Untersuchungsmethoden	7
C. Homologie und Nomenklatur	11
D. Das Skelett	11
1. Pleurite und Schwingenpfeiler	11
2. Tergite	14
3. Die Flügelbasen	18
4. Die Flügelgelenke	19
5. Das Costagelenk	20
6. Verbindungen des Tergum mit den Flügelbasen	21
E. Die Muskulatur	22
1. Indirekte Muskeln	23
2. Direkte Muskeln	26
3. Indirekte Hilfsmuskeln	28
Tabelle I: Flugmuskulatur von <i>Aeschna cyanea</i>	29
Abkürzungen für Sklerite und Muskeln	30
III. Flugmechanik	31
A. Aerodynamik (äußere Flugmechanik)	31
1. Allgemeines über den Insektenflug	31
2. Die Flugbewegungen bei der Libelle	33
a. Definition der Bewegungsrichtungen	33
b. Auswertung eines Zeitlupenfilms	34
c. Die Luftkräfte unter Anwendung der Tragflügeltheorie	38
B. Innere Flugmechanik	41
1. Die Kinematik des Flugapparates	41
a. Grundsätzliches	41
b. Das kinematische Schema und ein Bewegungsmodell	42
1) Starre Teile	43
2) Gelenke	43
3) Bewegungen in der Hauptschwingungsebene HSE	44
4) Bewegungen in der Schwingenpfeilerebene SPE	47
5) Bewegungen in der Medianebene ME	48
6) Bewegungsablauf während einer vollen Flügelschlagperiode	50

	Seite
2. Die Dynamik des Flugapparates	50
a. Bemerkungen über bestehende Hypothesen	50
b. Der Flugapparat der Libelle als Resonanzsystem	52
1) Allgemeines	22
2) Untersuchungen an flugfähigen Libellen	53
3) Das mechanische Ersatzschema	55
4) Experimentelle Bestimmung des Flügelträgheitsmomentes und des Luftwiderstandes am Libellenflügel	60
a) Die Meßmethode	60
b) Versuchsapparatur und Versuchsdurchführung	60
c) Schwingungsmechanische Berechnung	62
d) Meßergebnisse und Diskussion der Resultate	64
5) Die vollständige Resonanzkurve; Folgerungen für die Reso- nanzhypothese	65
6) Flügelschlagfrequenz und Flügelträgheitsmoment bei Flügel- einkürzung	67
7) Der Energiewirkungsgrad Muskel-Luft	70
8) Das dynamische Verhalten der Flugmuskeln	72
a) Physiologisches	72
b) Das mechanische Ersatzschema für den Muskel	74
c) Zusammenspiel der Muskeln im Flugapparat	75
9) Die Elastizität des Flugapparates	78
10) Der Flugapparat als rückgesteuertes Schwingungssystem	80
 <i>IV. Nachtrag</i>	 83
Symbole zu den Gleichungen der Dynamik	86
 <i>Literatur</i>	 87

SUMMARY

The paper deals with the anatomy, kinematics and dynamics of the flight-apparatus of the dragon-fly *Aeschna cyanea*. The results of the study of dynamics are critically discussed and are compared with the results found by other authors on dragon-flies and other species of insects.

For the anatomic study, a new technique has been used: the thorax of the insect was bedded in a plastic material. By gradual cutting away and with a simultaneous photographic record, cross-sections free of any distortion could be obtained, which have consequently been used to re-construct three-dimensional models.

The sclerits and muscles are described and some steering muscles have been mentioned first. The movements between the sclerits are transmitted by flexible links which work practically without any mechanical friction. These links are represented by chitinous and very elastic joints. The links have been found to be free in three dimensions. The results of the anatomic conditions in connection with observations on intact insects have been used to determine the kinematic conditions. Movements can be made in three different planes and the flexible flight-links are statically undetermined. The possible movements based on kinematics have been confirmed by results found from high-speed cinematography of dragon-flies in flight.

The authors point out that the dynamic behaviour of the flight-apparatus can only be explained satisfactorily if a mechanical resonant system is adopted which works under forced vibration near the natural frequency of the system. This hypothesis is supported by experiments and calculations in a wide field on single wings and intact insects. The wing inertia, air resistance and elasticity of the flight-apparatus have been determined experimentally with the application of new methods. A full description of the flight behaviour is given. It is discussed whether a feedback-system for the control of the flight-movements could be possible.

The authors are of the opinion that the results found on dragon-flies could be of importance for the understanding of insect flight in general.

I. EINLEITUNG

Wenn ein Gebiet der Entomologie als unvollständig bezeichnet werden darf, so wäre dies bestimmt die Flugphysiologie. Nicht etwa, daß es an intensiver Forschung auf diesem Gebiet gefehlt hätte, sondern wohl eher deshalb, weil die Materie ein physiologisch außerordentlich complexes Gebiet darstellt. Der Bau des Flugapparates von Insekten im allgemeinen ist heute weitgehend, jedoch nur in großen Linien bekannt, weit weniger aber seine Wirkungsweise. Über dieses Gebiet liegen zwar viele Arbeiten vor, wie z. B., um zwei ältere herauszugreifen, DEMOLL (1918) und STELLWEG (1910). Diese beschreiben, wie auch neuere, WEIS-FOGH (1956) oder PRINGEL (1957), vor allem eingehend die Form und den zeitlichen Ablauf der Flügelbewegungen als äußere Erscheinung. Dieses Teilgebiet des Insektenfluges, welches zur Hauptsache eine Angelegenheit der Aerodynamik darstellt, ist denn auch das am besten beackerte und soll in dieser Arbeit allgemein mit «äußerer Flugmechanik» bezeichnet werden.

Weit unklarer liegen die Verhältnisse bei den äußerlich nicht sichtbaren Bewegungsvorgängen, die sich beim Flug im Innern eines Insektenthorax abspielen und für die wir den Begriff «innere Flugmechanik» eingeführt haben, worunter das kinematische und dynamische Verhalten zu verstehen ist.

Über diesen Teil der Flugmechanik divergieren die Ansichten einzelner Physiologen heute nicht unbeträchtlich. Dies nicht zuletzt, weil eine exakte und detaillierte Beschreibung des anatomischen Baues des Flugapparates bei Insekten im allgemeinen und bei Libellen im speziellen fehlte. Es war deshalb eine unserer Hauptaufgaben, vorerst die anatomischen Verhältnisse zu untersuchen, wobei wir uns unter anderem einer neuen, von uns entwickelten Methode bedienten. Diese Untersuchungen erlaubten dann als weiteren Schritt, die Kinematik als den einen Teil der inneren Flugmechanik eindeutig festzulegen.

Über die eigentliche Flugdynamik, als weiteres Teilgebiet der inneren Flugmechanik, wie z. B. das Kräftespiel und der Energiehaushalt bei den außerordentlich hohen Frequenzen des Flügelschlages, bestehen Hypothesen, die teilweise auf vollständig unzulänglichen physikalischen Voraussetzung aufgebaut sind und deshalb zu sehr unwahrscheinlich anmutenden Folgerungen führen.

Entgegen den bisherigen Ansichten haben wir versucht, unter Auswertung aller unserer vorausgegangenen Untersuchungen und unter der Annahme des Vorhandenseins eines Resonanzsystems als Grundlage des Flugmechanismus, eine Vorstellung zu gewinnen, welche sich physikalisch ohne Zwang begründen läßt.

Als letzter Schritt, zwar aufbauend auf einer weiteren Hypothese, wird die Möglichkeit der Existenz eines selbsterregten Resonators für den Flugapparat diskutiert.

Obwohl unsere Untersuchungen sich nur mit der Libelle befaßten, dürften die Ausführungen über die Flugmechanik weitgehend allgemeinen Charakter haben.

II. ANATOMISCHE VERHÄLTNISSE

A. Systematik und Versuchstiere

Bei den Libellen unterscheidet man zwei Unterordnungen: *Anisoptera* und *Zygoptera*. Letztere umfaßt die Gattungen der Kleinlibellen und *Calopteryx*. Vorder- und Hinterflügel dieser Unterordnung sind annähernd gleich groß. Bei den Anisopteren weisen die Hinterflügel einen etwas breiteren Bau auf, doch sind beide Flügelpaare prinzipiell gleich ausgebildet; dies gilt insbesondere für die Flügelbasen, d. h. für die Humeralplatten (HP) und die Axillarplatten (AP).

Im Flug unterscheidet sich die Gattung *Calopteryx*, die bei uns mit nur 2 Arten vertreten ist, auffallend von allen anderen Libellen, es ist ein Flatterflug, analog demjenigen der Schmetterlinge. Alle anderen Arten sind fast durchwegs sehr gute und oft erstaunlich rasche Flieger. Insbesondere unter den Anisopteren gibt es Arten, deren Flugvermögen innerhalb der Insekten höchstens von gewissen Fliegen erreicht wird.

Die von uns untersuchte Art *Aeschna cyanea* zeigt alle Merkmale eines Helikopterfluges, mit welchem nach neueren Arbeiten der typische Insektenflug aerodynamisch zu vergleichen ist (PRINGLE 1957). Hinzu kommt eine verblüffende Flugstabilität und eine ganz erstaunliche Flugakrobatik, die einen hochentwickelten Flug- und Steuerungsapparat erwarten läßt. Die An-

isopteren halten in Ruhestellung die Flügel ausgebreitet. Wie wir im Kapitel «Kinematik» zeigen werden, ist diese Ruhelage aus dem Bau des Flugapparates verständlich. Die Zygopteren stellen beim Ausruhen die Flügel steil nach oben, linker und rechter Flügel berühren sich dabei. Es ist deshalb anzunehmen, daß der Flugapparat beider Unterordnungen gewisse Unterschiede aufweist, doch ist unseres Wissens der Flugmechanismus der Zygopteren noch nie untersucht worden.

Von allen Anisopteren ist die zur Gattung *Aeschnidae* gehörende Art *Aeschna cyanea* in Mitteleuropa die häufigste. Die Larven dieser Art leben mit Vorliebe und oft in großen Mengen in Tümpeln mit lehmigem Grund. Die für die vorliegende Arbeit in größerer Anzahl benötigten Imagines zogen wir aus Larven heran, die wir uns aus solchen Gewässern beschafften.

B. Untersuchungsmethoden

Die Untersuchung des Flugapparates von Libellen bietet erhebliche Schwierigkeiten. Die Chitinhäute und -Rippen, die einen wesentlichen Bestandteil des Mechanismus darstellen, sind recht verwickelt gebaute, räumliche Gebilde. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß die größeren Chitinpartien des Libellenthorax, wie Sternite, Pleurite und Tergite, des öfters untersucht und beschrieben wurden, daß aber in der Literatur über den eigentlichen Flugmechanismus keine oder nur lückenhafte Angaben zu finden sind.

CHAO (1953) verglich die ihm zugänglichen Arbeiten und stellte dabei fest, daß in der Literatur über folgende Punkte eine große Konfusion besteht:

1. Schwingenpfeiler und Epipleurite
2. Axillarsklerite und Seitenteile des Scutum
3. Flügelbasis
4. Gelenke
5. Haupt-Flugmuskeln
6. Flugmechanik (siehe Kap. «Kinematik»)

Zur Untersuchung des Flugapparates bedienten wir uns folgender Methoden:

1. Die zuerst angewandten, konventionellen Untersuchungsmethoden mit Binokularlupe und Mikroskop brachten keine neuen Ergebnisse. Sie wurden im weiteren nur noch zur Untersuchung der Muskulatur und zu Kontrollzwecken angewandt.
2. Mit Hilfe eines Blitzlichtstroboskopes konnten durch Beobachtung an lebenden Tieren Drehstellen, gelenkige Verbindungen und Bewegungsvorgänge einzelner Sklerite festgestellt und lokalisiert werden. Dazu wurde der Flugapparat mittels pulsierender Luft mit der für den Libellenflug typischen Frequenz erregt. An fixierten Tieren konnten auch die durch Muskelkraft erzeugten Bewegungen beobachtet werden. Die vom Tier selbst und durch Fremderregung hervorgerufene Bewegung der Flügelbasen und Bewegungen am Thorax erwiesen sich als weitgehend identisch (vergl. Kap. Dynamik).
Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden teilweise auch für die Flugmechanik ausgewertet.
3. Die Härte des Chitins erwachsener, flugfähiger Libellen macht die Gewinnung von Schnitten durch den Thorax nach der üblichen Methode mit Hilfe eines Mikrotoms unmöglich. Bei Verwendung schlüpfender Libellen mit noch relativ weichem Chitin wäre die Gewinnung von Schnitten zwar möglich, doch ergäbe sich daraus ein ganz falsches Bild, da in diesem Zustand der Flugapparat noch nicht entfaltet ist, die Sklerite noch nicht die richtige Lage zueinander aufweisen und von der endgültigen Form noch stark abweichen. Der Anwendungsbereich der neuerdings verwendeten Kunsthärze als Einbettungsmittel für harte Präparate scheint beschränkt, da sich damit nur relativ kleine Objekte zu sehr dünnen Schnitten verarbeiten lassen.

Nach längeren und vorerst ergebnislosen Versuchen kamen wir auf folgende Methode: Als Einbettungsmittel verwendeten wir Araldit, ein Produkt der CIBA, das uns diese Firma nebst anderen Zusatzmitteln zur Verfügung stellte. Araldit ist ein kalthärtendes Epoxydharz mit einem Härtungsschwund von wenig mehr als 0,5%, der bei Zusatz eines Füllstoffes noch vermindert wird. Der Kunststoff weist gegenüber Chitin eine erstaunlich hohe Haftfestigkeit auf.

Der Libellenthorax wurde vorerst durch eine aufsteigende Alkoholreihe entwässert und darauf längere Zeit in mono-

meren Araldit verbracht. Zur Gewinnung des Thorax-Skelettes wurde in Kalilauge mazeriert, dann ausgewaschen, getrocknet und in monomeren Araldit überführt.

Das so vorbereitete Objekt wurde auf einem geschlitzten Kunststoff-Zylinder montiert (Abb. 1) und ein kurzes Messing-

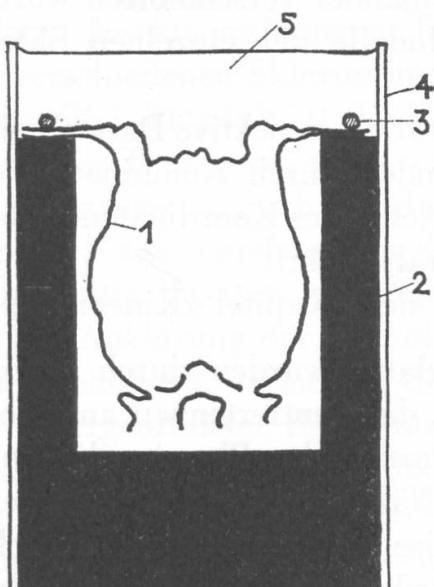


Abb. 1: Eingegebetteter Thorax, Querschnitt

1. Präparat
2. Geschlitzter Kunstharzzyylinder
3. Fixierung
4. Metallrohr
5. Gießharz

rohr darübergezogen. In dieser Form erfolgte der Guß. Um auf den Schnitten einen genügenden Kontrast zu erhalten, setzten wir dem monomeren Harz einen weißen Farbstoff zu. Da Araldit eine hohe Viskosität hat, was sich für die Entlüftung des Gießlings sehr nachteilig auswirkte, erfolgte der Guß im Vakuum.

Nach der Polymerisation wurde zuerst das Metallrohr abgedreht und dann das Präparat auf einer Metallfräsmaschine stufenweise in Abständen von $\frac{1}{10}$ mm abgefräst. Jeder so erhaltene Schnitt wurde sofort photographisch festgehalten (Tafel I, Abb. 2). Eine Schnittserie durch den Thorax lieferte ungefähr 100 Aufnahmen. Nebst den Querschnittserien wurden auch einzelne Längsschnitte hergestellt.

4. Die Schnittserien wurden folgendermaßen ausgewertet:
 - a) Der Bau der Skleriteile wurde an den einzelnen Schnitten untersucht.
 - b) Um ein räumliches Bild der Sklerite zu erhalten, projizierten wir die Schnitte einzeln in vierzigfacher Vergrößerung auf je eine 4 mm dicke Plexiglasplatte und zeichneten sie

- auf. Durch Aufeinanderfügen der Platten entstand ein maßstäblich und räumlich richtiges Stufenrelief des Thoraxskelettes (Tafel VI).
- c) Aus 4 mm dicken Wachsstreifen, die genau nach den Querschnittaufnahmen in 40-facher Vergrößerung geformt und in richtiger Lage miteinander verschmolzen wurden, entstanden naturgetreue Modelle der einzelnen Sklerite (Tafeln I, II und III).
 - d) Einige isometrische und parallelperspektive Darstellungen vorliegender Arbeit entstanden durch Kombination einzelner Schnitte, wobei eine Achse des Koordinaten-Systems der Thorax-Längsachse parallel läuft.
 - e) Über ein Bewegungsmodell siehe Kapitel «Kinematik».
5. Zur Untersuchung der Muskulatur wurden durch Narkose getötete Libellen ventral fixiert, dann entfernten wir am Thorax zahlreicher Tiere die hellen Partien der Pleurite, ließen jedoch die dunkel pigmentierten Nähte und Rippen als tragende Elemente stehen. Auf diese Weise gelang es, einen Einblick in den vollständig intakten Muskelapparat zu erhalten. Unter Verwendung der Schnittbilder und der unter Punkt 1. und 2. angegebenen Methoden konnten Verlauf und Ansatzstellen der einzelnen Muskeln abgeklärt werden.

Um die Funktion der Muskeln festzustellen, gingen wir folgendermaßen vor:

- a) Den Flügeln (und damit ihren Basen und dem Tergum) wurden die typischen Flugbewegungen aufgezwungen und die Reaktion auf die Muskeln untersucht.
- b) Die Muskeln wurden durch Zug in der Kontraktionsrichtung bewegt und die Wirkung auf die Sklerite festgestellt.
- c) Am erwähnten Funktionsmodell wurden Muskeln und Sklerite schematisch, jedoch kinematisch den Befunden entsprechend rekonstruiert und die Bewegungsvorgänge überprüft.

Nach dieser Methode war es möglich, die Funktion der einzelnen Muskeln abzuklären, nicht aber ihr Zusammenspiel während dem Flug. Doch kann, unter Einbezug der Beobachtungen der Flügelbewegungen am lebenden Tier, mit einiger Sicherheit auf den Bewegungsablauf geschlossen werden (siehe auch Kapitel «Innere Flugmechanik»).

C. Homologie und Nomenklatur

Der Thorax der Libellen weicht hinsichtlich Form und Größe seiner einzelnen Sklerite von demjenigen anderer Ordnungen beträchtlich ab. Nach FORBES (1943) stehen Libellen (und Ephemeropteren) in der Ausbildung der Flügelbasen abseits von allen anderen Insektenordnungen. Trotzdem soll eine klare Homologie der verschiedenen Sklerite und Muskeln bestehen (CLARK 1940, CHAO 1953, PRINGLE 1957). Diese Annahme dürfte für die Hauptstücke des Thorax zutreffen, erscheint jedoch für die Sklerite des Flugapparates fraglich, da die Ansichten verschiedener Autoren hier stark auseinandergehen. Dies betrifft besonders die Axillarsklerite, die Basalar- und Subalarplatten und die Flugmuskeln.

Die Abklärung der Homologie lag nicht im Bereich unserer Untersuchungen, da sie für die Funktion des Flugapparates nur von untergeordneter Bedeutung sein kann, doch war es unerlässlich, die einzelnen Sklerite und Muskeln eindeutig zu bezeichnen. Wir haben uns dabei, so weit möglich, an die Nomenklatur neuerer Arbeiten gehalten. Von uns selbst notwendigerweise eingeführte Bezeichnungen erheben keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit. Einige Anmerkungen über eine eventuelle Homologie einzelner Sklerite und Muskeln sind deshalb lediglich als Hinweise auf bestehende Möglichkeiten zu verstehen.

D. Das Skelett

1. Pleurite und Schwingenpfeiler

Der kleine Prothorax ist mit den beiden flügeltragenden Segmenten beweglich verbunden, Meso- und Metathorax sind miteinander verwachsen und außerordentlich stark entwickelt (Abb. 3). Die Pleurite werden aus je drei, durch Nähte deutlich geschiedene Sklerite gebildet (Episternum, Epimeron, Infraepisternum). Die Nähte oder Leisten als tragende Elemente des Thoraxskelettes verlaufen schräg zur Körperlängsachse. Die daraus resultierende, schiefe Lage der Flügelsegmente ist eine Eigenart der Libellenordnung. Die beidseitigen Mesepisterna sind über dem Prothorax durch die Medianleiste (Ml) miteinander verbunden. Diese Leiste gabelt sich dorsal in die beiden Antealar-Nähte. (Wie wir im Kapitel «Kinematik» zeigen werden, ist diese Gabelung funktionell bedingt.) Von der Antealar-Naht aus erstreckt

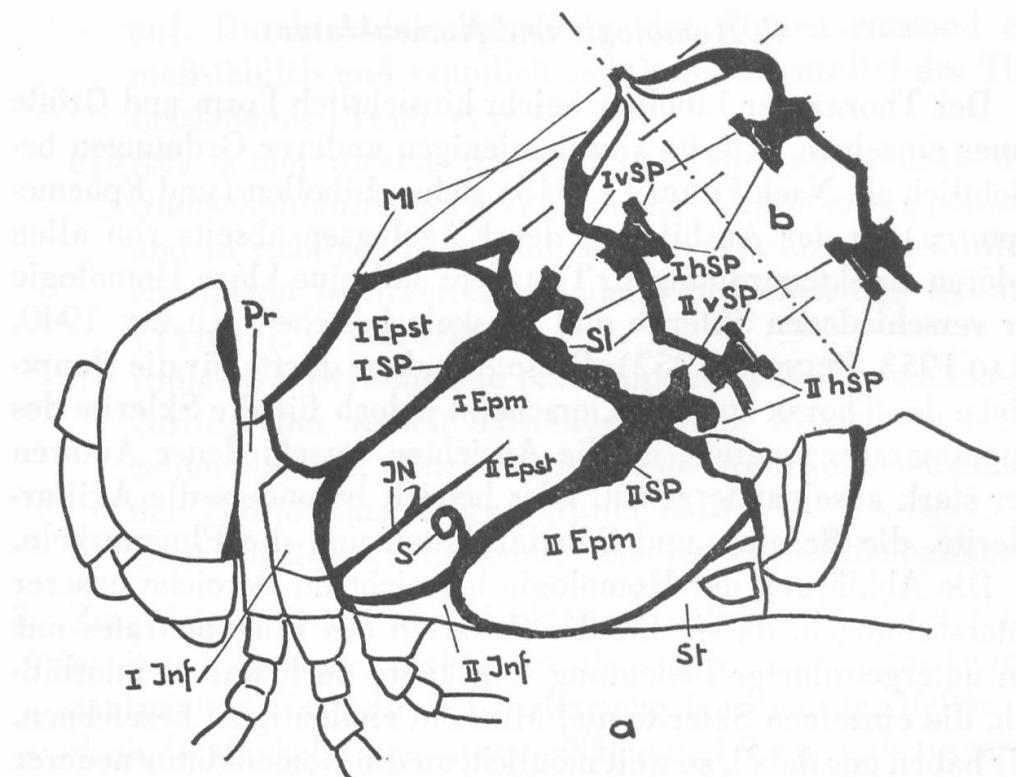


Abb. 3: Thorax, a von der Seite
b von oben

I Pleurite des 1. Flügelsegmentes (Mesothorax)
II Pleurite des 2. Flügelsegmentes (Metathorax)

Pr	Prothorax	vSP	vorderer Kopf des SP
Epst	Episternum	hSP	hinterer Kopf des SP
Epm	Epimeron	JN	Intersegmentalnaht
Inf	Infraepisternum	MI	Medianleiste
SP	Schwingenpfeiler	Sl	Subalarleiste
St	Metasternum	S	Metathorakal-Stigma

sich nach rückwärts auf jeder Seite die Subalarleiste (Sl). Diese markiert die obere Einfassung der Pleurite. Die Intersegmentalnaht (JN) ist bei *Aeschna cyanea* nur im ventralen Teil ausgebildet.

Eine Besonderheit der Libellen ist die Ausbildung von zwei Paar Schwingenpfeilern (SP). Diese entsprechen der Humeralnaht des Mesothorax und der zweiten Seitennaht des Metathorax der Systematik (BROHMER, Tierwelt Mitteleuropas).

Bei der Gattung *Aeschna* zeigen die Schwingenpfeiler einen leiterartigen Bau (Abb. 4) (SARGENT 1937). Nach unserem Befund ist die Ausbildung im Mesothorax weniger deutlich. Die Schwingenpfeiler gabeln sich ventral in zwei Äste, welche die Umrandung der Infraepisterna (Inf.) bilden. Diese stellen die

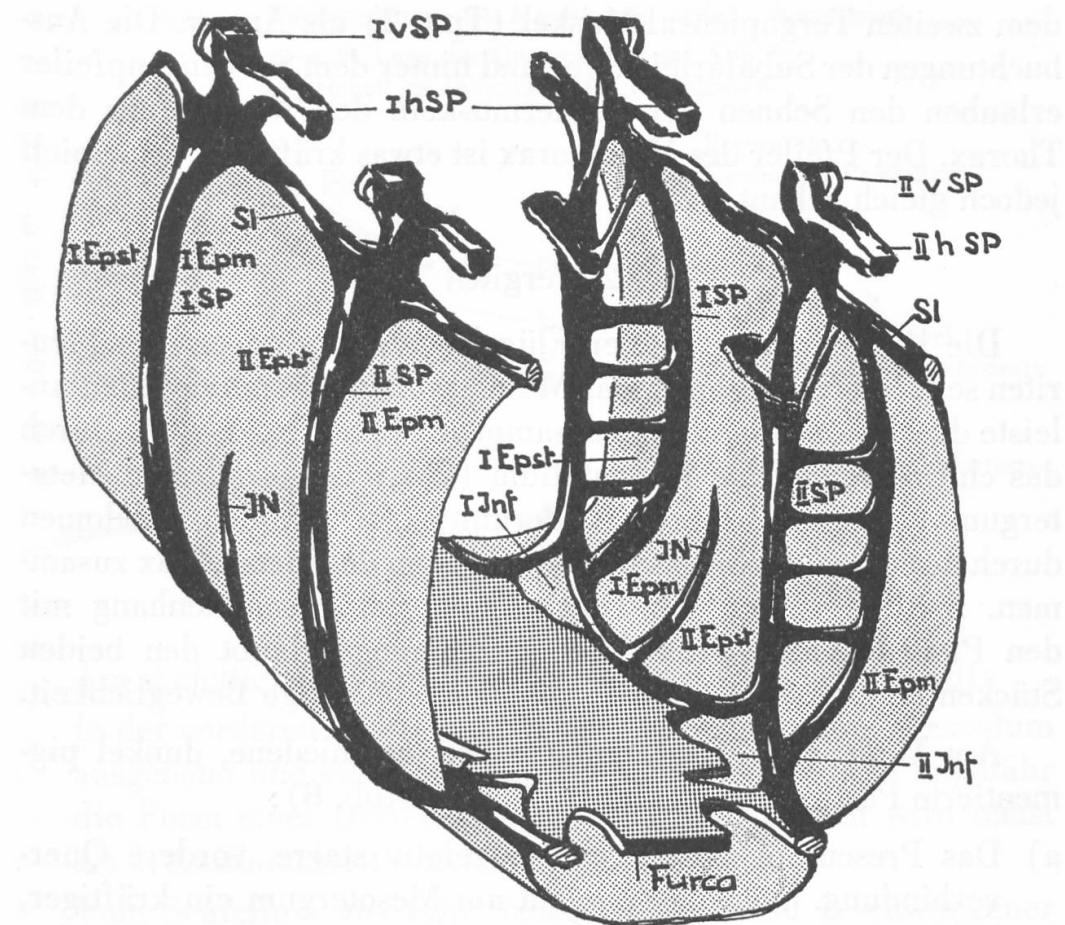


Abb. 4: Thoraxskelett, von hinten, etwas schematisiert

Bezeichnungen: siehe Abb. 3

Verbindung mit der Furca her, einer Art Zwischenboden am Sternum. Furca und ventrale Rippen der Schwingenpfeiler dienen als Ansätze wichtiger Flugmuskeln.

Die Schwingenpfeiler überragen die Pleurite und bilden am dorsalen Ende zwei Köpfe (vSP und hSP). Die Lagerung der Flügelbasen auf diesen beiden Fortsätzen ist bei den Libellen einzigartig und seit langem bekannt (SNODGRASS 1909).

Eine Rekonstruktion des dorsalen Teiles des mesothorakalen Schwingenpfeilers aus Querschnitten zeigt diesen als ein äußerst kompliziert profiliertes Gebilde (Tafel I, Abb. 5). Knapp unterhalb der Schwingenköpfe sind die einzelnen Rippen so kombiniert, daß sie als tragende Elemente wirken und zugleich eine Ansatzplatte für den ersten Tergopleural-Muskel (Tpm 1) bilden. Am hinteren Kopf des Schwingenpfeilers setzt der dorsale Längsmuskel (dlm) an. Eine plattenartige Verdickung der Subarleiste dient

dem zweiten Tergopleural-Muskel (Tpm 2) als Ansatz. Die Ausbuchtungen der Subalarleiste vor und hinter dem Schwingenpfeiler erlauben den Sehnen der Senkermuskeln den Austritt aus dem Thorax. Der Pfeiler des Metathorax ist etwas kräftiger, prinzipiell jedoch gleich gebaut.

2. Tergite

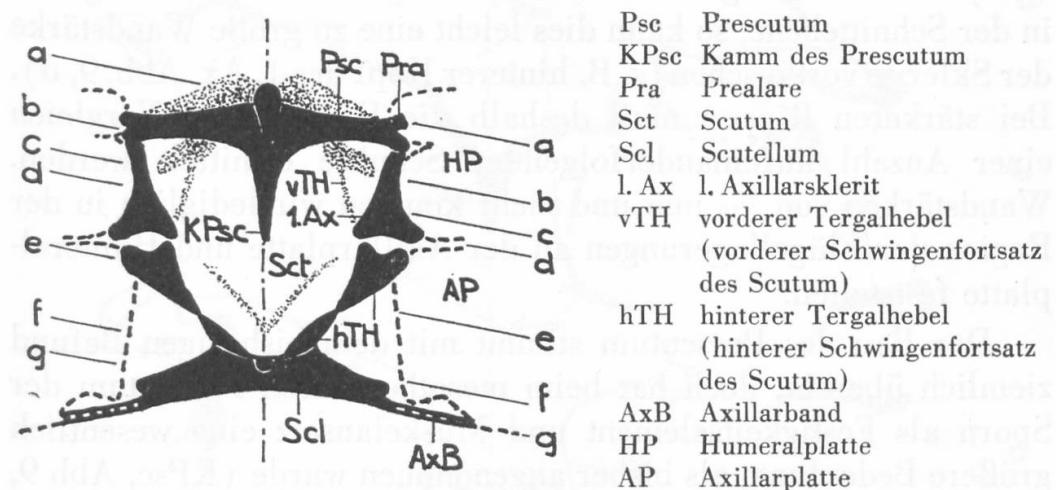
Die Rückenplatten beider Flügelsegmente sind an den Pleuriten sehr lose aufgehängt. Das Mesotergum hängt mit der Medianleiste durch feine Membrane zusammen (Tafel II, Abb. 6). Durch das chitinöse, flexible Postcutellum (Pscl) ist es mit dem Metatergum verbunden, dieses wiederum hängt mit dem Abdomen durch das ebenfalls biegsame Postcutellum des Metathorax zusammen. Seitlich weisen die Tergite keinerlei Zusammenhang mit den Pleuriten auf. Diese lose Aufhängung erlaubt den beiden Stücken eine große und voneinander unabhängige Beweglichkeit.

Am Meso- und Metatergum fallen verschiedene, dunkel pigmentierte Partien auf (Tafel II, Abb. 6, Abb. 8):

- a) Das Prescutum (Psc) ist eine relativ starre, vordere Querverbindung. Von dieser reicht am Mesotergum ein kräftiger, hohler Sporn unter einem Winkel von etwa 45° tief in den Thorax hinab. Am Metatergum ist dieser Kamm nur schwach ausgebildet. An beiden Enden des Prescutum ragt ein kleiner Kopf nach oben (Pra), er bildet die Hauptverbindung des Tergum mit der Humeralplatte (Tafel II, Abb. 7).
- b) Das Scutellum (Abb. 8, Tafel II, Abb. 6) als hintere Querverbindung ist ein kleiner, jedoch sehr stabiler Sklerit, der nicht die ganze Breite des Tergum einnimmt. Vom hinteren Rande aus führt das chitinöse, sehr flexible Axillarband (AxB) zum Hinterrand der Flügel.
- c) Das Scutum (Sct) wird meist als eine Rückenplatte beschrieben, von der Seitenlappen mehr oder weniger deutlich abgeteilt erscheinen, welche mit dem Axillarsklerit und der Axillarplatte in nicht näher definierter Weise verbunden sind.
- d) Die seitlichen Sklerite des Scutum werden von den Flügelbasen teilweise verdeckt. Es sind jene Teile, über welche die Kräfte der Hebermuskeln auf die Flügelbasen übertragen werden.

Abb. 8: Rückenplatten des Mesothorax, etwas schematisiert

a—g = Lage der Querschnitte auf Abb. 9
gestrichelt = Innenrand der Flügelbasen



Psc	Prescutum
KPsc	Kamm des Prescutum
Pra	Prealare
Sct	Scutum
Scl	Scutellum
l. Ax	l. Axillarsklerit
vTH	vorderer Tergalhebel (vorderer Schwingenfortsatz des Scutum)
hTH	hinterer Tergalhebel (hinterer Schwingenfortsatz des Scutum)
AxB	Axillarband
HP	Humeralplatte
AP	Axillarplatte

Am skelettierten Thorax fallen zwei seitliche Sklerite auf:

In der vorderen Hälfte des Scutum eine Rippe, vom Prescutum ausgehend und sich nach hinten verbreiternd, sodaß ungefähr die Form eines Dreieckes entsteht. Dieser Sklerit wird meist als 1. Axillarsklerit bezeichnet (1. Ax).

Vom Scutellum aus führt beidseits ein leicht geschwungener Sklerit nach vorn und endigt in zwei deutlich ausgebildeten Köpfen. In Anlehnung an andere Insektenordnungen wurde dieser Sklerit von uns als hinterer Tergalhebel (hTH) bezeichnet.

Wie schon erwähnt, besteht hinsichtlich des Baues, der Homologie und der Funktion der Seitenregionen in der Literatur eine große Konfusion.

Die Methode der Serienschnitte erlaubte es, die Tergite genauer zu definieren (Abb. 9, Schnitte a—g, die Lage der Schnitte ist auf Abb. 8 eingezeichnet, Tafel IV, Abb. 12, Tafel V, Abb. 13).

Vorerst muß die außerordentliche Feinheit aller Chitinteile auffallen. Die Chitinhaut im Mittelteil des Scutum weist Wandstärken von $2-3/100$ mm auf, die Seitenteile solche von $2-4/100$ mm, die Chitinhäute der Schwingenpfeiler variieren zwischen $4-5/100$ mm. Die Chitinrippen, welche in der Aufsicht deutlich als massive Gebilde heraustreten, erwiesen sich im Schnitt als wesentlich anders gebaut. Entweder sind es Hohlkörper, wie der Sporn des Prescutum (KPsc, Abb. 9, d) mit einer Wandstärke von etwa

$\frac{3}{100}$ mm, oder es handelt sich um besonders profilierte Teile einer Chitinhaut, wie z. B. beim Axillarsklerit (1. Ax), beim Scutellum (ScL) und dem Tergalhebel (hTH). Liegt eine Chitinhaut genau in der Schnittebene, so kann dies leicht eine zu große Wandstärke der Sklerite vortäuschen (z. B. hinterer Kopf des 1. Ax, Abb. 9, d). Bei stärkeren Rippen muß deshalb die Dicke durch Vergleich einer Anzahl aufeinanderfolgender Schnitte ermittelt werden. Wandstärken von $\frac{1}{10}$ mm und mehr konnten wir lediglich in der Region der Flügellagerungen an der Axillarplatte und Humeralplatte feststellen.

Der Bau des Prescutum stimmt mit dem bisherigen Befund ziemlich überein, doch hat beim mesothorakalen Prescutum der Sporn als Festigkeitselement und Muskelansatz eine wesentlich größere Bedeutung, als bisher angenommen wurde (KPsc, Abb 9, Schnitte a, b, c; Tafel II, Abb. 7).

Das Scutum reicht, soweit es chitinös ist, nicht bis zum Prescutum vor, sondern entwickelt sich schalenförmig und nach hinten stark ansteigend aus dem Sporn des Prescutum. Die Seitenteile wölben sich abwärts und sind mit den Ansatzplatten des Hebermuskels verwachsen (dvm). Sie könnten dem Notum der Dipteren entsprechen, das bei jener Ordnung eine der beiden Platten bildet, zwischen denen das Hauptgelenk eingespannt ist (BOETTIGER und FURSHPAN 1952).

Der 1. Axillarsklerit (Abb. 9, Schnitte b, c, d) wächst als ein nach unten offenes Rohrprofil aus dem Prescutum heraus, bildet also mit diesem eine Einheit. Nach hinten wird dieses Rohr immer offener, der Radius größer. Sein dorsaler, äußerer Rand kommt unter den Innenrand der Humeralplatte zu liegen. Dieser Teil ist etwas kräftiger gebaut und stark pigmentiert und erscheint deshalb in der Aufsicht als besonderer Sklerit (1. Ax). Der mediale Teil bildet eine feine, sich nach unten wölbende Chitinhaut, die mit der Chitinplatte des Hebermuskels verwachsen ist. Er wird in der Literatur mit «Seitenlappen des Scutum, vorderer Flügelfortsatz, vorderer Tergalhebel» bezeichnet. Die Ansatzplatte des Dorsoven-

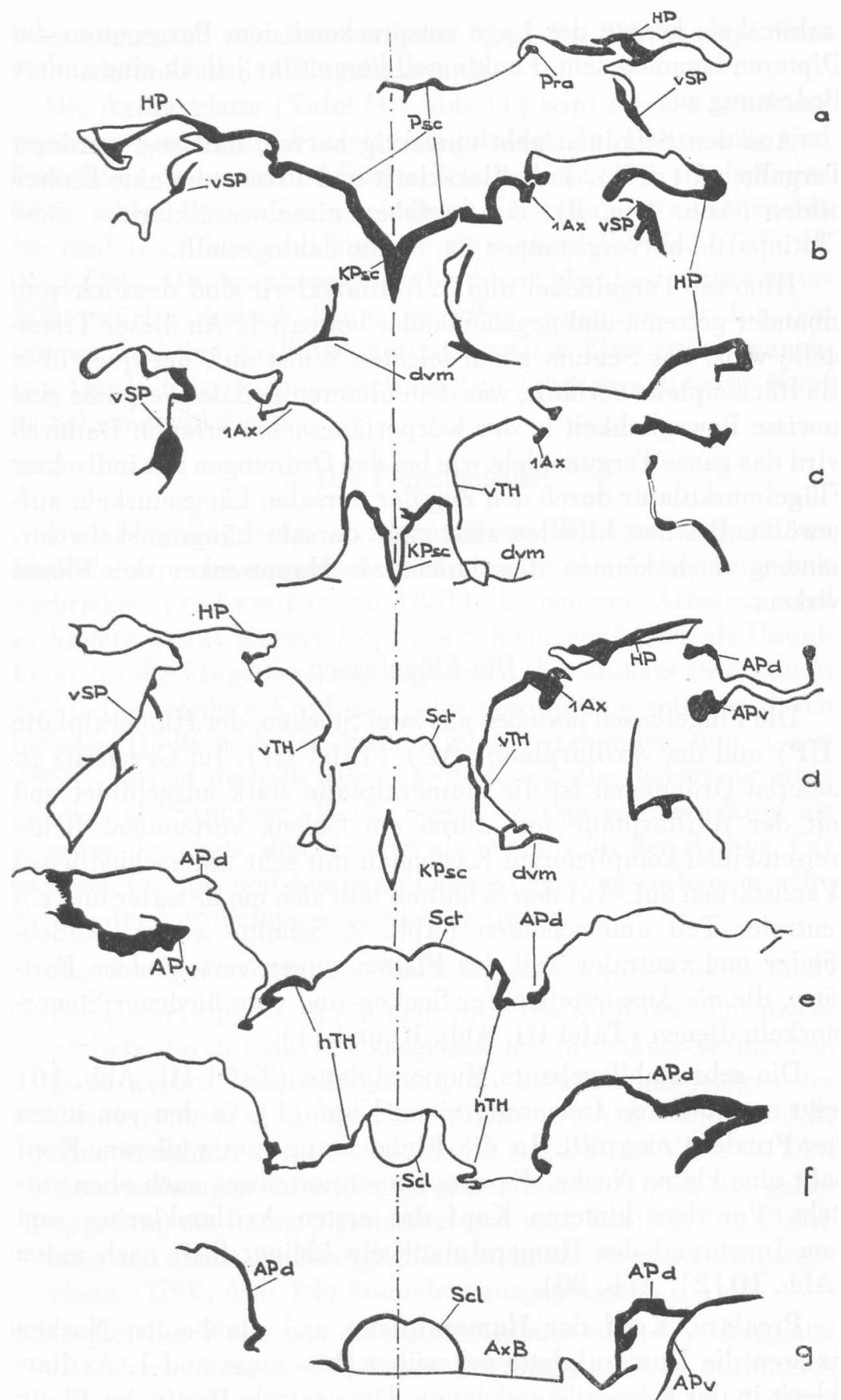
Abb. 9: a—g = Querschnitt durch den Mesothorax



Lage der Schnitte siehe Abb. 8

Die Schnittebenen liegen nicht genau rechtwinklig zur Körperlängsachse, daher die Asymmetrie der Schnittbilder.

Erläuterungen im Text.



tralmuskels könnte der Lage entsprechend dem Parascutum der Dipteren homolog sein. Funktionell kommt ihr jedoch eine andere Bedeutung zu.

Aus den Schnitten geht eindeutig hervor, daß sog. vorderer Tergalhebel (vTH), 1. Axillarsklerit und Prescutum eine Einheit bilden (Abb. 9, c, d). Aus welchen einzelnen Skleriten diese Chitinpartie hervorgegangen ist, bleibe dahingestellt.

Hinterer Tergalhebel und 1. Axillarsklerit sind deutlich von einander getrennt und gegeneinander beweglich. An dieser Trennstelle weist das Scutum einen leichten Wulst auf, der quer über die Rückenplatte verläuft, was dem hinteren Teil des Tergums eine gewisse Beweglichkeit in der Körperlängsachse erlaubt. Dadurch wird das ganze Tergum nicht wie bei den Ordnungen mit indirekter Flügelmuskulatur durch den Zug der dorsalen Längsmuskeln aufgewölbt. Bei den Libellen sind zwar dorsale Längsmuskeln vorhanden, doch können diese nicht als Hauptsenker der Flügel wirken.

3. Die Flügelbasen

Die Flügelbasen bestehen aus zwei Stücken, der Humeralplatte (HP) und der Axillarplatte (AP) (Tafel III). Im Gegensatz zu anderen Ordnungen ist die Humeralplatte stark ausgebildet und mit der Axillarplatte nur durch ein Gelenk verbunden. Beide weisen einen komplizierten Kastenbau mit sehr unterschiedlichen Wandstärken auf. Auf den Schnitten läßt sich ein dorsaler und ein ventraler Teil unterscheiden (Abb. 9, Schnitte a—g). Außenränder und ventraler Teil der Platten zeigen verschiedene Fortsätze, die als Ansatzstellen der Senker- und verschiedener Steuermuskeln dienen (Tafel III, Abb. 10 und 11).

Die sehr stabil gebaute Humeralplatte (Tafel III, Abb. 10) zeigt am vorderen Innenrand einen Kopf (1), in den von unten das Prealare eingreift. In die Einbuchtung hinter diesem Kopf paßt eine kleine Nocke, die vom Prescutum etwas nach oben vorsteht. Vor dem hinteren Kopf des ersten Axillarsklerites ragt vom Innenrand der Humeralplatte ein kleiner Stift nach unten (Abb. 10 [2], Abb. 30).

Prealare, Kopf der Humeralplatte und die beiden Nocken fixieren die Humeralplatte gegenüber Prescutum und 1. Axillarsklerit in der Körperlängsrichtung. Die ventrale Partie der Platte

bildet zusammen mit dem vorderen Kopf des Schwingenpfeilers den vorderen Teil der Flügellagerung.

Die Axillarplatte (Tafel III, Abb. 11) wird aus den miteinander verwachsenen fünf Flügeladern gebildet. Zur Hauptsache sind daran Costa, Subcosta und Radius beteiligt, die einen sehr stabilen Sklerit bilden, dessen Festigkeit durch Versteifungen zwischen den drei vorderen Adern am Flügelgrunde noch erhöht wird (Tafel II, Abb. 6 [6]). Die Annahme einer flexiblen Flügelbasis (SNODGRASS 1909) dürfte deshalb kaum zutreffen, hingegen ist für den hinteren Teil der Axillarplatte eine gewisse Elastizität anzunehmen. Der kräftig gebaute, ventrale Teil führt zum hinteren Kopf des Schwingenpfeilers.

4. Die Flügelgelenke

Die Flügellagerung wurde unseres Wissens erstmals an *Libellula depressa* untersucht und als eine Art Scharniergelenk beschrieben (v. LENDENFELD 1881). In neueren Arbeiten wird der hintere, etwas längere Kopf des Schwingenpfeilers als Hauptakteur für die Flügellagerung angegeben (SNODGRASS 1909, CHAO 1953). Der vordere Kopf des Schwingenpfeilers soll nur durch chitinöse Häute mit der Humeralplatte verbunden sein. CHAO (1953) spricht deshalb dieser Verbindung die Bedeutung eines Gelenkes ab. SARGENT (1937) bezeichnet den vorderen Kopf als Lagerung der Costa, den hinteren als Support für den Radius. Für Subcosta, Cubitus und Analis soll keine Lagerung vorhanden sein. Die Art der Verbindung wird nicht definiert.

Aus den Querschnittaufnahmen ergibt sich folgender Befund:

- Die Humeralplatte ist mit dem vorderen Kopf des Schwingenpfeilers durch balgartig ausgebildete Chitinhäute verbunden. Diese weisen Wandstärken auf, die ungefähr denjenigen des Schwingenkopfes entsprechen (Tafel IV, Abb. 12, A und B, Abb. 9, Schnitt a, rechts, b, c und d links, Tafel VI, Abb. 14). Untersuchungen an frisch getöteten Tieren zeigten die ganze Lagerung als wenig pigmentiert und sehr flexibel. Die Elastizität und damit die Beweglichkeit ist in der Hauptschwingungsebene (HSE, Abb. 24) besonders ausgeprägt.
- In gleicher Weise wie die Humeralplatte ist die Axillarplatte mit dem hinteren Kopf des Schwingenpfeilers verbunden (Tafel V, Abb. 13, A, B und C). Die Elastizität ist allseitig.

Da die Verbindung zwischen dem ventralen Teil der Axillarplatte und dem hinteren Schwingenkopf nicht in der Schnittebene liegt, ist der Zusammenhang auf einem einzelnen Schnitt nicht klar ersichtlich. Eine Kombination einiger aufeinander folgender Querschnitte ergibt jedoch eine eindeutige Situation (Tafel VI, Abb. 15).

Die Flügellagerung auf den beiden Köpfen des Schwingenpfeilers ist nach unseren Untersuchungen gleichartig. Von Gelenken in der Art, wie sie bei Wirbeltieren bekannt sind, kann jedoch nicht gesprochen werden, die Lagerungen sind vielmehr als dreidimensionale Bandgelenke zu definieren. In der Technik finden solche Gelenke seit langem Anwendung zur reibungslosen Lagerung schwingungsfähiger Systeme. Bandgelenke haben keine scharf begrenzte Drehpunkte oder Drehachsen, diese Begriffe sind deshalb besser mit Drehzone zu ersetzen.

5. Das Costagelenk

Die einzige, gelenkige Verbindung zwischen Humeralplatte und Axillarplatte wurde v. LENDENFELD (1881) als Rollengelenk beschrieben, andere Autoren verzichten auf nähere Angaben. Da die Costa wesentlich am Bau dieses Gelenkes beteiligt ist, haben wir es Costagelenk genannt.

Von oben betrachtet erkennt man das Costagelenk zwischen dem innersten, starken Kopf der Costa und dem äußersten Punkt am Hinterrand der Humeralplatte. Beide Sklerite weisen an dieser Stelle besondere Versteifungen auf. Die Humeralplatte überdeckt in dieser Region die vordere Partie der Axillarplatte (Tafel II, Abb. 6 [1]).

Das aus den Schnitten rekonstruierte Modell des Costagelenkes (Tafel VII, Abb. 16) läßt folgendes erkennen: die bereits erwähnte, äußerste Stelle am Hinterrand der Humeralplatte ist ein kräftig gebauter Kopf mit besonderen Verstrebungen gegen den ventralen Teil der Platte (2). Dieser Kopf und die Costa (C) überlappen sich derart, daß eine Verschiebung der Costabasis in der Schwingenpfeilerebene (SPE, Abb. 24) verhindert wird, der Kopf wirkt somit als Sperrriegel.

Am ventralen Teil der Humeralplatte bildet der Außenrand eine kleine Rille (3), in die der Innenrand der ventralen Partie der Axillarplatte (APv) hineinpaßt. Diese Rinne wird nach vorn

durch einen kleinen, vorstehenden Kopf abgeschlossen und verhindert damit ein Abgleiten der Costa nach vor. Eine dritte Arretierung wird durch den eben erwähnten Kopf gebildet, der in eine Vertiefung der Costa-Basis hineinpaßt. Das Costagelenk könnte also, sofern ein Vergleich zulässig ist, funktionell am ehesten mit einem nur in einer Ebene beweglichen Scharniergelenk verglichen werden.

Da die Achse (1) zur Flügelebene eine Neigung von ungefähr 45 Grad aufweist, ist die Bewegungsebene zu dieser ebenfalls geneigt. (Über die Bedeutung des Costagelenkes, sowie über die scheinbare, statische Überbestimmung durch die beiden Flügel-lagerungen und dem Costagelenk als Eckpunkte eines Dreieckes, siehe Kapitel «Kinematik».)

6. Verbindungen des Tergum mit den Flügelbasen

- a) Verbindungen mit der Humeralplatte (Abb. 9 a, Abb. 30).

Üblicherweise ist das Tergum durch die seitlichen Fortsätze des Prescutum auf dem Episternum abgestützt und mit diesem fest verbunden. Die Libellen machen hier eine einzigartige Ausnahme, indem diese seitlichen Fortsätze (Pra, Tafel II, Abb. 7) von unten her in einen bereits beschriebenen Kopf der Humeralplatte eingreifen. Der Innenrand des Humeralkopfes ist unterhalb des Prealare mit dem Prescutum verwachsen und bildet die eigentliche, gelenkige Verbindung, ein zweidimensionales Bandgelenk, während das Prealare selbst mehr der Arretierung zu dienen scheint. Eventuell besteht innerhalb des Humeralkopfes noch eine häutige Verbindung.

- b) Verbindung hinterer Tergalhebel-Axillarplatte (Abb. 17, a und b).

Der äußere Kopf am vorderen Ende des hinteren Tergalhebels (hTH) ist mit dem Innenrand der dorsalen Axillarplatte verwachsen und bildet mit diesem zusammen ein zweidimensionales Bandgelenk. Die Hauptbewegung liegt in der Hauptschwingungsebene (HSE, Abb. 24). Dazu kommt eine geringe Bewegung in der Schwingenpfeilerebene (SPE $+\delta$, $-\delta$).

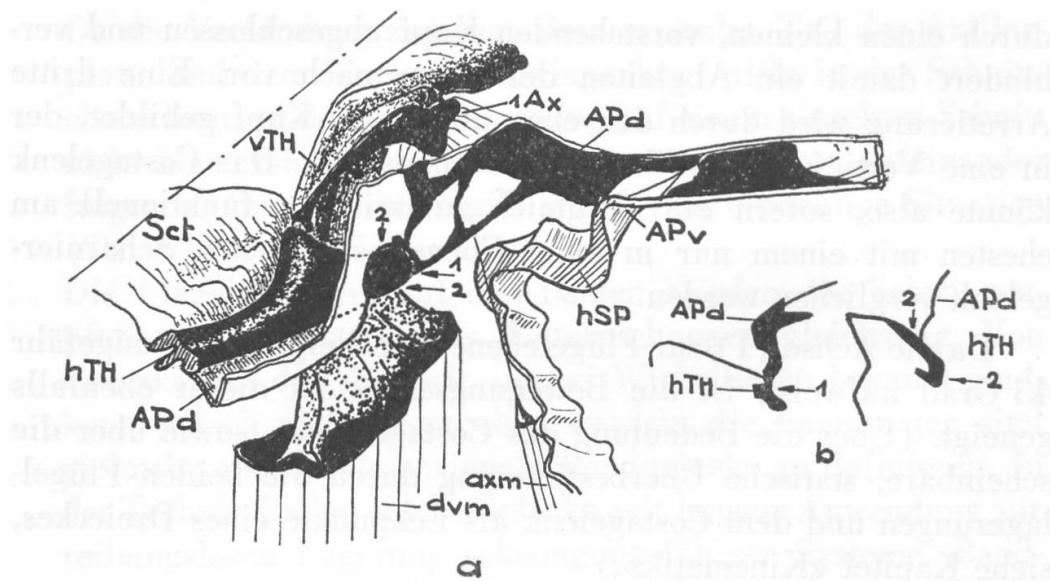


Abb. 17: a Verbindung zwischen hinterem Tergalhebel (hTH) und dorsalem Stück der Axillarplatte (APd), rechter Vorderflügel, Ansicht von außen hinten. Rekonstruktion nach Schnitten.

b Zwei Schnitte am äußeren, vorderen Kopf des hinteren Tergalhebels im Abstand $\frac{1}{10}$ mm.

Sct Scutum

vTH vorderer Tergalhebel

1. Ax 1. Axillarsklerit

APv ventrales Stück der Axillarplatte

E. Die Muskulatur

v. LENDENFELD hatte bereits 1881 bei *Libellula depressa* für jeden Flügel 8 Muskeln festgestellt und ihre Funktion beschrieben. Spätere Arbeiten stützten sich teilweise auf diese Untersuchungen. SNODGRASS (1935) und CHAO (1953) erwähnen 9 Muskeln, von denen jedoch nur die 3 großen Hauptmuskeln in ihrer Funktion näher beschrieben werden.

Bei unseren Untersuchungen konnten wir mit Sicherheit 11 Muskeln identifizieren, die auf jeden Flügel einwirken. Dazu kommen noch zwei dorsale Längsmuskeln, sodaß im Libellenthorax 46 Flugmuskeln vorhanden sind. Weitere Muskeln zur Bewegung des Abdomen inserieren ebenfalls am Thorax. Ihnen könnte als Steuermuskeln, infolge Schwerpunktverlagerung durch Bewegung des Abdomen, einige Bedeutung zukommen. Weiter zieht sich beidseits vom Metathorax her je ein Heber- und ein Senkermuskel des Kopfes durch beide Flügelsegmente. Diese Mus-

keln stehen insofern mit dem Flug im Zusammenhang, als sie nach MITTELSTAEDT (1950) zum System der Flugstabilisierung gehören. Unsere Untersuchungen erstreckten sich nur auf die eigentlichen Flugmuskeln.

Heben und Senken der Flügel kann nach konventioneller Ansicht direkt oder indirekt erfolgen. Bei den niederen Insektenordnungen, zu denen auch die Libellen gezählt werden, erfolgen diese Hauptbewegungen ganz oder teilweise durch direkte Muskeln. Bei den höheren Ordnungen übernehmen die indirekten dorsalen und tergosternalen Muskeln diese Aufgabe, die direkten Muskeln sind reduziert, aber für die Flügelsteuerung von großer Bedeutung (PRINGLE 1957).

Bei den Libellen liegen die Verhältnisse teilweise umgekehrt: Hier sind die indirekten, dorsalen Muskeln reduziert. Nach CLARK (1940) sollen die indirekten, dorsalen, nach FORBES (1943) die indirekten Muskeln allgemein sehr stark reduziert und damit bedeutungslos, oder gar nicht vorhanden sein. Wir können diese Ansicht nicht bestätigen. Nach unseren Untersuchungen sind die indirekten Muskeln, mit Ausnahme des stark entwickelten Dorsoventralmuskels, zwar relativ klein, jedoch voll funktionsfähig und spielen als Steuermuskeln eine wichtige Rolle.

PRINGLE (1957) teilt indirekte und direkte Muskeln in je 2 Gruppen ein, wozu noch indirekte Hilfsmuskeln kommen. Trotz dem von anderen Ordnungen stark abweichenden Bau des Libellen-Thorax, lassen sich die Flugmuskeln der Odonaten in dieses Schema einordnen, wenn auch die Unterteilung weniger deutlich in Erscheinung tritt.

Ein Vergleich gibt für *Aeschna cyanea* folgende Situation (siehe auch Tabelle: Flugmuskulatur von *Aeschna cyanea* [die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf diese Tabelle] und Abb. 18 und 19):

1. Indirekte Muskeln

- a) (1) Der Dorsoventralmuskel (dvm) ist mit dem Tergosternalmuskel anderer Ordnungen identisch. Neben seiner Hauptaufgabe als Hebermuskel dürfte er zur Flugsteuerung beitragen. Der Ansatz des Muskels am Flugapparat ist, im Mesothorax besonders deutlich erkennbar, zweiköpfig (Abb. 30, Abb. 39). Sofern beide Muskelhälften nicht synchron arbeiten oder die Kontraktion ungleich stark ist, müßte ein zusätzliches Dreh-

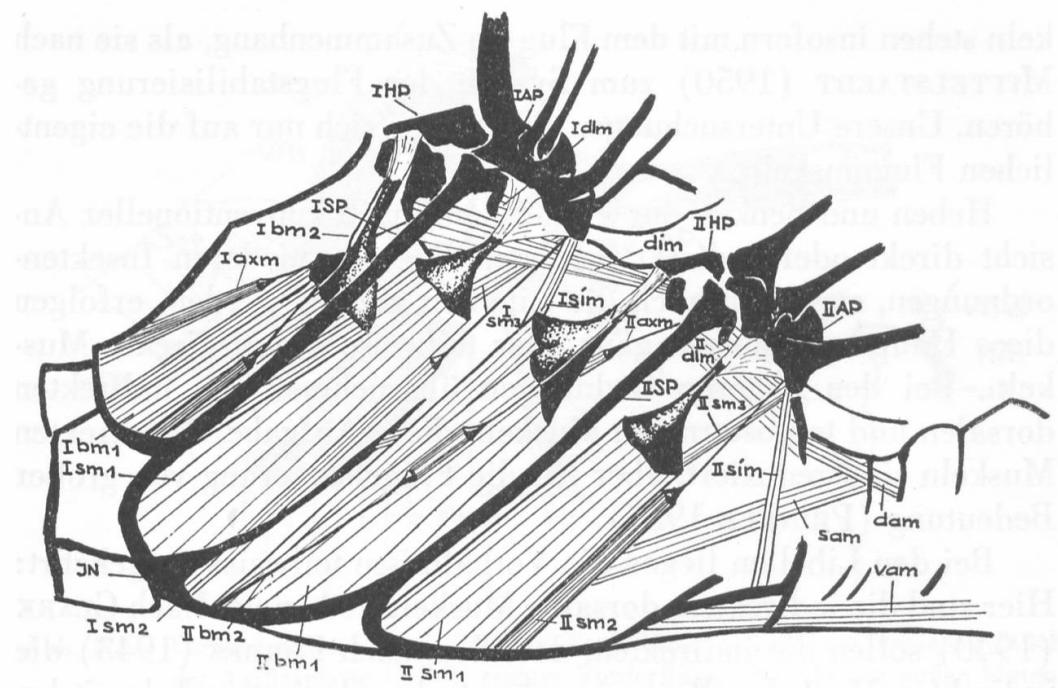


Abb. 18: Flugmuskulatur von der Seite

I	Muskeln der Vorderflügel	dam	dorsaler Abdominalmuskel
II	Muskeln der Hinterflügel	sam	schiefer Abdominalmuskel
bml	erster Basalarmuskel	sml	erster Subalarmuskel
bm2	zweiter Basalarmuskel	sm2	zweiter Subalarmuskel
sim	schiefer Intersegmentalmuskel	sm3	dritter Subalarmuskel
dim	dorsaler Intersegmentalmuskel	axm	Muskel des Axillarsklerites
dlm	dorsaler Längsmuskel	vam	ventraler Abdominalmuskel

Die dorsoventralen Hebermuskeln und die Tergopleuralmuskeln sind nicht eingezeichnet.

moment auftreten, was ungleiches Einfedern der Schwingenlagerungen und damit eine positive oder negative Flügeltorsion zur Folge hätte. Gleichzeitig würde über den hintern Tergalhebel und dessen Verbindung zur Axillarplatte eine Flügelbewegung in der Schwingenpfeilerebene ausgelöst ($+\delta$, $-\delta$). Durch in Bezug auf die Körperlängsachse links und rechts unterschiedliche, induzierte Kräfte müßte die gleiche Wirkung auftreten, wie sie bei den Tergopleuralmuskeln beschrieben wird.

(2) Der dritte Subalarmuskel (sm 3) entspricht dem schiefen Intersegmentalmuskel des Ordnungsschemas. Er verläuft bei Aeschna nicht intersegmental. CLARK (1940) erwähnte ihn im Metathorax als einen indirekten Steuermuskel. Wir konnten diesen Muskel auch im Mesothorax feststellen. Es scheint sich

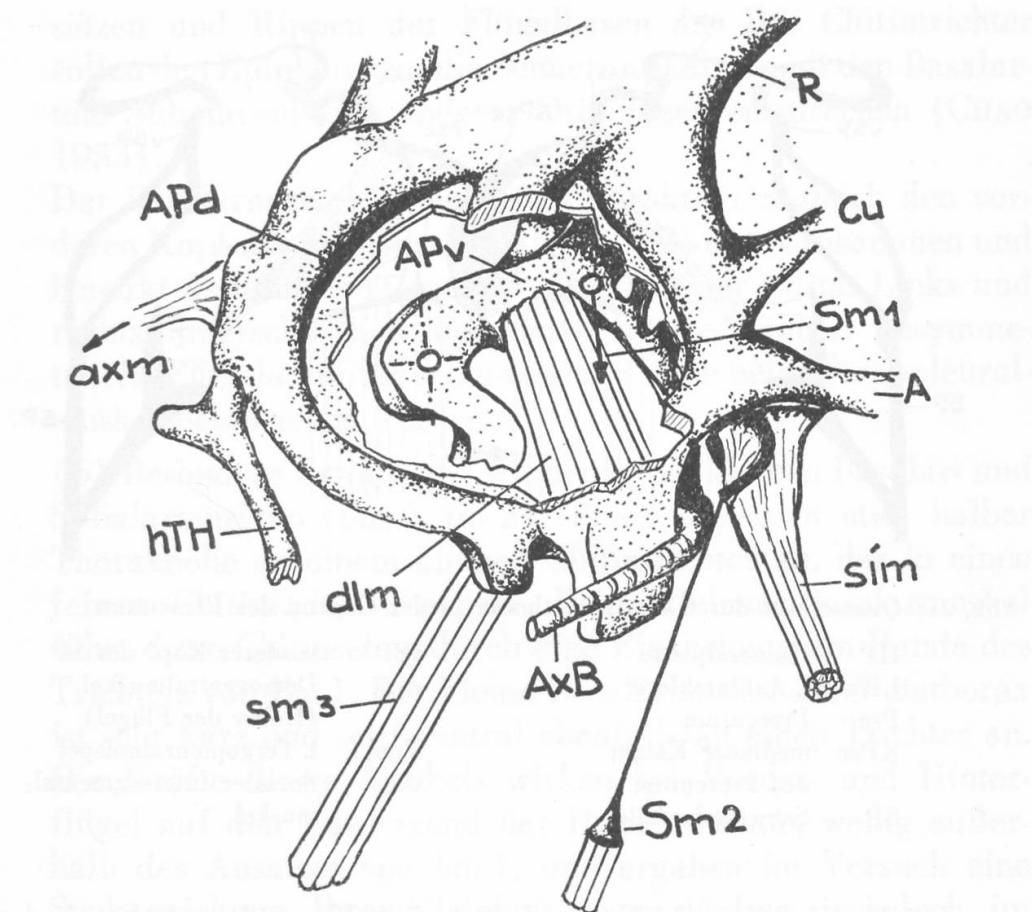


Abb. 19: Muskeln der Axillarplatte

Die dorsale Partie der Axillarplatte (APd) ist aufgeschnitten, um die ventrale Partie (APv), das Bandgelenk ($\text{---} \circ \text{---}$) und den dorsalen Längsmuskel (dlm) sichtbar zu machen; der an das Postphragma gehende Teil des Muskels ist weggelassen.

Sm1 großer Subalarmuskel
Sm2 u. 3 kleine Subalarmuskeln

sim schiefer Intersegmentalmuskel
axm Ansatz des Axillarmuskels

um einen Steuermuskel zu handeln, der den Flügel nach hinten dreht ($-\delta$).

- b) (3) Der dorsale Intersegmentalmuskel (dim) dürfte dem dorsalen Längsmuskel anderer Ordnungen entsprechen, während aber bei anderen Ordnungen dieser Muskel vom Prephragma zum Postphragma verläuft, setzt er bei Aeschna am Prescutum von Meso- und Metathorax an, verläuft also intersegmental. Seine Kontraktion bewirkt ein leichtes Drehen des Prescutum (Abb. 21 und Abb. 30 b), wodurch der vordere Schwingenpfeiler eingefedert und der Flügelvorderrand nach unten ge-

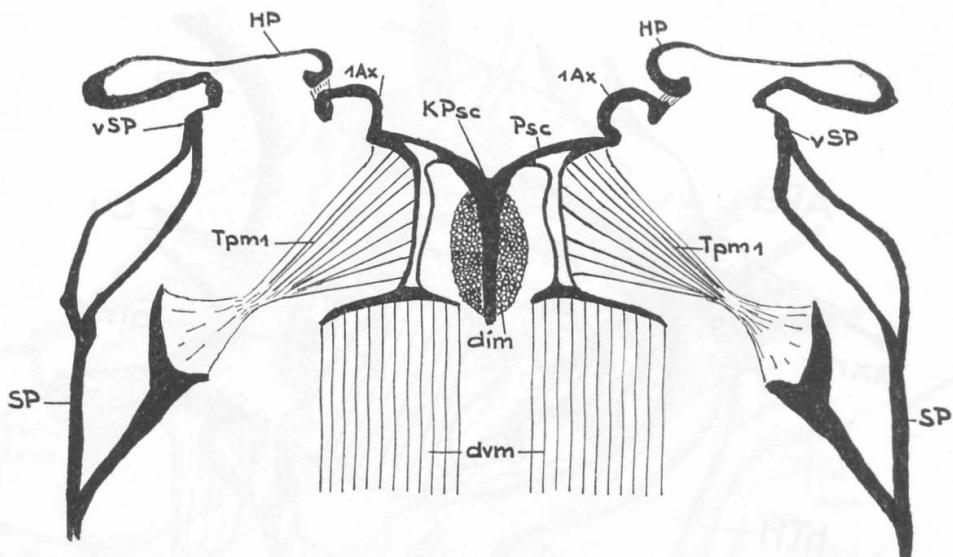


Abb. 21: Querschnitt durch den Mesothorax in der Gegend des Prescutum

HP	Humeralplatte	vSP	vorderer Kopf des SP
l. Ax	l. Axillarsklerit	dvm	Dorsoventralmuskel (Heber der Flügel)
Psc	Prescutum	Tpm l.	l. Tergopleuralmuspel
KPsc	medianer Kamm des Prescutum	dim	dorsaler Intersegmental- muskel
SP	Schwingenpfeiler		

drückt wird ($-\gamma$). Er ist der einzige Koppelmuskel zwischen den Flügelsegmenten und reguliert als solcher die Phasenverschiebung zwischen Vorder- und Hinterflügel.

(4) Der kurze, dorsale Längsmuskel (dlm, Tafel VII, Abb. 20) entspricht dem schießen Dorsalmuskel anderer Ordnungen. Dort verläuft er vom Scutum zum Postphragma, bei Aeschna vom ventralen Teil der Axillarplatte und vom Schwingenpfeiler teils an den Hinterrand der Axillarplatte, teils zum Postphragma. Er zieht beim Flügelheben den Hinterrand der Platte nach unten ($+\gamma$) und schiebt das Postscutellum unter das Scutellum.

2. Direkte Muskeln

- a) (5) Die großen Basalar- und Subalarmuskeln (bm 1, sm 1) setzen als Senker- und stärkste Flugelmuskeln in etwa $\frac{3}{4}$ der Thoraxhöhe an je einem freien Sklerit an, der die Form eines flachen Kegels oder Trichters hat (von uns als Chitinrichter bezeichnet). Die Spitze dieses Trichters läuft in einen Chinstab aus, der in eine Membran übergeht. Diese setzt an Fort-

sätzen und Rippen der Flügelbasen an. Die Chitinrichter sollen den Epipleuriten, die Senkermuskeln damit den Basalar- und Subalarmuskeln anderer Ordnungen entsprechen (CHAO 1953).

Der Basalarmuskel drückt bei Kontraktion zugleich den vorderen Kopf des Schwingenpfeilers (vSP) etwas zusammen und bewirkt dadurch eine negative Neigung der Costa. Links und rechts unterschiedlich induzierte Kräfte können unsymmetrische Flügelamplituden auslösen, wie sie beim Tergopleuralmuskeln beschrieben werden.

(6) Besondere Erwähnung verdienen die kleinen Basalar- und Subalarmuskeln (bm 2, sm 2). Beide setzen in etwa halber Thoraxhöhe an einem kleinen Chitinrichter an, der in einen feinen Chitinfaden übergeht. Beim kleinen Basalarmuskel führt diese Chitinsehne durch eine Einkerbung am Rande des Trichters von Bm 1. Der kleine Basalarmuskel des Metathorax ist sehr kurz und setzt ventral ebenfalls an einen Trichter an. Die Kräfte dieses Muskels wirken bei Vorder- und Hinterflügel auf den Vorderrand der Humeralplatte, wenig außerhalb des Ansatzes von bm 1, und ergaben im Versuch eine Senkerwirkung. Ihrer Kleinheit wegen dürften sie jedoch, im Vergleich zu den großen Senkern, kaum von Bedeutung sein. (Über die Funktion einer eventuellen Rücksteuerung siehe Kapitel «Flugmechanik».) Die kleinen Subalarmuskeln (sm 2) ziehen den Hinterrand der Axillarplatte nach unten, senken die hintere Schwingenlagerung und bewirken positive Torsion der Costa. Ob ihre feinen Chitinrichter modifizierte Sklerite darstellen, analog der Subalarplatten, können wir nicht beurteilen.

- b) Eine weitere Gruppe direkter Muskeln inseriert bei den meisten Insektenordnungen an den 3—4 Axillarskleriten, ihre Funktion variiert stark. Bei den Odonaten konnte nur der 1. Axillarsklerit mit einiger Sicherheit nachgewiesen werden (SNODGRASS 1935), bei *Aeschna cyanea* ist dieser, wie schon gezeigt, kein separates Stück. Die entsprechenden Muskeln inserieren bei den Libellen am Innen- und Hinterrand der Axillarplatte.

Zwei der in dieser Region ansetzenden Muskeln wirken über feine Chitinrichter: Der bereits erwähnte, kleine Subalar-

muskel (6) und der Muskel des Axillarsklerites (axm) (7). Im Mesothorax entspringt dieser am Grunde der Medianleiste, im Methothorax an der Intersegmentalnaht. Der Chitinfaden seines Trichters geht an den hinteren, äußeren Kopf des 1. Axillarsklerits und vereinigt sich dort mit der vom Axillarsklerit zur Axillarplatte führenden Membran. Bei allen Insekten, welche die Flügel nach hinten zusammenlegen können, ist dieser Muskel als Flexor bekannt. Bei Aeschna zieht er die Flügelspitze nach hinten ($-\delta$). Da er bei anderen Ordnungen an den 3. Axillarsklerit führt, könnte sein Chitinrichter diesem Sklerit entsprechen.

Zwei weitere Muskeln setzen ohne Trichter und Membran an der Axillarplatte an: Der dritte Subalarmuskel (sm 3) (2) und der schiefe Intersegmentalmuskel (sim) (8). Dieser zieht den Flügelhinterrand nach unten und die Flügelspitze evtl. nach vorn.

3. Indirekte Hilfsmuskeln

(9) Zu der Gruppe der indirekten Hilfsmuskeln gehören die beiden Tergopleuralmuskeln (Tpm 1, Tpm 2, Abb. 21), die von Chitinfortsätzen der Schwingenpfeiler quer durch den Thorax an eine Chitinhaut unterhalb des Scutum verlaufen. Der erste, vordere, ist kräftig, der zweite nur schwach entwickelt. Bei gleichzeitiger Kontraktion des linken und rechten Tergopleuralmuskels konnte nur ein leichtes Senken des Scutum festgestellt werden. Sobald der Zug jedoch nur einseitig wirkt, beeinflußt dies die Stellung der einzelnen, am Flugmechanismus beteiligten Sklerite, wodurch linker und rechter Flügel ungleich arbeiten und verschiedenen Vortrieb erzeugen. Möglicherweise hat die bei den Anisopteren erstaunliche Fähigkeit der plötzlichen Änderung der Flugrichtung ihre Ursache in diesen Muskeln, evtl. zusammen mit links und rechts ungleicher, induzierter Kraft der Heber- und Senkermuskeln (siehe Flugmechanik, «Das dynamische Verhalten der Flugmuskeln»).

Tabelle I, Flugmuskulatur von *Aeschna cyanea*

Bedeutung: I = Vorderflügel, II = Hinterflügel	Abkürzung	Abbildungen	Ansatz der Muskelbasis	Ansatz am Flugapparat	Beschreibung und Funktion: sh. Abschnitt E
Dorsovertebralmuskel I und II	I, II dvm	21, 30, Tafel VII, Abb. 20	Furca	Chitinplatten unterhalb der seitlichen Sklerite des Scutum	(1)
Dritter Subalarmuskel I und II	I, II sm 3	18, 19	Basis der Schwingenpfleifer	Dorsaler Innenrand der Axillarplatte hinten	(2)
Dorsaler Intersegmentalmuskel	dim	18, 21, 30	Seitenteile des Prescutum am Metatergum	Kamm des Prescutum am Mesotergum	(3)
Dorsaler Längsmuskel I und II	I, II dlm	18, 19, Tafel I, Abb. 5, Tafel VII, Abb. 20	Hinterer Kopf des Schwingenpfellers und ventrale Rippe der Axillarplatte	Hinterrand der Axillarplatte und Postphragma	(4)
Großer Basalarmuskel I, II	I, II bm 1 (Bm 1)	18, Tafel VII, Abb. 20	Ventrale Rippe am Episternum I und II vor dem Schwingenpfeller	Vorderrand der Humeralplatte	(5)
Großer Subalarmuskel I, II	I, II sm 1	18, Tafel VII, Abb. 20	Ventrale Rippe am Epimeron I und II hinter dem Schwingenpfeller	Ventraler Teil der Axillarplatte, etwas außerhalb der Schwingenlagerung	(5)
Kleiner Basalarmuskel I, II	I, II bm 2 (Bm 2)	18, Tafel III, Abb. 10	Wie I, II bm 1	Äußerster Kopf am Vorderrand der Humeralplatte	(6)
Kleiner Subalarmuskel I, II	I, II sm 2	18, 19	Wie I, II sm 1	Hinterrand der Axillarplatte	(6)
Muskel des Axillarsklerits I, II	I, II axm	18, 19	I: Ventraler Teil der Medianleiste, II: Intersegmentalnaht	Innenrand am dorsalen Teil der Axillarplatte, vorn	(7)
Schiefer Intersegmentalmuskel I und II	I, II sim	18, 19, Tafel VII, Abb. 20	I: Basis von bm 1 (Infraepisternum), II: Metasternum	Wie I, II sm 2	(8)
Vorderer Tergopleuralmuskel I, II	I, II Tpm 1	21, Tafel I, Abb. 5, Tafel VII, Abb. 20	Fortsatz am Schwingenpfleifer	Chitinverbindung zw. Prescutum, 1. Axillarsklerit u. Chitinplatte des dvm	(9)
Hinterer Tergopleuralmuskel I, II	I, II Tpm 2	Tafel I Abb. 5	Fortsatz der Subalarleiste hinter dem Schwingenpfleifer	Wie Tpm 1	(9)

Abkürzungen für Sklerite und Muskeln

A	Analis	Pph	Postphragma
Abd	Abdomen	Pr	Prothorax
AP	Axillarplatte	Pra	Prealare
APd	Axillarplatte dorsaler Teil	Psc	Prescutum
APv	Axillarplatte ventraler Teil	Pscl	Postscutellum
1. Ax	1. Axillarsklerit	R	Radius
AxB	Axillarband	S	Metathorakal-Stigma
axm	Muskel am 1. Axillarsklerit	sam	schiefer Abdominalmuskel
Bm 1		Sc	Subcosta
(bm 1)	großer Basalarmuskel	Sel	Scutellum
Bm 2		Set	Scutum
(bm 2)	kleiner Basalarmuskel	sim	schiefer Intersegmentalmuskel
C	Costa	Sl	Subalarleiste
Cu	Cubitus	sm 1	großer Subalarmuskel
dam	dorsaler Abdominalmuskel	sm 2	kleiner Subalarmuskel
dim	dorsaler Intersegmentalmuskel	sm 3	dritter Subalarmuskel
dlm	dorsaler Längsmuskel	SP	Schwingenpfeiler
dvm	Dorsoventralmuskel	St	Metasternum
Epm	Epimeron	Tpm 1	vorderer Tergopleuralmuskel
Epst	Episternum	Tpm 2	hinterer Tergopleuralmuskel
Hl	Humeralleiste	vam	ventraler Abdominalmuskel
HP	Humeralplatte	vSP	vorderer Kopf des Schwingen-
hSP	hinterer Kopf des Schwingen-		pfeilers
	pfeilers	vTH	vorderer Tergalhebel
hTH	hinterer Tergalhebel		
IN	Intersegmentalnaht	I	Sklerite und Muskeln des 1. Flügel-
Inf	Infraepisternum		segmentes (Mesothorax)
KPsc	Kamm des Prescutum	II	Sklerite und Muskeln des 2. Flügel-
MI	Medianleiste		segmentes (Metathorax)

III. FLUGMECHANIK

A. Aerodynamik (äußere Flugmechanik)

1. Allgemeines über den Insektenflug

Die Eigenschaften, die die Insekten gegenüber anderen fliegenden Tieren kennzeichnen, sind: Bewegung der Flügel mit weitgehend konstanter und hoher Schlagfrequenz, annähernd harmonischer Bewegungsablauf und eine im Verhältnis zur Fluggeschwindigkeit hohe Eigengeschwindigkeit der schwingenden Flügel.

Insbesonders weisen gute Flieger unter den Insekten diese Merkmale auf. Die Frequenzskala erstreckt sich von ca. 20 Hz für große Insekten bis auf ca. 1000 Hz bei gewissen kleinen Mücken. Schmetterlinge, als schlechte Flieger, zeigen einen sehr unregelmäßigen Flatterflug, z.T. verbunden mit Perioden reinen Gleitens oder Segelns, während welchen die Schlagtätigkeit der Flügel vollständig eingestellt bleibt.

Die große Eigengeschwindigkeit der Flügel bedingt einen kleinen Fortschrittsgrad, worunter das Verhältnis Vorwärtsbewegung des Insektes zum Vertikalausschlag der Flügel spitze zu verstehen ist. Nach von HOLST und KÜCHENMANN (1941) erreicht dieser bei Insekten wenig mehr als 1, während gute Flieger unter den Vögeln 5 und mehr erreichen können.

Die große Schlaggeschwindigkeit im Vergleich zur Fluggeschwindigkeit bedingt starke Drehschwingungen der Flügelflächen um ihre Längsachsen. Dadurch wird beim Flügelab- wie -aufschlag ein Maximum an Luftkräften mit einem Minimum an Muskelkraft erreicht.

Bei Aeschna liegen die Schlagfrequenzen zwischen 20 und 30 Hz. Die maximalen Fluggeschwindigkeiten liegen, gemäß Literaturangaben, zwischen 4 und 10 m pro Sekunde.

Über das Zustandekommen von Vor- und Auftrieb gibt SOTÁVALTA (1950) eine anschauliche Erklärung: Die Flügel können durch zwei gegenläufige Flügelblätter, nach Art eines Helikopters, ersetzt werden (Abb. 22). Ausgehend von den Stellungen A und A' bewegen sich die Flügelblätter I und II nach B bzw. B' und erzeugen einen Auftrieb A senkrecht zur Rotationsebene. In dieser

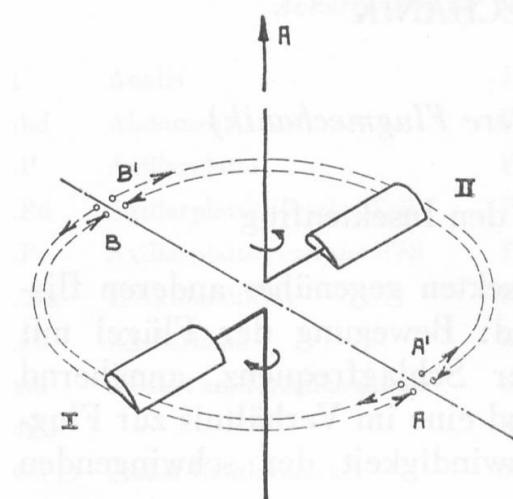


Abb. 22: Helikoptermodell

Die beiden Flügelblätter rotieren gegenläufig und erzeugen den Auftrieb A. Bei schwingender Bewegung kehren die Drehrichtungen in den Punkten A, A' und B, B' um, bei gleichzeitiger Umkehr des Anstellwinkels.

Stellung würden sich die Flügelblätter kreuzen und wieder nach A bzw. A' zurückkehren, usw. Da aber ein Insekt nur in der Lage ist, mit seinen Flügeln oszillierende Bewegungen auszuführen, tritt an den Punkten B und B' eine Umkehr der Bewegung ein, unter gleichzeitiger Umkehr des Anstellwinkels. Es entsteht wiederum eine Auftriebskraft. Die so entstehenden Kräfte wirken also stets senkrecht zur Ebene, in welcher die Flügel ihre oszillierende Bewegung ausführen. Aus dieser Darstellung folgt, daß bei einem Insekt die Schwingungsebene der Flügel relativ zu seiner Körperlängsachse geändert werden müßte, um dem Körper sowohl Auf- wie Vortrieb erteilen zu können. Tatsächlich sind gewisse Insekten in der Lage dies auszuführen, wie z. B. die Biene (STELLWAAG 1916). Die Libelle, im Gegensatz dazu, kann, bedingt durch den anatomischen Bau, die Schwingungsebene ihrer Flügel nicht ändern. Das Entstehen von unterschiedlichem Vor- und Auftrieb muß durch unterschiedliche Anstellwinkel beim Auf- und Abschlag der Flügel erklärt werden. Es hat sich als zweckmäßig erwiesen, hier die Ergebnisse der bekannten Tragflügeltheorie anzuwenden. Dabei wird für jeden Zeitmoment des Bewegungsablaufes ein quasi stationärer Zustand angenommen. Wie weit diese, unsere Überlegung, sowie die Übertragung von Ergebnissen, gewonnen an großen Flügeln mit kontinuierlicher Anströmung, auf kleine Insektenflügel zulässig ist, ist nicht bekannt. Einzig v. HOLST (1943) führte Messungen an kleinen schwingenden Flächen durch. Seine Ergebnisse dürften eine qualitative Anwendung der Tragflächentheorie rechtfertigen.



Abb. 2: Herstellung der Thorax-Schnitte auf einer Metallfräsmaschine →

Abb. 5: Oberer Teil des rechten Schwingenpfeilers des ersten Flügelsegmentes (Mesothorax), Ansicht von innen, Modellaufnahme. →

Epm	Epimeron	hSP	hinterer Kopf
Epst	Episternum		des Schwingenpfeilers
Sl	Subalarleiste	HP	Humeralplatte
Hl	Humeralleiste	AP	Axillarplatte
SP	Schwingenpfeiler	Tpm 1 } Ansätze der	
vSP	vorderer Kopf des Schwingenpfeilers	Tpm 2 }	Tergo-Pleuralmuskeln

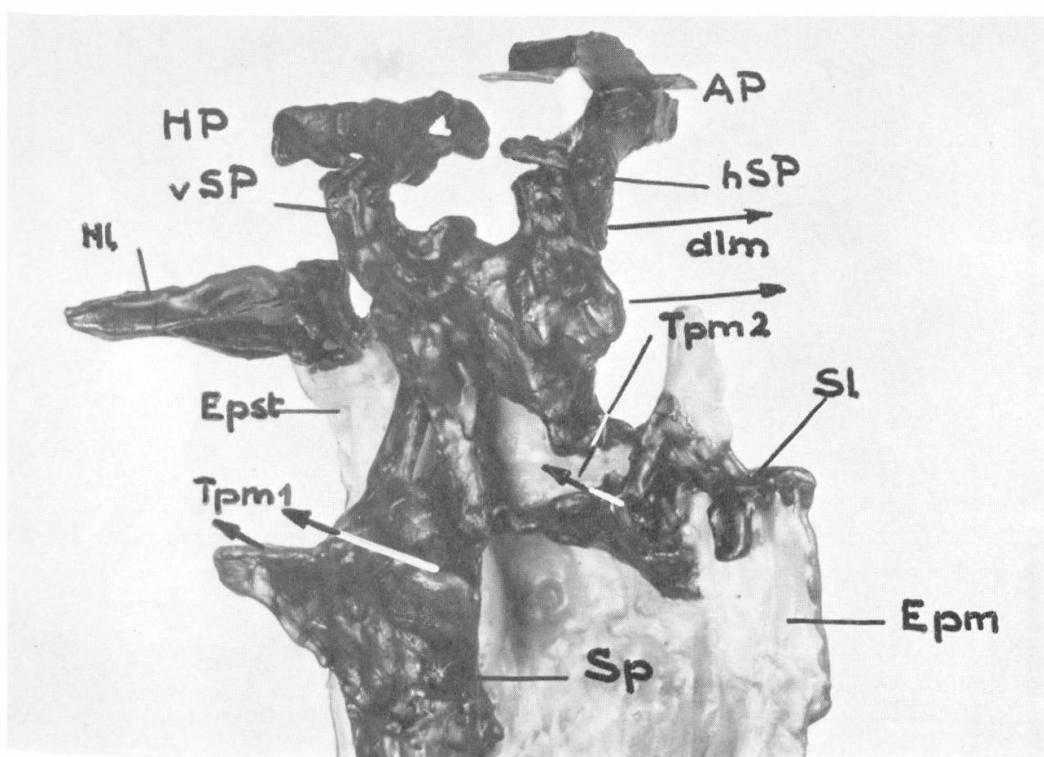
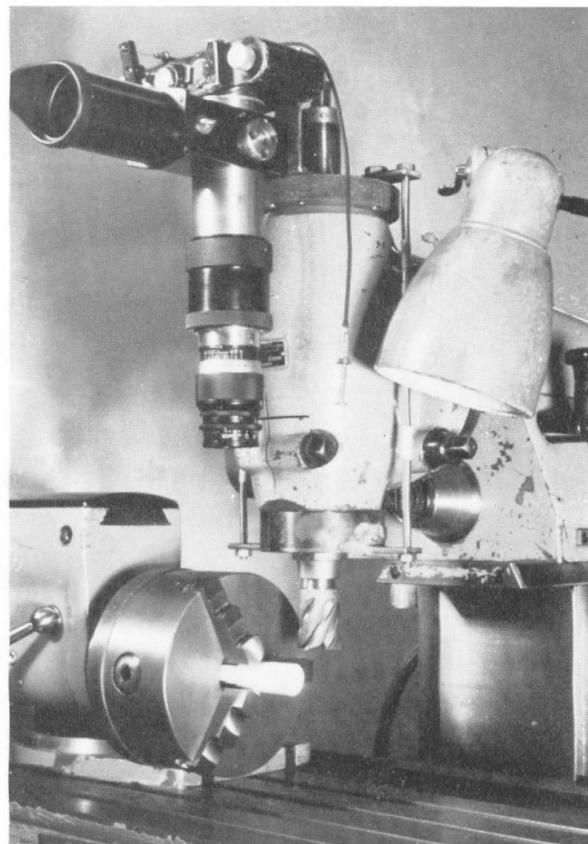




Abb. 6: Rückenteile und Flügelbasen der Vorderflügel.



- HP Humeralplatte. 1 Gelenkige Verbindung der HP mit AP; 2 Ansatz der Senkermuskeln (Basalarmuskeln); 3 In den nach unten offenen Kopf der HP greift von unten her ein seitlicher Fortsatz des Prescutum (Prealare).
- AP Axillarplatte, von den Basen der Flügeladern gebildet. 4 dorsaler Ast des Radius (R); 5 Innenrand der AP; 6 Verstrebungen zwischen den Adern der vorderen Flügelhälfte (Costa, Subcosta und Radius).

Abb. 7: Vorderer Teil des Mesotergum, Modell, Ansicht diagonal gegen vorne rechts.
(Die linke Seite weggelassen.)



- Psc Prescutum Pra Prealare
KPsc Kamm des Pcs Set Scutum (teilweise weggeschnitten dargest.)
1. Ax 1. Axillarsklerit
hTH vorderster Teil des hinteren Tergalhebels, im Schnitt
dvm Dorsoventralmuskel mit den Ansatzplatten

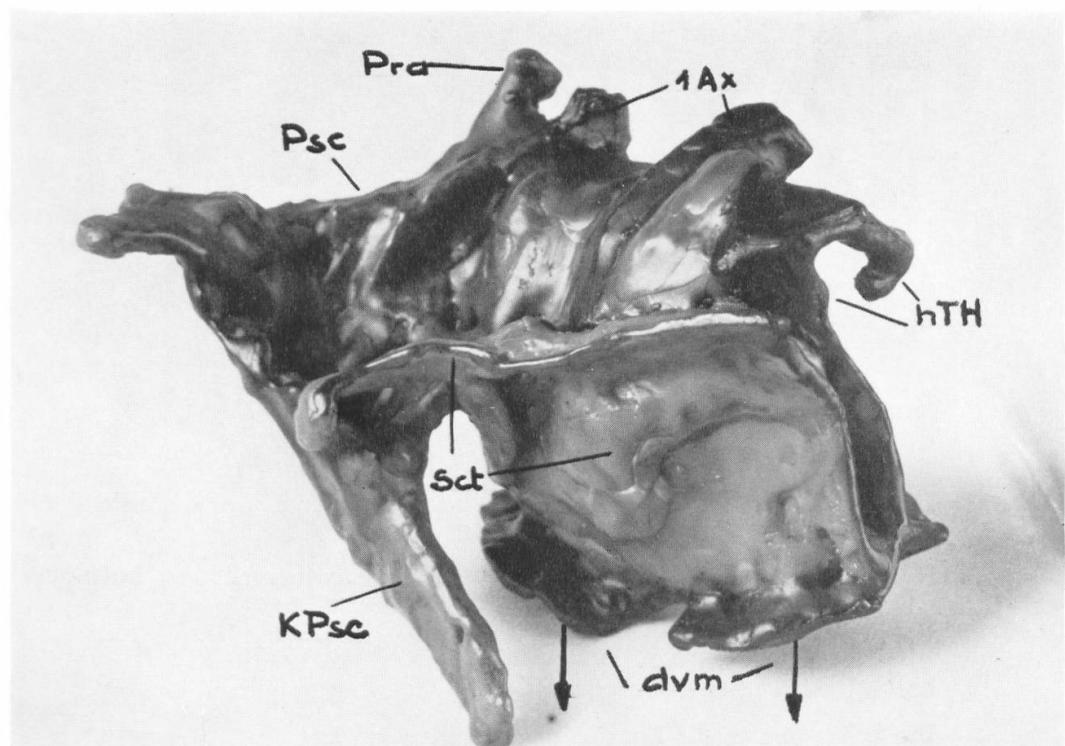
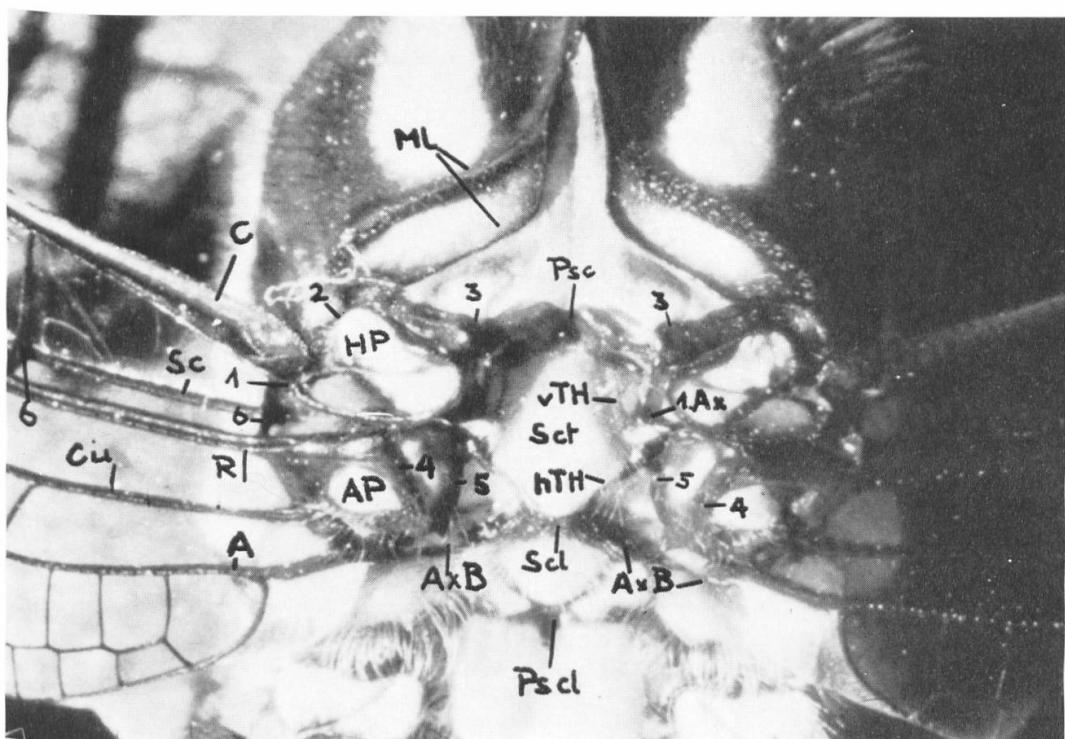




Abb. 10: Humeralplatte, Modell, nach Schnitten rekonstruiert. Ansicht von unten, links: Innenrand; unten: Vorderrand. →

- vSP Verbindung zum vorderen Kopf des Schwingenpfeilers
- Bm 1 Ansatz des großen Basalarmuskels
- Bm 2 Ansatz des kleinen Basalarmuskels
- 1 Kopf an der vorderen, inneren Ecke der Humeralplatte, in dem von unten das Prealare eingreift
- 2 Sperrnocke, die vor dem hinteren Kopf des Axillarsklerits vom Innenrand vorsteht
- 3 Costagelenk

Abb. 11: Hinterer Teil der Axillarplatte des rechten Vorderflügels, Ansicht von unten außen. Modellaufnahme. →

Der untere Rand ist der Hinterrand der Axillarplatte, rechts der Innenrand.

- APd dorsaler Teil der Axillarplatte
- APv ventraler Teil der Axillarplatte
- hSP Übergang zum hinteren Kopf des Schwingenpfeilers

Die Pfeile deuten die Zugrichtung der Muskeln an.

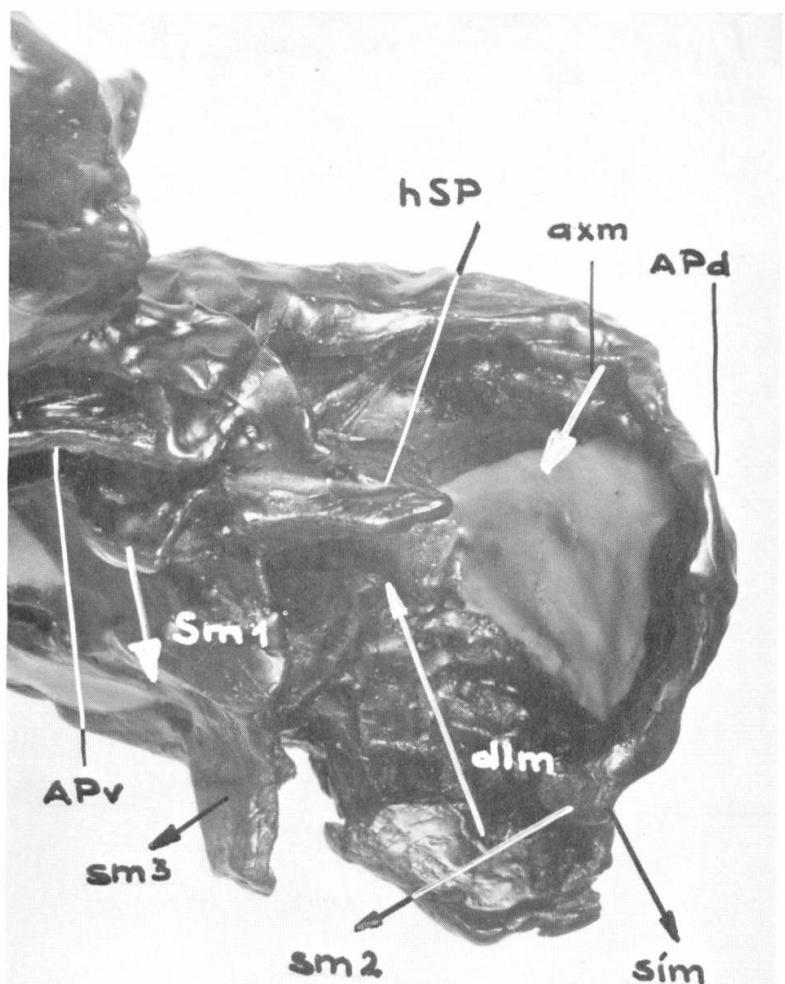
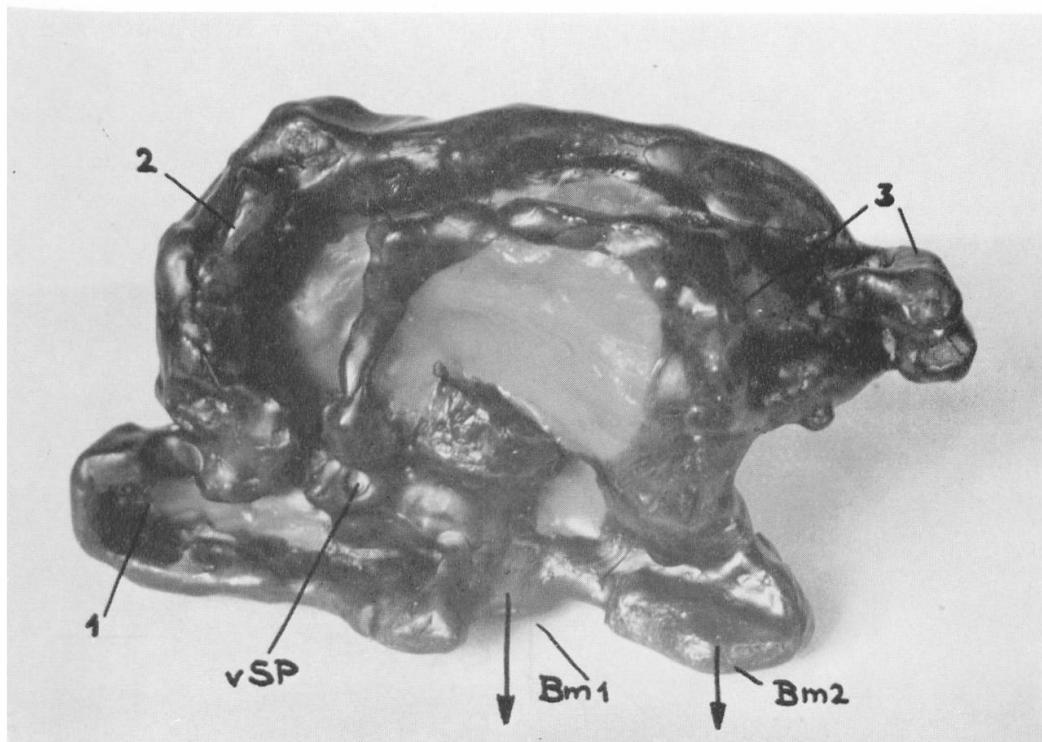


Abb. 12: Verbindung der Humeralplatte mit dem vorderen Kopf des Schwingenpfeilers. Querschnitte. A: Vorderflügel; B: Hinterflügel. →

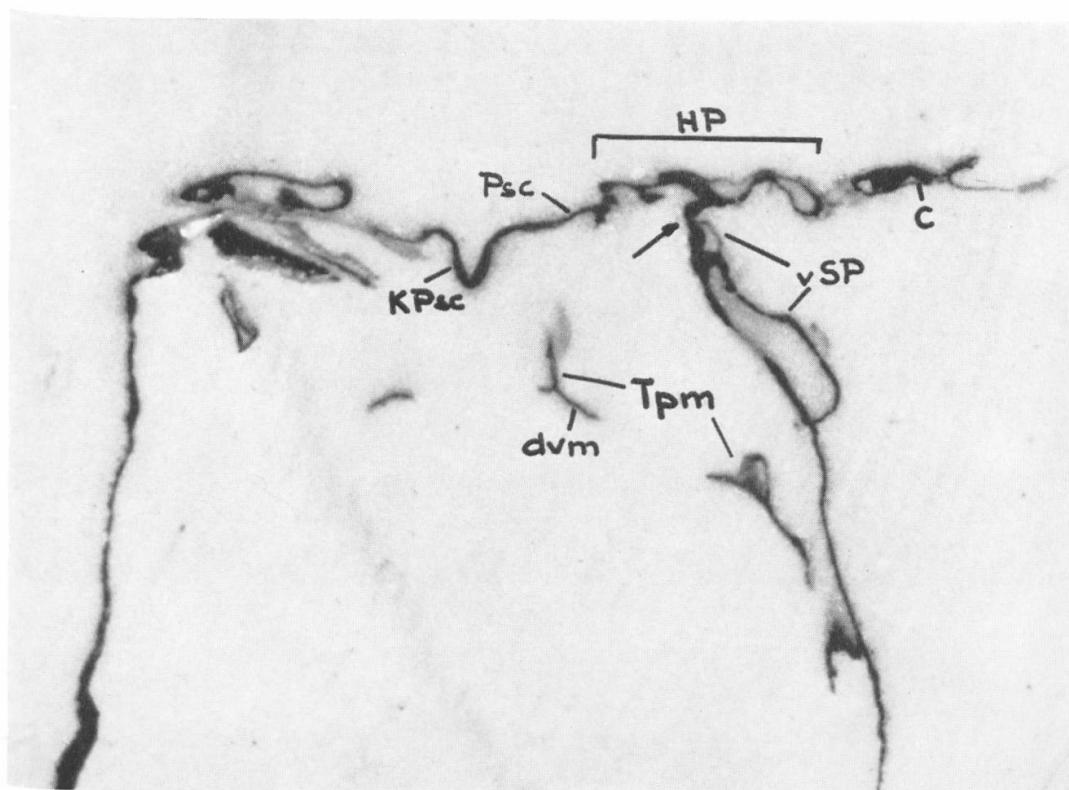
Der Schnitt geht bei A durch das Precutum (Psc), bei B etwas mehr abdominal durch das Scutum (Sc) des zweiten Flügelsegmentes (3. Thorakalsegment).

vSP vorderer Kopf des Schwingenpfeilers HP Humeralplatte

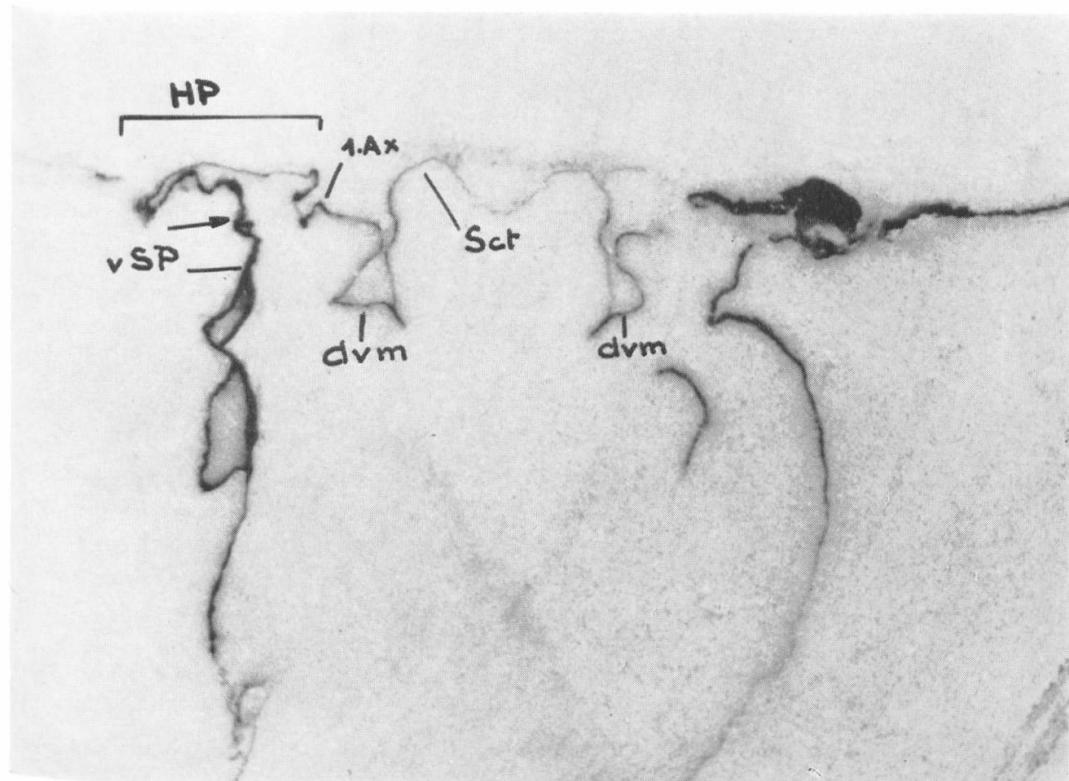
Die Pfeile zeigen die Verbindungsstellen der Humeralplatte mit dem vorderen Kopf des Schwingenpfeilers.

Tpm Ansatzstellen der Tergopleural-Muskeln

dvm Ansatzstellen der Dorsoventral-Muskeln (Hebermuskeln)



A



B



Abb. 13: Thoraxquerschnitte durch das erste Flügelsegment (Vorderflügel). Verbindung der Axillarplatte mit dem hinteren Fortsatz des Schwingenpfeilers. Schnitte in Abständen $\frac{1}{10}$ mm.

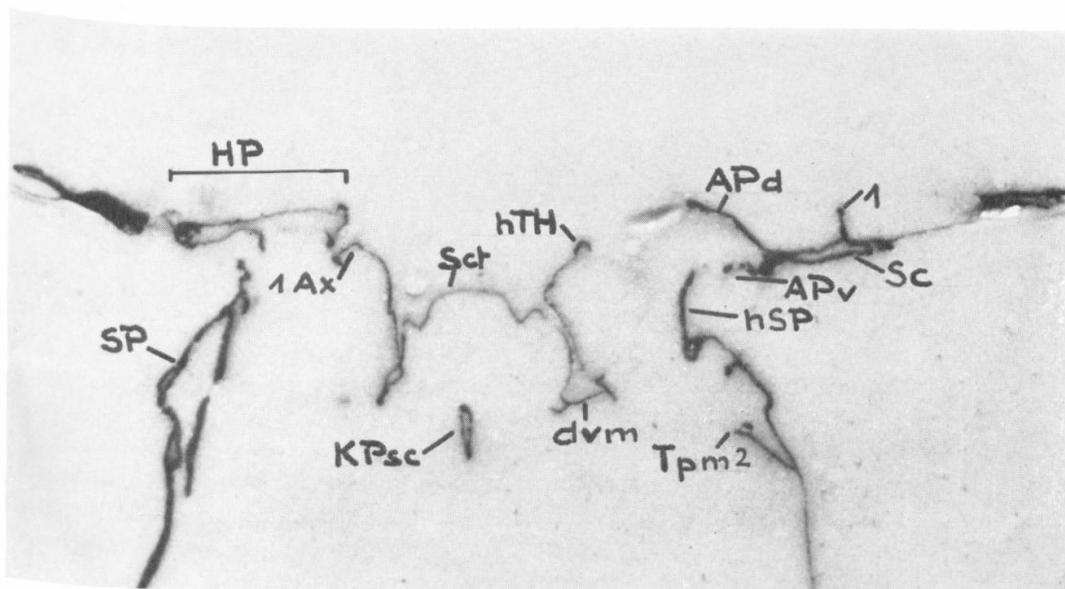
→

Die Schnitte A, B und C liegen nicht genau senkrecht zur Körperlängsachse (siehe Abb. 8). Die Flügelbasis des linken Vorderflügels ist deshalb weiter vorne geschnitten als die rechte Flügelbasis, im Schnitt A links ist noch der hinterste Teil der Humeralplatte (HP) sichtbar.

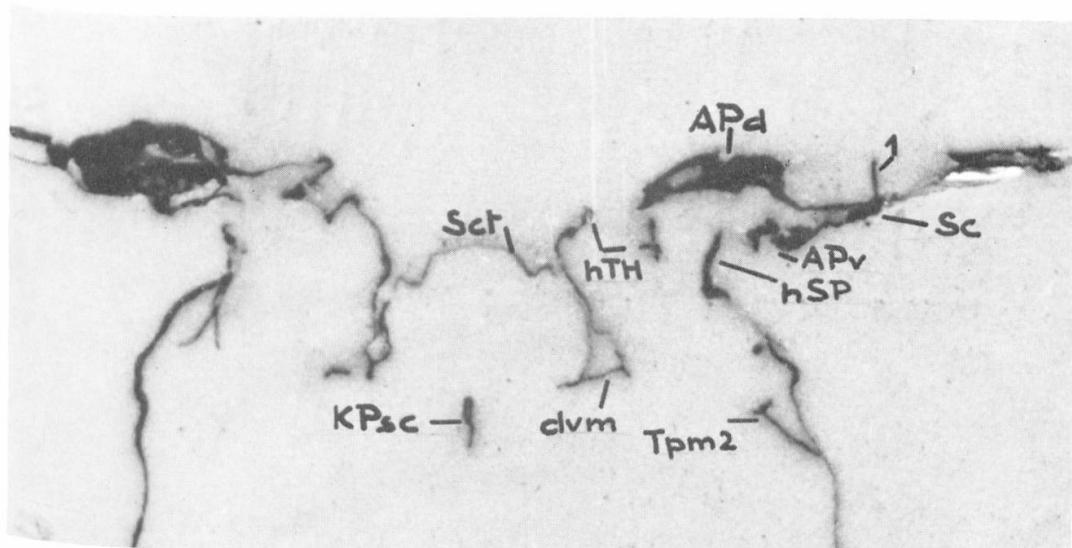
AP Axillarplatte

Die dorsale Teilplatte (APd) greift in starker Wölbung gegen die Thorax-Längsachse vor, senkt sich nach unten und ist in der vordersten Partie mit dem Vorderrand des hinteren Tergalhebels verwachsen (vTH Schnitt C). Dorsale Platte (APd) und ventrale Platte (APv) vereinigen sich zu Subcosta (Sc) und Radius (R). Costa, Subcosta und Radius sind durch Verstrebungen (1) versteift (siehe auch Abb. 6). Die ventrale Platte (APv) geht ohne Ausbildung eines Gelenkes in den hinteren Kopf des Schwingenpfeilers über (hSP).

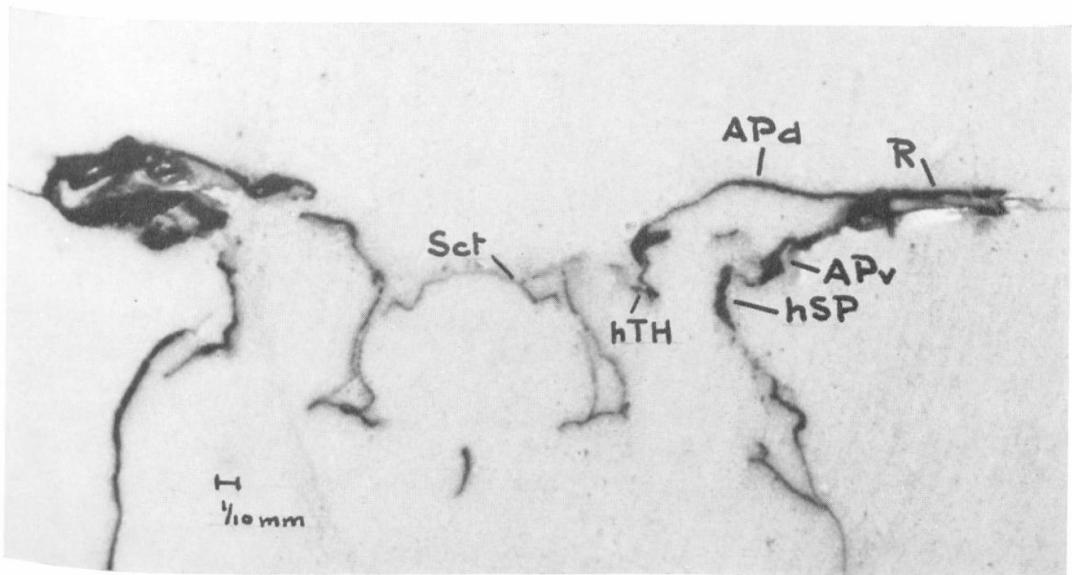
Die Verbindung (APv) mit hSP liegt nicht in der Schnittebene, der Zusammenhang ist deshalb aus einem einzelnen Schnitt nicht ersichtlich.



A



B



C

Abb. 14: Querschnitte durch den Mesothorax, auf Plexiglasplatten projiziert, Ansicht von hinten. Um die räumliche Vorstellung zu erhöhen, sind die Platten gegeneinander verschoben. Schwingenpfeiler (SP) und Lagerung der Humeralplatte (HP) auf dem vorderen Kopf (vSP). Costagelenk zwischen Axillarplatte (AP) und HP. Am Prescutum (Psc) ist der Mittelkamm (KPsc) deutlich sichtbar. Der seitliche Kopf des Prescutum (Pra) greift unter einen Kopf der HP. Unter dem 1. Axillarsklerit (1. Ax) die Ansatzplatte für den Dorsoventralmuskel (dvm). Vom SP ausgehend ragt ein Chitinfortsatz als Ansatz des vorderen Tergopleuralmuskels (Tpm 1) nach innen.



Abb. 15: Querschnittprojektionen durch den Mesothorax, mittlerer Teil, Ansicht in Körper-Längsrichtung, von hinten. Verbindung des ventralen Teiles der Axillarplatte (APv) mit dem hinteren Kopf des Schwingenpfeilers (hSP). Zweidimensionales Bandgelenk zwischen dem dorsalen Teil der Axillarplatte (APd) und dem vorderen Kopf des hinteren Tergalhebels (hTH). Am SP erkennt man einen Chitinfortsatz, der dem hinteren Tergopleuralmuskel (Tpm 2) als Ansatz dient.

KPsc Kamm des Prescutum

Sct Scutum



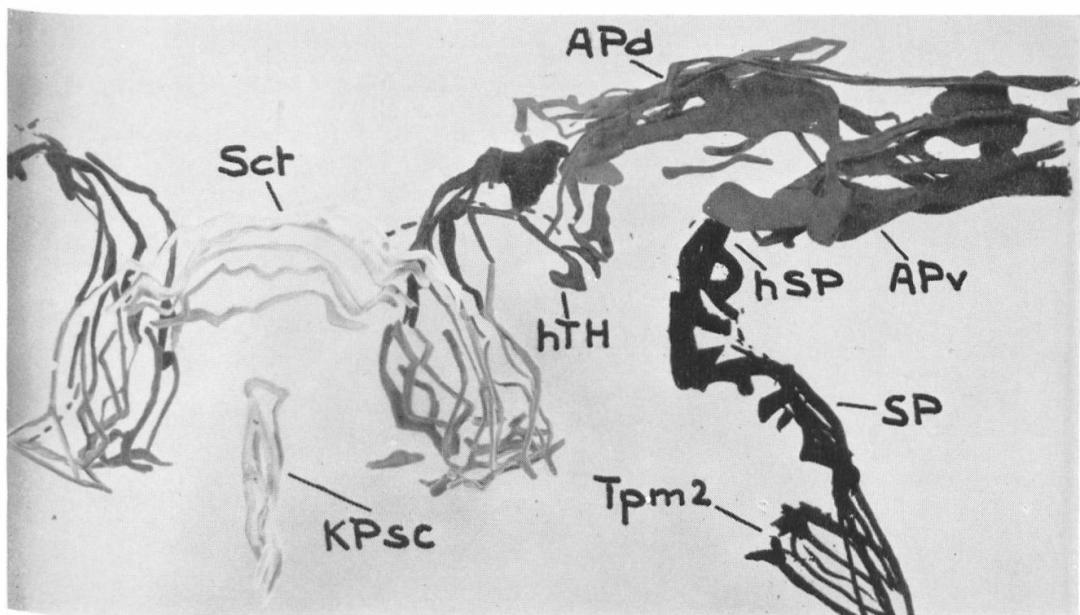
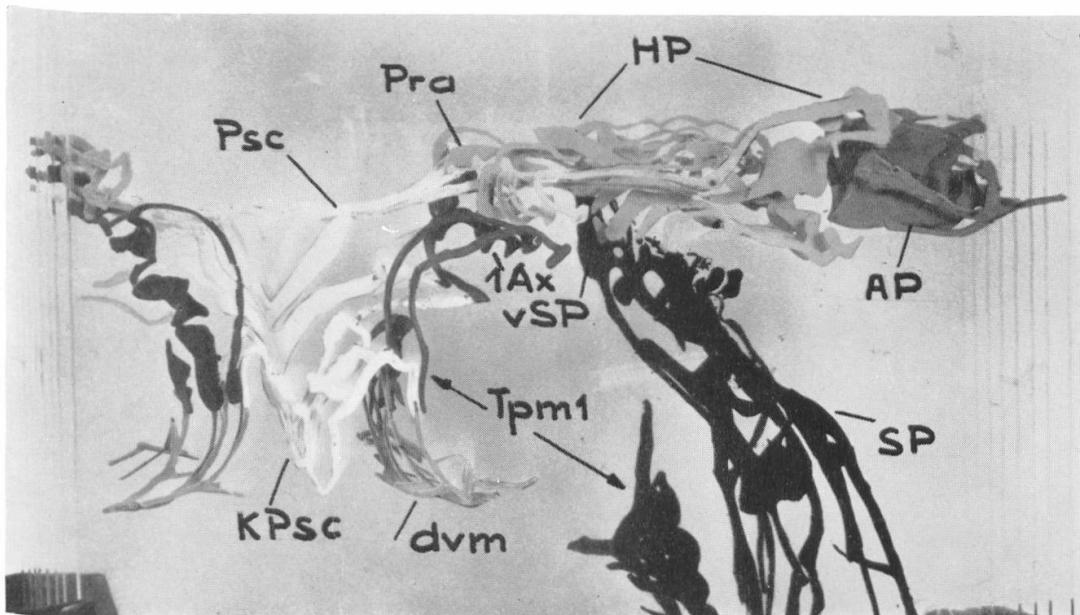




Abb. 16: Schnittmodell des «Costagelenkes».



Gelenkige Verbindung zwischen Humeralplatte (HP) und dem Basalteil der Costa (C), Rekonstruktion nach Schnitten, Ansicht von hinten. Erläuterungen im Text.

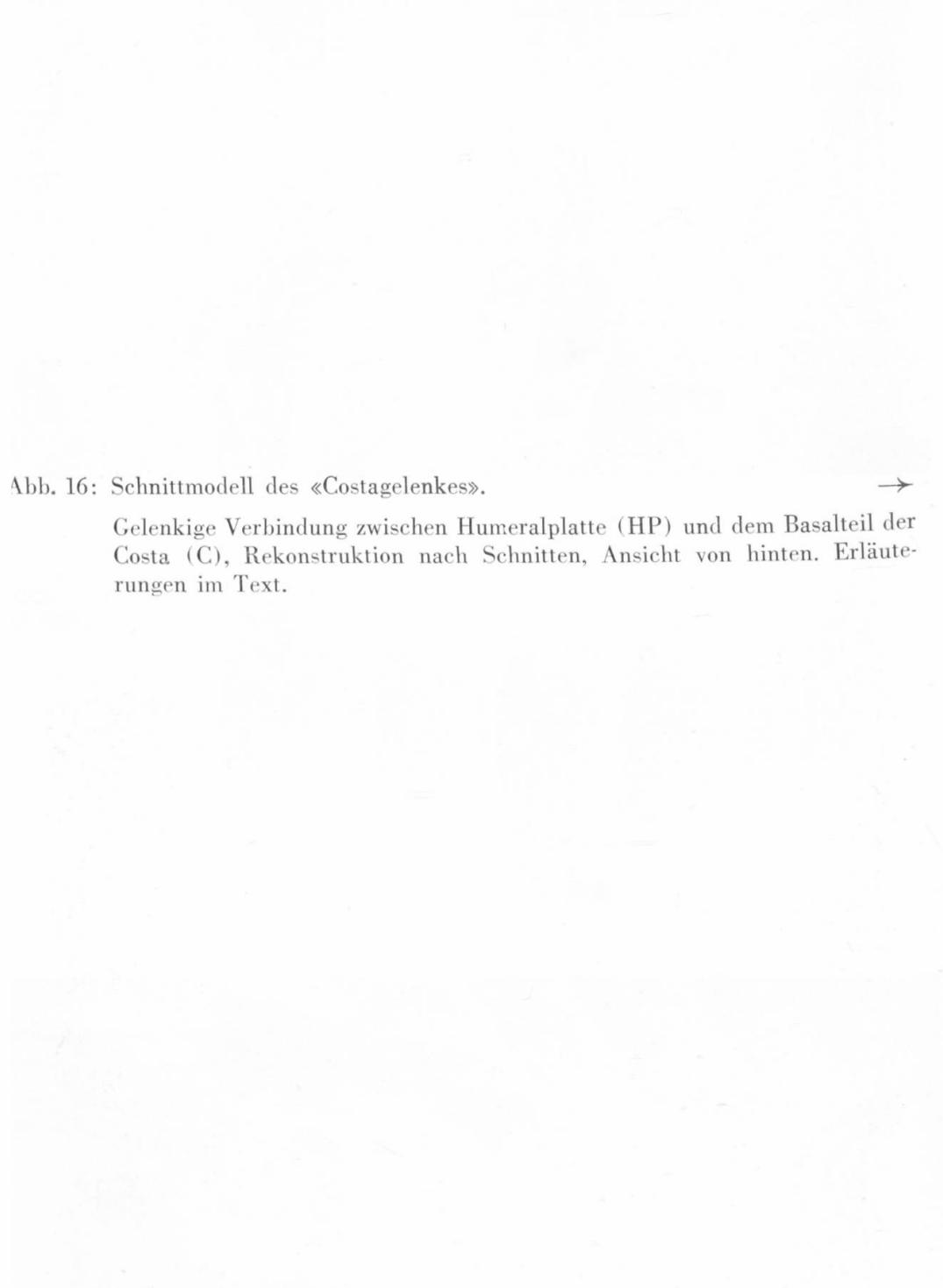


Abb. 20: Längsschnitt durch den Methatorax.



Senker (bm 1 und sm 1) und Hebermuskeln (dvm).

Der dorsale Längsmuskel (dlm) geht vom Schwingenpfeiler (hSP) zum Postphragma (Pph). Ansatz des vorderen Tergopleuralmuskels (Tm 1) am Schwingenpfeiler. Schiefer Intersegmentalmuskel (sim) vom Hinterrand der Axillarplatte (AP) zum Metasternum.

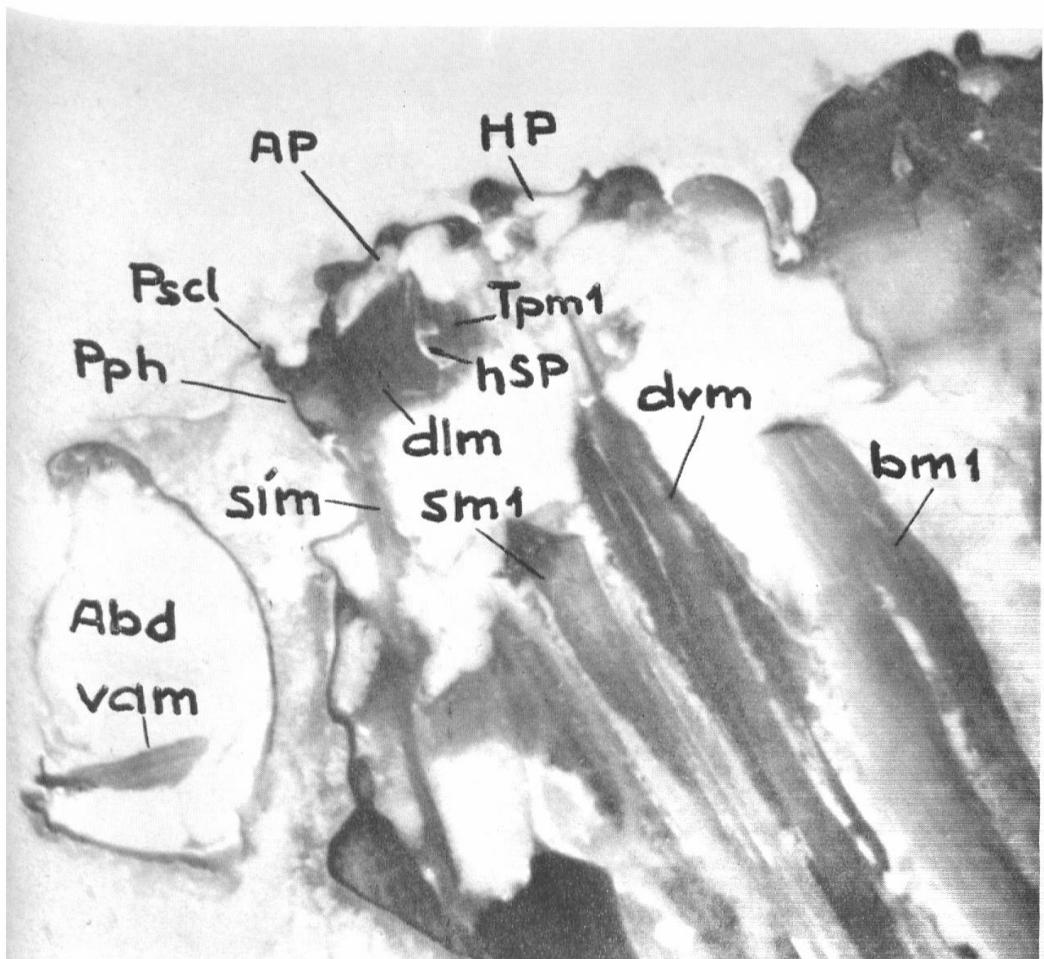
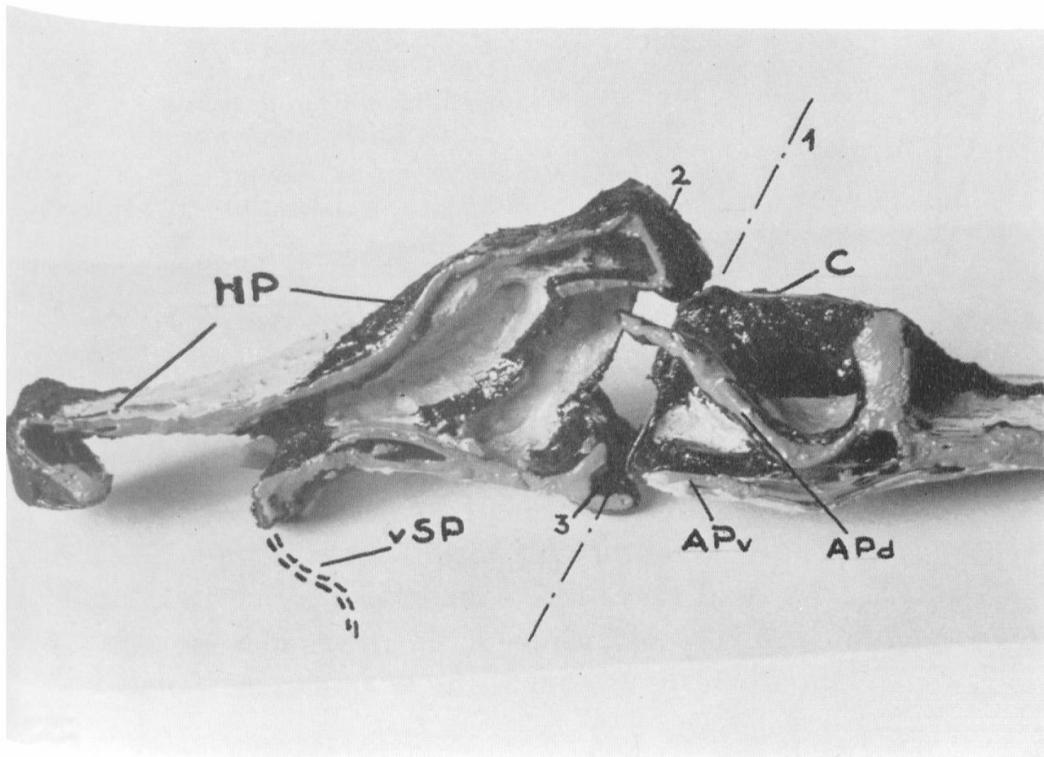
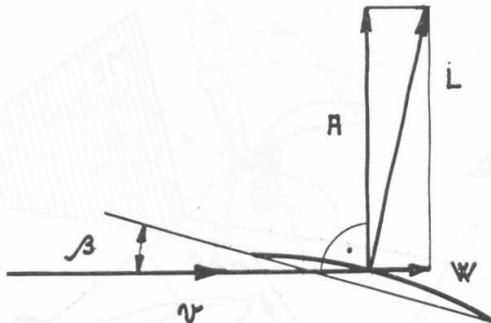


Abb. 23: Luftkraft auf einen Flügel. Anströmung mit Geschwindigkeit v unter Anstellwinkel β .

- A Auftrieb senkrecht zur Anströmrichtung
- W Widerstand parallel zur Anströmung
- L Resultierende Luftkraft



Die allgemeinen Verhältnisse an einem Tragflügel sind in Abb. 23, am Beispiel der gewölbten Fläche dargestellt. Die Luft strömt mit einer Geschwindigkeit v relativ zum Flügel unter einem Winkel β an. Entsprechend den üblichen Annahmen bei Tragflügeln wird die entstehende Luftkraft L in zwei Komponenten zerlegt, in den Auftrieb A senkrecht zur Anströmungsrichtung und den Widerstand W in Ebene der Anströmung.

2. Die Flugbewegungen bei der Libelle

a. Definition der Bewegungsrichtungen

Den verschiedenen Bewegungsrichtungen haben wir Ebenen zugeordnet, welche in Abb. 24 dargestellt sind.

HE bezeichnet die horizontale Ebene durch die Körperlängsachse,

ME die auf letzterer senkrecht stehende Medianebene.

Die Ebene der Schwingenpfeiler SPE ist gegenüber der Horizontalebene um den Winkel ψ von ca. 30° geneigt. Bewegungen in dieser Ebene sind mit $\pm\delta$ bezeichnet.

Senkrecht auf dieser Ebene steht die Ebene, in welcher die Hauptbewegung der Flügel stattfindet — Hauptschwingungsebene HSE —.

Die Winkelamplituden der Flügel in dieser Ebene gegenüber SPE werden mit $\pm\alpha$ bezeichnet.

Die Flügeltorsion relativ zur SPE ist durch die Winkel $\pm\gamma$ festgelegt.

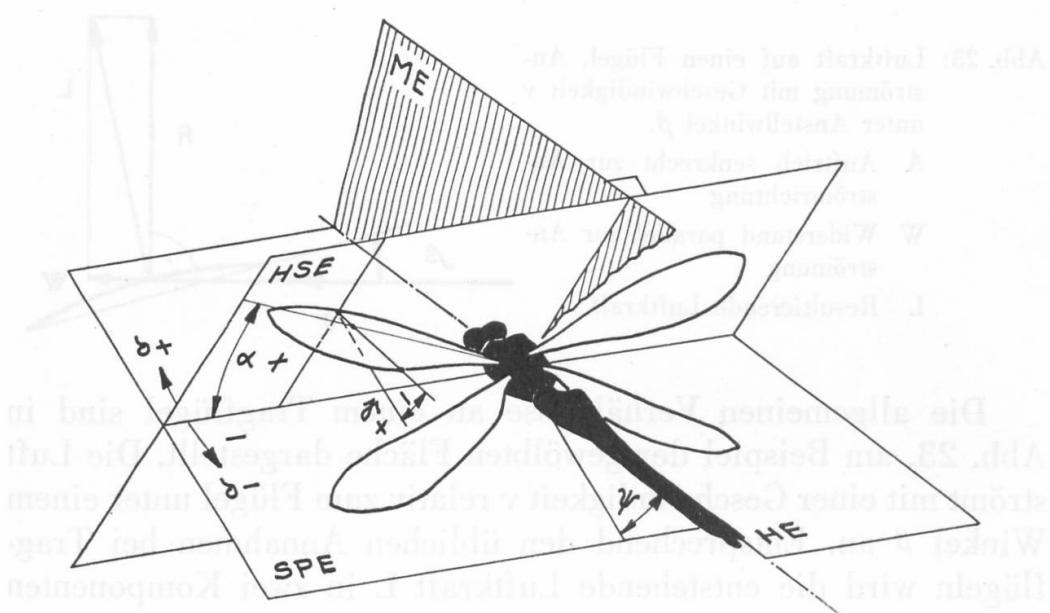


Abb. 24: Zur Definition der Bewegungsgrößen

HE	Horizontalebene	α	Flügel-Winkelamplitude bezogen auf SPE
ME	Medianebene	γ	Flügeltorsion bezogen auf SPE
SPE	Schwingenpfeiler- ebene	δ	Vor- und Rückstellung der Flügel bezogen auf HSE
HSE	Hauptschwingungs- ebene	ψ	Neigung der SPE gegenüber der Körperlängsachse

b. Auswertung eines Zeitlupenfilmes

Die Flügelbewegung entzieht sich einer direkten Beobachtung infolge der hohen Schlagfrequenz vollkommen. Wir benutzten deshalb für die Festlegung der Flügelbewegungen einen Zeitluppenfilm, der von v. HOLST (1950) aufgenommen, unseres Wissens aber nie in Einzelheiten ausgewertet wurde. v. HOLST benützte eine Libellula-Art. Die Bildfrequenz betrug ca. 2600 Bilder pro Sekunde. Nach Angaben des Verfassers waren die Libellen fixiert und wurden durch einen Luftstrahl angeblasen, dessen Geschwindigkeit etwa der natürlichen Fluggeschwindigkeit entsprach. Durch Herauszeichnen einer Anzahl Einzelbilder wurden charakteristische Phasen der Bewegung festgehalten. In Abb. 25 sind 5 Bewegungszustände in zeitlich gleichen Abständen dargestellt. Man erkennt, daß die Flügel eine alternierende Bewegung ausführen, wodurch u. a. ein Maßenausgleich in vertikaler Richtung zustande kommt. Tatsächlich zeigen die Aufnahmen, daß der

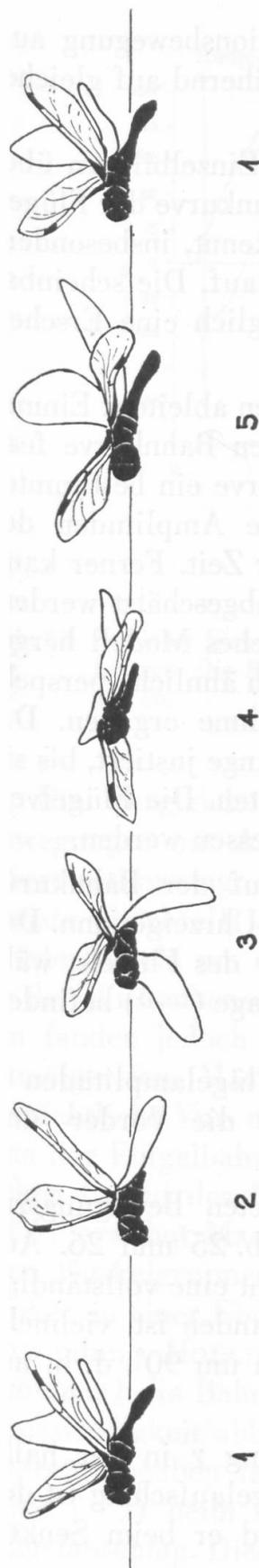


Abb. 25: Ausgewählte Zeitmomente der Flügelbewegung von *Libellula* sp. nach einem Zeitlupenfilm von E. VON HOLST (1950).

Bei den Vorderflügeln sind die Adern angegeben. Die Costa der Vorderflügel ist durch Nodus und Pterostigma gekennzeichnet.



Abb. 26: Bahn der Flügel spitzen

a Vorderflügel, b Hinterflügel

Die eingetragenen Zahlen 1–5 entsprechen den Bewegungszuständen der Abb. 25. Die Bahnkurve besitzt Ellipsenform. Bei beiden Flügeln erfolgt der Abschlag in Rücklage und der Aufschlag in Vorlage. Infolge der perspektivischen Darstellung scheinen sich die Bahnkurven der linken Flügel zu überschneiden.

Körper nur eine ganz kleine vertikale Reaktionsbewegung ausführt; der Körperschwerpunkt bleibt also annähernd auf gleicher Höhe.

Durch Aufeinanderlegen einer Serie von Einzelbildern über eine vollständige Schlagperiode konnte die Bahnkurve der Flügel spitzen festgelegt werden (Abb. 26). Man erkennt, insbesondere bei den rechten Flügeln, den elliptischen Verlauf. Die scheinbar acht-förmige Bahn der linken Flügel ist lediglich eine Erscheinung der perspektivischen Abbildung.

Aus Abb. 26 lassen sich verschiedene Größen ableiten: Einmal kann der Umlaufsinn auf der ellipsenförmigen Bahnkurve festgestellt werden. Da jedem Punkte der Bahnkurve ein bestimmter Zeitmoment zugeordnet ist, ergeben sich die Amplituden der Vorder- und Hinterflügel in Abhängigkeit der Zeit. Ferner kann die Flügelverdrehung mit einiger Sicherheit abgeschätzt werden. Zu diesem Zwecke wurde ein kleines, räumliches Modell hergestellt, welches derart betrachtet wurde, daß sich ähnliche perspektivische Verhältnisse wie bei der Filmaufnahme ergaben. Die Flügelstellungen am Modell wurden dann so lange justiert, bis sie sich mit den entsprechenden Filmbildern deckten. Die Flügelverdrehung konnte schließlich so am Modell gemessen werden.

Für den Umlaufsinn der Flügel spitze auf der Bahnkurve ergibt sich in Abb. 26 eindeutig ein solcher im Uhrzeigersinn. Der Flügelaufschlag erfolgt also in Vorlage ($+\delta$) des Flügels, während sich der Flügel für den Abschlag in Rücklage ($-\delta$) befindet.

In Abb. 27 ist der zeitliche Verlauf der Flügelamplituden a , bezogen auf die Schwingenpfeilerebene, für die Vorder- und Hinterflügel dargestellt.

Die mit den Zahlen 1—5 gekennzeichneten Bewegungszustände entsprechen genau denjenigen der Abb. 25 und 26. Aus diesen Liniendiagrammen ergibt sich, daß nicht eine vollständige Gegenläufigkeit der beiden Flügelpaare vorhanden ist, vielmehr eilen die Hinterflügel den Vorderflügeln etwa um 90° , d. h. um eine Viertelsperiode, vor.

Als dritte Größe ist die Flügelverwindung γ in der halbschematischen Abb. 28 eingetragen. Beim Flügelaufschlag ist der Vorderrand des Flügels hochgestellt, während er beim Senken tiefgestellt wird.

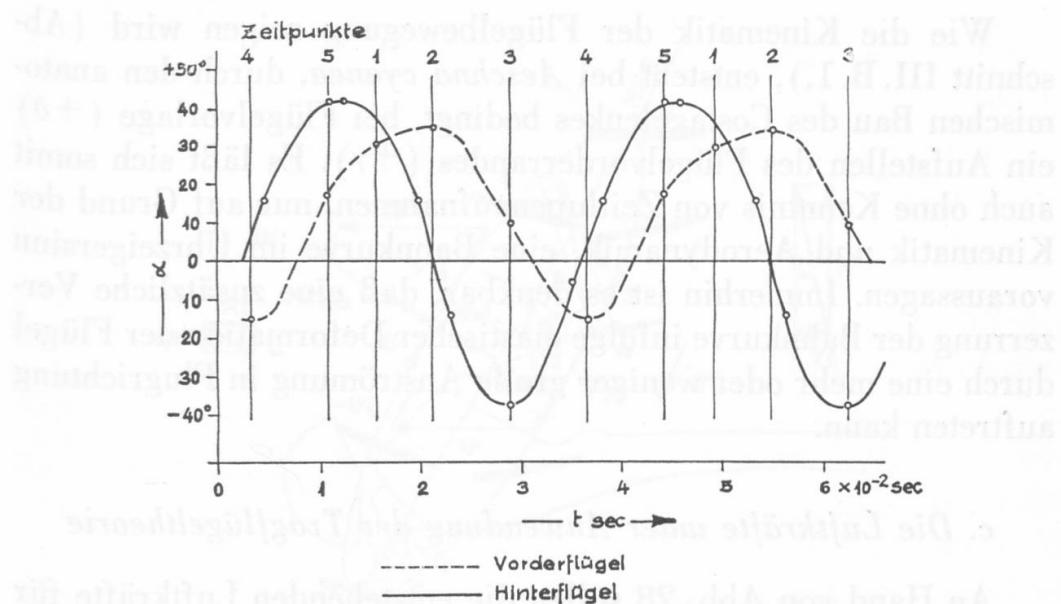


Abb. 27: Zeitlicher Verlauf der Flügel-Amplituden α , auf die Schwingenpfeilerebene bezogen. Die Bewegungszustände 1–5 entsprechen denjenigen in Abb. 25 und 26.

Ein Vergleich der hier gefundenen Ergebnisse der Flügelbewegungen mit Angaben der Literatur führt nur zu teilweiser Übereinstimmung: CHADWICK (1940) fand für *Aeschna Ladona Exusta* gleichfalls ein Voreilen der Hinterflügel gegenüber den Vorderflügeln um ca. 90° . Dasselbe stellte WEISS. FOGH (1956) an der Wüstenheuschrecke *Schistocera gregaria* fest. Beide Autoren fanden jedoch einen Umlaufsinn der Flügelbahn in Gegenuhzeigersinn. MAGNAN (1934) erwähnt für Aeschna, daß eine beträchtliche Vor- und Rückwärtsbewegung bestehe; den Umlaufsinn der Flügelbahn gibt er im Gegenuhrzeigersinn an. Als möglichen Grund des Entstehens der Vor- und Rückwärtsbewegung ($\pm \delta$) erwähnt MAGNAN zeitlich verschiedene Kontraktionen der vier Muskelgruppen. CLARK (1940) gibt an, daß Heben und Senken in einer Ebene stattfinden, verbunden mit starken Flügelverwindung. HOLLIK (1940) fand, daß bei Dipteren (*Muscina stabulans*) die Bahnkurve und der Umlaufsinn von der Anströmgeschwindigkeit abhängig sind. Übereinstimmend mit sämtlichen Literaturangaben fanden wir ein Hochstellen der Flügelvorderkante ($+\gamma$) beim Flügelaufschlag und ein Senken ($-\gamma$) beim Flügelabschlag. Dies ist eine logische Folgerung der Aerodynamik (vergl. Abschnitt III. A. 2. c.).

Wie die Kinematik der Flügelbewegung zeigen wird (Abschnitt III. B. 1.), entsteht bei *Aeschna cyanea*, durch den anatomischen Bau des Costagelenkes bedingt, bei Flügelvorlage ($+\delta$) ein Aufstellen des Flügelvorderrandes ($+\gamma$). Es läßt sich somit auch ohne Kenntnis von Zeitlupenaufnahmen, nur auf Grund der Kinematik und Aerodynamik, eine Bahnkurve im Uhrzeigersinn voraussagen. Immerhin ist es denkbar, daß eine zusätzliche Verzerrung der Bahnkurve infolge elastischer Deformation der Flügel durch eine mehr oder weniger große Anströmung in Flugrichtung auftreten kann.

c. Die Luftkräfte unter Anwendung der Tragflügeltheorie

An Hand von Abb. 28 sollen die entstehenden Luftkräfte für zwei Bewegungszustände nach der Tragflügeltheorie betrachtet werden. Bahnpunkt 3 entspricht der Lage bei Flügelabschlag in Nähe der Schwingenpfeilerebene, also demjenigen Zeitmoment, in welchem der Flügel seine größte Geschwindigkeit v^f_1 aufweist. Der Flügel besitzt in dieser Lage eine Neigung nach unten ($-\gamma$). Die Horizontal- oder Fluggeschwindigkeit des Insektes sei konstant und mit v bezeichnet. Der Flügel selbst erzeugt zusätzlich eine Strömung, den induzierten Wind, mit einer Geschwindigkeit v_i etwa in Richtung der Hauptschwingungsebene. Seine Wirkung ist dieselbe, wie wenn sich der Insektenkörper in gleicher Richtung, aber mit der Geschwindigkeit $-v_i$ bewegen würde. Die vektorielle Summe aller drei Geschwindigkeiten ergeben zusammen die relative Geschwindigkeit $-v_{res}$ des Flügels gegenüber dem ihn umgebenden Medium, welche gleich der wahren Anströmgeschwindigkeit v_{res} der Luft gegenüber dem Flügel ist.

Aus Abb. 28 erkennt man, daß die Anströmung unter einem positiven Winkel β relativ zum Flügel erfolgt. Dabei entstehen die Auftriebskraft A und der Widerstand W , welche zusammen die auf den Flügel wirkende resultierende Luftkraft L ergeben. Letztere kann in eine im Raume vertikale Auftriebskraft A' und eine horizontale Vortriebskraft V_t zerlegt werden (Kräftediagramm rechts). Die Auftriebskraft A' dient im Horizontalfluge zur Überwindung der Schwerkraft, die Horizontalkomponente V_t zum Vortrieb, d. h. zur Überwindung des eigentlichen Flugwiderstandes. Der Punkt 3 entsprechende Bewegungszustand größter

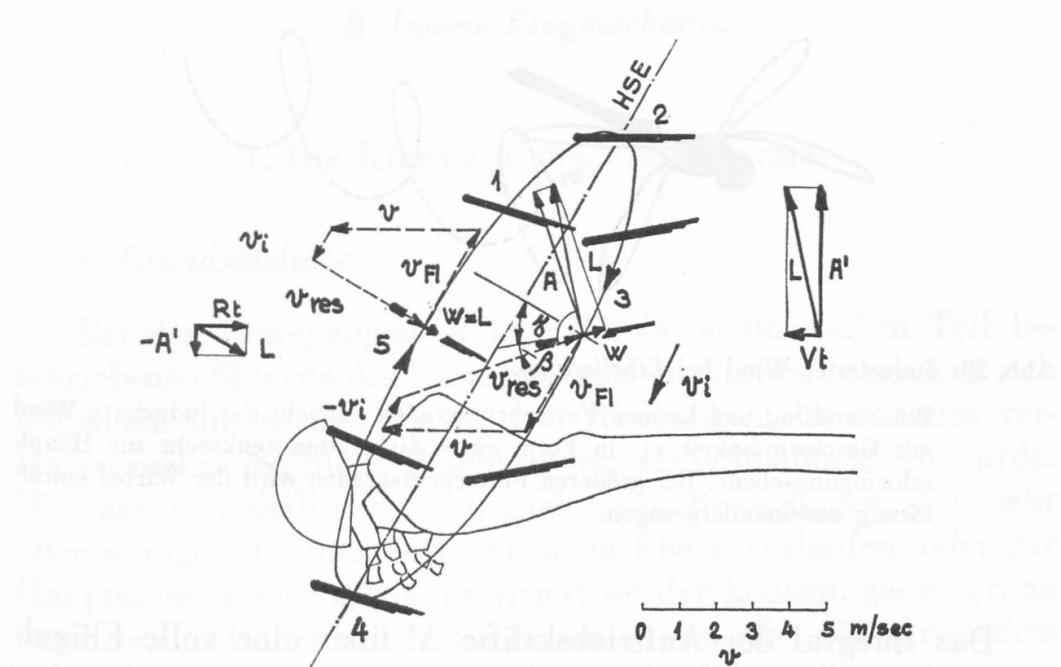


Abb. 28: Bahnkurve und Flügelstellung eines Vorderflügels von *Libellula sp.* für einen Flügelquerschnitt nahe der Flügelspitze.

Rechtes Kräftediagramm für den Flügelabschlag. Linkes Kräftediagramm für den Flügelaufschlag; Maßstab gegenüber dem Kräftediagramm rechts vergrößert. Die Bewegungszustände 1—5 entsprechen denjenigen der Abb. 25, 26 und 27.

Es bedeuten:

A	Auftriebskraft senkrecht zur Anströmung	v	Fluggeschwindigkeit
W	Widerstandskraft parallel zur Anströmung	V_{FI}	momentane Flügelgeschwindigkeit
L	Resultierende Luftkraft	V_i	Geschwindigkeit des induzierten Windes
A'	Vertikale Auftriebskraft	v_{res}	Resultierende Anströmgeschwindigkeit
V_t	horizontaler Vortrieb	β	Anstellwinkel des Flügels zur Anströmung
Rt	horizontaler Rücktrieb		

Flügelgeschwindigkeit tritt für den Flügelaufschlag im Punkte 5 ein. Die Flügelgeschwindigkeit V_{FI} sowie der induzierte Wind v_i haben ihre Richtungen geändert und setzen sich, zusammen mit der gleichbleibenden Fluggeschwindigkeit v , wiederum zu einer resultierenden Geschwindigkeit v_{res} zusammen. Die Anströmung erfolgt etwa in Richtung des Flügels und dementsprechend resultiert als Luftkraft lediglich ein kleiner Widerstand W .

Die Zerlegung letzteren in eine Vertikal- und Horizontalkomponente (Kräftediagramm links, in vergrößertem Maßstabe), ergibt einen kleinen negativen Auftrieb $-A'$ und einen Rücktrieb Rt .

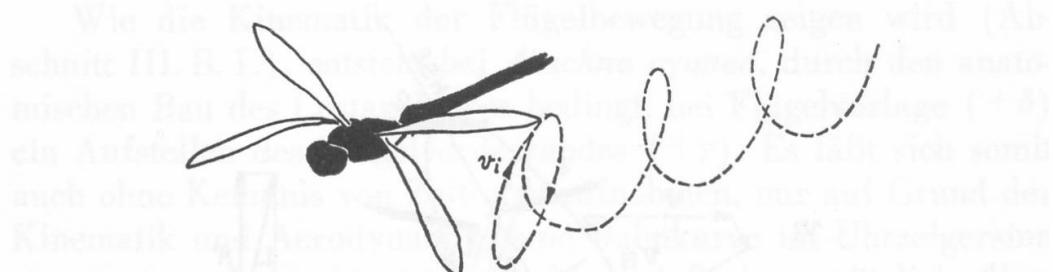


Abb. 29: Induzierter Wind bei *Libellula sp.*

Bei Standflug und kleinen Fortschrittsgraden entsteht der induzierte Wind mit Geschwindigkeit v_i in Form einer Zirkulation senkrecht zur Hauptschwingungsebene. Bei größeren Fortschrittsgraden wird der Wirbel spiralförmig auseinandergezogen.

Das Integral der Auftriebskräfte A' über eine volle Flügelschlagperiode wird positiv ausfallen und muß, z. B. für den Horizontalflug, gleich dem Körpergewicht sein. Die Integration der Horizontalkomponenten V_t bzw. R_t wird für den Horizontalflug ebenfalls einen positiven Wert liefern, während für den Standflug sich Vor- und Rücktrieb gerade aufheben werden. Die Libelle wird also durch Variieren des Anstellwinkels bzw. der Flügelverdrehung ihre Fluggeschwindigkeit und -Richtung regulieren. Wie wir in der Kinematik zeigen werden, ist die Libelle in der Lage, den rechten bzw. linken Flügeln ungleiche Winkelamplituden zu erteilen, vermutlich bei gleichzeitig unterschiedlichen Flügelverwindungen, was zu unterschiedlichen Vortriebskräften rechts und links führen wird. Dieser Eigenschaft wird sich die Libelle bei ihren brüsken Richtungsänderungen und Wendungen im Fluge bedienen.

Eine Sonderheit zeichnet wohl die Art des induzierten Windes bei der Libelle aus, welcher, insbesondere bei kleinen Fortschrittsgraden, in Form einer Zirkulation oder eines Wirbels entsteht. Dies ist eine Erscheinung der ellipsenförmigen Umlaufbahn der Flügel (Abb. 29). Würden sich nämlich letztere nur in der Hauptschwingungsebene bewegen, so müßte der induzierte Wind bei jeder Umkehr der Flügel neu aufgebracht werden, wobei ein Teil seiner kinetischen Energie verloren ginge.

B. Innere Flugmechanik

1. Die Kinematik des Flugapparates

a. Grundsätzliches

Bei den Bewegungen, welche die im anatomischen Teil beschriebenen Sklerite des Flugapparates ausführen, handelt es sich allgemein um solche, die in drei Richtungen des Raumes verlaufen und deren bloße Beschreibung wenig übersichtlich würde. Wir haben deshalb versucht, diejenigen Bewegungen, die mehr oder weniger in einer ausgezeichneten Ebene verlaufen, oder zur Hauptsache in eine solche projiziert werden können, gesondert zu beschreiben. Dabei wurde wiederum das in Abb. 24 verwendete Definitionsschema zu Grunde gelegt. Nachdem diese Teilbewegungen analysiert worden sind, wird ihr dreidimensionales Zusammenspiel beschrieben.

Um ein Bewegungsschema entwerfen zu können, war es vorerst notwendig, die anatomisch vorliegenden Ergebnisse nach kinematischen Gesichtspunkten zu ordnen. So war zu entscheiden, welche Teile als starr zusammenhängend betrachtet werden dürfen und welchen Punkten flexible Verbindungen zuzuordnen sind. Dabei waren, mit Rücksicht auf Übersichtlichkeit, Vereinfachungen notwendig.

Solche Entscheidungen zu treffen war nicht immer sehr einfach und es wurden dazu sowohl Stufen- und Wachsmodelle, als auch Beobachtungen und Bewegungsversuche am frischen Objekt herangezogen. Es hat sich sehr bald gezeigt, daß in Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden auch aus physikalischen Überlegungen bei der Annahme eindeutig bestimmter Drehpunkte, der Bewegungsmechanismus statisch überbestimmt sein müßte. Wir haben deshalb den Gelenken z. T. Bewegungsfreiheiten in zwei und drei Richtungen und Ebenen zugeordnet.

Unsere Untersuchung der Kinematik beschränkt sich auf die Vorderflügel, da, gestützt auf den anatomischen Aufbau, für die Hinterflügel ein grundsätzlich gleichartiges Verhalten zu erwarten ist.

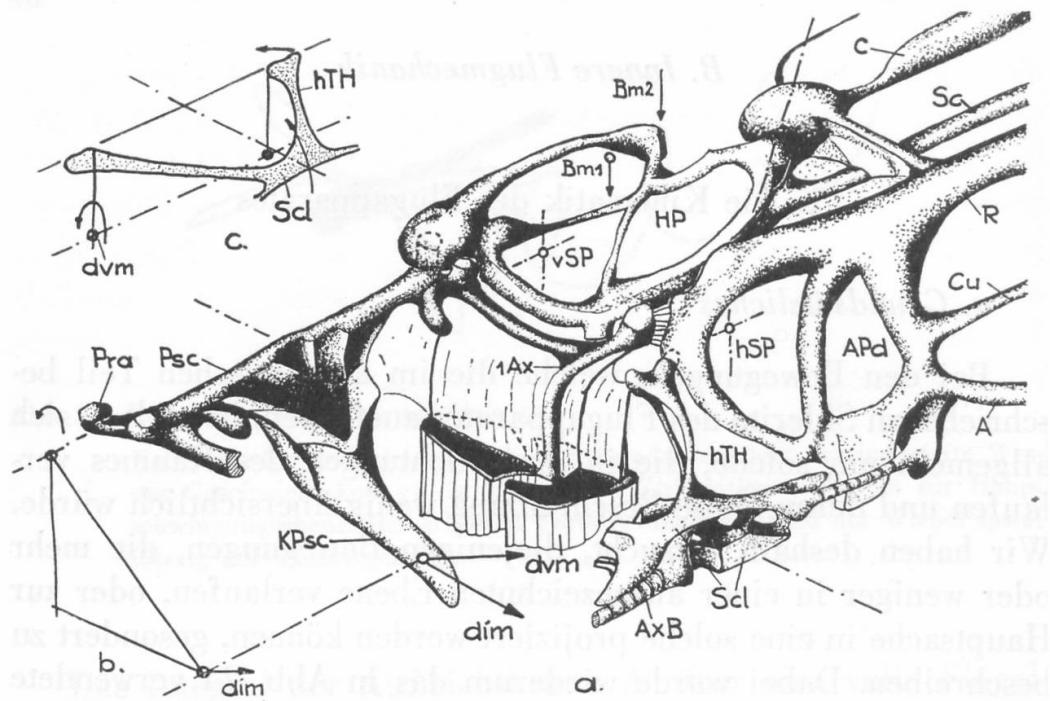


Abb. 30: Perspektivische Darstellung des Flugapparates

- Mesotergum und Basis des rechten Vorderflügels, etwas schematisiert. Das Scutum ist nicht eingezeichnet. (Vergl. Abkürzungen für Sklerite und Muskeln.)
- Bewegungsschema für das Prescutum.
- Bewegungsschema für das Scutellum und die hinteren Tergalhebel.

b. Das kinematische Schema und ein Bewegungsmodell

Eine Übersicht über die kinematisch wesentlichen Teile des Flugapparates vermittelt Abb. 30 in einer leicht schematisierten, perspektivischen Darstellung (vergl. dazu auch «anatomische Verhältnisse», D und E). Das kinematische Grundschema ist in Abb. 31 dargestellt:

- vermittelt eine dorsale Ansicht in der SPE mit zwei ausgewählten typischen Flügelstellungen,
- stellt einen Querschnitt durch die vorderen Schwingenpfeiler in der HSE,
- einen medialen Längsschnitt, und
- die Bahnkurve eines Flüelpunktes dar.

In den Abb. 32 bis 38 und 40 der Tafeln VIII bis XI sind die entsprechenden Stellungen an einem räumlichen Bewegungs-

modell dargestellt. Das Modell selbst ist im Maßstab 80 : 1 ausgeführt worden, wobei zu seiner Herstellung vor allem die Auswertung der Schnitte (vergl. II. B. 4.) maßgebend war, so daß es die anatomischen Verhältnisse, soweit sie für die Kinematik von Belange sind, richtig wiedergibt.

1) Starre Teile

Als starr ist die ganze Axillarplatte anzusehen. Sie ist in Abb. 31 a als Rahmen stark ausgezogen gezeichnet.

Die Humeralplatte, als in sich ebenfalls starrer Teil, ist im kinematischen Schema als geknickter Hebel dargestellt.

Weiter ist das Prescutum (Psc) mit Kamm (KPsc) einschließlich dem ersten Axillarsklerit (1 Ax) als starr angenommen. Ebenso wird das Scutellum (Scl) mit hinterem Tergalhebel (hTH) samt den häutigen Verbindungen, welche zu den Ansatzplatten der Dorsoventralmuskeln (dvm) führen, im Schema als gebogene Brücke dargestellt.

2) Gelenke

Als einziges Gelenk mit nur einem Freiheitsgrad ist das Costagelenk anzusehen. Es ist in Abb. 31 b als ein Scharnier dargestellt, welches die Axillarplatte mit der Humeralplatte verbindet (s. a. Tafel VII, Abb. 16). Seine Drehachse weist gegenüber der SPE eine Neigung von etwa 45° auf. Bei einer Drehung der Axillarplatte relativ zur Humeralplatte beschreibt die Costa eine Kegelfläche, wobei die Kegelachse mit der schräggestellten Drehachse des Costagelenkes zusammenfällt. Es ist leicht einzusehen, daß bei einer Vorlage der Costa (+δ) diese gleichzeitig hochgestellt wird und umgekehrt. (Man denke sich im Extremfalle z. B. die Costa um 90% nach vorne gedreht, dann würde die ganze Axillarplatte mit Costa nach aufwärts unter 45° gegenüber der Humeralplatte geneigt erscheinen.)

Gelenke mit zwei Freiheitsgraden werden gebildet durch die prealaren Köpfe (Pra) des Prescutum, welche in den ventralen Teil der Humeralplatte eingreifen, sowie durch die Verbindung zwischen vorderem Kopf des hinteren Tergalhebels (hTH) mit dem inneren Rand der dorsalen Axillarplatte (APd).

Gelenke mit drei Freiheitsgraden bilden in ausgeprägtem Maße die Köpfe der Schwingenpfeiler (vSP und hSP). Sie erlauben sowohl Drehbewegungen in jeder Ebene wie auch Längs-

verschiebungen parallel und senkrecht zur SPE. Dabei wird man sich einen virtuellen Drehpunkt, der innerhalb der dünn gezeichneten Kreise liegt, vorstellen.

Im kinematischen Schema nicht berücksichtigte, flexible Verbindungen sind die Bänder zwischen 1. Axillarsklerit und dorsaler Axillarplatte und das den Tergalhebel mit der Analis verbindende, ziemlich lose Axillarband (Ax B). Ebenso ist die Beweglichkeit des hinteren Teiles der Axillarplatte in sich selbst nicht berücksichtigt.

3) Bewegungen in der Hauptschwingungsebene HSE

Die Bewegungen in dieser Ebene sind im wesentlichen für die Flügelbewegung maßgebend. In Abb. 31 b ist die Stellung der Flügel in der SPE für die Ruhestellung dargestellt (stark ausgezogene Linien). Es können die Schwingenpfilerköpfe vSP und hSP als Drehpunkte betrachtet werden. Die Dorsoventralmuskeln dvm wirken indirekt über 1. Ax und HP als Heber und die direkten Basalarmuskeln Bm 1 und Subalarmuskeln sm 1 zur Hauptsache als Senker. Eine Bewegung des Costagelenkes ist dabei einstweilen nicht angenommen. Man beachte, daß dabei das ganze Tergum (in Abb. 31 b ist nur Psc dargestellt) eine Bewegung parallel zur SPE durchführen wird.

In Abb. 31 b ist die Flügelstellung beim Senken gestrichelt eingezeichnet; sie entspricht der Stellung im Bewegungsmodell Abb. 36, Tafel X.

Abb. 31: Kinematik der Vorderflügel



Schematische Darstellung. Die Lagen der Drehpunkte zueinander sind im richtigen Verhältnis dargestellt.

- a) Mesotergum und Flügelbasen von oben
- b) Thoraxquerschnitt in der Gegend der vorderen Schwingenpfiler
- c) Schnitt in der Medianebene
- Drehpunkte mit drei Freiheitsgraden
- Drehpunkte mit zwei Freiheitsgraden
- Feste Drehpunkte (Costagelenk)

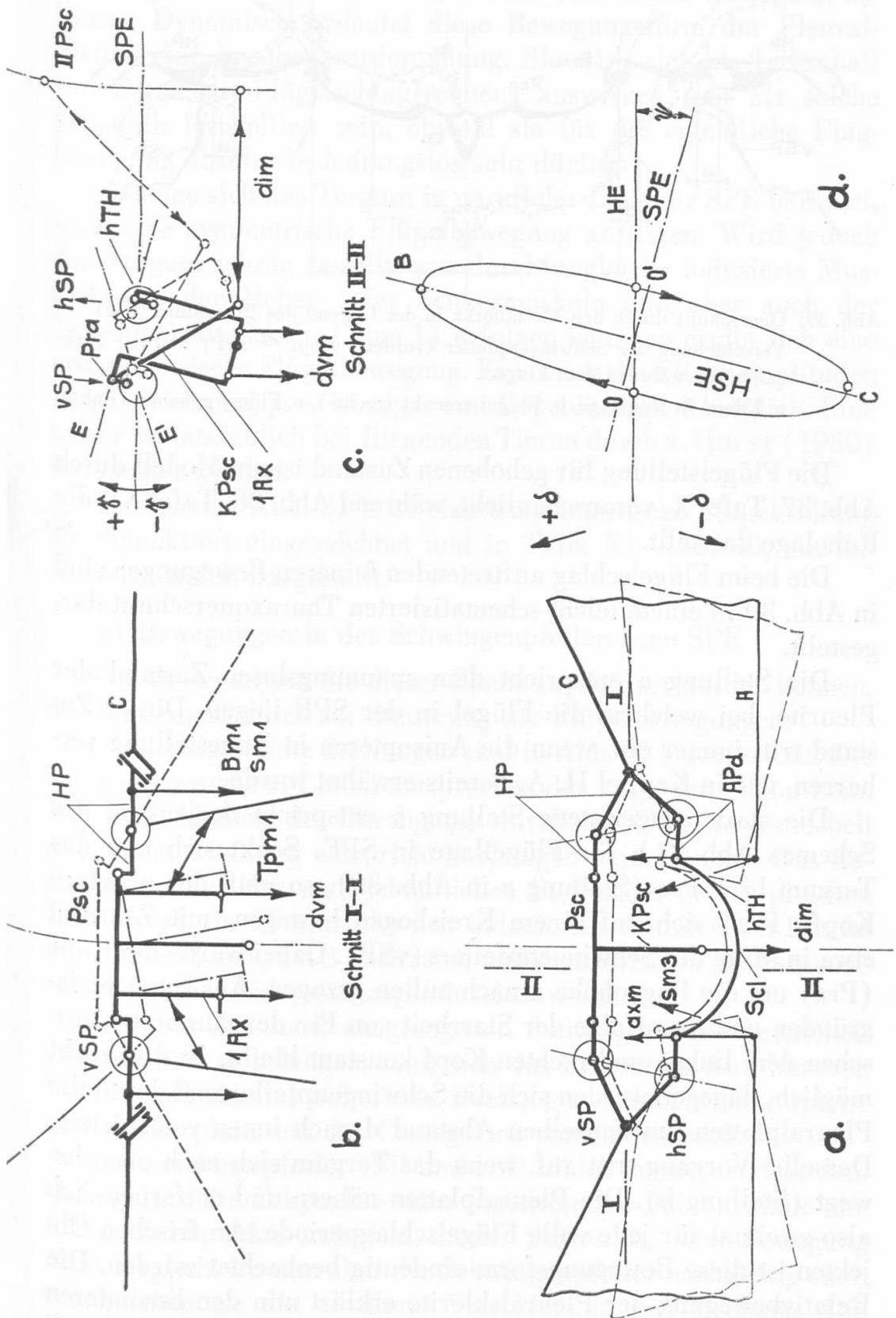
— — — Stellung der Flügel bei Horizontallage und Senken

— — — Stellung der Flügel bei Horizontallage im Aufschlag

— → Muskeln

d) Bahnkurve der Flügelspitze HSE Hauptschwingungsebene

SPE Schwingenpfileralebene HE Horizontalebene



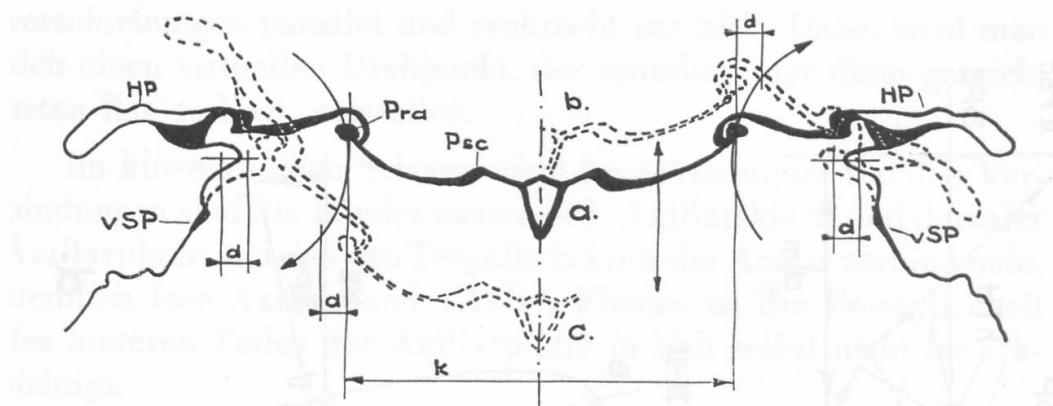


Abb. 39: Querschnitt durch den Mesothorax in der Gegend des Prescutum (Psc)
Verschiebung der Schwingenpfeiler (vorderer Kopf = vSP) und der Pleuralplatten während dem Fluge.
a. Flügel in Ruhelage, b. Flügel gesenkt (rechts), c. Flügel gehoben (links).

Die Flügelstellung für gehobenen Zustand ist am Modell durch Abb. 37, Tafel X, veranschaulicht, während Abb. 38, Tafel XI, die Ruhelage darstellt.

Die beim Flügelschlag auftretenden feineren Bewegungen sind in Abb. 39 in einem leicht schematisierten Thoraxquerschnitt dargestellt.

Die Stellung a entspricht dem spannungslosen Zustand der Pleurite, bei welchem die Flügel in der SPE liegen. Dieser Zustand tritt immer ein, wenn die Anisopteren in Ruhestellung verharren, wie in Kapitel II. A. bereits erwähnt wurde.

Die stark ausgezogene Stellung a entspricht derjenigen des Schemas Abb. 31 b für Flügellage in SPE. Senkt sich nun das Tergum bzw. Psc (Stellung c in Abb. 39), so muß der prealare Kopf (Pra) sich auf einem Kreisbogen bewegen, mit Zentrum etwa in Mitte des Schwingenpfeilers (vSP). Dabei würde der Kopf (Pra) um die Bogenhöhe d nach außen gezogen. Aus Symmetriegründen und da zufolge der Starrheit von Psc der Abstand k zwischen dem linken und rechten Kopf konstant bleibt, ist dies nicht möglich, dagegen werden sich die Schwingenpfeiler und damit die Pleuralplatten um denselben Abstand d nach innen verschieben. Derselbe Vorgang tritt auf, wenn das Tergum sich nach oben bewegt (Stellung b). Die Pleuralplatten nähern und entfernen sich also zweimal für jede volle Flügelschlagperiode. An frischen Objekten ist diese Bewegungsform eindeutig beobachtet worden. Die Relativbewegung der Pleuralsklerite erklärt nun den besonderen anatomischen Bau der Medianleiste mit der gabelförmigen Auf-

spaltung in die Antealarnähte, welche eine solche Bewegung zu lassen. Dynamisch bedeutet diese Bewegungsform der Pleuralplatten eine Frequenzverdoppelung. Sie wird sich als Luftschall von doppelter Flügelschlagfrequenz auswirken und als solche akustisch feststellbar sein, obwohl sie für die eigentliche Flugbewegung absolut bedeutungslos sein dürfte.

Solange sich das Tergum in paralleler Lage zur SPE befindet, wird eine symmetrische Flügelbewegung auftreten. Wird jedoch das Tergum schräg gestellt, was durch ungleiche induzierte Muskelkräfte der Heber- oder Senkermuskeln und aber auch der Tergopleuralmuskeln (Tpm 1) erfolgen kann, so ergibt sich eine unsymmetrische Flügelbewegung. Es können die Flügelamplituden ungleich werden, ja es ist sogar eine Gegenläufigkeit möglich. Eine solche ist tatsächlich bei fliegenden Tieren durch v. HOLST (1950) beobachtet worden.

Im Schema Abb. 31 b ist eine unsymmetrische Flügelstellung strichpunktiert eingezeichnet und in Tafel XI, Abb. 40, am Bewegungsmodell dargestellt.

4) Bewegungen in der Schwingenpfeilerebene SPE

Die Bewegungen, die dieser Ebene zugeordnet werden können, dienen hauptsächlich zur Steuerung der Flügelbewegungen.

Zwei ausgewählte Stellungen sind in Abb. 31 a dargestellt. Die stark ausgezogenen Linien entsprechen der Lage der Flügel beim Heben im Moment des Durchgangs durch die SPE; die gestrichelt gezeichnete Stellung entspricht derjenigen beim Senken. Das Zustandekommen der unterschiedlichen Stellungen in der gleichen Ebene muß zur Hauptsache den induzierten Anteilen der Kräfte der Muskeln axm, sm 3 einerseits, und dem dorsalen Intersegmentalmuskel dim anderseits zugeschrieben werden.

Um von der stark ausgezogenen Stellung zu der gestrichelt gezeichneten zu gelangen, muß sich das Prescutum dem hinteren Tergalhebel nähern, wobei eine Drehung zwischen Humeralplatte und Axillarplatte um das Costagelenk stattfinden muß.

Die Schwingepfeiler vSP und hSP bilden zusammen mit dem Costagelenk die Eckpunkte eines Stabdreiecks. Bei Annahme einfacher Drehpunkte zwischen diesen Stäben ist eine Bewegung nicht möglich. Da nun aber die Schwingepfeiler nachgiebig sind, ermöglichen sie die erwähnte Verschiebung und Drehung. Die Drehpunkte sind dabei nicht streng fixiert, sondern variieren

innerhalb Zonen, die in Abb. 31 a als Kreisflächen dargestellt sind.

Die hier beschriebenen beiden Stellungen sind am Bewegungsmodell in den Tafeln VIII und IX, Abb. 32 und 34, dargestellt.

5) Bewegungen in der Medianebene ME

Die Untersuchungen der Bewegungen in dieser Ebene führten zu Schlüssen, welche für die Steuerung der Flügelstellungen besonders beachtenswert sind.

In Abb. 31 c sind die Schwingenpfeiler wiederum mit ihren Drehzonen als Kreise markiert. Prescutum mit Prealare sowie der 1. Axillarsklerit und die Ansatzplatten der Dorsoventralmuskeln sind durch einen z-förmigen Hebel dargestellt. Ebenso ist der vordere Kopf des hinteren Tergalhebels und dessen chitinöse Verbindung mit den Ansatzplatten des Dorsoventralmuskels als Hebel eingezeichnet. Wie bereits erwähnt (Kapitel II. E. 1.), ist der Dorsoventralmuskel zweiköpfig. Seine Ansatzplatte weist dementsprechend eine starke Einschnürung auf (Abb. 30 a, dvm). Diese Stelle entspricht einem Gelenk zwischen den beiden oben erwähnten Hebelsystemen. Dies bedeutet, daß sich der Tergalhebel um eine in der Ansatzplatte des Muskels dvm liegende Achse drehen kann (vergl. Abb. 30 c). Da der vordere Kopf des hinteren Tergalhebels höher liegt als diese Drehachse, ergibt sich ohne weiteres die im vorhergehenden Abschnitt 4) beschriebene Annäherung des Scutellum gegenüber dem Prescutum. Eine solche Verschiebung bzw. Verdrehung ist möglich, da die Verbindung des hinteren Tergalhebels mit der Ansatzplatte des Dorsoventralmuskels einerseits und die Verbindung des Axillarsklerites mit der Ansatzplatte andererseits gegeneinander versetzt und nur durch eine flexible Chitinhaut verbunden sind (Abb. 30).

Der Kamm KPsc des Prescutum ist in Abb. 31 c als Stab, mit dem 1. Axillarsklerit starr verbunden, dargestellt. Bei Einwirkung einer Muskelkraft durch den dorsalen Intersegmentalmuskel (dim) wird sich der Kamm und damit der ganze Axillarsklerit um eine Drehachse, etwa in Höhe des prealaren Kopfes, zu verdrehen suchen. Diese Hebelwirkung ist auch in Abb. 30 b dargestellt.

Gehen wir zurück zum Schema Abb. 31 c. Die stark ausgezogene Lage der Sklerite entspricht, analog der Abb. 31 a, dem



Abb. 32: Basen der Vorderflügel und Mesothorax von oben; Bewegungsmodell →
Flügel im Heben begriffen, während dem Durchgang durch die Schwingen-
pfeilerebene. Die Axillarplatten befinden sich in maximaler Rücklage, die
Flügel in maximaler Vorlage. Man beachte die Öffnung zwischen Humeral-
platte und Axillarplatte.

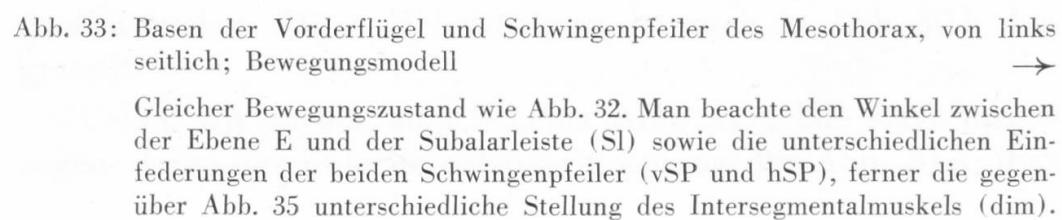


Abb. 33: Basen der Vorderflügel und Schwingenpfeiler des Mesothorax, von links
seitlich; Bewegungsmodell →
Gleicher Bewegungszustand wie Abb. 32. Man beachte den Winkel zwischen
der Ebene E und der Subalarleiste (Sl) sowie die unterschiedlichen Ein-
federungen der beiden Schwingenpfeiler (vSP und hSP), ferner die gegen-
über Abb. 35 unterschiedliche Stellung des Intersegmentalmuskels (dim).

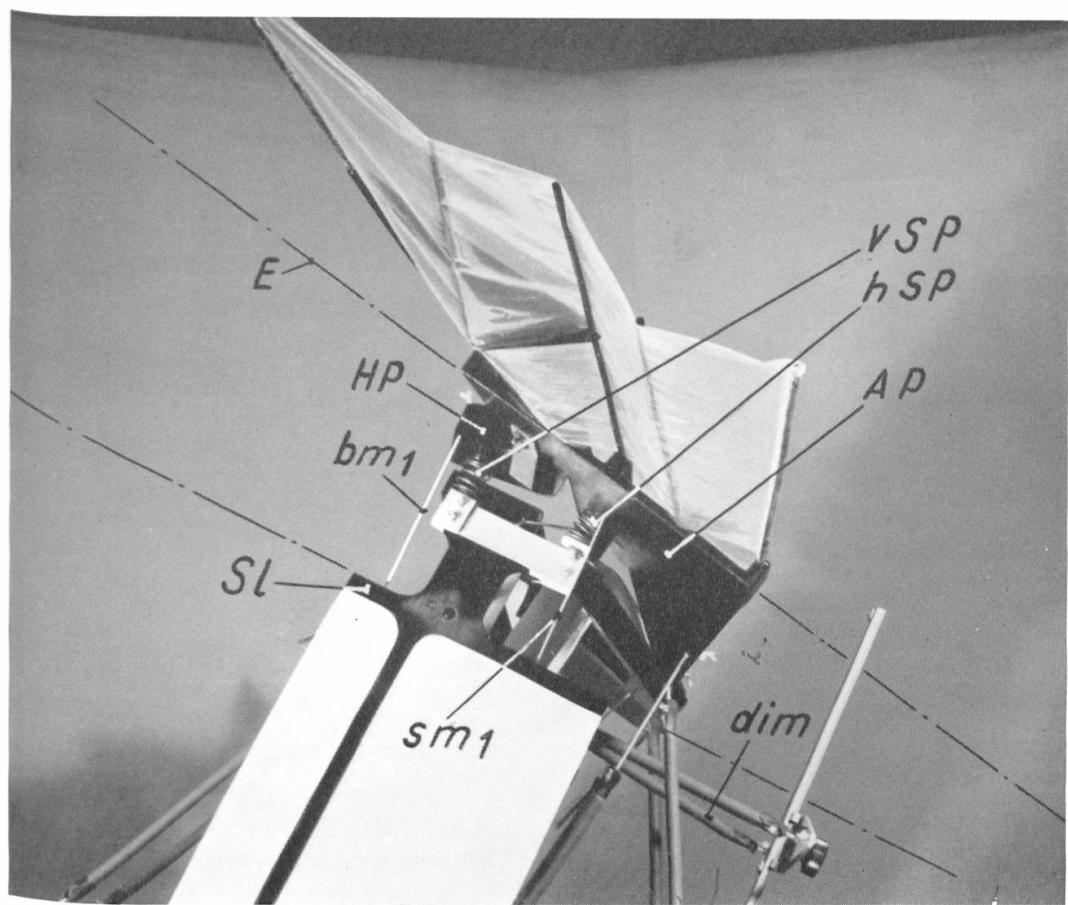
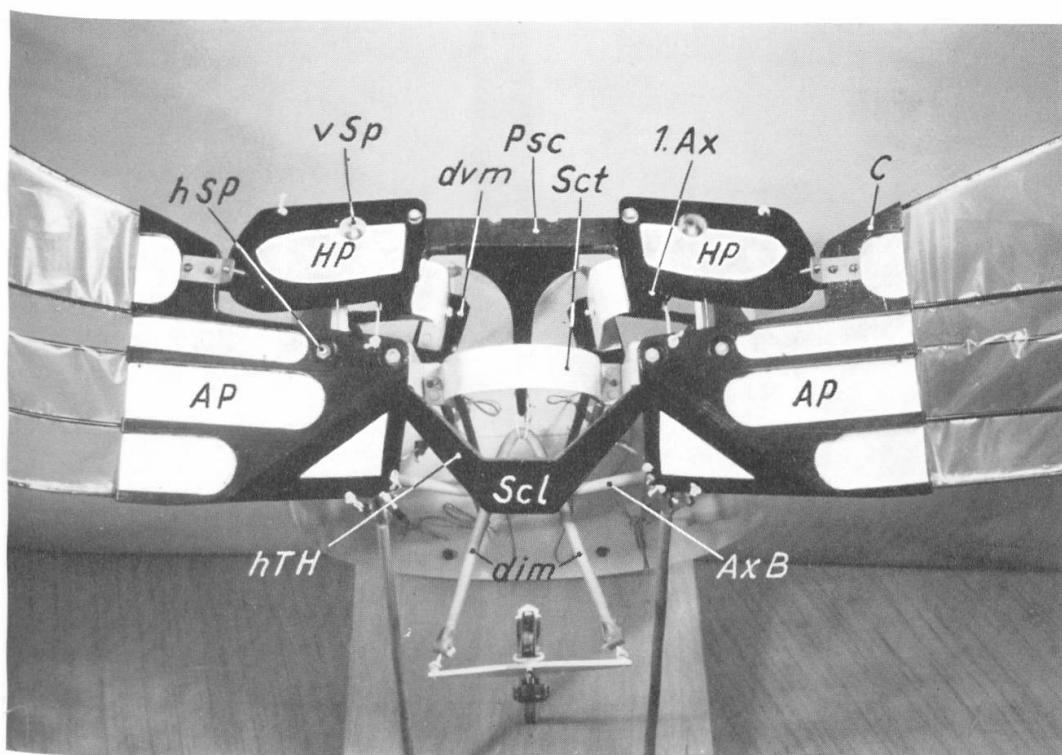




Abb. 34: Basen der Vorderflügel und Mesothorax von oben; Bewegungsmodell →
Flügel im Senken begriffen, während dem Durchgang durch die Schwingen-
pfeilerebene. Die Axillarplatten befinden sich in maximaler Vorlage, die
Flügel in maximaler Rücklage. Man beachte die Annäherung der Axillar-
an die Humeralplatten.

Abb. 35: Basen der Vorderflügel und Schwingenpfeiler, von links seitlich; Bewe-
gungsmodell →
Gleicher Bewegungszustand wie in Abb. 34, Man beachte den Winkel
zwischen der Ebene E' und der Subalarleiste (SI). Vergleiche auch mit
Abb. 33.

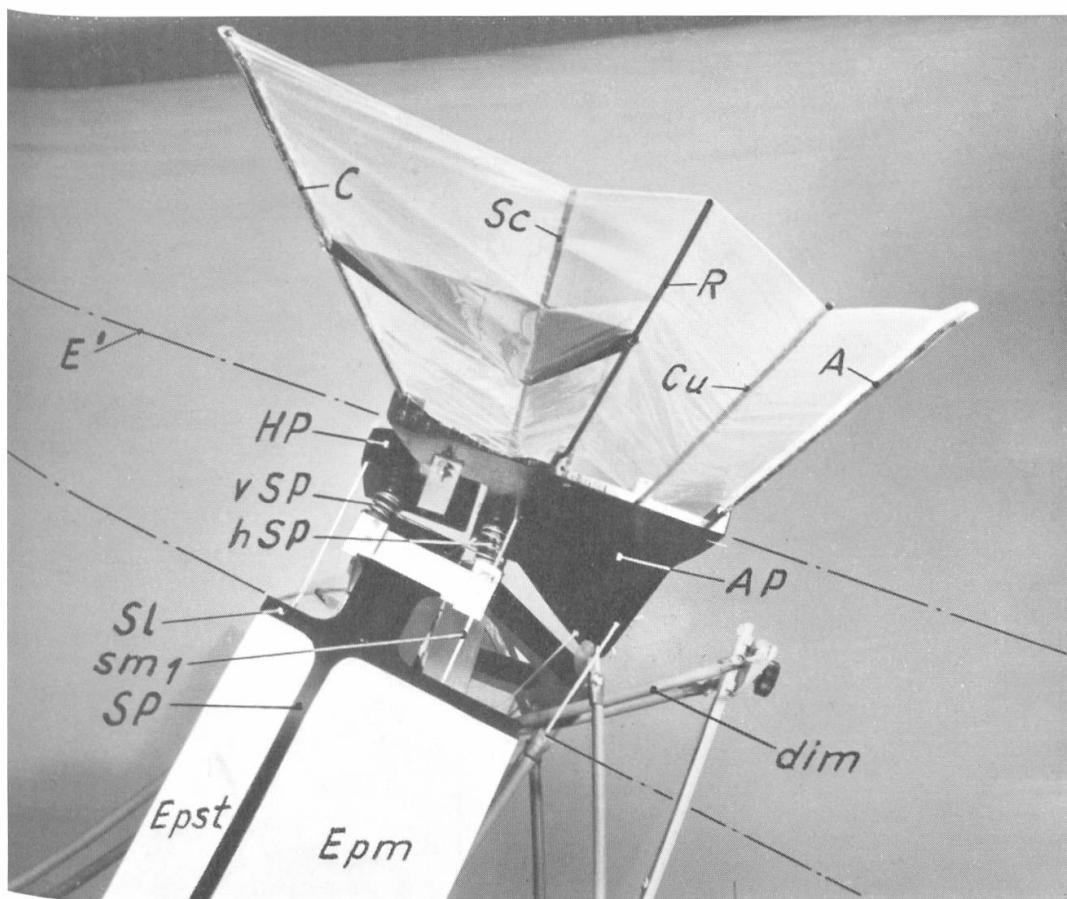
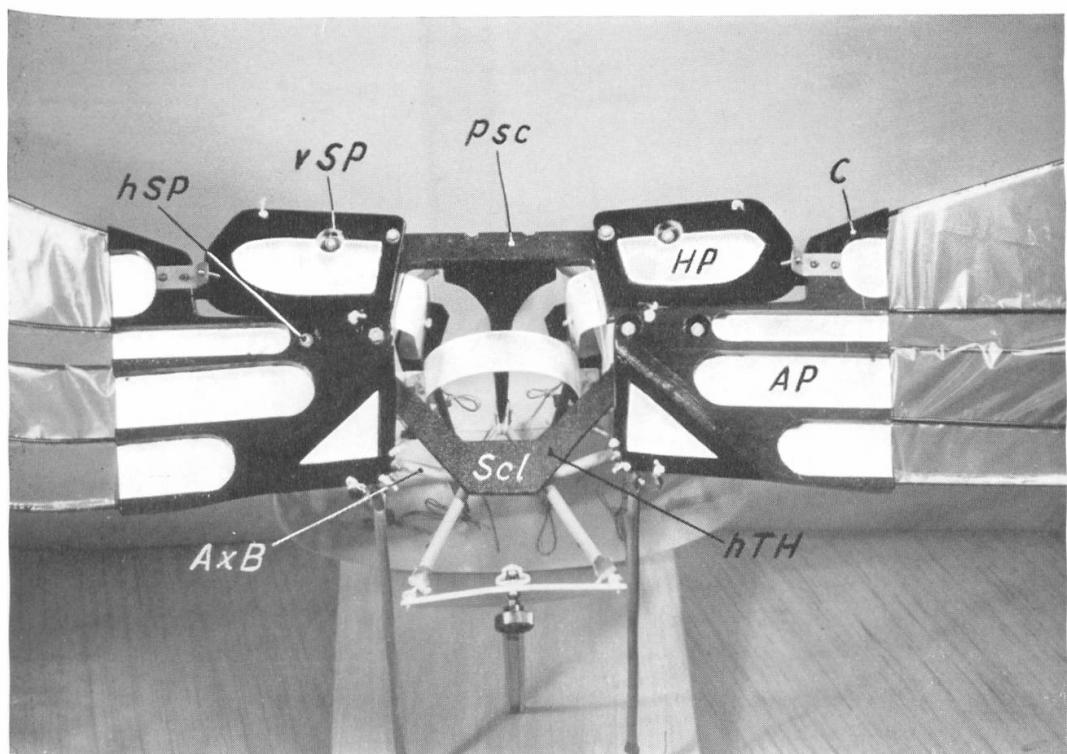


Abb. 36: Mesothorax von vorne; Bewegungsmodell
Erläuterungen siehe Kapitel III B. 1. b. 3)

Abb. 37: Mesothorax von vorne; Bewegungsmodell
Erläuterungen siehe Kapitel III B. 1. b. 3)

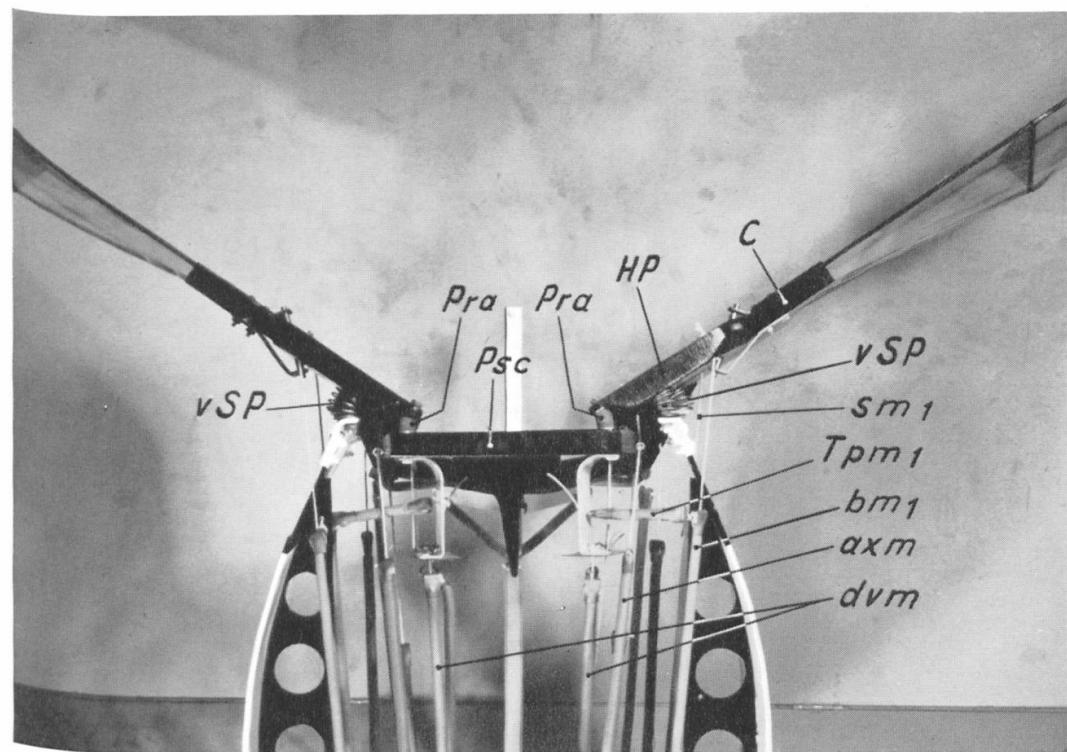
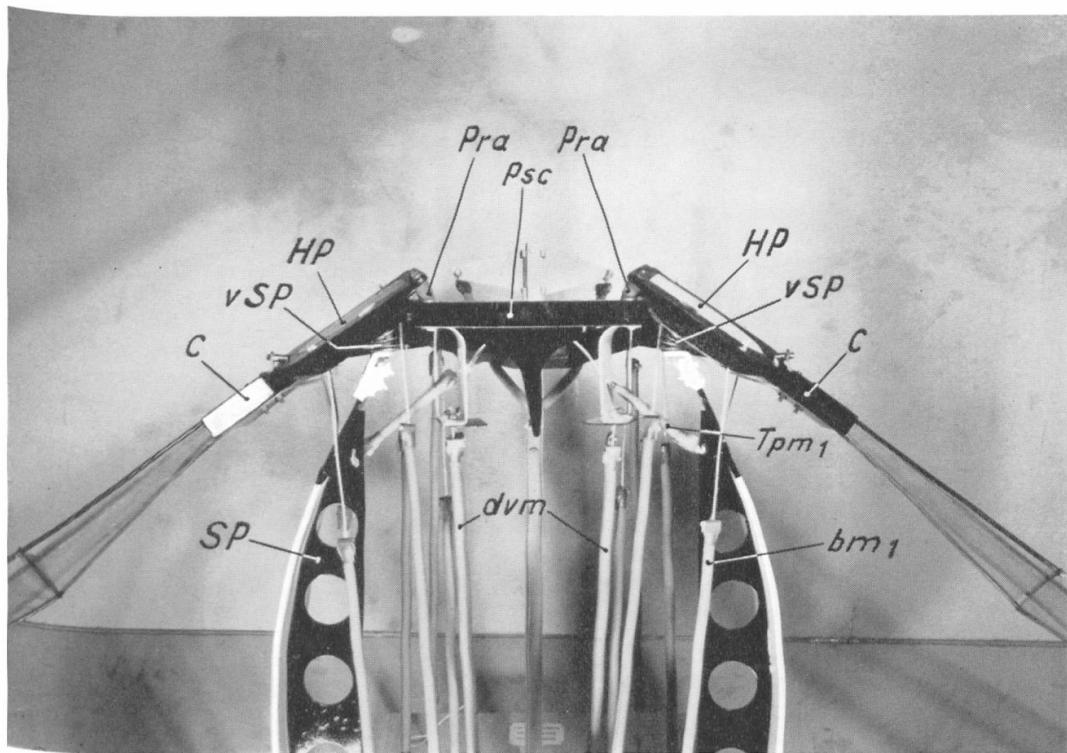




Abb. 38: Bewegungsmodell des Mesothorax, Ansicht von hinten



Die Flügelbasen, bestehend aus Humeralplatte (HP) und Axillarplatte (AP), sind durch profilierte Holzteile, die Flügeladern durch Metallstäbe dargestellt. Frescutum (Psc) und Scutellum (Sel) mit hinterem Tergalhebel (hTH) bestehen aus Holz, das Scutum (Sct) und die chitinösen Häute zwischen erstem Axillarsklerit, hinterem Tergalhebel und der Ansatzplatte des Dorsoventralmuskels, sind aus Metallblech.

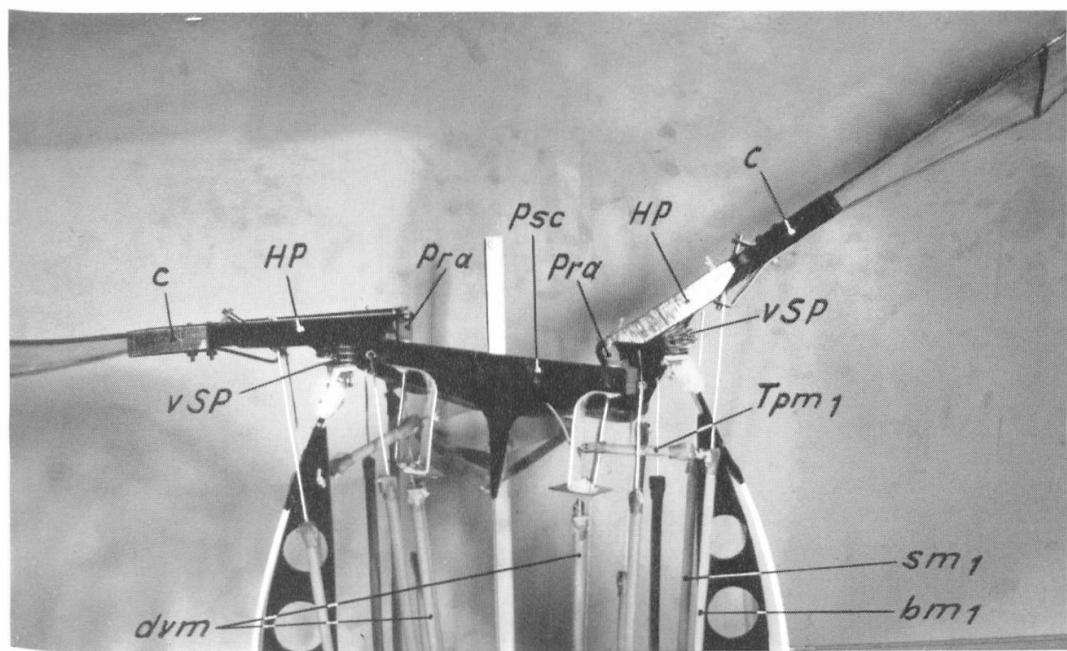
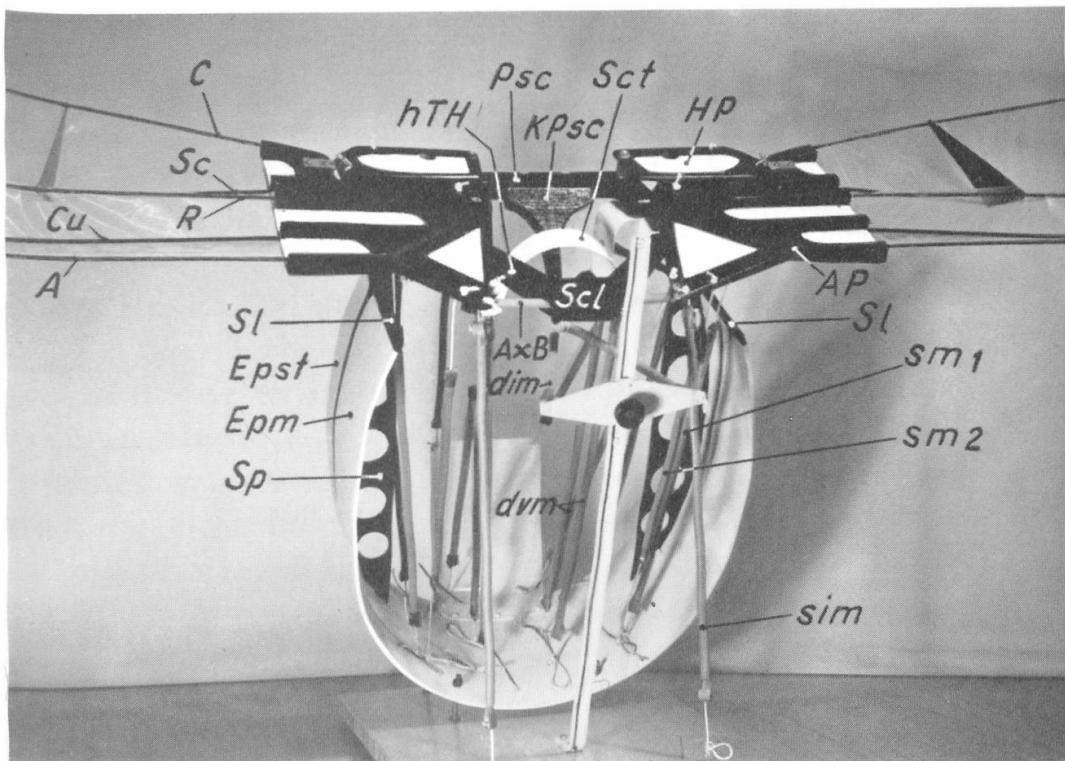
Die Pleurite werden durch eine Metallschale gebildet. Die leiterartigen Schwingenpfeiler (SP) und die Subalarleiste (SI) sind schwarz hervorgehoben. Die flexiblen Verbindungen bestehen aus Gummi-Schwingelementen, z. T. verstärkt durch Metallfedern. Die durch Gummischnüre dargestellten Muskeln entsprechen der anatomisch richtigen Lage.

Der Schieber auf der vertikalen Führungsschiene entspricht dem Prescutum des Metathorax.

Abb. 40: Mesothorax von vorne; Bewegungsmodell



Die Tergopleuralmuskeln rufen eine Schrägstellung des Tergum hervor, was eine unsymmetrische Flügelstellung bedingt.



Heben der Flügel, während die gestrichelt gezeichnete Stellung wiederum dem Flügelsenken entspricht.

Beim Senken der Flügel nehmen Tergite und Flügelbasen eine der Ebene E' entsprechende Lage ein, mit negativer Flügeltorsion ($-\gamma$). Zusätzlich erfährt der Flügel durch Annäherung des hinteren Tergalhebels an den Axillarsklerit eine negative Torsion, welche durch das Costagelenk bedingt ist.

Die beiden Stellungen E und E' kommen dadurch zustande, daß sich die elastischen Schwingenpfeiler unter der Einwirkung eines Kräftepaars senkrecht zur Schwingenpfeilerebene ungleich einfedern. Dieses Kräftepaar ist die reaktive Folge eines Drehmomentes, welches auf das Hebelsystem einwirkt. Es wird erzeugt durch ungleiche induzierte Kräfte des dorsalen Intersegmentalmuskels (dim) und der Dorsoventralmuskeln (dvm) sowie der nicht eingezeichneten Basalar- und Subalarmuskeln [vergl. auch III. B. 2. b. 8) c)].

Wie Zeitlupenaufnahmen gezeigt haben, erfahren die Flügel in sich selbst zusätzlich starke Deformationen. Diese sind z. T. durch Trägheitskräfte, zur Hauptsache aber durch Luftkräfte bedingt. Da der Flügelderrand steifer ist als sein Hinterrand, können durch diese Kräfte nicht unerhebliche zusätzliche Flügeltorsionen zustande kommen.

Bei den Bewegungen in der Medianebene kommt dem dorsalen Intersegmentalmuskel dim eine besondere Bedeutung zu. Aus den Untersuchungen der Aerodynamik (III. A. 2. b) ging hervor, daß die Hinterflügel den Vorderflügeln um eine Viertelperiode voreilen. Dies gilt selbstverständlich auch für die Tergite des Meso- und des Metathorax.

Befinden sich die Vorderflügel in ihrer Mittellage (SPE) und im Aufschlag, so stehen die Hinterflügel bereits in Höchstlage und entsprechend das Metatergum in Tiefstlage, was der stark ausgezogenen Stellung von Abb. 31 c entspricht. Umgekehrt ist das Metatergum in Höchstlage, wenn die Vorderflügel im Abschlag ihre Mittellage durchlaufen. Der dorsale Intersegmentalmuskel übt dabei eine elastische Zugwirkung aus, welche die Senkbewegung der Vorderflügel unterstützt. Dieser Muskel ist somit, wie schon erwähnt, der einzige Koppelmuskel zwischen den beiden Flügelsystemen (siehe auch II. E. 1. b). Die Abb. 33 und 35 in den Tafeln VIII und IX zeigen deutlich die unterschiedlichen Lagen der Flügelbasen am Bewegungsmodell.

6) Bewegungsablauf während einer vollen Flügelschlagperiode

Aus den in den drei beschriebenen Ebenen festgestellten Bewegungsabläufen läßt sich ein Gesamtbild für das dreidimensionale Zusammenspiel während einer vollen Flügelschlagperiode gewinnen. Ausgehend von der Lage der Flügel in der Schwingenpfeilerebene während des Aufschlages, entsprechend den stark gezeichneten Stellungen der Abb. 31 a, b und c, erhält man für die Flügelspitze einen Bahnpunkt 0 in Abb. 31 d. Für die Höchstlage des Flügels ergibt sich ein Punkt B, der etwa in der Hauptschwingungsebene liegen wird. Wiederum für Flügellage in der Schwingenpfeilerebene, jedoch in Bewegungsrichtung Senken, gelangt man zum Punkt 0' und schließlich zur Ausgangsstellung 0 zurück.

Die Flügelspitze wird sich also auf einer ellipsenförmigen Bahn bewegen, wobei die Ellipsenhauptachse etwa in der Hauptschwingungsebene liegt. Der Umlaufsinn der Flügelspitze erfolgt im Uhrzeigersinn.

Dieser Bewegungsablauf, auf Grund der anatomischen und kinematischen Verhältnisse gewonnen, erfüllt auch die Forderungen der Aerodynamik und deckt sich mit unseren Auswertungen von Zeitlupenaufnahmen.

2. Die Dynamik des Flugapparates

a. Bemerkungen über bestehende Hypothesen

Um über die Dynamik der inneren Flugmechanik bei Insekten im allgemeinen ein Bild zu gewinnen, muß man sich für irgend einen physikalisch genau definierten Ersatzmechanismus entschließen. Dabei wird man aus einer Anzahl physikalischer Größen, die ein solches Modell bestimmen könnten, eine Auswahl treffen. Die hauptsächlichsten Größen sind:

Die Flügelschlagfrequenz	f
Die Flügelwinkelamplitude	α
Das Flügelträgheitsmoment	J_F
Die Elastizität des Thoraxskelettes und der Flugmuskeln	C
Die gesamten von den Muskeln zu deckenden Widerstände oder die Gesamtdämpfung	D
Die Leistungsabgabe der Flugmuskeln	N

Diese Größen müssen durch irgendwelche physikalische Beziehungen miteinander verknüpft sein.

CHADWICK (1951), wie auch noch weitere Forscher, haben die Annahme getroffen, daß nur die Widerstände bzw. die Gesamtdämpfung und die Muskelleistung von Bedeutung seien und daß sowohl das Flügelträgheitsmoment wie eine allfällige Elastizität vernachlässigt werden können.

Es ist aber eine durch viele Beobachtungen belegte Tatsache, daß das Flügelträgheitsmoment J_F einen entscheidenden Einfluß auf die Schlagfrequenz ausübt. Diesbezügliche Untersuchungen liegen u. a. vor von CHAUVIN (1949), DANZER (1956), ROEDER (1951), ROCH (1922), SOTAVALTA (1947, 1950, 1952, 1954). SOTAVALTA kommt auf Grund eines umfangreichen Versuchsmaterials, im Gegensatz zu CHADWICK, zum Schluß, daß nur das Flügelträgheitsmoment von Bedeutung sein könne. Durch eine energetische Betrachtung, unter Vernachlässigung jeglicher Elastizität, findet SOTAVALTA schließlich die Beziehung:

$$N = J_F \cdot \alpha^2 \cdot f^3$$

Weiterhin macht SOTAVALTA, wie auch andere Vertreter dieser Auffassung, die einschneidende Annahme, daß die von den Flugmuskeln abgegebene Leistung N für ein und dasselbe Insekt oder sogar die Insektenart stets konstant sei. Wird noch die Flügel-Winkelamplitude α als konstant angenommen, so resultiert schließlich eine feste Beziehung zwischen dem Flügelträgheitsmoment J_F und der Schlagfrequenz f :

$$f = k \cdot J_F^{-1/3}$$

Diese Hypothese wird als «Energiehypothese» bezeichnet. In vielen Versuchen hat SOTAVALTA diese Beziehung bestätigt gefunden. Die empirisch gefundene Beziehung wird von SOTAVALTA folgendermaßen theoretisch gestützt: Der Flugmuskel hat dem Flügel eine Winkelgeschwindigkeit zu erteilen; dabei wird einmal Energie an die Luft in Form von Vor- und Auftriebsleistung und Verlusten übertragen. Dazu aber hat der Muskel noch die kinetische Energie, bestimmt durch Winkelgeschwindigkeit und Flügelträgheitsmoment, aufzubringen und zwar zweimal für jede volle Schlagperiode. Diese Energie muß nun, immer nach der Energiehypothese, zweimal pro Schlagperiode vernichtet werden, was z. T. durch Luftwiderstände, zur Hauptsache aber durch innere Dämpfung der Flugmuskeln selbst erfolgt. Ist die kinetische Energie

groß gegenüber den Luftwiderständen, was nach SOTAVALTA für Insekten allgemein zutrifft, so liegt es auf der Hand, daß der Energiewirkungsgrad Muskel - Luft ein außerordentlich schlechter sein muß. Unter solchen Annahmen ergeben sich denn auch Energiewirkungsgrade von nur wenigen Prozent (vergl. Kapitel III. B. 2. b. 7).

b. Der Flugapparat der Libelle als Resonanzsystem

1) Allgemeines

Die schlechten Energiewirkungsgrade als Folgerung der Energiehypothese haben uns letztere als bedenklich erscheinen lassen. Vorerst veranlaßten uns allerdings Beobachtungen an fliegenden Insekten, an einen anderen Mechanismus als Grundlage für den Flugapparat zu denken. Unter anderem waren solche Bedenken die hohen Schlagfrequenzen und damit zusammenhängend die großen Beschleunigungskräfte, die zum Bewegen der Flügel notwendig sein müssen. Bei der Libelle mit einer noch verhältnismäßig niedrigen Schlagfrequenz von ca. 30 pro Sekunde, betragen die Beschleunigungen an der Flügelspitze bereits das hundertfache der Erdbeschleunigung. Die Trägheitskräfte überwiegen offenbar gegenüber den Luftkräften im Gegensatz zu den Verhältnissen bei schlechten Fliegern unter den Insekten, wie z. B. den Schmetterlingen.

Weitere Gründe, wie die verhältnismäßig hohe Konstanz der Schlagfrequenz oder der annähernd reine Ton, welcher auf einen zeitlich sinusförmigen Bewegungsablauf schließen läßt, drängten uns den Gedanken auf, daß der Flugapparat ein schwingungsfähiges System sein könnte, welches in der Resonanzfrequenz oder mindestens in deren Nähe arbeitet. Ein solches System müßte als eines der Hauptmerkmale eine genügende Elastizität aufweisen. Würde es gelingen, eine solche einwandfrei nachzuweisen, so wäre es ein leichtes, mit Hilfe der Schwingungsmechanik die Dynamik des Flugapparates zu beschreiben. Unsere anatomischen Untersuchungen haben gezeigt, daß eine Elastizität tatsächlich in hohem Maße vorhanden ist. Eine quantitative Bestimmung ist bis anhin nicht möglich gewesen.

Es war eine unserer Hauptaufgaben, vorerst durch Messung anderer physikalischer Größen die Existenz einer genügenden Elastizität und damit die Möglichkeit eines Resonanzsystems im

weiteren Sinne nachzuweisen. In einem späteren Kapitel wird gezeigt, wie wir versuchten, die Elastizität quantitativ direkt zu bestimmen.

Es muß erwähnt werden, daß der Gedanke der mechanischen Resonanz auch in der Literatur vertreten ist. Insbesondere in den letzten Jahren unserer Untersuchungen ist darüber einiges veröffentlicht worden, doch erwähnen diese Arbeiten keine zusammenhängenden, physikalischen Messungen in dieser Richtung.

Wir haben die von uns vertretene Auffassung mit «Resonanzhypothese» bezeichnet, gewissermaßen als Gegenpol zu der eingangs erwähnten Energiehypothese, die noch stets von vielen Physiologen vertreten wird.

PRINGEL (1949) wies an den Halteren von Dipteren einen Resonanzeffekt nach. In seinen neueren Arbeiten (1957) wird diese Möglichkeit bei Insekten im allgemeinen diskutiert. ROEDER (1951) erwähnt die Möglichkeit eines Resonanzsystems und DANZER (1956) beschreibt bei Dipteren den Flugapparat als Resonanzsystem, obwohl z. T. mit physikalisch unzulänglichen Begriffen.

Wenn man sich zur Resonanzhypothese als Arbeitsgrundlage bekennt, so ist es zweckmäßig, das Problem ganz vom Standpunkte der Schwingungsmechanik aus zu betrachten, was wir denn auch bei den nachfolgenden Untersuchungen an der Libelle getan haben. Als vereinfachende Annahme legten wir dem Flugmechanismus ein lineares System zu Grunde, welches durch harmonische Kräfte erregt wird. Die Richtigkeit unserer Ansätze könnte allerdings bezweifelt werden mit dem Hinweis, daß es sich um kompliziertere, z. T. nichtlineare Systeme handelt. Anderseits lehrt aber die Erfahrung mit mechanischen Resonatoren in der Technik, daß auch nichtlineare Systeme als quasilinear behandelt werden dürfen, ohne dabei grundsätzliche Fehler zu begehen.

2) Untersuchungen an flugfähigen Libellen

Unser erster Gedanke war, an lebenden Tieren zu versuchen, einen Resonanzeffekt nachzuweisen. Zu diesem Zwecke wurden leicht anästhesierte Tiere an den Beinen fixiert und den Flügeln etwa in Richtung der Hauptschwingungsebene eine erzwungene Schwingung aufgedrückt, deren Frequenz feinfühlig reguliert werden konnte. Dazu wendeten wir zwei verschiedene Methoden an:

In einem Fall wurde ein pulsierender Luftstrahl angewendet, welcher einen der Flügel erregte. Die pulsierende Luft lieferte eine ventillose Einkolbenpumpe, deren Drehzahl stufenlos regulierbar war.

Im zweiten Fall wurde die ganze Libelle auf einen Schütteltisch aufgesetzt, der mit konstanter Amplitude, jedoch variabler Frequenz vibriert wurde.

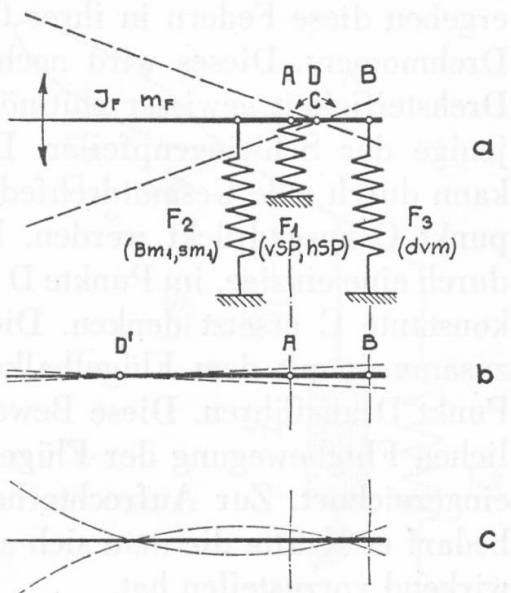
Die Beobachtung der Bewegungsform sowie die Messung der jeweiligen Frequenz erfolgte mittels eines Elektronenstroboskopes. Diese Versuche verliefen negativ. Ein Resonanzeffekt war nur in sehr unbestimmtem Maße zu beobachten. Die dabei festgestellten, leichten Resonanzüberhöhungen lagen bei den drei untersuchten Objekten zwischen 18,5 und 24 Hz. Eine wesentliche Anteilnahme der Flügelbasen an den Bewegungen konnte dabei nicht festgestellt werden. Wie aus unseren späteren Erkenntnissen gefolgert werden konnte, lag der Grund für das Versagen der Versuche hauptsächlich darin, daß die Erregerkräfte ungenügend waren, um die relativ große Dämpfung zu überwinden.

Diese Versuche waren jedoch in anderen Beziehungen aufschlußreich:

Einmal zeigte es sich, daß die Insekten erhöhte Lust zum wegfliegen zeigten, sobald die Erregerfrequenz in die Nähe der natürlichen Flugfrequenz zu liegen kam. Die Flugbewegung setzte dann oft spontan ein. Das Stroboskop ermöglichte die Beobachtung der Bewegungen der Flügel, Flügelbasen und des Tergum. Die Gegenläufigkeit der Vorder- und Hinterflügel konnte festgestellt und der harmonische Charakter des Bewegungsablaufes bestätigt werden. Auch ließ sich das meist dem Abflug vorausgehende «Pumpen» (whining tone), einer Bewegung des Tergum und der Flügelbasen, welche mit erhöhter Frequenz stattfindet, beobachten. Dabei bewegen sich die Basalarplatten und das Tergum in ähnlicher Weise wie beim normalen Fluge, jedoch bleiben die Flügel in Ruhe oder zeigen nur ein leichtes Zittern. Diese Pumpfrequenz lag bei drei untersuchten Objekten zwischen 33,5 und 37,5 Hz. Das Verhältnis zwischen Pumpfrequenz zur Flugfrequenz betrug dementsprechend 1,5—1,9. CHAUVIN (1949) erwähnt die Pumpfrequenz für Aeschna mit 40 Hz.

Abb. 41: Dynamisches Ersatzschema für den Flugapparat

- a. Bewegungsform der Flügel im Fluge
 - b. Bewegungsform der Flügel beim Pumpen
 - c. Biegeschwingung des Flügels in sich selbst
- F_1 Druckfeder gebildet durch die Schwingenpfeiler
 F_2 Zugfeder gebildet durch die direkten Senkermuskeln
 F_3 Zugfeder gebildet durch die indirekten Hebermuskeln
C Drehfederkonstante herrührend von den Federn $F_1 + F_3$
 J_F Flügelträgheitsmoment
 m_F Flügelmasse



3) Das mechanische Ersatzschema

Als Resultat aller bisherigen Untersuchungen sind wir zu einem dynamischen Ersatzschema gelangt, welches in Abb. 41 a dargestellt ist. Es wird gebildet aus Massen und Federn. Eine Dämpfung ist einstweilen nicht angenommen. Der Flügel mit Masse m_F und Trägheitsmoment J_F in bezug auf einen Drehpunkt D wird als starrer Balken angesehen. Dieser ist auf drei verschiedenen Federn F_1 — F_3 gelagert. Letztere repräsentieren die Elastizität der chitinösen Teile des Flugapparates einerseits und derjenigen der Flugmuskeln anderseits.

Die Druckfeder F_1 wird zur Hauptsache durch die sehr elastischen Schwingenpfeiler (vSP und hSP) gebildet, Punkt A.

Die Zugfeder F_2 repräsentiert die Gruppe der direkten Senkermuskeln, mit Bm 1 und sm 1 als hauptsächlichste Vertreter, während die Zugfeder F_3 die indirekt wirkenden Hebermuskeln dvm darstellt.

Die übrigen Elastizitäten der chitinösen Teile des Flugapparates hat man sich entsprechend ihren Anteilen auf die drei Federn verteilt zu denken. Die nicht am Flügel ansetzenden Enden der Federn sind im Schema Abb. 41 a als fest eingespannt angenommen. In Wirklichkeit inserieren sie an den Schwingenpfeilern und der Furca des Thoraxskelettes, stehen also in unmittelbarer Verbindung mit der gesamten Masse des Thorax, welche ungleich

größer als diejenige der Flügel ist. In bezug auf den Drehpunkt D ergeben diese Federn in ihrer Gesamtwirkung ein rückstellendes Drehmoment. Dieses wird noch zusätzlich vergrößert durch die Drehsteifigkeit gewisser chitinöser Verbindungen, wie z. B. diejenige der Schwingenpfeiler. Die Wirkung aller Drehmomente kann durch eine Gesamtdrehfederkonstante C in bezug auf Drehpunkt C ausgedrückt werden. Man kann sich also alle Federn durch eine einzige, im Punkte D angreifende Drehfeder mit Federkonstante C ersetzt denken. Diese wird im Falle der Resonanz zusammen mit dem Flügelbalken eine Drehschwingung um den Punkt D ausführen. Diese Bewegungsform entspricht der eigentlichen Flugbewegung der Flügel und ist in Abb. 41 a gestrichelt eingezeichnet. Zur Aufrechterhaltung einer solchen Schwingung bedarf es Kräfte die man sich als parallel zu den Muskel-Federn wirkend vorzustellen hat.

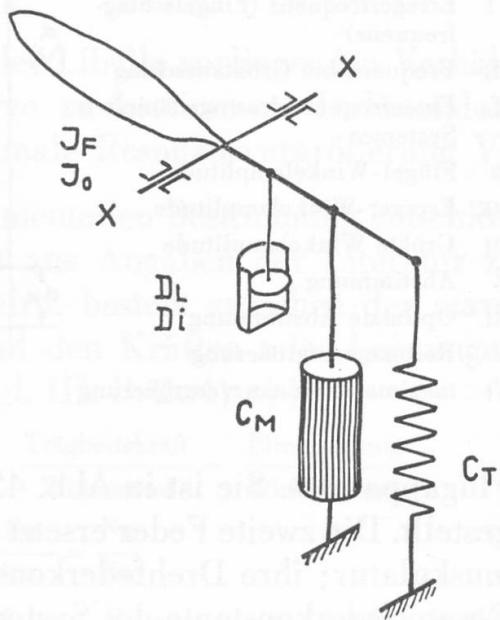
Die Lage des virtuellen Drehpunktes D ist dynamisch bedingt, einerseits durch die Steifigkeit der drei Federn und anderseits durch die Masse und das Trägheitsmoment des Flügels. Auf Grund von Beobachtungen liegt der Drehpunkt bei der Flugbewegung in Nähe der Schwingenpfeiler, was die in der Kinematik gemachte Annahme einer Drehzone für die Flügellagerung auch dynamisch rechtfertigt.

Denkt man sich nun die Frequenz der erregenden Kräfte stark gesteigert, z. T. unter gleichzeitiger Änderung der Phasenlage der erregenden Muskelkräfte, so wird sich die träge Masse des äusseren Teiles des Flügels immer mehr geltend machen und schließlich nicht mehr in der Lage sein, den raschen Bewegungen zu folgen. Der virtuelle Drehpunkt D wird nach außen an eine Stelle D' wandern (Abb. 41 b). Es hat sich eine andere Bewegungsform eingestellt, bei welcher sich alle drei Federn $F_1—F_3$ gleichsinnig bewegen und nur mit ihren Längselastizitäten wirken. Diese Bewegungsform tritt beim «Pumpen» auf; sie konnte an lebenden Tieren einwandfrei durch stroboskopische Beobachtungen festgestellt werden. Sie ist rein dynamisch bedingt und kann sich nur einstellen, wenn die Frequenz über derjenigen des Dreh-Schwingungssystems liegt! (Vergl. auch III. B. 2. b. 2). Es ist denkbar, daß auch dieser Bewegungsfortgang wiederum in Resonanz auftritt.

Eine dritte Schwingungsform wäre noch denkbar, bei welcher der Flügel in sich selbst eine Biegeschwingung ausführt unter den

Abb. 42: Dynamisches Grundschauma für den Flugapparat nach dem Resonanzprinzip

- J_F Flügelträgheitsmoment
- J_o Restträgheitsmoment
- C_T Drehfederkonstante des Flügelgelenkes
- C_M Drehfederkonstante der Muskeln
- C Gesamtdrehfederkonstante des Flugapparates = $C_T + C_M$
- D_L Luftpämpfung
- D_i innere Dämpfung
- D Gesamtdämpfung des Flugapparates = $D_i + D_L$

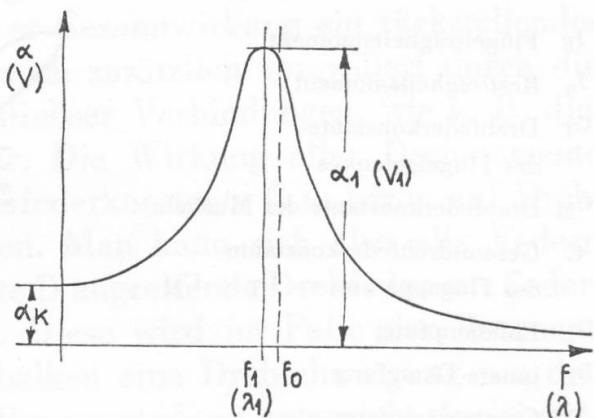


Einspannbedingungen «frei-frei». Diese Form ist in Abb. 41 c dargestellt. Versuche an Einzelflügeln, deren Wurzeln etwa bei Punkt A in Wachs fest eingebettet waren, ergaben eine Eigenfrequenz von ca. 80 Hz. Sie liegt somit wesentlich höher als die Flug- und Pumpfrequenz. Dies besagt, daß der Flügel in sich selbst sehr steif ist, was die eingangs gemachte Annahme, den Flügel als starren Balken zu betrachten, rechtfertigt. Es muß bemerkt werden, daß diese Biegesteifigkeit eine relative ist und sich auf die Elastizitäten des Flugapparates bezieht. Tatsächlich zeigen die Zeitlupenaufnahmen, daß sich der Flügel im Fluge gleichwohl kräftig durchbiegt und dadurch den Eindruck einer großen Elastizität erweckt. Diese Durchbiegung erfolgt demnach zur Hauptsache durch Luftkräfte und weit weniger durch Beschleunigungskräfte.

Für alle weiteren Schwingungsuntersuchungen sollen in Zukunft nur die für die eigentliche Flugbewegung maßgebenden Drehschwingungen betrachtet werden. Von diesem Gesichtspunkte aus kann das Schema, Abb. 41 a, weiter vereinfacht werden, Abb. 42. Zusätzlich sind hier die bis anhin vernachlässigten Dämpfungen mitberücksichtigt. Der Flügel mit Massenträgheitsmoment J_F oszilliere um eine feste Drehachse X-X. Die Elastizitäten sind durch zwei parallel geschaltete Federn dargestellt. Die eine, mit der Federkonstante C_T in bezug auf die Flügeldrehachse, repräsentiert die Elastizität aller chitinösen Verbindungen des

Abb. 43: Resonanzkurve für eine erzwungene Schwingung

- f Erregerfrequenz (Flügelschlagfrequenz)
- f_1 Frequenz bei Größtausschlag
- f_0 Eigenfrequenz des ungedämpften Systems
- α Flügel-Winkelamplitude
- α_K Erreger-Winkelamplitude
- α_1 Größte Winkelamplitude
- λ Abstimmung
- λ_1 Optimale Abstimmung
- V Resonanzvergrößerung
- V_1 maximale Resonanzvergrößerung



Flugapparates. Sie ist in Abb. 42 durch eine Schraubenfeder dargestellt. Die zweite Feder ersetzt die Elastizität der gesamten Flugmuskulatur; ihre Drehfederkonstante ist mit C_M bezeichnet. Die Gesamtfederkonstante des Systems ist somit

$$C = C_T + C_M$$

Mit J_o soll das Trägheitsmoment, welches von den Massen der Flugmuskeln und der Flügelbasen herrührt, bezeichnet werden.

Die Dämpfungswiderstände sind in Abb. 42 durch einen Dämpfungszyylinder mit geschwindigkeitsabhängiger Reibungskraft schematisiert. Die Gesamtdämpfung D sei in zwei Teildämpfungen zerlegt gedacht, nämlich in die Luftdämpfung D_L der Flügel und die innere Dämpfung D_i .

Die Luftdämpfung umfaßt sowohl die eigentliche Flugarbeit wie auch die Reibungsverluste der Flügel in der Luft.

Unter innerer Dämpfung werden alle übrigen Verluste zusammengefaßt, wie Dämpfung in den Flugmuskeln und flexiblen Verbindungen und Reibungen in der Blutflüssigkeit.

Die Flugmuskeln haben eine periodische Kraft zu erzeugen, die das System in Schwingung versetzen. Das Verhalten eines solchen Systems gegenüber einer erzwungenen Schwingung ist in Abb. 43 in Form einer Resonanzkurve dargestellt.

Für eine konstante Erreger-Winkelamplitude α_K des Flugmuskels (C_M) ist die Flügelamplitude α in Abhängigkeit der Energiefrequenz f aufgetragen. Bei einer bestimmten Frequenz f_1 der erzwungenen Schwingung tritt ein großer Ausschlag α_1 auf. Allgemein ist es üblich, auf den Koordinaten dimensionslose Größen aufzutragen und zwar als Ordinate anstelle von α das Verhältnis

$$\frac{a}{a_K} = V = \text{Resonanzvergrößerung, und als Abszisse } \frac{f}{f_0} = \lambda = \text{Abstimmung}$$

Wir versuchten, mit den bei der Libelle vorliegenden Verhältnissen eine solche Resonanzkurve zu bestimmen. Insbesondere interessierte uns dabei die maximale Resonanzvergrößerung V_1 .

Bevor wir uns zu einer experimentellen Bestimmung entschlossen, versuchten wir diesen Wert aus Angaben der Literatur zu berechnen. Wie später gezeigt wird, besteht zwischen der maximalen Resonanzvergrößerung und den Kräften oder Leistungen bei Resonanz die Beziehung [vergl. III. B. 2. 4) c)]:

$$\begin{aligned}\text{Maximale Resonanzvergrößerung} &= \frac{\text{Trägheitskraft}}{\text{Widerstand}} = \frac{\text{Blindleistung}}{\text{Wirkleistung}} \\ \text{oder } V_1 &= \frac{M_F}{M_{DL}} = \frac{N_B}{N_W}\end{aligned}$$

Werte von M_F und M_{DL} sind von SOTAVALTA (1947, 1952, 1954) — ohne jegliche Beziehung zum Gedanken der Resonanz — für Wirkungsgradberechnungen bestimmt worden.

Die Trägheitskräfte bzw. Momente M_F hat SOTAVALTA aus dem Flügelträgheitsmoment berechnet, wobei letzteres durch Wägung und Messung von Flügelabschnitten bestimmt wurde.

Die Widerstände sind nach einem wenig überzeugenden Ansatz von ATTILA (1947) theoretisch berechnet worden.

Nach dieser Methode berechnete Werte von $\frac{N_B}{N_W}$ liegen zwar für *Aeschna cyanea* nicht vor, jedoch gibt SOTAVALTA (1954) für *Sympetrum danae* Werte zwischen 46 und 163* an. Auf die Resonanzhypothese übertragen hieße dies, daß sehr große Resonanzvergrößerungen V_1 zu erwarten wären.

Die Unsicherheit, die der von SOTAVALTA angewandten Methode anhafteten einerseits, und die negativen Erfolge bei unseren Versuchen an lebenden Tieren anderseits, bewogen uns, die Flügelträgheitsmomente und Widerstände durch eine physikalische Methode in direkter Messung zu bestimmen.

* Die Werte von $\frac{N_B}{N_W}$, die SOTAVALTA angibt, sind entsprechend seinen Annahmen um den Faktor π kleiner als die hier berechneten; um sie mit unseren Werten vergleichen zu können, sind deshalb seine Werte um den Faktor π vergrößert worden.

4) Experimentelle Bestimmung des Flügelträgheitsmomentes und des Luftwiderstandes am Libellenflügel

Wohl die einzigen Messungen an kleinen schwingenden Flächen liegen von v. HOLST (1943) vor. Seine Messungen dienten jedoch dem Zwecke, den Auf- und Vortrieb, die durch eine schwingende, flügelähnliche Fläche entstehen, zu bestimmen, analog den Auf- und Vortriebszahlen eines Tragflügels in der Aerodynamik. Zum Unterschiede dazu interessierten uns die Drehmomente, welche durch die Trägheits- und Luftkräfte entstehen. Diese Momente sind derart klein, daß ihnen mit den üblichen Methoden zur Messung von wechselnden Kräften nicht beizukommen ist. Wir haben deshalb für die Messung eine sehr empfindliche Resonanzmethode angewendet.

a) Die Meßmethode. Isoliert man einen Flügel sorgfältig von einem Insekt und fügt ihn als einzigen Träger von Masse und Widerstand in ein schwingungsfähiges System ein, so können an diesem die Dämpfung gemessen und daraus die Widerstandskräfte berechnet werden. Die Auswertung wird besonders einfach, wenn eine erzwungene Schwingung zur Messung verwendet wird. Es ist nämlich dort mit guter Näherung das Verhältnis der Trägheits- und Widerstandskräfte gerade gleich der maximalen Resonanzvergrößerung V_1 . Dabei sind selbstverständlich Flügelamplitude und Frequenz den im Fluge auftretenden Werten anzupassen. Abgesehen von einer etwas größeren Flügelverwindung beim fliegenden Insekt sind damit alle Verhältnisse gleich. Außerdem kann, wenn die Elastizität des Systems bekannt ist — und diese kann z. B. bei Verwendung eines Torsionsdrahtes leicht und genau ermittelt werden — aus der Resonanzfrequenz der Absolutwert des Flügelträgheitsmomentes berechnet werden.

b) Versuchsapparatur und Versuchsdurchführung (Abb. 44). Ein Vorderflügel F wurde sorgfältig samt seiner Wurzel aus dem Thorax herausgeschnitten. Der Flügel wurde dann an einem Torsionsdraht mit Durchmesser d und Länge l mit wenig Wachs angekittet, wobei der Draht in der Einkittung zu einer kleinen Schlaufe gebogen wurde. Der Torsionsdraht ist an seinem einen Ende in der Scheibe SK leicht drehbar gelagert und am anderen Ende starr in der Kupplungshülse K eingespannt. Letztere sitzt auf einer drehbar gelagerten Welle mit Hebel H und kann mittels

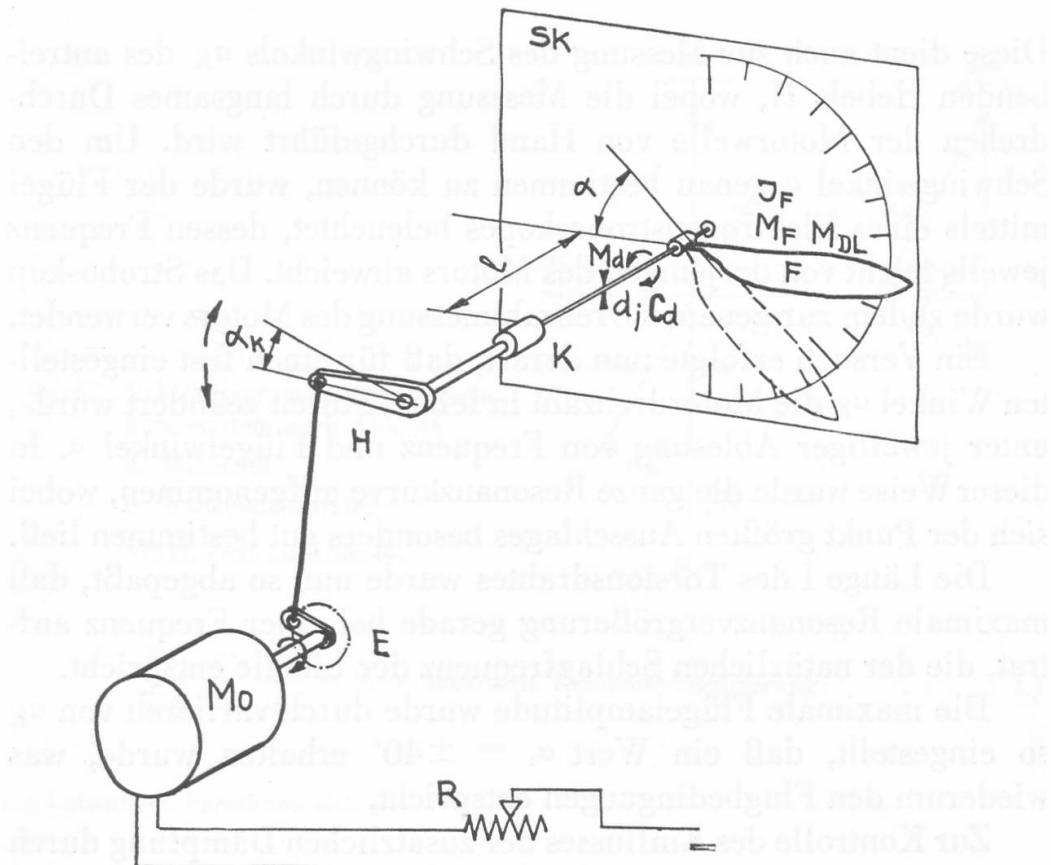


Abb. 44: Schema der Versuchsapparatur zur Bestimmung des Flügelträgheitsmoments und des Luftwiderstandes

d	Torsionsdraht mit Durchmesser d und Länge l	M_{DL}	Moment zum Überwinden der Luftwiderstände
F	Flügel	M_d	Moment des Torsionsdrahtes (Gesamtmoment)
SK	Winkelskala	α_K	Winkelamplitude des Hebels (Erregeramplitude)
H	Schwinghebel	α	Winkelamplitude des Flügels
E	Exzenter	a_d	Winkelamplitude des Torsionsdrahtes
M_o	Elektromotor	C_d	Drehfederkonstante des Torsionsdrahtes
R	Regulierwiderstand		
MF	Moment der Trägheitskräfte eines Flügels		

des Exzentrers E in eine oszillierende, annähernd sinusförmige Bewegung versetzt werden. Der Antrieb erfolgt durch einen Gleichstrommotor M_o , der durch einen Vorschaltwiderstand R in seiner Drehzahl feinfühlig regelbar ist.

Der Exzenter ist in seiner Exzentrizität verstellbar, so daß jeder beliebige Wert α_K eingestellt werden kann. Die Messung des Schwingungsausschlages α des Flügels am freien Ende des Torsionsdrahtes erfolgt an einer auf Scheibe SK angebrachten Winkelskala.

Diese dient auch zur Messung des Schwingwinkels α_K des antreibenden Hebels H, wobei die Messung durch langsames Durchdrehen der Motorwelle von Hand durchgeführt wird. Um den Schwingwinkel α genau bestimmen zu können, wurde der Flügel mittels eines Elektronenstroboskopes beleuchtet, dessen Frequenz jeweils leicht von derjenigen des Motors abweicht. Das Stroboskop wurde zudem zur genauen Drehzahlmessung des Motors verwendet.

Ein Versuch erfolgte nun derart, daß für einen fest eingestellten Winkel α_K die Motordrehzahl in feinen Stufen geändert wurde, unter jeweiliger Ablesung von Frequenz und Flügelwinkel α . In dieser Weise wurde die ganze Resonanzkurve aufgenommen, wobei sich der Punkt größten Ausschlages besonders gut bestimmen ließ.

Die Länge l des Torsionsdrahtes wurde nun so abgepaßt, daß maximale Resonanzvergrößerung gerade bei einer Frequenz auftrat, die der natürlichen Schlagfrequenz der Libelle entspricht.

Die maximale Flügelamplitude wurde durch variieren von α_K so eingestellt, daß ein Wert $\alpha_1 = \pm 40^\circ$ erhalten wurde, was wiederum den Flugbedingungen entspricht.

Zur Kontrolle des Einflusses der zusätzlichen Dämpfung durch die Lagerung des Torsionsdrahtes wurde in einem weiteren Versuch der Flügel durch eine Wachsmasse mit ungleich kleinerem Luftwiderstand, jedoch gleichem Trägheitsmoment ersetzt. Es ergaben sich damit Resonanzvergrößerungen, die rund eine Zehnerpotenz höher lagen als beim Flügel, was das richtige Funktionieren der Meßapparatur bestätigte.

Die Meßapparatur ist in den Abb. 45 und 46, Tafel XII, dargestellt.

c) *Schwingungsmechanische Berechnung.* Für das Schwingungssystem nach Abb. 44 lassen sich die Drehmomente und Drehwinkel bequem vektoriell darstellen, gemäß Abb. 47. Aus dem Momentdiagramm Abb. 47 a, gültig für den Fall größten Ausschlages bei der Frequenz f_1 bzw. Kreisfrequenz ω_1 , lässt sich ersehen, daß der Dämpfungswiderstand M_{DL} zusammen mit dem Moment des Trägheitswiderstandes M_F gleich dem Moment M_d im Federdraht ist. Die Richtung des Winkel-Vektors α_d der Drehfeder ist somit festgelegt (Abb. 47 b). Ferner ist der Phasenwinkel zwischen α und α_K für die Frequenz f_1 bei Größtausschlag angenähert $= 90^\circ$. Damit folgt aus der Ähnlichkeit der Dreiecke der Abb. 47 a und 47 b:

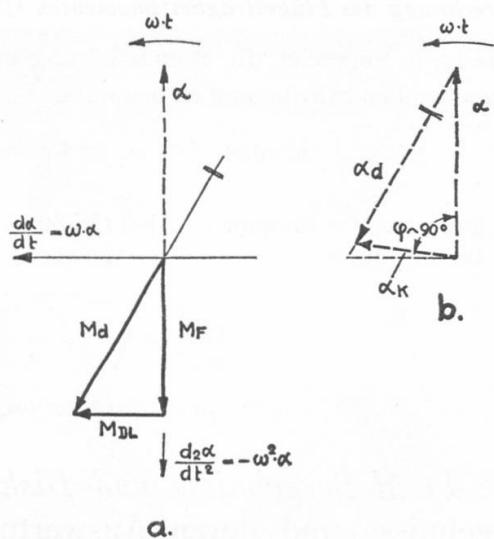


Abb. 47: Vektordiagramme zum Schwingungssystem nach Abb. 44

- a. Momente
- b. Winkelamplituden

Vergl. Text zu Abb. 44.

$$\frac{M_F}{M_{DL}} \approx \frac{a_1}{a_K} = V_1 = \text{maximale Resonanzvergrößerung} \quad \dots \dots \dots 1.)$$

Die Leistungen berechnen sich zu:

$$\begin{aligned} \text{Blindleistung der Flügelmasse} \quad N_B &= \frac{M_F \cdot a_1 \cdot \omega_1}{2} \\ \text{und unter Verwendung von Gleichung 1.): } \quad N_B &\approx \frac{M_{DL} \cdot a_1 \cdot \omega_1}{2} \cdot V_1 \quad \dots \dots \dots 2.) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Wirkleistung} \quad N_W &= \frac{M_{DL} \cdot a_1 \cdot \omega_1}{2} \quad \dots \dots \dots 3.) \\ \text{Unter Verwendung von Gleichung 1.) wird: } \quad N_W &= \frac{M_F \cdot a_1 \cdot \omega_1}{2 \cdot V_1} \\ \text{worin } M_F &= J_F \cdot \omega_1^2 \cdot a_1 \end{aligned}$$

Nun kann mit guter Näherung gesetzt werden $J_F \cdot \omega_1^2 = C_d$

somit wird die Wirkleistung

$$N_W = \frac{C_d \cdot a_1^2 \cdot \omega_1}{2 \cdot V_1} = \frac{C_d \cdot a_K^2 \cdot \omega_1}{2} \cdot V_1 \quad \dots \dots \dots 4.)$$

Verhältnis Blindleistung zu Wirkleistung

$$\text{Aus den Gleichungen 2.) und 3.) folgt: } \quad \frac{N_B}{N_W} \approx V_1 = \frac{a_1}{a_K} \quad \dots \dots \dots 5.)$$

D. h.: Für den Fall der Resonanz ist das Verhältnis zwischen Blindleistung und Wirkleistung gleich der Resonanzvergrößerung.

Berechnung des Flügelträgheitsmomentes J_F :

Hier ist es angezeigt, die strenge Lösung unter Verwendung der Eigenfrequenz ω_0 der ungedämpften Schwingung zu benutzen,

$$\text{nämlich } J_F \cdot \omega_0 = C_d \quad \text{oder} \quad J_F = \frac{C_d}{\omega_0^2} \quad \dots \dots \dots 6.)$$

ω_0 kann aus der Frequenz ω_1 bei Größtausschlag berechnet werden. Zwischen ω_0 und ω_1 besteht die Beziehung (RUSSENBERGER) 1956:

$$\frac{\omega_1^2}{\omega_0^2} = \sqrt{1 - \frac{1}{V_1^2}} = \frac{f_1^2}{f_0^2} = \lambda_1^2 \quad \dots \dots \dots 7.)$$

wobei λ_1 = Abstimmung bei Größtausschlag.

d) Meßergebnisse und Diskussion der Resultate. Die Meßergebnisse und deren Auswertungen sind in Tabelle II eingetragen.

Tabelle II: Flügelträgheitsmoment, Luftwiderstand und Leistung der Flügel von *Aeschna cyanea*. Alle Werte für $f = f_1$.

Untersuchtes Objekt	C_d cm · gr/rad	f_1 Hz	f_0 Hz	α_K $^\circ$	α_1 $^\circ$	V_1	N_W Milliwatt (4 Flügel)	J_F gr · cm · sec 2 (1 Flügel)	$J_F' = J_F \cdot g$ mg · mm 2 (1 Flügel)
Vorderflügel entsprechend Abb. 44	3,14	22	27,2	± 30	± 40	1,33	31,5	$1,08 \cdot 10^{-4}$	10'000
	3,14	25	—	$\pm 6,5$	± 10	1,54	1,96	—	—
Wachsmasse	3,14	20	—	$\pm 6,5$	± 90	13,8	—	—	—

Es bedeuten: N_W Wirkleistung der Flügel in Milliwatt

J_F Flügelträgheitsmoment in gr · cm · sec 2

J_F' Flügel-Schwungmoment in mg · mm 2

Vergl. auch Texte zu den Abb. 43 und 44.

Diskussion der Resultate. Es ergibt sich vor allem das überraschende Resultat, daß die *Trägheitskräfte im Verhältnis zu den Luftwiderständen kaum überwiegen, sondern nur etwa in Verhältnis 1,3 stehen*. Diese Werte liegen damit mindestens eine Zehnerpotenz tiefer als die von SOTAVALTA angegebenen. Wie gezeigt wurde, ist die Resonanzvergrößerung auch gleich dem Leistungsverhältnis. Es würde somit nicht eine überwiegende Leistung nur zum Bewegen der Flügel verbraucht, wie dies die Vertreter der Energiehypothese annehmen. Dieses Resultat sagt uns, daß die Natur hier ein Meisterwerk an Leichtbau geschaffen hat; es liegt ein außerordentlich leichter und doch steifer Flügel vor.

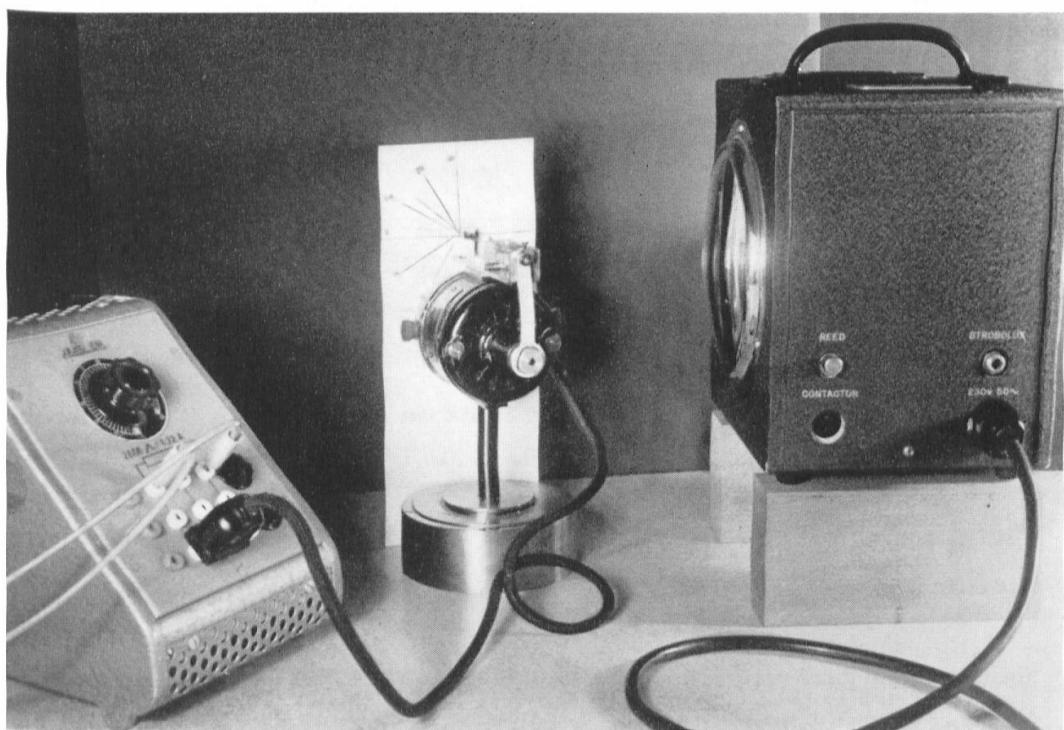


Abb. 45: Versuchsanordnung zur Messung des Trägheitsmomentes und des Luftwiderstandes an einem Libellenflügel

Mitte: Torsionssystem zur Erzeugung einer erzwungenen Schwingung

Links: Regulierwiderstand

Rechts: Elektronenstroboskop

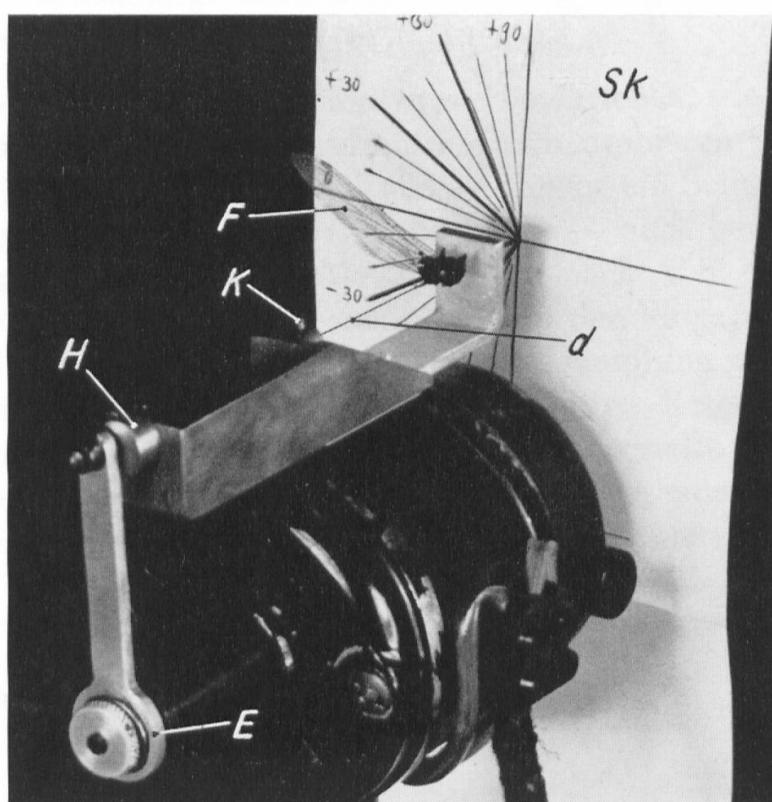


Abb. 46: Detail der Versuchsanordnung nach Abb. 45

Vergleiche Text zu Abb. 44.

In einer früheren unveröffentlichten Arbeit der Verfasser ist zur Berechnung der Wirkleistung ein weiterer, theoretisch abgeleiteter Ansatz gemacht worden. Jenes Ergebnis liegt etwa zwischen den hier gemessenen und den von SOTAVALTA (1954) angegebenen Werten:

$$\text{Tabelle III: Verhältnisse } \frac{M_F}{M_{DL}} = \frac{N_B}{N_W} = V_1$$

nach SOTAVALTA und ATTILA berechnet I 46 ÷ 163	nach H. und M. RUSSENBERGER berechnet I 1,81 ÷ 4,65	gemessen II 1,33
--	---	---------------------

I für *Sympetrum danae*
II für *Aeschna cyanea*

Aus weiteren Messungen mit verschiedenen Flügel-Winkelamplituden ging hervor, daß die Dämpfung nicht wesentlich amplitudenabhängig ist.

Die Wirkleistung absolut berechnet, dürfte für *Aeschna cyanea* ca. 30 mW betragen (1 Taschenlampen-Glühlämpchen = 1000 mW).

Schließlich wurde durch den Resonanzschwingversuch das Massenträgheitsmoment experimentell erhalten. (Vergl. Tab. II.)

5) Die vollständige Resonanzkurve; Folgerungen für die Resonanzhypothese

Im vorhergehenden Abschnitt wurde beschrieben, wie die passende Elastizität des Torsionsdrahtes durch probieren gefunden wurde. Dieselbe Elastizität muß nun — immer ein Schwingungssystem dem Flugapparate zu Grunde gelegt — auch beim Insekt vorhanden sein. Die für die Meßapparatur nach Abb. 44 aufgenommene Resonanzkurve gilt somit auch für den Flugapparat der Libelle, insofern keine zusätzliche innere Dämpfung vorhanden ist. Unter dieser Annahme ist die vollständige Resonanzkurve der erzwungenen Schwingung in Abb. 48 a dargestellt. Die allgemeine Gleichung dieser Funktion unter Benützung einer für diese Anwendung geeigneten Schreibweise (RUSSENBERGER 1956) lautet:

$$V = \frac{\alpha}{\alpha K} = \frac{1}{\sqrt{(1 - \lambda^2)^2 + 2(1 - \sqrt{1 - \frac{1}{V_1^2}}) \lambda^2}} \quad \dots \dots \dots 8.)$$

und mit dem Wert $V_1 = 1,33$ gemäß Tabelle II:

$$V = \frac{1}{\sqrt{(1 - \lambda^2)^2 + 0,86 \lambda^2}} \quad \dots \dots \dots 9.)$$

Das Bild dieser Funktion ist in Abb. 48 a dargestellt.

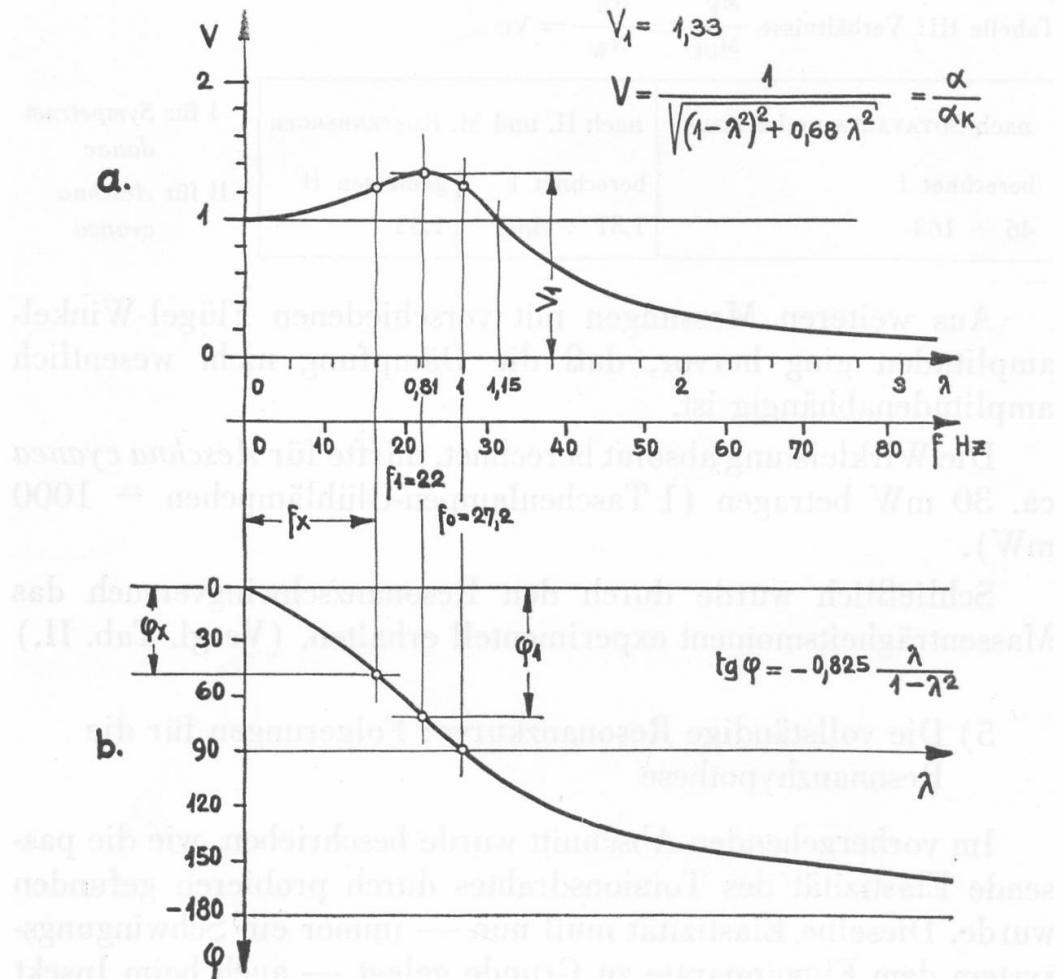


Abb. 48: Resonanzkurven für ein Schwingungssystem mit einer maximalen Resonanzvergrößerung $V_1 = 1,33$

- a) Flügelamplitude in Abhängigkeit von der Erregerfrequenz

- ### b) Phasenverschiebung in Abhangigkeit der Erregerfrequenz

f Erregerfrequenz $\lambda = \frac{f}{v}$ Abstimmung

$$f_0 \quad \text{Eigenfrequenz des ungedämpften Systems} \quad \omega = \frac{\pi}{T} = \text{Abstimung}$$

f) Erregerfrequenz für
Größtamplitude $V = \frac{\omega}{\alpha K} =$ Resonanzvergrösserung
(Vergleiche auch Text.) $\psi =$ Phasenverschiebung zwischen α u. αK

Welche Folgerungen ergeben sich nun für die Resonanzhypothese? Auf den ersten Blick könnte der Wunsch nach dem

Vorhandensein eines Resonanzsystems nicht mehr so erstrebenswert erscheinen, da die Widerstandskräfte etwa in der gleichen Größenordnung liegen wie die Trägheitskräfte, es liegt also ein stark gedämpftes System vor. Aber gerade ein solch stark gedämpftes System kann bei einer erzwungenen Schwingung Frequenzvariationen, welche bei freifliegenden Insekten u. a. beobachtet wurden und scheinbar gegen eine Resonanzhypothese sprechen, erklären. Ein Blick auf Abb. 48 a zeigt, daß für konstante Erregerkraft oder Amplitude die Erregerfrequenz von 0 bis über 30 Hz geändert werden könnte, ohne daß sich dabei die Flügelamplitude mehr als um einen Faktor 1 : 1,33 ändern würde. Eine Libelle müßte also nur in der Lage sein, ihren Flugmuskeln eine Kontraktionsfrequenz willkürlich aufzudrücken und die Flügel würden ohne wesentliche Amplitudenänderung mit der gleichen Frequenz antworten. Derart große Frequenzvariationen sind zudem nicht beobachtet worden.

Alle diese Berechnungen setzen voraus, daß die Eigenfrequenz f_o des ungedämpften Systems konstant geblieben ist. Ob dies zutreffend sein mag ist fraglich, denn wie im Kapitel «Dynamisches Verhalten der Flugmuskeln» noch diskutiert werden wird, sind größere Variationen der elastischen Komponenten der Flugmuskeln und damit auch der Eigenfrequenz f_o , höchst wahrscheinlich. Aber auch unter solchen Annahmen würden die Frequenzvariationen nicht derart groß werden, daß eine wesentliche Amplitudenabhängigkeit zu erwarten wäre.

6) Flügelschlagfrequenz und Flügelträgheitsmoment bei Flügeleinkürzung

Es ist bekannt, daß sich die Flügelschlagfrequenz beim Einkürzen der Flügel, z. B. durch Abschneiden der Flügelspitzen, ändert. Im allgemeinen zeigten die Beobachtungen, daß die Frequenz mit abnehmender Flügellänge steigt. Insbesondere führte SOTAVALTA (1947, 1952, 1954) solche Versuche an einer größeren Zahl von Insektenarten durch. Er fand dabei auf empirischem Wege, daß zwischen Flügelträgheitsmoment und Schlagfrequenz die Beziehung besteht:

$$f = k \cdot J_F^{-0,35 \pm 0,05}$$

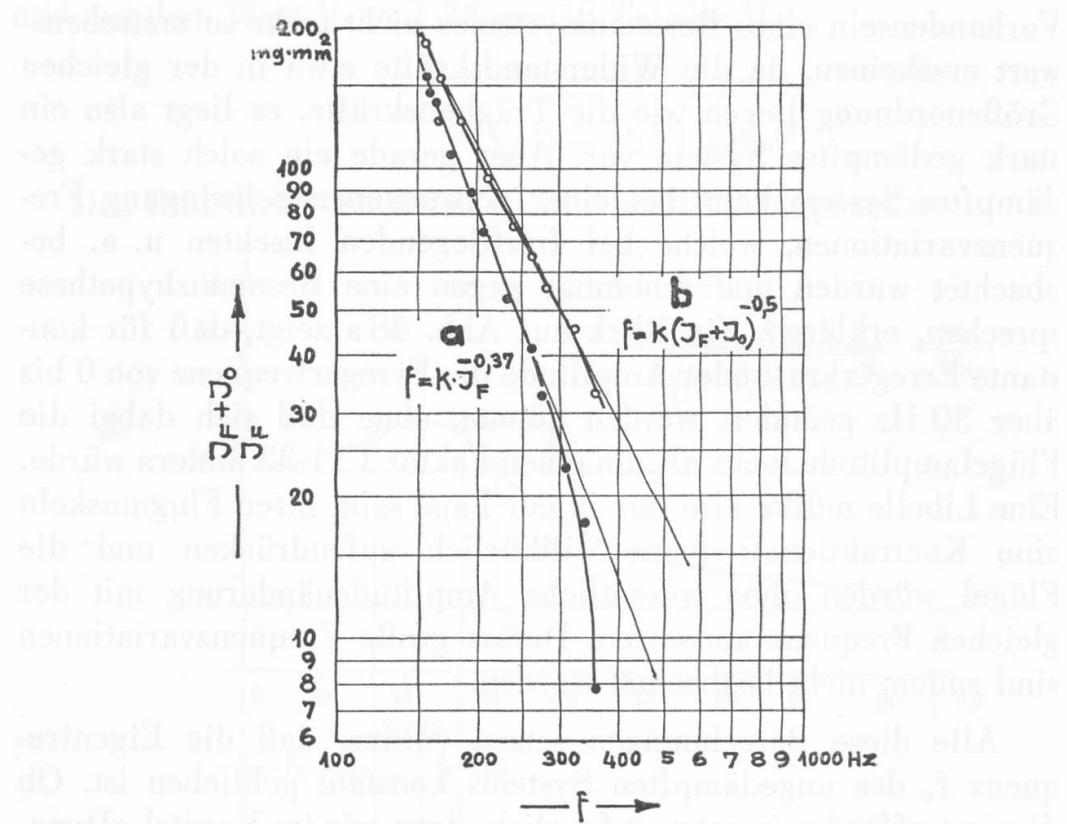


Abb. 49: Frequenz und Flügelträgheitsmoment bei Flügeleinkürzung für *Bombus terrestris*

a. Nach Energienhypothese (SOTAVALTA 1952)

b. Nach Resonanzhypothese

J_F Flügelträgheitsmoment (Schwungmoment)

J_0 Restträgheitsmoment = $0,16 \cdot J_F$ max (Flügelbasen und Flugmuskeln)

f Schlagfrequenz

Unter Zugrundelegung der Leistungshypothese lässt sich (vergleiche Abschnitt III. B. 2. a.) diese Gleichung auch theoretisch stützen, da dort die Beziehung

$$f = k \cdot J_F^{-1/3}$$

bereits erwähnt wurde. Das Beispiel einer Messung an *Bombus terrestris* ist in Abb. 49 in doppelt logarithmischem Maßstab dargestellt. Kurve a, durch die stark ausgezogenen Kreise, entspricht den Meßwerten von SOTAVALTA; die dünn gezeichnete Gerade weist die Steigung $-0,37$ auf.

Es stellt sich nun die Frage: Wie vertragen sich diese Ergebnisse mit der Resonanzhypothese? Für ein ungedämpftes Schwungssystem beträgt die Eigenfrequenz

$$f = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{C}{J_F}}$$

oder für konstante Drehfederkonstante C

$$f = k \cdot J_F^{-1/2}$$

Das Bild dieser Funktion ist in Abb. 49, Kurve b, als dünn eingezeichnete Gerade dargestellt.

Man erkennt, daß diese Gerade keineswegs durch die Versuchspunkte der Kurve a verläuft. Nun wurde aber offenbar von SOTAVALTA übersehen, daß das gesamte Trägheitsmoment nicht nur durch dasjenige des Flügels bestimmt ist, sondern daß dazu noch ein Restbetrag J_o , gebildet durch die Massen der Flügelbasen und der Flugmuskeln, mitberücksichtigt werden muß, so daß die Frequenzgleichung schließlich lauten würde:

$$f = k \cdot (J_F + J_o)^{-1/2}$$

Nimmt man für J_o z. B. $0,16 \cdot J_{F_{max}}$ an, so verschieben sich die stark ausgezogenen Punkte alle um einen konstanten Betrag nach oben und man erhält die Punkte mit dünnen Kreisen, durch welche ohne Zwang eine Gerade mit der Steigung $-0,5$ gelegt werden kann.

Solche Umrechnungen führten wir in 33 Fällen durch, wobei «passende» Werte von J_o durch probieren bestimmt wurden. Es ergab sich stets eine mindestens gleichwertige Übereinstimmung mit den Meßpunkten gegenüber der Auswertung nach der Energiehypothese. Im Zeitpunkte, da wir diese Berechnungen durchgeführt hatten, waren uns die eigenen Resultate der Dämpfungsmeßungen noch nicht bekannt. Es ist uns heute klar, daß die Annahme einer ungedämpften Schwingung für die Frequenzberechnungen nur eine genäherte sein kann und daß Frequenzänderungen in der einen oder anderen Richtung durch die Anwesenheit der großen Dämpfung mit einer eventuellen zusätzlichen Variation derselben erklärt werden könnten.

ROEDER (1951) fand denn auch in manchen Fällen ein vollständig andersartiges Verhalten der Frequenz gegenüber Flügel-einkürzungen. Auch er zieht die Möglichkeit der Resonanz in Erwägung und weist darauf hin, daß sich unter Umständen die Elastizität des Systems und dadurch die Frequenz ändern könnte.

7) Der Energiewirkungsgrad Muskel - Luft

Darunter ist das Verhältnis zwischen der durch die Flügel an die Luft übertragene Leistung N_w (eigentliche Flugleistung und Verluste) zu der von den Muskeln an den Flugapparat abgegebenen Gesamtleistung N zu verstehen, also

$$\eta = \frac{\text{Luftleistung}}{\text{Muskelarbeit}} = \frac{N_w}{N} = \frac{N_w}{N_w + N_{Vi}} = \frac{1}{1 + \frac{N_{Vi}}{N_w}} \quad \dots \dots 10.)$$

N_{Vi} stellt den Energieverlust des Flugapparates innerhalb des Thorax dar, hervorgerufen durch Reibung in den Muskeln, Gelenken usw.

Diese Wirkleistungen N_w und N_{Vi} können durch die Blindleistungen und die Resonanzvergrößerungen ausgedrückt werden, wobei für Resonanz die Beziehung nach Gleichung 5.) gilt:

$$N_w = \frac{N_B}{V_1}$$

V_1 ist die maximale Resonanzvergrößerung, die durch die äußere Dämpfung, d. h. durch die gesamten Luftwiderstände bestimmt wird und deren Größe durch die Versuche unter III. B. 2. b. 4) d) bereits ermittelt wurde.

Zwischen maximaler Resonanzvergrößerung und Dämpfung gilt allgemein die Beziehung:

$$D = \frac{\pi^*}{V} \quad \dots \dots 11.)$$

wobei D die Dämpfung darstellt.

Für die äußere oder Luftpumpe wird im Besonderen

$$D_L = \frac{\pi}{V_1}$$

und somit die Wirkleistung

$$N_w = N_B \cdot \frac{D_L}{\pi} \quad \dots \dots 12.)$$

* Der hier verwendete Ausdruck für die Dämpfung eignet sich besonders für die Behandlung erzwungener Schwingungen.

Siehe auch Literaturverzeichnis: RUSSENBERGER, 1956.

Analog können die inneren Verluste N_{Vi} des Flugapparates ausgedrückt werden, nämlich

$$N_{Vi} = N_B \cdot \frac{D_i}{\pi} \quad \dots \dots \dots 13.)$$

wobei D_i den Wert der inneren Dämpfung auf dieselbe Blindleistung N_B bezogen, darstellt.

Führt man die Werte der Gleichungen 12.) und 13.) in die Wirkungsgradgleichung 10.) ein, so wird schließlich

$$\eta = \frac{1}{1 + \frac{D_i}{D_L}} = \frac{D_L}{D_L + D_i} \quad \dots \dots \dots 14.)$$

Beträge von D_L und D_i :

Die Luftdämpfung wurde experimentell bestimmt, nämlich:

$$D_L = \frac{\pi}{1,33} = 2,37$$

Bei der Berechnung der Resonanzkurve [III. B. 2. b. 5)] wurde die innere Dämpfung D_i vernachlässigt. Für die Wirkungsgradberechnung muß eine solche angenommen werden, wobei wir auf Schätzungen angewiesen sind. WEIS-FOGH und JENSEN (1956) fanden bei *Schistocerca* die innere Dämpfung als vernachlässigbar. Messungen über den Gesamtwirkungsgrad, d. h. effektive Flugarbeit zum Nahrungskonsum (HOCKING 1953), lassen ebenfalls auf einen hohen Muskelwirkungsgrad und dementsprechend kleines D_i schließen. Nimmt man z. B. D_i zu 0,5 an, so berechnet sich der Wirkungsgrad nach Gleichung 13.):

$$\eta = \frac{1}{1 + \frac{0,5}{2,37}} = 0,82 = 82\%$$

Dieser Wert stellt den Umsetzungswirkungsgrad Muskel - Luft bei Gültigkeit der Resonanzhypothese dar. Es soll bemerkt werden, daß dieser nicht den Flügel- oder aerodynamischen Wirkungsgrad betrifft.

Man kann nun den gleichen Ansatz auch für die Energiehypothese verwenden. Dort wird vorausgesetzt, daß keine Resonanzerhöhung auftritt; es müssen also die Dämpfungen D_L und D_i zusammen mindestens den Wert π erreichen (Gleichung 11.).

Somit ergibt sich, wiederum mit dem Wert $D_L = 2,37$ unter Benützung von Gleichung 14.), ein Wirkungsgrad:

$$\eta' = \frac{2,37}{\pi} = 0,75 = 75\%$$

Nach den Berechnungen von SOTAVALTA wäre jedoch die Luftpämpfung D_L wesentlich kleiner, nach seinen Angaben [III. B. 2. b. 4) d), Tabelle III] nur

$$D_L = \frac{\pi}{163} \div \frac{\pi}{46} = 0,019 \div 0,07$$

Mit diesen Werten von D_L ergäben sich Wirkungsgrade

$$\eta' = \frac{0,019}{\pi} \div \frac{0,07}{\pi} = 0,006 \div 0,022 = 0,6 \div 2\%$$

Diese sind die bereits eingangs erwähnten, schlechten Wirkungsgrade Muskel-Luft. Ihr Zustandekommen beruht auf der Unterschätzung der Luftpämpfung einerseits und der Vernachlässigung der Resonanzwirkung andererseits.

8) Das dynamische Verhalten der Flugmuskeln

a) *Physiologisches.* Die hohen Flügelschlagfrequenzen der Insekten bedingen offenbar außergewöhnlich kurze Kontraktionszeiten der Flugmuskeln, in der Größenordnung einiger Millisekunden. In der Literatur sind zahlreiche Untersuchungen in dieser Richtung bekannt geworden (BOETTIGER 1954, 1957, HEIDERMANNS 1931, PRINGEL 1949, ROEDER 1951 und andere). Alle diese Untersuchungen verfolgen den Zweck, das mechanische Verhalten der Muskeln gegenüber elektrischen Stromimpulsen, als Äquivalent zu natürlichen, nervösen Impulsen, abzuklären. Die Ergebnisse zeigen deutlich und übereinstimmend, daß die Flugmuskeln von Insekten sowohl gegenüber anderen Insektenmuskeln als auch gegenüber den Muskeln anderer Tiergruppen, ein besonderes Verhalten an den Tag legen, welches nachfolgend kurz wiedergegeben werden soll:

Ein isolierter Muskel reagiert auf einzelne elektrische Impulse mit einer Kontraktion, jedoch nur bis zu einer bestimmten Höhe der Stimulationsfrequenz, um dann in einen passiven Tetanuszustand überzugehen. Belastet man jedoch den Muskel gleichzeitig durch eine äußere Zugkraft, so ist er in der Lage, auch einer

höheren Frequenz zu folgen. Er steht dabei unter einer bestimmten, konstanten mittleren Vorspannung, wobei die Relaxation des Muskels nicht mehr vollständig ist. Dieser statischen Vorspannung ist ein bestimmter zyklischer Spannungsintervall überlagert.

ROEDER (1951) beschritt mit seinen Untersuchungen den umgekehrten Weg, indem er an intakten flugfähigen Insekten die elektrischen Potentialdifferenzen, welche an den Flugmuskeln entstehen, registrierte. Er fand das eigenartige Resultat, daß die zeitliche Folge dieser Spannungen bei gewissen Insektenarten synchron, bei anderen untersynchron mit der Flügelschlagfrequenz verlaufen. D. h. mit anderen Worten: Ein Muskel kann auch eine Kontraktionsfrequenz erreichen, die größer ist als seine Stimulationsfrequenz. Daraus läßt sich vermuten, daß die nervösen Impulse nicht die direkte Kontraktion einleiten, sondern die Fibrillen des Muskels in einen aktiven Zustand bringen, in welchem dieser dann in der Lage ist, mit einer hohen, der Flügelschlagfrequenz entsprechenden Geschwindigkeit zu arbeiten. Voraussetzung ist dabei das Vorhandensein einer eingangs erwähnten, äußeren Zugspannung. Die Möglichkeit solcher Spannungen in den Muskeln ist tatsächlich anatomisch gegeben, da ein jeder Muskel seinen Gegenspieler hat, so daß sich je zwei Muskeln oder Muskelgruppen gegenseitig vorspannen können.

BOETTIGER (1957) veranschaulicht das Verhalten der Flugmuskeln in einem Spannungs-Dehnungs-Diagramm (Abb. 50). Die Linie B—C zeigt das Verhalten bei bloßer Anwendung einer Zuglast. Nach einer widerstandslosen, größeren Verlängerung des Muskels steigt die Kraft im Punkte B plötzlich steil an. Kurve OA entspricht dem Verhalten, welches BOETTIGER mit isometrisch bezeichnet und bei welchem der Muskel unter gleichzeitiger Anwendung einer genügend hohen Stimulationsfrequenz belastet wird. Das Feld zwischen den beiden Kurven stellt den möglichen Arbeitsbereich der Muskeln dar.

Wird der Muskel mit einer Zugspannung bis zu einem Punkt T passiv belastet und dann mit einer genügend hohen Frequenz stimuliert, so verkürzt er sich bis zu einem Punkt a und beginnt sich dann durch Selbsterregung in eine Schwingung mit zunehmender Amplitude aufzuschaukeln, bis ein stabiler Endzustand bb' erreicht ist. Die Frequenz dieser Schwingung ist dabei durch die Elastizität des Muskels und die Masse der Meßapparatur bestimmt. Die Rotation des Zustandpunktes im Gegenuhrzeigersinn auf der

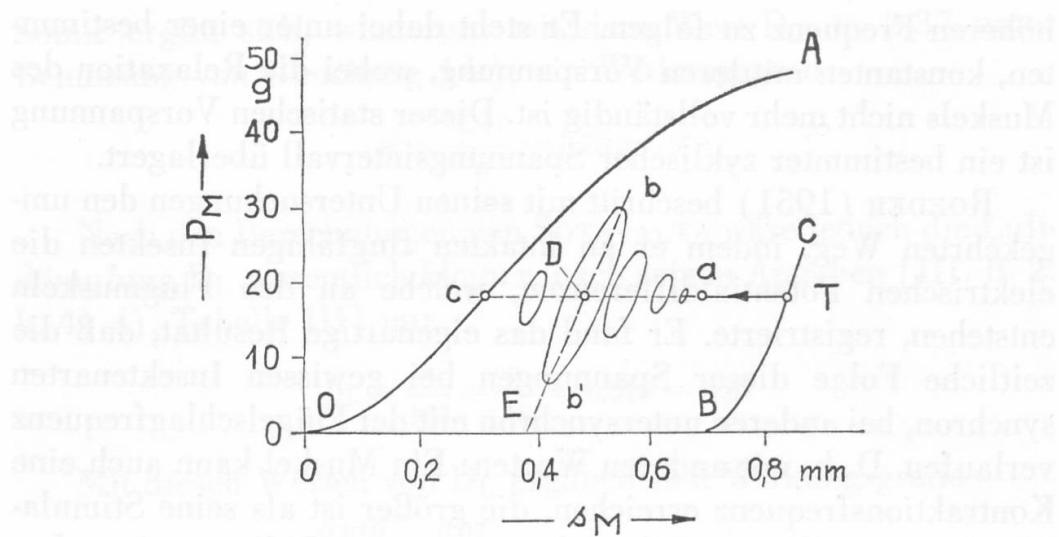


Abb. 50: Spannungs-Dehnungsdiagramm für einen indirekten dorsalen Längsmuskel von *Bombus*. Nach BOETTIGER (1957).

s_M	Verlängerung des Muskels	OA	isometrische Belastung
PM	Muskelkraft	bb'	schwingender Zustand
BC	passiver Zug	DE	momentane Federkennlinie

Ellipse bb' zeigt an, daß Arbeit nach außen zur Deckung der Dämpfungsverluste abgegeben wird. Bei Erhöhung der äußeren Dämpfung findet ein Ausweiten der Ellipse statt; wenn die Dämpfung jedoch zu stark erhöht wird, reißt die Schwingung plötzlich ab und der Muskel verkürzt sich vollständig bis zum Punkt c. Bei Wegnahme der Dämpfung stellt sich jedoch wiederum der gleiche, stabile Schwingungszustand ein. Durch Variieren der Vorspannung und der Stimulation kann die Schwingung an verschiedenen Stellen des möglichen Schwingbereiches zwischen den beiden Grenzkurven OA und BC erreicht werden.

Der momentane Mittelpunkt der Ellipse bb' ist mit D bezeichnet. Er wird in den folgenden beiden Kapiteln als Nullpunkt der Kräfte für die dynamischen Betrachtungen angenommen.

b) *Das mechanische Ersatzschema für den Muskel.* Nach den vorangegangenen Ausführungen, sowie auch auf Grund eigener Überlegungen, kann für den Flugmuskel ein Ersatzschema gemäß Abb. 51 a entworfen werden. Man kann sich den Muskel aus drei physikalisch definierten Komponenten zusammengesetzt denken: erstens einer Feder mit der Kraft P_E , welche den elastischen Anteil repräsentiert, zweitens einem Dämpfungsglied mit Dämpfungskraft P_{DM} , die innere Dämpfung des Muskels darstellend

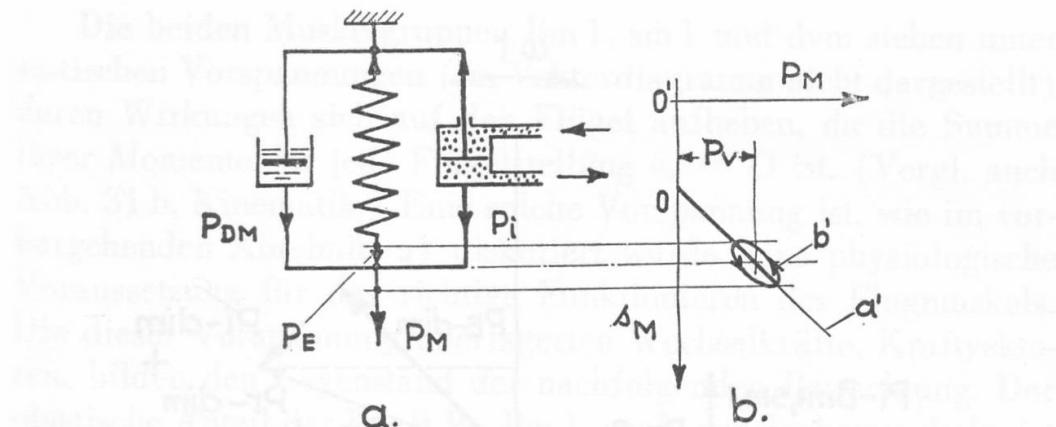


Abb. 51: Dynamisches Ersatzschema und Kraft-Weg-Diagramm für einen Insektenmuskel

a) Dynamisches Ersatzschema

P_E	Elastische Muskelkraft	P_i	induzierte Muskelkraft
P_{DM}	Dämpfungskraft des Muskels	P_M	An den Flügel abgegebene Muskelkraft

b) Kraft-Weg-Diagramm des Muskels

a'	Federkennlinie des elastischen Anteiles P_E der Muskelkraft
b'	Kraftverlauf bei Anwesenheit von äußerer Dämpfung
P_V	statische Vorspannung des Muskels
s_M	Verlängerung des Muskels

und drittens einer Vorrichtung zur Erzeugung einer infizierten Kraft P_i , welche den Muskel in die Lage versetzt, Leistung nach außen abzugeben. Diese Komponente ist in Form eines hydraulisch oder pneumatisch wirkenden Zylinders dargestellt. P_M ist die vom Muskel nach außen abgegebene Gesamtkraft. (Vergl. auch Nachtrag Seite 84.)

c) *Zusammenspiel der Muskeln im Flugapparat.* In Abb. 51 b ist das Kraft-Weg-Diagramm des Muskels dargestellt. Der physiologische Zustand des Muskels entspräche demjenigen von Punkt D, bzw. bb' in Abb. 50. Das elastische Verhalten des Muskels wird dort durch die Gerade DE repräsentiert und entspricht der Federkennlinie a' in Abb. 51 b. Der Ursprung O, d. h. die ungespannte Federlänge, entspricht dabei dem Punkte E in Abb. 50, während Punkt O für den ungespannten Muskel in der gleichen Abbildung einem Punkte O' im Ersatzschema (Abb. 51 b) entsprechen würde. Die Dämpfungskraft P_{DM} und die induzierte Muskelkraft P_i eilen dem Weg s_M um 90° vor, bzw. nach, wobei P_i größer als P_{DM} sein muß, wenn nach außen Leistung abgegeben wird. Die Bahnkurve des Zustandpunktes (Abb. 51 b) wird also die Form einer

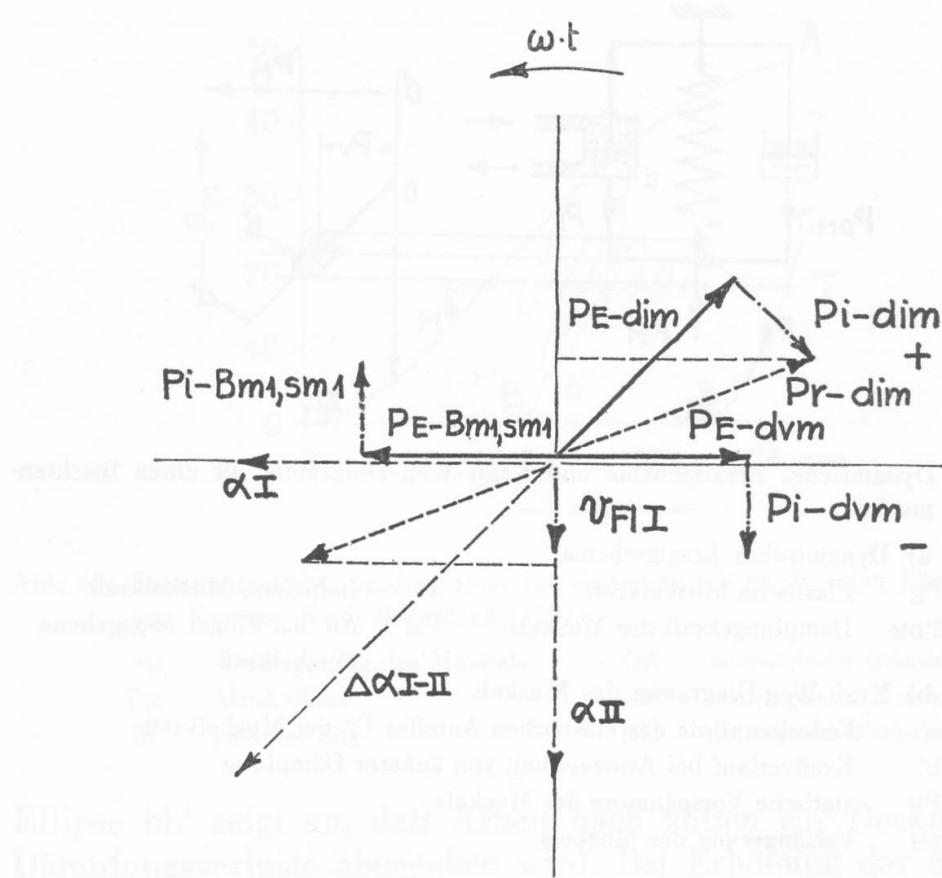


Abb. 52: Vektordiagramm der Flügelamplituden und Muskelkräfte für die Vorderflügel von *aeschna cyanea*

αI	Flügelamplitude der Vorderflügel
αII	Flügelamplitude der Hinterflügel
$PE\text{-Bm1, sm1}$	Elastischer Kraftanteil der Senkermuskeln
$PE\text{-dvm}$	„ „ „ der Hebermuskeln
$PE\text{-dim}$	„ „ „ des dorsalen Intersegmentalmuskels
$Pi\text{-Bm1, sm1}$	Induzierter Kraftanteil der Senkermuskeln
$Pi\text{-dvm}$	„ „ „ der Hebermuskeln
$Pi\text{-dim}$	„ „ „ des dorsalen Intersegmentalmuskels
$Pr\text{-dim}$	resultierende Kraft des dorsalen Intersegmentalmuskels
V_{FII}	Geschwindigkeit des Vorderflügels

Ellipse annehmen mit Umlauf des Punktes im Gegenuhrzeigersinn. Der Vektor der induzierten Muskelkraft P_i eilt demjenigen der elastischen Kraft P_E wie auch dem Weg s_M um 90° nach (vergl. Vektorbild Abb. 52).

In Abb. 52 ist das Zusammenspiel der Hauptsenker (Bm 1, sm 1) und der Hebermuskeln (dvm) sowie des dorsalen Intersegmentalmuskels (dim) im Mesothorax vektoriell dargestellt.

Die beiden Muskelgruppen Bm 1, sm 1 und dvm stehen unter statischen Vorspannungen (im Vektordiagramm nicht dargestellt) deren Wirkungen sich auf den Flügel aufheben, da die Summe ihrer Momente für jede Flügelstellung $\alpha_1 = 0$ ist. (Vergl. auch Abb. 31 b, Kinematik.) Eine solche Vorspannung ist, wie im vorhergehenden Abschnitt a) diskutiert wurde, eine physiologische Voraussetzung für das richtige Funktionieren des Flugmuskels. Die dieser Vorspannung überlagerten Wechselkräfte, Kraftvektoren, bilden den Gegenstand der nachfolgenden Betrachtung. Der elastische Anteil der Kraft $P_E \cdot Bm 1, sm 1$, der Senkermuskeln, ist phasengleich mit dem Winkel α_1 der Vorderflügel, während die elastische Komponente der Hebermuskelkraft $P_E \cdot dvm$ um 180° phasenverschoben auftritt. Beide zusammen ergeben auf den Flügel ein Rückstellmoment, welches versucht, diesen stets in seine Mittellage zurückzuführen. Die induzierten Kräfte $P_i \cdot Bm 1, sm 1$ und $P_i \cdot dvm$ sind mit der Schwingungsgeschwindigkeit v_{FlI} in Gegenphase, eilen also den elastischen Kräften jeweils um 90° nach. Diese Phasenverschiebung ist eine allgemeine Bedingung für optimale Leistungsübertragung.

Der in Abb. 52 eingezeichnete Zustand entspricht im speziellen dem Zeitmoment, in welchem die elastischen Kräfte der Heber- und Senkermuskeln 0 betragen. Er entspricht dem Durchgang der Flügel durch die Schwingenpfeilerebene und zwar beim Flügelabschlag. In diesem Zeitpunkte weisen die induzierten Kräfte ihre Größtwerte auf und zwar mit entgegengesetzten Vorzeichen, so daß ein Moment auf dem Flügel resultiert (vergl. auch Abb. 31 b, Kinematik). Betrachtet man den entsprechenden Zustand für den Flügelaufschlag, d. h. nach Drehung aller Kraftvektoren um 180° , so sind wiederum die elastischen Kräfte 0, jedoch hat das Moment der induzierten Kräfte auf den Flügel sein Vorzeichen gewechselt.

Als weiteres Beispiel für das Zusammenspiel der Muskeln soll der dorsale Intersegmentalmuskel (dim) betrachtet werden. In Abb. 52 ist der Winkelvektor α_{II} des Hinterflügels eingezeichnet, welcher demjenigen des Vorderflügels um 90° voreilt. Die vektorielle Summe der Winkel ${}^4\alpha_{I-II}$ entspricht auch der Differenzbewegung zwischen Meso- und Metatergum [vergl. Kinematik III. B. 1. b. 5)], welche für die elastische Komponente $P_E \cdot dim$ des dorsalen Intersegmentalmuskels maßgebend ist. Zusammen mit dem induzierten Kraftvektor $P_i \cdot dim$ des dorsalen Intersegmental-

muskels ergibt sich die resultierende Kraft $P_r \cdot \text{dim}$, welche auf den Kamm KPsc des Prescutum wirkt.

Betrachtet man wiederum zwei ausgewählte Stellungen bei Flügelab- und Aufschlag im Zeitmoment des Durchgangs durch die Schwingenpfeilerebene, so kann man feststellen, daß das Vorzeichen dieser Kraft gewechselt hat. Dementsprechend wird ein links- bzw. rechtsdrehendes Moment auf die Flügelbasen ausgeübt, was zu einer unterschiedlichen Flügelverdrehung ($\pm \gamma$) führt. (Vergl. dazu auch Abb. 31 c.)

In gleicher Weise kann man sich vorstellen, daß unterschiedliche induzierte Kräfte in den beiden Senkermuskeln Bm 1 und sm 1 Drehmomente in der Medianebene erzeugen, die ebenfalls der Flügelverdrehung γ dienen können.

9) Die Elastizität des Flugapparates

Das Vorhandensein einer Elastizität ist von uns in qualitativer Hinsicht anatomisch nachgewiesen worden. Quantitativ kann sie aus dem Flügelträgheitsmoment und der Resonanzfrequenz berechnet werden. Dieser Wert stellt die wirksame oder dynamische Elastizität dar, die während dem Flugzustand vorhanden sein muß; sie soll anschließend berechnet werden.

Unabhängig davon haben wir versucht, die Rückstellkräfte der Flügel aus ihrer Ruhelage durch statische Messungen zu bestimmen.

Die durch das Resonanzsystem bedingte Elastizität, d. h. die Drehfederkonstante C , für den Flügel berechnet sich zu

$$C = J_F \cdot \omega_0^2$$

Setzt man folgende Werte ein [vergl. Tabelle II, III. B. 2. b. 4) d)]:

$$J_F = 1,08 \cdot 10^{-4} \text{ gr} \cdot \text{cm} \cdot \text{sec}^2$$

$$\omega_0 = 27,2 \text{ Hz}$$

so ergibt sich

$$C = 3,14 \text{ gr} \cdot \text{cm}/\text{rad}$$

Die Berechnung dieses Wertes mag trivial erscheinen, da sich wiederum die Elastizität C_d des Torsionsdrahtes, mit welchem das Flügelträgheitsmoment bestimmt wurde, ergeben muß.

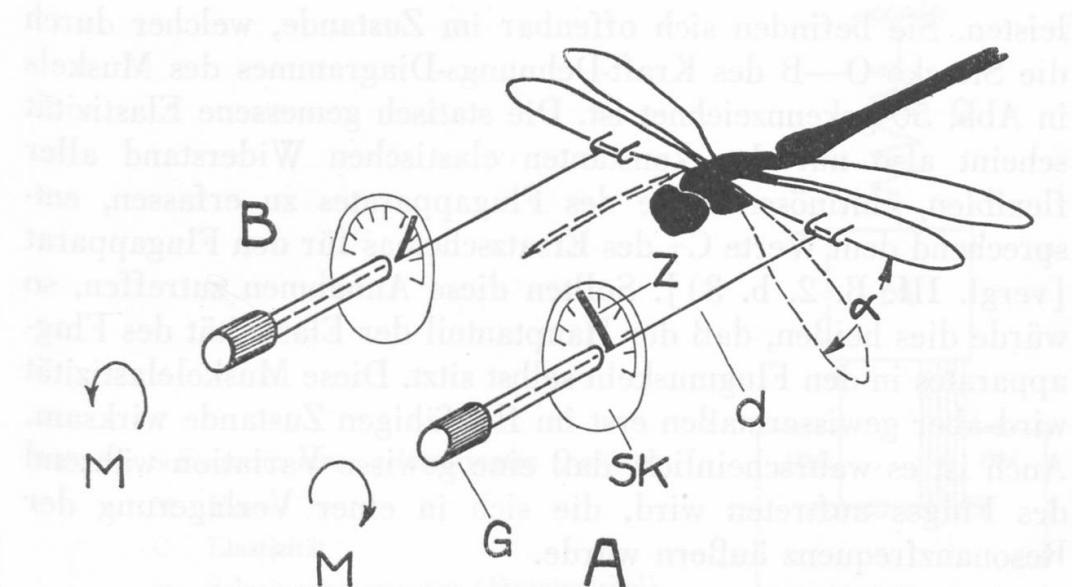


Abb. 53: Anordnung zum Messen der statischen Rückstellmomente

A und B Drehmomentmesser
d Torsionsdraht
SK Skalenscheibe

Z Zeiger
G Handgriff

Zur Messung der statischen Rückstellmomente fand eine Meßanordnung nach Abb. 53 Anwendung. Die beiden Vorderflügel wurden gleichzeitig, unter Einschaltung von zwei Drehmomentmessern A und B, torquiert. Die Drehmomente M wurden von Hand an den Griffen G der Meßvorrichtungen aufgebracht.

Ein Drehmomentmesser bestand zur Hauptsache aus einem dünnen Torsionsdraht d , einer transparenten Skalenscheibe SK und einem Zeiger Z. Er gestattete, das aufgewendete Moment M direkt in $\text{gr} \cdot \text{cm}$ abzulesen. Die Verdrehungen α der Flügel wurden an Winkelskalen, die hinter den Flügeln angeordnet waren, abgelesen. Die so ermittelte statische Drehfederkonstante C' für einen Flügel, bestimmte sich im Mittel zu

$$C' = 0,8 \text{ gr} \cdot \text{cm} / \text{rad}$$

Die Messungen erfolgten an drei Libellen; zwei davon befanden sich im Zustand einer leichten Kältestarre, während das dritte Tier sich im flugfähigen Zustande befand. Bei allen drei Exemplaren ergaben sich die gleichen Federkonstanten C' .

Die statisch gemessene Elastizität ist also wesentlich kleiner als die durch Rechnung ermittelte, dynamische; das Verhältnis beträgt rund $1 : 4$. Es ist anzunehmen, daß die Muskeln bei der statischen Messung keinen oder keinen wesentlichen Widerstand

leisten. Sie befinden sich offenbar im Zustande, welcher durch die Strecke O—B des Kraft-Dehnungs-Diagrammes des Muskels in Abb. 50 gekennzeichnet ist. Die statisch gemessene Elastizität scheint also nur den konstanten elastischen Widerstand aller flexiblen, chitinösen Teile des Flugapparates zu erfassen, entsprechend dem Werte C_T des Ersatzschemas für den Flugapparat [vergl. III. B. 2. b. 3)]. Sollten diese Annahmen zutreffen, so würde dies heißen, daß der Hauptanteil der Elastizität des Flugapparates in den Flugmuskeln selbst sitzt. Diese Muskelelastizität wird aber gewissermaßen erst im flugfähigen Zustande wirksam. Auch ist es wahrscheinlich, daß eine gewisse Variation während des Fluges auftreten wird, die sich in einer Verlagerung der Resonanzfrequenz äußern würde.

10) Der Flugapparat als rückgesteuertes Schwingungssystem

Kehren wir zurück zu Abschnitt III. 2. b. 5), in welchem der Flugapparat als ein System beschrieben wurde, welches eine stark gedämpfte, erzwungene Schwingung ausführt. Dort wurde angenommen, daß die Flugmuskeln durch nervöse Reize, über deren Frequenz das Insekt in gewissen Grenzen frei verfügen kann, zum Kontrahieren gebracht werden. Vom schwingungsmechanischen Standpunkte aus wäre das System «fremdgesteuert». Mechanische oder elektrische Resonatoren werden aber oft und mit Vorzug «selbstgesteuert». Dies erfolgt derart, daß die zur Aufrechterhaltung einer Schwingung notwendige Antriebsleistung unter Zwischenschaltung eines Leistungsverstärkers durch die Schwingung selbst gesteuert wird. Damit wird das Problem der Frequenzregulierung auf einfache Weise gelöst; die Erregerfrequenz ist stets identisch mit der Eigenfrequenz.

Hier drängt sich eine wichtige Frage auf: Wäre es denkbar, daß auch dem Flugapparat als Resonanzsystem dieses Prinzip zusätzlich zu Grunde läge? Physikalisch würde dies heißen, daß die motorischen Muskelreize reflektorischer Natur sein müßten. Diese Frage wird in der Literatur stark diskutiert; Versuche an isolierten Muskeln von Bombus scheinen dafür zu sprechen, indem sie zeigen, daß ein isolierter Muskel unter bestimmten Bedingungen in der Lage ist, durch Selbststeuerung eine periodische Kontraktionsbewegung auszuführen. Dabei hat der Muskel, d. h. sein kontraktiles Element, die Funktion eines Motors wie eines Generators gleichzeitig zu übernehmen (BOETTIGER 1957).

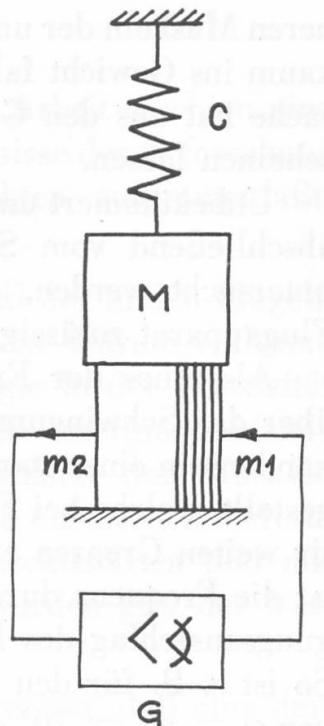


Abb. 54: Schema für einen selbsterregten Oszillatör

- M Masse
- C Elastizität
- m_1 Schwingungserzeuger (Hauptmuskel)
- m_2 Schwingungsaufnehmer (Steuermuskel)
- G Verstärker und Phasenschieber (Hauptmuskel und Reizleitungssystem)

Aber auch eine andere Möglichkeit wäre denkbar: Die Hauptmuskeln arbeiten in der üblichen Weise durch Anreiz der Nervatur. Gewissen anderen Muskeln wird die Kontraktion von außen mechanisch aufgezwungen. Dabei könnten diese aufgezwungenen Kontraktionen auf die Nervenleitungen zurückwirken, also nervöse Reize auslösen, die, durch das Nervensystem weitergeleitet, andere Muskeln mit der gleichen Frequenz zum Kontrahieren bringen könnten. Ein solches System würde etwa gemäß Abb. 54 aussehen.

Die Masse M und die Feder C bilden den mechanischen Resonator. Der sensible Muskel ist durch m_2 dargestellt, der gewissermaßen als Generator wirkt. Die von ihm aufgenommene Schwingung wird in einem Verstärker G genügend verstärkt und dem als Antriebsmotor wirkenden großen Muskel m_1 zugeführt. Die gewählte Darstellung ist rein schematisch; tatsächlich wird der Muskel m_1 die Rolle Verstärker-Motor in einem übernehmen.

Bei unseren anatomischen Untersuchungen haben wir kleine Muskeln festgestellt, die zu wesentlich größeren parallel verlaufen, so z. B. $bm\ 1$ als Hauptmuskel und $bm\ 2$ als Nebenmuskel. Es wurde einwandfrei festgestellt, daß beide Muskeln genau an den gleichen Stellen ansetzen. Kinematisch berechnet, sind diese Muskeln also identisch. Leistungsmäßig werden die klei-

neren Muskeln der ungleich kleineren Abmessungen entsprechend, kaum ins Gewicht fallen. Diese rein anatomisch festgestellte Tatsache hat uns den Gedanken der Rücksteuerung als möglich erscheinen lassen.

Unbekümmert um die Richtigkeit solcher Gedankengänge soll abschließend vom Standpunkte der Schwingungsmechanik aus untersucht werden, ob ein rückgesteuertter Resonator für den Flugapparat zulässig wäre.

Als eines der Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen über das Schwingungssystem [III. B. 2. b. 5)] wurde das Vorhandensein einer stark gedämpften erzwungenen Schwingung festgestellt, welche bei Fremdsteuierung Frequenzänderungen in relativ weiten Grenzen erlaubt. Für einen rückgesteuerten Resonator ist die Frequenz durch die Phase zwischen Erreger- und Schwingungsausschlag des Flügels festgelegt, wie dies Abb. 48 b zeigt. So ist z. B. für den Größtausschlag V_1 eine Phasenverschiebung von $\varphi = \varphi_1 = 70^\circ$ vorhanden. Ist also durch die Rücksteuerung der Winkel φ festgelegt, (wie z. B. bei einem Röhrengenerator durch die Größe der Rückkopplungsglieder), so entspricht diesem Winkel eine ganz bestimmte Frequenz, auf welcher — und nur auf dieser — der Resonator sich erregen kann. Ändert φ , so ändert sich auch die Frequenz, bzw. die Abstimmung. Der Winkel φ wirkt also frequenzregulierend. (Da aber in unserem Falle die Dämpfung sehr groß ist, ändert der Schwingungsausschlag nur wenig.)

Die Annahme, daß sich ein Resonator in der Resonanzfrequenz, besser gesagt in der Eigenfrequenz der ungedämpften Schwingung errege, gilt nur für kleine Dämpfung. In unserem Falle tritt also der Größtausschlag von α immer unter einer bestimmten Verschiebung φ gegenüber α_K auf. Diese Verschiebung bedeutet aber auch eine Zeitdifferenz oder eine Laufzeit und das ist etwas, was offenbar ein Organismus in der Lage ist, herzustellen, z. B. als Zeitdifferenz zwischen Auslösung und Wirkung eines nervösen Reizes. Einem Winkel $\varphi = 360^\circ$ entspricht die Zeit einer Schwingungsperiode, z. B. $1/_{22}$ sec; dementsprechend einem Winkel $\varphi = 70^\circ$, eine Zeit von rund $1/_{100}$ sec, d. h. der von einem sensiblen Organe ausgelöste Reiz müßte in der Nervenleitung zum Arbeitsmuskel um $1/_{100}$ sec verzögert werden.

Damit ließen sich die bei Insekten beobachteten Frequenzvariationen, auch unter der Annahme eines rückgesteuerten Resonators, zwangslos erklären.

IV. NACHTRAG

Während der Drucklegung vorliegender Arbeit erschien eine Veröffentlichung, welche die neuesten Ergebnisse der Erforschung des Kräftehaushaltes bei fliegenden Insekten zusammenfaßt. (WIGGLESWORTH 1960.)

Nach WIGGLESWORTH geht der größte Teil der in den Flügeln enthaltenen Energie nicht durch Umsetzung in Wärme verloren, sondern es sollen 85% als potentielle Energie in der Elastizität des Flugapparates gespeichert werden. Als energiespendende Elemente nennt WIGGLESWORTH: Die Elastizität der Muskeln selbst, diejenige des Thoraxskelettes, und die elastischen Verbindungen an den Flügelbasen. An welchen Insektenarten und mit welchen Methoden die Resultate ermittelt wurden gibt der Verfasser nicht an.

Es braucht nicht besonders erörtert zu werden, daß eine derartige Energiespeicherung einen Flugapparat mit den Eigenschaften eines schwingungsfähigen Systems bedingt. Die von WIGGLESWORTH angegebene Energiespeicherung von 85% deckt sich praktisch mit den Werten unserer Berechnungen [III. B. 2. b. 7)].

Bei Insekten mit hoher Flugfrequenz erfolgen die Muskelkontraktionen derart rasch aufeinander, daß nach WIGGLESWORTH niemals jede Kontraktion durch einen Nervenreiz hervorgerufen werden kann. Hier tritt ein sog. «Schnapp-Mechanismus» in Erscheinung, der erstmals von BOETTIGER und FURSHPAN bei Dipteren beschrieben wurde (BOETTIGER 1952, 1954, 1957). Die Pleurite dieser Insekten sind relativ steif und widerstehen beim Beginn des Hebens oder Senkens vorerst der Bewegung der Flügel. Sobald jedoch ein gewisser Punkt erreicht ist, schnappen die Flügel in eine neue Lage, bei der sie vollständig gehoben oder gesenkt werden. In dem Augenblick, wo dieser «Schnapp-Mechanismus» spielt, werden die kontrahierenden Muskeln plötzlich entlastet, ihre Gegenspieler jedoch plötzlich gestreckt. Diese plötzliche Streckung soll die Muskeln zu wiederum sofortiger Kontraktion veranlassen und damit, ohne Nervenreize, eine rasche Kontraktionsfolge ermöglichen. Den Nerven verbleibt die Aufgabe, den Vorgang zu starten und die Muskeln in einem aktiven Zustand zu halten. Einmal im Betrieb, läuft der ganze Mechanismus weitgehend automatisch.

Da die Nerven außerstande sind, bei hoher Schwingungszahl die Frequenz des Flügelschlages zu bestimmen, folgerte WIGGLESWORTH, daß letztere durch die Eigenfrequenz des Flugapparates bestimmt wird. Es ist bemerkenswert, daß WIGGLESWORTH, vom Verhalten der Nerven ausgehend, ebenfalls das Vorhandensein eines Resonanzsystems als unumgänglich annimmt. Das erwähnte Verhalten der Flugmuskeln kann in mechanischem Sinne als Rücksteuerung gedeutet werden, entsprechend unseren Ausführungen [III. B. 2. b. 10)], mit dem Unterschied allerdings, daß nach WIGGLESWORTH der gleiche Muskel sowohl die Funktion des Generators als auch des Motors übernimmt.

Die Auffassung von WIGGLESWORTH bezieht sich nur auf Insekten mit Schnapp-Mechanismus. Ein solcher besteht bei den Libellen nicht (II. D. 4.). BOETTIGER hat jedoch nachgewiesen, daß die Dipteren in der Lage sind, Flügelbewegungen gleicher Frequenz, jedoch mit kleineren Amplituden auszuführen, ohne daß dabei der Schnapp-Mechanismus in Funktion tritt.

Nachtrag zu Seite 75.

Die Arbeit BOETTIGERS (1957) ist uns im Original erst während der Drucklegung unserer Arbeit zugänglich geworden. Nach BOETTIGER hat man sich in Serie zur Feder (Abb. 50) zusätzlich ein «kontraktiles Element» vorzustellen, welches sich unter Einwirkung einer Kraft (oder auch durch Stimulation) verkürzt und für das nichtlineare Verhalten — Linie O - B - C — verantwortlich ist. Dieses Element kann gleichzeitig zur Erzeugung der induzierten Kräfte dienen. BOETTIGER macht diese denn auch für die von ihm beobachtete Selbsterregung einer Schwingung eines isolierten Muskels, zusammen mit einer Masse, verantwortlich. Ob man das kontraktile Element als in Serie oder parallel zur Feder geschaltet annimmt, ist für das grundsätzliche Verhalten des Ersatzmechanismus ohne Bedeutung.

Acknowledgments

Wir danken den angehenden Biologen der Universität Bremen für viele interessante Diskussionen und Förderungen, besonders Herrn Dr. H. Lüderitz mit seiner großzügigen Unterstützung der Arbeitsergebnisse. Herrn Prof. Dr. W. Holst, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie Wilhelmshaven, sei herzlich gedankt für einen von ihm aufgenommenen Zeitlupenfilm, der uns durch seine Vermittlung vom «Institut für Film und Bild», Göttingen, zur Verfügung gestellt wurde.

Es ist uns eine angenehme Pflicht, allen zu danken, die unsere Arbeiten durch Anregungen förderten und uns durch Zuwendungen von Literatur oder Materialien behilflich waren. Herrn Prof. v. Holst, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie Wilhelmshaven, sei herzlich gedankt für einen von ihm aufgenommenen Zeitlupenfilm, der uns durch seine Vermittlung vom «Institut für Film und Bild», Göttingen, zur Verfügung gestellt wurde.

Besonderen Dank gebührt Herrn Dr. Werner Amsler, welcher uns in großzügiger Weise die Benützung der Versuchslaboratorien der Firma A. J. Amsler & Co. ermöglichte. In gleicher Weise möchten wir dem Stiftungsrate der J.-C. Fischer-Stiftung danken für die Zuwendung eines namhaften Beitrages an die Druckkosten, welcher die Veröffentlichung unserer Arbeit in vorliegendem Umfange ermöglichte.

References: 1. (1961) - Biophysikalische Untersuchungen an der Fliegenmücke von Asclepias curassavica L. *Z. Angew. Physiol.*, 20, 1-31.

2. (1962) - The light of the dioptric system of the house fly. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 264, 461-66.

3. (1963) - Flug der Mücken. XII. Der Aufbau des Flugapparates. *Wiss. Nachr. Naturw. Kl.*, 1, 101.

4. (1964) - Die physikalischen Methoden der Biophysik. *Z. angew. Physiol.*, 23, 1-22.

Symbole zu den Gleichungen der Dynamik

f	Flügelschlagfrequenz	C_T	Drehfederkonstante des Flügelgelenkes
f_1	Flügelschlagfrequenz für Größtausschlag	C_M	Drehfederkonstante der Flugmuskeln
f_0	Flügelschlagfrequenz für Resonanz (Eigenfrequenz des ungedämpften Systems)	C	Dynamische Gesamtdrehfederkonstante des Flugapparates = $C_T + C_M$
ω	Kreisfrequenz = $2 \cdot \pi \cdot f$	C'	Statische Drehfederkonstante des Flugapparates
ω_1	Kreisfrequenz = $2 \cdot \pi \cdot f_1$	C_d	Drehfederkonstante des Torsionsdrahtes der Messapparatur
ω_0	Kreisfrequenz = $2 \cdot \pi \cdot f_0$	J_F	Flügelträgheitsmoment
		J_0	Restträgheitsmoment
λ	Abstimmung = $\frac{f}{f_0}$	DL	Dämpfung des Flügels in der Luft
λ_1	Optimale Abstimmung = $\frac{f_1}{f_0}$	Di	Innere Dämpfung des Flugapparates
		D	Gesamtdämpfung des Flugapparates = $DL + Di$
α	Flügel-Winkelamplitude	MF	Moment der Trägheitskräfte eines Flügels
α_1	Größte Flügel-Winkelamplitude	MDL	Moment zum Ueberwinden des Luftwiderstandes eines Flügels
α_K	Erreger-Winkelamplitude	Md	Moment des Torsionsdrahtes der Messapparatur
V	Resonanzvergrößerung = $\frac{\alpha}{\alpha_K}$	NW	Wirkleistung eines Flügels zur Deckung des Auf- und Vortriebes und der Verluste
V_1	Maxim. Resonanzvergrößerung = $\frac{\alpha_1}{\alpha_K}$	NVi	Innere Reibungsverluste im Thorax
φ	Phasenverschiebung zwischen α und α_K	N	Gesamtleistung der Flugmuskeln = $NW + NVi$
φ_1	Phasenverschiebung zwischen α_1 und α_K	NB	Blindleistung der Trägheitskräfte eines Flügels
		η	Wirkungsgrad Muskel-Luft = $\frac{NW}{N}$

LITERATUR

- ATTILA, U. (1947): Betrachtung des Flügelschlages bei Insekten an Hand eines physikalischen Modells. *Acta ent. fenn.* 5, 1—9.
- BOETTIGER, E. G. und E. FURSHPAN (1952): The mechanics of flight movements in Diptera. *Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole* 102, 200—211.
- BOETTIGER, E. G. und E. FURSHPAN (1954): Mechanical properties of insect flight muscle. *J. cell. comp. Physiol.*, 44, 340.
- BOETTIGER, E. G. (1957): Triggering of the contractile process in insect fibrillar muscle. In *Physiological Triggers* (Ed. Bullock, T. H.) pp. 103—16., American Physiological Society.
- BROHMER, P.: Die Tierwelt Mitteleuropas. IV. Band, Insekten I. Teil, Verlag Quelle und Meier, Leipzig.
- CHADWICK, L. E. (1940): The wing motion of the dragonfly. *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, 35, 109—12.
- CHADWICK, L. E. (1951): Stroke amplitude as a function of air density in the flight Drosophilidae. *Biol. Bull., Wood's Hole*, 100, 15—27.
- CHAUVIN, R. (1949): *Physiologie de l'insecte*. Verlag Dr. W. Junk, Den Haag.
- CHAO, H.-F. (1953): The external Morphology of the Dragonfly *Onychogomphus*. *Ardens Nedham. Smithson. misc. Coll.* 122, no. 6.
- CLARK, H. W. (1940): The adult musculature of the Anisopterous dragonfly thorax (Odonata, Anisoptera). *J. Morph.*, 67, 523—565.
- DANZER, A. (1956): Der Flugapparat der Dipteren als Resonanzsystem. *Z. vergl. Physiol.*, 38, 259—83.
- DEMOLL, R. (1918): Der Flug der Insekten und der Vögel. Jena: Gustav Fischer.
- FORBES, W. T. M. (1943): The origine of wings and venational types in insects. *Amer. Midl. Nat.*, 29, 381—405.
- HOCKING, B. (1953): The intrinsic range and speed of flight of insects. *Tr. Roy. Entomol. Soc. London*, 104, 223—345.
- v. HOLST, E. und D. KÜCHENMANN (1941): Biologische und aerodynamische Probleme des Tierfluges. *Naturwiss.*, 29, S. 348.
- v. HOLST, E. (1943): Messungen an kleinen schwingenden Flächen. *Luftwissen* 10, S. 146.
- v. HOLST, E. (1950): Flugbewegungen bei Insekten. Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven. Hochschulfilm C 575 / 1950. Institut für Film und Bild, Bunsenstr. 10, Göttingen,
- HEIDERMANNS, C. (1931): Reizphysiologische Untersuchungen an der Flugmuskulatur von *Aeschna coerulea*. *Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol.*, 50, 1—31.
- HOLICK, F. S. J. (1940): The flight of the dipterous fly *Muscina stabulans* Fallén. *Phil. Trans. B*, 230, 357—90.
- v. LENDENFELD, R. (1881): Flug der Libellen. *Sitz der k. Akad. der Wissensch. Wien, Math. Natur. Classe* 83, 1. Abth.
- MITTELSTAEDT, H. (1950): Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen. *Z. vergl. Physiol.*, 32, 422—63.

- MAGNAN, A. (1934): Le vol des insectes. Paris.
- PRINGLE, J. W. S. (1949): The excitation and contraction of the flight muscles of insects. *J. Physiol.*, *108*, 226—32.
- PRINGLE, J. W. S. (1957): Insect flight. Cambridge University Press.
- ROEDER, K. G. (1951): Movements of the thorax and potential changes in the thoracic muscles of insects during flight. *Biol. Bull., Wood's Hole*, *100*, 95—106.
- RUSSENBERGER, M. (1956): Einige praktische Betrachtungen zu den Gleichungen erzwungener gedämpfter Schwingungen. *Schweiz. Techn. Zeitschrift*, *53*, 757—763.
- ROCH, R. (1922): Beitrag zur Physiologie der Flugmuskulatur der Insekten. *Biol. Zbl.*, *42*, 359—64.
- SARGENT, W. D. (1937): The internal thoracic Skeleton of the Dragonflies. *Ann. ent. Soc. Amer.*, *30*, 81—95.
- SNODGRASS, R. (1909): The Thorax of Insects and the articulation of the wings. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, *36*, 511—95.
- SNODGRASS, R. (1927): Morphology and mechanism of the insect Thorax. *Smithson. misc. Coll.*, *80*, no. 1.
- SOTAVALTA, O. (1947): The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. *Acta ent. fenn.*, *4*, 1—117.
- SOTAVALTA, O. (1950): Some details and theories of the problem of the flight of insects. Eighth international congress of Entomology. Axel R. Elfströms Boktryckeri AB., Stockholm.
- SOTAVALTA, O. (1952): The essential factor regulating the wing-stroke frequency of insects in wing mutilation and loading experiments and in experiments at subatmospheric pressure. *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, *15*, No. 2, 1—67.
- SOTAVALTA, O. (1954): The effect of wing inertia on the wing-stroke frequency of moths, dragonflies and cockroach. *Ann. ent. fenn.*, *20*, No. 3, 93—101.
- STELLWAAG, F. (1910): Studie über die Honigbiene. II. Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. *Z. wiss. Zool.*, *95*, 518—550.
- STELLWAAG, F. (1916): Wie steuern die Bienen während des Fluges. *Biol. Zbl.*, *36*, 30—44.
- WEIS-FOCH, T. (1956): Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Phil. Trans. B*, *239*, 459—510.
- WEIS-FOCH, T. and JENSEN, M. (1956): Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. B*, *239*, 415—58.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1960): Fuel and Power in flying insects. *The New Scientist*, 14 July 1960, Volume 8, Number 191.

Adressen der Verfasser:

H. RUSSENBERGER, Reallehrer, Belairstraße 11, Schaffhausen

M. RUSSENBERGER, Ingenieur, Tannenstraße 26, Schaffhausen