

Analiza użyłkowania skrzydeł na tle ich unerwienia
u *Stauroderus biguttulus* (L.) i *Tettigonia cantans* (Fuessl.)
(*Saltatoria*, Latreille) oraz *Phyllodromia germanica* (L.)
(*Dictyoptera*, Leach)

Analysis of the wings venation on the background of their
innervation in *Stauroderus biguttulus* (L.) and *Tettigonia can-*
tans (Fuessl.) (*Saltatoria*, Latreille) and in *Phyllodromia ger-*
manica (L.) (*Dictyoptera*, Leach)

napisała

WŁADYSŁAWA FUDALEWICZ-NIEMCZYK

Skrzydła przednie grają bardzo dużą rolę przy badaniach nad filogenezą i systematyką owadów. Ponieważ różnice w budowie rozpostartego skrzydła są stosunkowo łatwe do zaobserwowania, przeto właśnie one stanowiły najczęściej główne kryterium w klasyfikowaniu owadów. Najwięcej badań poświęcono ustaleniu homologii żyłek i ujednoczeniu ich terminologii, zwłaszcza od czasu, gdy stwierdzono, że skrzydła wszystkich *Pterygota* są modyfikacją jednolitego prymitywnego typu, zmienionego w drodze ewolucji. Prócz systematyki, użyłkowanie skrzydeł ma specjalnie duże znaczenie dla zagadnienia ewolucji owadów, na co zwrócono uwagę zwłaszcza w ostatnim czasie w związku z intensywnym rozwojem paleontologii owadów [25, 26].

Badania nad ustaleniem schematu użyłkowania skrzydeł, który można by zastosować do wszystkich rzędów owadów, zapoczątkował już H a g e n [16]. Autor ten wyróżnił 6 podłużnych żyłek: 4 główne i 2 będące odgałęzieniami żyłek głównych. Żyłki te nazwał, poczynając od przedniej krawędzi

skrzydła: *subcosta* (a), *mediana* (b), tylna gałąź *mediana* (b₁), przednia gałąź *submediana* (c₁), *submediana* (c) i *postcosta* (d) (fig. 1). Pomimo tego niektórzy entomolodzy, jak Graber [15] uważali nadal za rzecz zupełnie niemożliwą ustalenie homologii między żyłkami skrzydeł owadów należących do różnych rzędów. W r. 1886 ukazała się klasyczna praca Redtenbachera [31], w której autor po raz pierwszy ustalił jednolitą terminologię użytkowania skrzydeł prawie wszystkich rzędów owadów, potwierdził to licznymi ilustracjami, opierając się między innymi na pokrewieństwie tchawek do żyłek skrzydłowych. Jednak później Sharp (1895) w podręczniku entomologii nie podzielił poglądu Hagena i Redtenbachera uważając, że nie można prawdopodobnie przeprowadzić homologii w użytkowaniu skrzydeł owadów poszczególnych rzędów.

Redtenbacher [31] wyróżnił żyłki wypukłe i wklęsłe, przy czym te ostatnie miałyby tworzyć się w miejscu tchawek i byłyby żyłkami pierwszorzędnymi (głównymi), żyłki zaś wypukłe tworzyłyby się wtórnie, przez sfaldowanie i zgrubienie błony skrzydłowej. Żyłki oznaczył on cyframi rzymskimi, przy czym żyłki wypukłe cyframi nieparzystymi I, III, V, VII i IX, stosując dla nich nazwy: *vena costalis*, *v. radialis*, *v. medialis*, *v. cubitalis* i *v. analis*, natomiast żyłki wklęsłe parzystymi II, IV, VI, VIII i X. W wypadku, gdy część analna jest powiększona, używał dodatkowych cyfr XII i XIII; wśród żyłek parzystych nazwał tylko żyłkę II — *vena subcostalis*. Redtenbacher wyróżnił więc następujące żyłki: *vena costalis*, *v. subcostalis*, *v. radialis*, *v. medialis*, *v. cubitalis* i *v. analis*, z tym że *v. costalis* nie była przez niego uważana za oddzielną żyłkę, tylko za zgrubiały przedni brzeg skrzydła. Odgałęzienia od głównych żyłek oznaczył cyframi arabskimi np. III₂, III₃ itd.

Najdonioślejszą rolę w ustaleniu homologii użytkowania skrzydeł u owadów odegrały badania Comstocka—Needhama [9], którzy definitywnie ustalili jednolitą terminologię żyłek skrzydłowych i ich homologię, opierając się na olbrzymim materiale dotyczącym tak skrzydeł owadów dorosłych, jak i ich zawiązków u form larwalnych należących do wszyst-

kich rzędów owadów. Badacze ci przeanalizowali wszystkie opublikowane systemy użytkowania skrzydeł i opierając się na własnych obszernych badaniach ustalili następującą nomenklaturę żyłek:

| | |
|--------------------------|------------------------|
| <i>v. costalis</i> C | <i>v. medialis</i> M |
| <i>v. subcostalis</i> Sc | <i>v. cubitalis</i> Cu |
| <i>v. radialis</i> R | <i>v. analis</i> A |

Wprawdzie podobne systemy ogłosili uprzednio Brauer i Redtenbacher [6], Haase [16] i Spuler [36], jednakże wszyscy uważali, że *v. costalis* nie jest żyłką, lecz stanowi przednią krawędź skrzydła, a zatem podzielali pogląd Redtenbachera [31]. Comstock i Needham [9] po raz pierwszy wykazali zatem, że *v. costalis* jest prawdziwą żyłką główną, ponieważ powstaje na miejscu tchawki. Poza tym udowodnili, że żyłki IV i VI Redtenbachera nie istnieją w ogóle u *Lepidoptera*, *Diptera*, a w rzędach, w których można je znaleźć, są rozwinięte wtórnie. Odrzucili oni również teorię żyłek wklęsłych i wypukłych, opartą na rzekomo różnym sposobie ich powstawania. Wykazali także, że główne żyłki podłużne rozwijają się w związku z tchawkami, które określają ułożenie żyłek i ułatwiają ustalenie ich homologii. Wprawdzie o związku żyłek z tchawkami pisali już tacy autorzy, jak Semper [34], Landois [23] czy Adolph [1], ale tłumaczyli oni zupełnie błędnie proces tworzenia się żyłki, uważając, że mają one zupełnie odrębną strukturę od błony skrzydłowej. Natomiast Pancritius [27] i Schäffer [32], pomimo że przyjmowali obecność tchawek w zawiązkach skrzydeł, to jednak nie dostrzegali związku między tchawkami i użytkowaniem.

Comstock i Needham [9] podali także hipotetyczny schemat użytkowania skrzydeł, przez którego modyfikację mogły powstać użytkowania skrzydeł wszystkich rzędów owadów (fig. 2). W schemacie tym główne żyłki rozbiegają się wachlarzowo od podstawy skrzydła ku wierzchołkowi, a także ku przedniemu i tylnemu brzegowi skrzydła. Niektóre z nich rozgałęziają się, niektóre łączą z sąsiednimi za pomocą krótkich żyłek poprzecznych. Żyłki poprzeczne są tworami wtórnymi, są one pełne (nie mają światła), podobnie jak końcowe

części żyłek podłużnych. Comstock i Needham [9] uważali je za wyspecjalizowane resztki siatki pierwotnej (o której będzie jeszcze mowa).

System Comstocka-Needhama stanowi do dzisiejszego dnia podstawę przy oznaczaniu żyłek skrzydłowych owadów.

Obecnie przy przeprowadzaniu homologii żyłek nie można ograniczyć się tylko do zbadania przebiegu tchawek w związkach skrzydeł młodocianych form rozwojowych, ale należy wziąć pod uwagę wszystkie możliwe kryteria. Obok więc użytkowania skrzydeł form kopalnych należałoby także uwzględnić cechy w użytkowaniu form współczesnych, jak: a) przebieg tchawek, b) kształt żyłek, c) położenie żyłek, d) wklęsłość i wypukłość, e) staw skrzydłowy, f) *macrotrichia*. W dotychczasowych badaniach różni autorzy uwzględniali różne kryteria i dopiero Raggge [30] zebrał je razem, podkreślając wagę uwzględnienia wszystkich. Oczywiście nie wszystkie z nich grają jednakowo ważną rolę, np. *macrotrichia*, występujące normalnie na górnej powierzchni żyłek głównych, są często zupełnie zredukowane, a czasem mogą leżeć na żyłkach wtórnych; nie zawsze więc stanowią dostatecznie pewne kryterium. Podobnie teoria żyłek wklęsłych i wypukłych jest kwestionowana przez niektórych autorów (Comstock [8], Zaleski [43]). Jednakże sam Raggge [30] podkreślając, że przy homologizowaniu żyłek w skrzydłach należy brać pod uwagę możliwie wszystkie kryteria, nie uwzględnił wszystkich. Można dodać bowiem jeszcze jedno ważne kryterium, a jest nim przebieg nerwów oraz rozmieszczenie narządów zmysłowych. Kryterium to jest wprawdzie uciążliwe, bo wymaga barwienia żywego materiału i nie może być decydujące, może być jednak przydatne na równi z innymi.

Nerwy, jak wiadomo, przebiegają w żyłkach, na co zwrócił uwagę po raz pierwszy Semper [34]; obecnie są one opisywane przez wielu autorów. Zaciwilichowski [37—40] przypisywał im znaczenie filogenetyczne, podobnie jak inni badacze żyłkom, bowiem w wypadkach wątpliwych dzięki obecności nerwu można stwierdzić, czy dana żyłka istnieje, czy nie. Taką właśnie sporną żyłką jest żyłka brzeżna u karaczanów.

Jak wiadomo Handlirsch [18] m. in. na podstawie przebiegu tej żyłki wygłosił pogląd, że *Blattidae* należy wydzielić z rzędu prostoskrzydłych, u których *v. costalis* jest wyraźnie oddalona od przedniego brzegu skrzydła, podczas gdy u karaczanów biegnie ona samym brzegiem skrzydła. Jest poza tym kwestią sporną, czy w ogóle żyłka ta u karaczanów istnieje, czy nie, ponieważ nie zawsze da się stwierdzić istnienie odpowiedniej tchawki. Otóż tutaj nerw kostalny biegnący brzegiem skrzydła świadczyłby o obecności odpowiedniej żyłki i potwierdziłby teorię Handlirscha (u *Saltatoria* nerw ten jest oddalony od przedniego brzegu skrzydła).

Również umieszczenie niektórych narządów zmysłowych na górnej lub dolnej powierzchni skrzydła może pomóc przy ustalaniu homologii żyłek skrzydłowych. Chodzi tu zwłaszcza o kopułki występujące w grupach. I tak żyłka, która posiada na swej dolnej powierzchni grupy kopułek, może być tylko żyłką subkostalną, podczas gdy żyłka posiadająca grupy kopułek na powierzchni górnej może być oznaczona tylko jako *v. radialis*.

Na zagadnienie analogii między użyłkowaniem i unerwieniem skrzydeł zwrócił uwagę Prüffer [29] przy omawianiu skrzydeł w badaniach nad mikropterygizmem u motyli, jednakże temat ten nie został szerzej przez nikogo opracowany.

W pracy niniejszej chcę rozważyć sprawę zgodności użyłkowania skrzydeł z unerwieniem u 3 gatunków: *Phyllodromia germanica* (L.) (*Ordo: Dictyoptera* — karaczany), *Stauroderus biguttulus* (L.) i *Tettigonia* (= *Locusta*) *cantans* (Fuessl.) 2 ostatnie gatunki należą do rzędu *Saltatoria* — szarańczaki. Z uwagi na to, że karaczany mające wiele cech pierwotnych tylko pozornie mają skrzydła podobne do szarańczaków, wydaje się konieczne omówienie szarańczaków w porównaniu z karaczanami.

Z wymienionych 3 gatunków dwa, a to *Phyllodromia germanica* (L.) i *Stauroderus biguttulus* (L.), były opracowane przez Zaćwilichowskiego; opracowanie to dotyczyło unerwienia i narządów zmysłowych w skrzydłach, jednakże bez omówienia użyłkowania skrzydeł, *Tettigonia cantans* (Fuessl.) opracowany został natomiast przeze mnie [11].

Użytkowanie skrzydeł *Stauroderus biguttulus* (L.) (*Saltatoria: Acrididae*, Werner)

W skrzydłach *Stauroderus biguttulus* (L.) można wyróżnić żyłki: 1) okrężne, 2) podłużne (pierwszorządne i wtórne (dodatkowe i interkalarne), 3) żyłki poprzeczne i 4) siatkę pierwotną (fig. 3).

1. Żyłki okrężne biegną wzdłuż brzegów skrzydła lub stanowią jego brzeg. Powstają z siatki pierwotnej podobnie jak żyłki poprzeczne, a więc nie są poprzedzone występowaniem tchawek. W skrzydle przednim żyłka okrężna obiega całe skrzydło i według niektórych autorów [30] dzieli się na 3 oddzielne żyłki, a to: żyłkę okrężną przednią, distalną i tylną. W skrzydle tylnym występuje żyłka okrężna tylko w distalnej i tylnej części skrzydła, nie występuje natomiast w przedniej.

2. Żyłki podłużne można podzielić na żyłki pierwszorządne (główne) i wtórne.

U omawianego gatunku występuje 7 żyłek głównych, a to: *v. costalis*, *v. subcostalis*, *v. radialis*, *v. medialis*, *v. cubitalis*, *v. analis*₁ i *v. analis*₂.

V. costalis w skrzydle przednim jest wyraźnie oddalona od przedniego brzegu skrzydła, z którym łączy się mniej więcej w połowie jego długości. W skrzydle tylnym żyłka ta biegnie wzdłuż całej długości przedniego brzegu skrzydła. *V. costalis* jest zawsze pojedyncza nierozgałęziona.

V. subcostalis biegnie poza *v. costalis*, prawie równolegle do niej. U podstawy łączy się z żyłką C i R, a na swym distalnym końcu z distalną częścią żyłki okrężnej. *V. subcostalis* jest również zawsze pojedyncza.

V. radialis biegnie poza *v. subcostalis*, prawie równolegle do niej. W skrzydle przednim w swej podstawie przylega ściśle do *v. subcostalis*, w skrzydle tylnym jest natomiast od niej oddzielona. W swej distalnej części *v. radialis* dzieli się na przednią pojedynczą gałąź (*R*₁) i na tylną gałąź, tzw. sektor radialny (*R*_s) rozdzielający się grzebieniasto.

V. medialis u swej podstawy jest ściśle złączona w skrzydle przednim i tylnym z żyłką radialną (*v. radialis*), przy

czym miejsce rozdzielenia się tych dwu żyłek przypada zawsze na proksymalną połowę skrzydła. Wkrótce po opuszczeniu *v. radialis*, *v. medialis* dzieli się na 2 jednakowe gałęzie, łączące się z distalną częścią żyłki okrężnej. Należy zaznaczyć, że u *Paleodictioptera* i *Protorthoptera v. medialis* często wykazuje wyraźny podział na dwie gałęzie oznaczone jako *MA* i *MP*.

V. cubitalis wychodzi w obu parach skrzydeł z podstawy zbiorowej żyłki $R + M$ i dzieli się na 2 gałęzie (Cu_1 i Cu_2). Gałąź Cu_1 jest silniej rozwinięta od gałęzi Cu_2 . W związku z tym Ragge [30] twierdzi, że jedną z cech filogenezy *Acrididae* jest tendencja do zaniku żyłki Cu_2 . Żyłka Cu_1 w skrzydle przednim rozgałęzia się w części distalnej na 2 gałęzie mniej więcej na tym samym poziomie co *v. medialis*. Gałąź przednia biegnie do końca skrzydła, gałąź tylna łączy się z żyłką Cu_2 . W skrzydle tylnym Cu_1 jest zawsze pojedyncza. Żyłka Cu_2 jest zawsze w obu parach skrzydeł prosta, nierozgałęziona, przy czym w skrzydle tylnym jest zwykle krótsza i nie dochodzi do distalnej części żyłki okrężnej.

Żyłki analne w skrzydle przednim można oznaczyć jako 1A i 2A. Żyłka 1A biegnie tuż za żyłką Cu_2 i równolegle do niej na całej swej długości, kończąc się w żyłce okrężnej. Żyłka 2A jest żyłką prawie o połowę krótszą od żyłki 1A.

W skrzydle tylnym trudno jest przeprowadzić homologię żyłek analnych z powodu silnego rozwoju płatu analnego. Jedynie żyłka 1A nie budzi wątpliwości. Jeśli chodzi o przeprowadzenie homologii żyłek dalszych, to według Ragge [30], gdy przyjmiemy za kryterium przebieg tchawek, mogłyby zachodzić 3 możliwości:

- 1) wszystkie żyłki analne odgałęziają się od żyłki 2A,
- 2) istnieją żyłki 2A i 3A a od nich odchodzą dalsze gałęzie,
- 3) wszystkie żyłki analne są żyłkami głównymi i mogą nosić nazwy 2A, 3A, 4A, 5A itd.

Ragge [30] zaznacza, że dotychczasowe kryteria nie dają dostatecznej podstawy do oznaczenia żyłek analnych w skrzydle tylnym.

Wśród żyłek podłużnych wtórnych można wyróżnić żyłki interkalarne i dodatkowe.

W skrzydle przednim w polu¹ przedkostalnym leży 1 żyłka interkalarna (IPC), między żyłką przednią okrężną a żyłką kostalną. W polu radialnym występują żyłki interkalarne między gałęziami żyłki R_5 i między żyłkami R i MA (IR). W polu medialnym istnieją żyłki interkalarne między gałęziami żyłki M (IMA) oraz pomiędzy żyłką M i Cu_1 (IMP) (fig. 4).

W skrzydle tylnym w polu radialnym występuje zwykle żyłka interkalarna między żyłką R i MA (IR). W polu medialnym znajduje się zawsze żyłka interkalarna między żyłkami MA i MP (IMA). W polu analnym biegnie żyłka interkalarna między żyłkami $1A$ i $2A$ oraz między $2A_a$ i $3A$ (IA).

W skrzydle przednim występuje jedna żyłka dodatkowa — *vena analis accesoris*₁ ($1A_a$) pojedyncza, odchodząca z przodu od podstawy *vena analis*₁ i biegnąca tuż za szwem analnym (fig. 3).

W skrzydle tylnym jest kilka żyłek dodatkowych analnych. Pierwsza z nich to *vena analis accesoris*₂ odchodząca z podstawy żyłki $2A$ ku tyłowi skrzydła ($2A_e$). Jest ona zawsze rozgałęziona na 2 gałęzie już w proksymalnej połowie skrzydła, przy czym gałąź przednia jest silniej rozwinięta.

Dalszymi żyłkami dodatkowymi są żyłki wychodzące z podstawy wszystkich żyłek analnych ku przodowi, poczynwszy od *v. analis*₄ (*v. analis accesoris*_{4, 5, 6} itd.).

3. Żyłki poprzeczne. Są to żyłki krótkie, łączące 2 biegnące obok siebie główne żyłki podłużne. U *Stauroderus biguttulus* (L.) są one dość liczne tak w skrzydle przednim, jak i tylnym. Zwłaszcza na specjalną uwagę zasługuje w skrzydle przednim u *Acrididae* wykształcenie lub nie jednej żyłki poprzecznej, łączącej żyłkę M lub MP z żyłką Cu_1 i zamykającej pole medialne, oznaczanej jako żyłka poprzeczna środkowopachowa (*m-cu*). U omawianego gatunku żyłka ta nie występuje i została prawdopodobnie połączona z żyłkami M i Cu_1 .

4. Siatka pierwotna. Jest to siatka o żyłkach bezkierunkowych leżących pomiędzy żyłkami podłużnymi. Siatka

¹ Pole — przestrzeń leżąca między żyłkami. Każde pole (z wyjątkiem pola przedkostalnego) jest nazwane od żyłki, która tworzy jego przednią krawędź.

pierwotna i żyłki poprzeczne to po prostu różne stadia w rozwoju ewolucyjnym skrzydła. U *Acrididae* tworzenie się żyłek poprzecznych rozpoczyna się u wierzchołka skrzydła i posuwa się w kierunku jego podstawy. Wobec tego obszar występowania siatki pierwotnej świadczyłby o większej lub mniejszej prymitywności skrzydła. U *Stauroderus biguttulus* (L.) siatka pierwotna występuje jedynie w części nasadowej skrzydła przedniego, a zwłaszcza w polu kubitalnym i analnym (sięgając do połowy długości skrzydła), a natomiast nie ma jej zupełnie w skrzydle tylnym.

Porównanie przebiegu żyłek i unerwienia

Zasadniczo nerwy biegną w żyłkach głównych i wtórnych dodatkowych, żyłki wtórne interkalarne i poprzeczne są natomiast pozbawione nerwów.

U omawianego gatunku unerwienie skrzydeł jest bardzo proste, zwłaszcza w skrzydle przednim, przy czym Zaćwiliński [38] uważa to uproszczenie za wtórne. Wyraża się ono przede wszystkim: 1) zanikiem oddzielnego nerwu kostalnego a wytworzeniem odgałęzień od nerwu subkostalnego, biegnących w żyłce kostalnej (*Ramus costalis nervi subcostalis* i *Rami anteriores*), 2) złączeniem się nerwów: radialnego, medialnego i kubitalnego w jeden nerw, który ciągnie się przez całą proksymalną część żyłki radialnej, 3) występowaniem tylko jednego pojedynczego nerwu analnego.

Niemniej jednak przebieg nerwów jest zgodny z głównymi żyłkami podłużnymi. I tak w swych żyłkach biegną: gruby, pojedynczy nerw subkostalny i pojedynczy nerw analny₁, którego obecność upewniałaby, że żyłka ta jest słusznie odróżniana od żyłki dodatkowej (1A₀), pozbawionej nerwu. W części distalnej, gdzie biegną naprzemian żyłki główne z interkalarnymi, można po obecności nerwu łatwo je od siebie odróżnić. Distalne części nerwów biegną w żyłce R₁, sektorze radialnym (podkreślając jego charakter grzebieniasto-widlasty) oraz w żyłkach MA i MP, Cu₁ i Cu₂. Proksymalne części żyłki Cu₁ i Cu₂, pomimo że są pozbawione odpowiednich nerwów głównych, posiadają krótsze lub dłuższe odgałęzienia nerwowe odszczepione od wspólnego nerwu radio-medio-kubitalnego. W skrzydle

tylnym biegną w odpowiadających im żyłkach nerwy: kostalny i subkostalny, oraz w żyłce $R + M$ nerw radio-medio-kubitalny.

W części distalnej biegną nerwy w żyłkach R_s , MA i MP . Żyłki Cu_1 i Cu_2 nie mają oddzielnych nerwów podłużnych, ale dochodzą do nich i ciągną się w nich odcinkami odgałęzienia od nerwu radio-medio-kubitalnego. Pozbawiona jest odpowiedniego nerwu również żyłka $1A$, 4 dalsze żyłki analne mają natomiast pojedyncze nierozgałęzione nerwy odchodzące od wspólnego *n. analis communis*². Przebieg nerwów analnych potwierdza po pierwsze odrębność żyłki $1A$ w stosunku do wszystkich następnych, po drugie znów występowanie nerwów analnych tylko w żyłkach analnych głównych, a brak ich w żyłkach analnych dodatkowych, wskazuje, że żyłki te jako główne powinny być oznaczone $2A$, $3A$... do $7A$.

Użyłkowanie skrzydeł u *Stauroderus biguttulus* (L.) świadczy istotnie o ich prymitywności, co znajduje potwierdzenie w unerwieniu, a także w braku narządu chordotonalnego, występującego stale u wyższych rzędów owadów takich, jak: *Homoptera*, *Hymenoptera*, *Trichoptera*, *Lepidoptera*, *Diptera* i *Coleoptera*; nieobecność tego narządu jest regułą u przodków *Acrididae* [38].

Wnioski

W skrzydłach *Stauroderus biguttulus* (L.) można wyróżnić następujące charakterystyczne cechy:

1. Zgodność unerwienia z użyłkowaniem, pomimo wtórnego uproszczenia unerwienia.
2. Wspólną nasadę żyłek Sc , R i M (lecz nie Cu) w skrzydle przednim.
3. Wspólną nasadę żyłek R i M w skrzydle tylnym.
4. Rozwidlenie żyłki M na MA i MP (cecha pierwotna).
5. Występowanie żyłek Cu_1 i Cu_2 oraz tendencję w kierunku redukcji żyłki Cu_2 , zwłaszcza w skrzydle tylnym.

² W opisie Zaćwilichowskiego [38] tylko 4 żyłki analne mają nerwy, tymczasem na dostępnych mi preparatach widać 6 nerwów analnych biegnących w żyłkach od $2A$ do $7A$.

6. Dość dobrze rozwinięte żyłki interkalarne.
7. Przewagę żyłek poprzecznych nad siatką pierwotną.

Użytkowanie skrzydeł u *Tettigonia cantans* (Fuessl.) (*Saltatoria: Tettigoniidae*, Ander)

Żyłki skrzydłowe (fig. 5 i 6) można u tego gatunku sklasyfikować w ten sam sposób co u *Stauroderus biguttulus* (L.).

1. Żyłka okrężna biegnie w skrzydle przednim dokoła skrzydła, przy czym u podstawy skrzydła jest nieco słabiej rozwinięta.

W skrzydle tylnym żyłka okrężna występuje tylko w distalnej części skrzydła jako przedłużenie żyłki kostalnej oraz na tylnym brzegu skrzydła, zanikając w kierunku podstawy skrzydła.

2. W skrzydle przednim jest siedem żyłek podłużnych głównych. Są to: *v. costalis*, *v. subcostalis*, *v. radialis*, *v. medialis*, *v. cubitalis*, *v. analis*, i *v. analis*₂.

V. costalis jest dość miernie rozwinięta, znacznie oddalona od przedniego brzegu skrzydła, wskutek czego pole przedkostalne zajmuje znaczny obszar. Oddaje ona liczne odgałęzienia w kierunku przedniego brzegu skrzydła i dochodzi co najmniej do połowy długości skrzydła. W skrzydle tylnym *v. costalis*, podobnie jak u omawianego uprzednio *Stauroderus biguttulus* (L.), jest dobrze rozwinięta i biegnie wzdłuż przedniego brzegu skrzydła. Jest ona prosta, nierozgałęziona.

V. subcostalis w obydwu skrzydłach jest bardzo dobrze rozwinięta. W skrzydle przednim przybiera ona kształt lekko esowaty, kończąc się blisko wierzchołka skrzydła. Początkowo biegnie ona tuż za *v. costalis*, potem jednak żyłki te odchodzą od siebie, przez co powiększa się środkowa część pola kostalnego. *V. subcostalis* posiada również liczne dodatkowe gałęzie biegnące w kierunku przedniego brzegu skrzydła. W skrzydle tylnym *v. subcostalis* biegnie równolegle do *v. costalis* w niedalekiej odległości od niej. Oddaje ona kilka odgałęzień w stronę przedniego brzegu skrzydła, poza tym pomiędzy nią a *v. costalis* leżą żyłki poprzeczne.

V. radialis leży bezpośrednio za *v. subcostalis* i ciągnie się na całej swej długości równolegle do niej w obu parach skrzy-

deł. Powierzchnia pola subkostalnego w skrzydle tylnym obejmuje prawie taką samą szerokość co pola kostalnego, w skrzydle przednim kształt pola subkostalnego może się natomiast różnić od pola kostalnego. *V. radialis* dzieli się w połowie skrzydła na 2 gałęzie: R_1 i R_s . Żyłka R_1 jest nierozgałęziona, żyłka R_s natomiast rozgałęzia się grzebieniasto, w sposób typowy dla prymitywnych skrzydeł. W skrzydle tylnym rozgałęzienie *v. radialis* zachodzi dopiero w distalnej części skrzydła. R_s w skrzydle przednim jest zupełnie wolna, tzn. nie łączy się żadnym swym odgałęzieniem z żyłką następną. W skrzydle tylnym żyłka R_s łączy się z żyłką MA_1 . Należy zaznaczyć, że R_s tuż po odszczepieniu się od głównej żyłki R przybiera postać żyłki poprzecznej, zupełnie nie podobnej do głównej gałęzi R_s . Żyłka ta łączy się wkrótce z żyłką MA_1 . R_1 jest nierozgałęziona w skrzydle przednim, w skrzydle tylnym natomiast oddziela ku przodowi krótką gałąź tuż przed zakończeniem swego przebiegu w żyłce okrężnej. R_s jest oczywiście rozgałęziona w obu parach skrzydeł, przy czym w skrzydle tylnym ilość odgałęzień jest mniejsza.

V. medialis różni się znacznie w skrzydle przednim i tylnym i dlatego omówię je oddzielnie. W skrzydle przednim jest ona położona niedaleko za *v. radialis*. Dzieli się ona już w proksymalnej połowie skrzydła na 2 gałęzie oznaczone jako MA i MP . Żyłka MA dochodzi prawie do żyłki okrężnej niedaleko wierzchołka skrzydła, podczas gdy żyłka MP łączy się z żyłką Cu_1 i kończy się w żyłce okrężnej tylnego brzegu skrzydła. Żyłka MA oddaje ku tyłowi kilka gałęzi dodatkowych, kończących się w żyłce okrężnej. Żyłka MP oddaje również parę odgałęzień w kierunku tylnego brzegu skrzydła, które jednak stopniowo przechodzą w nieregularną siatkę pierwotną, bogatą w tej części skrzydła.

W skrzydle tylnym *v. medialis* rozwidła się w proksymalnej części skrzydła na żyłki MA i MP , przy czym *v. MA* jest lepiej rozwinięta od *v. MP*. Żyłka MA rozwidła się znowu na MA_1 i MA_2 , przy czym pierwsza z nich łączy się wkrótce z żyłką R_s . *V. MP* łączy się z *v. cubitalis*₁, tworząc wspólną żyłkę dochodzącą do żyłki okrężnej tylnego brzegu skrzydła. Żyłka MP tuż po połączeniu się z żyłką Cu_1 oddaje dodatkową

żyłkę nazwaną MP_a , łączącą się z żyłką MA_2 i dochodzącą z nią razem do wierzchołka skrzydła. Powierzchnia zawarta między żyłkami R i M jest prawie taka sama, jak między żyłkami Sc i R oraz C i Sc .

V. cubitalis ma różny kształt w obu parach skrzydeł, przeto również omówię ją oddzielnie dla I i II pary skrzydeł. W skrzydle przednim omawiana żyłka wykazuje duże różnice u samic i u samców, w związku z wykształceniem u samców narządu stridulacyjnego. *V. cubitalis* u samic już u podstawy skrzydła dzieli się na 2 gałęzie: Cu_1 i Cu_2 . Żyłka Cu_1 łączy się z *v. MP*. Żyłka Cu_2 biegnie prosto ku tylnemu brzegowi skrzydła.

Przebieg *v. cubitalis* wymaga obszerniejszego omówienia, ponieważ u samców w tylnej części skrzydła wykształcony jest narząd stridulacyjny i w związku z tym *v. cubitalis* ma zupełnie inny przebieg niż u samic. Przebieg tej żyłki utrudnia wyjaśnienie żyłek u *Tettigoniidae*, tak że niemal każdy autor podaje inne oznaczenie żyłek, z których jest zbudowany narząd stridulacyjny. Dla porównania podam kilka przykładów.

K n e t s c h [21] opisując ten narząd u *Tettigonia viridissima* (L.) i *Tettigonia cantans* (Fuessl.) (fig. 7) nie podaje wprawdzie dokładnego oznaczenia żyłek, ale z tekstu wynika, że żyłka stridulacyjna wykształcona jest z żyłki kubitalnej, brzegi lusterka tworzą odgałęzienia żyłek kubitalnych i analnych.

S i m m [35] opisuje w ogólnych zarysach narząd stridulacyjny u *Tettigonia viridissima* (L.), ale nie podaje żadnej nazwy dla żyłek, poza *vena stridens*.

E i d m a n n [10] podaje rysunek (fig. 8) nasady skrzydła przedniego u *Decticus verrucivorus* (L.), z którego wynika, że narząd stridulacyjny prawdopodobnie wraz z żyłkami otaczającymi jest wykształcony przez żyłki kubitalne.

C h o p a r d [7] podaje rysunek nasady przedniego skrzydła *Tettigonia viridissima* (L.) (fig. 9) ze zgołą innym oznaczeniem żyłek. Według niego *vena stridens* utworzona jest przez *v. analis*, a żyłki Cu i Cup stanowią krawędź lusterka.

Zupełnie inaczej opisuje użytkowanie tej części skrzydła na przykładzie *Tettigonia viridissima* (L.) R a g g e [30] (fig. 10). Według niego żyłka Cu_1 po oddzieleniu się u nasady skrzydła

od żyłki Cu_2 biegnie tuż za *v. medialis* i dzieli się na 2 gałęzie: Cu_{1a} i Cu_{1b} . Pierwsza z nich łączy się z żyłką *MP*, druga zagina się ostro ku tyłowi w kierunku nasady skrzydła i rozwidlając się tworzy przedni distalny brzeg lusterka w skrzydle prawym lub odpowiedniej struktury w skrzydle lewym. Żyłka Cu_2 zagina się ku tyłowi, tworząc żyłkę stridulacyjną skrzydła lewego, a proksymalny brzeg lusterka skrzydła prawego.

Jak widać z powyższego *vena stridens* według Kne-tsch a [21] (prawdopodobnie) i według Raggego [30] utworzona jest z żyłki Cu_2 , natomiast według Chopard a [7] z żyłki analnej. Żyłka oznaczona jako *Cu*, przez Raggego uważana jest przez Chopard a za szew (jak wynika z rysunku). Ragge jednak pomimo bardzo dokładnego i skrupulatnego oznaczenia żyłek pominął zupełnie żyłkę oznaczoną przez Chopard a jako *Cup*, a stanowiącą u Kne-tsch a bazalną krawędź lusterka, zaznaczając, że *v. stridens* jest proksymalnym brzegiem lusterka, co nie odpowiada rysunkowi (fig. 10).

W opisywanej przeze mnie *Tettigonia cantans* (Fuessl.) oznaczyłam żyłki tej części skrzydła również nieco inaczej (fig. 5). Przede wszystkim żyłka oznaczona jako Cu_1 przez Raggego [30] na większości preparatów nie występuje wyraźnie, można więc sądzić, że jest to szew, podobnie jak to uważa Chopard [7]. Na niektórych tylko preparatach można by tę „strukturę“ uznać za definitywną żyłkę i wtedy miałaby ona zupełnie podobny przebieg jak w skrzydle samicy. Przyjmując jednak za punkt wyjścia skrzydło, gdzie jej brak, oznaczyłam kolejno żyłki jak na fig. 5. *Vena stridens* byłaby więc częścią żyłki Cu_1 . Żyłka Cu_2 po oddzieleniu się od żyłki Cu_1 biegnie równolegle do *vena stridens* i daje wraz z dochodzącą tu distalną częścią *vena analis* tylny brzeg lusterka skrzydła lewego, podczas gdy pozostałe brzegi utworzone są przez gałęzie żyłki Cu_1 . W skrzydle prawym *v. analis* nie łączy się z żyłką Cu_2 . Właściwe lusterko znajduje się w skrzydle prawym jako cienkościenna błona rozpięta na otaczających ją żyłkach. W skrzydle lewym żyłki otaczające oddają do środka liczne odgałęzienia łączące się ze sobą w różny sposób.

Jak widać, dotychczasowe przeprowadzanie homologii ży-

lek narządu stridulacyjnego nie jest zgodne i trudno na podstawie dotychczasowych kryteriów ustalić, który z autorów ma całkowitą rację. W tym wypadku kryterium korelacji między przebiegiem żyłek i nerwów rozwiązuje ten problem zupełnie; *n. cubitalis*₁ i *n. cubitalis*₂ mają przebieg zgodny z odpowiednimi żyłkami. Nigdy *n. cubitalis*₁ u samców nie biegnie wzdłuż „struktury“ położonej w tym miejscu, gdzie u samic biegnie żyłka *Cu*₁, wobec czego tej „struktury“ nie można na podstawie kryterium unerwienia uznać za definitywną żyłkę oznaczoną przez *Raggego v. Cu*₁.

Drugą niezgodność stanowi asymetryczne czy symetryczne występowanie *vena stridens*. Według prawie wszystkich wymienionych autorów *vena stridens* występuje u *Tettigonia viridissima* (L.) czy *Tettigonia cantans* (Fuessl.) jedynie na skrzydle lewym, natomiast skrzydło prawe jest jej zupełnie pozbawione. *Eidmann* [10] wspomina, ale bez podania gatunku, że *v. stridens* może występować na każdym skrzydle przednim. *Knetsch* [21] uważa, że tylko skrzydła *Clonia vittata* (Thbg.) mają tę właściwość. Stanowisko takie jest tym dziwniejsze, że już *Landois* [22] pisze, że także prawe skrzydło ma na swojej dolnej stronie żyłkę stridulacyjną, ale nieco słabiej rozwiniętą, a *Graber* [14] uważa nie tylko, że żyłka stridulacyjna jest rozwinięta obustronnie, ale posuwa się dalej przypuszczając, że przy pilnym obserwowaniu można by dostrzec, że niektóre *Locustidae* stridulują skrzydłami na przemian. Jak stwierdziłam na badanym przeze mnie gatunku, w skrzydle prawym, które jest w tej części słabiej od lewego schitynizowane, widać wyraźnie charakterystyczne dla *v. stridens* guzki. Obserwacje te potwierdzają stanowisko *Landois* i *Grabera*, a przeczą stanowisku *Knetscha*, *Simma*, *Choparda* i *Raggego*. Skrzydło lewe ma żyłkę stridulacyjną o wiele silniej rozwiniętą, czego nie można powiedzieć o guzkach, które są takie same w obydwu skrzydłach.

W skrzydle tylnym *v. cubitalis* dzieli się już u podstawy skrzydła na 2 żyłki: *Cu*₁ i *Cu*₂. Żyłka pierwsza łączy się poza połową długości skrzydła z żyłką *MP*, żyłka druga biegnie natomiast prosto do żyłki okrężnej distalnej bez żadnych rozgałęzień.

W skrzydle przednim występują 2 żyłki analne (1A i 2A). Biegną one równolegle do siebie, przy czym 1A może łączyć się z *v. Cu₂*. U samców *v. 1A* w skrzydle prawym kończy się przed dojściem do tylnego brzegu skrzydła, w skrzydle lewym łączy się ponownie z żyłką *Cu₂*, tworząc tylną krawędź lusterka. Żyłka 2A może być u samców nawet zupełnie zredukowana.

W oznaczeniu żyłek analnych przez różnych autorów istnieją również niezgodności, wynikające z powyższych rozważań nad *v. cubitalis*.

W skrzydle tylnym *Tettigonia cantans* (Fuessl.), podobnie jak u *Stauroderus biguttulus* (L.), jest rzeczą trudną ustalenie homologii żyłek analnych. Jedynie żyłka 1A nie budzi zastrzeżeń. Biegnie ona początkowo równolegle do *v. Cu₂*, potem w swej części distalnej zagina się ku tylnemu brzegowi skrzydła. Dalsze żyłki występujące u *Tettigonia cantans* (Fuessl.) w ilości od 2A do 7A nie dają się z całą pewnością oznaczyć.

W przednim skrzydle *Tettigonia* powierzchnie leżące między żyłkami głównymi i ich rozgałęzieniami są wypełnione siatką pierwotną lub żyłkami poprzecznymi, żyłek interkalarnych więc zupełnie nie ma. W skrzydle tylnym żyłki te są dosyć częste i pozostają w ścisłym związku ze sfalowaniem pola kubito-analnego. Najbardziej ku przodowi położoną żyłką interkalarną jest żyłka oznaczona jako *IMP*, leżąca w polu *MA₂*.

Żyłki dodatkowe występują powszechnie w skrzydle przednim *Tettigonia*. Pojawiają się one jako odgałęzienia od *v. costalis* i *v. subcostalis*. W polu *R₁* jest kilka żyłek poprzecznych o skośnym przebiegu, wobec czego można by je również uznać za żyłki dodatkowe. Dobrze rozwinięte żyłki dodatkowe znajdują się również w polu *MA* i *MP*.

W skrzydle tylnym żyłki dodatkowe nie są tak częste, *v. costalis* nie odszczepia ich nigdy. Żyłki leżące pomiędzy nią a *v. Sc*, jeżeli mają przebieg skośny, mogą być oznaczone jako dodatkowe. Żyłka *R₁* może mieć dodatkową żyłkę blisko wierzchołka skrzydła, żyłka *MP + Cu₁* posiada charakterystyczną przednią żyłkę dodatkową, oznaczoną jako *MP_a*. W płacie kubito-analnym nie występują żyłki dodatkowe.

3. Żyłki poprzeczne. W ewolucyjnym rozwoju skrzydeł owadów wytwarzanie się żyłek poprzecznych idzie w parze z zanikiem siatki pierwotnej. Występuje to zjawisko u *Tettigonia* również w skrzydle tylnym, podczas gdy w skrzydle przednim powstawanie żyłek poprzecznych nie powoduje zaniku archedykcji. Oba typy żyłek są dobrze rozwinięte w polach pomiędzy podłużnymi żyłkami. Najliczniej występują żyłki poprzeczne w skrzydle przednim w polu kostalnym, subkostalnym, radialnym i MA.

W skrzydle tylnym błona między żyłkami podłużnymi jest całkowicie poprzecinana żyłkami poprzecznymi, ale w części distalnej skrzydła są one czasem zastąpione przez siatkę pierwotną.

4. Siatka pierwotna. U *Tettigonia cantans* (Fuessl.) archedykcje rozciągają się na całe skrzydło przednie, z wyjątkiem narządu stridulacyjnego u samców. W skrzydle tylnym zwykle nie ma siatki pierwotnej, a jeżeli występuje, to tylko w distalnej części skrzydła.

Porównanie przebiegu żyłek i unerwienia

Unerwienie skrzydeł *Tettigonia cantans* (Fuessl.) jest bardzo bogate i jak najbardziej zgodne z użytkowaniem. W skrzydle przednim można wyróżnić następujące nerwy: *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis*, *n. cubitalis* i *n. anales*. Wszystkie wymienione nerwy ciągną się w odpowiadających im żyłkach od nasady skrzydła do końca żyłek. Nerwy: kostalny i subkostalny oddają szereg odgałęzień zgodnych z przebiegiem żyłek dodatkowych. Ponadto podkreślić należy zgodność rozgałęzień nerwu sektorального z odpowiednią żyłką (typu grzebieniowego), co potwierdza pierwotny charakter żyłki R_s .

Brak oddzielnego nerwu medialnego zastępują w części nasadowej liczne gałązki odszczepiane od wspólnego nerwu radiomedialnego, a dalej nerwy: poprzeczno-medialne, tak że żyłki MA i MP mają już dobrze rozwinięte odpowiednie nerwy.

W skrzydle tylnym unerwienie jest również zgodne z użytkowaniem. Wyraża się to w przebiegu głównych gałęzi nerwo-

wych w odpowiednich żyłkach, a to: *n. costalis*, *n. subcostalis*, *n. radialis* i *n. anales* I-VII. Na specjalną uwagę zasługują nerwy analne. Jak już wspomniałam, ustalenie dokładnej homologii żyłek analnych w skrzydle tylnym jest rzeczą trudną. Kryterium „nerwowe“ przychodzi i tu z pomocą. Otóż *n. analis* I odszczepia się bardzo wczesnie od wspólnego nerwu analnego i biegnie jako pojedyncza gałąź w żyłce 1A. Wszystkie dalsze nerwy analne (*n. anales* II-VII) już w nasadzie skrzydła rozchodzą się wachlarzowato od wspólnego nerwu. Unerwienie więc części analnej podkreśla odrębność żyłki 1A od wszystkich następujących, a wnikanie oddzielnych nerwów do poszczególnych żyłek analnych potwierdzałoby oznaczenie ich jako 2A, 3A itd.

Nerwy występują w żyłkach pierwszorzędnych i wtórnych dodatkowych, nie ma ich natomiast zupełnie w żyłkach wtórnych interkalarnych.

Podobnie jak u *Strauroderus*, na pierwotność skrzydła wskazuje brak narządu chordotonalnego.

Wnioski

W skrzydłach *Tettigonia cantans* (Fuessl.) można wyróżnić następujące charakterystyczne cechy:

1. Całkowitą zgodność przebiegu żyłek podłużnych z nerwami.
2. Rozdział skrzydła na płat kosto-medialny i kubitoanalny.
3. Wspólną nasadę żyłek R i M w skrzydle przednim.
4. Rozwidlenie żyłki M na MA i MP.
5. Połączenie żyłki R_s z żyłką MA w skrzydle tylnym.
6. Rozdzielenie żyłki Cu na Cu_1 i Cu_2 już w nasadzie skrzydła.
7. Połączenie żyłki Cu_1 z MP u samic.
8. Wykształcenie narządu stridulacyjnego u samców.
9. Rozwój lusterka w skrzydle prawym u samców.
10. Brak żyłek interkalarnych w skrzydle przednim.
11. Równoczesne występowanie żyłek poprzecznych i siatki pierwotnej w skrzydle przednim.

Użytkowanie skrzydeł *Phyllodromia germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattidae, Stephens)

V. costalis leży wzdłuż przedniego brzegu w obu parach skrzydeł, lecz jest bardzo zredukowana (fig. 11), *v. subcostalis* natomiast jest zupełnie dobrze rozwinięta i może odszczepiać w kierunku przedniego brzegu skrzydła dodatkowe gałęzie. Najsilniej rozwinięta jest jednak żyłka radialna. W skrzydle przednim oddaje ona do przodu szereg odgałęzień równoległe biegnących ku przedniemu brzegowi skrzydła. Sektor radialny mały, grzebieniowy. *V. medialis* jest dobrze rozwinięta i dzieli się dichotomicznie, co świadczy o prymitywności skrzydła. *V. cubitalis* rozgałęzia się już u podstawy skrzydła na żyłki Cu_1 i Cu_2 . *V. Cu_1* jest rozgałęziona, podczas gdy *v. Cu_2* jest zwykle pojedyncza. W skrzydle przednim tworzy ona tylny brzeg szwu kubitalnego, w skrzydle tylnym może łączyć się distalnie z gałęzią Cu_1 . Według R a g g e g o [30] pierwsza żyłka analna w skrzydle przednim u *Blattidae* jest bardzo słabo rozwinięta i dlatego w bardzo silnie schitylizowanym skrzydle — niewidoczna. Tymczasem u *Ph. germanica* (L.) żyłka 1A jest dobrze rozwinięta i podobnie jak u *Stauroderus biguttulus* (L.) i *Tettigonia cantans* (Fuessl.) oznaczenie jej nie sprawia trudności. Słuszność oznaczenia jej jako 1A potwierdza przebieg nerwu analnego I [38], który bardzo wcześnie oddziela się od wspólnego nerwu analnego. W skrzydle tylnym *v. 1A* jest dobrze rozwinięta. W skrzydle przednim jest kilka żyłek analnych oznaczonych jako 2A, 3A itd., ale przeprowadzenie ich homologii z odpowiednimi żyłkami u innych gatunków tej rodziny lub u gatunków poprzednio omówionych według kryteriów używanych przez poprzednich autorów jest rzeczą niemożliwą. Przeprowadzenie homologii umożliwia przebieg nerwów analnych II-V, które rozgałęziając się w nasadzie skrzydła najpierw na 2, potem na 4 gałęzie, biegną zgodnie z odpowiadającymi im żyłkami.

Żyłek interkalarnych nie ma, natomiast jest tu silny rozwój żyłek dodatkowych, wskutek czego skrzydło karaczana odbiega od schematu skrzydła hipotetycznego.

Porównanie użyłkowania skrzydeł z przebiegiem nerwów

U *Ph. germanica* (L.) unerwienie skrzydła zwłaszcza przedniego, pokrywa się całkowicie z użyłkowaniem. Wyrażone to jest nie tylko w przebiegu żyłek głównych ale i w przebiegu żyłek wtórnych dodatkowych. Można śmiało powiedzieć, że nie ma tu ani jednej żyłki, w której nie występowałby odpowiedni nerw. Zgodność ta wystąpiła tak silnie niewątpliwie dlatego, że w skrzydłach *Ph. germanica* (L.) brak jest żyłek interkalarnych (w których nerwy nie występują), bardzo silnie natomiast rozwinęły się żyłki dodatkowe, posiadające odpowiednie odgałęzienia od głównych pni nerwowych.

W skrzydle tylnym zgodność ta jest również bardzo duża w płacie przednim oraz w przedniej części płatu tylnego; tylna część płatu analnego jest pozbawiona nerwów, co można tłumaczyć znacznym powiększeniem płatu analnego w skrzydle tylnym.

Wnioski

Skrzydła *Ph. germanica* (L.) charakteryzują się następującymi cechami:

1. Całkowitą zgodnością użyłkowania z unerwieniem.
2. Występowaniem *v. costalis* brzeżnie.
3. Dobrze rozwiniętą *v. radialis*.
4. Podziałem żyłki Cu na Cu_1 i Cu_2 .
5. Słabo rozwiniętą żyłką sektoralną.
6. Dużym płatem analnym w skrzydle tylnym.
7. Dużą ilością żyłek dodatkowych.

Wspólne cechy skrzydeł *Stauroderus biguttulus* (L.) i *Tettigonia cantans* (Fuessl.)

1. Duża zgodność użyłkowania z przebiegiem nerwów, nawet w wypadku wtórnego uproszczenia unerwienia. Zgodność ta jest wyrażona zawsze w nerwach: kostalnym, subkostalnym, radialnym, i analnych, a niekiedy i w nerwach: medialnym i kubitalnym, przy czym nerwy występują w żyłkach głównych i wtórnych dodatkowych.

2. Brak narządu chordotonalnego.

3. Submarginalny przebieg *v. costalis* w skrzydle przednim.
4. Żyłka R_s typu grzebieniowego.
5. Podział żyłki M na MA i MP .
6. Podział żyłki Cu na Cu_1 i Cu_2 .
7. Występowanie siatki pierwotnej na całym przednim skrzydle, a przynajmniej w jego proksymalnej części (cecha pierwotna).
8. Obecność żyłek dodatkowych i interkalarnych.

Porównanie skrzydeł omawianych trzech gatunków

Skrzydła omówionych gatunków owadów wykazują wprawdzie niewątpliwe podobieństwo w kształcie i wyglądzie (np. duży płat analny w skrzydle tylnym), niemniej różnice w użytkowaniu i unerwieniu skrzydeł są bardzo duże.

Najważniejsza różnica dotyczy przebiegu, wyglądu oraz położenia *v. costalis* i *n. costalis*. U *Ph. germanica* (L.) *v. costalis* jest bardzo słabo rozwinięta, biegnie wzdłuż przedniego brzegu skrzydła. *N. costalis* jest również bardzo słabo rozwinięty, pojedynczy. U *Saltatoria* natomiast *v. costalis* i *n. costalis* są znacznie oddalone od przedniego brzegu skrzydła i są bardzo dobrze rozwinięte. Oddają dużo odgałęzień w kierunku przedniego brzegu skrzydła. W związku z tym pole przedkostalne jest u *Saltatoria* bardzo duże, podczas gdy u *Ph. germanica* (L.) zupełnie go nie ma.

V. subcostalis i odpowiedni nerw u *Saltatoria* są bardzo dobrze rozwinięte, posiadają liczne odgałęzienia, podczas gdy u *Ph. germanica* (L.) *v. subcostalis* jest krótka, pojedyncza. *N. subcostalis* jest również krótki.

Żyłka radialna jest wszędzie bardzo dobrze rozwinięta, ale u *Ph. germanica* (L.) posiada bardzo liczne żyłki dodatkowe, których brak u szarańczaków.

V. medialis u *Ph. germanica* (L.) jest o wiele silniej rozwinięta aniżeli u *Saltatoria*. Rozgałęzienia się zwykle na 4, a czasem więcej ramion. Nerw medialny jest również znacznie lepiej rozwinięty.

Żyłka Cu dzieli się w nasadzie skrzydła u wszystkich 3 gatunków na 2 gałęzie: Cu_1 i Cu_2 . Nerwy Cu_1 i Cu_2 mają na ogół przebieg zgodny z żyłkami, lecz u *Ph. germanica* (L.)

brak jest zupełnie nerwu biegnącego w żyłce Cu_2 . Wprawdzie Zaćwilichowski [39] wyróżnia u *Ph. germanica* (L.) 4 nerwy kubitalne, ale wszystkie odnoszą się do rozgałęzień żyłki Cu_1 .

Płat analny u *Ph. germanica* (L.) jest większy aniżeli u *Saltatoria* i posiada więcej żyłek analnych.

Uwzględniając powyższe dane porównawcze, należy stwierdzić, że jedyną wspólną cechą występującą w skrzydłach omawianych 3 gatunków jest rozdzielenie żyłki Cu w nasadzie skrzydła na żyłki Cu_1 i Cu_2 , natomiast różnice są tak duże, że słusznie zaliczono *Ph. germanica* (L.) nie tylko do innego rzędu: *Dictyoptera* (Leach), ale nawet do innego nadrzędu — *Blattopteroidea* [25-26], podczas gdy *Saltatoria* (Latreille) zaliczane są do nadrzędu *Orthopteroidea* (Handlirsch).

Zakończenie

Jak wynika z przedstawionych powyżej badań porównawczych, w spornych kwestiach dotyczących oznaczania żyłek w skrzydłach owadów przychodzi niejednokrotnie z pomocą zbadanie przebiegu nerwów podłużnych. Wobec tego pożądane byłoby przy tego rodzaju badaniach uwzględnienie również i unerwienia skrzydeł bez względu na trudności związane z barwieniem nerwów. Uzyska się wówczas w wielu wypadkach, dzięki wprowadzeniu jeszcze jednego kryterium do tego rodzaju badań, większą pewność właściwej homologizacji żyłek skrzydłowych.

Wykonano w Katedrze Zoologii
Wyższej Szkoły Rolniczej
w Krakowie

SUMMARY

The wings of insects play an important part in the researches on the phylogenesis and systematics of the insects. The wings' venation in the particular orders of *Pterygota* is a modification of an uniform primitive type which has been changed in its evolution; for that reason the definition of the veins' homology is an essential question. Up to now the veins

have been homologized according to different criteria, i. e.: a) the course of the tracheae, b) the form of the veins, c) the disposition of the veins, d) their concaveness or convexness, e) the alar joint, f) the macrotrichia. The author introduces an other important criterium, viz. the course of the nerves in the wings and the disposition of the sense pores (*sensillae campaniformes*). Many times a nerve running in the corresponding vein can settle a disputable definition of the vein. Using as examples the three species *Phyllodromia germanica* (L.), *Stauroderus biguttulus* (L.) and *Tettigonia* (= *Locusta*) *cantans* (Fuessl.) the author proves the necessity of taking into consideration, when one homologizes the veins, the criterium given by her and she states simultaneously the conformity of the venation and innervation. E. g. it is a matter of controversy, whether in cockroaches there is an ambient vein running in the border of the wing, as not always the presence of a corresponding trachea can be stated. The nerve which runs in this vein gives evidence that it is *v. costalis*, not ambient vein which has no nerve. That confirms Handlirsch's theory, who also on ground of this vein's course has given an opinion, that Blattidae ought to be separated from the order *Orthopteroidea* in which *v. costalis* runs at a remarkable distance from the anterior border of the wing.

On ground of the „nerve criterium“ the author states that *v. stridens* in the anterior wing of *Tettigonia cantans* (Fuessl) is formed of *v. Cu₁* (several authors consider it as formed of *v. Cu₁*, *Cu₂* or *A₁*). The criterium enables the author to decide that the anal veins in the posterior wing of the three species in question are the main veins as they have corresponding nerves, contrariwise to the additional veins, devoid of nerves. On ground of the previous criteria it was not possible to homologize the anal veins.

As for the pores arranged in groups, their disposition is very constant and in connexion with that fact may help to define the veins. A group of pores situated on the lower side of the wing shows that the vein on which it lies is subcostal vein and a group situated on a vein on the upper side of the

wing corroborates the definition of that vein as *v. radialis*.

Discussing in detail the venation and its conformity with the innervation in the wings of the three species in question the author corroborates the necessity of including *Stauroderus biguttulus* (L.) and *Tettigonia cantans* (Fuessl.) to the order *Saltatoria* and of separating the cockroaches from it into the order *Dictyoptera*.

PIŚMIENNICTWO — LITERATURE

(Prace oznaczone gwiazdką znane mi są z referatów)

- *[1] Adolph, G. E., Ueber Insectenfluegel, Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturf., 41, 1879.
- [2] Bazyłuk, W., Prostoskrzydłe — *Orthoptera* (*Saltatoria*), Klucze do oznaczania owadów Polski Cz. XI, Warszawa 1956.
- [3] Bazyłuk, W., Karaczany — Blattodea, Klucze do oznaczania owadów Polski Cz. IX-X, Warszawa 1956.
- [4] Beck, H., Die Entwicklung des Fluegelgeaeders bei *Phyllodromia germanica* (L.), Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. d. Tiere, 41, 1920.
- *[5] Brauer, F., Ansichten ueber die palaeozoischen Insecten und deren Deutung, Annal. d. K. K. naturhist. Hofmuseums, 1, 1886
- [6] Brauer, F., Redtenbacher, J., Ein Beitrag zur Entwicklung des Fluegelgeaeders der Insecten, Zool. Anz., 11, 1888.
- [7] Chopard, L., w Grassé. Traité de Zoologie, 9, Paris 1949.
- [8] Comstock, J. H., The Wings of Insects, Ithaca, New York 1918.
- [9] Comstock, J. H., Needham, J. C., The Wings of Insects, Amer. Natur., 32-33, 1898, 1899.
- [10] Eidmann, H., Lehrbuch der Entomologie, Berlin 1941.
- [11] Fudalewicz-Niemczyk, W., The innervation and sense organs in the wings of the Grasshoper *Locusta cantans* (Fuessl.), *Orthoptera*, *Locustidae*. Pol. Pismo Entom., 1956.
- [12] Graber, V., Ueber den Ursprung und Bau der Tonapparate bei den Acridiern, Vrh. d. zool. bot. Ges., 21, 1871.
- [13] Graber, V., Ueber den Tonapparat der Locustiden, ein Beitrag zum Darwinismus. Ztf. f. wiss. Zool., 22, 1872.
- [14] Graber, V., Anhang zu der Abhandlung ueber die Tonapparate der Locustiden, Zeit. f. wiss. Zool., 22, 1872.
- *[15] Graber, V., Die Insecten Th. I, Naturkraefte, 21, 1877.
- [16] Haase, E., Zur Entwicklung der Flügelrippen der Schmetterlinge, Zool. Anz., 14, 1891.
- [17] Hagen, D., Über die rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der Insekten, Stett. Ent. Zeit., 31, 1870.

- [18] Handlirsch, A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten formen, Leipzig, 1906-1908.
- [19] Handlirsch, A., W. Schroeder, Handbuch der Entomologie 3. Jena 1925.
- [20] Jeannel, R., w Grassé, Traité de Zoologie. 9. Paris 1949.
- [21] Knetsch, H., Die Korrelation in der Ausbildung der Tympanalorgane, der Fluegel, der Stridulationsapparate und der anderer Organsysteme bei den Orthopteren, Arch. f. Naturgesch. Zeit. f. wiss. Zool., Abt. B., 1939.
- [22] Landois, H., Die Ton und Stimmapparate der Insecten. Ztf. f. wiss. Zool., 17, 1867.
- [23] Landois, H., Beitræge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsfluegel in der Raupe und Puppe, Zeit. f. wiss. Zool., 21, 1871.
- [24] Lemche, H., The Wings of Cockroaches and the Phylogeny of Insects, Vidensk. Medd. fra Dansk. Naturh. Foren, 106, 1942.
- [25] Martynow, A., O dwoch tipach kryljew nasiekomych i ich ewolucji. Russk. Zool. Żurn., 4, 1924.
- [26] Martynow, A. W., Oczerki geologiczeskoj istorii i filogenii otriadow nasiekomych (*Pterygota*) I. *Paleoptera* i *Neoptera* — *Polyneoptera*, Tr. Paleont. Inst. Ak. Nauk. SSSR, 7, 1938.
- [27] Pancritius, P., Beitræge zur Kenntnis der Fluegelentwicklung bei den Insecten. Koenigsberger Dissertation, 1884.
- [28] Prochnow, O., Die Lautapparate der Insecten. Ein Beitrag zur Zoophysik und Deszendenztheorie, Berlin 1908.
- [29] Prüffer, J., Z badań nad mikropterygizmem *Operophtera brumata* L. (*Lepid.*), Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie, Wyd. Nauk Mat. i Przyr., 7, 1932.
- [30] Ragge, D. R., The Wing-venation of the *Orthoptera Saltatoria*. London, British Museum, 1955.
- *[31] Redtenbacher, J., Vergleichende Studien ueber die Fluegelgeæder der Insecten, Annal. des K. K., Naturh. Hofm., 1, 1886.
- [32] Schäffer, C., Beitræge zur Histologie der Insecten III, Zool. Jahrb., 1889.
- [33] Schwanwicz, B., Kurs obszczej entomologii, Moskwa—Lenin-grad 1949.
- [34] Semper, C., Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei der Lepidopteren. Zeit. f. wiss. Zool., 8, 1957.
- [35] Simm, K., O narządach dźwiękowych owadów, Kosmos, 36, 1911.
- [36] Spuler, A., Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeæders der Schmetterlinge, Zeit. f. wiss. Zool., 53, 1892.
- [37] Zaćwilichowski, J., Unerwienie skrzydeł owadów. Cz. I Rozpr. Wyd. mat. przyr. PAU. Dz. B., 70, 1930.
- [38] Zaćwilichowski, J., Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Fluegel der Feldheuschrecke *Stauroderus biguttu-*

- lus* L. Bull. de l'Acad. Polon. d. Sc. et d. Lettr. Cl. d. Sc. Math. et Nat. Ser. B. 1939.
- [39] Zaćwilichowski, J., Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Fluegel von Schabe *Phyllodromia germanica* L. Bull. de l'Acad. Polon. d. Sc. et d. Lettr. Cl. d. Sc. Math. et Nat. Ser. B. 1934.
- [40] Zaćwilichowski, J., Unerwienie skrzydeł motyli. Pam. XV Zjazdu Lek. i Przyr. Pol., Lwów 1937.
- [41] Zalesskij, J. M., Kratkoje izloženie osnowanij k izmieneniju terminologii žil'kowanija kryl'jew nasiekomych. Zool. Žurn., 22, 1943.

OBJAŚNIENIA LITEROWE — EXPLANATION OF LETTERS

- A_n* — żyłka tylna (*v. analis*) — anal vein
- A_x* — żyłka osiowa (*v. axillaris*) — axillar vein
- a* — żyłka podbrzeźna (*v. subcostalis*) — subcostal vein
- b* — żyłka środkowa (*v. medialis*) — medial vein
- b₁* — tylna gałąź żyłki środkowej — hind branch of medial vein
- C* — żyłka brzeźna (*v. costalis*) — costal vein
- Cu₁* — żyłka pachowa (*v. cubitalis*) — cubital vein
- Cup* — żyłka pachowa tylna (*v. cubitalis posterior*) — posterior cubital vein
- Cu₁* — żyłka pachowa₁ (*v. cubitalis₁*) — cubital vein₁
- Cu₂* — żyłka pachowa₂ (*v. cubitalis₂*) — cubital vein₂
- c* — żyłka submedialna (*v. submedialis*) — submedial vein
- c₁* — przednia gałąź *submediana* — fore stem of the submedial vein
- d* — żyłka postkostalna (*v. postcostalis*) — postcostal vein
- h* — żyłka poprzeczna doramienna — the humeral cross-vein
- IC* — żyłka interkalarna brzeźna (*v. intercalaris costalis*) — costal intercalar vein
- IM* — żyłka interkalarna środkowa (*v. intercalaris medialis*) — medial intercalar vein
- IMA* — żyłka interkalarna środkowa przednia (*v. intercalaris medialis anterior*) — anterior intercalar vein of the media
- IMP* — żyłka interkalarna środkowa tylna (*v. intercalaris medialis posterior*) — posterior intercalar vein of the media
- IPC* — żyłka interkalarna przedkostalna (*v. intercalaris precostalis*) — precostal intercalar vein
- IR* — żyłka interkalarna radialna (*v. intercalaris radialis*) — radial intercalar vein
- L* — lusterko — mirror
- M* — żyłka środkowa (*v. medialis*) — medial vein
- MA* — żyłka środkowa przednia (*v. medialis anterior*) — anterior medial vein

- MP — żyłka środkowa tylna (*v. medialis posterior*) — posterior medial vein
- m — żyłka poprzeczna środkowa — medial cross-vein
- m-cu — żyłka poprzeczna środkowo-pachowa — medio-cubital cross-vein
- R — żyłka promieniowa (*v. radialis*) — radial vein
- R_s — żyłka sektoralna (*v. sectoralis*) — sectoral vein
- r — żyłka poprzeczna promieniowa — radial cross-vein
- r-m — żyłka poprzeczna promieniowo-środkowa — radio-medial cross-vein
- Sc — żyłka podbrzeźna (*v. subcostalis*) — subcostal vein
- Str — żyłka stridulacyjna (*v. stridens*) — stridular vein
- s — żyłka poprzeczna sektoralna — sectoral cross-vein
- 1A — żyłka tylna₁ (*v. analis₁*) — first anal vein
- 1A_a — żyłka tylna dodatkowa₁ (*v. analis accessoris₁*) — first accessory anal vein
- 2A — żyłka tylna₂ (*v. analis₂*) — second anal vein
- 2A_a — żyłka tylna dodatkowa₂ (*v. analis accessoris₂*) — second accessory anal vein
- 3A — żyłka tylna₃ (*v. analis₃*) — third anal vein
- 4A — żyłka tylna₄ (*v. analis₄*) — fourth anal vein
- 5A — żyłka tylna₅ (*v. analis₅*) — fifth anal vein
- 6A — żyłka tylna₆ (*v. analis₆*) — sixth anal vein
- 7A — żyłka tylna₇ (*v. analis₇*) — seventh anal vein.

U w a g a: polska terminologia żyłek podawana jest w niniejszej pracy według Zaćwilichowskiego. Nie jest ona zgodna z terminologią żyłek w polskim tłumaczeniu *Entomologii Ogólnej* Szwanwicza, gdzie jest podana terminologia motyli według Kuzniecowa. Dlatego poniżej podaję zestawienie nazw polskich dla żyłek według tych 2 autorów.

| Żyłka | Według Zaćwilichowskiego | Według Kuzniecowa |
|----------------------------------------|-----------------------------|----------------------|
| <i>v. costalis</i> (C) | brzeźna | żebrowa (ramienna) |
| <i>v. subcostalis</i> (Sc) | podbrzeźna | podżebrowa (podram.) |
| <i>v. radialis</i> (R) | promieniowa | szprychowa |
| <i>v. sectoralis</i> (R _s) | sektoralna | sektoralna |
| <i>v. medialis</i> (M) | środkowa | środkowa |
| <i>v. cubitalis</i> (Cu) | pachowa (łokciowa) | łokciowa |
| <i>v. analis</i> (A) | tylna | pachowa (analna) |

TABLICA I — TABLE I

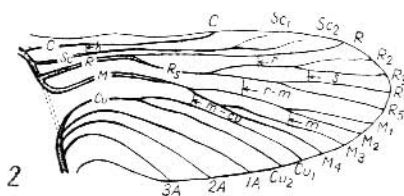
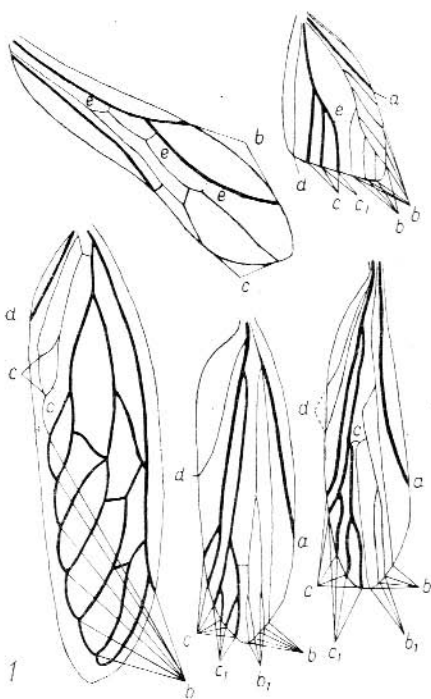
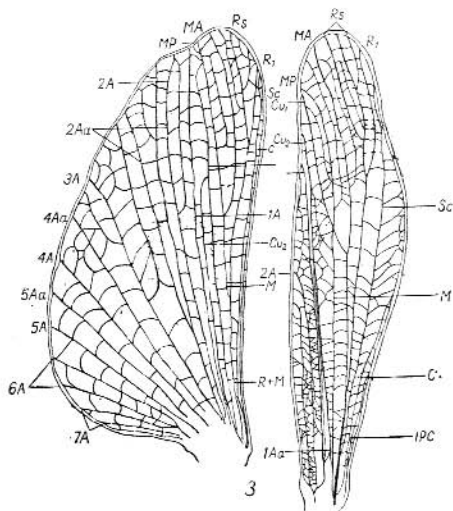


Fig. 1. Użytkowanie skrzydeł owadów (według Hagen a).

The venation of wings of the insects (from Hagen).

Fig. 2. Schemat hipotetycznego użytkowania skrzydła (według Comstock a).

Hypothetic schema of the wings venation (from Comstock).

Fig. 3. Skrzydła *Stauroderus biguttulus* (L.) (częściowo według Zaćwilichowskiego).The wings of *Stauroderus biguttulus* (L.) (partly from Zaćwilichowski).

TABLICA II — TABLE II

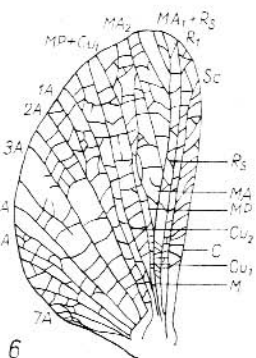
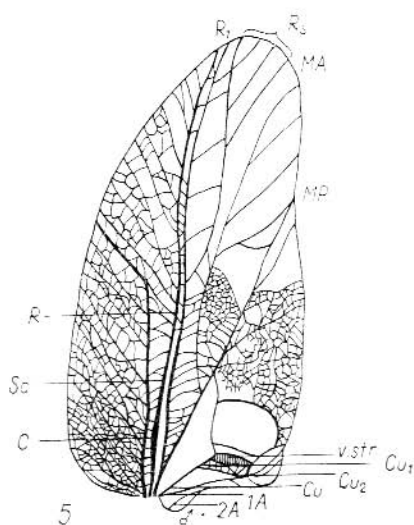
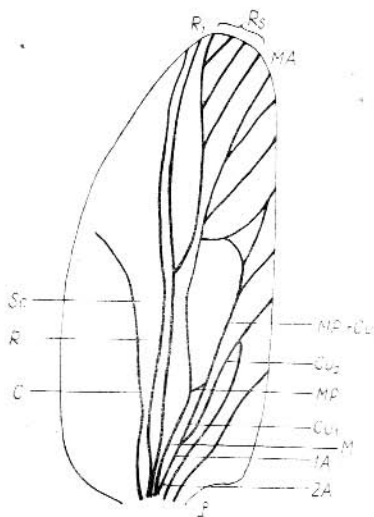
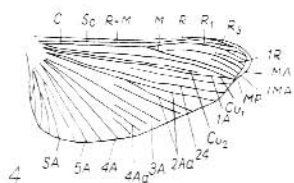
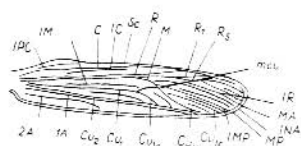


Fig. 4. Żyłki interkalarne u *Acrididae* (wg Raggègo). Intercalary veins of *Acrididae* (from Raggè).

Fig. 5. Skrzydło przednie *Tettigonia cantans* (Fuessl.). ♂ i ♀. The fore wing of *Tettigonia cantans* (Fuessl.). ♂ and ♀.

Fig. 6. Skrzydło tylne *Tettigonia cantans* (Fuessl.). The hind wing of *Tettigonia cantans* (Fuessl.).

TABLICA III — TABLE III

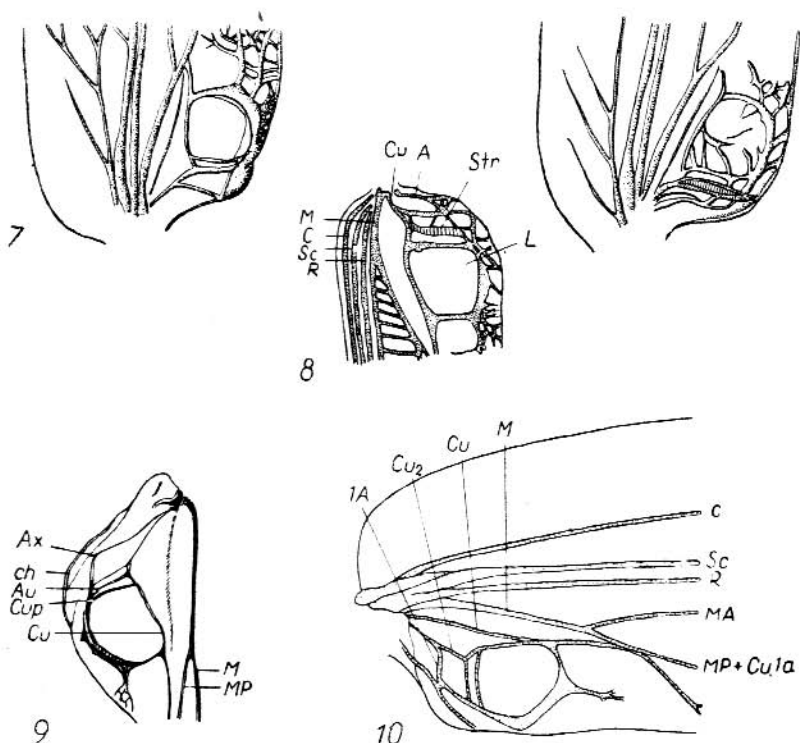


Fig. 7. Nasada skrzydła przedniego *Tettigonia cantans* (Fuessl.) według Knetscha).

Base of the fore wing *Tettigonia cantans* (Fuessl.) (from Knetsch).

Fig. 8. Nasada skrzydła przedniego *Decticus verrucivorus* (L.) (według Eidmanna za Handlirschem).

Base of the fore wing of *Decticus verrucivorus* (L.). (From Eidmann according to Handlirsch).

Fig. 9. Nasada skrzydła przedniego *Tettigonia viridissima* (L.) (według Choparda za Regenem).

Base of the fore wing of *Tettigonia viridissima* (L.) (from Chopard according to Regen).

Fig. 10. Nasada skrzydła przedniego *Tettigonia viridissima* (L.) według Raggego).

Base of the fore wing of *Tettigonia viridissima* (L.) (from Ragge).

TABLICA IV — TABLE IV

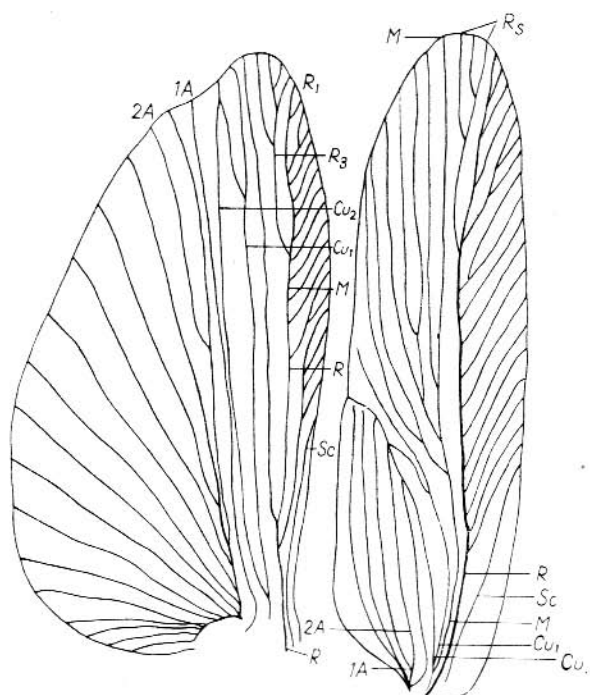


Fig. 11. Użytkowanie skrzydeł *Phyllodromia germanica* (L.) (częściowo z Zaćwilichowskiego).

The wings' venation of *Phyllodromia germanica* (L.) (partly from Zaćwilichowski).