

Die Speicheldrüsen der Reblaus (*Dactylosphaera vitifolii* Shimer)

von

G. RILLING

Die Speicheldrüsen der Hemipteren und deren Sekretionsprodukte sind von besonderem praktischen Interesse, da die Schäden, welche die Pflanzensauger unter ihnen verursachen können, oft in erster Linie auf die physiologische Wirkung des injizierten Speichels zurückzuführen sind. Ferner kommen viele Schnabelkerfe als Vektoren phytopathogener Viren in Betracht, die eine Insektenpassage durchmachen und zusammen mit der Speichelflüssigkeit in die Wirtspflanzen geschwemmt werden. Schließlich wurde festgestellt, daß der Bau der Speicheldrüsen die Verwandtschaftsbeziehungen von Hemipteren widerspiegeln und deshalb auch von taxonomischem Wert sein kann (SOUTHWOOD, 1955).

Lagebeziehungen, Gestalt und einige strukturelle Einzelheiten der Reblaus-speicheldrüsen waren schon GRASSI und Mitarb. (1912) bekannt. BREIDER (1952) dehnte seine Untersuchungen auf den feineren Bau der Drüsen aus. Zum Teil sehr genaue Kenntnisse besitzen wir von den Speicheldrüsen anderer Aphidinen, so von *Chermes* (CHOLODKOVSKY, 1905) und von *Aphis fabae*, die von WEBER (1928; hier auch ältere Literatur) grundlegend bearbeitet worden ist. Eine Untersuchung von LEONHARDT (1940) befaßt sich bei Lachniden u. a. auch mit den Speicheldrüsen. Mitteilungen über die Speicheldrüsen von *Myzus persicae* und *Acyrtosiphon pisi* sind auch in einer Arbeit von SCHMIDT (1959), die Übertragung von Pflanzenviren durch Aphiden betreffend, enthalten. Mit elektronenoptischen Methoden konnte die Feinstruktur der Speicheldrüsenzellen von *Myzus persicae* weitgehend aufgeklärt werden (WOHLFARTH-BOTTERMANN und MOERICKE, 1959, 1960; MOERICKE und WOHLFARTH-BOTTERMANN 1960 a, b und c). Aus der weiteren Homopteren-Verwandtschaft wurden die Speicheldrüsen der Coccinen (PESSON, 1944) und vor allem der Cicadinen bearbeitet (DOBROSKY, 1931; WILLIS, 1949; SAXENA, 1954; NUORTEVA, 1954, 1956 b; PETZOLD, 1964; CARLE et AMARGIER, 1965; GIL-FERNANDEZ and BLACK, 1965). Auch von einer Reihe Heteropteren-Species, die sich ihrer Größe wegen für die Untersuchung physiologischer Fragen besonders eignen, liegen Darstellungen der Speicheldrüsen vor (BAPTIST, 1941; GOODCHILD, 1952; SOUTHWOOD, 1955; NUORTEVA, 1956 a; BRONSKILL, SALKEL and FRIEND, 1958; MILES, z. B. 1960, 1964; der letztere Autor bildet auch Speicheldrüsen von Aphiden und Zikaden ab).

Die chemische Zusammensetzung des Reblaus-speichels und seine cecidogene Wirkung wurden u. a. von HOPP (1955, 1958), ANDERS (z. B. 1957, 1961) und SCHÄLLER (1960, 1963, 1965) untersucht. (ANDERS gebraucht die Bezeichnung „Speichel“ für die aus der Spitze des Stechborstenbündels hervortretende Flüssigkeit allerdings nur unter Vorbehalt, da er eine Regurgitation von Darminhalt nicht für ausgeschlossen hält.) Mit den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Speichels anderer Hemipteren und den Bildungsorten seiner Komponenten haben sich vor allem MILES und Mitarb. befaßt; hier sei vor allem auf die Untersuchung einer Aphidine, *Aphis craccivora*, (1959) verwiesen.

Untersuchungstechnik

Rebläuse wurden unmittelbar nach der Abtötung vorsichtig in Paraffin eingeschmolzen und mit Hilfe eines aus einem Rasierklingsplitter gefertigtem „Mikroskalpelles“, feinsten Insektennadeln und einer spitz zugeschliffenen Stahlpinzette seziiert. Als Untersuchungsmedien dienen physiologische Lösung für *Drosophila* nach EFHRUSS und BEADLE (S. ADAM und CZIHAK, 1964), destilliertes Wasser (Drüsen schwellen nach einiger Zeit stark an und heben sich dadurch eventuell vorteilhaft von ihrer Umgebung ab) oder Fixierungsmittel (z. B. Formol-Alkohol-Eisessig für anschließende FEULGEN-Färbung). Zur besseren Kontrastierung kann auch eine Vitalfärbung, etwa mit Neutralrot (0,1%) vorgenommen werden. Um die Sektionsbefunde zu sichern und histologische Einzelheiten zu ermitteln, wurden herkömmlich fixierte und gefärbte Schnittserien (CARNOY; u. a. Hämatoxylin nach DELAFIELD/ Eosin und Azan nach HEIDENHAIN) herangezogen.

Erläuterungen der Abkürzungen

	gemeinsamer paariger Ausführgang von Haupt- und Nebenspeicheldrüse
Ant	Antenne
AZ	Sekretastreibungszone
BM	Bauchmark
cr	cranial
crL	craniales Läppchen der Nebenspeicheldrüse
Cx	Coxa
DZ	Deckzelle
EB	Endbläschen
Fu	Furca
FZ	Fettzelle
HD	Hauptdrüse
HD _d , HD _v	dorsaler, ventraler Lappen der Hauptdrüse
Hi	Hilus
HiZ	kleinkernige Hiluszelle
K _g	Kanal (Intima) des gemeinsamen paarigen Ausführgangs
K _h	Kanal der Hauptdrüse
K _n	Kanal der Nebendrüse
KG	Kanalgewebe
Ma	Magen
N	Zellkern
ND	Nebendrüse
Oec	Oenocyte
SpG ₁	unpaarer Speichelgang
SpP	Speichelpumpe
SekK	Sekretkanälchen
StZ	Streifenzone
Tr	Trachee
Tt	Tentorium
V	Vakuole
VK	Vorderkopf
I—IV	Riesenzellen
1, 2	eosinophile Zellen

Ergebnisse

Die paarigen Speicheldrüsen der Reblaus (der folgenden Beschreibung liegen die Verhältnisse bei adulten Gallicolen zugrunde) erstrecken sich von der Region des Tentoriums (Abb. 1, Tt) durch den Prothorax bis ins mittlere Brustsegment. Sie lie-

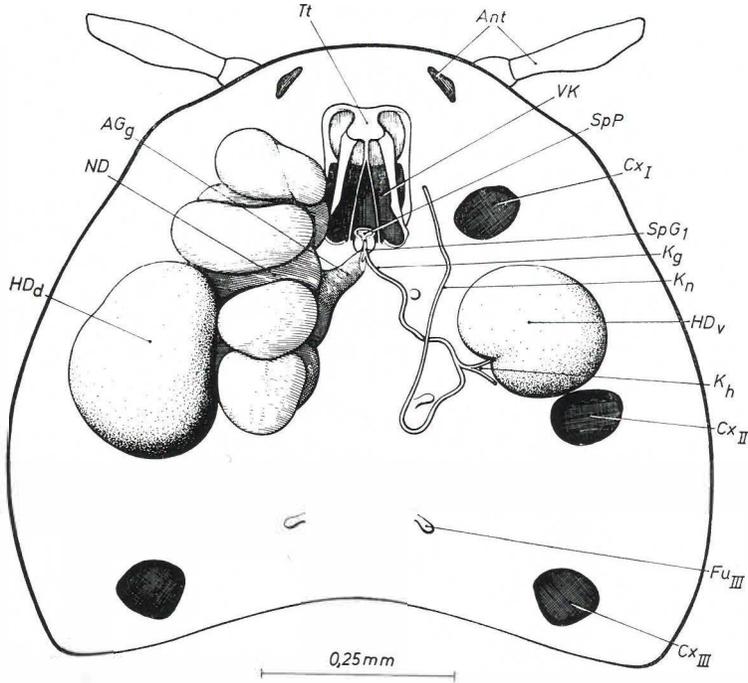


Abb. 1: Situs der Speicheldrüsen in Kopf und Thorax einer gallicolen Altlaus, Dorsalan-
ansicht; Abdomen abgeschnitten.

In der linken Körperhälfte ist der Drüsenapparat vollständig erhalten; rechts wurden das Ge-
webe der Nebendrüse, der dorsale Hauptdrüsenlappen, das Hilusgewebe sowie die Um-
mantelung des gemeinsamen Ausführkanales entfernt. Nach einem Sektionspräparat.

gen beiderseits des vorderen Mitteldarmabschnittes, des sog. Magens (Abb. 4 A, Ma)
— nicht auch des Oesophagus, wie BREIDER (1952) angibt — zum Teil unter dem Ma-
gen, wobei sie das Bauchmark (BM) überlappen können. Wie bei den anderen He-
mipteren gliedert sich auch der Drüsenapparat der Reblaus in zwei Abteilungen. Der
topographisch anatomische und histologische Vergleich lehrt, daß lateral-caudal in
dem umschriebenen Bezirk die Hauptspeicheldrüsen (HD; principal salivary glands
bzw. glandes principales, groupes principaux, grappes principales) liegen; bei dem
Drüsenpaar, das dem Mitteldarm benachbart ist und cranial ans Tentorium stößt,
handelt es sich um die Nebenspeicheldrüsen (ND; accessory salivary glands bzw.
glandes accessoires, glandes salivaires céphaliques, glandes maxillaires). Jede
Hauptspeicheldrüse setzt sich aus zwei meist übereinander liegenden kugeli-
gen und kompakten Lappen zusammen, weshalb sie durch die Benennung
„parte a bisacca“ von GRASSI (1912) treffend gekennzeichnet ist. Der dorsale Lappen
(HD_d) ist in der Regel etwas größer als der ventrale (HD_v). Nach BREIDER (1952), der
die gebräuchlichen Termini vertauscht, würde es sich um die „accessorische Anhangs-
drüse“ handeln. Die überwiegend zartwandige, hohle Nebenspeicheldrüse
(parte cilindrica, GRASSI; „Hauptspeicheldrüse“, BREIDER), die sich vor allem parallel
zur Körperlängsachse erstreckt, wird durch quere Einschnürungen äußerlich in eine
Anzahl Vesikel unterteilt. Sie wird in ganzer Länge, cranial beginnend, von einem
chitinisierten Sammel- und Ausführkanal (K_n) durchzogen, der sich im caudalen

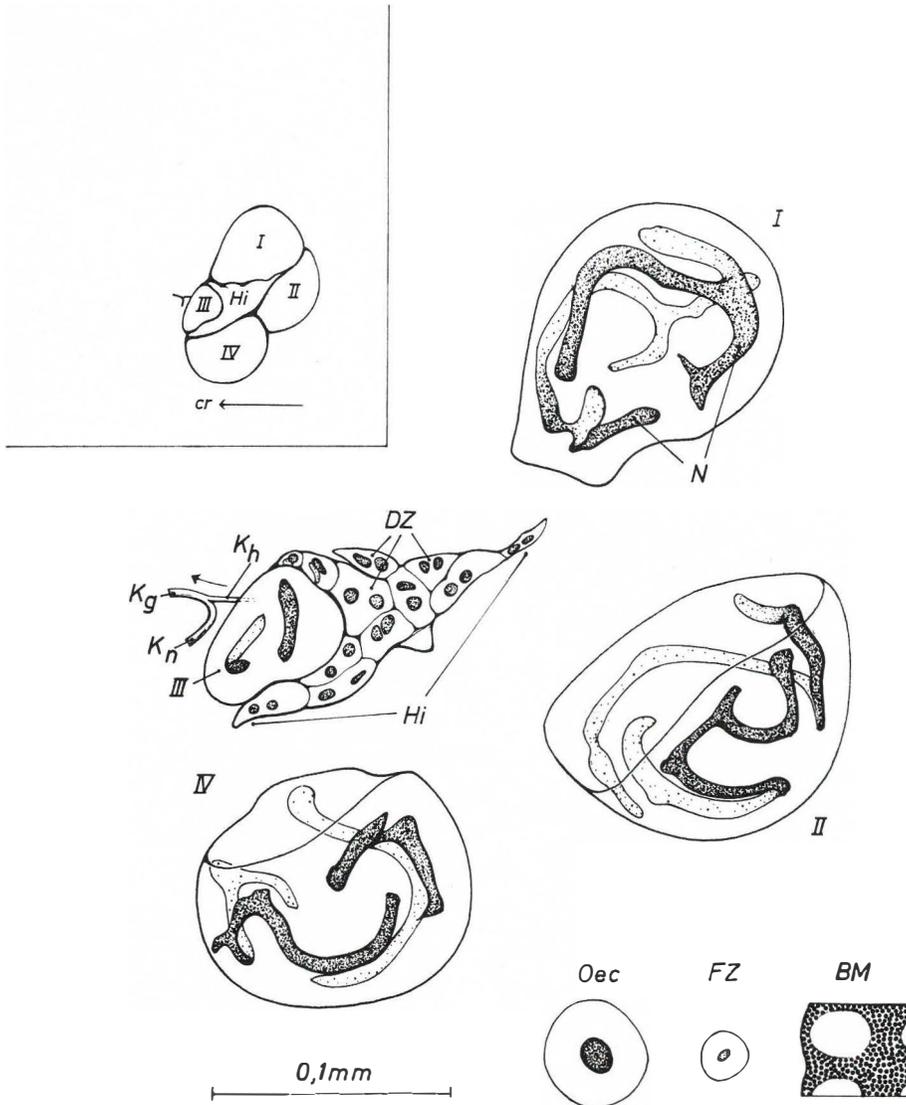


Abb. 2: Die Kernverhältnisse in den Riesenzellen (I—IV) und in den peripheren Hiluszellen (Hi) der linken Hauptspeicheldrüse, Lateralansicht. Tiefer gelegene Partien der Riesenzellkerne heller dargestellt. Die Orientierungsskizze links oben zeigt die Zellen im Verband. Zum Vergleich der Kerngrößen werden rechts unten eine Oenocyte (Oec), eine Fettzelle (FZ) und ein Ausschnitt aus dem Bauchmark (BM) abgebildet. Ganglienkern (schwarze Punkte) sind bei Insekten vielfach diploid.
Nach FEULGEN-gefärbten Totalpräparaten von Gallenaltläusen.

Bereich bauch- und kopfwärts zurückwendet und kurz hinter der Umbiegungsstelle den Ausführkanal der Hauptspeicheldrüse (K_h) aufnimmt. Dieser kurze und schwächere Kanal tritt aus dem Hilus (Hi) hervor, der zwischen den beiden Hauptdrüsenlappen ausgebildet ist. Der gemeinsame Ausführkanal der Drüsen einer Körperhälfte (K_g), dessen dicker Gewebsmantel (AG_g) zunächst noch mit der oben-

auf liegenden Nebendrüse verschmolzen ist, später aber frei wird, wendet sich nach ventral-medial in Richtung auf die Einschnürung zwischen thorakaler Ganglienneurone und Suboesophagealganglion. Unterhalb des Zentralnervensystems vereinigt er sich mit dem Kanal der Gegenseite zu einem kurzen unpaaren Speichelgang (SpG₁). Dieser Endabschnitt, dessen äußerer Umfang stark verringert ist, steigt annähernd senkrecht ab und mündet mit einem charakteristischen U-förmigen Schaltstück von caudal her in die bei der Reblaus auffällig große Speichelpumpe (SpP; Näheres s. RILLING, 1960).

Die sekretorisch tätigen Zellen der Hauptspeicheldrüse sind, wie auch BREIDER (1952) für die „accessorische Anhangsdrüse“ feststellt, deutlich gegeneinander abgegrenzt. Sie lassen sich zwar im Quetschpräparat sauber voneinander trennen (Abb. 3 A); für BREIDERS Vermutung, daß sie auch spontan jederzeit aus dem Verband der Drüsen austreten könnten, fanden sich jedoch in den untersuchten Schnittserien keine Anhaltspunkte. Die Zellelemente der Hauptdrüse gehören mindestens fünf verschiedenen Kategorien an. Ihre Hauptmasse wird von nur vier Riesenzellen gestellt, denen gegenüber die übrigen, viel kleineren Zellen, obwohl weit in der Überzahl, stark zurücktreten (Abb. 2–5). Jene vier voluminösen Zellen, die also die Gestalt der Hauptdrüse bestimmen, sind die größten vegetativen Zellen des Reblauskörpers überhaupt. Die Zellen, welche sich mit Hauptzellen anderer Aphidinen identifizieren lassen, sind einander in konstanter Weise zugeordnet: I = dorsale Zelle, II = ventrale Zelle des dorsalen Lappens, III = dorsale, IV = ventrale Zelle des Ventrallappens der Hauptdrüse. I, II und IV sind annähernd gleich groß, III hat etwa den halben Durchmesser der übrigen (wodurch sich die eingangs festgestellten Größenunterschiede der beiden Lappen erklären). In Schnittpräparaten sind innerhalb einer Hauptzelle häufig mehrere Kernanschnitte vorhanden, so daß man wie BREIDER (1952) zu der Vorstellung von vielkernigen Zellen kommen könnte. Beim

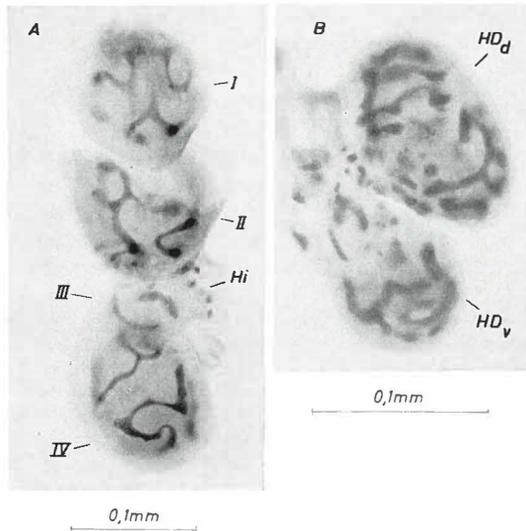


Abb. 3: Mikrophotographien der Hauptspeicheldrüsen von adulten Gallicolen, FEULGEN-Färbung.

A: Der Zellverband ist durch behutsames Quetschen gelockert worden. B: Unversehrte Hauptspeicheldrüse mit stark verdickten Riesenkernen.

Durchmustern von Schnittserien lassen sich jedoch solche Teilstücke zu langen Riesenkernen (N) zusammenfügen, die sich durch einen weiten Bereich der Zelle erstrecken. FEULGEN-gefärbte Totalpräparate zeigen deutlich, daß jede Hauptzelle ein Paar von Riesenkernen besitzt. Bei der Zelle IV sind sie, dem geringeren Zellvolumen entsprechend, meist unverzweigt oder nur hakenförmig gekrümmt; die Kerne der größeren Hauptzellen sind verzweigt und oft girlandenartig gebogen. Ob sich Kerngestalt und -größe in Abhängigkeit vom jeweiligen Funktionszustand der Drüsenzelle ändern, müßte noch geprüft werden. Mitunter können sehr stark verzweigte und angeschwollene Riesenkernbeobachtet werden (Abb. 3 B). Daß zwischen der Beschaffenheit der Kerne und der hohen Stoffwechselaktivität ihrer Zellen eine Beziehung besteht, dürfte außer Zweifel stehen. Das von Vakuolen (V) verschiedener Größe durchsetzte Cytoplasma der Hauptzellen lockert sich hiluswärts zu einem helleren Hof auf, der gegenüber dem umgebenden Cytoplasma ein eigenes

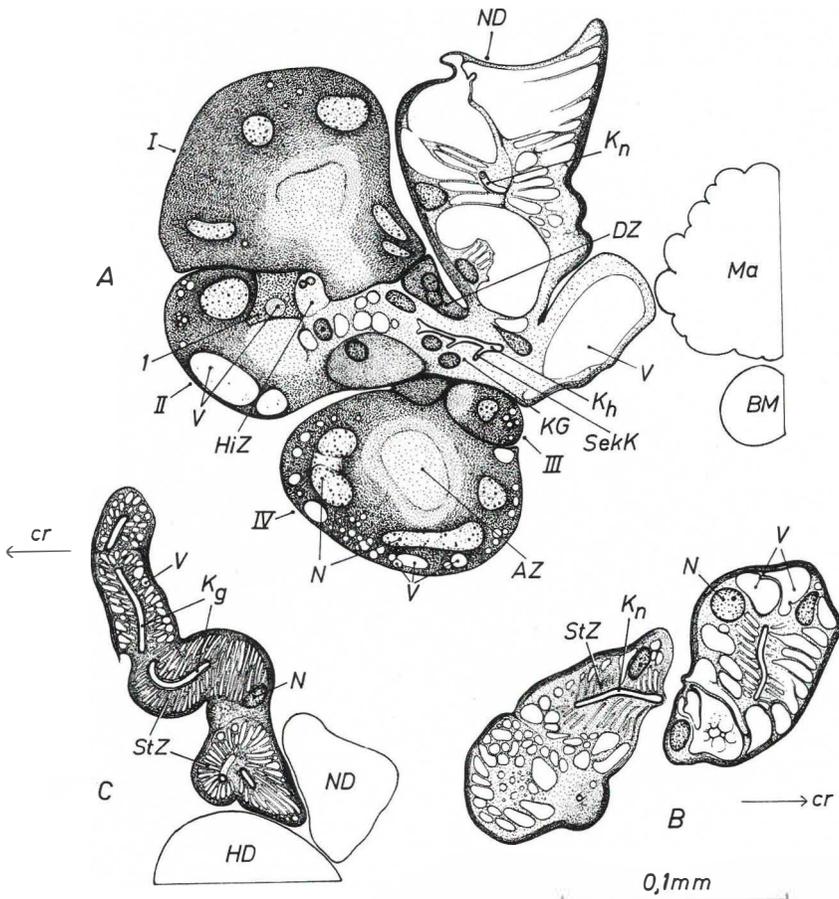


Abb. 4: A: Haupt- und Nebenspeicheldrüse im Querschnitt; Umriss der benachbarten Magen- und Bauchmarkhälfte eingezeichnet. B: Sagittalschnitt durch die Nebenspeicheldrüse. C: Frontalschnitt durch den linken gemeinsamen Ausführgang und einen Teil des rechten Ausführgangs; Haupt- und Nebendrüse angedeutet.

Sämtliche Zeichnungen nach Hämatoxylin/Eosin-gefärbten Schnitten durch Gallenaltläuse.

färberisches Verhalten zeigt (AZ). Diese Plasmadifferenzierung, die sich mit großer zentraler Vakuole (EB) oder ohne eine solche vorfindet, dient der Austreibung des Sekretes in die Sekretkanälchen (SekK) des Ausführgangs (s. u.). Möglicherweise sind die von BREIDER in den „Endzellen der accessorischen Drüsen“ beschriebenen Pigmentansammlungen, die indessen auf ungefärbten Präparaten nie wahrgenommen wurden, mit den feinen Granulationen der Austreibungszone identisch.

Wie FEULGEN-gefärbte Totalpräparate ausweisen, treten auch die Kerne der im Hilus gelegenen Zellen in der Regel paarweise auf (Abb. 2, Hi). Man findet größere rundliche bis ovale oder auch gestreckte Kerne, deren mittlerer Durchmesser $6\ \mu\text{m}$ beträgt (ca. 15 Paare) und kleinere vom Durchmesser $3\ \mu\text{m}$; die letzteren können auch einzeln liegen. Unter den Hiluszellen mit größerem Kerndurchmesser fallen in jeder Hauptdrüse durch die starke Speicherung von Eosin (oder Azocarmin) zwei Zellen auf, die den Riesenzellen unmittelbar benachbart sind. Sie nehmen hierbei stets dieselbe Lage ein: Die dorsale „eosinophile Zelle“ (Abb. 4 A) liegt zentral im Hilus auf der Grenze zwischen I und II, die ventrale Zelle (2) stößt cranial an III und IV. Das gleichmäßig granuliertes Cytoplasma der eosinophilen Zellen kann von großen Vakuolen (V) durchsetzt sein.

Die zentralen Zellen des Hilus werden von einem Mantel aus deutlich getrennten Zellen überzogen, die zugleich die vier großen Hauptzellen miteinander „verkitten“, indem sie deren Fugen ausfüllen. Ob es sich hierbei um eine einheitliche Kategorie handelt, muß einstweilen offen bleiben; denn vereinzelt Zellen, die sich weiter nach innen erstrecken, können sehr stark Hämatoxylin oder Anilinblau spei-

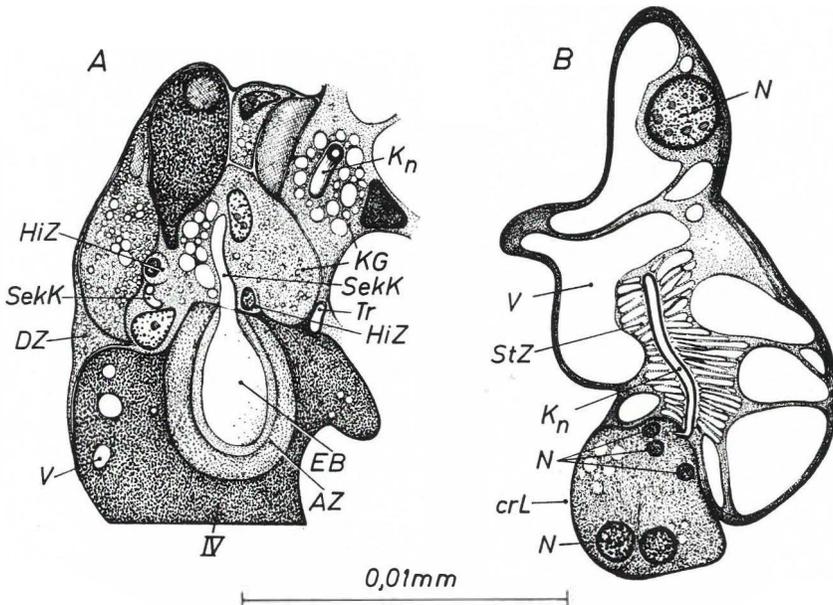


Abb. 5: A: Querschnitt durch den Hilus der Hauptdrüse einer Gallenaltlaus mit der Sekretaustreibungszone der Riesenzelle IV.

GÖMÖRI-Färbung.

B: Querschnitt durch das Vorderende der Nebenspeicheldrüse mit dem cranialen Drüsenläppchen.

Nach einem Hämatoxylin/Eosin-gefärbten Schnitt durch ein adulte Gallicole.

chern. Diejenigen unter ihnen, welche mit ihrer dünn ausgezogenen Randpartie die Hauptzellen (oder andere Zellen des Hilus) überlappen, sind jedoch zweifellos als Deckzellen (Abb. 2, 4 A und 5 A, DZ) anzusprechen. Im Cytoplasma aller Zellen können Vakuolen auftreten, was für eine eigene Sekretproduktion oder doch wenigstens -speicherung sprechen würde. Die rundlichen bis ovalen Zwillingskerne messen im Durchschnitt $6 \mu\text{m}$.

Die kleinkernigen Zellen (Kerndurchmesser $3 \mu\text{m}$) des Hilus sind möglicherweise dem Kanal der Hauptspeicheldrüse zuzuordnen, da sie sich in der Regel zentral im Hilus finden (Abb. 4 A und 5 A, HiZ).

Der Hohlraum in der Austreibungszone der Hauptzellen (s. o.) stellt offenbar ein Endbläschen (Abb. 5 A, EB) dar, das sich in einen feinen, dünnwandigen Sekretkanal (Abb. 4 A, 5 A, SekK) fortsetzt; dieser geht im weiteren Verlauf mit anderen seinesgleichen in den von einer Intima ausgekleideten kurzen Ausführgang der Hauptdrüse über. Obwohl innerhalb einer Drüse die Sekretkanälchen oder ihre Endbläschen nicht immer vollzählig nachzuweisen waren, kann es als sicher gelten, daß alle Hauptzellen sich unmittelbar in den Ausführgang entleeren. Die Auskleidung des Ausführkanales (K_h) und seiner Zubringer ist die Differenzierung eines besonderen Kanalgewebes (KG), in dem keine Zellgrenzen zu unterscheiden sind (vgl. auch BREIDER, 1952). Hinsichtlich der Kerngröße und -struktur bestehen keine auffälligen Unterschiede gegenüber den eosinophilen und den Deckzellen. Aufgrund der wabigen Beschaffenheit seines Cytoplasmas und dessen färberischen Verhaltens steht das Kanalgewebe der Hauptdrüse histologisch dem Gewebe der Nebendrüse und des gemeinsamen Ausführgangs von Neben- und Hauptdrüse nahe (s. u.).

Die Nebenspeicheldrüse (ND; Abb. 4 A, B, 5 B) besteht im wesentlichen aus einem einschichtigen Mantel voluminöser Zellen, in dessen Achse der von einer Intima ausgekleidete Sammel- und Ausführkanal verläuft (K_n). Auf Querschnitten ist mitunter eine Grenzlinie zu erkennen, welche die Intima umfaßt und auf deren intercelluläre Entstehung aus den Drüsenzellen hindeuten könnte. Darüber hinaus sind Zellgrenzen nicht nachzuweisen. Der Umfang der Nebendrüse ist — im Gegensatz zu der cytoplasmareichen Hauptdrüse — auf eine Vielzahl teils sehr großer, optisch leer erscheinender Vakuolen (V) zurückzuführen. Diese sind durch zarte plasmatische Septen voneinander geschieden; gegen die Hämolymphe werden sie durch einen dünnen Schlauch dichterem Cytoplasmas abgegrenzt. (Dieses periphere Cytoplasma entspricht wohl der „sehnenartigen, festen Tunica propria“ in BREIDERS Beschreibung; eine echte bindegewebige Tunica konnte jedoch nicht festgestellt werden.) Zentral stoßen die Vakuolen auf die „Streifenzone“ (StZ), ein System intracellulärer Kanälchen, die radiär um den Ausführkanal angeordnet sind. Im Längsschnitt erscheint dieser axiale Bereich dementsprechend doppelt kammförmig, quer getroffen zeigt er ein strahlenförmiges Aussehen. Zwischen Streifung und Intima verbleibt eine schmale aufgehellte Zone, in der man einen Sinus vermuten kann. Gesonderte Zellen, welche zwischen Drüsenzellen und Kanallumen vermitteln, kommen — anders als bei der Hauptdrüse — also nicht vor. Die typischen Drüsenkerne, die nie paarig auftreten, liegen peripher in plasmatischen Höfen; es trifft jedoch nicht zu, daß auf einen Kern nur eine Vakuole kommt, wie von BREIDER (1952) angegeben wird. Der mittlere Durchmesser der ovalen bis dreieckigen Kerne beträgt $15 \mu\text{m}$; sie liegen damit in der Größenordnung von Oenocytenkernen.

Daß die Kerne der Nebendrüse einzeln liegen, gilt nicht für das Gewebe am Anfang des Drüsenkanales. Dieser nimmt seinen Ausgang in oder bei einem kleinen cranialen Läppchen (Abb. 5 B, crL), das von dichterem Cytoplasma gebildet wird und apikal stets zwei nahe beisammenliegende Kerne vom Durchmesser $6 \mu\text{m}$

sowie basal etliche, häufig drei, kleinere „Hilfszellkerne“ enthält. Kleinere Vakuolen können vorkommen. Zellgrenzen waren nicht mit Sicherheit auszumachen. Der Drüsenkanal läßt sich von caudal her regelmäßig bis zu den Hilfskernen verfolgen, zwischen die er einzudringen scheint. An einer Beziehung zwischen dem Anfang des Kanales und dem cranialen Lappchen kann nicht gezwweifelt werden.

Der gemeinsame A u s f ü h r g a n g von Neben- und Hauptspeicheldrüse (Abb. 4 C) zeigt im wesentlichen denselben Aufbau wie der Hauptteil der Nebenspeicheldrüse. Der Cytoplasmamantel, welcher die Intima (K_g) umgibt, ist an der Oberfläche verdichtet und besitzt eine ähnliche Radiärstreifung (StZ) wie der axiale Bezirk der Nebendrüse; er unterscheidet sich jedoch vom Nebendrüsengewebe durch das Fehlen größerer peripherer Vakuolen. Zellgrenzen sind auch im Kanalepithel nicht nachzuweisen. Die langgestreckten, in Richtung des Drüsenkanales orientierten Zellkerne liegen peripher, in der Regel nur einer pro Querschnitt. Ihr größter Durchmesser beträgt ca. 15 μ m. Besonders hervorzuheben ist, daß in Azanpräparaten die Färbung der Intima und eventuell ihrer unmittelbaren Umgebung — in der Nebenspeicheldrüse noch blau — proximal von der Einmündung des Hauptdrüsengangs nach rot umschlägt.

Besprechung der Ergebnisse

Der Speicheldrüsenkomplex der Reblaus ist grundsätzlich gleich organisiert wie bei den meisten der eingangs genannten Aphidinen. Dies gilt für die Gliederung in eine zweilappige — bei *Chermes* (Чолодковскы, 1905) dreilappige — Haupt- und eine Nebendrüse, deren gegenseitige Lage und die Führung der Speichelkanäle. Von den Drüsenapparaten jener Formen, die durchweg auf das prothorakale Segment beschränkt sind, unterscheiden sich die Speicheldrüsen der Reblaus durch ihre mächtige Ausdehnung und eine Speichelpumpe von beachtlicher Größe. Da die beschriebenen Vertreter der Aphidinen, mit Ausnahme der Fundatrix von *Chermes*, keine Gallen im eigentlichen Sinne hervorrufen, geht man wohl kaum fehl in der Annahme, daß zwischen dem Umfang des Speichelapparates der Reblaus und ihrer Befähigung zur Cecidogenese ein unmittelbarer Zusammenhang besteht. Bezeichnenderweise sind auch in der Gattung *Chermes* die Speicheldrüsen der gallenbildenden Fundatrix gegenüber den Speicheldrüsen der anderen Morphen, die keine Gallen induzieren, sowohl absolut wie relativ am größten; sie reichen aber auch hier nicht über die Grenzen des Prothorax hinaus. Die Nebenspeicheldrüse — bei den erwähnten anderen Aphidinen ein unbedeutendes Anhängsel der Hauptdrüse — scheint bei der Reblaus eine selbständigere Rolle zu spielen; denn sie steht der Hauptspeicheldrüse an Umfang nicht nach (s. u.). Wenn die Zweiteilung in Haupt- und Nebenspeicheldrüsen auch bei den Schildläusen, Zikaden und Wanzen durchgeführt ist, so zeigen deren Drüsensysteme doch eine Reihe von anatomischen Eigenheiten, durch die sie sich von den Organen der Reblaus und ihrer näheren Verwandtschaft abheben. So können die Lappen der Hauptspeicheldrüse vermehrt sein, insbesondere bei Coccinen und Cicadinen können zahlreiche kleine Lobuli bzw. Acini auftreten. Die Nebendrüsen der Wanzen sind sehr lang, meist schlauchförmig oder mit blasigen Erweiterungen, ganz abgesehen davon, daß auch ihre (häufig zweilappigen) Hauptspeicheldrüsen sich bis ins Abdomen erstrecken können.

Die Hauptspeicheldrüse der Reblaus hat mit den entsprechenden Drüsen der anderen Aphidinen die Zusammensetzung aus verschiedenartigen Zelltypen gemeinsam: große kugelige Hauptzellen, kleinere eosinophile Zellen, mehr flächige Deckzellen und Kanalzellen, zu denen sich im Übergangsbereich von Haupt- und Kanalzellen

mindestens noch eine weitere, kleinkernige Zellkategorie hinzugesellt. Für die Reblaus charakteristisch sind die wenigen und sehr großen, in konstanter Anzahl und konstanter Lagebeziehung vorkommenden Hauptzellen (vier Riesenzellen I, II, III und IV; möglicherweise sind auch die beiden eosinophilen Zellen 1 und 2, deren Kern-durchmesser etwa in der Größenordnung der Hauptzellen der Bohnenblattlaus liegt, hierherzustellen). Im Gegensatz zu den Hauptspeicheldrüsen von *Aphis fabae*, *Myzus persicae* und *Acyrtosiphon pisi* (WEBER, 1928; SCHMIDT, 1959; WOHLFARTH-BOTTERMANN und MOERICKE, 1959; MOERICKE und WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1960 a und b), jedoch in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Chermes** und Lachniden (CHOLODKOVSKY, 1905; LEONHARDT, 1940) besitzt jede Haupt-, eosinophile und Deckzelle ein Paar von Zellkernen, die im Falle der Zellen I–IV polymorph sind – zweifellos eine Entsprechung zu dem ins Riesenhafte gesteigerten Zellvolumen. Auch zu den Hauptspeicheldrüsen der Zikaden (DOBROSKY, 1931; WILLIS, 1949; PETZOLD, 1964; CARLE et AMARGIER, 1965; GIL-FERNANDEZ and BLACK, 1965) lassen sich Parallelen ziehen. Hier finden sich ebenfalls aus einzelnen großen Zellen bestehende Acini in bestimmter Anzahl und Anordnung, die regelmäßig zwei, bei sehr großen Zellen stark zerklüftete Zellen enthalten. Langgestreckte polymorphe Kerne wurden auch bei Coccinen beobachtet (PESSON, 1944). Bei diesen sind sie allerdings in Einzahl vorhanden; in der Regel liegen jedoch Paare gleicher Zellen beisammen, deren Grenzen sehr oft verwischt sind. Die Struktur der Wanzen-speicheldrüsen weicht stärker von den Hauptspeicheldrüsen der Homopteren ab, zumal bei Pflanzenwanzen z. B. hohle Drüsen von ausgesprochen epitheliale-m Charakter vorliegen können. Immerhin kann man auch in den Hauptdrüsenzellen von Wanzen Zwillingskerne antreffen (s. z. B. BAPTIST, 1941).

Während den lichtmikroskopischen Untersuchungen von WEBER (1928) und LEONHARDT (1940) zufolge die Hauptzellen ihr Sekretionsprodukt unmittelbar durch das offene Ende von Abzweigungen des Ausführkanales entleeren, spielen nach den elektronenoptischen Befunden von MOERICKE und WOHLFARTH-BOTTERMANN (1960 a und c) die Kanalzellen eine aktive Mittlerrolle, wobei das Prosekret auf jeden Fall erst Cytoplasmastrukturen zu passieren hat, ehe es durch die Wandung oder auch das offene Ende der Sekretkanälchen ins Lumen der Ausführgänge eintritt. Für die Reblaus konnte verschiedentlich festgestellt werden, daß die „Endbläschen“ der Hauptzellen I–IV sich direkt in die Sekretkanälchen des Ausführganges fortsetzen; diese Verbindung, die für eine unmittelbare Ausschüttung des Drüsenerzeugnisses in den ableitenden Kanal sprechen würde, war jedoch nicht in allen Fällen deutlich und wurde auch für die Zellen 1 und 2 nicht mit Sicherheit festgestellt. Ein direkter Anschluß von Deckzellen an den Drüsenkanal wird nur für Lachniden mitgeteilt, bei denen Deckzellen auch am caudalen Pol der Hauptspeicheldrüsenlappen, nicht nur am Hilus vorkommen (LEONHARDT, 1940). Von der Zweikernigkeit abgesehen, die sie mit den Deckzellen der Lachniden gemeinsam haben, unterscheiden sich die Deckzellen der Reblaus nicht wesentlich von denen der übrigen Aphidinen.

Bei allen bisher beschriebenen Blattläusen setzt sich die Nebendrüse nur aus einigen wenigen Zellen zusammen, die nach WEBER (1928), LEONHARDT (1940) und SCHMIDT (1959) Deckzellen der Hauptdrüse gleichen. WOHLFARTH-BOTTERMANN und MOERICKE (1960) zufolge bestehen zwischen Nebendrüsenzellen und Kanalzellen strukturelle Entsprechungen; beiden ist ein locker gebautes Cytoplasma gemeinsam. Bei der Reblaus zeigt nur das craniale Lappchen der Nebenspeicheldrüse ein ähnliches cytologisches Bild – dichteres alveoläres Cytoplasma, ein größeres Kernpaar

*) Jeder der drei Hauptdrüsenlappen der Fichtengallenlaus besteht aus einer sehr großen Zelle, die zwei große zackige Kerne enthält. Allerdings vermutet CHOLODKOVSKY, obwohl er eindeutige Zellgrenzen nicht feststellen konnte, daß die Acini zweizellig wären.

neben etlichen „Hilfskernen“, wie es aus dem Hilus der Hauptdrüse bekannt ist. Der ganze große Hauptkomplex der Nebendrüse mit seinem zentralen Kanal, der Radiärstreifung, den Vakuolen und den einzeln liegenden Kernen ähnelt dagegen wie bei *Myzus* sehr stark dem gemeinsamen Ausführgang von Haupt- und Nebendrüse. Dadurch wird die Vermutung bestärkt, daß die ursprüngliche Nebendrüse nur durch jenes craniale Läppchen vertreten wird, während der vesiculäre Hauptteil nichts anderes als ein aufgeblähter Abschnitt des Ausführganges ist. Die von BAPTIST (1941) ausgesprochene Auffassung, daß die Nebendrüsen der Heteropteren sich aus Drüsenkanälen entwickelt hätten — eine Hypothese, der WOHLFARTH-BOTTERMANN und MOERICKE (1960) auch für *Myzus persicae* beipflichten — dürfte demnach wenigstens auch für den überwiegenden Teil der Nebenspeicheldrüse der Reblaus zutreffen.

Im gemeinsamen Ausführgang beider Drüsenabteilungen findet sich bei der Reblaus das locker strukturierte Cytoplasma, insbesondere die von der Intima ausstrahlende Streifenzone, die auch für die Kanäle anderer, jedoch nicht aller, Hemipteren typisch ist (intercellulärer Faltenkranz bei *Myzus persicae*, MOERICKE und WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1960 c; radiäre Strahlung bei Zikaden, DOBROSKY, 1951, PETZOLD, 1964).

Nach BREIDERS (1952) Auffassung über die Hauptspeicheldrüsen („accessorische Drüsen“, BREIDER) folgende Funktionen aus: Speicherung von Sekret, das im anderen Drüsenpaar erzeugt wurde, Verfrachtung dieses Sekretes in die Leibeshöhle, möglicherweise an Oenocyten, Ablagerung von Exkreten. Aufgrund des cytologischen Befundes kann jedoch kaum ein Zweifel daran bestehen, daß wenigstens die Hauptzellen der Hauptdrüse voll aktive Drüsenzellen sind. Die paarweise auftretenden verzweigten Rieskerne der Zellen I–IV, die typisch für stoffwechselintensive Gewebe sind, ferner die Ausbildung einer Sekretabtreibungszone sprechen gegen bloßen Transport und Speicherung von andernorts erzeugten Stoffen. Auch das dichte Cytoplasma, überhaupt der massige Bau der Drüsen und das Fehlen eines zentralen Lumens sind bei einem bloßen Speicherorgan nicht zu erwarten. Anhaltspunkte für die Speicherung von Exkreten, wie die von BREIDER genannten Pigmentablagerungen, konnten ebenfalls nicht gefunden werden. Als Reservoir käme viel eher die Nebendrüse mit ihren großen Hohlräumen in Betracht, zumal bei anderen Hemipteren dieser Teil des Drüsenapparates zu einem blasenförmigen Sekretspeicher erweitert sein kann. Nach diesen Überlegungen dürfte die Hauptspeicheldrüse der Reblaus grundsätzlich die gleichen Aufgaben wie bei anderen Hemipteren erfüllen, nämlich die Erzeugung eines für den Anstich der Wirtspflanze, die Auslösung cecidogener Prozesse und die Einleitung von Verdauungsvorgängen wesentlichen Speichels.

Für den Hauptteil der Nebenspeicheldrüse (nach BREIDER „Hauptspeicheldrüse“ und alleiniger Entstehungsort des Reblauspeichels) gilt ähnlich wie für *Myzus persicae* (WOHLFARTH-BOTTERMANN und MOERICKE, 1960), daß der vesiculäre Aufbau ihres Cytoplasmas nicht auf „eine wesentliche sekretorische Funktion im Sinne der Bildung von Sekretvorstufen“ hindeutet. Ein in der Nebendrüse erzeugtes Sekret ist jedenfalls proteinarm, da sich der Inhalt der großen Vakuolen mit gebräuchlichen histologischen Färbemethoden nicht anfärbt. Neben der Erzeugung einer wahrscheinlich wäßrigen Speichelkomponente könnte die Reblausnebenspeicheldrüse durch ihre Struktur zu einer exkretorischen Tätigkeit befähigt sein, für die sich auch bei *Myzus persicae* Hinweise im strukturellen Aspekt finden. Von ANDERS (z. B. 1957, 1961) und SCHÄLLER (1960, 1963) ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die von der Reblaus in das pflanzliche Gewebe injizierten Aminosäuren, welche für die Auslösung der Reblausgalle verantwortlich gemacht werden, aus dem Exkretstoffwechsel stammen könnten (vgl. die in der Einleitung erwähnte Einschränkung ANDERS'). Der Ver

dacht, daß neben anderen Organen, z. B. dem Ovar (vgl. GERSCH, 1953; HALLE, 1956, 1959; ANDERS, 1957, 1961) auch die Nebenspeicheldrüse exkretorisch tätig sein könnte, ist umso mehr berechtigt, als die Reblaus nicht nur wie die anderen Aphidinen keine Malpighi-Gefäße besitzt, sondern überdies nur über ein blind endigendes Rectum verfügt. Es fällt auf, daß gerade die Reblaus von den bisher beschriebenen Aphidinen nicht nur den relativ umfangreichsten Speichelapparat besitzt, sondern daß auch die Größe ihrer Nebenspeicheldrüse ganz außerordentlich gesteigert ist. Auch die enge Nachbarschaft der Nebenspeicheldrüse zum Magen könnte funktionell, z. B. für die Ausscheidung des mit dem Nahrungssaft in großen Mengen aufgenommenen Wassers, von Bedeutung sein.

Die Funktion des gemeinsamen Ausführgangs von Neben- und Hauptspeicheldrüse dürfte sich nicht in der bloßen Sekretleitung erschöpfen; denn abgesehen von der vakuoligen Beschaffenheit des dicken Mantelepithels finden sich mitunter färbare homogene Massen von Sekretcharakter im Mantelgewebe.

Schon GRASSI (1912) äußerte die Vermutung, daß den unterschiedlich strukturierten Speicheldrüsenabteilungen der Reblaus auch verschiedenartige Sekretionsprodukte entsprechen. Bei Rebläusen, die durch eine Parafilmmembran hindurch an flüssigen Nährmedien sogen (abgewandelte Technik von MITTLER und DADD, 1964), konnte unmittelbar beobachtet werden, daß nacheinander mindestens zwei verschiedene Speichelfractionen abgesondert werden: Ein ge-

lierendes Sekret baut beim Anstich die Speichelscheide auf (Abb. 6), während vor dem Saugakt ein weiteres Speichelsekret ausgeschüttet wird, das sich im Nahrungssaft verteilt. Übereinstimmende Beobachtungen machte MILES (z. B. 1959) bei *Aphis craccivora* sowie bei anderen Hemipteren. Welche stofflichen Komponenten (außer den bekannten Aminosäuren bzw. Wuchsstoffen) der Reblauspeichel im einzelnen enthält und an welchen Orten des Speicheldrüsenkomplexes diese gebildet werden, muß durch mikrochemische Methoden geklärt werden.

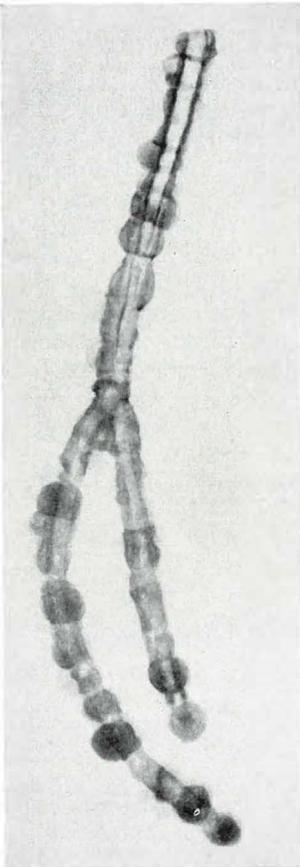


Abb. 6: Ca. 0,2 mm lange, gegabelte Speichelscheide einer Gallenaltlaus, durch Neutralrot angefärbt. Die Scheide ist an der Unterseite einer von der Reblaus zu durchstehenden Parafilmmembrane festgeheftet und taucht in eine wäßrige Nährlösung aus 7,5% Saccharose, 0,03% Agar und 0,1% Neutralrot (der letztere Zusatz dient zum Nachweis der Nahrungsaufnahme). Der zentrale Kanal, in dem die — herausgezogenen — Steckborsten gleiten, ist deutlich zu erkennen. Der perlchnurartige Aufbau der Speichelscheide kommt dadurch zustande, daß nacheinander rasch erstarrende Tröpfchen des Scheidenmaterials abgesondert werden, die untereinander verkleben. Das jeweils letzte verfestigte Tröpfchen muß dabei von den Stiletten durchbohrt werden. Verzweigungen entstehen dann, wenn die Steckborsten ein Stück weit zurückgezogen werden und die Wand der alten Speichelscheide erneut durchstochen wird.

Zusammenfassung

1. Die Speicheldrüsen adulter ungeflügelter Rebläuse erstrecken sich aus der Region des Vorderkopfes bis in den Mesothorax. Sie haben damit die vergleichsweise größte Ausdehnung von allen untersuchten Aphidinen-Speicheldrüsen. Es wird vermutet, daß der besondere Umfang des Speichelapparates einschließlich der kräftigen Speichelpumpe mit der Fähigkeit der Reblaus zur Galleninduktion zusammenhängt.
2. Der Speicheldrüsenkomplex jeder Körperhälfte setzt sich aus einer zweilappigen kompakten Hauptdrüse und einer vorwiegend blasigen Nebendrüse zusammen, deren Sekretionsprodukte durch einen gemeinsamen Speichelgang weggeleitet werden. Diese paarigen Speichelgänge vereinigen sich zu einem kurzen medianen Gang, der in die Speichelpumpe einmündet.
3. Eine Hauptdrüse baut sich aus mindestens fünf Zelltypen auf: Vier Riesenzellen und zwei eosinophile Zellen sind in einer konstanten Korrelation angeordnet. Die ersteren sind sicher, die beiden letzteren möglicherweise als Hauptzellen anzusprechen. Im Hilus der beiden Hauptdrüsenlappen finden sich ferner Deckzellen sowie eine Zellsorte mit kleineren Kernen und ein Gewebe, das die Ausleitung des Sekretes aus der Hauptdrüse besorgt. Mit Ausnahme dieses hiluseigenen Kanalgewebes sind die Zellen der Hauptdrüse deutlich getrennt und in der Regel zweikernig. Die großvolumigen Zellen besitzen sehr ausgedehnte, verzweigte Kerne. Riesenzellen, eosinophile Zellen und Deckzellen zeigen deutliche Merkmale von Sekretionstätigkeit.
4. Der Hauptteil der Nebenspeicheldrüse ist ein Syncytium von vesiculärem Charakter, das von einem zentralen Kanal durchzogen wird. Nur ein craniales Lämpchen der Nebendrüse, das wenige Kerne enthält und keine deutlichen Zellgrenzen aufweist, zeigt ähnliche cytologische Verhältnisse wie der Hilus der Hauptdrüse. Es wird vermutet, daß dieses Lämpchen der ursprünglichen Nebendrüse entspricht, während sich der aufgeblähte Hauptteil von einem Drüsengang ableiten dürfte.
5. Der paarige gemeinsame Ausführgang von Haupt- und Nebendrüse ist ähnlich strukturiert wie der vesiculäre Hauptteil der Nebendrüse.
6. Bei anstechenden und saugenden Rebläusen konnte beobachtet werden, daß mindestens zwei verschiedene Speichelfractionen abgesondert werden. Es ist anzunehmen, daß die unterschiedlich gebauten Speicheldrüsenabteilungen auch verschiedene Sekrete erzeugen. Außerdem wird vermutet, daß der — für eine Aphidine ungewöhnlich großen — Nebenspeicheldrüse zusätzlich zu ihrer Sekretionstätigkeit auch noch eine exkretorische Funktion zukommt.

Herrn Professor Dr. Dr. h. c. B. HUSFELD bin ich für die Förderung der vorliegenden Untersuchung zu besonderem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis

- ADAM, H. und G. CZIHAK: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Stuttgart (1964).
- ANDERS, F.: Über die gallenerregenden Agenzien der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* SHIMER). *Vitis* 1, 121—124 (1957).
- — : Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus (*Viteus vitifolii* SHIMER). III Biochemische Untersuchungen über das galleninduzierende Agens. *Biol. Zbl.* 80, 199—233 (1961).
- BAPTIST, B. A.: The morphology and physiology of the salivary glands of Hemiptera — Heteroptera. *Quart. J. Microsc. Sci.* 83, 91—139 (1941).
- BREIDER, H.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Reblaus *Dactylospheera vitifolii* SHIM. *Z. angew. Ent.* 33, 517—543 (1952).

- BRONSKILL, J. F., E. H. SALKELD and W. G. FRIEND: Anatomy, histology, and secretions of salivary glands of the large milk weed bug, *Oncopeltus fasciatus* (DALLAS) (Hemiptera: Lygaeidae). *Canad. J. Zool.* 36, 961—968 (1958).
- CARLE, P. et A. AMARGIER: Étude anatomique et histologique des organes internes de *Scaaphoideus littoralis* BALL. (Homopt. *Jassidae*), vecteur du virus de la flavescence dorée de la vigne. *Ann. Epiphyt.* (Paris) 16, 355—382 (1965).
- CHOLODKOVSKY, N.: Über die Speicheldrüsen von *Chermes*. *Z. wiss. Insektenbiol.* 1, 167—169 (1905).
- DOBROSKY, I. D.: Morphological and cytological studies on the salivary glands and alimentary tract of *Cicadula sexnotata* (FALLEN), the carrier of aster yellows virus. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 3, 39—58 (1931).
- GERSCH, M.: Über die Ausscheidung von Farbstoffen bei der Reblaus. *Zool. Anz.* 151, 225—236 (1953).
- GIL-FERNANDEZ, C. and L. M. BLACK: Some aspects of the internal anatomy of the leafhopper *Agallia constricta* (Homoptera: *Cicadellidae*). *Ann. ent. Soc. Amer.* 58, 275—284 (1965).
- GOODCHILD, A. J. P.: A study of the digestive system of the West African cacao capsid bugs (Hemiptera, *Miridae*). *Proc. zool. Soc. London* 122, 543—572 (1952).
- GRASSI, B.: Contributo alla conoscenza delle fillosserine ed in particolare della fillossera della vite. Rom (1912).
- HALLE, W.: Die Speicherung und Ausscheidung von Vitalfarbstoffen nach parenteraler Aufnahme und nach Injektion bei der Reblaus. Diplomarbeit, Jena (1956).
- — : Beitrag zur Histochemie der Reblaus *Dactylosphaera vitifoliae* SHIM. *Naturwiss.* 46, 212—213 (1959).
- HOPP, H. H.: Wirkung von Blattreblaus-speichel auf Pflanzengewebe. *Weinbau, Wiss. Beihefte* 9, 9—22 (1955).
- — : Untersuchungen über die Reblaus. *Jahresber. 1955/56 Weinbauinst. Freiburg i. Br.*, 83—84 (1958).
- LEONHARDT, H.: Beiträge zur Kenntnis der Lachniden, der wichtigsten Tannenhonigerzeuger. *Z. angew. Entom.* 27, 208—272 (1940).
- MILES, P. W.: Secretion of two types of saliva by an aphid. *Nature (London)* 183, 756 (1959).
- — : The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (DALL.) (Heteroptera: *Lygaeidae*) III. Origins in the salivary glands. *J. Insect Physiol.* 4, 271—283 (1960).
- — : Studies on the salivary physiology of plant bugs: oxydase activity in the salivary apparatus and saliva. *J. Ins. Physiol.* 10, 121—129 (1964).
- MITTLER, T. E. and R. H. DABD: An improved method for feeding aphids on artificial diets. *Ann. ent. Soc. Amer.* 57, 139—140 (1964).
- MOERICKE, V. und K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN: Zur funktionellen Morphologie der Speicheldrüsen von Homopteren. I. Die Hauptzellen der Hauptdrüse von *Myzus persicae* (SULZ.), *Aphididae*. *Z. Zellforsch.* 51, 157—184 (1969 a).
- — : Über die Feinstruktur der Speicheldrüse von Blattläusen. *Zool. Anz., Suppl.* 23, 437—448 (1960 b).
- — : Zur funktionellen Morphologie der Speicheldrüsen von Homopteren. IV. Die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen von *Myzus persicae* (SULZ.), *Aphididae*. *Z. Zellforsch.* 53, 25—49 (1960 c).
- NUORTEVA, P.: On the significance of proteases and amylases in the life of *Empoasca flavescens* (F.) (Hom., *Typhlocybidae*). *Ann. Entom. Fenn.* 20, 76—79 (1954).
- — : Studies on the comparative anatomy of the salivary glands in four families of Heteroptera. *Ann. Entom. Fenn.* 22, 45—54 (1956 a).
- — : Notes on the anatomy of the salivary glands and on the occurrence of proteases in these organs in some leafhoppers (Hom., Auchenorrhyncha). *Ann. Entom. Fenn.* 22, 103—108 (1956 b).
- PESSON, P.: Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. Thèse, Fac. des Sc. de Paris (1944).
- PETZOLD, H.: Zur Morphologie und Histologie der Speicheldrüsen zweier Zwergzikadenarten (*Euscelis plebejus* FALL. und *E. lineolatus* BRULLÉ). *Biol. Zbl.* 83, 603—616 (1964).
- RILLING, G.: Das Skelettmuskelsystem der ungeflügelten Reblaus (*Dactylosphaera vitifoliae* SHIMER). *Vitis* 2, 222—240 (1960).
- SAXENA, K. N.: Alimentary canal and associated structures of the *Jassidae* (Homoptera). *Curr. Sci.* 23, 198—199 (1954).
- SCHÄLLER, G.: Untersuchungen über den Aminosäuregehalt des Speicheldrüsensekretes der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifoliae* SHIMER). *Ent. Exp. Appl.* 3, 128—136 (1960).
- — : Papierchromatographische Analyse der Aminosäuren und Amide des Speichels und Honigtaues von 10 Aphidenarten mit unterschiedlicher Phytopathogenität. *Zool. Jb. Physiol.* 70, 399—406 (1963).

- — : Untersuchungen über den β -Indolylessigsäure-Gehalt des Speichels von Aphidenarten mit unterschiedlicher Phytopathogenität. Zool. Jb. Physiol. 71, 385—392 (1965).
- SCHMIDT, H. B.: Beiträge zur Kenntnis der Übertragung pflanzlicher Viren durch Aphiden. Biol. Zbl. 78, 889—936 (1959).
- SOUTHWOOD, T. R. E.: The morphology of the salivary glands of terrestrial Heteroptera (Geocoridae) and its bearing on classification. Tijdschr. Entom. 98, 77—84 (1955).
- WEBER, H.: Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* Scop. Zoologica 76, 1—120 (1928).
- WILLIS, D. M.: The anatomy and histology of the head, gut and associated structures of *Typhlocyba ulmi*. Proc. zool. Soc. London 118, 984—1001 (1949).
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E. und V. MOERICKE: Gesetzmäßiges Vorkommen cytoplasmatischer Lamellensysteme in Abhängigkeit vom Funktionsrhythmus einer Zelle. Z. Naturforsch. 14 b, 446—450 (1959).
- — : Zur funktionellen Morphologie der Speicheldrüsen von Homopteren. III. Die Nebendrüse von *Myzus persicae* (Sulz.), *Aphididae*. Z. Zellforsch. 52, 346—361 (1960).

Eingegangen am 30. 12. 1966

Dr. G. RILLING
BFA für Rebenzüchtung
Geilweilerhof
Siebeldingen/Pfalz