

Aus der Bundesforschungsanstalt für Rebenzüchtung Geilweilerhof

## Das Skelettmuskelsystem der ungeflügelten Reblaus

(*Dactylosphaera vitifolii* Shimer)

von

G. RILLING

Die innere Anatomie der Reblaus ist wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Wenn nun das Skelettmuskelsystem trotzdem erneut bearbeitet wurde, so vor allem deshalb, weil einerseits die Angaben GRASSIS in seiner 1912 erschienenen Reblausmonographie einer Vertiefung und Erweiterung bedürfen, auf der anderen Seite aber eine in jüngerer Zeit (1952) erschienene Arbeit von BREIDER nicht immer die tatsächlichen Verhältnisse wiedergibt. Der folgende knappe Abriß ist als Vorarbeit zu einer eingehenderen Darstellung des Skelettmuskelsystems der geflügelten Reblaus gedacht. Um einen späteren Vergleich mit anderen Hemipteren durch eine ungeeignete Muskelterminologie nicht zu erschweren, wurde für die Bezeichnung der Muskulatur die neutrale Numerierung gewählt.

### Material und Technik

Untersucht wurden sämtliche Larvenstadien und die adulten Tiere sowohl der blatt- wie der wurzelbewohnenden ungeflügelten Reblaus. Da sich indessen, abgesehen von der Muskulatur der Genitalregion, die nur für die Junglarve dargestellt wird, allenfalls Proportions-, aber keine qualitativen Unterschiede zwischen den einzelnen Formen ergaben, erübrigt sich deren gesonderte Beschreibung. Das Untersuchungsmaterial wurde fast ausschließlich Gewächshauszuchten der Isolierstation Langenscheiderhof entnommen.

Die Kleinheit der Tiere machte eine Zerlegung in Schnittserien und anschließende zeichnerische Rekonstruktion nach den Schnittbildern erforderlich. Die Tiere wurden hierzu in CARNOY, das die besten Ergebnisse brachte, sowie in BOUIN, PETRUNKEWITSCH, NEWCOMER und SCHILLER fixiert und über Methylbenzozat in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden in Hämatoxylin nach DELAFIELD/Eosin, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Azan nach HEIDENHAIN, Trichrom nach MASSON, Methylblau/Eosin nach MANN gefärbt.

Abb. 1—10, sowie 17 wurden nach Präparaten von Gallenaltläusen, Abb. 11—16 nach Schnitten durch Gallenjungläuse angefertigt.

## Erklärung der Abkürzungen

<i>ACl</i>	Anteclypeus	<i>Mand</i>	mandibulare	} Stechborste
<i>Ant</i>	Antenne	<i>Max</i>	maxillare	
<i>Apl</i>	Seitenapodem	<i>NaK</i>	Nahrungskanal	} Stechborste
<i>Cib</i>	Cibarium		der maxillaren	
<i>CTt</i>	Tentoriumbrücke	<i>NaP</i>	Nahrungspumpe	
<i>Cu</i>	Cupula	<i>NaR</i>	Nahrungsrinne	
<i>EpCr</i>	Epicranium	<i>Oc</i>	Ocellus	
<i>Epi</i>	Epipharynx	<i>Oe</i>	Oesophagus	
<i>EpN</i>	Epistomalnaht	<i>OL</i>	Labrum	
<i>FrGg</i>	Frontalganglion	<i>PCL</i>	Postclypeus	
<i>Fu</i>	Furca	<i>Pd</i>	Pedicellus	
<i>GÖ</i>	Geschlechtsöffnung	<i>Ph</i>	Pharynx	
<i>H<sub>1</sub></i>	mandibularer   Artikulations-	<i>Pi</i>	Pistill	
<i>H<sub>2</sub></i>	maxillarer   hebel	<i>PIL</i>	Pleuralleiste	
<i>Hyp</i>	Hypopharynx	<i>Rh</i>	Rhinarium	
<i>K<sub>1</sub></i>	„Druckknopf“ zwischen Labrum und Lamina mandibularis	<i>S</i>	Chitingräte zwischen Basis des Hypopharynx und Ten- toriumbrücke	
	„Mundknopf“	<i>Sc</i>	Scapus	
	Krallensehne	<i>SpG<sub>1</sub></i>	Speichelzuführgang	} der Speichel- pumpe
	Leiste zwischen Postclypeus und Lamina mandibularis	<i>SpG<sub>2</sub></i>	Speichelausführgang	
	Versteifungsleiste des Cibariums	<i>SpK</i>	Speichelkanal der maxillaren Stechborsten	
<i>Lb</i>	Labium	<i>SpP</i>	Speichelpumpe	
<i>Lmand</i>	Lamina mandibularis	<i>Tth</i>	hinterer	} Tentoriumast
<i>Lmax</i>	Lamina maxillaris	<i>Ttv</i>	vorderer	
		<i>VK</i>	Vorderkopf	

Die Muskeln sind numeriert. Erläuterungen s. Text.

## Das Skelett

Eine eingehende Schilderung des Skelettbaues, auf die sich auch *STELLWAAG* bezieht, findet sich bei *GRASSI*. Zur Orientierung mögen die folgenden Angaben genügen:

Die drei Hauptabschnitte Kopf, Brust und Hinterleib sind unscharf gegeneinander abgesetzt (Abb. 13). Das Skelett ist größtenteils weichhäutig und warzig skulpturiert. Mehr oder weniger stark sklerotisiert sind nur einige wenige Partien: Der Vorderkopf, die Extremitäten einschließlich der Pleuralleisten der Beinhüften und die endoskelettalen Bildungen Tentorium und Furcae.

Am Kopf (Abb. 1, 2, 6, 7, 8) hat sich das einheitliche *Epicranium* (*EpCr*), welches die Bezirke Frons und Vertex umfaßt und die drei Ocellenpaare (*Oc*) sowie die dreigliedrigen Antennen (*Ant*) trägt, mächtig nach rostral und ventral ausgedehnt. Der Vorderkopf — die Basis der Stechborsten und der Tentoriummäste — ist auf die Unterseite gerückt, und die Kopfhaltung der Reblaus ist extrem hypognath. (Aus diesem Grunde decken sich am Kopf die Bezeichnungen „ventral“ und „dorsal“ nicht immer mit „unten“ und „oben.“)

Der Vorderkopf wird vorn durch die Epistomalnaht (*EpN*), lateral durch die am Grund einer Einfaltung liegenden Seitenapodeme (*Apl*) gegen das Epicranium abgegrenzt; nach hinten läuft er in den für die Rhynchoten bezeichnenden „Schnabel“ aus. Postclypeus (*PCL*), Antecly-

peus (*ACL*) und Labrum (*OL*) bauen die Unterseite des Vorderkopfes auf. Infolge der ausgeprägten Hypognathie liegt der Postclypeus vor dem Anteclypeus und das Labrum am weitesten caudal.

Die Seitenwände des Vorderkopfes werden von den paarigen Laminae mandibulares (*Lmand*) und Laminae maxillares (*Lmax*) gebildet. Die distalen Partien der letzteren legen sich median zusammen. Zwischen den beiden Laminae maxillares ist der Hypopharynx (*Hyp*) eingefügt, von dem nur der hintere basale Abschnitt frei sichtbar ist. Beiderseits stößt vom proximalen Rand des Hypopharynx ein Apodem von der Gestalt einer Gräte (*S*) ins Kopffinnere vor. Die beiden Apodeme legen sich in ihrem weiteren Verlauf median zusammen und enden gemeinsam am Hinterrand der Tentoriumbrücke.

Der Postclypeus ist eine einfache Platte, während Anteclypeus samt Labrum, Laminae und Hypopharynx die Gestalt von Taschen oder Tüten haben. Die Grenzen zwischen den einzelnen Stücken sind dementsprechend teils seichte Querfurchen (zwischen Postclypeus, Anteclypeus und Labrum), teils deutliche Längsleisten (zwischen Postclypeus und Laminae mandibulares; *L<sub>1</sub>*), teils tiefe Einfaltungen (zwischen Anteclypeus-Labrum und Laminae, zwischen Laminae mandibulares und Laminae maxillares sowie zwischen Laminae maxillares und Hypopharynx).

Am Grund der Falten zwischen Laminae mandibulares und maxillares verlaufen die Artikulationshebel der beiden mandibularen Stechborsten (*H<sub>1</sub>*), während die maxillaren Hebel (*H<sub>2</sub>*) in der Tiefe der Spalte zwischen Hypopharynx und Laminae maxillares liegen. Der mandibulare Artikulationshebel setzt sich in eine Leiste fort, die sowohl mit dem

hinteren Ende des Seitenapodems wie mit der Basis des hinteren Tentoriumarmes durch ein Gelenk verbunden ist. An dieser Leiste ist auch der maxillare Artikulationshebel gelenkig befestigt, so daß ein x-förmiges Skelettstück zustande kommt (pezzo a forma die X, GRASSI).

Clypeolabrum, Laminae und Hypopharynx legen sich mit ihren Innenflächen zum „Schnabel“ zusammen, in dessen Achse das Stechborstenbündel verläuft (Abb. 2). Der Zusammenschluß der Schnabelspitze wird durch ein Paar von „Druckknöpfen“ (*K<sub>1</sub>*) zwischen Labrum und Laminae maxillares gesichert.

Das Innenskelett des Kopfes, das Tentorium (Abb. 1; gabbia boccale, GRASSI), wird von zwei Paar Apophysen aufgebaut, die im Kopffinneren durch die Tentoriumbrücke (*CTt*) zusammengehalten werden. Die vorderen Tentoriumarme (*Ttv*) entspringen jeweils an der Ecke Epistomalnaht-Seiten-

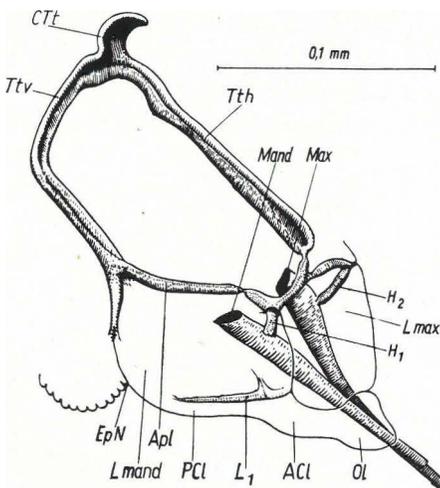


Abb. 1: Tentorium und Stechborsten der linken Kopfhälfte von außen gesehen.

Kopfumrisse angedeutet. Vgl. Abb. 7.

tentoriumbrücke (*CTt*) zusammengehalten werden. Die vorderen Tentoriumarme (*Ttv*) entspringen jeweils an der Ecke Epistomalnaht-Seiten-

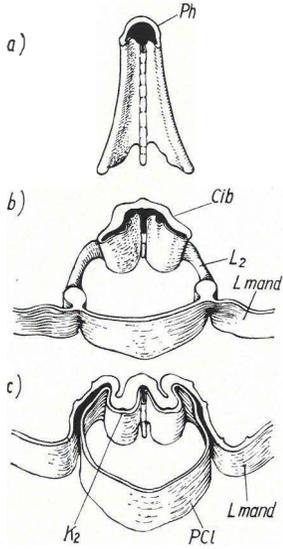
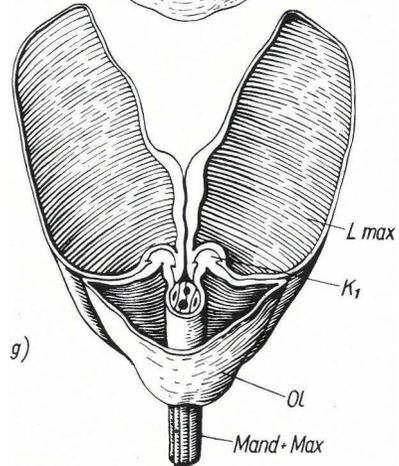
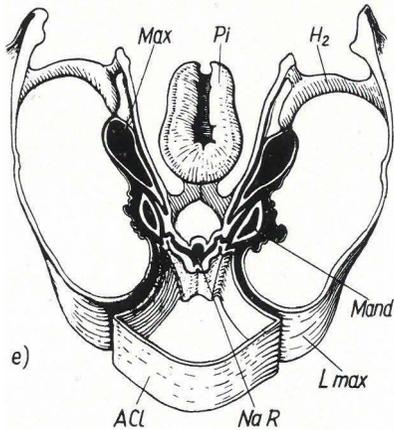
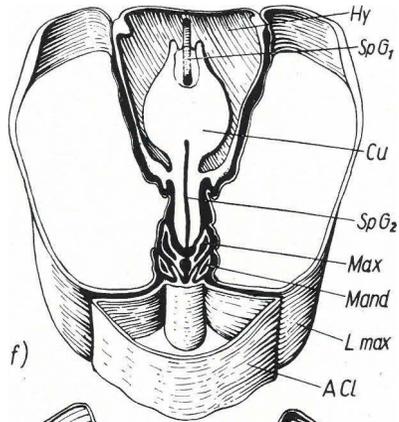
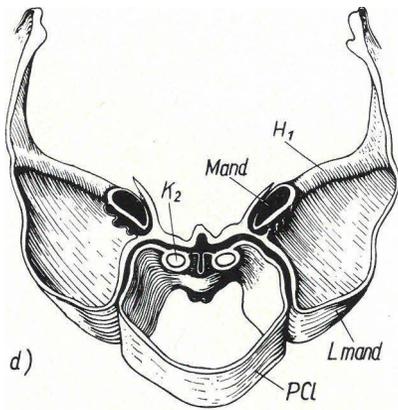


Abb. 2: Serie von Querschnitten durch den Vorderkopf. Niveau der Schnitte:

- a) Pharynx,
- b) Versteifungsleisten des Cibariums,
- c) „Mundknöpfe“,
- d) mandibulare Artikulationshebel,
- e) maxillare Artikulationshebel,
- f) Hypopharynxboden,
- g) Spitze des „Schnabels“.



apodem, während die hinteren Arme (*Tth*) beiderseits nahe der oberen gemeinsamen Ecke der beiden Laminae wurzeln.

Die beiden Stechborstenpaare, hervorgegangen aus den Mandibeln und Teilen der Maxillen (Abbildung 1—3, *Mand* und *Max*), sind mit ihrer Basis tief ins Kopffinnere eingesenkt und an den oben beschriebenen Artikulationshebeln  $H_1$  und  $H_2$  aufgehängt. Die Stechborsten gleiten in Nuten des Epipharynx bzw. der seitlichen Hypopharynxwände. An der Spitze des Hypopharynx legen sich die vier Stechborsten in der Weise nebeneinander, daß die glatten Mandibeln das Stechborstenbündel flankieren, während die maxillaren Borsten mit ihren gerieften medialen Flächen ineinander verfalzt sind und einen einheitlichen Stab bilden. Zwei hintereinander gelegene Rinnen in jeder maxillaren Borste treten dabei zu zwei voneinander getrennten Röhren, dem vorderen Nahrungskanal (*NaK*) und dem hinteren Speichelkanal (*SpK*) zusammen.

Auf einem doppelwandigen Sockel des Hypopharynxbodens erhebt sich die umfangreiche Speichelpumpe (Abbildung 2, 4, 5, 6; *pompeta salivare*, GRASSI), die im Prinzip wie ein zusammengedrückter Gummiball gebaut ist. Der äußeren Wand des Balles entspricht die stark sklerotisierte Cupula (*Cu*), die den Pumpenzylinder darstellt; die innere massige, aber die Färbung einer Chitinmembran gebende Wand, das Pistill (*Pi*), wirkt als Pumpenkolben. Auch das Pistill ist napfförmig wie die Cupula und besitzt keine „höckerartige Ansatzstelle“ für die Retraktormuskulatur (5, 6), wie BREIDER in seiner Beschreibung der Speichelpumpe angibt. Die Muskeln inserieren vielmehr am Grund der Napfhöhlung; ihre Tonofibrillen durchsetzen die Cuticula in deren ganzer Dicke. Trotz Anwendung verschiedener Färbemethoden ließen sich auch die von BREIDER beschriebenen „federartigen, mehrfach gewellten elastischen Chitineinlagerungen“ im Pistill nicht nachweisen.

Von oben und hinten her mündet mit einem U-förmigen Schaltstück der zuführende Speichelgang (*SpG<sub>1</sub>*) in den Pumpenhohlraum. Am aufsteigenden Schenkel des Schaltstücks befestigen sich die Sehnen des Dilatatorenpaares des Speichelzuführganges (7). Der Ausführgang des Speichels (*SpG<sub>2</sub>*) durchbohrt den Boden der Cupula und führt nach der Spitze des Hypopharynx, wo er den Anschluß an den Speichelkanal der maxillaren Stechborsten gewinnt. Wahrscheinlich hat eine Falte am Schaltstück des zuführenden Speichelganges die Funktion eines Ventiles; ein Ventil ist auch für den ausführenden Speichelgang zu fordern, konnte aber nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden.

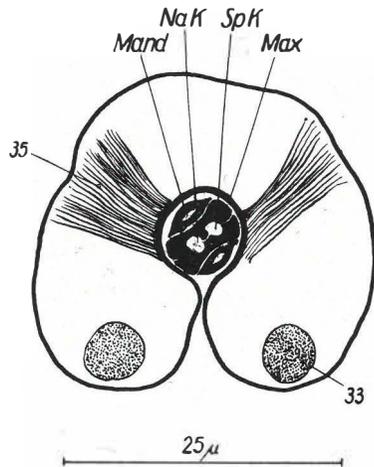


Abb. 3: Querschnitt durch das dritte Glied des Labiums.

Der Nahrungskanal der Stechborsten öffnet sich in die Nahrungsrinne der Praeoralhöhle (Abbildung 2, 4, *NaR*). Die Praeoralhöhle, an deren Aufbau sich der Epipharynx und die Vorderwand des Hypopharynx beteiligen, ist in ihrem vorderen Abschnitt spaltförmig. Am inneren Ende des Spaltes sind Epi- und Hypopharynx durch ein Paar von „Mundknöpfen“ (*K<sub>2</sub>*) fest miteinander verbunden. Der Nahrungsstrom nimmt seinen Weg durch die zwischen den beiden Knöpfen ausgesparte Enge hindurch. Von da ab fließt die Nahrung durch ein geschlossenes Rohr. Die Mündung dieses Rohres entspricht jedoch nicht der Mundöffnung, sondern ist als Präestoma zu bezeichnen; denn die anschließende Partie, die Cibarialpumpe (*Cib*), ist noch ein Teil der Praeoralhöhle. Der Mund selbst, d. h. der Anfang des Pharynx (*Ph*), ist weit im Kopfinneren zu suchen. Er liegt auf der Höhe des Frontalganglions bzw. der Epistomalnaht. Der Pharynx, vom Oesophagus (*Oe*) durch seine Chitinauskleidung leicht zu unterscheiden, erstreckt sich nach innen bis unterhalb der Tentoriumbrücke. Cibarium und Pharynx bilden eine als Einheit wirkende Pumpe für die Aufsaugung des Nahrungssaftes; nur der getrennte Ursprung der Dilatatormuskeln erinnert an die zweifache Herkunft. Die Weite der Nahrungspumpe nimmt von der Mündung des Cibariums gegen das Ende des Pharynx stetig ab. Der Boden von Cibarium und Pharynx ist rinnenförmig ausgehöhlt und stark sklerotisiert, das Dach der Pumpe ist eine gefaltete Membran, in deren Mittellinie die Reihe der Dilatatorsehnen ansetzt.

In der Einkerbung zwischen Hypopharynxhinterwand und prosternalem Bereich wurzelt das Labium (Abbildung 7, 10, 13, *Lb*), der „Rüssel“ der Reblaus, ein unpaariger, viergliedriger Anhang, der in einer Längsfalte seiner Vorderwand das Stechborstenbündel birgt. Diese Stechborstenscheide übernimmt außerhalb der Kopfkapsel die Führung der Stechborsten. Im Kopfinneren wird deren Bewegung, die in einem Vor- und Zurückgleiten besteht, durch den engen Zusammenschluß von Labrum und Laminae maxillares, durch die Führungsnuten von Epi- und Hypopharynx sowie durch die Artikulationshebel vorgeschrieben (s. o.). Eine derartig straffe Führung des Stechborstenbündels ist vor allem auch im Hinblick auf die lückenlose Verbindung der Speichel- bzw. Nahrungswege an der Hypopharynxspitze erforderlich.

Wie schon oben angedeutet wurde, ist auch der Rumpf (Abbildung 11—17) überwiegend weichhäutig, deutliche Tergal- und Sternalplatten lassen sich am Rumpf der ungeflügelten Form nicht nachweisen. Ein Paar von kurzen Apodemen in jedem der drei Thoraxsegmente, die durch eine quere Furche verbunden sind, stellt die Furca (*Fu*) dar. Die drei Beinpaare sind übereinstimmend gebaut. Die Coxa (*Cx*) ist am unteren Ende der kräftig sklerotisierten Pleuralleiste (*PLL*) eingelenkt. Der Hüfte fehlt eine ventrale Gelenkstelle. Auf die Coxa folgen vier weitere Beinlieder: Trochanterofemur (*TrFe*), Tibia (*Ti*), der eingliedrige Tarsus (*Ta*) und der Praetarsus (*PTa*), bestehend aus einem Krallenpaar. Die ersten drei Beinlieder sind durch dikondyle Gelenke mit horizontalliegender Drehachse miteinander verbunden. Der die Gelenkköpfe tragende Rand der Glieder ist versteift.

Am Abdomen lassen sich auf Grund der Ansatzstellen der Längsmuskulatur mit Sicherheit nur sieben typische Segmente feststellen. Die segmentale Gliederung der Genitalregion bedarf einer besonderen Untersuchung und soll hier nicht erörtert werden.

### Die Muskulatur

Die Muskulatur von Cibarium und Pharynx (Abb. 4, 6).

Die Dilatatoren der als Einheit funktionierenden Cibarial- und Pharynxpumpe (muscoli sollevatori della parete ventrale della faringe, GRASSI; musc. dilatatores pharyngis, BREIDER) greifen hintereinander an einer gratförmigen Auffaltung des häutigen Pumpendaches an. Die Reihe ihrer unpaarigen Insertionen erstreckt sich von den „Mundknöpfen“ bis zum Ende des Pharynx. Die Muskelbündel lassen sich — abweichend von der Darstellung BREIDERS — nach der Anordnung der paarigen Originen in vier Gruppen zusammenfassen:

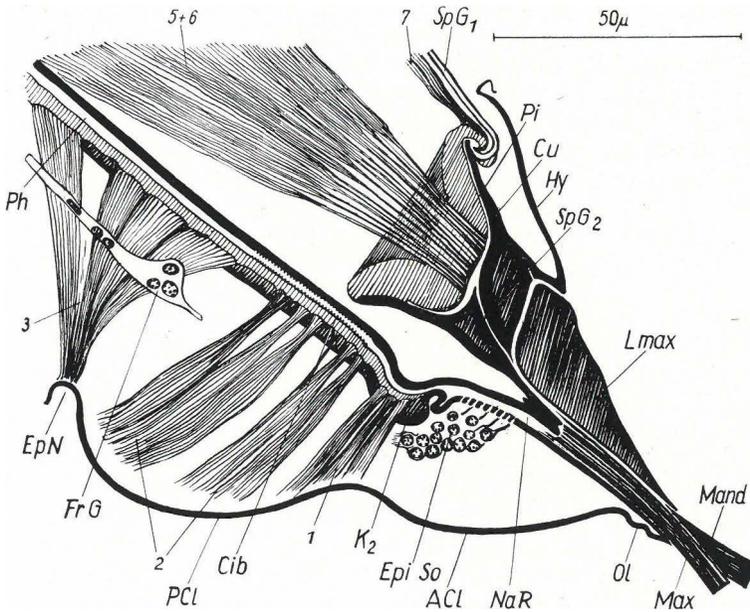


Abb. 4: Medianschnitt durch den Vorderkopf mit Speichelpumpe und Nahrungswegen. Vgl. Abb. 6.

Einheitlich schwarz gezeichnet: Schnittflächen sklerotisierter Teile;  
dünn schraffiert: unsklerotisiertes Chitin im Schnitt;  
stark schraffiert: sklerotisierte Chitinteile in Aufsicht.

1 entspringt am Vorderrand des Postclypeus und setzt an der Membran zwischen den Mundknöpfen an. Die Ursprungsstellen von 2 nehmen die restliche Fläche des Postclypeus ein. 3 entspringt an der Epistomalnaht und breitet sich fächerförmig aus. Der Ursprung von 4 liegt im clypeusnahen Bereich des Epicraniums. 1 und 2 haben auf Grund der Lage des Frontalganglions (vgl. S. 227) als Cibarialmuskeln zu gelten, und nur 3 und 4, nicht sämtliche Muskeln, wie GRASSI und BREIDER angeben, dürfen als Pharynxmuskeln bezeichnet werden.

Ventrale Dilatatoren, d.h. Muskeln, die vom Boden der Nahrungspumpe nach dem Tentorium ziehen, kommen nicht vor, hingegen erstrecken sich zwischen dem inneren Ende des Pharynx und dem Vorderrand der Tentoriumbrücke bzw. den Abgangsstellen der Tentoriumarme etliche Paare von *Ligamenten* (nicht eingetragen), die möglicherweise den Pharynxdepressoren von *Aphis* entsprechen. Ebenso wenig existieren Ringmuskeln, die den Pharynx verengen könnten. Muskelkontraktion ist also nur für die Erweiterung von Cibarium und Pharynx, für das Ansaugen des Nahrungsstromes, erforderlich. (Bei der Kontraktion der Dilatatoren dürften Cibarium und Pharynx durch die „Mundknöpfe“ bzw. Pharynxligamente in ihrer Lage festgehalten werden.) Der Pumpenraum wird passiv, durch die Elastizität seiner Wände wieder verengt, wodurch der Nahrungssaft weitergepreßt wird.

### Die Muskulatur des Hypopharynx (Abb. 4—8)

Die Hauptmasse der Muskelzüge bewegt die Teile der Speichelpumpe. Die Muskeln der Speichelpumpe erscheinen unpaarig, geben jedoch durch getrennte Ursprungsflächen und einen medianen Spalt ihre paarige Entstehung zu erkennen.

Die sehr mächtigen Muskeln 5 und 6 sind Retraktoren des Pistills, in dessen Vertiefung sie inserieren. 5 entspringt am Boden des Pharynx, die Muskelzüge von 6 (*muscolo sollevatore della pompetta salivare*, GRASSI) gehen von den vorderen Tentoriumarmen und der Unterseite der Tentoriumbrücke aus.

Das Muskelpaar 7 greift oberseits am aufsteigenden Teil des zuführenden Speichelganges, vor dessen Einmündung in die Speichelpumpe an und entspringt an der Innenseite der beiden Chitinräten *S*, die von der Basis des Hypopharynx nach der Tentoriumbrücke ziehen. 7 wirkt als Dilatator des zuführenden Speichelganges (unpaarer Muskel der *muscoli dilatatori del condotto afferente salivare*, GRASSI).

Die von GRASSI als laterale Dilatatoren des zuführenden Speichelganges aufgefaßten beiden Muskeln 8 verlaufen beiderseits nahezu quer von der Basis der hinteren Tentoriumarme nach dem proximalen Rand der Hypopharynxrückwand, wo sie median ansetzen. Der zuführende Speichelgang zieht zwar unmittelbar vor der Insertion von 8, vorbei, nimmt aber keine Verbindung mit den Muskeln auf. Das Muskelpaar 8 beteiligt sich also nicht an der Erweiterung des Speichelganges, sondern verändert die Stellung des Hypopharynx.

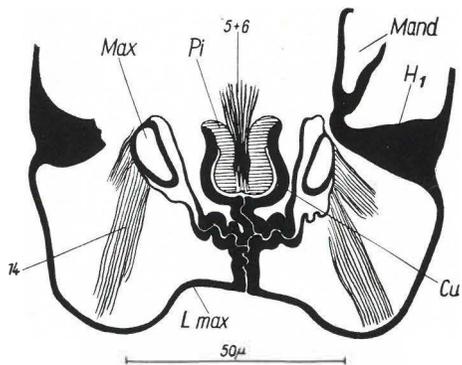


Abb. 5: Auf Höhe der mandibularen Artikulationshebel geführter Frontalschnitt durch den Vorderkopf mit der Speichelpumpe. Schraffur wie in Abb. 4.

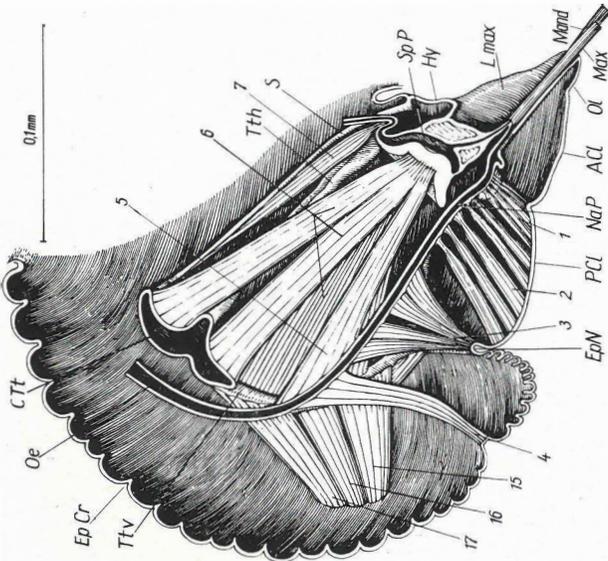
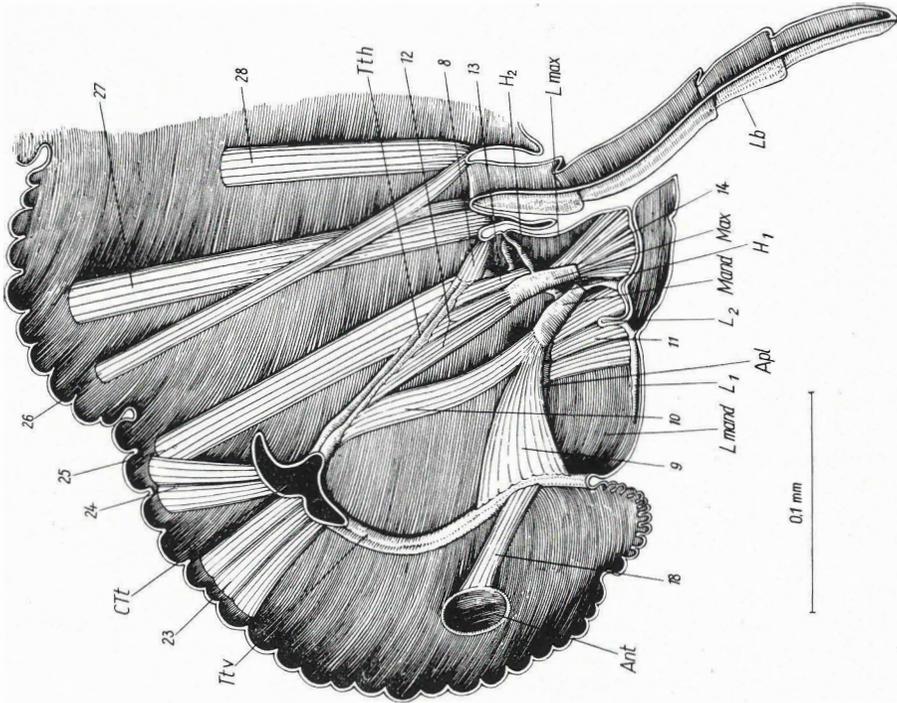


Abb. 6: Rechte Kopfhälfte mit Muskulatur von Cibarium, Pharynx, Speichelpumpe und Antennen.

Abb. 7: Rechte Kopfhälfte mit Muskulatur der Stechborsten, des Tentoriums und des Labiums, sowie einem Antennen- und Hypopharynxmuskel.

BREIDER beschreibt zusätzlich zu je vier Retraktoren des Pistills, die Bündeln von Muskel 6 entsprechen, jederseits drei Retraktoren der Cupula, die vom Bordrand der Speichelpumpe zum Hypopharynxboden ziehen sollen. Diese letzteren Muskeln konnte ich — zumindest nicht in dieser Form — in meinen Präparaten nicht nachweisen. [Dagegen nehmen die Protraktoren der maxillaren Stechborsten (14), die allerdings an der Basis der Maxillen enden, einen ähnlichen Verlauf wie jene von BREIDER beschriebenen Muskeln. Vgl. hierzu auch Abb. 5, S. 229 mit BREIDERS Abb. 8.]

Die Arbeitsweise der Speichelpumpe hat man sich wohl folgendermaßen vorzustellen: Muskel 7 öffnet durch seine Kontraktion das Ventil des Speichelzuführganges, darauf wird durch 5 und 6 das Pistill angehoben, und die Cupula füllt sich mit Speichel. Anschließend erschlafft 7, das Ventil schließt sich und versperrt dem Speichel den Rückweg; das Pistill senkt sich beim Nachlassen der Spannung in den Retraktoren 5 und 6, und der Speichel wird durch den Speichelausführgang in den Speichelkanal der Maxillen gespritzt. Antagonisten der Muskeln 5, 6 und 7 fehlen. Der Verschuß des Rückstauventils und die Abwärtsbewegung des Pistills geschieht wohl durch die Elastizität der Chitinteile. Die Speichelpumpe arbeitet also nach demselben Prinzip wie oben für Cibarial- und Pharynxpumpe geschildert: der Speichel wird aktiv angesogen und passiv ausgepreßt.

Während der Saugphase muß der abführende Speichelkanal geschlossen sein. Ob dies aber in der Weise vor sich geht, wie BREIDER angibt, nämlich dadurch, daß sich die beiden Hälften der Cupula gegeneinander bewegen, ist mehr als fraglich, da die wesentlichen anatomischen Voraussetzungen hierfür, eben die von BREIDER als *musc. retr. cupulae* bezeichneten Muskeln nicht vorhanden sind.

Die Speichelpumpe der Reblaus weicht nach Bau und Funktion keineswegs grundsätzlich von den Speichelpumpen anderer Hemipteren ab, sondern bleibt durchaus im Rahmen des Hemipterentyps.

#### Die Muskeln der Stechborsten (Abb. 7, 8).

Die Stechborsten werden abwechselnd durch Retraktoren ins Kopfinnere gezogen und durch Protraktormuskeln in die Stichwunde gestoßen.

9 und 10, die Mandibelretraktoren, inserieren an der Mandibelbasis. Der Ursprung des fächerförmigen Muskels 9 (*muscolo retrattore della setola mandibolare*, GRASSI; GRASSI erwähnt nur diesen einen Retraktor) befindet sich basal am vorderen Tentoriumarm, an der Epistomalnaht und auch am Seitenapodem, während 10 vom hinteren Tentoriumarm, ein wenig unterhalb der Tentoriumbrücke, abgeht. Die Angaben BREIDERS, der vier Paare von Mandibelretraktoren (*musc. retr. setae mandibulares primus — quartus*) nennt, kann ich nicht bestätigen.

11, der Mandibelprotraktor, entspricht *muscolo subtraverso superficiale clipeo-mandibolare* und *muscolo subtraverso profondo mandibolo-boccale GRASSIS*. Der Muskel, dessen einzelne Bündel nicht ganz parallel gerichtet sind, entspringt im hinteren Abschnitt der Lamina mandibularis, seitlich von der Leiste  $L_1$ , welche Postclypeus und Lamina mandibularis trennt, auch an dieser selbst und an der Versteifungsleiste  $L_2$  der Cibarialpumpe. Die Insertion liegt

an der Gelenkstelle von Seitenapodem und mandibularem Artikulationshebel, also nicht an der Stechborste selbst, wie BREIDER angibt. Die Stechborste wird demnach indirekt, durch Hebelübertragung vorgestoßen. Bei der Kontraktion von 11 wird die genannte Gelenkstelle in Richtung auf den Clypeus verlagert, das stechborstenwärtige Ende des Artikulationshebels wird in Richtung auf die Schnabelspitze verschoben und die Mandibel dadurch vorwärts getrieben.

Die Maxillenretraktoren, 12 und 13 (muscoli retrattori della setola mascellare, GRASSI), haben ihren Ursprung am hinteren Arm des Tentoriums, zwischen der Origo von 10 und 8, nicht hingegen, abweichend von BREIDERS Darstellung, auch am Postclypeus. 12 greift ausschließlich am basalen Rand der Stechborste an, 13 befestigt sich an der Gelenkstelle des maxillaren Artikulationshebels, und zwar mit den meisten Fasern an diesem selbst.

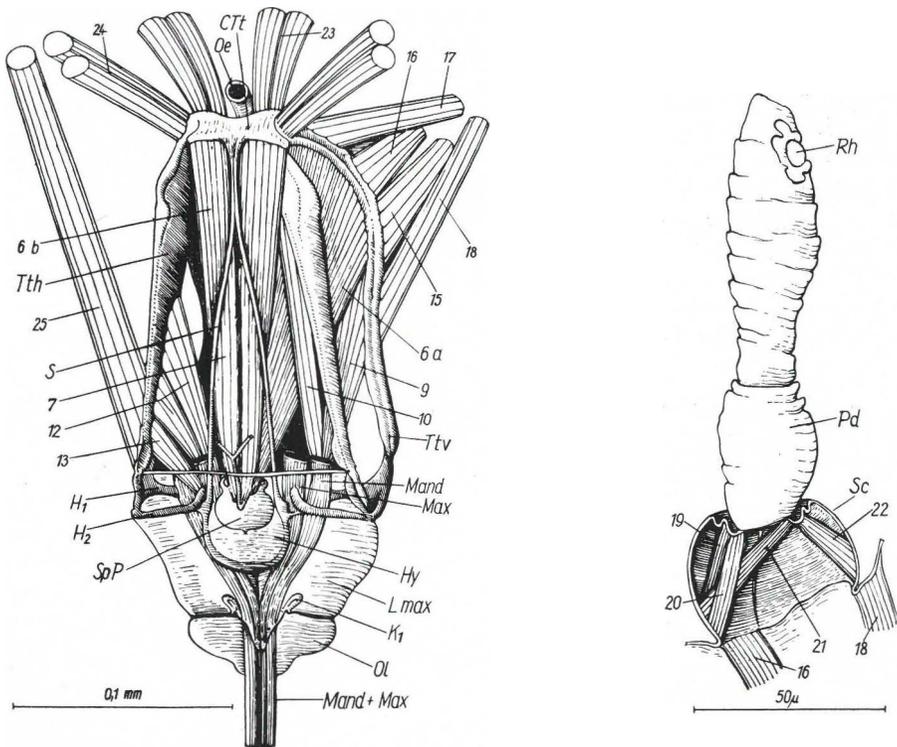


Abb. 8: Die Kopfmuskulatur von oben und rechts her betrachtet.

Ein Teil der Muskeln entfernt.

Laminae maxillares und Hypopharynx durchsichtig gedacht.

Abb. 9: Rechte Antenne von oben.

14 (muscolo protrattore della setola mascellare, GRASSI) setzt lateral an der Basis der maxillaren Stechborste an und verläuft divergierend zum Boden der Lamina maxillaris. Dieser Muskel ist zum Unterschied von 11 ein direkter Stechborstenprotraktor.

## Die Muskulatur der Antennen (Abb. 6—9).

Ringsum am proximalen Rand des Antennengrundgliedes, des Scapus, befestigen sich jeweils die vier Antennenbeweger 15, 16, 17, 18 (muscoli estrinseci delle antenne, GRASSI). Sie nehmen ihren Ausgang sämtlich von den vorderen Tentoriumarmen. BREIDER führt nur drei derartige Muskeln (musc. ant. primus — tertius) an. Im Scapus selbst finden sich die vier Muskeln 19, 20, 21, 22 (nach GRASSI nur drei muscoli intrinseci delle antenne), welche an der Basis des zweiten Antennengliedes, des Pedicellus, angreifen. Das Endglied enthält keine Muskeln.

## Die Muskulatur des Tentoriums (Abb. 7, 8).

Die paarigen Tentoriummuskeln 23, 24, 25 stabilisieren wohl in erster Linie das Tentorium gegen den Zug der in ihrer Verlängerung am Tentorium entspringenden Muskeln der Speichelpumpe und der Retraktormuskeln der Stechborsten.

23 (muscolo estrinseco dell' apparato boccale a, GRASSI; musc. tent. prim. und sec., BREIDER) und 24 (muscolo estrinseco dell' apparato boccale c, GRASSI) sind zwei kurze Muskelbündel, welche die Tentoriumbrücke mit dem gegenüberliegenden Teil des Kopfdaches verbinden. Der lange Muskel 25 (muscolo estrinseco dell' apparato boccale d, GRASSI) erstreckt sich zwischen dem Grund des hinteren Tentoriumarmes und dem rückwärtigen Teil des Epicraniums, wo er nahe beim Ursprung von 24 endet.

## Die Muskulatur des Labiums (Abb. 7, 10).

An der Basis des Labiumgrundgliedes greifen drei dorsoventral verlaufende Muskelpaare an, die mehr oder weniger weit dorsal im Prothorax bzw. der Region des durch keine Einschnürung gekennzeichneten Halses entspringen:

26 inseriert mit einer gegabelten Ansatzstelle am proximalen Rand des Grundgliedes selbst; die vorderen Insertionen des Muskelpaares liegen getrennt, während die hinteren Ansatzstellen sich median berühren. 27 und 28 setzen jeweils mehr lateral, und zwar vorn bzw. hinten an der Membran an, welche das Labiumgrundglied manschettenartig umgibt. Das Muskelpaar 27 richtet die Stechborstenscheide auf, 28 klappt das Labium in die Ruhestellung um, 26 zieht die Unterlippe ins Kopfinnere. Bei synergistischem Arbeiten von 25, 26 und 27 kommen Zwischenstellungen zustande. Durch einseitigen Zug der Muskeln einer Körperhälfte wird das Labium schräg gestellt.

Im Innern des Labiums finden sich Längsmuskeln (29, 30, 31, 33, 34), welche die einzelnen Glieder gegeneinander abwinkeln, und Reihen von Transversalmuskeln (32, 35, 36), die an der Stechborstenrinne angreifen. Diesen letzteren kommt nach WEBER die Aufgabe zu, die Stechborstenrinne zu erweitern, wodurch das Bündel der Stechborsten ungehindert durch die Rinne gleiten kann. Bei der Erschlaffung der Transversalmuskeln verengt sich die Rinne infolge ihrer Elastizität und klemmt die Stechborsten in ihrer jeweiligen Lage fest. Im Gegensatz zum Laufbein wirken die Längsmuskeln des Labiums nur

als Beuger (damit im Zusammenhang steht auch das Fehlen von besonderen Gelenkstellen), und zwar wird das Endglied des Labiums nach vorn, das vorletzte Glied nach hinten abgebeugt; dem zweiten, längsten, Glied fehlt eine eigene Beugemuskulatur, es dürfte durch den im Grundglied entspringenden Beuger 29 des Gliedes 3 im selben Drehsinne wie Glied 3 abgewinkelt werden.

### Die Muskulatur des Rumpfes.

Die ventralen Längsmuskeln (Abbildung 11, 13, 15, 16) befestigen sich im Thorax hauptsächlich an den Furcaästen, im Abdomen an den Intersegmentalfalten.

Zwischen dem rückwärtigen Teil der hufeisenförmigen Furche, welche den Vorderkopf samt Labium vom umgebenden Thorax absetzt, und den Ästen der Profurca spannt sich beiderseits der kurze ventrale Längsmuskel 37. Er entspricht offensichtlich dem *muscolo estrinseco del apparato boccale b*, der nach GRASSI Beschreibung jedoch vorn am mandibularen Artikulationshebel endet. In Wirklichkeit dringt er nicht so weit nach cranial vor. Von der Profurca zur Mesofurca erstreckt sich jederseits Muskel 38; seitlich schließt jeweils Muskel 39 an, der vorn jedoch direkt am Sternum ansetzt. Von der Mesofurca nach caudal ziehen 40 und 41. 40 befestigt sich hinten an der Metafurca; 41 endet caudal mit dem überwiegenden Teil seiner Fasern seitlich von der Metafurca am Sternum. Die Metafurca und die erste am Abdomen auftretende Intersegmentalfalte werden durch die Muskeln 42, 43 und 44 verbunden, die nach caudal divergieren. Die folgenden fünf Abdominalsegmente werden durch Paare von je vier abdominalen Längsmuskeln überbrückt (45—48, 49—52, 53—56, 57—60, 61—64; 1<sup>a</sup>—4<sup>a</sup> fascia ventrale, GRASSI). Der terminale Abschnitt des Abdomens, in welchem auch die Genitalöffnung liegt, ist frei von ventralen Längsmuskeln.

Die dorsalen Längsmuskeln (Abbildung 12, 13, 15, 16) ziehen entsprechend den ventralen Längsmuskeln des Abdomens auch im Thorax von Intersegmentalfalte zu Intersegmentalfalte. Die ersten drei Paare (65, 66, 67) über-

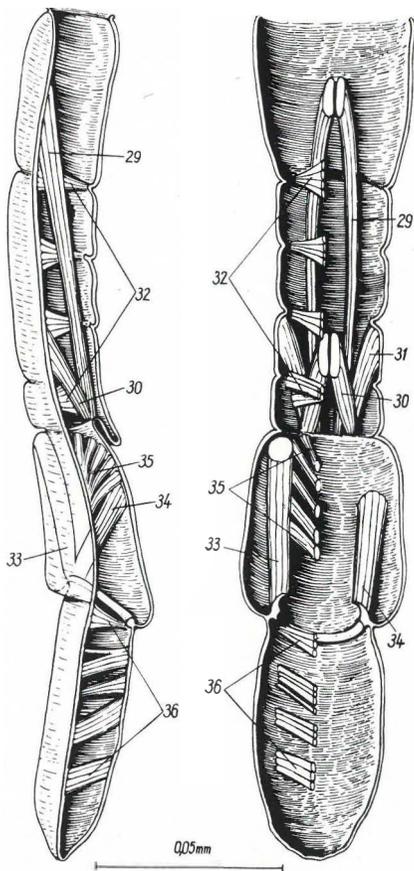


Abb. 10:  
Muskulatur des Labiums.  
Links: Blick in die rechte Hälfte.  
Rechts: Ansicht von vorn,  
Vorderwand entfernt.

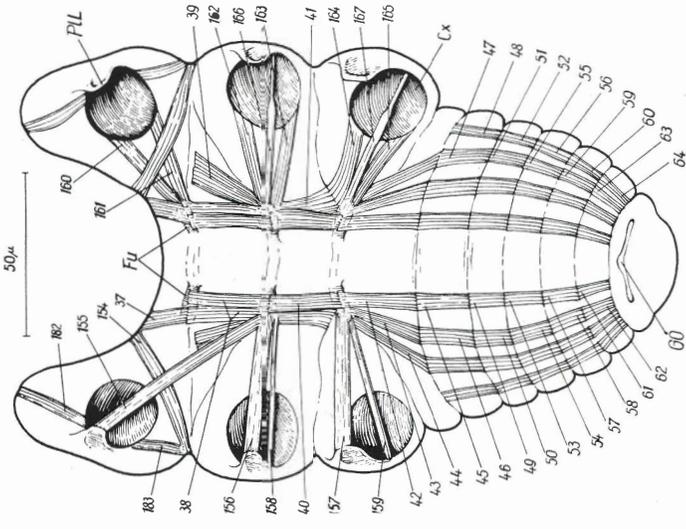
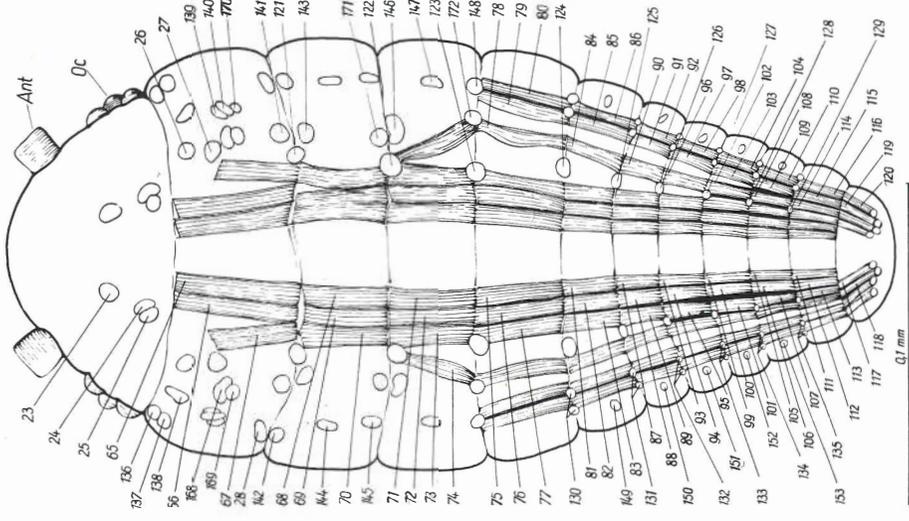


Abb. 11: Muskulatur der ventralen Rumpregion  
Schraffiert: Innenflächen der Hüften.

Abb. 12: Dorsale Längsmuskulatur und dorsale Ansatzstellen der dorsoventral verlaufenden Muskeln.

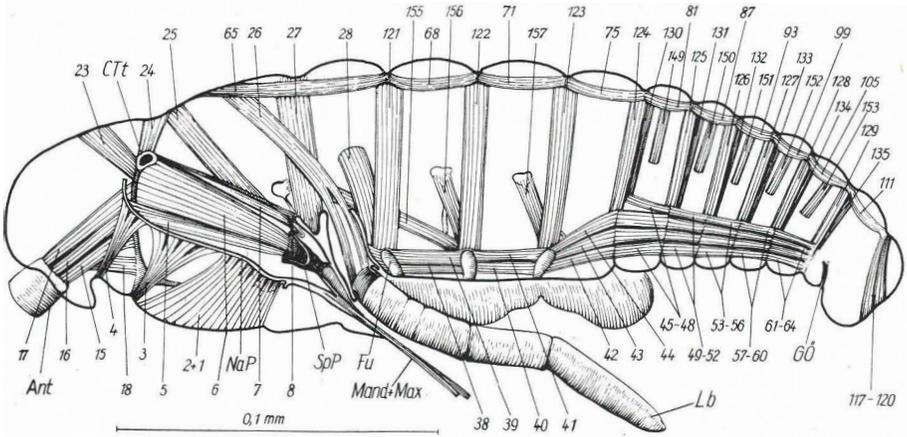


Abb. 13: Muskulatur der rechten Körperhälfte. Mediale Schichten dargestellt.

brücken die Halsregion. Der laterale Muskel 67 ist etwas kürzer als die beiden medialen Muskelzüge. Im Bereich des Prothorax folgen die Muskelpaare 68, 69, 70. Im Mesothorax gesellt sich zu den drei Muskelpaaren 71, 72, 73 noch ein laterales Paar (74). Im Metathorax werden die vier Bündel jeder Seite noch durch je zwei Muskelzüge verstärkt (75—80). Auch in den folgenden sechs Abdominalsegmenten finden sich je sechs Paare dorsaler Längsmuskeln (81—116). Die letzten Bündel (117—120) enden bei der Junglarve dort, wo der geschlossene Enddarm mit dem Skelett verwachsen ist.

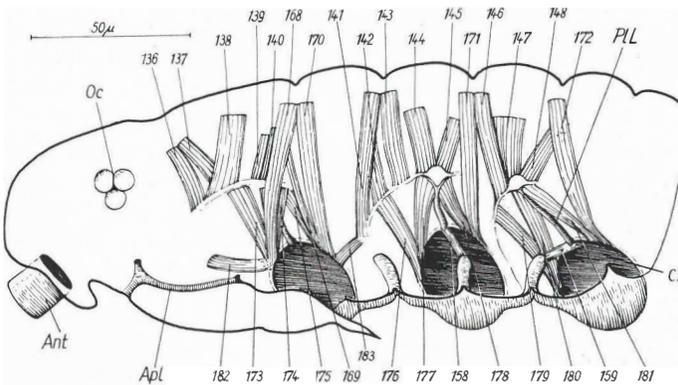


Abb. 14: Die lateralen Muskelschichten der rechten Thoraxhälfte.

Im Thorax verläuft von jeder Furca ein Paar von dorsoventralen Muskeln zur folgenden Antecosta (Abbildung 13 und 15; 121, 122, 123; 1<sup>0</sup>—3<sup>0</sup> dorsoventrale del torace, GRASSI). Offensichtlich handelt es sich hierbei um die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln des WEBERSchen Thoraxgrundschemas. Die abdominalen Dorsoventralmuskeln befestigen sich sowohl dorsal wie ventral an derselben Intersegmentalfalte; pro Segment finden sich zwei Muskel-paare (124—129, 130—135; 1<sup>a</sup> serie di muscoli traversi, GRASSI), deren Beziehung zu der Längsmuskulatur vor allem Abb. 13 und 16 zeigen.

Kürzere, tergopleural verlaufende Muskeln in Hals- und Thoraxregion erreichen nicht den Sternalbereich, sondern enden ventral in einer Falte, die vom gegabelten oberen Ende der Pleuralnaht ausstrahlt. Es sind dies die Gruppen 136—140, 141—145, 146—148 (Abbildung 14, 15). Die Anordnung der tergopleuralen Muskeln des Abdomens ist aus den Abbildungen 13 und 16 ersichtlich (149—153; 2<sup>a</sup> serie di muscoli traversi, GRASSI).

Außer dorsoventral orientierten Muskeln kommen im Hals-Thorax-Bereich noch Muskeln vor, die sternal beginnen und mehr oder weniger flach nach der Pleuralregion streichen (Abb. 11, 13—15):

154 dürfte mit GRASSIS muscolo estrinseco del apparato boccale e identisch sein; er geht jedoch nicht, wie GRASSI für diesen angibt, vom mandibularen Artikulationshebel aus, sondern setzt etwas vor dem ersten ventralen Längsmuskel 37 an der Vorderkopf und Thorax abschnürenden Falte an und endet zwischen Pro- und Mesocoxa am Pleurum.

155, 156 und 157 entsprechen den Zwischenmuskeln des WEBERSchen Muskelschemas. Als solche ziehen sie von der Spitze des Furcaastes nach dem Kopf der Pleuralnaht. Nur 156 und 157 sind segmentale Muskeln; der Ursprung von 155, der an der prothorakalen Pleuralnaht angreift, ist jedoch nicht die Profurca, sondern die Furca des zweiten Thoraxsegmentes.

158 und 159 sind schmale, auf Meso- und Metathorax beschränkte Muskeln, die von der Spitze der Meso- und Metafurca nach dem ventralen Ende der jeweiligen Pleuralnaht ziehen. Als Muskeln, die an der dorsalen Gelenkstelle des Hüftgelenkes ansetzen, fehlt ihnen somit ein wirksamer Hebelarm für die Drehung der Coxa. Sie dürften zusammen mit den vorigen Muskeln Pleuralnaht samt Hüftgelenk verlagern und auf diesem Weg auf die Bewegung der Hüfte Einfluß nehmen.

160—167 entspringen sämtlich an den Furcaästen oder in deren unmittelbarer Umgebung und sind die sternalen Beinmuskeln (Abbildung 11, 15). 160, 162 und 164 gehen zum Vorderrande, 161, 163 und 165 zum Hinterrande der jeweiligen Coxen; sie wirken als Promotoren bzw. Remotoren der Hüften. Da dem Hüftgelenk ein ventraler Angelpunkt fehlt, können sie auch bei gleichzeitiger Kontraktion die Coxen furcawärts ziehen.

166 und 167 ließen sich nur im zweiten und dritten Thoraxsegment nachweisen. Diese schmalen Muskeln befestigen sich zusammen mit den hüfteigenen Flexoren des Trochanters an der Trochantersehne (s. u.) und helfen das Bein senken.

Außer durch die sternalen Beinmuskeln 160—165 werden die Hüften noch durch senkrecht verlaufende Muskeln geschwenkt (Abbildung 14, 15). Dorsoventrale Remotoren der Coxen sind die Muskeln 169—172, die im tergalen Bereich entspringen und nach dem Hinterrand der Coxen ziehen. Nur die

Procoxa, die auch sonst abweichend mit Muskeln ausgestattet ist, besitzt auch einen am Vorderrand angreifenden dorsoventralen Promotor (168).

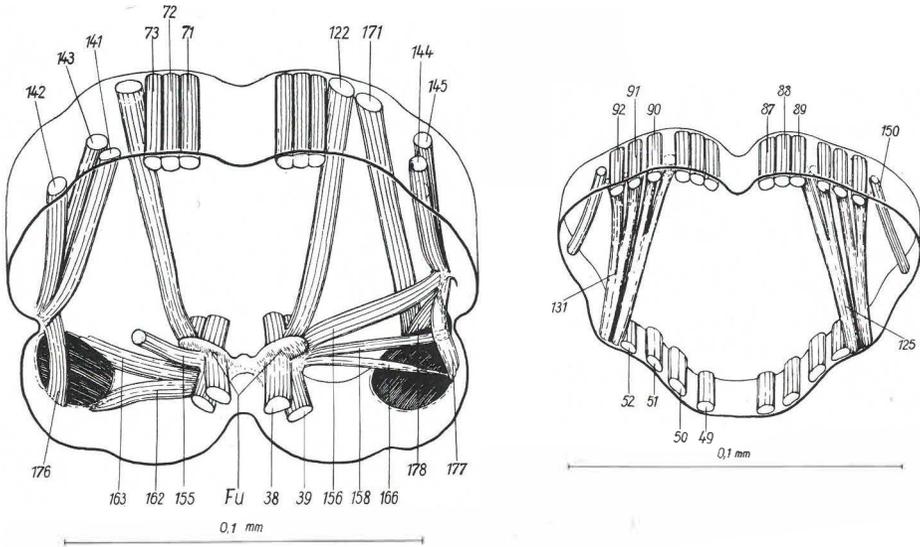


Abb. 15: Querschnitt durch das zweite Thoraxsegment.

Abb. 16: Querschnitt durch ein Abdominalsegment.

Am oberen Ende der Pleuralnähte bzw. an den nach vorn ausstrahlenden Membranfalten entspringen pleurale Hüftmuskeln. In allen Segmenten kommen jederseits zwei Promotoren (173, 174, 176, 177, 179, 180) und ein Remotor (175, 178, 181) vor.

Die Procoxa ist zusätzlich noch mit einem weiter ventral von der Seitenwand abgehenden Promotor (182) und Remotor (183) versehen. Alle die genannten Muskeln 168—183 können, da die Drehachse der Hüfte nicht starr festliegt, auch als Rotatoren wirken.

Von den Flexoren des Trochanterofemur wurden Muskel 166 und 167 schon oben genannt. Vom Grund jeder Coxa zieht jeweils ein Paar von weiten Flexormuskeln nach der Trochantersehne bzw. dem Ventralteil des proximalen Trochanterrandes, in dessen Mitte die Sehne angreift (184, 185; flessori del trocantere, GRASSI). Die beiden Extensoren (186, 187; estensori del trocantere, GRASSI) befestigen sich dorsal am Trochanterrand. Ihre Anordnung und die der übrigen Beinmuskeln ist aus Abbildung 17 ersichtlich. 188 ist der Flexor, 189 der Extensor der Tibia (flessori, elevatori della tibia, GRASSI), 190 beugt den Tarsus (motori del tarso); ein Tarsusstrecker kommt nicht vor. Alle Muskeln des Telopodits wirken über Sehnen. Teile von 188 befestigen sich auch an der Krallensehne; ausschließlich Krallenbeuger ist Muskel 191.

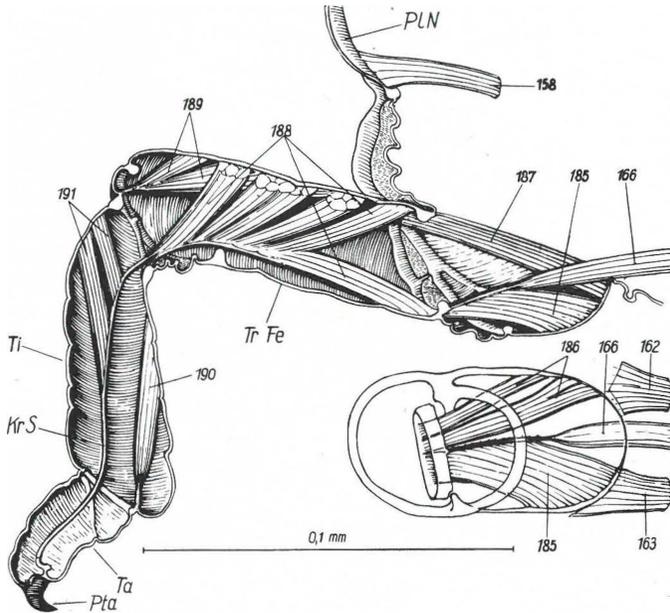


Abb. 17: Oben: Muskulatur des rechten Mittelbeines. Vordere Hälfte des Skelettes abgetragen. Unten: Mesocoxa von ventral. Durchsichtig gedacht. Muskel 184 abgetragen, um 186 zu zeigen; 187 und 185 verborgen.

### Zusammenfassung

Der Verlauf der Muskulatur in Kopf, Thorax und Abdomen der ungeflügelten Reblaus einschließlich der Extremitätenmuskulatur wird beschrieben. Die einzelnen Larvenstadien und Imagines sowohl von Wurzel- wie Gallenbewohnern unterschieden sich hinsichtlich ihrer Muskelanatomie nicht grundlegend voneinander.

Herrn Prof. Dr. B. HUSFELD bin ich für die Förderung dieser Untersuchung zu Dank verpflichtet.

### Literaturverzeichnis

- BREIDER, H.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Reblaus *Dactylosphaera vitifolia* SHIM. Z. angew. Ent. 33, 517—543 (1952).  
 GRASSI, B.: Contributo alla conoscenza delle fillosserine ed in particolare della fillossera della vite. Rom (1912).  
 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 (1943). Monogr. des Ann. Epiph., Versailles (1944).  
 — — : Ordre des Homoptères, in GRASSÉ: Traité de Zoologie X, 1390—1656 (1951).

- STELLWAAG, F.: Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin (1928).
- WEBER, H.: Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* SCOP.  
Zoologica **28**, 1—120 (1928).
- Kopf und Thorax von *Psylla mali* SCHMIDT. Z. Morph. Ökol. **14**, 59—165 (1929).
- Biologie der Hemipteren. Berlin (1930).
- Lehrbuch der Entomologie. Jena (1933).
- Aphidina, in SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin (1936).
- Grundriß der Insektenkunde, 3. Aufl. Stuttgart (1954).

*eingegangen am 7. 4. 1960*