

(Aus dem Zoologischen Laboratorium des Instituts für Pflanzenkrankheiten
Bonn-Poppelsdorf.)

KOPF UND THORAX VON PSYLLA MALI SCHMIDB.
(HEMIPTERA—HOMOPTERA.)
EINE MORPHOGENETISCHE STUDIE.

Von

HERMANN WEBER.

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. September 1928.)

Inhaltsübersicht.		Seite
Einleitung		60
I. Literatur		63
II. Material und Technik		64
III. Der Kopf		65
A. Das Epicranium		71
B. Der Vorderkopf		72
1. Das Clypeolabrum		74
2. Die Laminae mandibulares		76
3. Die Laminae maxillares.		78
4. Der Hypopharynx		78
5. Das Tentorium		80
6. Die Stechborsten		80
7. Die Speichelpumpe		82
8. Der Pharynx		83
9. Die Mundhöhle.		85
10. Die Beziehungen der Stechborsten zu den umliegenden Organen		86
C. Das Labium und die Crumena		89
D. Die Kopfmuskulatur		90
1. Die Muskeln des Clypeus		90
2. Die Muskeln der Mandibularborsten		91
3. Die Muskeln der Maxillarborsten.		92
4. Die Muskeln des Hypopharynx		92
5. Die Muskeln des Tentoriums		92
6. Die Muskeln des Labiums.		94
E. Zur Entwicklung des Kopfes		94
1. Entwicklung des Epicraniums		96
2. Entwicklung des Vorderkopfes		96
3. Entwicklung des Labiums		99
IV. Der Thorax		99
A. Der Thorax der Larve		103
1. Der Metathorax		103
2. Der Mesothorax		112
3. Der Prothorax		112

	Seite
B. Der Thorax der Imago	113
1. Der Prothorax	113
2. Der Mesothorax	118
a) Das Skelett der Stammes	118
b) Das Bein	123
c) Das Flügelgelenk	124
d) Die Muskulatur	127
3. Der Metathorax	133
a) Das Skelett des Stammes	134
b) Das Sprungbein	136
c) Die Muskulatur	138
C. Die Mechanik des Thorax	144
D. Die Entwicklung des Thorax	147
E. Allgemeines zur Morphologie des Thorax	155
V. Schluß	160
VI. Literaturverzeichnis	162
VII. Erklärung der Abkürzungen in den Figuren	163

Der Apfelsauger, *Psylla mali*, der in Deutschland erst in den letzten Jahren als wirtschaftlich bedeutsamer Schädling erkannt wurde, ist, wie die Psylliden überhaupt, auch von der nicht ausschließlich nach wirtschaftlichen Gesichtspunkten arbeitenden Forschung über Gebühr vernachlässigt worden. Das ist um so bedauerlicher, als gerade die Psylliden aus mehr als einem Grunde Interesse verdienen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der unter den Namen Psylliden, Aleurodiden, Aphiden und Cocciden bekannten Homopteren Gruppen untereinander und zu den Cicadinen sind durchaus noch nicht völlig geklärt, wie die folgende Zusammenstellung der Ansichten BÖRNER'S, HANDLIRSCH'S und anderer Autoren zeigt:

System der Homopteren.

nach BÖRNER (1904)	nach HANDLIRSCH (1925)
<i>Superfamilie: Cicadina</i>	<i>Unterordnung: Cicadariae</i>
<i>Superfamilie: Psyllina</i>	<i>Unterordnung: Psyllides</i>
Familie: Psyllidae	<i>Unterordnung: Aleurodides</i>
Familie: Aleurodidae	<i>Unterordnung: Aphidoidea</i>
<i>Superfamilie: Aphidina</i>	Familie: Aphididae
Familie: Aphididae	Unterfamilie: Chermesinae
Familie: Phylloxeridae	Unterfamilie: Aphidinae
Familie: Coccidae	<i>Unterordnung: Coccides</i>
nach HEYMONS (1915)	nach STELLWAAG (1928)
<i>Tribus: Cicadina</i>	<i>Sektion: Psylloidea</i>
<i>Tribus: Psyllina</i>	Familie: Psyllidae
<i>Tribus: Aleurodina</i>	Familie: Aleurodidae
<i>Tribus: Aphidina</i>	<i>Sektion: Cicadina</i>
Familie: Aphididae	<i>Sektion: Aphidoidea</i>
Familie: Chermesidae	<i>Sektion: Coccoidea</i>
Familie: Coccidae	

Die großen Unterschiede, die die vorstehenden Tabellen zeigen, besonders das Verwandtschaftsverhältnis der Aphiden mit den Cocciden und der Aleurodiden mit den Psylliden betreffend, sind in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die morphologischen Verhältnisse noch ganz ungenügend bekannt sind. Je weniger von den morphologischen Eigentümlichkeiten einer Gruppe bekannt ist, desto leichter scheint es, systematische Gruppen zu bilden, desto näher liegt aber auch die Gefahr, daß diese Gruppen völlig unnatürlich sind. Sehr mit Recht betont HANDLIRSCH, daß ein einzelnes Merkmal bei aller sonstigen Übereinstimmung genügen kann, um die Ableitung einer Form von der anderen auszuschließen, daß aber Übereinstimmung in einem, ja in mehreren Merkmalen noch keinen Beweis für direkte Abstammung bildet. Was speziell die Homopteren betrifft, so hat schon BÖRNER darauf hingewiesen, wie verschieden ihr System ausfallen müßte, je nachdem man das eine oder das andere Merkmal in den Vordergrund stellte. So steht BÖRNER'S System im scharfen Gegensatze zu der in erster Linie auf der Fühlergliederung beruhenden alten Einteilung BURMEISTERS, die den Cicadinen die Pflanzenläuse, einschließlich Psylliden und Aleurodiden gegenüberstellt. Wenn sich BÖRNER auch bemühte, diesen Fehler abzustellen, so hat sein System im einzelnen doch manchen Widerspruch herausgefordert (siehe obige Tabellen) und es läßt sich nicht leugnen, daß auch es sich noch nicht auf genügend breiter Basis erhebt, weil es sich zu sehr an das Skelett als einzige morphologische Grundlage klammert und daneben nur noch die Biologie berücksichtigt (BÖRNER 1908, Seite 86, „das Skelett, die Haut, als Träger aller systematisch verwertbaren Eigenschaften“).

Im Lauf meiner, vor kurzem erschienenen Untersuchungen an *Aphis* und vor allem im Lauf einer, von mir vor einiger Zeit begonnenen monographischen Bearbeitung von *Asterochiton* (*Trialeurodes*, *Aleurodes*) *vaporariorum* WESTWOOD kam mir deutlich zum Bewußtsein, daß eine Festigung des schwankenden Homopteren-systems sich nur erreichen läßt, wenn die morphologische Forschung intensiv, nicht nur extensiv, betrieben wird. Die seitherigen Untersuchungen, speziell die über die Psylliden und Aleurodiden, versagen gewöhnlich, wenn man von ihnen ins Einzelne gehende Daten verlangt. Solche sind aber, noch mehr als für die systematische und phylogenetische Forschung, für die ontogenetische und anatomisch-physiologische unentbehrlich.

Gerade vom *ontogenetischem* Standpunkt aus verdienen die Psylliden besondere Beachtung. Schon BÖRNER (1909) und neuerdings HANDLIRSCH haben auf ihre Metamorphose hingewiesen und besonders BÖRNER betont, daß bei den Psylliden „das letzte Nymphenstadium durch Vorbildung der imaginalen Fühler- und Beingliederung bereits eine besondere Stellung einnimmt, es zeigt uns die allmähliche Fixierung des

einzigsten *Nymphenstadiums der Homo- und Holometabolen durch Verschärfung der imaginifugalen Merkmale der Jugendstadien*“ (a. a. O., 1909, Seite 306/7). HANDLIRSCH bezeichnet die erwachsene Larve von *Psylla* als semiimagineform, sie weicht in der Tat in vielen Punkten, im Bau des Labiums, der flachen Körperform, dem Bau und der Stellung der Beine von der Imago ab, unterscheidet sich aber auch von den vorhergehenden Larvenstadien in der von BÖRNER gekennzeichneten Weise. Sie nimmt also unter den Larvenstadien wohl eine Sonderstellung ein, differiert aber von der Nymphe der Chermesiden (Homometabola n. BÖRNER), der männlichen Cocciden (Parametabola), sowie der Puppe der echten Holometabola dadurch, daß sie nicht als erstes Stadium Flügelansätze trägt. So leitet die Metamorphose der Psylliden von den einfachsten Fällen der Hemimetabolie, wie sie sich bei den Heteropteren und den Aphiden finden (Archimetabola BÖRNER), über zu den Holometabolen und lehrt uns das Entstehen der Holometabolie begreifen¹. Vor allem führt sie auch zum Verständnis der sonderbaren Metamorphose der Aleurodiden, auf die ich später noch zurückkommen werde.

Die vorliegende Arbeit soll denn auch eingehender, als das bisher geschah, sich mit der Metamorphose der Psylliden befassen und vor allem die während der Entwicklung am Skelett und der Muskulatur vor sich gehenden Umwandlungsprozesse klarzustellen suchen, wobei allerdings auf die histologischen bzw. cytologischen Einzelheiten weniger Wert gelegt wird als auf die im engeren Sinne anatomischen Verhältnisse. Bei den Psylliden ist es besonders bemerkenswert, daß die ziemlich tiefgreifenden Umwandlungen sich vollziehen, ohne daß ein Ruhestadium eingeschaltet wird, ohne daß also die larvalen Organe zu irgendeinem Zeitpunkt funktionsunfähig sind. Auch die hierher gehörigen Vorgänge vermögen ein Licht auf die Entwicklungsprozesse bei den Holometabolen zu werfen und den bei den höchstentwickelten Insekten im Puppenstadium eintretenden Histolyse- und Gewebeerneuerungsvorgängen, der von Imaginalscheiben aus erfolgenden Gliedmaßenbildung usw. etwas von ihrer Fremdartigkeit zu nehmen.

Weiter war es mir noch darum zu tun, meine, an den Aphiden gewonnenen, die *Morphologie* des Kopfs und des Thorax betreffenden Befunde (1928) auf eine weitere Hemipterengruppe auszudehnen und so weiteres Material zur Kenntnis der stark vernachlässigten Hemipterenmorphologie beizutragen.

Die *Funktion* der Mundwerkzeuge der Psylliden und ihrer Larven habe

¹ Um Mißverständnissen zu begegnen, soll hier betont werden, daß die Ansätze zu einer Art von Holometabolie, wie wir sie bei manchen Homopteren finden, phylogenetisch nichts mit der echten Holometabolie der als Holometabola bekannten Insektenordnungen zu tun hat. Um so interessanter ist der Vergleich der ähnlichen, diphyletisch entstandenen Erscheinungen.

ich 1928 im Rahmen einer vergleichend physiologischen Arbeit a. a. O. schon ausführlich besprochen, brauche sie also im folgenden nur zu streifen und die in jener Arbeit angekündigten anatomischen Grundlagen zu liefern. Die Funktion des Thorax wird im Zusammenhang mit seiner Anatomie besprochen.

Vorausschicken möchte ich noch, daß die deskriptiven Teile der vorliegenden Arbeit absichtlich möglichst kurz gehalten sind; gerade komplizierte anatomische Verhältnisse lassen sich besser im Bild darstellen als mit vielen Worten. Besonders bei der Muskulatur scheint es mir zu genügen, wenn die (physiologisch oder morphologisch) wichtigsten Muskelzüge beschrieben, die weniger wichtigen aber nur mit Stichworten, unter Hinweis auf die Abbildungen aufgezählt werden. Man wird mir wohl die im Interesse der praktischen Brauchbarkeit der Arbeit liegende Kürze nicht zum Vorwurf machen.

I. Literatur.

Die zahlreichen Arbeiten Löws über Psylliden (1873/87 in den Verh. der zool. bot. Ges. Wien) haben in der Hauptsache biologisches und systematisches Interesse und kommen daher für unsere Zwecke kaum in Betracht. Die erste wichtige anatomische Arbeit ist die von WITLACZIL (1885). In dieser Arbeit wird die Morphologie verschiedener Psyllidenarten ausführlich abgehandelt, Kopf und Thorax werden dabei aber, wie das bei insektenanatomischen Arbeiten häufig der Fall war, ziemlich stiefmütterlich behandelt. Besonders gilt das von den Mundwerkzeugen, hier begnügt sich WITLACZIL mit einem Hinweis auf die von ihm früher untersuchten Aphiden, mit denen die Psylliden völlig übereinstimmen sollen.

Nach WITLACZIL hat sich sehr lange Zeit kein Morphologe mehr um die Psylliden bekümmert, erst 1910 hat STOUGH eine das ganze Skelett umfassende Bearbeitung einer Psyllide, der *Pachypsylla celtidis-Mamma* geliefert (amerikanische Art). Diese Arbeit ist schon von seiten verschiedener amerikanischer Autoren abgelehnt worden, sie ist in der Tat zu unexakt und, soweit sie vergleichend ist, zu oberflächlich, um als Quelle in Betracht kommen zu können. Leider hat QUAINANCE, der verdiente amerikanische Aleurodidenforscher, STOUGHs Arbeit zum Teil als Grundlage für seine Vergleiche zwischen den Aleurodiden und den Psylliden gewählt, eine Revision seiner Schlüsse scheint mir schon aus diesem Grunde unvermeidlich.

Sehr wertvoll ist die zur Hauptsache systematische Arbeit von CRAWFORD (1914), deren morphologischer Teil sich zwar ebenfalls ausschließlich auf das Skelett beschränkt, aber, indem er morphologische Daten aus einer großen Zahl von Formen bringt, eine gute Vergleichsgrundlage bildet. Besonders für das Verständnis der Thoraxmorphologie ist CRAW-

FORDS Arbeit unentbehrlich, weil sie gute Abbildungen vom Thorax der sehr primitiven indischen *Apsylla cistellata* gibt.

Die Arbeit von BRITTAIN über „*Psyllia mali*“ (1923) enthält, was das Skelett betrifft, gegenüber CRAWFORD nichts wesentlich Neues, korrigiert aber die vielfach irreführenden Bezeichnungen STOUGHs und ergänzt WITLACZILs Angaben über die innere Anatomie, allerdings ohne Berücksichtigung der Muskulatur. MINKIEWICZ (1924) beschränkt sich wieder ganz auf das Skelett, ohne viel Neues zu dessen Kenntnis beizutragen.

Die beiden Arbeiten von GROVE (1919) und von BROCHER (1925) behandeln nur den Kopf. GROVE untersucht die Mundteile der Imago und ihre Funktion, BROCHER die der Larve. Eine ausführliche Auseinandersetzung mit diesen beiden gedankenreichen Arbeiten habe ich bereits in meiner Arbeit „Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren“ gebracht und ebendort meine eigenen, die Funktion der Mundwerkzeuge betreffenden Ansichten niedergelegt (1928).

Was die Entwicklung betrifft, so sind die Angaben sehr spärlich und beschränken sich auf beiläufige Erwähnungen (z. B. BÖRNER, HANDLIRSCH) oder auf kurze Beschreibungen und Abbildungen der Larvenstadien (z. B. AWATI). Angaben über die inneren Vorgänge bei der Metamorphose fehlen völlig.

Es bestehen demnach in unserem Wissen um die Psylliden folgende Lücken, deren Ausfüllung, soweit sie möglich ist, das Ziel der vorliegenden Arbeit bilden soll:

1. Eingehende Untersuchung und klare Abbildung des Kopf-Thoraxkomplexes, Nachprüfung der Bezeichnungen, die die seitherigen Autoren den einzelnen Teilen gaben, vom *vergleichend morphologischen* Standpunkt aus und unter Berücksichtigung der Muskulatur, die noch so gut wie unbekannt ist. Zugleich als Grundlage für systematische und phylogenetische Betrachtungen.

2. Klarstellung der gerade für die Psylliden spezifischen *Entwicklungsvorgänge*, wiederum unter Berücksichtigung der Muskulatur.

3. Klarstellung der anatomischen Beziehungen zwischen den Organen der Kopf-Thoraxpartie, als Grundlage für *physiologische Betrachtungen*. Auch hier kommen wieder in erster Linie die Beziehungen zwischen Skelett und Muskulatur in Betracht, wobei *Änderungen der Funktion im Laufe der Entwicklung* von besonderem Interesse sind. Im ganzen handelt es sich also um eine *morphogenetische Untersuchung unter Einbeziehung physiologischer Gesichtspunkte*.

II. Material und Technik.

Das Material zu vorliegender Arbeit, aus Larven und Imagines von *Psylla mali*, *Psylla pyrisuga*, *Psylla buxi* und *Trioza urticae* bestehend, wurde zum größten Teil in der Umgebung Bonn's gesammelt.

Einen anderen Teil verdanke ich Herrn Regierungsrat Dr. SPEYER in Stade, dem ich an dieser Stelle für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bestens danken möchte.

Die Larven wurden vielfach frisch untersucht, die Beobachtungen am lebenden Tier sind a. a. O. niedergelegt. (Z. vergl. Physiol. 8, 145ff., 1928.)

Zur Fixierung wurde teilweise einfach Alkohol verwendet, teilweise CARNOYS oder GILSONS Flüssigkeit, letztere heiß.

Die Untersuchungen am *Skelett* sind an mit Lauge geätztem Alkoholmaterial angestellt, die nötigen Präparationen wurden unter dem Binokular ausgeführt, worauf die Objekte zu Glycerin- oder Balsampräparaten verarbeitet und unter dem Mikroskop mit apochromatischer Optik weiter untersucht wurden. Auch die *Muskulatur* wurde zunächst freihändig unter dem Binokular präpariert, nach der in meiner Arbeit über *Aphis* beschriebenen Technik. Die Muskulatur der Larve konnte zum Teil schon ohne Präparation am Kanadabalsampräparat untersucht werden.

Dazu kamen Schnittserien (Paraffin) durch die Tiere, die auch zur Klärung des feineren Baues und der Entwicklung des Skeletts unentbehrlich waren. Sie wurden 5 oder 10 μ dick und in den drei üblichen Richtungen ausgeführt. Boraxkarmin-Pikroindigkarminfärbung und Hämatoxylineosin bewährten sich gut, erstere war vor allem brauchbar zur Färbung des Chitins und zur Unterscheidung der Muskeln von anderen Geweben, letztere zur Differenzierung der typischen und atypischen Muskeln der Larve.

Die *Zeichnungen* sind mit dem ABBESchen Zeichenapparat hergestellt und so wenig wie möglich schematisiert.

Was die angewandte Nomenklatur betrifft, so folge ich, soweit möglich, meiner früheren Arbeit über den Thorax und über den Kopf der Aphiden. Genauere Angaben über meine Thoraxnomenklatur finden sich in meinen Arbeiten über das Grundschemata des Pterygotenthorax (1924) und über die Sternopleuralregion der Lepidopteren.

Die Bezeichnungen dorsal, ventral, vorn und hinten, werden rein deskriptiv gebraucht.

III. Der Kopf.

Die Anatomie des Psyllidenkopfes kann nur verständlich gemacht werden, wenn man sie vergleichend betrachtet. Die dadurch nötig werdende Übersicht über den Kopfbau der Hemipteren überhaupt soll die Einleitung zum Kapitel über den Kopf bilden.

Die Mundwerkzeuge der Hemipteren haben dreierlei Aufgaben zu erfüllen: das Stechen, die Zuleitung des Speichels und das Saugen. Das Stechen fällt ausschließlich den Mundgliedmaßen zu, an den beiden anderen Funktionen sind außerdem noch die oralen Teile des Darms und des Speichelgangs aktiv beteiligt. Die ursprünglichen Mundgliedmaßen,

die Mandibeln und die zwei Maxillenpaare, sind weitgehend umgebildet und formen zusammen den Saugrüssel, das „Rostrum“ der Hemipterologen. Am Rostrum ist in der Ruhelage von außen allein das Labium sichtbar, das aus einer paarigen Anlage zur gegliederten unpaaren Stechborstenscheide wird und das aus 2 Paaren von Borsten bestehende Stechborstenbündel in seinem Inneren enthält. Die 4 Stechborsten treten, schon zum Bündel vereint, aus dem Mund in das Labium, sie bilden zusammen 2 Kanäle, den Nahrungskanal und den Speichelkanal, die die einzige Verbindung der Mundhöhle mit der Außenwelt darstellen. Die um die Mundhöhle liegenden Teile des Kopfs bilden also ein geschlossenes Ganze, sind aber nicht miteinander verwachsen, sondern legen sich nur sehr fest zusammen.

Wenn man sich über die morphologischen Zusammenhänge klar werden will, muß man sowohl diese Teile wie auch die Stechborsten und das Labium voneinander in ihren distalen Teilen trennen und lernt sie dann als mehr oder minder ausgeprägte, paarige und unpaare, rings um den Mund geordnete Anhänge des Kopfs verstehen.

Die in Abb. 1 gezeigten Schemata sind so entstanden und sollen uns in die vermutliche Entwicklung des Hemipterenkopfs einführen. Abb. 1a zeigt das Grundschema des Hemipterenkopfes, das die rezenten Wanzen noch, mit einigen Ausnahmen (z. B. *Corixidae*, *Aradidae*) verkörpern. Am besten sind die ursprünglichen Merkmale an den primär räuberisch lebenden Wanzen, den Reduviiden z. B. zu erkennen. Das wesentliche Merkmal dieses Grundschemas ist in der Stellung des Labiums zu erblicken. Dieses zeigt wagrecht nach vorn; wenn es, wie bei den Reduviiden, in der Ruhelage nach hinten gebogen wird, so erfolgt die Biegung zwischen dem 2. und 3. Glied des Labiums. (Das 1. Glied ist bei den Reduviiden allerdings bis zur Unkenntlichkeit reduziert.)

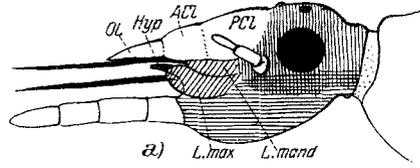
Der Kopf ist deutlich prognath, das Hinterhaupt bildet einen geschlossenen Ring, hinter der Artikulationsstelle des Labiums ist eine ausgedehnte, dem Kopfdach annähernd gleiche Gula entwickelt (wagrecht schraffiert). Diese Gula fehlt auch bei den Wanzen nicht, bei denen, wohl im Zusammenhang mit dem Übergang zu pflanzlicher Kost, das Labium weiter ventralwärts verlagert ist und in der Saugstellung senkrecht zur Längsachse des Kopfes steht (z. B. Pentatomiden exkl. Asoptiden).

Sämtliche Wanzen besitzen also eine geschlossene chitinöse Kopfkapsel und daß diese ein für die Ordnung der Hemipteren überhaupt ursprüngliches Merkmal ist, zeigt einwandfrei das permische Urhemipteron *Eugereon Böckingi* DOHRN. Dieses, wahrscheinlich (nach HANDLIRSCH) räuberisch lebende Insekt hat außerdem ein nach vorn gerichtetes (noch paariges) Labium und zwingt uns, wenn wir nicht eine diphyletische Entstehung der Hemipteren annehmen wollen, zu einer Zurückführung auch

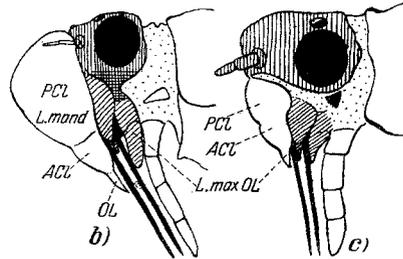
der Homopteren auf Formen mit geschlossener Kopfkapsel. Es zeigt sich also, daß der Wanzenkopf, speziell der Kopf der Reduviiden, wenigstens in großen Zügen das ursprünglichste Bild gibt und er kann daher als Grundlage der vergleichenden Betrachtungen verwendet werden.

Der Gula entspricht dorsal das Kopfdach. Dieses ist aber nicht einheitlich wie jene, sondern zerfällt in mehrere Abschnitte. Der hinterste, senkrecht schraffierte Abschnitt trägt die Augen und die Antennen und soll als *Epicranium* bezeichnet werden. In ihm sind, mehr oder weniger deutlich unterscheidbar, die Teile enthalten, die man bei primitiveren Insektenköpfen *Frons* und *Vertex* zu nennen pflegt, möglicherweise enthält es auch noch Teile der *Gena*. Den Übergang zwischen *Epicranium* und *Gula* bildet die *Postgena*.

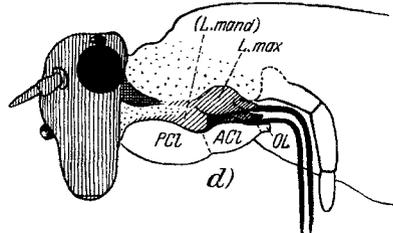
Die bisher genannten Teile bilden zusammen die Kopfkapsel. Diese trägt an ihrem Vorderende 6 von außen deutlich sichtbare Fortsätze. Einer davon, das aus den zweiten Maxillen entstandene Labium, wurde oben bereits erwähnt. Unpaar wie das Labium und ihm in der Lage gerade entgegengesetzt ist das dorsale, über dem Mund gelegene *Clypeolabrum*. Dieses besteht aus drei hintereinander liegenden Teilen. Die beiden distalen, das *Labrum* und der *Anteclypeus* (*OL* + *ACL*) sind deutlich als kegelförmiger Fortsatz zu erkennen. Der dritte Teil dagegen, der *Postclypeus* (*PCL*) geht in seinem hinteren Abschnitt in das *Epicranium* über und bildet so noch einen Teil des Kopfdachs.



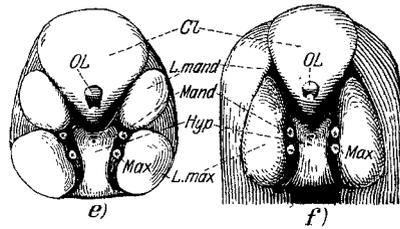
a) *L.max L.mand*
Grundschemata (Heteroptera).



b) *Cicadinae.* c) *Aphididae.*



d) *Psyllidae.*



e) *Grundschemata.* f) *Psylla.*

Abb. 1. a, b, c, d Schematische Seitenansichten des Kopfes. Senkrecht schraffiert = *Epicranium*, waagrecht schraffiert = *Laminae*, weiß = *Clypeolabrum* und *Labium*, schwarz = *Stechborsten* und *Augen*. e, f Grundrisse des Vorderkopfes.

An die ventrale Wand des Clypeolabrum legt sich, ohne aber dessen Spitze zu erreichen, jederseits ein stumpfer Fortsatz, der, aus der Hauptmasse der Gena gebildet, in seinem Inneren die Basis für die mandibularen Stechborsten bildet (schief schraffiert). Der gebräuchliche Name für diese Fortsätze ist *Laminae mandibulares*. An ihrem Ventralrand legen sich jederseits die paarigen, längeren *Laminae maxillares*, die aus dem Stammstück der ersten Maxille und einem Teil der Postgena gebildet, die Basis der maxillaren Stechborsten bilden, die ihrerseits der Lacinia der ersten Maxille entsprechen.

Die Mundhöhle wird von der Innenwand des Clypeolabrum, den Innenwänden der Laminae und von einem von außen nicht sichtbaren unpaaren postoralen Fortsatz, dem *Hypopharynx* gebildet.

Dadurch, daß sich das Clypeolabrum, die Laminae und der Hypopharynx eng zusammenschließen, kommt ein schnabelförmiges Gebilde zustande, das als Vorderkopf bezeichnet wird und an dessen Spitze die in der Mundhöhle zum Bündel sich vereinenden, mit ihrer Basis tief in den Kopf eingesenkten Stechborsten heraustreten.

Charakteristisch für den Wanzenkopf ist die Tatsache, daß der Vorderkopf an seiner Basis nicht scharf von der Kopfkapsel abgesetzt ist, vielmehr allmählich in diese übergeht. Nicht einmal die Grenze zwischen Postclypeus und Epicranium pflegt ganz scharf zu sein und nur das Labium ist deutlich von der Hauptmasse des Kopfes abgegliedert.

Ganz anders verhalten sich sämtliche *Homopteren*. Wohl kann man bei ihnen die beim Wanzenkopf genannten Teile wiederfinden, ihre gegenseitigen Lagebeziehungen sind aber mehr oder weniger verändert. Eins fällt zuerst auf: eine Gula gibt es bei den Homopteren nicht, der Hinterrand des Labiums grenzt direkt an das Prosternum; der Hinterhaupt-ring ist also aufgelöst, die Kopfkapsel nicht mehr geschlossen. Daß wir darin nicht etwa ein ursprüngliches Verhalten sehen können, beweist uns *Eugereon* (siehe oben).

Zu dieser Auflösung des Hinterhaupts kommt noch ein weiteres: Während bei den Wanzen das Epicranium annähernd in einer Ebene mit dem Clypeolabrum liegt, sind die beiden Regionen bei den Homopteren gegeneinander gewinkelt, der Kopf ist hypognath. Bei den Cicadinen (Abb. 1b) bildet der Clypeus, der sehr mächtig entwickelt ist, noch einen Teil des Kopfdachs, bei den Aphiden (Abb. 1c) und ebenso bei den Aleurodiden wird das Kopfdach ausschließlich vom Epicranium geformt, das Clypeolabrum ist auf die Vorderfront des Kopfes beschränkt. Bei den Psylliden dagegen (Abb. 1d) und ebenso bei den Larven und ♀ der Cocciden ist das Clypeolabrum ganz auf die Ventralseite gewandert und liegt hier wieder horizontal, das Epicranium bildet den ganzen vorderen Teil des Kopfes. Mit dem Clypeolabrum wandert der ganze Vorderkopf, die Mundöffnung und das Labium. Öffnet sich beim Grundschema der

Mund nach vorn, so öffnet er sich bei den Cicadinen, den Aleurodiden und Aphiden nach der Ventralseite, bei den Cocciden und den Psylliden gar nach hinten. Dasselbe gilt von der Richtung der Stechborsten und der Längsachse des Labiums, die beim Grundschemata der Längsachse des Körpers entspricht. Bei den Cocciden und den Psylliden müssen, da die Borsten senkrecht zur Unterlage zu arbeiten haben, das Labium wie auch das Borstenbündel eine rechtwinklige Knickung nahe der Basis erfahren, da ihre Spitzen durch die Verlagerung des Vorderkopfs nach hinten gerichtet sind (siehe Abb. 1d).

Mit dieser Verlagerung geht Hand in Hand eine zunehmende scharfe Trennung von Epicranium und Vorderkopf. Während bei den Cicaden noch, ähnlich wie beim Grundschemata, ein allmählicher Übergang zwischen den Laminae und dem Epicranium statthat, sind beide bei *Aphis* völlig getrennt, nur ein kleines Sklerit ist als Rest der postgenalen Verbindungsbrücke zwischen Epicranium und Lamina maxillaris vorhanden. Ein solcher Rest findet sich auch bei *Psylla* als zungenförmiger Anhang des Epicraniums, im übrigen ist auch hier die Trennung von Epicranium und Vorderkopf vollständig.

Statt der ursprünglichen geschlossenen Kopfkapsel hat also *Psylla* einen Kopf, der aus zwei, nur durch Membranen verbundenen, hintereinander gelegenen Teilen, dem Epicranium und dem Vorderkopf mit dem Labium besteht. Die ursprüngliche Dorsalfläche des Kopfes ist größtenteils auf die Ventralseite gerückt, der Mund zeigt nach hinten statt nach vorn und von einem Hinterhaupttring ist keine Spur mehr vorhanden.

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die oben gekennzeichnete Entwicklung in Zusammenhang bringen mit den immer enger werdenden Beziehungen der Homopteren zur Pflanze. Die Umbiegung des Vorderkopfs, die schließlich in seiner Verlagerung auf die Ventralseite gipfelt, ergibt erst die Unterbringungsmöglichkeiten für die bei den Psylliden oder gar den Cocciden stark verlängerten Stechborsten und diese Verlängerung der Stechborsten ermöglicht wiederum jenen typischen Pflanzenparasiten ihre mehr oder weniger festsitzende Lebensweise (siehe WEBER 1928).

Daß der von den Homopteren eingeschlagene Weg nicht der einzig mögliche ist, der zum Ziel der Stechborstenverlängerung führt, zeigen die Aradiden, die ihre enorm langen Stechborsten spiralförmig aufgerollt in der Mundhöhle unterbringen, ohne daß der Vorderkopf verlagert oder der Zusammenhang der Kopfkapsel gestört ist. Die Corixiden wiederum zeigen, daß eine fast so weit wie bei den Psylliden gehende Verlagerung der Mundöffnung auch bei Hemipteren mit ganz kurzen Stechborsten möglich ist. Mit anderen Worten: es ginge zu weit, wollte man behaupten, Verlängerung der Stechborsten „bedingte“ Verlagerung des Vorderkopfs oder gar der Übergang zu rein vegetarischer Lebensweise „er-

klärte“ im Sinne der Selektionstheorie die spezifischen Merkmale des Kopfbaues der Homopteren. Trotzdem kann man aber die offensichtlichen Zusammenhänge der genannten Tatsachen registrieren, nur muß vorläufig das Registrieren genügen.

Nicht allzuviel ist es, was wir aus den vorstehenden Betrachtungen bezüglich des Homopterensystems schließen können. Eins scheint sicher: Die Aphiden sind, im Sinne BÖRNER'S, dem Kopfbau nach weniger abgeleitet, „primitiver“ als die Psylliden. Für die Unterordnung der Psylliden und Aleurodiden unter eine Superfamilie spricht aber der Kopfbau keineswegs, denn die Aleurodiden sind, ähnlich wie die Aphiden, in

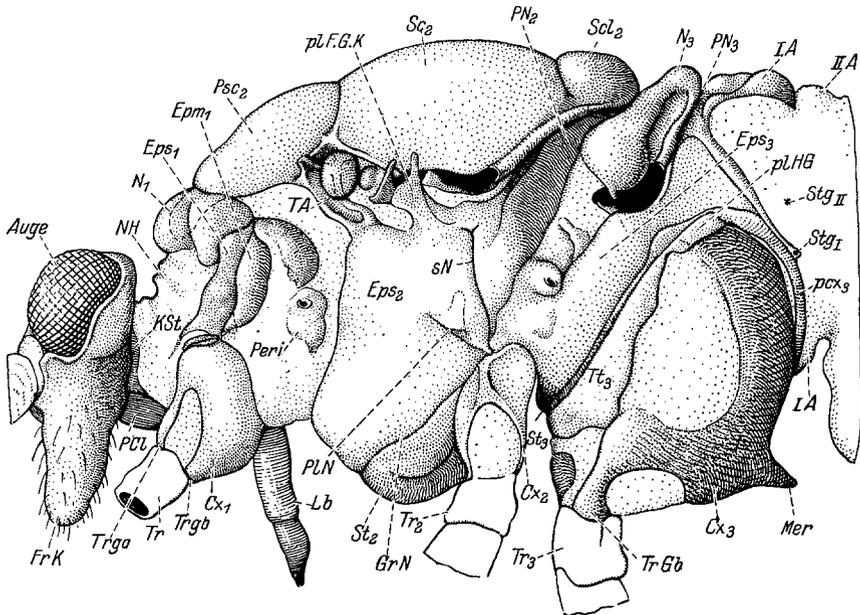


Abb. 2. *Psylla mali* ♀. Kopf und Thorax, von links gesehen. Flügel und Beine entfernt.

diesem Punkt primitiver als die Psylliden. Können wir demnach die Aleurodiden nicht von den Psylliden ableiten, so ist andererseits eine Ableitung der letzteren von den ersteren unmöglich, weil die Entwicklung der Aleurodiden ihr widerspricht. Es bliebe demnach nur die Zurückführung beider Gruppen auf einem gemeinsamen Stamm, der naturgemäß hypothetisch bleiben müßte. Jedoch soll hier gleich erwähnt werden, daß auch der Thorax bei den Aleurodiden und den Psylliden grundlegende Unterschiede aufweist und daß in manchen Eigentümlichkeiten des Thoraxbaues die Aleurodiden sich mindestens ebenso sehr den Aphiden nähern wie den Psylliden. Fürs erste scheint also mehr für HANDLIRSCH'S als für BÖRNER'S Einteilung (siehe S. 60) zu sprechen. Weiter unten wird von diesen Fragen noch weiter die Rede sein (siehe S. 161).

A. Das Epicranium.

Das Epicranium ist bei *Psylla* zu einer allseitig ausgebildeten, nach hinten in einem scheinbaren Hinterhauptsloch sich öffnenden „sekundären Kopfkapsel“ geworden. Es übernimmt aber nur einen Teil der Aufgaben der ursprünglichen Kopfkapsel, denn mit der Nahrungsauf-

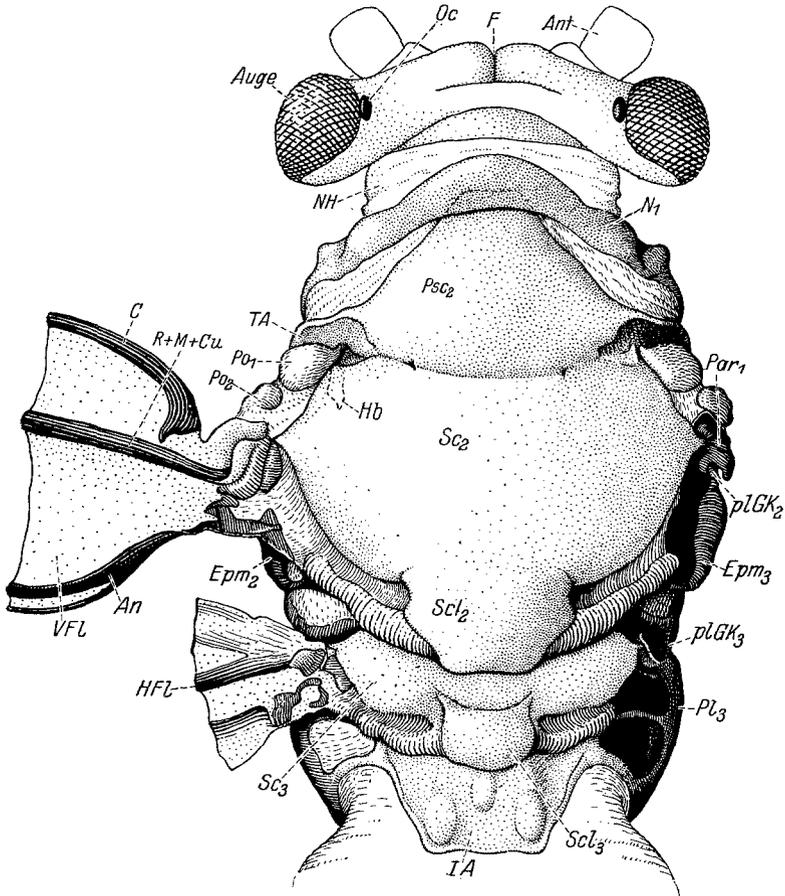


Abb. 3. *Psylla mali* ♀. Kopf und Thorax von der Dorsalseite gesehen; rechts Flügel samt Gelenken entfernt. Gelenkstücke s. Abb. 28.

nahme ist ausschließlich der mit dem Thorax näher verbundene Vorderkopf betraut.

Das Epicranium umhüllt schützend das Cerebralganglion und trägt die von diesem innervierten höheren Sinnesorgane, die Facettenaugen, die Ocellen und die Fühler.

Das ursprünglich flächenhafte Epicranium ist also bei *Psylla* zu einem

räumlichen Gebilde geworden, an dem Dorsal- und Ventralseite, Lateral- und Vorderfläche zu unterscheiden sind.

Die wulstig gewölbte Dorsalfläche wird lateral von den stark konvexen, nierenförmigen Facettenaugen begrenzt. Die Achsen der einzelnen Ommatidien sind teils nach vorn, teils nach der Seite, teils nach oben gerichtet, das Gesichtsfeld ist also groß. Dicht am Dorsalrand der beiden Augen liegt je ein länglichrunder Ocellus (Scheitelocellen). Auf der Dorsalfläche des Epicraniums beginnt eine tiefe, mediane Furche (*F*, Abb. 3, 4), die sich auf die senkrecht abfallende Vorderfläche fortsetzt. Links und rechts von dieser Furche artikulieren dicht unterhalb der Facettenaugen die dicken Basalglieder der Antennen (*Ant*). Auch auf die Ventralfläche des Epicraniums setzt sich die Furche fort, links und rechts von ihr erhebt sich je ein stumpfer, aber ziemlich hoher Kegel. Diese Kegel werden von CRAWFORD und BRITAIN als Genalkegel bezeichnet, ich halte sie, wie nach den obigen vergleichenden Betrachtungen verständlich sein wird, für Abkömmlinge der Stirn und nenne sie deshalb *Frontalkegel* (*FrK*). Zwischen ihren Basen liegt nach vorn und ventralwärts gerichtet, der große, halbkugelige Frontalocellus (*FrOc*, Abb. 4 und 21). Die Seitenflächen des Epicraniums gehen ohne Unterbrechung in die Seitenwände der Frontalkegel über und werden nur in ihrem dorsalen Teil von den Facettenaugen eingenommen. Vom Hinterende der Seitenflächen geht nach hinten und ventralwärts jederseits eine gebogene Spange (*KSt*, Abb. 1, 4), die sich nach der Seitenkante des Vorderkopfs hinzieht. Diese Spangen sind der einzige Rest der ursprünglichen, chitinösen postgenalen Verbindung zwischen dem Epicranium und den Laminae maxillares des Vorderkopfs.

Im Innern des Epicraniums entspricht der medianen Furche *F* eine starke Innenleiste, die sich bis zum Frontalocellus erstreckt und um ihn herum einen Ringwulst bildet. Von diesem Ringwulst (siehe Abb. 4*b*) gehen nach beiden Seiten niedrige, bald verstreichende Leisten, die die Medialseiten der Frontalkegelbasen umranden.

Die hintere Öffnung des Epicraniums ist annähernd kreisförmig, relativ eng und geht rings in Membranen über. Der dorsale Teil dieser Membranen, der ziemlich ausgedehnt und faltbar ist, verbindet als Nackenhaut *NH* das Epicranium mit dem Pronotum *N*₁. Die lateralen Teile gehen zu den Propleuren, ventral ist nur ein sehr schmaler Membranstreifen vorhanden, der zum Vorderkopf (Postclypeus *PCI*) überleitet.

B. Der Vorderkopf.

Der Vorderkopf liegt, wie oben schon erwähnt wurde, auf der Ventralseite, seine Spitze weist nach hinten und schiebt sich zwischen die Vorderhüften (Abb. 4*a*). Seine lateralen Teile sind teils durch die Hüften verdeckt, teils von membranösen Wülsten überwallt, so daß äußerlich sogar

in der Ventralansicht nur die mediane Skleritreihe des Clypeolabrams sichtbar ist.

Wie beim Kopf von *Psylla* überhaupt, kommen wir auch speziell beim Vorderkopf nur durch vergleichende Betrachtung zum Verständnis der verwickelten Bauverhältnisse.

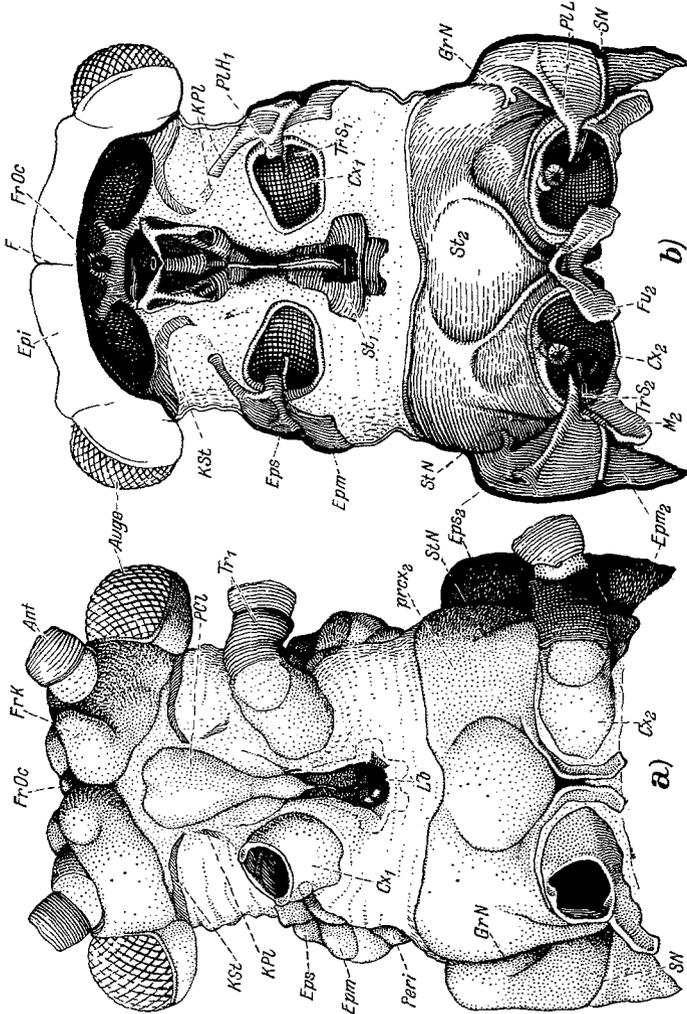


Abb. 4. a Kopf, Pro- und Mesothorax von *Psylla mali* C. Ventralansicht. Beine teilweise entfernt. b Dorsalansicht der durch einen Horizontalschnitt abgetrennten ventralen Hälfte. Kopf ganz gelassen, aber etwas nach vorn gebogen. Membran punktiert.

Wir gehen von Abb. 1e aus und erinnern uns daran, was oben über die Anordnung der paarigen und unpaaren Anhänge des Mundfelds der Hemipteren gesagt wurde. Für die Psylliden als einzige mir bekannte Ausnahme unter den Hemipteren gilt diese einfache Anordnung, die Abb. 1e im Grundriß zeigt, nicht. Auch von den Cocciden, die in der Lage

des Vorderkopfs den Psylliden sehr ähneln, unterscheiden sich die letzteren in diesem Punkt sehr merklich.

Der Grundriß Abb. 1f zeigt, daß die beiden unpaaren Anhänge Clypeolabrum und Hypopharynx auch bei *Psylla* das Dach, bzw. den Boden des Mundes bilden. Die Seitenwände aber werden von den Laminae maxillares allein gebildet, die die Laminae mandibulares vom Mund und von den mandibularen Stechborsten abriegeln. Dementsprechend sind die Laminae mandibulares reduziert und nur noch durch Verfolgung der Ontogenie sicher als solche feststellbar.

Während meines Wissens bei allen anderen Hemipteren die Basen der Mandibel- wie die der Maxillarborsten durch hebelartige, im Grund der Falten zwischen Laminae mandibulares und maxillares bzw. Laminae maxillares und Hypopharynx gelegene Chitinspangen mit der Kopfwand verbunden sind, fehlt eine solche chitinöse Verbindung an Mandibularborsten von *Psylla* völlig. Ihre Basen enden vielmehr frei in der Kopfhöhle. Das wird verständlich, wenn man sieht, daß die Falte zwischen Laminae mandibulares und maxillares infolge der Ausdehnung der letzteren nach vorn völlig verändert wird und die Lamina mandibularis von der Mandibularborste sich trennt.

Wir haben also bei der Imago von *Psylla* nur mit vier um den Mund gruppierten Anhängen zu rechnen, zu denen noch die vier Stechborsten kommen. Die Laminae mandibulares, obgleich noch nachweisbar, haben für die Abriegelung der Mundhöhle keine Bedeutung mehr.

Als Grundlage des Ganzen soll der Hypopharynx betrachtet werden — er bildet mit seiner ursprünglichen Dorsalwand, die aber infolge der Verlagerung des Vorderkopfs ventral liegt, den Boden der Mundhöhle, der nach innen in den Pharynxboden übergeht. Dem Hypopharynx liegen seitlich die Stechborsten an. Die Maxillarborsten treten an seiner Spitze zusammen und bilden den Nahrungs- und den Speichelkanal; auf ihre Seitenflächen legen sich die mandibularen Borsten und so entsteht das Borstenbündel, das durch die Laminae maxillares sowie das Dach der Mundhöhle bildende Clypeolabrum zusammengehalten wird. Alle vier Fortsätze enden spitz und bilden zusammen die nach hinten gerichtete schnabelartige Spitze des Vorderkopfs, aus der das Stechborstenbündel austritt, um nach Bildung einer Schleife ins Labium einzudringen.

Nach dieser Übersicht ist es möglich, an die Beschreibung der einzelnen Teile und ihrer Zusammenhänge zu gehen.

1. Das Clypeolabrum.

Eine Übersicht über den Bau des Clypeolabrum gewinnt man am besten aus Abb. 5b. Die Spitze des ganzen Komplexes bildet die *Oberlippe* (Labrum *OL*), die sehr klein und dünnwandig ist. An ihrer Ventralseite ist sie nur undeutlich vom Clypeus abgetrennt, dorsal werden

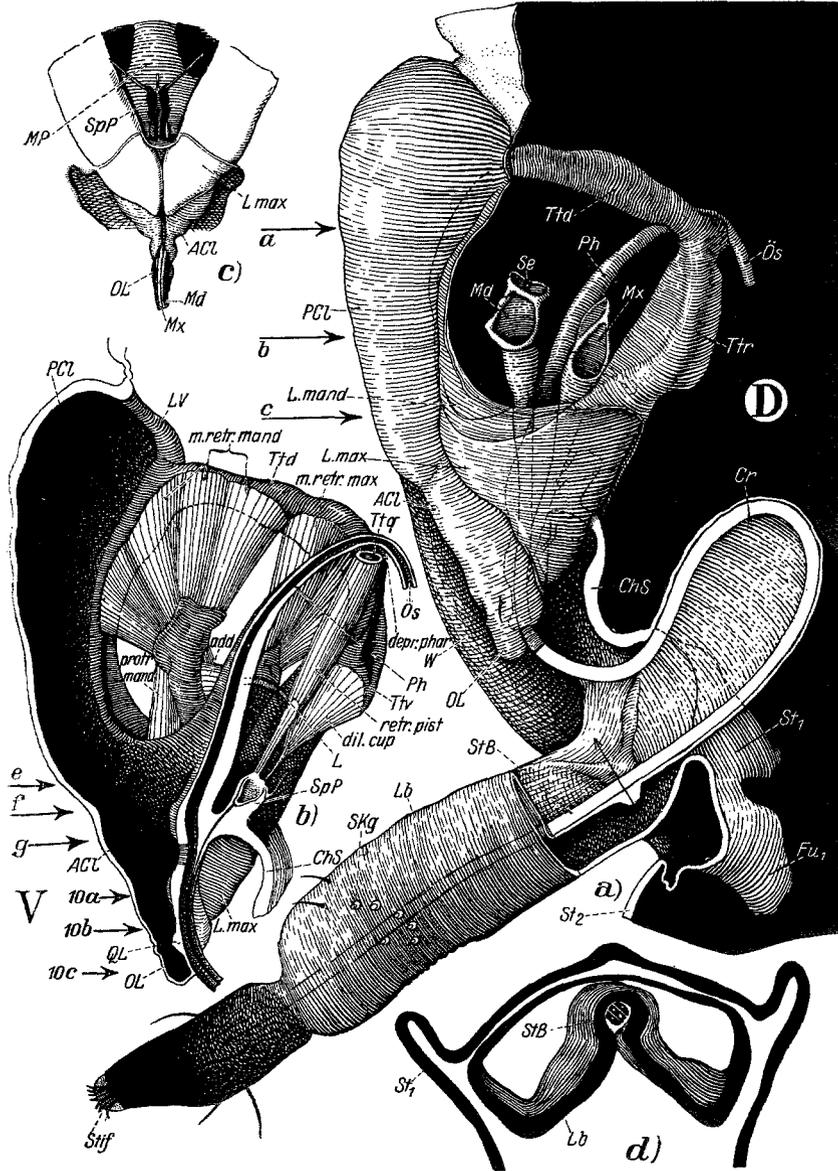


Abb. 5. Imago von *Psylla mali*. a Vorderkopf und Labium samt Prosternum nach Totalpräparat. Seitenansicht. Basis des Labiums und Prosternums median durchgeschnitten, linke Hälfte entfernt. Im übrigen sind die Organe ganz gelassen, aber alle angrenzenden Partien sind entfernt. Nur das Skelett ist dargestellt, Schnittflächen weiß. b Rechte Hälfte des Vorderkopfes von links gesehen. Der Schnitt ist genau median geführt, Muskeln sind eingezeichnet, Schnittflächen weiß. c Dorsalansicht der Spitze des Vorderkopfes, die durch Entfernung der hinten angrenzenden Membranen und Chitinteile freigelegt wurde. d Querschnitt durch das Gelenk zwischen Basalglied und 2. Glied des Labiums. Der ziemlich dicke Schnitt liegt wie der Pfeil in a zeigt. Die auf Abb. a und b hinweisenden Pfeile zeigen die Lage der Querschnitte von Abb. 7, bzw. 10. (Erstere mit a-g, letztere mit 10 a-c bezeichnet.) D = Dorsalseite, V = Ventralseite.

beide Teile durch eine ziemlich dicke Querleiste *QL* voneinander geschieden.

Der *Anteclypeus ACL*, der den Charakter eines rundum geschlossenen Fortsatzes deutlich beibehalten hat, ist, wie aus den Querschnittsbildern Abb. 7 *d/g* hervorgeht, seitlich kompreß, seine Ventralwand ist ziemlich dünn, seine Dorsalwand, die in das Dach des Pharynx übergeht (Epipharynx) ist dicker. Sie weist median eine Reihe von Löchern auf, die zu den Sinneszellen des epipharyngealen Sinnesorgans gehören (siehe S. 86). Ein noch weiter proximal liegendes Paar von rundlichen Wölbungen soll unter dem Namen „*Mundknöpfe*“ weiter unten besprochen werden. Weiter nach innen geht der Epipharynx in das dünne elastische Dach der Mundpumpe über, an dem die Sehnen von starken Dilatatoren angreifen (*m. dil.* Abb. 22).

Die ventral gelegene Außenfläche des Anteclypeus geht in den *Postclypeus (PCL)* über, beide Teile sind durch eine außen als seichte Grube erkennbare flache Innenleiste voneinander getrennt. Die geschweifte Vorderkante (Abb. 6) des Postclypeus ist mit einer kräftigen leistenförmigen Verdickung versehen (*LV*). Diese Leiste setzt sich beiderseits auf die Seitenkanten des Postclypeus fort und endet in der Randleiste der den Postclypeus mit der Mundpumpe verbindenden Seitenwand des Anteclypeus. Diese Randleiste ist der tiefste Teil der den Anteclypeus von der Lamina maxillaris trennenden Falte. Der Postclypeus bildet die Ansatzfläche für die starken Dilatatoren der Mundpumpe und ist dementsprechend gewölbt und stark chitinisiert.

Was die Entwicklung betrifft, so fehlt bei der Larve die äußere Trennung von Ante- und Postclypeus (siehe Abb. 12), sie entwickelt sich erst bei der letzten Häutung; im übrigen verändert sich der ganze Komplex nicht im geringsten.

2. Die *Laminae mandibulares (L. mand.)*.

Die *Laminae mandibulares*, die bei den anderen Hemipteren eine sehr bedeutende Rolle spielen, sind bei der Imago von *Psylla* nur noch mit Mühe feststellbar. In Abb. 5a erkennt man von ihnen (*L. mand.*) nur eine unbedeutende Hautfalte an der Seite des Postclypeus. Diese Falte geht unmerklich in die großen Wülste (*W*) über, die, wie die Abb. 5/7 zeigen, sich eng an die Seiten des Clypeolabrum legen und nach hinten bis an die Basis des Labiums reichen. Wie Abb. 16 zeigt, sind solche Wülste schon bei der jüngsten Larve vorhanden. Sie sind hier aber, an der Art ihrer Verbindung mit dem Epicranium, sowie an ihren Beziehungen zum Clypeus, den *Laminae maxillares* und dem Hypopharynx (vgl. Abb. 14a) deutlich als die *Laminae mandibulares* selbst zu erkennen, die aber von den Mandibularborsten unabhängig und bis zur Basis des Labium verlängert sind. Bei sämtlichen Larvenstadien haben

die Laminae mandibulares, die sich im Laufe der Entwicklung etwas ändern (s. Abb. 13, 16 und S. 96), die Aufgabe, das in Schleifenform zwischen Mund und Labium frei heraustretende Stechborstenbündel in seiner Lage zu halten, mit dieser Funktion hängt die eigentümliche Umbildung der Laminae mandibulares und somit auch die Loslösung der

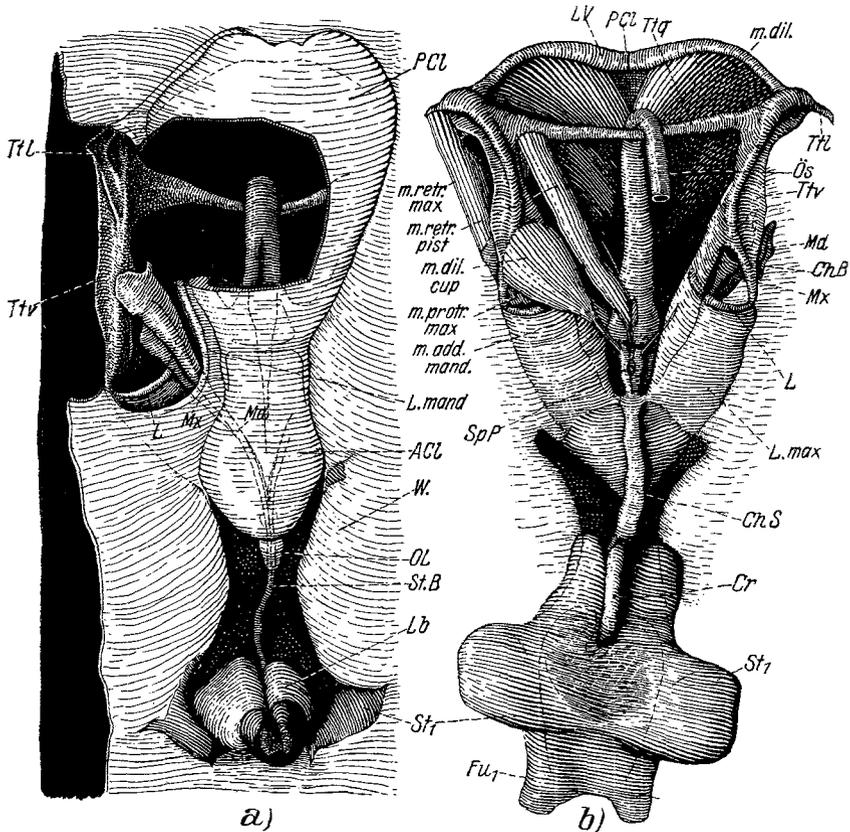


Abb. 6. Im ago von *Psylla mali*, Vorderkopf und Labium samt Prosternum. *a*) Ventral-(Außen-)ansicht. Aus dem Postclypeus und den angrenzenden Membranen ist ein Fenster ausgeschnitten, um die inneren Teile zu zeigen. Muskeln entfernt. *b*) Dorsal-(Innen-)ansicht. Muskeln belassen, nur rechts sind die Muskeln der Speichelpumpe und der Stechborsten entfernt. Nach Totalpräparaten.

mandibularen Stechborsten von denselben zusammen. Es ist dies offenbar ein Merkmal, das, von der Larve erworben, sich auch auf die Imago ausgedehnt hat, denn bei letzterer, bei der das Stechborstenbündel nicht ins Freie tritt, werden die Laminae mandibulares wohl wieder kürzer, verschmelzen aber mit den weiter lateral gelegenen Teilen zu den weichen Wülsten (*W*) und nehmen die Verbindung mit den Mandibularborsten nicht mehr auf.

3. Die Laminae maxillares (*L. max.*)

Die Laminae maxillares sind deutlich als solche erkennbar. Sie legen sich jederseits an den Clypeus, sind aber von der Ventralseite nicht zu sehen, weil sie von den Wülsten (*W*) verdeckt werden (Abb. 6*a*). Entfernt man diese, wie in Abb. 5*a* dargestellt, so erkennt man die Laminae maxillares als spitz tütenförmige Gebilde. Die Öffnung der beiden Tüten zeigt nach vorn, ihre Spitzen legen sich eng aneinander, weiter proximal trennen sich die beiden aber wieder und zwischen sie legt sich der unpaare Hypopharynx. In der Tiefe der Falten zwischen Hypopharynx und Laminae maxillares verläuft jederseits ein gebogener Chitinstab, der den Verbindungshebel zwischen der Basis der Maxillarborste und der Kopfwand bildet (*L*).

Die Laminae maxillares von *Psylla* sind der Teil des Vorderkopfs, der am meisten Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Gebilde anderer Hemipteren hat. Ihre Entwicklung verläuft ohne merkliche Formänderung.

4. Der Hypopharynx (*Hyp*).

Der Hypopharynx drängt sich, wie gesagt, zwischen die beiden Laminae maxillares, seine Seitenwände liegen den medialen Teilen der Laminae eng an, seine Ventralwand bildet den Boden der Mundhöhle, nach hinten ist er durch eine dicke Wand abgeschlossen, diese geht, indem sie umbiegt, in einen starken Chitinstab (*ChS*) über, der, beiderseits von Membran umgeben zu der Crumena (*Cr*) überleitet. Nach vorn geht von den Seitenflächen des Hypopharynx jederseits ein flaches, sehnartiges Chitinband (*ChB*) zum ventralen Arm des Tentoriums (*Ttv*, siehe unten).

Die hier geschilderten verwickelten Beziehungen, die sich kaum ausreichend in Worten ausdrücken lassen, werden vielleicht besser verständlich, wenn man die Abb. 5 und 6 mit den Querschnitten Abb. 7 vergleicht.

Man vermag dann vom Hypopharynx folgendes vereinfachte Bild zu gewinnen: Auf einem senkrechten stehenden Boden von etwa rechteckigem Umriß, der in Abb. 7*g* flach getroffen ist, erhebt sich die Speichel-pumpe *SpP*, deren Ausführgang auf der nadelfeinen Spitze eines nach hinten gerichteten terminalen Fortsatzes des Hypopharynx mündet. Die dorsale Kante des Bodens leitet zum Labium über, auf den drei anderen Kanten erheben sich die Seitenflächen bzw. die Ventralfläche des Hypopharynx. Die Ventralfläche geht in den dicken Boden der Mundpumpe über, die Seitenflächen reichen bis zu dem Hebel *L*, der die Basis der Maxillarborste mit der Kopfwand verbindet, biegen um und gehen in die Medialflächen der Laminae maxillares über. Nur ein schmaler Teil der Seitenflächen verlängert sich über den Hebel hinaus und verbindet den

Hypopharynx mit dem Tentorium. Nach oben und vorn ist der Hypopharynx offen.

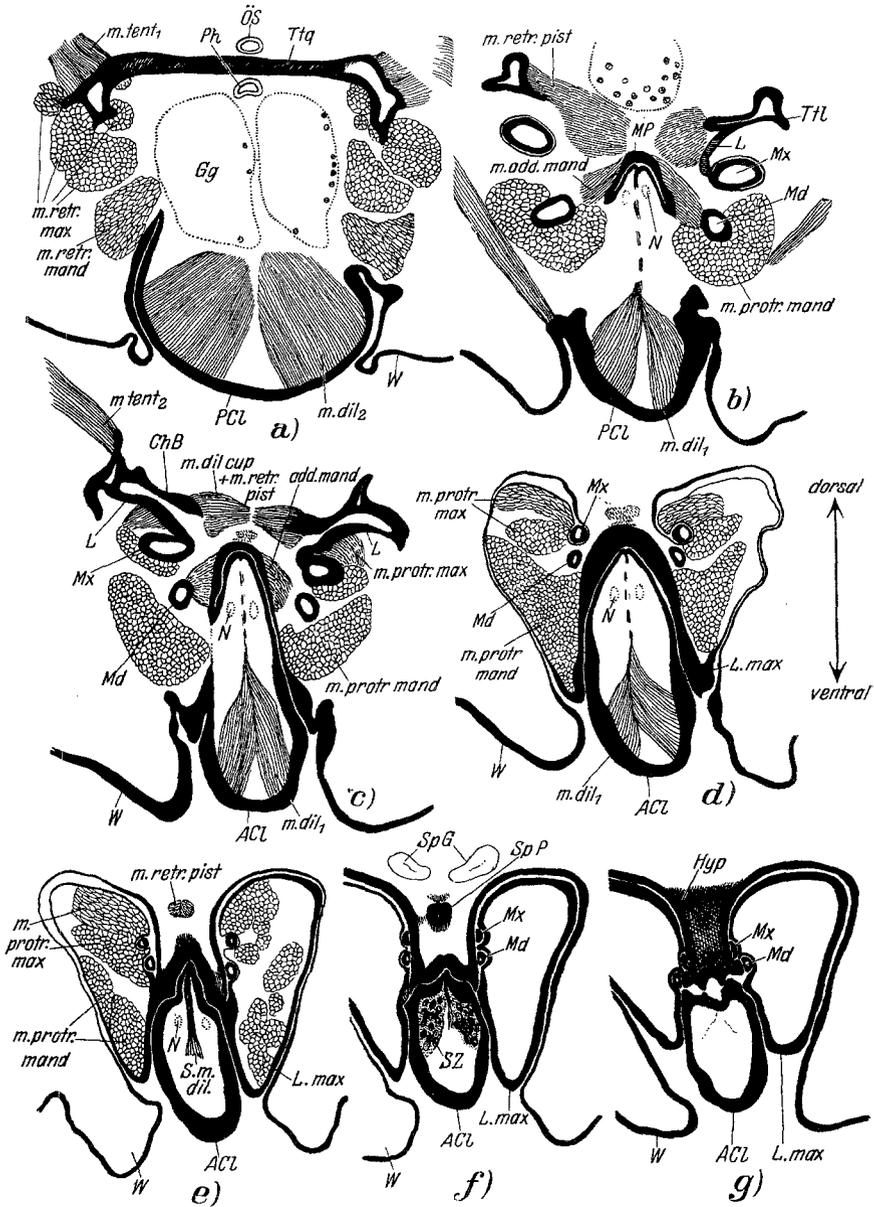


Abb. 7. a-g Imago von *Psylla*. Querschnitte durch den Vorderkopf, deren Lage in Abb. 5 a durch Pfeile angedeutet ist. Chitin schwarz, quer getroffene Muskeln gefeldert, längs getroffene schraffiert, nervöse Organe mit punktiertem Umriß.

Er ist bedeutsam als Boden der Mundhöhle, als Träger der Speichelpumpe und Zuleitungsapparat des Speichels. Außerdem bildet er mit seinen Seitenflächen die Gleitbahnen für die Stechborsten, die sich zwischen ihm und die *Laminae maxillares* eindrängen.

5. Das Tentorium.

Alle bisher geschilderten Teile werden durch ein Innenskelettgebilde verbunden, das ich für ein Homologon des Tentoriums der übrigen Insekten halte und daher als solches bezeichne. Es ist dies ein Gerüst aus einem unpaaren und vier paarigen Hohlstäben.

Der unpaare *Querarm (Ttq)* ist röhrenförmig, dünnwandig, verbindet die paarigen Teile des Tentoriums und bildet die Stütze des Pharynx.

Die paarigen *Dorsalarms Tid*, die fester sind als die Querarme, und etwa T-förmigen Querschnitt haben, stehen annähernd senkrecht auf den Enden der Vorderkante des Postclypeus, ihre dorsalen Enden sind durch den Querarm miteinander verbunden.

Die beiden paarigen *Ventralarme*¹ des Tentoriums (*Ttv*) bilden die rechtwinklig nach hinten umgebogene Fortsetzung der Dorsalarms. Sie sind medialwärts flügelartig verbreitert und laufen hier in die Chitinbänder *ChB* aus, die zum Hypopharynx führen. Weiter hinten werden sie dünn und drehrund, sie enden an dem am weitesten dorsal gelegenen Teil der Falten, die den Hypopharynx von den *Laminae maxillaris* trennen.

Das Tentorium bildet also im ganzen betrachtet ein vierbeiniges, bockartiges Gestell. Je zwei Beine sind rechtwinklig aneinandergesetzt, die Spitzen der beiden Winkel, von denen nach den Seiten noch je ein kurzer *Lateralarm (Ttl)* ausgeht, sind durch einen Querbalken verbunden. Das Gestell vereinigt das Clypeolabrum fest mit dem aus den *Laminae maxillares* und dem Hypopharynx zusammengesetzten Komplex und liefert die Ansatzflächen für die Retraktoren der Stechborsten sowie die Muskeln der Speichelpumpe.

6. Die Stechborsten.

a) *Die mandibularen Stechborsten* sind den Mandibeln anderer Insekten homolog. Ihre Basen sind tief in den Vorderkopf eingesenkt und stehen, im Gegensatz zu denen aller anderen Hemipteren, nicht in chitinöser Verbindung mit der Kopfwand.

Die hohle drehrunde Basis der Borste, deren Form aus den Abb. 5 und 6 hervorgeht, dient den die Borste bewegenden Muskeln als Ansatzfläche. Für die Retraktoren ist ein besonderes sehnenartiges Apodem vorhanden (Abb. 5 a, *Se*). Die Basis geht ganz allmählich in den sehr englumigen, distalen Teil der Borste über, der annähernd halbmondförmigen Querschnitt hat. Aus den Abb. 7 und 8, die die Borsten im

¹ Bezeichnung wie bei *Aphis*, daher nicht der wirklichen Lage entsprechend.

Querschnitt zeigen, geht hervor, wie dieser Übergang sich vollzieht. Noch weiter distal wird der Querschnitt der Borste sichelförmig, sie umfaßt hier die Maxillarborste. Am Ende ist die Borste zugespitzt und mit einigen widerhakenartigen Zähnen versehen, die beim Bohren wie Sägezähne wirken.

b) Verwickelter ist der Bau der *maxillaren Stechborste*; ihre Basis ist durch einen gebogenen, in der Falte zwischen Hypopharynx und Laminae maxillaris gelegenen Chitinhebel *L*, der eine leistenartige Verdickung der Medialwand der Lamina maxillaris darstellt, mit der Basis des ventralen Arms des Tentoriums verbunden (siehe Abb. 6 *a* und *b*, Abb. 7 *b* und *c*). Wie Abb. 5 zeigt, läuft die Basis der Borste zipfelförmig aus und ist etwas schwächer chitinisiert als die der Mandibularborste. Sie ist hohl wie diese und geht ganz allmählich in den *soliden* distalen Teil über, der sehr lang, bandartig flach und am Ende nadelfein zugespitzt ist. Die Medialfläche des distalen Teils trägt zwei parallele Längsrinnen, deren größere die ventrale (vordere) ist. Beide Borsten des Paares legen sich mit diesen Medialflächen in der Medianebene so zusammen, daß die beiderseitigen Rinnen sich zu einem kleineren dorsalen und einem größeren ventralen Kanal aneinanderschließen (Speichelkanal *SpG* und Nahrungskanal *NG*).

Auf die Lateralfächen der so entstandenen Doppelröhre legen sich die Medialflächen der Mandibularborsten, so daß schon innerhalb des Vorderkopfes ein im Querschnitt annähernd kreisförmiges *Stechborstenbündel* (*StB*) entsteht, das dadurch völlig geschlossen wird, daß im freien Teil des Bündels die Maxillarborsten miteinander verfalzt sind, die Mandibularborsten aber mit ihren Rändern die Maxillarborsten so umfassen, daß beide nur in der Längsrichtung gegeneinander beweglich sind¹. Innerhalb des Vorderkopfes aber werden die Borsten (siehe S. 86) von den sie umgebenden Teilen (Hypopharynx, Clypeolabrum, Laminae maxillares) in ihrer Lage gehalten, so daß sie nur gleitender Bewegungen in ihrer Längsrichtung fähig sind. Ein Ausbrechen aus ihrer vorgezeichneten Bahn ist ihnen unmöglich. Außerhalb des Vorderkopfes übernimmt das Labium die Führung des Bündels.

Gehen wir nun, um das Bild geschlossen zu machen, vom distalen Teil des Borstenbündels proximalwärts ins Innere des Vorderkopfes und verfolgen zunächst den Nahrungskanal *NG*, so sehen wir, daß dieser sich an der Stelle, wo die maxillaren Stechborsten auseinander treten, in die Mundhöhle öffnet. Der Speichelkanal öffnet sich aber hier nicht, denn in ihn schiebt sich die nadelfeine Spitze des Hypopharynx, die distale Fortsetzung des Mundhöhlenbodens, und riegelt so den Speichelkanal völlig von der Mundhöhle ab (siehe Abb. 9 und Seite 87).

¹ Über die Bedeutung dieser Beweglichkeit und die Funktion der Stechborsten, siehe meine Arbeit über den Saugvorgang bei den Hemipteren.

Noch weiter proximal treten die Borsten völlig auseinander und bilden nun zusammen die vier Kanten einer Pyramide. Ihre Medialflächen gleiten zunächst auf den Seitenflächen des Hypopharynx, noch weiter distal werden die Borsten drehrund und enden frei in der Höhle des Vorderkopfs.

In die Höhlungen der chitinösen Basen der Borsten senken sich die „retortenförmigen Organe“ hinein, die innerviert sind und die für die Steuerung der Borsten wesentlichen taktilen Reize zu rezipieren vermögen (siehe WEBER 1928).

Die Stechborsten verändern sich im Lauf der ontogenetischen Entwicklung nicht. Aus der Tatsache, daß die langen distalen Teile der Borsten keine Weichteile enthalten, also nur aus totem Chitin bestehen, geht aber schon hervor, daß die Bildung der neuen Borsten des jeweils folgenden Häutungsstadiums keinen einfachen Häutungsvorgang darstellen kann. Vielmehr werden die neuen Borsten von dem retortenförmigen Organ lange vor der Häutung vorgebildet und rücken bei der Häutung an Stelle der alten. Diesen Vorgang hat schon BUGNION bei den Heteropteren, SNODGRASS bei *Cicada* in großen Zügen beschrieben, weiter unten wird er auf Grund eigener Beobachtungen an *Psylla* ausführlicher besprochen werden (siehe S. 97/8 und Abb. 15).

Hier ist zunächst festzuhalten, daß die retortenförmigen Organe funktionell den Imaginalscheiben der holometabolen Insekten entsprechen, daß also auch bei Hemimetabolen eine Neubildung einzelner Organe in besonderen Anlagen vorkommt.

7. Die Speichelpumpe.

Die Speichelpumpe erhebt sich, wie oben schon erwähnt wurde, auf dem durch die Umlagerung des Vorderkopfs annähernd senkrecht gestellten Boden des Hypopharynx. Sie besteht, wie die Abb. 5, 6 und 9 zeigen, aus einem kräftigen, zylindrischen Chitinsockel, auf dem sich die hohle, becherförmige, seitlich komprimierte *Cupula* erhebt. In der Dorsalansicht erkennt man (Abb. 6 b), daß die Seitenwände der Cupula dicker sind als die Ventral- und Dorsalwand. Am dicksten sind die apikalen Teile der Seitenwand, in der Nähe des Sockels wird sie dünner, bei der Dorsal- und Ventralwand ist es, wie Abb. 9 zeigt, gerade umgekehrt. Von der dicksten Stelle der Seitenwand (in Abb. 9 mit einem Kreischen bezeichnet) geht nach vorn und seitwärts jederseits eine starke Chitinsehne, an der, wie Abb. 6 b zeigt, der kräftige *M. dilatator cupulae* angreift (*m.dil.cup*). In die enge Höhlung der Cupula senkt sich die wie ein Handschuhfinger eingestülpte Decke des ganzen Gebildes hinein. Der seitlich komprimierten Form der Cupula entsprechend, bilden die Wände dieses Handschuhfingers eine flache Falte, sie berühren sich in der Medianebene. So ist der Hohlraum der Cupula von einem elastischen, häutigen

„Pistill“ *P* in der Ruhelage vollständig ausgefüllt. Am dorsalen Teil des Übergangs zwischen Cupula und Pistill mündet, zwischen die dicken Seitenteile der Cupula sich eindringend, der von den Speicheldrüsen herkommende Speichelgang (*Sp G'*) in den Raum zwischen Cupula und Pistill. In der Ruhelage pressen die Seitenwände der Cupula infolge ihrer eigenen Elastizität die Mündung des Speichelgangs zusammen, verbieten also dem Speichel den Eintritt in die Pumpe.

Das Pistill kann durch den Zug eines Muskelpaars (*m.retr.pist*), das auf dem ventralen Teil des Apex der Pumpe mittels einer starken Sehne angreift, gehoben werden. Dadurch wird die auf dem Boden der Cupula gelegene Mündung des sehr englumigen Pumpenkanals *Pk* frei, der den Sockel durchsetzt und auf der Spitze des Hypopharynx endet. In der Ruhelage verdeckt das Pistill die Mündung, es wirkt also als Ventil, der Weg in den Pumpenkanal kann willkürlich durch Kontraktion des *M. retr. pist.* freigelegt werden, erst dann vermag der Speichel in den Pumpenkanal einzudringen und aus dessen Endigung auf der Hypopharynxspitze in den Speichelkanal des Borstenbündels zu fließen (Abb. 9).

Im Bau entspricht dem allen nach die Speichelpumpe von *Psylla* der der anderen Hemipteren. Daß sie der Funktion nach eine Sonderstellung einnimmt, kann erst weiter unten nach Besprechung der Muskulatur gezeigt werden.

8. Der Pharynx (mit Mundpumpe).

In meiner Arbeit über *Aphis* habe ich, im Anschluß an SNODGRASS Mundpumpe und Pharynx unterschieden, unter Hinweis auf die Unsicherheit der Deutung und unserer Kenntnisse von der Pharynxmorphologie überhaupt. SNODGRASS geht von einer Definition des Pharynx aus, die von BURGESS stammt und den Pharynx als den Teil des Vorderdarms bezeichnet, der mit der Körperwand durch besondere Muskeln verbunden ist. SNODGRASS schließt aber die von der Oberlippe und dem Clypeus kommenden Muskeln aus und kommt daher zu dem Ergebnis, daß der Pharynx bei *Cicada* sehr kurz, die Mundpumpe nicht zum Pharynx zu rechnen ist.

Im Gegensatz zu SNODGRASS deutet EIDMANN (1925) BURGESS' Definition so, daß auch der Teil des Vorderdarms zum Pharynx zu rechnen ist, an dem die vom Clypeus kommende Muskulatur angreift. Die Muskulatur der Oberlippe rechnet er nicht zum Pharynx.

Dieser Unterschied in der Deutung der Pharynxmuskulatur hat bei den kauenden Insekten wenig Bedeutung, weil (wenigstens bei *Periplaneta* nach EIDMANN) die vom Clypeus stammenden Muskeln gegenüber den anderen an Zahl ziemlich unbedeutend sind. Bei den Hemipteren sind aber außer Clypeusmuskeln nur sehr wenige und relativ

schwache Pharynxmuskeln vorhanden; dadurch fällt bei ihnen der Unterschied zwischen den beiden Definitionen besonders ins Auge.

Der Unterschied scheint mir aber davon herzurühren, daß BURGESS wohl die hintere Grenze des Pharynx eindeutig angegeben hat, daß man sich über die vordere Grenze aber streiten kann. BURGESS' Definition ist also ergänzungsbedürftig und man kann die Ergänzung, wie EIDMANN tut, vornehmen, indem man den Pharynx da beginnen läßt, „wo der Gaumen mit der Oberfläche des Hypopharynx zu einem geschlossenen Rohr verwächst“. Damit ist die Mundpumpe zu einem Teil des Pharynx gestempelt und die Clypeusmuskulatur auch der Hemipteren ist zur Pharynxmuskulatur zu rechnen.

Nichtdestoweniger hat SNODGRASS recht, wenn er der Mundpumpe eine Sonderstellung einräumt, denn diese ist bei den Hemipteren viel größer als der (bei anderen Insekten) hauptsächliche Teil des Pharynx, sie ist außerdem ganz ohne Ringmuskeln und speziell für das Aufsaugen flüssiger Nahrung eingerichtet. Ich werde daher den Ausdruck Mundpumpe im folgenden beibehalten, setze aber voraus, daß sie ein Teil des Pharynx ist. Den Rest des Pharynx bezeichne ich als Hinterpharynx (SNODGRASS 1927, WEBER 1928, Pharynx).

Der Boden der Mundpumpe ist im Querschnitt U-förmig und stark chitinisiert (Abb. 7 b, c), seine Seitenränder sind wenig verdickt. Die ventral gelegene Decke der Pumpe dagegen ist dünn und elastisch, sie legt sich eng an den Boden, so daß die Mundpumpe, als Ganzes betrachtet, eine Halbröhre bildet. An der Decke der Mundhöhle greifen median in einer Reihe die Sehnen des Musculus dilatator pharyngis an, die die Decke vom Boden zu heben vermögen, zurück schnellst sie durch die eigene Elastizität der Mundpumpe. Durch seine starke Chitinisierung wird der Mundpumpenboden, der obendrein mit dem Clypeus und dem Hypopharynx eine feste Einheit bildet, zum Punktum fixum für die ganze Pumpbewegung. Daher kommt es, daß die Dilatatoren statt, wie bei *Periplaneta* zum Beispiel, rings an dem weichen Pharynx anzugreifen, sich auf die Dorsalseite beschränken können, daher ist auch eine muskulöse Verbindung mit dem Tentorium nicht in dem Maße nötig wie bei *Periplaneta* (nach EIDMANN). Auch die ursprünglich wohl vorhandene Ringmuskulatur kann wegfallen, da die eigene Elastizität der Mundpumpe den Dilatatoren entgegenwirkt und da die flüssige Nahrung nicht in einzelnen Bissen befördert zu werden braucht.

Die Mundpumpe geht allmählich in den Hinterpharynx über, der im Querschnitt kreisförmig, sich dem Querarm des Tentoriums nähert, und, indem er um ihn herum biegt, in den nach hinten laufenden Ösophagus übergeht. Der Vorderdarm macht also, infolge der Verlagerung des Vorderkopfs, eine scharfe, in Abb. 12 am besten erkennbare Biegung.

9. Die Mundhöhle.

Die Mundhöhle bildet den Übergang vom Nahrungskanal der Stechborsten zum Hohlraum der Mundpumpe. Ihre Wandungen sind im Gegensatz zu denen der letzteren starr und beteiligen sich nicht am Saugvorgang. Während die Mundpumpe als Teil des Pharynx ein geschlossenes Rohr bildet, entsteht die Mundhöhle dadurch, daß der Anteclypeus, die Laminae maxillares und der Hypopharynx sich eng zusammensetzen. Trotzdem also die Wände der Mundhöhle nur aneinandergesetzt, nicht miteinander verwachsen sind, ist der Verschluss nach allen Seiten dicht. Zunächst ist dafür gesorgt, daß die Bewegungen des Pharynxdaches sich nicht, wie das zum Beispiel bei *Periplaneta* (EIDMANN) der Fall ist, dem Mundhöhlendach mitteilen können. Letzteres ist nämlich an der Übergangsstelle zum Pharynxdach mittels eines Paares druckknopfartiger Gebilde (*MKn*) an dem festen Boden der Mundhöhle (Ventralwand des Hypopharynx) befestigt. Der Hypopharynx bildet jederseits einen knopfförmigen, auf dünnerer Basis stehenden Auswuchs, der in eine entsprechende Vertiefung des Mundhöhlendachs wie in eine Matrize paßt (Abb. 9). Wahrscheinlich gleitet der noch elastische

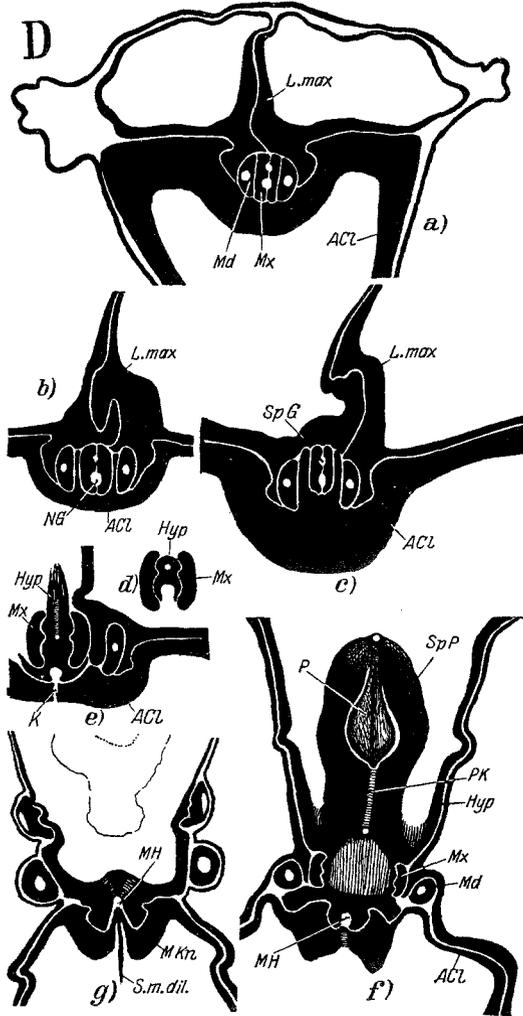


Abb. 8. 4. Larvenstadium von *Psylla mali*. Querschnitte durch den Vorderkopf. *a* liegt am weitesten hinten, *g* am weitesten vorn. Die Schnitte sind nicht ganz parallel zu denen von Abb. 7 geführt; zwischen den dargestellten Schnitten lagen jeweils noch 2, die nicht gezeichnet wurden. Nur chitinöse Teile sind dargestellt.

Knopf gleich bei der Häutung in die Matrize hinein (siehe Abb. 8 g) und hält, sobald das Chitin erhärtet ist, beide Teile fest zusammen.

Der geschilderte Apparat ist, gegenüber dem, den wir bei den Aphiden (nach DAVIDSON und WEBER) antreffen, sehr einfach, mehr ähnelt es schon dem entsprechenden Mechanismus der Chermesiden (nach DREYFUSS). Seine Aufgabe ist in allen drei Fällen die gleiche.

Distal von den Mundknöpfen hat der Hypopharynx zwei leistenartige längslaufende Vorsprünge, die zusammen eine mit ihrer offenen Seite genau in eine entsprechende Rinne des Mundhöhlendachs (Epipharynx) passende Halbröhre bilden (Abb. 8 f). Rinne und Röhre bilden zusammen die voll röhrenförmige, eigentliche Mundhöhle (*MH*), an die gewölbten Seitenkanten der genannten Vorsprünge des Hypopharynx legen sich, von ihnen noch teilweise umfaßt, die Halbröhren der Maxillarborsten, die zusammentretend den Nahrungskanal *NG* bilden. Ähnlich wie die Spitze des Hypopharynx sich in den Speichelkanal legt, so legt sich die genannte Halbröhre also in den Nahrungskanal und läßt dem Nahrungssaft keinen anderen Weg als den in die Mundhöhle und den Pharynx.

Das Dach der Mundhöhle ist, wie oben schon erwähnt, mehrfach durchbohrt, ihm liegt das paarige epipharyngeale Sinnesorgan (Abb. 7 f, *SZ*) auf, das durch einen besonderen Nervenstrang mit dem Vorderlappen *Gg* des Cerebralganglions *CGg* verbunden ist. Am besten ist dies in Abb. 12 zu beobachten, die übrigen geschilderten Verhältnisse ergeben sich am besten aus einem Vergleich der Abb. 9 mit den Schnittbildern Abb. 8. Dasselbe gilt von den folgenden Ausführungen.

10. Die Beziehungen der Stechborsten zu den umliegenden Organen.

Die letzten beiden Abschnitte zeigten, wie der Übergang des Nahrungs- und des Speichelkanals der Stechborsten in den Pharynx bzw. die Speichelpumpe erfolgt. Noch war aber nicht die Rede davon, daß die Stechborsten außer als Leitröhren auch als Stechwerkzeuge zu wirken haben, daß sie also beweglich sein müssen. Wie die Beweglichkeit der einzelnen Stechborsten sowie des gesamten Borstenbündels vereinigt wird mit dem dichten Abschluß der beiden Kanäle, das zu zeigen, soll die Aufgabe des folgenden Abschnittes sein.

Wir gehen von Abb. 8 g aus. Hier sehen wir die vier quergetroffenen Stechborsten im Rechteck liegen. Ihre Medialseiten sind schon abgeplattet, ihre Lumina sehr eng geworden. Die Mandibularborsten liegen mit ihren glatten Medialseiten an Gleitflächen, die von den Seitenwänden des Hypopharynx gebildet werden. Den Rinnen der maxillaren Stechborsten entsprechen gerundete Längsleisten der Hypopharynxwand, auf denen die Borsten wie auf Schienen gleiten. Die beiden Borstenpaare werden an ihren Lateralfächen von den Medialflächen der Laminae maxillares umfaßt und fest an den Hypopharynx gepreßt. Dadurch wird

ihnen ein seitliches Ausweichen unmöglich gemacht. Auf demselben Schnitt sehen wir auch das enge Eingreifen der Mundknöpfe in ihre Matrizen.

Der weiter distal gelegene Schnitt (Abb. 8 f) zeigt, daß die Mandibularborsten sich in die gleiche Ebene legen wie die Maxillarborsten. Noch schiebt sich aber zwischen beide jederseits eine Leiste der Laminae maxillares.

Im Schnitt 8 e, der die Spitze des Hypopharynx an ihrer Basis trifft, sehen wir, wie diese Spitze die beiden Kanäle der maxillaren Stechborsten ausfüllt und wie die schon im letzten

Schnitt kenntlichen Längsleisten der Laminae maxillares die Borsten an den Hypopharynx pressen. Die Leisten trennen noch die Mandibularborsten von den Maxillarborsten und bilden

mit einem zweiten, weiter lateral gelegenen Leistenpaar der Laminae ein Paar von Schienen, in die die Mandibularborsten aufs feinste eingepaßt sind. Die Lateralflächen der letztgenannten Leisten sind zudem in ein Paar von Längsrinnen des Clypeus eingepaßt und bewirken so die

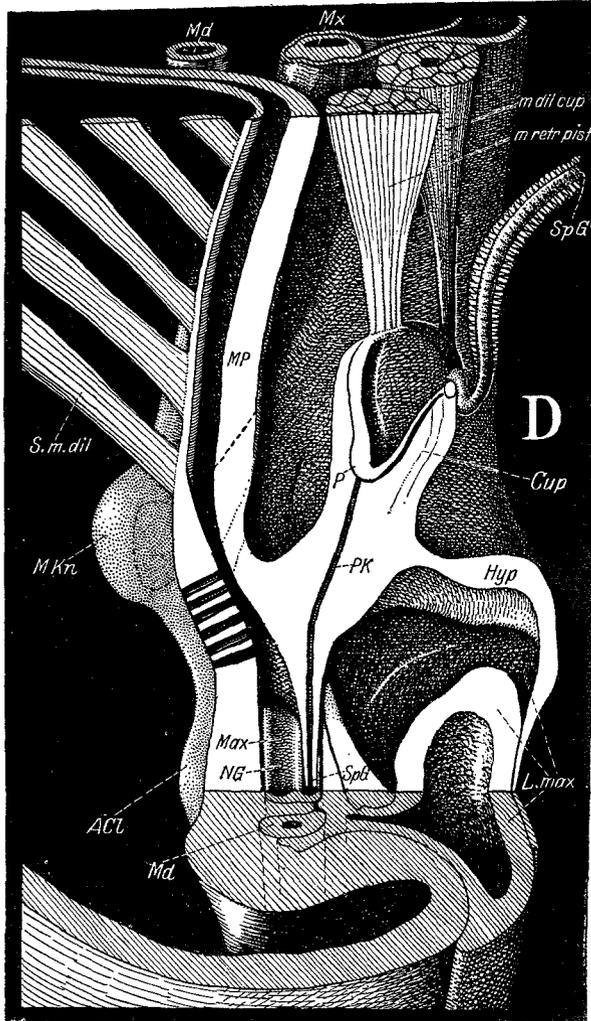


Abb. 9. *Psylla mali*, Imago. Rekonstruktion des Übergangs der Mundhöhlenregion in den Pharynx, kombiniert nach Sagittal- und Querschnittserien. Der unterste Teil des Bildes zeigt den ganzen Vorderkopf, der mittlere Teil die rechte Hälfte, die durch einen genau median gelegenen Schnitt begrenzt ist, oben ist das Ganze durch einen Querschnitt abgetrennt. In der Medianebene gelegene Schnittflächen weiß, in Querschnittebenen gelegene schraffiert.

festen Vereinigung des letzteren mit den Laminae. Dadurch werden alle im Schnitt erkennbaren Teile zu einem festen Komplex verbunden, in dem nur die Borsten ihren Führungen entlang zu gleiten vermögen.

Der folgende Schnitt *d* zeigt die Spitze des Hypopharynx zwischen den Maxillarborsten, in Schnitt *e* ist der Hypopharynx nicht mehr getroffen, die Maxillarborsten haben sich vereinigt, sind aber von den Mandibularborsten immer noch getrennt und zwar durch ein Paar von Längsleisten des Clypeus, von denen sie gleichzeitig zusammengehalten werden. Die beiden Laminae maxillares, die immer noch mit dem Clypeus verfalzt sind, sind nun median zusammengestoßen und durch besondere Vorsprünge verzahnt. Noch deutlicher zeigt dasselbe der Schnitt *b*.

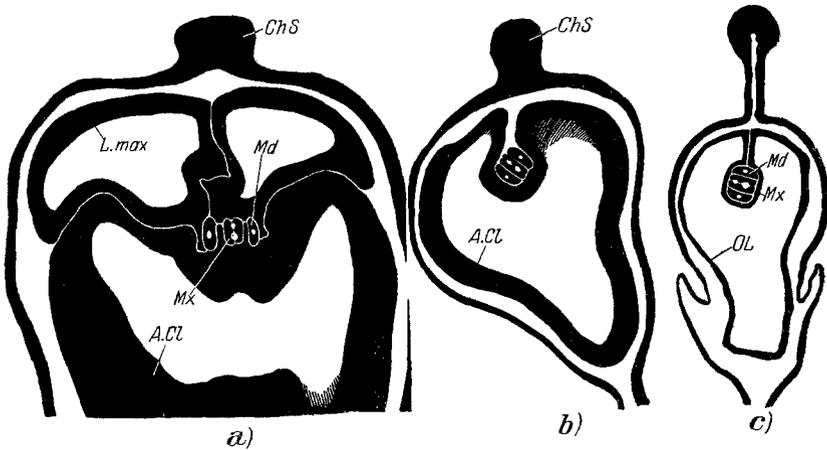


Abb. 10. *Psylla mali*, Imago. Querschnitte durch die Spitze des Vorderkopfes und die umgebenden Teile, Fortsetzung von Abb. 7 in stärkerer Vergrößerung. Nur Chitin dargestellt.

Im Schnitt *a* ist dann die Trennungsleiste zwischen den beiden Borstenpaaren verschwunden, sie liegen eng zusammen und werden von den ineinander gefalteten Laminae, die ihrerseits wieder mit dem Clypeus verfalzt sind, zusammengehalten.

Noch weiter distal (Abb. 10 *b*) verschwinden die Laminae und der Clypeus bildet ein fast geschlossenes Rohr, das, wie noch weiter distal die Basis der Oberlippe (Abb. 10 *e*) das Borstenbündel umfaßt. Die Spitze der Oberlippe legt sich einfach auf das Bündel (Abb. 5 *a—c*).

Alle geschilderten Leisten und Rinnen, denen die Borsten anliegen, sind ihnen aufs genaueste angepaßt und so glatt, daß sie ihrer Bewegung in der Längsrichtung kein Hindernis bereiten. Wohl aber verhindern sie jedes Ausweichen der Borsten aus ihrer Bahn, sorgen also auch dafür, daß der Übergang der Mundhöhle in den Nahrungskanal, des Speichelpumpkanals in den Speichelkanal der Borsten stets gleich sicher und dicht bleibt, ohne Rücksicht auf die Bewegungen der Borsten.

Die Abb. 8 ist nach Schnitten durch den Larvenkopf (4. Stadium) gezeichnet, die Abbildung 10 nach solchen durch die Imago. Es soll dadurch gezeigt werden, daß in allen wesentlichen Punkten der Vorderkopf der Larve gleich wie der der Imago gebaut ist. Unterschiede bestehen nur im Bau der Laminae mandibulares und in der gegenseitigen Abgrenzung von Ante- und Postclypeus.

Um so verschiedener ist das Labium der Larve und der Imago gebaut.

C. Das Labium Lb und die Crumena Cr.

Das Labium scheint bei oberflächlicher Betrachtung zweigliedrig zu sein. Erst wenn man die umgebenden Teile, besonders die Wülste *W* abpräpariert, erhält man das Bild, das Abb. 5 *a* darstellt und erkennt ein drittes, basales Glied, das in der Ruhelage mit dem zweiten Glied etwa einen Winkel von 130° bildet.

Wie bei allen Hemipteren hat das Labium an seiner Vorderseite eine tiefe Falte, in der das Stechborstenbündel liegt. Besonders tief ist diese Falte beim Basalglied. Sie bildet hier einen häutigen Sack, der tief in den Hohlraum des Körpers vorspringt, seitlich kompreß ist und (Abb. 11) genau in einen schlitzförmigen Einschnitt paßt, der das Bauchmark zwischen dem Subösophagalganglion und der thorakalen Ganglienmasse durchbohrt. Diese Tasche hat schon WITLACZIL festgestellt und sie als Crumena bezeichnet, weil er sie für ein Homologon der unter demselben Namen bekannten Stechborstentasche der Cocciden hielt. Ich werde diese Bezeichnung beibehalten, wenn auch nicht ganz sicher die Homologie nachgewiesen werden kann. Jedenfalls nimmt auch bei *Psylla* die Crumena das Stechborstenbündel nach seinem Austritt aus der Mundöffnung auf, das Bündel bildet in ihm einen hufeisenförmigen Bogen, spannt die Crumena straff und geht, immer dicht an der Wand der Labialfalte entlang laufend, in das zweite Glied des Labiums über, durchsetzt es und erreicht die Spitze des letzten Gliedes.

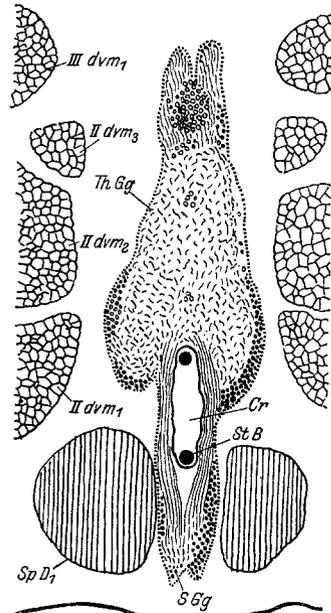


Abb. 11. *Psylla mali*, Imago. Horizontalschnitt durch das Thorakalganglion. Der Schnitt trifft die Crumena und die Speicheldrüsen (schraffiert).

Die Verbindung der Crumena mit dem Hypopharynx übernimmt ein starker, in der Medianebene gelegener Chitinstab *ChS*, der in Abb. 10 quer, in Abb. 5 *a* längs getroffen ist. Die Membranen, die von ihm nach

den Seiten gehen, legen sich eng an die Dorsalseiten der Spitzen der Laminae maxillares, gehen seitlich in die Wülste *W*, vorn in den Hinterrand des Hypopharynx über; entfernt man sie samt dem Chitinstab, so erhält man statt des Bildes 6 *b* das Bild 5 *c*.

Die beiden distalen Glieder des Labiums sind einfach gebaut. Die vordere Falte umfaßt, wie aus Abb. 5 *a* hervorgeht, das Stechborstenbündel. Besonders fest ist der Verschuß der Falte im Endglied, wo eine Borstenöse, ähnlich wie sie BÖRNER bei den Chermesiden beschrieb, das Borstenbündel vor dem Austritt an der Spitze des Gliedes umgibt. Im übrigen zeigt das Endglied die bei den Hemipteren allgemein verbreiteten Sinnesstiftchen an der Spitze, die von einem im Inneren des Gliedes gelegenen, paarigen Komplex von Sinneszellen versorgt werden.

Das zweite Glied, das eine bei verschiedenen Individuen ungleich deutliche Andeutung einer Teilung in zwei Abschnitte aufweist und wahrscheinlich auch aus zwei ursprünglichen Gliedern zusammengesetzt ist, hat an den Seiten mehrere sehr kurze Sinneskegel, bemerkenswert ist an ihm außerdem nur die Art seiner Gelenkverbindung mit dem Basalglied. Das Gelenk erlaubt eine mäßige Beugung der beiden Glieder gegeneinander und wirkt dabei, wie aus dem Schnitt Abb. 5 *d* hervorgeht, auf das von ihm umschlossene Stechborstenbündel wie eine Zange. Das Labium vermag also, wenn es gebeugt wird, vermittels dieser stark chitinierten Zange das Stechborstenbündel festzuhalten; was diese Tatsache für die Bewegung der Stechborsten beim Bohren zu bedeuten hat, habe an anderem Orte schon auseinandergesetzt (1928, *Z. vergl. Physiol.*). Über die Entwicklung des Labiums siehe S. 99, seine Beziehung zum Prosternum S. 114.

D. Die Kopfmuskulatur.

Sämtliche im folgenden genannten Muskeln sind paarig, es wird jeweils ein Muskel des Paares beschrieben und, so weit möglich, mit der von mir für die Kopfmuskeln von *Aphis* gewählten Bezeichnung belegt.

7. Die Muskeln des Clypeus.

Einfach und bei der Imago und Larve gleich ist die Muskulatur des Clypeus:

m.dil., *Musculus dilatator pharyngis* (Abb. 12, 22). Besteht aus etwa zehn Bündeln, die hintereinander vom Postclypeus ausgehen. Die beiderseitigen Muskeln jedes Bündels vereinigen sich an einer medianen Sehne (Abb. 7), die am Pharynxdach angreift. Im Gegensatz zu *Aphis*, wo wir deutlich drei Portionen zu unterscheiden vermögen, ist bei *Psylla* eine Vereinigung mehrerer Bündel zu Gruppen nicht deutlich bemerkbar.

Der Muskel vermag, wenn seine einzelnen Bündel nacheinander sich kontrahieren, das Pharynxdach peristaltisch zu heben und erzeugt so das für das Einsaugen des Nahrungssaftes nötige Vakuum.

2. Die Muskeln der mandibularen Stechborsten.

Von den bei *Aphis* vorhandenen, von mir als Musculi laminae mandibulares bezeichneten Muskeln ist weder bei der Larve noch bei der Imago eine Spur zu entdecken. Vermutlich sind sie im Zusammenhang mit der oben geschilderten Umbildung der L. mand. atrophiert worden.

Die Muskulatur der Mandibularborsten selbst ist sehr stark und weicht etwas von dem gewöhnlichen Typ ab.

m.retr.mand., *M. retractor setae mandibularis primus, secundus, tertius, quartus* (Abb 5 b, 6, 7). Der Muskel ist sehr kräftig, entspringt am vorderen Teil des Seitenrandes des Postclypeus und am basalen Teil des Dorsalarms des Tentoriums, ist undeutlich in vier Portionen geteilt und endet, indem seine Fasern stark konvergieren, an den flügelartig verbreiterten Rändern der Mandibelbasis.

Der Muskel entspricht funktionell nicht ganz dem homologen Muskel von *Aphis*, dem er auch an Größe überlegen ist; er zieht die Borstenbasis nicht nur zurück, sondern auch nach dem Clypeus hin, wirkt also dem folgenden Muskel, der bei *Aphis* fehlt, entgegen.

m.add.mand., *M. adductor setae mandibularis* (Abb. 5 b, 6 b, 7 b, c). Geht von der Seitenkante des Pharynx als kurzer parallelfaseriger Zug nach der Mandibelbasis, an deren Mediafläche er endet. Möglicherweise entspricht der Muskel dem von BERLESE mit 192 bezeichneten Muskel von *Cicada*.

Die Mandibularborste wird also, anstatt durch einen Chitinhebel mit der Kopfwand verbunden zu sein, von zwei einander entgegenwirkenden Muskelbändern in ihrer Lage gehalten, sie hängt sozusagen an diesen beiden Muskeln. So erklärt sich auch die starke Entwicklung des *M. retr. mand.* und sein Übergreifen auf den Clypeus, da dieser Muskel ja zwei Aufgaben zu erfüllen hat. Auch seine Aufteilung in vier Bündel statt in zwei wie bei *Aphis* wird verständlich.

m.protr.mand., *M. protractor setae mandibularis primus und secundus* (Abb. 5 b, 7 c—e). Ist undeutlich in zwei Portionen geteilt, und geht von der Lateralfäche des Innenraumes der Lamina maxillares zur Lateralfäche der Mandibelbasis. Er füllt den ventralen Teil der Höhle der Lamina völlig aus und stößt die Mandibelborste vor.

Infolge der sicheren Führung der Stechborsten vermögen die vorgenannten Muskeln die Borste nur in ihrer Längsrichtung gleitend hin und zurück zu bewegen. Die Teile der Muskeln, die, wenn sie einzeln wirkten, die Borstenbasen nach anderen Richtungen zu biegen vermöchten, tragen in ihrem Zusammenhang im Sinne der obigen Ausführungen nur dazu bei, die Borstenbasen an ihrem bestimmten Platz zu fixieren.

3. Die Muskeln der maxillaren Stechborsten.

m.retr.max., *Musculus retractor setae maxillaris primus und secundus* (Abb. 5—7). Ist wie bei *Aphis* in zwei Portionen geteilt, die sich, wie Abb. 7 a zeigt, an der Basis noch weiter aufspalten. Geht vom Knie des Tentoriums nach der Basis der Maxillarborste und zieht diese zurück.

m.protr.max., *Musculus protractor setae maxillaris primus und secundus* (Abb. 6 b, 7). Wirkt dem vorhergehenden entgegen, geht von der Lateralfäche der Maxillarborste und von der Ventralfläche des Chitinhebels *L* in die Höhle der Laminae maxillares hinein und füllt deren dorsalen Teil aus.

Die Retractoren und Protractoren der Stechborsten bewirken durch ihre in rhythmischem Wechsel erfolgenden Kontraktionen die für den Stich nötigen Borstenbewegungen, die ich an anderem Ort schon geschildert habe.

4. Die Muskeln des Hypopharynx.

Die Muskulatur des Hypopharynx besteht aus zwei Paaren, die zusammen mit der ihnen entgegenwirkenden Elastizität der Wände der Speichelpumpe deren Bewegungen besorgen.

m.retr.pist., *Musculus retractor pistilli* (Abb. 5 b, 6 b, 9, 7). Zieht die als Pistill bezeichnete Membranfalte etwas aus der Cupula heraus und legt dabei den Eingang zum Pumpenkanal frei. Er greift mit der schon oben erwähnten, beiden Muskeln des Paares gemeinsamen Sehne am Pistill an und endet am Querarm des Tentoriums, ziemlich weit lateral.

m.dil.cup., *Musculus dilatator cupulae* (Abb. 5 b, 6 b, 7, 9). Ist vermutlich dem *M. retr. pist.*₂ von *Aphis* homolog und wohl ursprünglich ein Retractor des Pistills. Bei *Psylla* greift er vermittels der oben genannten Chitinsehne am lateralen Teil der Cupula an und endet mit sehr breiter Basis an dem flügelartig verbreiterten Teil des Ventralarms des Tentoriums, sowie dem Chitinband, das diesen mit dem Hypopharynx verbindet. Das Muskelpaar vermag die Seitenwände der Cupula auseinander zu ziehen, schafft dadurch das Vakuum in der Pumpe und öffnet gleichzeitig den Speichelgang, der von der Drüse her kommend, in die Cupula mündet. Das Weiterpressen des Sekrets wird dann bewirkt, indem die Muskeln nachlassen. Dabei wird der Speichelgang wieder verschlossen, so daß dem Sekret der Rückweg versperrt wird. Gleichzeitig hebt der *M. retr. pist.* das Pistill und gibt dem Speichel den Weg in den Pumpenkanal frei.

Die Speichelpumpe ist demnach wohl morphologisch eine Kolbenpumpe wie bei den anderen Hemipteren, der Kolben wirkt aber bloß als Ventil, das Vakuum entsteht durch aktives Erweitern des Pumpenstiefels.

5. Muskeln des Tentoriums.

m.depr.phar.: *Musculus depressor pharyngis* (Abb. 5 b, 12). Verbindet den Querarm des Tentoriums mit dem Hinterpharynx.

m.tent₁, *Musculus tentorii primus* (Abb. 22, 17 b). Geht vom Querarm des Tentoriums nach dem Dach des Epicraniums. Ist ein Levator des Vorderkopfes.

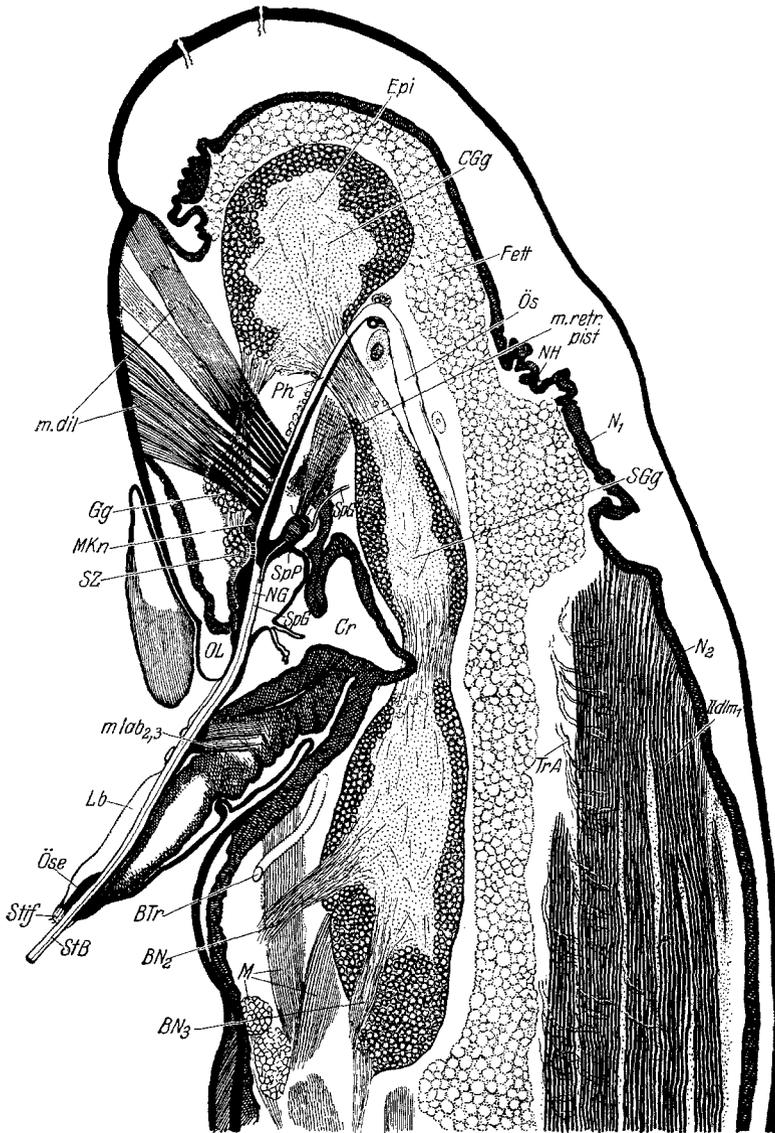


Abb. 12. *Psylla mali*. 5. Larvenstadium. Annähernd median gelegener Längsschnitt durch den Vorderkörper. Unter der Larvencuticula (schwarz) ist die Haut der Imago (gekreuzt schraffiert) angelegt. Atypische Muskeln dunkel.

m.tent₂, *Musculus tentorii secundus* (Abb. 22, 17 b.) Geht vom Querarm des Tentorium nach dem Vorderrand des Pronotums, kann daher auch als *Odm* bezeichnet werden. Levator des Vorderkopfes.

m.ant₁₋₃, *Musculus antennalis primus—tertius* (Abb. 22, 17). Gehen vom Knie des Tentorium nach dem Basalglied der Antenne.

Sämtliche Muskeln des Tentorium finden sich auch bei der Larve.

6. Die Muskeln des Labiums.

m.lab₁, *Musculus labii (primus)* (Abb. 22). Während bei der Larve (siehe Abb. 18) drei Paar von Muskeln im Labium vorhanden sind, hat die Imago nur das eine Paar, das das Endglied etwas nach den Seiten zu biegen vermag.

Alle anderen Bewegungen des Labiums geschehen mit Hilfe der Muskeln des Prosternums, wir müssen daher bei der Besprechung des Thorax noch mehrfach auf das Labium zurückkommen (siehe S. 115).

E. Zur Entwicklung des Kopfes.

Die für *Psylla* bezeichnende Verlagerung des Vorderkopfes nach der Ventralseite finden wir schon beim ersten Larvenstadium. Was die Larven von der Imago unterscheidet, das ist zunächst der bei ersteren viel engere Zusammenhang zwischen Epicranium und Vorderkopf. Dieser Umstand wird sofort klar, wenn man Abb. 4 a mit Abb. 13 und 16 vergleicht. Man sieht, daß wohl die Lagebeziehungen in allen Fällen die gleichen sind, daß aber bei der Larve die Cuticula durchweg gleichmäßig ist und daß daher sich keine einzelnen Sklerite unterscheiden lassen. Der ventrale Teil des Epicraniums, dem die Frontalkegel fehlen, geht denn auch unmittelbar in den Clypeus über, die Grenze ist noch beim 3. Larvenstadium nur mit Hilfe der Muskulatur feststellbar. Die Laminae mandibulares, bis zum 4. Larvenstadium als solche deutlich erkennbar (Abb. 13 a, b), gehen ebenfalls unmittelbar ins Epicranium über.

Am wenigsten unterscheidet sich der Vorderkopf der Larve von dem der Imago, nur die andere Ausbildung der Laminae mandibulares, die sich aber, wie Abb. 13 zeigt, mit jeder Häutung mehr dem imaginalen Zustand nähert, ist ein wesentlicher Unterschied.

Ausgeprägt ist auch der Unterschied zwischen dem larvalen und dem imaginalen Labium. An der Basis des ersteren fehlt die Crumena völlig, die Stechborsten bilden, wie Abb. 13 zeigt und wie zum erstenmal von BROCHER (1925) festgestellt wurde, nach ihrem Austritt aus dem Mund zunächst eine dem Vorderkopf horizontal anliegende, freie Schleife (*StB*, *Schl*). Diese Schleife wird von den lappenartig verlängerten Spitzen der Lam. mand., die sich, von den Seiten her kommend, eng aneinander und etwas übereinander legen, erfaßt und in ihrer Lage gehalten. Die Spitze

des Borstenbündels liegt wie bei der Imago in einer Rinne des Labiums und wird in derselben von zwei Paar fingerförmigen Fortsätzen der Vor-

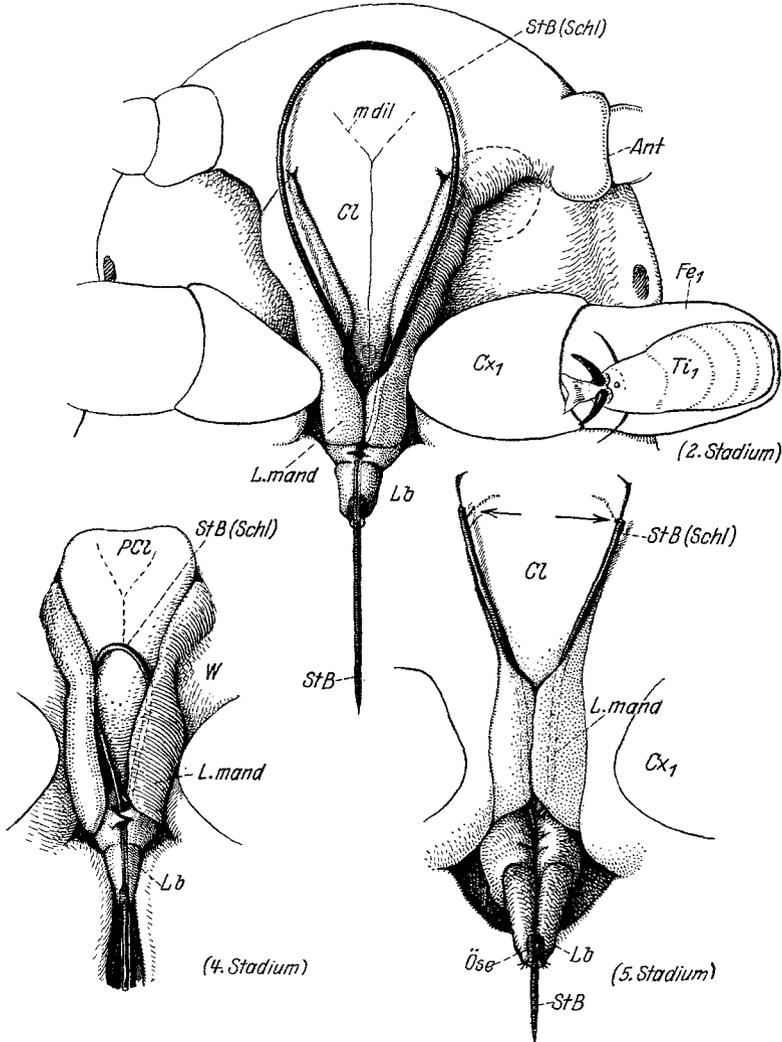


Abb. 13. a *Psylla mali*. Kopf und Prothorax des 2. Larvenstadiums. Ventralansicht. Labium durch das Deckglas etwas nach hinten gedrückt, Stechborstenbündel wenig vorgestreckt. b Teilansicht des Kopfes des 4. Larvenstadiums. Stechborsten halb vorgestreckt, Laminae mandibulares etwas auseinandergedrängt. c Dasselbe beim 5. Larvenstadium. Stechborsten fast ganz eingezogen.

derfläche des Labiums wie von einer Doppelzange festgehalten (BROCHER 1925, WEBER 1928, siehe dort die Funktion des larvalen Labiums). Das Labium selbst ist sehr kurz und scheinbar zweigliedrig.

Man sieht also, daß trotz der großen Ähnlichkeit die Umwandlungen, die aus dem Larvenkopf den Kopf der Imago machen sollen, nicht ganz geringfügig sein können, jedenfalls ist mit dem Wort „Häutung“, mit dem man bei den Hemimetabolen die Entwicklungsvorgänge abzutun pflegt, noch nicht alles gesagt. So sollen wenigstens einige der wichtigsten Vorgänge im folgenden herausgegriffen werden — eine ganz eingehende Darstellung muß ich mir versagen, da sie im Zusammenhang der vorliegenden Arbeit zu weit führen würde.

1. Die Entwicklung des Epicraniums.

Am leichtesten verständlich ist die Umwandlung des larvalen Epicraniums in das imaginale. Hier handelt es sich um eine einfache Häutung, die neue Cuticula legt sich unter der alten an, beide entfernen sich, wie Abb. 12 zeigt, schon frühzeitig voneinander, vor der letzten Häutung bilden sich die Frontalkegel aus, die Ocellen und die Facettenaugen entstehen als Differenzierung der Hypodermis. Mit jeder Häutung nehmen die Fühler an Gliederzahl zu.

Da das folgende Stadium stets größer ist als das vorhergehende, liegt die Hypodermis unter der alten Cuticula in Falten; am deutlichsten ist diese Faltenbildung beim letzten Larvenstadium an der Stelle, wo die Frontalkegel der Imago entstehen.

2. Die Entwicklung des Vorderkopfes.

Weit schwerer verständlich ist die Entwicklung des Vorderkopfes, was der unendlich verwickelte Bau dieses Kopfabschnittes zur Genüge erklärt.

Alle Teile, die bei der Larve an ihrer Innenfläche eine deutliche Hypodermissschicht tragen, häuten sich einfach. Die Abb. 12 und 14 zeigen, wie unter der Cuticula dieser Teile die Hypodermis eine neue Cuticula bildet, die sich auch hier frühzeitig von der alten löst. Nur an den Stellen, wo Muskeln angreifen, vollzieht sich die Lösung erst ganz kurz vor der Häutung. Die Muskeln vermögen daher bis zur Häutung normal zu arbeiten (so z. B. der *m. dil* in Abb. 12). Auch das Tentorium wird einfach gehäutet, in ähnlicher Weise wie die Tracheen, der Querbalken reißt dabei in der Mitte durch, außerdem erfolgt ein Riß zwischen Dorsal- und Ventralarm (im Knie). Ebenso wird der Pharynx gehäutet.

Die *Laminae mandibulares* werden mit jeder Häutung kleiner (Abb. 13 und 14), trennen sich schon bei der vorletzten Häutung vom Epicranium (Abb. 13c) und verschmelzen bei der letzten Häutung mit den vom Prosternum stammenden Wülsten *W* zu einem Komplex.

Eine einfache Häutung ist unmöglich bei den *Stechborsten*, die in ihrem ganzen distalen Teil nur aus Chitin bestehen und gar kein Lumen, wie die maxillaren Borsten oder nur ein sehr enges, wie die mandibularen, ent-

halten. Die Bildung der neuen Stechborsten beginnt denn auch lange vor der Häutung in den retortenförmigen Organen. Diese ziehen sich im Verlauf des Vorganges in die Länge und rollen sich spiralg auf. Die in ihrem Innern gebildeten neuen Borsten stehen mit den alten nur an ihrer Spitze in Verbindung, die mit der Innenseite der hohlen Basis der letzteren vereinigt ist und bis zur Häutung bleibt. Besser als Worte zeigt diesen ganzen Vorgang die Abb. 15. Wir sehen, daß bei der Häutung sich die Hülle, die um die neue Borste lag, handschuhfingerartig einstülpt und, indem ihr bis dahin weiches Chitin erhärtet, die hohle Basis der neuen Borste bildet. Da die neue Borste mit der Spitze an der Basis der alten haftet, wird sie von der letzteren bei der Häutung selbsttätig in die Lage

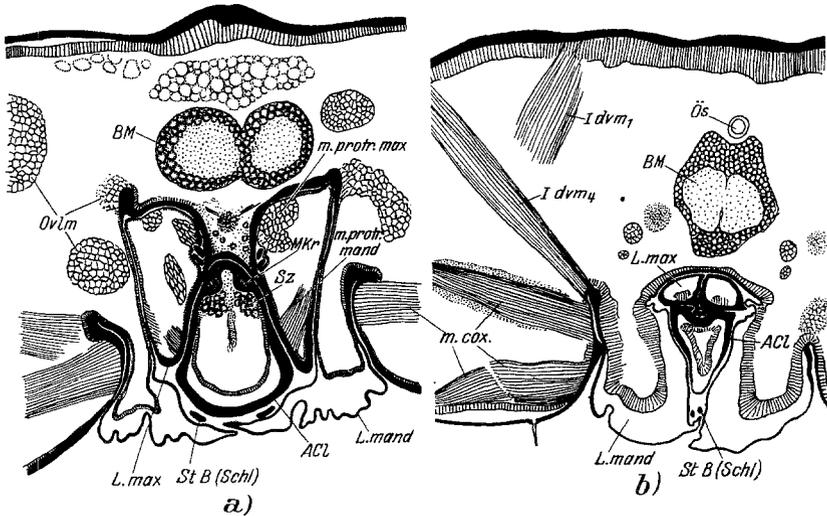


Abb. 14. *Psylla mali*, Larve. Querschnitte durch den Kopf und Prothorax.
a 5. Stadium. b 4. Stadium. Alte Cuticula schwarz, Hypodermis schraffiert.

der alten gebracht, erst wenn das vollzogen ist und die neue Borste völlig gestreckt in die richtigen Bahnen gebracht ist, wird die alte Borste vollends von ihr losgerissen. Dieser Modus der Umbildung der Borsten erklärt auch die Tatsache, daß die Muskeln der Borstenbasen bis zum letzten Moment vor der Häutung tätig sein können. Man sieht aus Abb. 15 a, daß diese Muskeln, genau betrachtet, gar nicht an der Borste selbst, sondern an der sie umhüllenden Scheide angreifen, die allerdings mit der Borstenbasis verklebt scheint. Bei der Häutung wird natürlich (Abb. 15 e) diese die Basis der alten Borste bildende doppelte Chitinlage herausgezogen, das neue gebildete Chitin der Scheide verklebt wieder mit dem der neuen Borstenbasis, die Muskeln verändern also ihre Ansatzstellen nicht im mindesten, wie die Abb. 15 d—f wohl mit ausreichender Deutlichkeit zeigen.

Die Neubildung der Borsten, die der Gliedmaßenbildung der Holo-
metabolen (Imaginalscheiben) auffallend ähnelt, vollzieht sich, wie es
scheint, bei allen Hemipteren gleich, nur findet nicht überall die spiralförmige

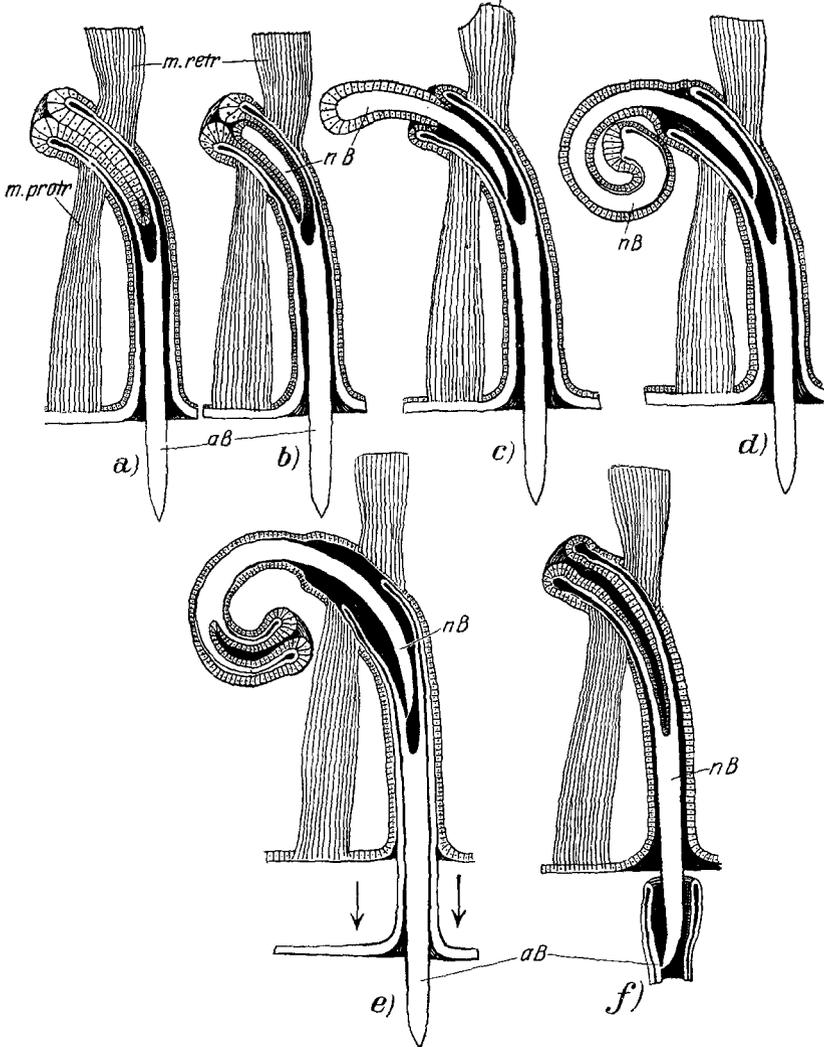


Abb. 15. *Peylla mali*. Schema der Bildung neuer Stechborsten vor der Häutung. Chitin weiß, Hohlräume schwarz. *a, b* Beginn der Neubildung. *c, d* Vergrößerung und Aufrollung des retortenförmigen Organs. *e, f* Beginn und Vollendung der Häutung, wobei die neue Borste von der alten in die richtige Lage gezogen wird.

Einrollung der neuen Borsten statt, wie sie oben geschildert wurde. Die Wanzen z. B. haben nach BUGNION keine derart weitgehende Aufrollung, hier erstrecken sich die verlängerten retortenförmigen Organe bis in den

Thorax hinein. Es muß von Interesse sein, bei Hemipteren mit extrem langen Borsten, wie den Aradiden, deren Stechborsten über fünfmal so lang sind wie der Körper, die Entwicklung zu verfolgen, die noch ganz unbekannt ist.

Wie sich die Neubildung der *Speichelpumpe* vollzieht, vermag ich nicht zu sagen, die hierher gehörigen Vorgänge wären vielleicht an einem größeren Hemipteron mit weniger Mühe und besserem Erfolg festzustellen. Vermutlich besteht auch hier kein wesentlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Hemipterengruppen.

3. Die Entwicklung des Labiums.

Vor der letzten Häutung bildet sich, wie Abb. 12 zeigt, die *Crumena*, indem die Hypodermis sich zwischen Hypopharynx und Labium tief einstülpt. Zuerst legt sich diese Einstülpung eng an die Ventralseite des Bauchmarks, später dringt sie in dasselbe ein. Den Beginn des letzteren Vorgangs zeigt Abb. 12.

Das Endglied des Labiums bleibt unverändert, aus dem Basalglied der Larve gliedern sich die beiden basalen Abschnitte des imaginalen Labiums heraus. Die zwei Paare von Muskeln, die, wie ich an anderem Orte feststellte, die fingerförmigen Fortsätze des Labiums bewegen (*m.lab*_{2, 3}, Abb. 12, 18) schwinden bei der letzten Häutung mit den fingerförmigen Fortsätzen selbst, der das Endglied bewegende Muskel *m.lab*₁ bleibt unverändert.

Die unter der Cuticula des Labiums des letzten Larvenstadiums angelegte Cuticula des imaginalen Labiums ist, wie Abb. 12 zeigt, besonders stark gefaltet. Indem bei der Häutung die Falten sich glätten, entsteht das relativ lange Labium der Imago, dessen vordere Falte zudem viel tiefer ist.

Das *Stechborstenbündel*, das bei der Larve die freie Schleife bildete, wird bei der Imago in die *Crumena* aufgenommen, es ist zu betonen, daß die Stechborsten der fast unbeweglichen Larve relativ erheblich länger sind als die der lebhaft beweglichen Imago (vgl. WEBER 1928).

IV. Der Thorax.

Wenn man den Versuch macht, die bei den Heteropteren und den Homopteren vorkommenden Thoraxformen auf eine gemeinsame Basis zu bringen, also ein Grundschema des Hemipterenthorax zu entwerfen, so erkennt man, daß das entstehende Gebilde eine viel geringere Zahl von gerade für die Hemipteren typischen Zügen aufweisen muß als das Grundschema des Kopfes, das wir eingangs aufstellten. Mit anderen Worten: Das Grundschema des Hemipterenthorax ist dem des Thorax der Insekten überhaupt viel ähnlicher als das Grundschema des Hemipterenkopfes dem des Insektenkopfes. Wenn wir bedenken, daß die permische

Ahnenform unserer rezenten Hemipteren, *Eugereon Böckingi*, bei schon fast völlig typischen Hemipterenmundteilen im Thorax- und Flügelbau noch einen ausgesprochen paläodiktyopterenhaften Eindruck macht, so dürfen wir uns die obige Tatsache wie folgt erklären: Die stechend saugenden Mundwerkzeuge, die den vermutlich im Perm neu entstandenen Seitenzweig der Paläodiktyopteren, die Protohemiptera, charakterisierten, waren, einmal ausgebildet, keiner rückläufigen Entwicklung mehr fähig. Ihre Weiterentwicklung mußte also notwendig innerhalb sehr enger Grenzen erfolgen. Der Thorax dagegen unterschied sich zu gleicher Zeit noch sehr wenig von dem der Paläodiktyopteren und hatte daher noch fast unbeschränkte Entwicklungsmöglichkeiten. Er hat denn auch, wie uns eine Gegenüberstellung der Wanzen und der Cicaden zeigt, mannigfaltige Abwandlungen erfahren. Wir können sogar sagen, daß die Ordnung der Hemipteren die lange Zeit ihrer Existenz dazu benützt hat, eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten, die für den Thoraxbau anderer Ordnungen typisch sind, selbständig zu schaffen. Die Verkleinerung der Hinterflügel, die wir in der Homopterenreihe bis zum völligen Schwund (♂ der Cocciden) verfolgen können, die Umwandlung der Vorderflügel der Wanzen zu Hemielytren, das Auftreten von Sprungbeinen bei verschiedenen Cicadengruppen und bei den Psylliden und Aleurodiden sind solche Merkmale.

Wollten wir ein Urhemipteron konstruieren, so müßten wir also, auch ohne *Eugereon* zu kennen, auf eine Form kommen, die einen mit Hemipterenmundteilen versehenen Kopf und einen Thorax mit annähernd homonomen Segmenten, großem Halsschild und ziemlich gleichmäßigen Flügelpaaren besitzt; anders lassen sich die bei den Heteropteren und Homopteren auftretenden Merkmale nicht auf eine gemeinsame Basis bringen.

Leider fehlen uns nähere Angaben über den Heteropterenthorax fast völlig. Wohl sind durch HEYMONS, SNODGRASS und TAYLOR manche Einzelheiten bekannt geworden, eine Übersicht ist aber noch nicht möglich.

Nur wenig besser steht es um die Kenntnis des Homopterenthorax. Hier sind durch AMANS, HEYMONS, BERLESE und SNODGRASS die Cicadiden ausreichend bekannt geworden, DOERING hat das Skelett einer Cercopide beschrieben und ein Vertreter der Aphiden ist durch meine Arbeit über *Aphis fabae* genau bekannt geworden. Was über die Psylliden vorliegt, wurde eingangs schon erwähnt.

Man sieht, das bis jetzt beigebrachte Material reicht noch längst nicht zu einer vergleichenden Betrachtung der Hemipteren überhaupt, um so mehr als die Thoraxmuskulatur noch weniger bearbeitet ist als das Skelett. In diesem Sinne muß es auch die erste Aufgabe des folgenden Abschnittes sein, Material beizubringen. Die vergleichenden Betrachtungen

tungen, die trotzdem nicht ganz unterdrückt werden sollen, können nur vorläufig sein und müssen sich auf die Homopteren beschränken. Dabei müssen allerdings die Aleurodiden und die ♂ der Cocciden außer acht gelassen werden, da von ihrem Thorax so gut wie nichts bekannt ist. Es bleibt also im wesentlichen ein Vergleich der Cicadinen mit den Psylliden einerseits und der Psylliden mit den Aphiden andererseits.

Was meine Anschauungen über den Grundplan des Thorax betrifft, so muß ich auf meine Arbeiten von 1924 und 1928 verweisen, da eine Darstellung dieser Fragen im Rahmen der vorliegenden Arbeit zu großen Raum beanspruchen würde.

Bei der näheren Besprechung des Thorax geht man am besten von der Larve aus, obgleich diese durchaus nicht in allen Punkten ursprünglicher ist als die Imago. Die Entwicklung wird aber so verständlicher als wenn man von der Imago aus die Larve morphologisch zu verstehen sucht, ein Weg, der an sich natürlich ebenso berechtigt ist wie der umgekehrte.

Im Laufe der Larvenentwicklung ändert sich der Thoraxbau nur wenig. Am meisten weicht noch das zweite vom ersten Stadium ab (Abb. 16), die folgenden Stadien zeigen als neues nur die heranwachsenden Flügelanlagen, eine Vermehrung der Gliederzahl der Beine und geringfügige Änderungen der Muskeln.

Das zweite Larvenstadium unterscheidet sich vom ersten durch die Lage der Hüften. Diese rücken bei der ersten Häutung näher zusammen, gleichzeitig wird ihre Lateralfäche niedriger, die Medialfläche ausgedehnter. Das Zusammenrücken der Hüften geschieht durch Einfaltung der medialen Teile der Sterna und geht so weit, daß die Medialkanten der Hüften sich fast berühren.

Möglicherweise hängt diese Verlagerung der Hüften damit zusammen, daß alle Larvenstadien vom zweiten ab fast unbeweglich sind, während das erste noch eine relativ lebhafte Beweglichkeit hat. Das würde auch die Tatsache erklären, daß in der Hüftstellung das erste Larvenstadium der Imago ähnlicher ist als alle anderen Larvenstadien. Demnach ist das Zusammenrücken der Hüften eine spezifisch larvale Eigentümlichkeit, ebenso wie die von Häutung zu Häutung deutlicher werdende, erst im letzten (fünften) Larvenstadium wieder weniger deutliche Abflachung des Körpers. Obgleich eine solche Abflachung des Körpers bei den Hemipteren durchaus nicht selten ist (Aradiden, Cimiciden, Phymatiden u. a. Heteropteren, Aleurodidenlarven, manche Cocciden und einige Aphiden und Chermesiden) ist sie doch sicher kein ursprüngliches Merkmal, scheint sich vielmehr in den genannten Gruppen jeweils selbständig herausgebildet zu haben. Was speziell die Homopteren betrifft, so ist ihre Urform zweifellos cicaden- bzw. aphidenähnlich, entspricht also weit mehr der Imago als der Larve von *Psylla*. Wie

groß der Unterschied zwischen beiden ist, zeigt am besten ein Vergleich der Abb. 18 und 24.

Haben wir so einige Eigenschaften des larvalen Thorax als sekundäre, nur der Larve eigene Charaktere erkannt, so vermögen wir andere: die

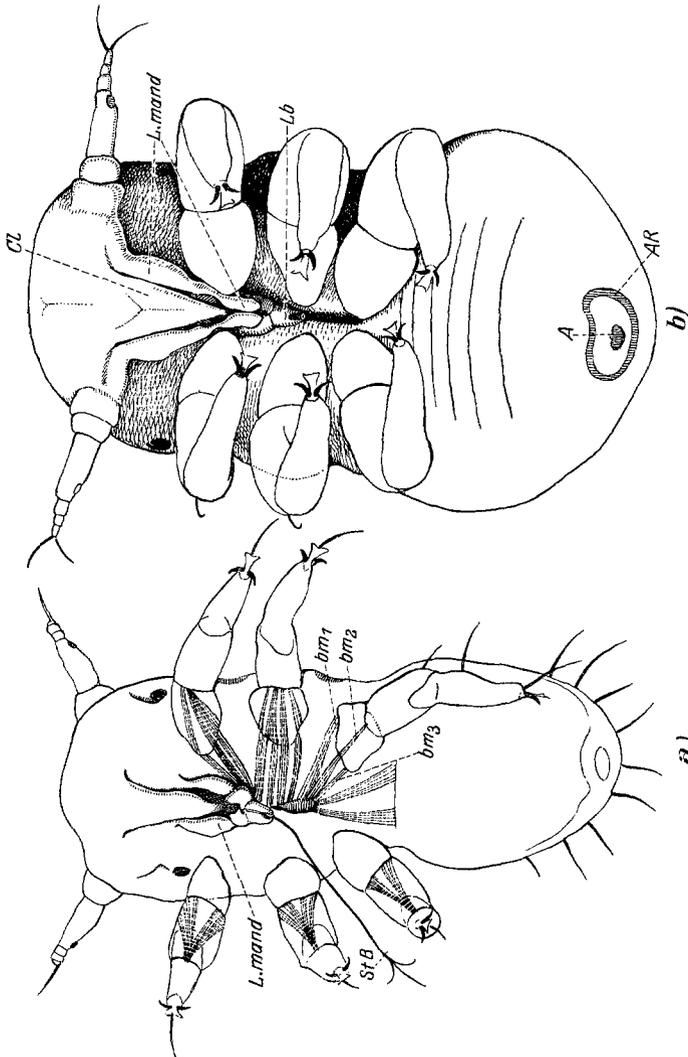


Abb. 16. *Psylla mali*, Larven, Ventralansicht. a 1. Stadium, einige Muskeln einzelner, Stechborsten maximal ausgestreckt. b 2. Stadium.

gleichförmige Entwicklung und die Gliederung der Beinpaare, sowie die annähernd gleiche Größe von Meso- und Metathorax als relativ ursprünglich aufzuzeigen. Daß der Prothorax auch bei der Larve schon deutlich von den anderen Segmenten abweicht, erklärt sich mit der bei der Larve und Imago gleichen Verlagerung des Vorderkopfes.

Wir können demnach dreierlei Merkmale an der Larve unterscheiden:

1. Primäre (vermutlich), die sie nicht mit der Imago gemeinsam hat.
2. Sekundäre, die sie mit der Imago gemeinsam hat und
3. Sekundäre, die sie nicht mit der Imago gemeinsam hat.

Nur die unter 1. und 3. genannten Eigenschaften der Larve sind für uns wichtig, die unter 2. genannten können naturgemäß nicht zum Verständnis der Imago beitragen, zu ihrer Erklärung können wir, wenn nicht etwa die Embryonalentwicklung den Schlüssel liefert, der vergleichenden Betrachtung nicht entraten. Solche Merkmale sind zum Beispiel auch fast sämtliche Eigenschaften des Kopfes.

Die unter 1. und 3. genannten Eigenschaften sind dagegen sowohl für die Entwicklungsgeschichte wie für die Morphologie von Interesse (siehe z. B. die Entwicklung der Laminae mandibulares), auf sie soll daher im folgenden besonderer Wert gelegt werden.

Wir beginnen deshalb die spezielle Betrachtung des larvalen Thorax mit dem Metathorax, eben weil bei ihm wie beim Mesothorax die unter 2. genannten Merkmale zurücktreten.

A. Der Thorax der Larve.

1. Der Metathorax.

a) Das Skelett (zweites bis fünftes Stadium).

Bei keinem der fünf Larvenstadien ist der Metathorax scharf vom Abdomen oder vom Mesothorax abgesetzt. Insbesondere der Rücken des Thorax bildet ein einziges, glattes Schild, an dem Unterabteilungen nur zu erkennen sind, wenn man die Flügelanlagen und die Muskulatur berücksichtigt. Wie der Larvenkörper überhaupt, so ist auch (Abb. 18 c) der Metathorax dorsoventral abgeplattet, das Tergum geht (siehe auch Abb. 17 a) ohne äußerlich erkennbare Grenze in die Dorsalfläche der Flügelanlage über. Diese nimmt weitaus den größten Teil der Seitenfläche ein, die Pleura ist auf einem kleinen Bezirk zwischen ihr und der Hüfte beschränkt, an Stelle der Pleuralleiste findet sich innen ein in Abb. 18 c sichtbarer Pleuralhaken, seine Basis bildet auch das pleurale Hüftgelenk.

Die Ventralfläche wird (Abb. 17 c) fast völlig von den Hüften eingenommen, die sehr schief abgestutzt sind, so daß ihre Medialfläche sehr ausgedehnt ist, ihre distale Öffnung ist daher lateral (und etwas nach hinten) gerichtet. Mit dem Sternum bilden die Hüften ein wenig ausgeprägtes sternales Hüftgelenk, die Beweglichkeit der Hüfte gegen den Stamm ist gering. Das Sternum selbst, auf einen schmalen medialen Bezirk eingeschränkt, ist median eingefaltet. Die ziemlich tiefe Falte, die Fortsetzung eines entsprechenden Gebildes im Mesothorax, trägt, wie Abb. 18 zeigt, die einfache, aus einem Paar abgeplatteter Äste bestehende Metafurca (Fu_3).

In der distalen Öffnung der Hüfte artikuliert ohne Vermittlung eines Trochanters der Femur (siehe Abb. 19). Gelenkköpfe sind nicht zu unterscheiden, die Beweglichkeit ist gering.

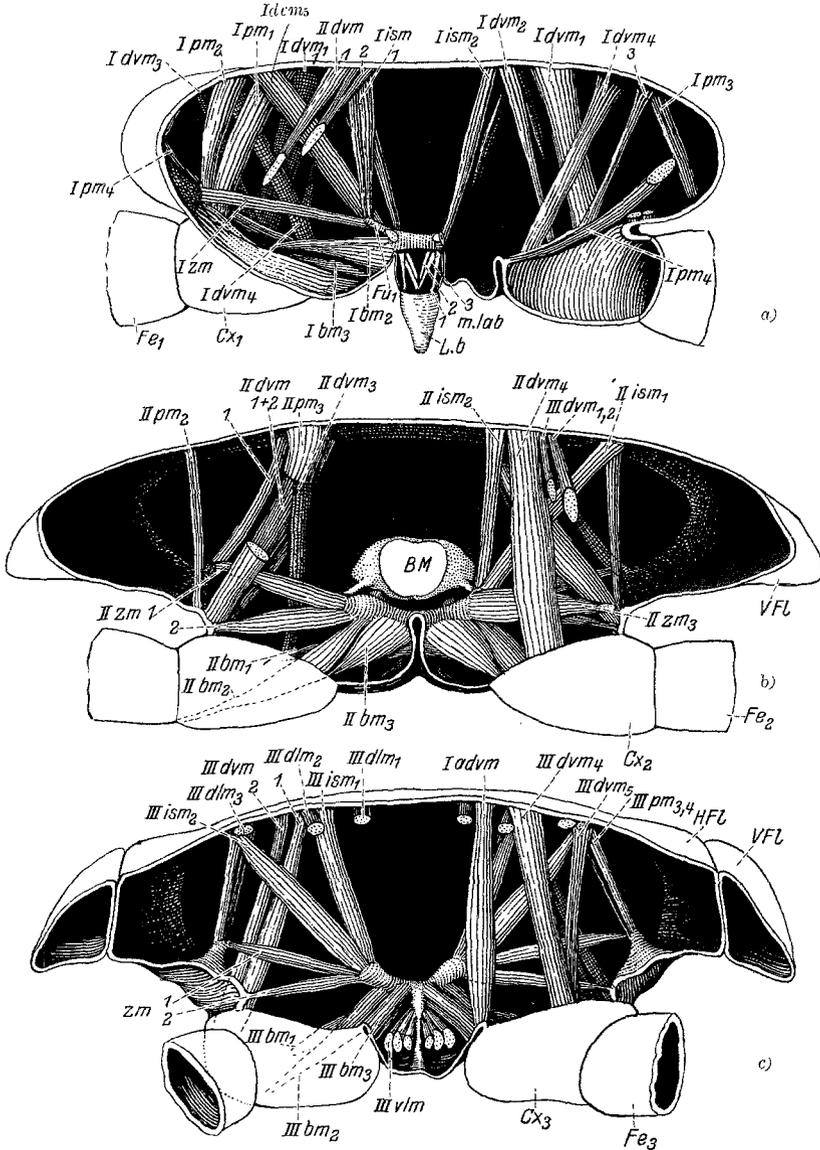


Abb. 18. *Psylla mali*, Larve, 4. Stadium. Die drei Thorakalsegmente, auseinandergeschnitten und von hinten gesehen, samt Muskulatur. Rekonstruktion nach Querschnittserien. *a* Prothorax, die rechte Coxa ist durch einen Querschnitt zerlegt; in der rechten Hälfte sind die hintersten Muskeln weggelassen. *b* Mesothorax, links sind einige der hintersten Muskeln weggelassen, ebenso in *c* Metathorax.

Mit dem Femur durch ein Scharniergelenk verbunden ist der beim ersten bis vierten Larvenstadium ungeteilte Tibiotarsus, erst beim fünften Stadium gliedert sich ein Tarsalglied von der Tibia ab.

Die Spitze des Tibiotarsus bzw. des Tarsus nimmt der Prätarsus ein, der bei allen Larvenstadien zwei Klauen und einen langen schwalbenschwanzförmigen Pulvillus trägt. Einzelheiten des Baues gehen aus Abb. 27 hervor, man sieht, die Krallen artikulieren an einem chitinösen Ring, der im übrigen von Membran ausgefüllt wird. Die Basis des Pulvillus vereint die beiden Krallen, an allen drei Anhängen greift mittels eines unpaaren Chitinstückes die Sehne des Krallenbeugers an (*S.m.fl.p.*). Dorsal von den Krallen steht auf dem Chitinring eine stark gebogene Borste.

Von Beingelenken sind bei der Larve also nur die (nach BÖRNER) ursprünglichen vorhanden.

1. Das *Rumpfgelenk* (Rumpf-Hüfte), bestehend aus dem pleuralen und sternalen Hüftgelenk, ein horizontales dicondyles Gelenk von sehr geringem Aktionsradius.

2. Das *Trochantergelenk* (BÖRNER'S Hüftgelenk, Coxa-Femur), ein ursprünglich vertikales dikondyles Gelenk, das aber keine deutlichen Gelenkköpfe aufweist und daher eine allerdings geringfügige Rotation des Femur erlaubt.

3. Das *Kniegelenk* (Femur-Tibia), ein vertikales dikondyles Gelenk.

4. Das *Prätarsalgelenk* (Tarsus-Prätarsus), ebenfalls vertikal und dikondyl.

b) Die Muskulatur.

a) Die eigene Muskulatur des Beines. Der geringen Anzahl von relativ einfach gebauten Gelenken entspricht auch eine einfache Muskulatur des Beines. Bis zum vierten Stadium einschließlich hat diese die folgende Anordnung (Abb. 19 a).

III m.fl.p. Musculus flexor praelarsi. Bewegt, an der langen dünnen Krallensehne angreifend, den Prätarsus. Die Sehne läuft vom Prätarsus aus durch den ganzen Tibiotarsus, überschreitet das Kniegelenk und endet im Hauptteil des Muskels, dem *M.fl.p. superior*, dessen Fasern, von der Femurwand kommend, nach der Sehne konvergieren. Wie häufig bei den Insekten liegt eine zweite Portion des Muskels (*M.fl.p. inferior*) im Tibiotarsus. Beim vierten Stadium ist diese Portion nur unvollkommen in zwei Faserbündel geteilt, die dicht nebeneinander an der Basis der Streckseite der Tibia angreifen und parallelfaserig zur Krallensehne gehen.

III m.fl.t., Musculus flexor tarsi, legt sich bereits an, ist aber, da das Tarsalgelenk noch gar nicht vorhanden ist, nicht funktionsfähig. Er durchsetzt daher auch nicht, wie die vorhergehenden und folgenden Muskeln, die Hypodermis völlig, um an der alten Cuticula anzugreifen.

III m.fl.ti, *Musculus flexor tibiae*, zerfällt in zwei Portionen, eine vordere und eine hintere (Abb. 16 a, 17 c), von denen in Abb. 19 nur die vordere zu sehen ist. Jede derselben gliedert sich wieder in vier annähernd gleich starke Bündel, die, mit breiter Basis an der Vorder- bzw. Hinterwand des Femur beginnend, nach der allen acht Bündeln gemeinsamen Sehne konvergieren. Diese greift an der Beugeseite der Basis des Tibiotarsus an. Diesem sehr starken Muskel, der das Beugen des Beines im Kniegelenk besorgt, wirkt ein sehr schwacher entgegen.

m.ext.ti., *Musculus extensor tibiae*, geht von der Streckseite des Femur mit einer dünnen Chitinsehne an die Basis des Tibiotarsus.

Das Bein des vierten Larvenstadiums ist also ein einfacher Klammerapparat, im Kniegelenk einer einfachen Scharnierbewegung fähig und mit einem in gleicher Richtung drehbaren Prätarsus versehen. Obwohl auch das fünfte Larvenstadium keine anderen Beinbewegungen auszuführen vermag, sind bei ihm doch, wie Abb. 19 b zeigt, schon mehrere andere Muskeln angelegt, die erst bei der Imago zur Wirkung kommen. Beim *fünften Larvenstadium* ist ziemlich deutlich ein Tarsalglied von der Tibia abgegliedert. Diese Gliederung kann man schon beim vierten Stadium unter der alten Cuticula entstehen sehen, der gleichzeitig angelegte *m.fl.t.* wurde oben schon erwähnt. Dieser Muskel bleibt auch beim fünften Stadium noch atypisch¹, er ist noch funktionslos, denn Tibia und Tarsus sind gegeneinander nicht beweglich. So durchsetzt denn auch hier der Muskel nicht die Hypodermis. Seine Ansatzstelle an der Basis des zweigliedrigen Tarsus der Imago, den wir unter der letzten Larvenhaut wohl zu erkennen vermögen, zeigt uns mit Sicherheit, daß die beiden Tarsalglieder der Imago aus dem einen Tarsalglied der Larve hervorgehen, daß also nicht etwa das einzige Tarsalglied der Larve dem distalen Tarsenglied der Imago allein entspricht. Auch der für das fünfte Larvenstadium neue *m.ext.t.*, *Musculus extensor tarsi* ist noch nicht funktionsfähig, er ist durch Abspaltung aus dem *M.fl.p. inferior* entstanden, seine lange Sehne ist anfangs noch mit der Krallensehne verbunden und ist ebenfalls von ihr abgespalten.

Der Rest des *M.fl.p. inferior* hat sich deutlich in zwei Portionen geteilt, deren Ansatzstellen beiderseits auseinandergerückt sind.

Die Muskeln des Femur sind scheinbar unverändert, wenn man Abb. 19 b betrachtet, es sind aber einige Muskeln hinzugekommen, die, sämtlich noch funktionslos, in dem unter der Larvenhaut angelegten

¹ Nach dem Vorgang DÜRKENS (1907) unterscheidet man bei der Larve der Hemimetabolen typische und atypische Muskeln; die letzteren zeigen eine mehr oder weniger ausgeprägte Affinität zu Kernfarbstoffen und sind weniger deutlich quergestreift. Es sind dies die erst bei der Imago zur Funktion kommenden Muskeln.

imaginalen Trochanter liegen und als Rotatoren des Femurs bezeichnet werden sollen (nach BÖRNER).

III m.rot.fem_{1, 2}, *Musculus rotator femoris primus und secundus*, sind durch Abspaltung vom *m.fl.ti* entstanden, wie sich aus der Untersuchung verschieden weit entwickelter Larven ergab. Wir haben also hier einen der Fälle, die BÖRNER erwähnt (1914): „Es kann aber auch dadurch eine Gliederung auftreten, daß ein Teil der Fasern an dem überschrittenen (oder besser gesagt, sekundär entstandenen) Gelenk durchgeschnürt wird, so daß ein neuer Muskel in Erscheinung tritt.“ BÖRNER hat hier zwar an die phylogenetische Entwicklung gedacht, seine auf vergleichender Betrachtung verschiedener Formen begründete Anschauung läßt sich aber an der Larvenentwicklung von *Psylla* in schönster Weise durch direkte Beobachtung bestätigen. Ob der

III m.rot.fem₃, *Musculus rotator femoris tertius*, wie die beiden anderen entsteht, oder völlig neu gebildet wird, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Wie die Entwicklung von *m.rot.fem₁* und ₂ vor sich geht, zeigt im Schema Abb. 33 *a*, ihre Lage geht aus Abb. 19 *b* hervor.

β) *Die Hüftmuskeln*. Unter den Hüftmuskeln sind eigene Muskeln der Hüfte und sternale Beinmuskeln (*m.cox.* bzw. *b m*) zu unterscheiden.

Die eigene Muskulatur der Hüfte ändert sich im Laufe der Larvenentwicklung beträchtlich, allerdings im wesentlichen nur bezüglich der Größe der Muskeln. Die Stellen, wo die Muskeln wirksam am Proximalrand des Femurs, bzw. (bei der Imago) des Trochanters angreifen, werden ziemlich zäh festgehalten, die Ursprungsstellen verschoben sich aber mit Verdickung der Muskelbäuche teilweise recht stark.

Relativ einfach sind die Verhältnisse noch beim dritten Larvenstadium (Abb. 17 *c*). Hier gehen vom Medialrand der Hüfte zwei Muskelschichten nach dem Femur:

III m.cox₁ a—c, *Musculus coxalis primus*, besteht aus drei Zügen, die sämtlich dicht nebeneinander am ventralen Teil des Femurrandes angreifen. Die drei Züge sind sicher aus *einem* ursprünglichen Muskel herausgegliedert, wie aus ihrem gemeinsamen Angriffspunkt hervorgeht.

III m.cox₂ und ₃, *Musculus coxalis secundus und tertius*, sind wahrscheinlich ebenfalls ursprünglich einheitlich (der *M. levator* BÖRNER'S), trennen sich aber im Laufe der Entwicklung völlig und werden daher gesondert bezeichnet. Sie gehen nach dem dorsalen Teil des Femurrandes.

Da der *m.cox₁* weit hinten, die beiden anderen Coxalmuskeln weit vorn am Femur angreifen, so vermögen sie diesen nicht nur, soweit das Gelenk reicht, zu senken und zu heben, sondern bei geeignetem Zusammenwirken auch zu rollen. Die letztere Aufgabe fällt bei der Imago den im Trochanter liegenden *m.rot.fem.* zu (siehe S. 139).

Die einzige Änderung, die bis zum fünften Larvenstadium (Abb. 20) mit diesen Coxalmuskeln vor sich geht, ist ein verschieden starkes Wachs-

tum der einzelnen Portionen. Die drei Portionen des $m.cox_1$ besonders sind sehr verschieden stark geworden, nehmen den ganzen medialen Hüfttrand ein und enden an einer vom Femurrand her eingestülpten Chitinsehne, an der auch der bm_2 angreift (Trochantersehne). Die Entwicklung dieser Muskeln ist im Schema in Abb. 33 b dargestellt.

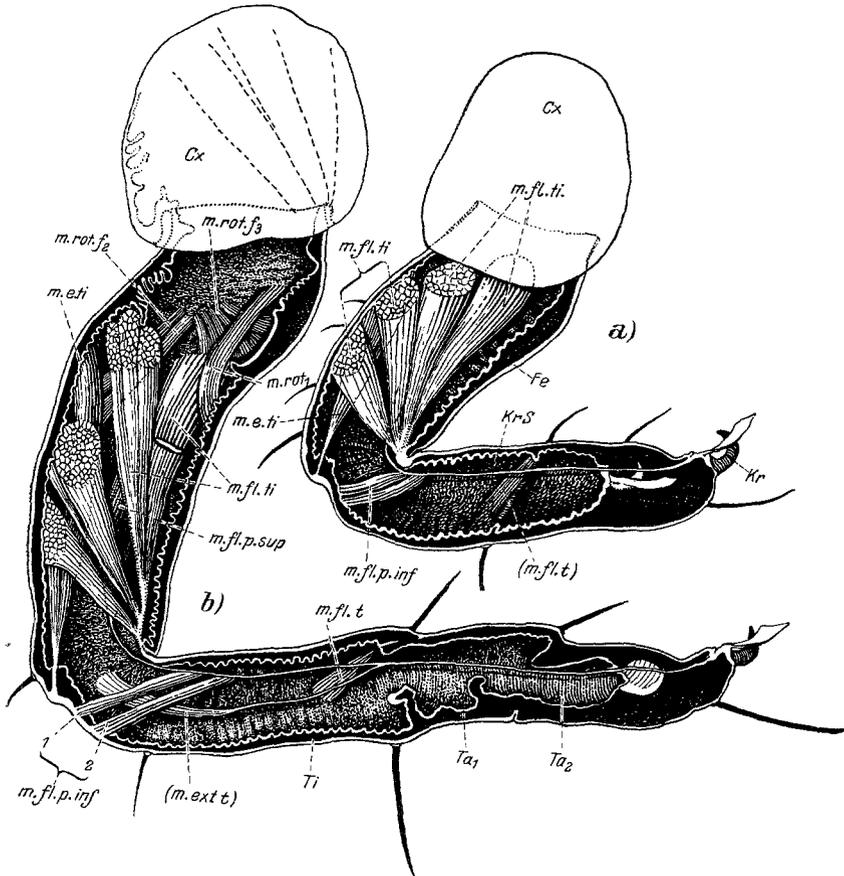


Abb. 19. *Psylla mali*. Rechtes Hinterbein der Larve, kurz vor der Häutung. Femur und Tibiotarsus durch einen Längsschnitt geöffnet, ventrale Hälfte der Haut entfernt, Muskeln belassen. Schnittflächen weiß. a 4. Stadium. b 5. Stadium.

$m.cox_2$ und $m.cox_3$ sind ungefähr gleich stark, zusammen aber schwächer als der $m.cox_1$.

Die sternalen Beinmuskeln (bm) gehen vom Sternum nach der Hüfte bzw. nach dem Femur. Die typische Zahl von Beinmuskeln, die sich bei allen Insekten wiederfindet, ist drei. Einer davon ($IIIbm_3$) geht nach dem Hinterrand, einer ($IIIbm_1$) nach dem Vorderrand der Hüfte, einer

(*IIIbm*₂) nach dem Femurrand bzw. der Trochantersehne. Letzterer ist ein Adductor des Femur. Alle drei kommen von der Furca.

Alle drei M. pedales finden sich, wie Abb. 18 c zeigt, im Metathorax der Larve, der *bm*₃ läßt sich nur in Schnittserien nachweisen und ist daher in Abb. 17 und 20 nicht eingezeichnet. Im fünften Larvenstadium werden diese Beinmuskeln erheblich verändert, insbesondere der *bm*₂, der der wichtigste Sprungmuskel der Imago wird (siehe S. 139).

γ) *Muskulatur des Stammes* (Abb. 18 c). Unter den Muskeln des Stammes können wir solche unterscheiden, die von der Furca ausgehen und solche, die nicht mit ihr in Beziehung treten. Zu den ersteren, die gerade bei der Larve von *Psylla* ungewöhnlich stark sind, kann man auch noch die Musculi pedales (*bm*₁₋₃) rechnen. Zu ihnen kommen:

*IIIzm*_{1, 2}, *Musculus furcae lateralis, primus und secundus*, Zwischenmuskeln zwischen Furca und Pleura. *zm*₁ geht vom Ende der Furca zum Pleuralhaken, *zm*₂ ebenfalls vom Ende der Furca zu dem hinter dem Pleuralhaken gelegenen Teil der Pleura.

*ism*_{1, 2}, *Musculus intersegmentalis dorsoventralis primus und secundus*, beginnen dicht nebeneinander am Ende des Furcaasts, gehen nach dem Hinterrande des Metatergums.

Die vier letztgenannten Muskeln, die strahlig von der Furca ausgehen, festigen die Segmentwände, indem sie sie in einem bestimmten Abstand voneinander halten. Ihnen entgegen wirkt der Binnendruck der Körperhöhle.

IIIvm, *Musculus metasterni*, ist ein Intersegmentalmuskel, dessen Bündel strahlig von der Furcabasis nach dem Vorderrand des zweiten abdominalen Sternums gehen. Wahrscheinlich sind in diesem Muskel auch die Bündel des ersten abdominalen sternalen Längsmuskels aufgegangen.

Nicht mit der Furca in Beziehung stehen die folgenden Muskeln:

*IIIIdvm*_{1, 2}, *Musculus dorsoventralis primus und secundus*, gehen vom vordersten Teil des Tergums nach dem Sternum, an dem sie ziemlich weit lateral, dicht vor der Hüfte enden.

*IIIIdvm*_{4, 5}, *Musculus dorsoventralis quartus und quintus*, gehen vom hinteren Teil des Tergums nach dem Hinterrand der Hüfte.

*IIIipm*_{1, 2}, *Musculus pleuralis primus und secundus*. Die beiden pleuraltergalen Muskeln, von denen der eine episternal, der andere epimeral ist, gehen vom seitlichen Teil des Tergums (Basis des Hinterflügels) nach dem Pleuralhaken.

*IIIIdm*₁₋₃, *Musculus metanoti primus, secundus, tertius*, dorsale Längsmuskeln, deren Lage aus Abb. 18 c und 17 a hervorgeht.

Die Veränderungen, die mit der Muskulatur im Laufe des fünften Larvenstadiums vor sich gehen, können erst weiter unten, nach Besprechung der Imago, klargelegt werden, sie sind ziemlich tiefgreifend,

da der Metathorax der Imago als Träger der Sprungbeine, auch rein mechanisch betrachtet, von dem der Larve sich erheblich unterscheidet.

δ) Der *Funktion* nach können wir zwei Gruppen von Muskeln unterscheiden:

*III dlm*₁₋₃, *III dvm*_{1, 2}, *III pm*_{1, 2}, *III ism*_{1, 2}, *III zm*_{1, 2}, *III vlm*. Diese Muskeln vermögen das Segmentlumen zu verändern, während die folgende Gruppe die Beinbewegungen besorgt:

*III dvm*_{4, 5}, *III bm*_{1, 2}, *III m.cox*₁₋₃, *III m.fl.ti*, *III m.ext.ti*, *III m.fl.p.*

III m.ext.t., *III m.fl.t* und *III m.rot.fem*₁₋₃ bleiben bei der Larve funktionslos.

Für das Verständnis der Mechanik des imaginalen Thorax wichtig ist die zweite Gruppe, sie ermöglicht, wenn man den Bau der Gelenke des Beines berücksichtigt, folgende Bewegungen.

1. *Ein Rollen der Hüfte* in einer Achse, die annähernd senkrecht zur Medianebene steht. Die Drehung reicht nicht sehr weit, immerhin vermag sie das Bein, wenn es im Kniegelenk gebeugt ist, von vorn nach hinten zu schwenken. Die wirksamen Muskeln sind *bm*₁ einerseits und *bm*₃ samt *dvm*_{4, 5} andererseits, die Rückwärtsbewegung des Hinterbeines erfordert natürlich den größeren Kraftaufwand, da sie den Schub erzeugt.

2. *Rollen (und Flexion) des Femur*. Die Flexion (nach der Ventralseite) besorgen *bm*₂ und *m.cox*₁, die Extension *m.cox*₂ und ₃. Stärker sind naturgemäß die ersteren Muskeln.

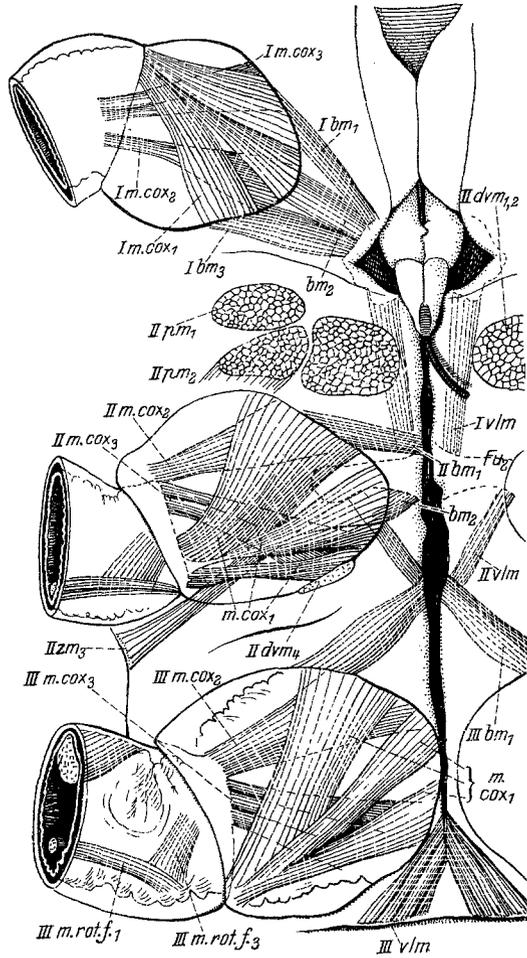


Abb. 20. Larve von *Psylla mali*, 5. Stadium. Ventralansicht des Thorax kurz vor der Häutung zur Imago. Muskeln eingezeichnet.

3. *Flexion und Extension des Tibiotarsus* durch *m.fl.ti* bzw. *m.ext.ti*.

4. *Flexion des Prätarsus* durch *m.fl.p*.

Weitaus am stärksten sind die Flexoren, die von ihnen betätigten Gelenke haben den größten Aktionsradius. Das Bein ist ein typisches Klammerbein, insofern seine Flexion in einer zur Medianebene *annähernd* senkrechten Ebene erfolgt, ganz im Gegensatz zur Imago (Sprungbein, siehe S. 137).

2. *Der Mesothorax.*

Das Skelett des Mesothorax ist gleich gebaut wie das des Metathorax, auch die Muskulatur zeigt nur geringe Unterschiede. Es würde zu weit führen, wenn um dieser Unterschiede willen nochmals alle einzelnen Muskeln beschrieben würden. Es sei daher hier auf die Tabelle 1 verwiesen, in der alle Muskeln aufgezählt sind und auf Abb. 18 *b*, die die Muskeln des Metathorax darstellt. Ferner sei noch erwähnt, daß schon im vierten Larvenstadium ein zunächst noch atypischer *II dm₃* nach der Vorderkante der Hüfte geht, daß nur *ein dm₄* vorhanden ist und daß der *zm* in drei Portionen geteilt ist. Im fünften Stadium legen sich die pleuralen Beinmuskeln der Imago an.

Die Bewegung des Mittelbeines entspricht der des Hinterbeines, nur geschieht die Flexion in einer zur Medianebene *genau* senkrechten Ebene.

3. *Der Prothorax.*

Der Prothorax der Larve weicht erheblich von den anderen beiden Segmenten ab, ähnelt dafür aber mehr dem entsprechenden Segment der Imago, als das bei Meso- und Metathorax der Fall ist. Die Eigenschaften, die den Prothorax der Larve von dem der Imago *unterscheiden*, sind dieselben, die oben beim Metathorax zunächst angeführt wurden, die dorso-ventrale Abplattung und die abweichende Beingliederung. Davon gehört das erstere Merkmal zu den unter 3, das zweite zu den unter 1 auf S. 103 aufgeführten Kennzeichen.

Die Unterschiede zwischen dem Prothorax und den beiden anderen Segmenten der Larve liegen im Bau des Sternums und, neben dem Mangel an Flügelanlagen, in der etwas anderen Stellung der Coxen. Zwar ist die distale Öffnung der Vorderhüfte wie bei den anderen Segmenten im wesentlichen lateral gerichtet, die Drehungsachse der Hüfte steht aber nicht ganz senkrecht zur Medianebene. Der Ausschlag der Vorderhüfte erfolgt daher mehr nach vorn als nach hinten, dem entspricht die Tatsache, daß ein am Hinterrand der Vorderhüfte angreifender Dorso-ventralmuskel fehlt.

Das *Prosternum* ist infolge der Verlagerung des Vorderkopfes stark verändert. Der Vorderkopf drängt sich samt dem Labium in die Ventralfläche des Prothorax ein. Das Sternum wird dadurch auf die lateralen, später die membranösen Wülste *W* bildenden, zwischen Hüfte und

Vorderkopf gelegenen Teile (*St*₁ Abb. 17 c) beschränkt, seine medialen Teile werden eingefaltet und formen ein endoskelettales Gebilde um die Basis des Labium, an dem, wie Abb. 17 b und Abb. 18 zeigen, die Äste der Profurca noch als lateral und rückwärts gerichtete Fortsätze wohl zu erkennen sind (*Fu*₁).

Die *Muskulatur* ist, wie Tabelle 1 zeigt, weitgehend aufgelöst, es sind erheblich mehr Dorsoventralmuskeln vorhanden als in den anderen Segmenten. Die zahlreichen, an dem innenskelettalen Teil des Prosternums angreifenden Muskeln (Abb. 18 a) vermögen nicht nur das Prosternum, sondern mit ihm auch das Labium zu bewegen, das über eine eigene Muskulatur (außer den in Abb. 18 a ebenfalls sichtbaren *m.lab*₁₋₃) nicht verfügt. Auch in diesem Punkte stimmt die Larve mit der Imago überein. Was über die Halsregion und ihre Muskulatur zu sagen ist, wird unten bei Besprechung der Imago vorgebracht werden.

B. Der Thorax der Imago.

In zwei Punkten unterscheiden sich sämtliche Segmente des imaginalen Thorax gleichmäßig von denen der Larve.

Einmal sind die imaginalen Segmente mindestens so hoch wie sie breit sind, während die der Larve abgeflacht sind.

Zum zweiten ist bei der Imago die Dicke des Chitins durchaus nicht überall gleich, während der Thorax der Larve, abgesehen von den Beinegelenken, von einer fast gleichmäßig dicken Cuticula überzogen ist. Bei der Imago sind infolge der Ausbildung von abgegrenzten Skleriten auch die Segmentgrenzen weit deutlicher erkennbar als bei der Larve. Indessen sind die Sklerite auch bei der Imago längst nicht so deutlich von den Membranen unterscheidbar wie bei vielen anderen Insekten. Das rührt aber wohl hauptsächlich von der schwachen Pigmentierung der Chitinteile her, und weniger von der geringen Dicke und Festigkeit der Sklerite.

1. Der Prothorax.

a) *Das Skelett.* Der Prothorax der Imago ist infolge der Verlagerung des Vorderkopfes auf die Ventralseite ebenso verändert wie der der Larve, das Labium ist zum Prosternum in so enge Beziehung getreten, daß es wie ein Anhang des Prothorax erscheint. Normal gebaut sind dagegen die Propleuren und das Pronotum.

α) *Das Pronotum,* durch die breite, faltbare Nackenhaut vom Epicranium getrennt, bildet einen ziemlich schmalen Querwulst vor dem Mesonotum, der seitlich (Abb. 3) etwas ausgebeult ist. Diese vorgewölbten lateralen Teile stehen, wie Abb. 2 zeigt, in inniger Beziehung zum Episternum.

β) *Die Propleura* wird durch eine fast gerade Pleuralnaht in ein Episternum (*Eps*) und ein Epimerum (*Epm*) geteilt. Das Episternum ist

schmal und an seiner ventralen Vorderecke in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, der, als letzter Rest der Sklerite der Kehlregion nach dem nach hinten gerichteten spangenartigen Fortsatz des Epicranium hinzieht, ihn aber nicht erreicht (Abb. 4 *b*, *KPl*). Bei manchen Individuen (Abb. 4 *a*) scheint von diesem Fortsatz ein Stück abgetrennt; dieses, allerdings nur schattenhaft angedeutete Sklerit kann als Kehplatte bezeichnet werden. Von dem ebenfalls schmalen Epimerum ist durch einen membranösen Spalt ein hinteres Stück abgetrennt.

Der Pleuralnaht entspricht innen eine Pleuralleiste (*PLL*, Abb. 21), an der ein stumpfer Fortsatz den Pleuralhaken vertritt. Das untere Ende der Pleuralleiste bildet den pleuralen Hüftgelenkkopf; von diesem geht nach vorn eine schmale Spange, der Trochantinus *Tt*, dessen Spitze mit der Hüfte das zweite, trochantinale Hüftgelenk bildet.

Im Bau des Notums und der Pleura ähnelt *Psylla* weit mehr *Aphis* als *Cicada*, insbesondere, was die geringe Größe des Notums, das bei *Cicada* halsschildartig groß ist, und die fehlende Verbindung zwischen Pleura und Sternum betrifft. Das letztere Merkmal ist aber, wie uns *Apsylla cistellata* (Abb. 23 *a, b*) zeigt, bei den Psylliden durchaus selbstständig entstanden, denn bei *Apsylla* grenzt das Sternum noch mit breiter Fläche an das Episternum, es ist also deutlich eine präcoxale Brücke vorhanden.

Auch die Ähnlichkeit zwischen dem Pronotum von *Aphis* und dem von *Psylla* ist nur oberflächlich. Letzteres schließt sich eng an das Mesonotum an und ist vom Epicranium durch breite Membranstreifen getrennt, ersteres verhält sich gerade umgekehrt. Der enge Anschluß des Pronotums von *Aphis* an das Epicranium hängt mit der Bewegung des Kopfkomplices zusammen, dessen Hebung, wie ich 1928 zeigen konnte, hauptsächlich durch die dorsale Intersegmentalmuskulatur zwischen Pro- und Mesothorax erfolgt. Bei *Psylla* dagegen, wo das Labium völlig unter dem Einfluß der Sternalmuskulatur des Prothorax steht, hat das Pronotum den engen Zusammenhang mit dem Mesothorax beibehalten, die dorsale Intersegmentalmuskulatur zwischen Meso- und Prothorax ist für die Bewegung des Kopfes völlig bedeutungslos geblieben. Da diese Eigenschaft zweifellos ursprünglich sind, müssen wir *in diesem Punkt* die Psylliden als den Aphiden gegenüber primitiv bezeichnen.

γ) Das Prosternum. Während bei *Aphis* also das Pronotum in nähere Beziehung zum Kopf tritt, ist dasselbe bei *Psylla* mit dem Prosternum der Fall. Von außen ist von ihm außer geringen Spuren von Skleriten (Abb. 6 *a*) und außer den zum Teil aus ihm hervorgegangenen Wülsten *W* nichts zu sehen. Sein größerer Teil ist, wie die Abb. 4, 5 und 6 zeigen, ins Innere des Körpers eingezogen und bildet die eigentliche Basis des Labiums, dessen Grundglied er von hinten her mit seiner umgestülpten Außenwand umfaßt. Blickt man von der Dorsalseite in die geöffnete

Körperhöhle hinein (Abb. 6 b), so erkennt man das Prosternum als längliches Gebilde, das seitlich ein Paar flache, hinten ein Paar gedrungene Fortsätze trägt. Vorn erfaßt es wie eine Zange die Basis der Crumena oder anders ausgedrückt, das Labium an der Grenze zwischen dem Basalglied und dem zweiten Glied. Jede Bewegung des Sternums muß infolge dieser engen Verbindung sich dem Labium mitteilen, bewegt sich das Sternum nach vorn, so muß der Winkel, den das zweite Glied mit dem Basalglied bildet, sich verkleinern, und vice versa. Welche Bedeutung das für die Bewegung der Stechborsten hat, habe ich a. a. O. schon dargestellt (1928).

Die beiden seitlichen und hinteren Paare von Fortsätzen des Sternums, die oben schon genannt wurden, entsprechen zusammen der Profurca, wie man aus den an ihnen angreifenden Intersegmental- und Beinmuskeln schließen kann.

δ) *Die Vorderhüfte* ist ein kurzer, schief abgeschnittener Kegel und mit einer deutlichen Basicosta versehen. Ein sternales Hüftgelenk fehlt, die beiden pleuralen Gelenke (Pleural- und Trochantinalgelenk) erlauben der Hüfte eine Schwenkung nach vorn und seitlich.

ε) *Das Vorderbein* entspricht in Aufbau und Gliederung völlig dem Mittelbein, nur ist, infolge der eben geschilderten Gelenkverbindung der Coxa mit dem Stamm die Flexionsebene des Beines nicht senkrecht, sondern schief zur Medianebene. Dies bei der Larve schon kenntliche Merkmal ist bei der Imago deutlich ausgeprägt.

b) *Die Muskulatur.*

α) *Muskeln des Labialsegments.* Von segmentalen Muskeln des Labialsegmentes sind nur die im Labium gelegenen *m.lab.* erhalten.

β) *Intersegmentale Muskeln zwischen Kopf und Prothorax* (Abb. 22 a, b)

αα) *Ventrale. Ovlm.*

Ovlm₁₋₃. Der bei der Larve einheitliche *Ovlm* ist bei der Imago in drei Portionen geteilt, alle drei gehen vom seitlichen Fortsatz des Prosternums aus, der am weitesten dorsal gelegene geht nach dem Tentorium, die beiden anderen nach der Lamina maxillaris (Abb. 22 b).

ββ) *Dorsale. Odlm.*

Odlm₁ vom lateralen Teile des Pronotums nach dem medialen Teil des Hinterrandes des Epicraniums.

Odlm₂ vom medialen Teil der Vorderkante des Pronotums zum Hinterrande des Epicraniums.

m.tent₂ (Odlm₃). Vom Pronotum nach dem Tentorium (S. 94).

γγ) *Schiefe. Oism.*

Oism_{1, 2}. Vom Vorderrand des Pronotums nach der Seitenkante des Vorderkopfes. Bei der Larve *ein* Zug.

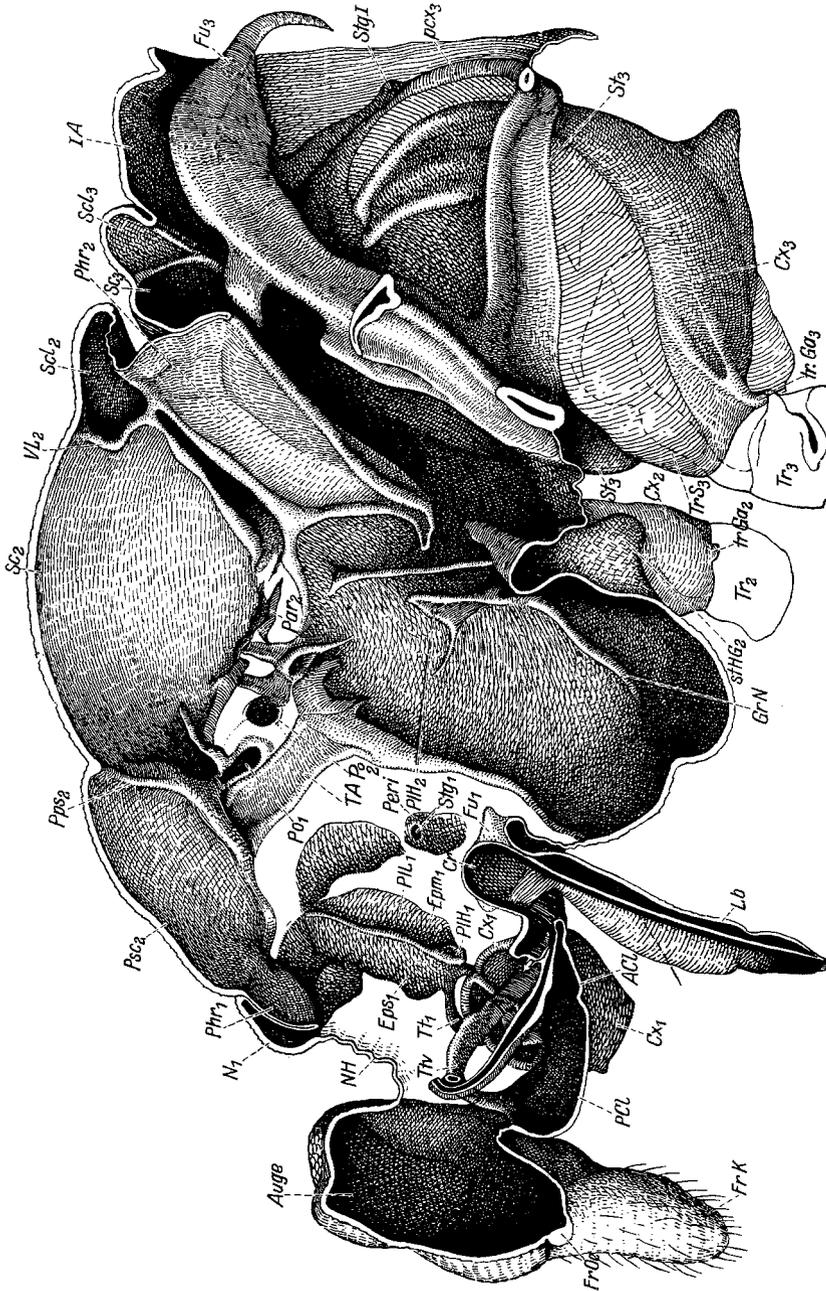


Abb. 21. *Psylla meadi*, Imago. Rechte Hälfte des Kopfes und des Thorax, durch einen Medianschnitt von der linken getrennt und von links gesehen. Schnittflächen weiß. Das Metasternum ist nicht median geschnitten, ein medialer Teil ist ganz gelassen.

γ) *Segmentalmuskeln des Prothorax* (Abb. 22 a).

$\alpha\alpha$) *Dorsoventralmuskeln*, dem $Idvm_{1, 2}$, der Larve entsprechend.

$Idvm_{1, 2}$ vom seitlichen Teil des Pronotums zum seitlichen Teil des Prosternums. Retractoren des Labiums.

$\beta\beta$) *Pleuralmuskeln* Ipm .

$Ipm_{1, 2}$ vom dorsalen Rand des Episternums bzw. Epimerums zur Coxa vor bzw. hinter dem pleuralen Hüftgelenk. pm_1 ersetzt in der Wirkung den fehlenden bm_1 ; pm_2 unterstützt den bm_3 .

$\gamma\gamma$) *Sternale Beinmuskeln* Ibm .

Der Ibm_1 der Larve ist verschwunden, die beiden anderen (Ibm_2 und 3) normal ausgebildet.

$\delta\delta$) *Zwischenmuskel* Izm .

Izm geht als einfacher Zug vom Pleuralhaken zur Furca.

2. Der Mesothorax.

Der Mesothorax ist der Träger der Vorderflügel und, da diese die Hauptarbeit beim Flug zu leisten haben, sehr kräftig. In der Seitenansicht (Abb. 2) erkennt man, daß das Tergum der weitaus größte Teil des Segmentes ist, es nimmt auf der Dorsalseite fast das Doppelte des Raumes ein, den das Sternum auf der Ventralseite einnimmt.

Lateral liegt vor dem Vorderrand des Mesothorax das zu ihm gehörige erste thorakale Stigma, das von einem Peritrema umgeben ist (*Peri*).

a) *Das Skelett des Stammes.*

α) Das *Mesotergum* besteht, wie gewöhnlich bei den Insekten (SNODGRASS, WEBER), aus einem Notum und einem Postnotum. Das Notum zerfällt in die drei Abschnitte Präscutum, Scutum und Scutellum.

Das Präscutum Psc_2 bildet den vordersten Teil des Notums, es ist ungefähr gleichschenkelig dreieckig und schiebt sich mit seiner abgestumpften Spitze ziemlich tief unter das Pronotum, so daß sich hier eine Falte bildet, deren Wände, eng aneinander geschlossen, zusammen das Mesopräphragma bilden (Phr_1). Die Schenkel des Dreiecks laufen lateral- und ventralwärts in eine zum Episternum führende prätergale Brücke, den Tergalarm Ta aus, dessen hinterer Kante ein stark gewölbt polsterartiges, innen in einen hebelartigen Fortsatz Hb auslaufendes Gebilde Po_1 anliegt.

Das Scutum Sc_2 , das vom Präscutum äußerlich (Abb. 3) nur undeutlich, innerlich aber durch ein Paar kräftiger Leisten, die Parapsiden Pps (Abb. 21) getrennt ist, bildet den größten Abschnitt des Tergums. Es ist seitlich jederseits in einen ziemlich spitzen Fortsatz ausgezogen, der dem vorderen Tergalhebel (THa), der übrigen Insekten entspricht. Ein Tergalspalt ist nur ganz leicht angedeutet (Abb. 21), ein hinterer Tergalhebel ist dagegen so wenig wie ein hinteres tergales Flügelgelenk vor-

handen. Die tergale Artikulation des Flügels weicht also vom Schema (siehe S. 128) ziemlich erheblich ab.

Das *Scutellum* Scl_2 ist, wie die Innenansicht (Abb. 21) zeigt, vom Scutum durch eine wohl entwickelte V-Leiste abgegrenzt, äußerlich ist die ihr entsprechende Naht aber nur in der Lateralansicht deutlich erkennbar (Abb. 2), medial ist sie verwischt (Abb. 3). Das Scutellum bildet einen medialen Höcker, von dem nach links und rechts je ein Wulst bis zum Flügel läuft. Die Hinterränder des Höckers sowohl wie der Wülste sind umgeschlagen und gehen (Abb. 21), eine Falte bildend, in die Vorderwand des Postphragmas über. Die seitlichen Teile des Scutellums sind durch Membranen vom Scutum getrennt und sehr deutlich quer gerunzelt, so daß sie wie ein Metallschlauch erscheinen.

Das *Postnotum* ist vom Postphragma nicht zu trennen. Von der Seite gesehen, erscheint es als ein Band, das, medial vom Scutellum verdeckt ist und erst weiter lateral sichtbar wird. Es bildet eine posttergale Brücke zum Epimerum und ist mit diesem völlig verschmolzen. Nach hinten geht das Postnotum ohne Naht in das Mesopostphragma über, dessen Form am besten aus Abb. 21 und 24 hervorgeht. Man sieht, daß es zweizipflig und hinten mit sehr starken Versteifungsleisten versehen ist. Es geht von der ganzen Hinterkante des Postnotums ins Innere des Körpers und reicht dementsprechend an den Seiten bis zum Episternum herunter. Auch zum Episternum führt von ihm aus eine Versteifungsleiste. Im ganzen bildet es eine tiefe Falte, seine Hinterwand, die sich dicht an die Vorderwand legt, geht in das Metanotum über.

Der Bau des Mesotergums ist innerhalb der Gruppe der Psylliden völlig gleich. *Apsylla cistellata*, das sonst einen von *Psylla* stark differierenden Typ verkörpert, zeigt nach CRAWFORD (siehe Abb. 23) keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Psylla*. Das darf uns nicht verwundern, denn ein Vergleich von *Psylla* mit *Cicada* zeigt uns, daß auch zwischen diesen beiden Formen im Bau des Mesotergums eine unverkennbare nahe Ähnlichkeit besteht. Diese äußert sich in der Vorherrschaft des Scutums gegenüber dem Scutellum, in dessen Zurückdrängung über den Hinterrand des Notums hinaus, in der gleichen Ausbildung des Tergalarmes und in einer, allerdings weniger deutlichen Ähnlichkeit des Flügelgelenks. Vor allem aber ist bei beiden das Mesopostphragma sehr ähnlich, es ist in der Seitenansicht nach vorn, nicht wie gewöhnlich bei den Insekten, die den Mesothorax stärker als den Metathorax entwickelt haben, nach hinten gerichtet. Das letztere hängt mit der bei beiden Formen gleichen Entwicklung des lateralen dorsalen Längsmuskels $IIdlm_2$ zusammen. Der einzige Unterschied ist der bei beiden etwas verschiedene Verlauf der Parapsiden, in diesem Punkt ähneln die Aphiden *Cicada* mehr als *Psylla*.

Wir sehen also, daß sowohl *Psylla* wie *Apsylla*, was den Bau des

Mesotergums betrifft, annähernd auf der gleichen Entwicklungshöhe wie *Cicada* stehen und müssen, wenn wir beide mit *Aphis* vergleichen, im Sinne BÖRNER'S ablehnen, daß die Aphiden und die Psylliden dem gleichen Seitenzweig der Cicadinen entsprungen sind. *Aphis* hat einen typisch primitiven Tergalspalt, ein typisch primitives, nach hinten gerichtetes Postphragma und dementsprechend auch annähernd typische dorsale Längsmuskeln. Die Abzweigung der Aphiden vom Cicadinenstamm ist

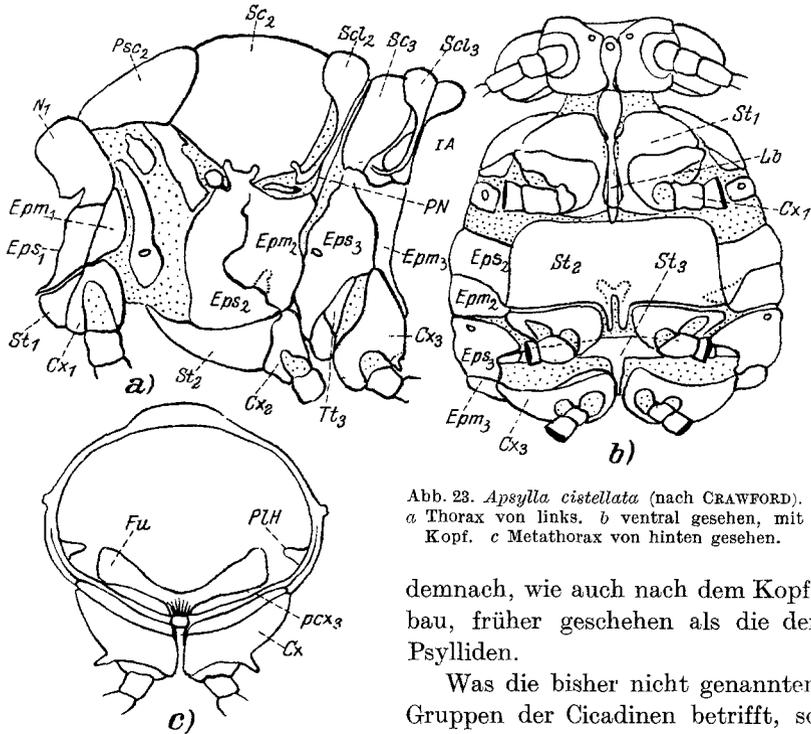


Abb. 23. *Apsylla cistellata* (nach CRAWFORD).
a Thorax von links. b ventral gesehen, mit Kopf. c Metathorax von hinten gesehen.

demnach, wie auch nach dem Kopfbau, früher geschehen als die der Psylliden.

Was die bisher nicht genannten Gruppen der Cicadinen betrifft, so stehen sie teilweise im Bau des Mesotergums höher als die Cicadiden. Bei den Cercopiden z. B. ist das Scutellum weit nach hinten in Gestalt eines Zipfels ausgezogen und ähnelt dadurch dem Scutellum mancher Wanzen, das ja bekanntlich sogar bis zur Hinterleibsspitze sich ausdehnen kann. Es scheint sich hier aber sicher um Konvergenzerscheinungen zu handeln. *Cicada* selbst hat also manche primitiven Eigenschaften besser bewahrt als andere Cicadinen, vielleicht kann man auch die den Aphiden ähnliche Stellung der Parapsiden als ein solches primitives Merkmal ansehen. Dann müßte man freilich annehmen, daß die Cicadiden ebenfalls früher vom Cicadinenstamme sich loslösten als die Psylliden. Wir werden auf diese Fragen weiter unten noch einzugehen haben.

β) Die *Mesopleura* (Abb. 2, 4, 21). Die Pleura bildet den lateralen Teil des Segments. Ihre Dorsalkante ist vorn gerundet und sehnenartig

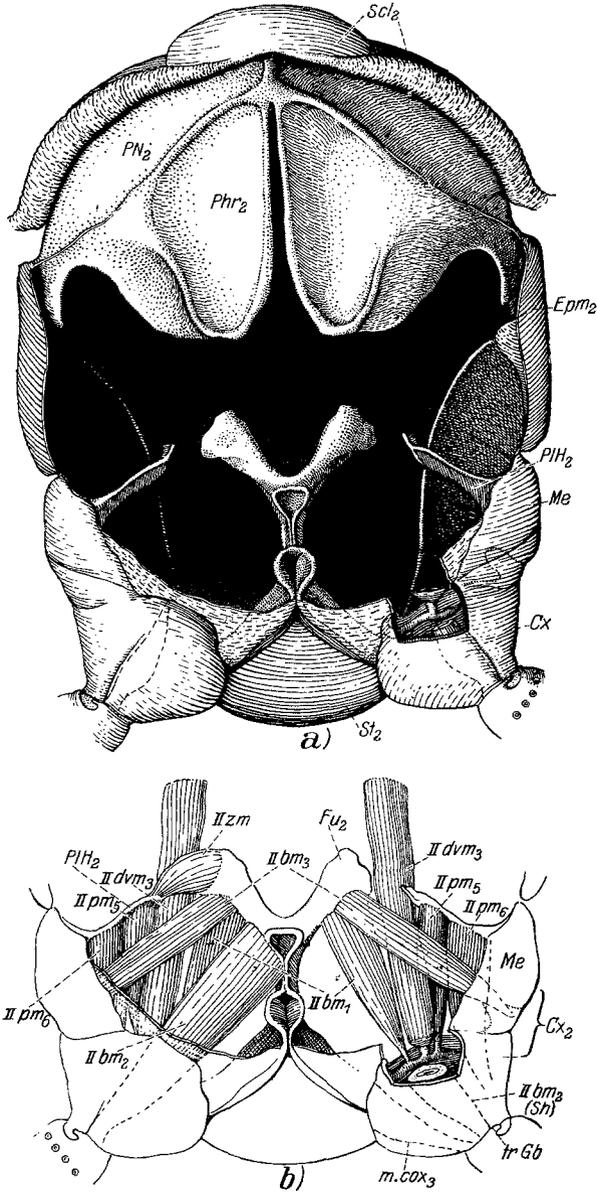


Abb. 24. Mesothorax der Imago von *Psylla mali*, von hinten gesehen. a) Skelett. Aus der Hüfte ist ein Teil des Hinterrandes ausgeschnitten, um das Innere zu zeigen. b) ventraler Teil von a) mit den Muskeln. Schnittflächen weiß.

nach innen umgebogen. Sie steht durch den Tergalarm in Verbindung mit dem Präscutum. Weiter hinten folgt eine membranöse Bucht, an die sich der *pleurale Flügelgelenkkopf* (*pl.F. G.K*) anschließt. Dieser besteht aus einem starken platten Stamm, an dessen Vorderkante ein trapezförmiges Basalare (*par*₁, Episternalgelenkplatte) artikuliert, dorsal erhebt sich der eigentliche Gelenkkopf, der dem Mittelgelenkstück des Flügels als Lager dient. Im weiteren Verlauf geht die Dorsalkante ohne Naht in die Vorderkante des Postnotums über. Beide umschließen eine membranöse Bucht, in der das Subalare (*par*₂, Epimeralgelenkstück) liegt.

Die Vorderkante der Pleura ist gerade und setzt sich in die Vorderkante des Sternums fort, die Hinterkante ist die ventrale Fortsetzung der Hinterkante des Postnotums. Gegen das Sternum ist die Pleura durch eine innen als Leiste ausgeprägte Naht (*GrN*) abgegrenzt. An der Stelle, wo die Leiste den Hinterrand der Pleura trifft, liegt der pleurale Hüftgelenkkopf. Von diesem aus gehen dorsal zwei blind endende innere Leisten, eine nach vorn, die als Pleuralleiste zu bezeichnen ist, und an ihrem Ende einen kräftigen spitzen Fortsatz, den Pleuralhaken (*PlH*, Abb. 21) trägt. Die andere Leiste, die offenbar eine sekundäre Neubildung zur Versteifung der Pleura ist, geht senkrecht nach oben (*sN*).

Daß die letztere Leiste nichts mit der ursprünglichen Pleuralleiste zu tun hat, ergibt sich mit voller Sicherheit, wenn man *Apsylla* zum Vergleich heranzieht (Abb. 33). Man sieht, daß hier eine zwar ungewöhnlich gebogene, aber ununterbrochene Pleuralleiste vom pleuralen Hüftgelenk zum Flügelgelenk läuft. Ihr Anfangsteil ist nach vorn gerichtet und trägt den Pleuralhaken, an genau derselben Stelle, wo er bei *Psylla* sitzt. Im weiteren Verlaufe ist die Leiste bei *Psylla* offenbar verwischt. Die sekundäre Naht *sN* fehlt bei *Apsylla*, sie ist offenbar bei *Psylla* sekundär gebildet und stellt keineswegs die Grenze zwischen Episternum und Epimerum dar. Das Epimerum ist also größer als es den Anschein hat, eine sichere Abgrenzung ist aber nur im ventralen Teile der Pleura möglich.

Aphis und *Cicada* unterscheiden sich im Bau der Pleura so sehr von *Psylla*, daß ein Vergleich kaum Erfolg verspricht. Gemeinsam ist allen drei Formen der krummlinige Verlauf der Pleuralnaht und die Bildung eines membranösen Spalts zwischen Tergalarm und Flügelgelenkkopf. Letzterer ist bei *Psylla* allerdings nur angedeutet, bei *Aphis* dagegen am deutlichsten, wohl im Zusammenhang damit, daß der Tergalarm sehr weit ventral am Episternum angreift. In diesem Punkte, wie in dem völligen Mangel an einem Subalare erweist sich *Aphis* als weiter vom Grundschemata entfernt als *Psylla* und *Cicada*. Die Aphiden haben also seit ihrer Abspaltung vom Cicadinenstamm ihre eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die Pleura von *Aphis* liefert den Beweis für BÖRNER'S Ansicht, daß die Aphiden den Psylliden nicht näher verwandt sind als den Cicadinen.

y) Das Mesosternum. Das Sternum besteht aus einem breiten Querband, von dem ein medialer, kreisförmiger Teil durch Innenleisten abgegrenzt ist (Abb. 4), und aus einem Paar von nach hinten gerichteten Fortsätzen.

Diese letzteren bilden die sternalen Hüftgelenkköpfe und dienen der Furca als Basis. Der ziemlich einfache Bau der Mesofurca, die sich von der der Larve kaum unterscheidet, ist aus Abb. 34 ersichtlich (*Fu₃*). Irgendwelche Andeutungen der ursprünglichen Abteilungen des Ster-

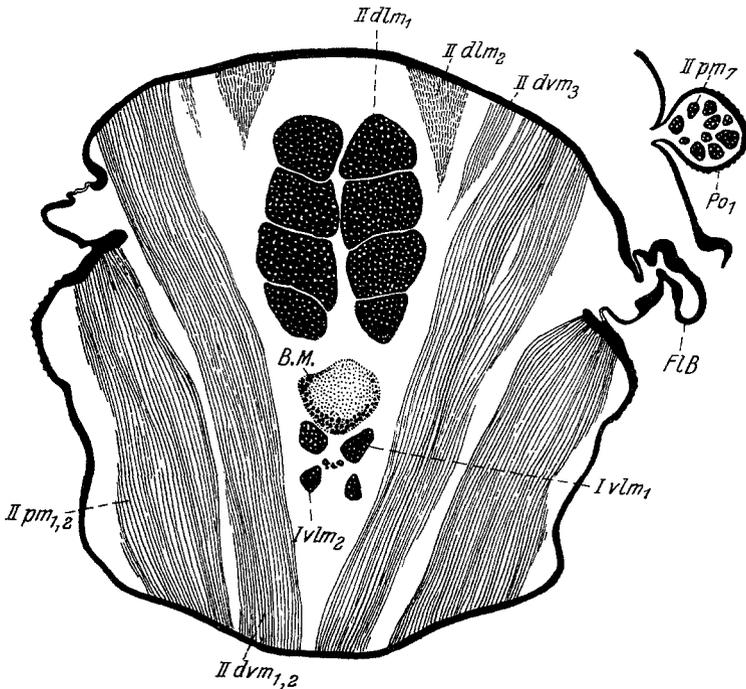


Abb. 25. *Psylla mali*, Imago. Querschnitt durch den Mesothorax. *a* durch die Flügelwurzel *b* vor der Flügelwurzel, Ausschnitt.

niums (WEBER 1928) sind nicht zu erkennen. Die Leisten, die den medialen Teil abgrenzen, sind natürlich sekundärer Natur, sie verlaufen in die Basis der Furca und charakterisieren sich dadurch als dem medianen Grat von *Aphis* analoge, aber wahrscheinlich nicht homologe Versteifungsleisten.

b) Das Bein.

Die querstehende Coxa, deren Bau aus Abb. 24 und 27 hervorgeht, ist proximal weit offen und durch ein pleurales und ein sternales Gelenk mit dem Stamm verbunden. Von ihrer Vorderfläche ist ein schmales Basicoxale durch eine leistenförmige Basicosta abgegrenzt. Auf der

Basicosta steht die pilzförmige Sehne des *IIdvm*₃. Die Hinterfläche der Hüfte bildet in ihrem lateralen Teile ein deutlich durch eine Meralnaht abgetrenntes Meron (*M*), das ziemlich weit dorsal ausgedehnt ist und einem pleuralen (epimeralen) Hüftmuskel zum Ansatz dient. Der Meralnaht entspricht innen eine mit einem Fortsatz versehene Leiste. (Zum Bau der Hüfte siehe WEBER 1928.)

Der *Trochanter* ist mit der Hüfte durch ein dikondyles Gelenk verbunden, dessen Gelenkköpfe vorn bzw. hinten liegen (*Tr Ga*, *Tr Gb*).

Der relativ kurze *Femur* ist mit der längeren *Tibia* ebenfalls durch ein dikondyles Gelenk, das Kniegelenk verbunden.

Der Bau des Tarsus stimmt weitgehend mit dem des Metatarsus überein. Die Unterschiede sind aus Abb. 26 zu entnehmen, wir werden auf sie weiter unten noch zurückkommen müssen.

Auch die vergleichende Betrachtung des Sternums kann erst weiter unten, nach Besprechung des Metathorax stattfinden.

c) Das Flügelgelenk.

Die Flügel der Psylliden sind bereits von BÖRNER ausführlich genug vergleichend besprochen und abgebildet worden, so daß wir uns auf eine Besprechung der Gelenke beschränken können, von denen noch so gut wie nichts bekannt ist.

Nur ganz wenige Adern sind, wie Abb. 3 zeigt, an der Bildung der Flügelbasis beteiligt. Die eine, die in der Mitte der Flügelfläche liegt, ist, nach BÖRNER, aus der Radial-, der Cubital- und der Medialader verschmolzen, sie soll der Kürze halber als Mittelader bezeichnet werden. Den Vorderrand des Flügels bildet die Costalader, den Hinterrand die in zwei Äste sich aufspaltende Analis.

Die gelenkige Verbindung dieser Adern mit dem Stamm vermitteln die Gelenkstücke (*Axillaria*, SNODGRASS), unter denen wir der Herkunft nach drei Gruppen zu unterscheiden haben (nach Voss):

1. Tergalgelenkstücke, stammen vom Tergum,
2. Pleuralgelenkstücke, stammen von der Pleura,
3. Flügelgelenkstücke *s.str.*, stammen vom Flügel selbst und sind daher im Gegensatz zu den beiden anderen doppelschichtig.

Die ursprüngliche Anordnung der Gelenkstücke ist nach SNODGRASS' und meinen Arbeiten so, wie in Tabelle 1 und 2 im Grundriß bzw. Aufriß dargestellt. Zum Vergleich sind die Tabellen 3—6, die in entsprechender Anordnung die Flügelgelenke von *Psylla* und *Aphis* (letzteres nach WEBER 1928) wiedergeben, beigedruckt. Die genaueren Einzelheiten des Grund- und Aufrisses zeigen die Abb. 28 *a* und *b*: Die Costa bildet dicht bei der Flügelbasis eine tiefe Bucht, biegt dann nach vorn um, verschmilzt mit dem ebenfalls nach vorn gebogenen basalen Teil der Mittelader zu einem Komplex, in dem auch die im übrigen nicht mehr

nachweisbare Subcosta enthalten sein muß. An die mediale und ventrale Seite dieses Komplexes legt sich die laterale Kante des Mittelgelenkstückes (Ax_2), das zu den Flügelgelenkstücken *s.str.* gehört. Es steht mit seiner ventralen Fläche dem pleuralen Flügelgelenkkopf auf, steht

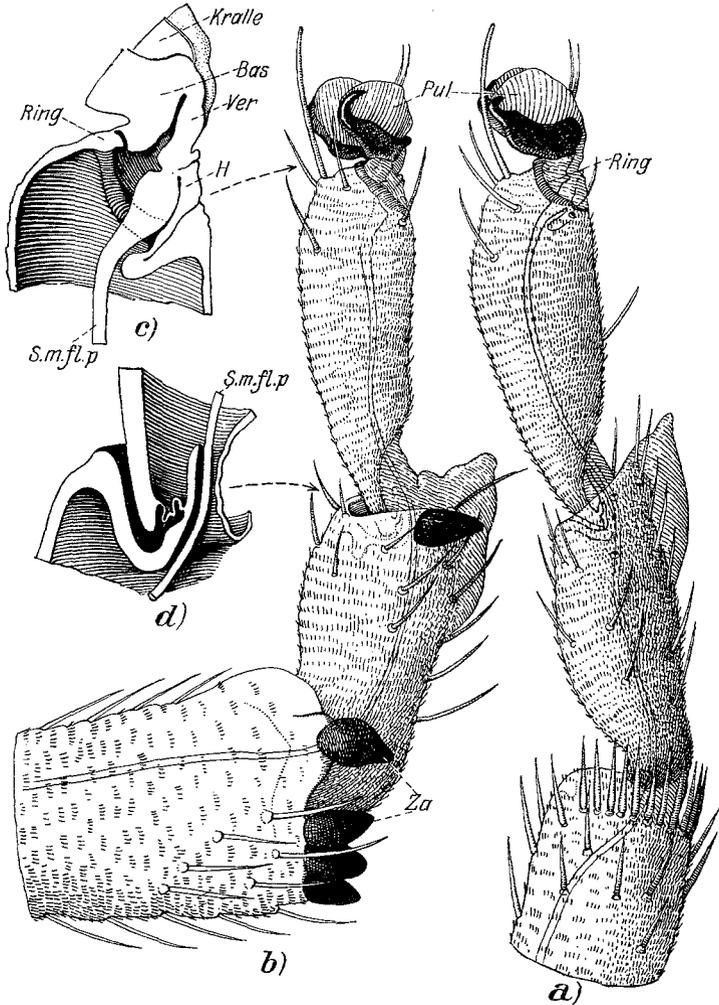


Abb. 26. *Psylla mali*, Imago. a Ende der Schiene und Tarsus des Mittelbeins, b des Hinterbeins, c Prätarso-Tarsalgelenk, längs, d Gelenk zwischen 1. u. 2. Tarsalglied, längs.

zudem mit dem Basalare in gelenkiger Verbindung und artikuliert an seiner Medialkante mit dem vorderen Tergalgelenkstück Ax_1 , das sich zwischen das Mittelgelenkstück und den vorderen Tergalhebel *TH* schiebt. Das dorsal aufgebogene Hinterende des Mittelgelenkstückes steht

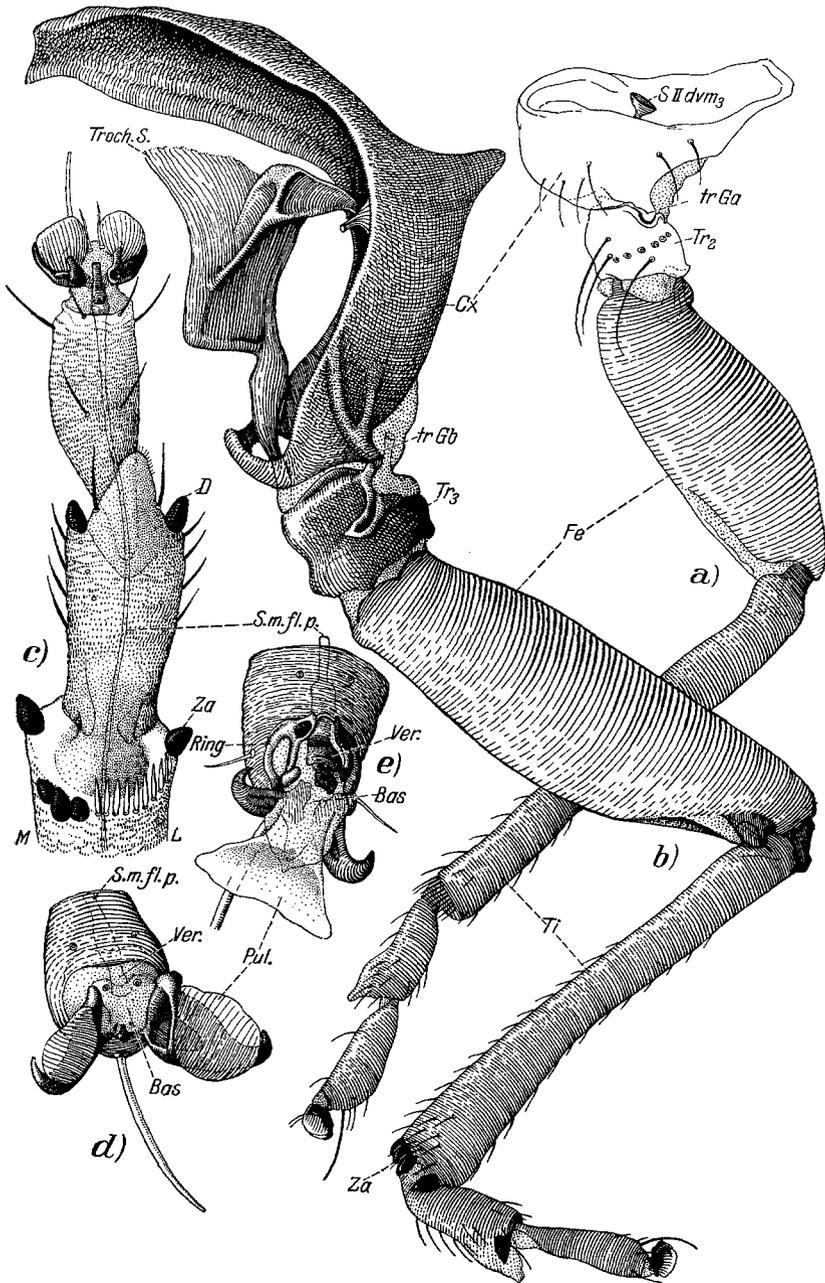


Abb. 27. *Psylla mali*, Imago. *a* linkes Mittelbein. Vorderansicht. *b* rechtes Hinterbein, Ergänzung zu Abb. 21 (morphol. Hinterseite). *c* Tarsus und Tibienspitze des Hinterbeins von der Sohlenseite. (*M* = Medialseite, *L* = Lateralseite.) Tarsus und Prätarsus des Hinterbeins von der Spitze gesehen. *e* Larve. 4. Stadium, Tarsus und Prätarsus des Hinterbeins wie *d* gesehen.

in Gelenkverbindung mit dem ebenfalls zu den Flügelgelenkstücken *s.str.* gehörigen Analwurzelstück. Das letztere liegt ohne Gelenkverbindung mit dem Scutum in dessen membranöser lateraler Fläche, sein distales Ende artikuliert mit der Basis der Analis. Die ventrale Flügelfläche steht durch die beiden pleuralen Gelenkstücke Basalare (Episternalgelenkstück *Par*₁) und Subalare (Epimeralgelenkstück *Par*₂) in straffer Verbindung mit der Pleura, die Gelenkverbindung mit der Pleura übernimmt aber das Mittलगelenkstück allein. Dieses bildet, wie sein Name schon sagt, den Mittelpunkt des ganzen Gelenks, alle übrigen Gelenkstücke sind mit ihm verbunden. An seiner Außenseite liegt noch ein kleines dreieckiges Zusatzgelenkstück (*Zus*, Abb. 28 *b*), das meines Wissens bei anderen Insekten nicht vorkommt, an seiner Ventralseite greift eine starke, in Abb. 28 *b* gestrichelt eingetragene Sehne an.

Es ist noch zu erwähnen, daß vor der Flügelbasis ein vermutlich der Tegula anderer Insekten entsprechendes Polster (*Po*₂) liegt.

Eine vergleichende Besprechung des Flügelgelenkes kann erst weiter unten, nach Behandlung der Muskulatur und der Mechanik stattfinden, vorläufig mag ein Hinweis auf die Tabellen 1—6, in denen alles Wesentliche enthalten ist, genügen. (Weiteres S. 156.)

d) Die Muskulatur (Abb. 22, 23).

a) Intersegmentalmuskeln zwischen Meso- und Prothorax.

αα) dorsale *Idlm*.

*Idlm*₁, *Musculus pronoti*. Zieht als sehr kurzer, parallelfaseriger Zug vom Pronotum nach der Vorderfläche des Mesophragmas.

ββ) ventrale *Ivlm*.

*Ivlm*₁, *Musculus prosterni primus*. Von der Hinterkante der Profurca nach der Vorderkante der Mesofurca.

*Ivlm*₂, *Musculus prosterni secundus*, wie der erste, aber lateral von ihm gelegen.

Beide Muskeln sind auch bei der Larve vorhanden, liegen aber, wie Abb. 31 *a* und *b* zeigen, deutlich übereinander, nicht nebeneinander, so daß sie in der Ventralansicht (Abb. 20) wie ein Muskelpaar aussehen. Die Muskeln vermögen das Prosternum nach hinten zu ziehen und üben daher auch ihren Einfluß auf das Labium.

β) Segmentalmuskeln des Mesothorax.

αα) Dorsoventralmuskeln, *IIdvm*.

*IIdvm*₁ und ₂, *M. dorsoventralis mesothoracis primus und secundus*.

Beginnen am Sternum und zwar nimmt ihre Ansatzstelle den kreisförmigen medialen Teil völlig ein. Von hier aus gehen sie dorsalwärts und lateralwärts (Abb. 25) und enden ziemlich weit lateral am Scutum, dicht hinter den Parapsiden.

Abb. 18 zeigt, wie noch bei der 4. Larve die Richtung dieser Muskeln

Tabelle 1. Grundriß eines typischen Flügelgelenks.

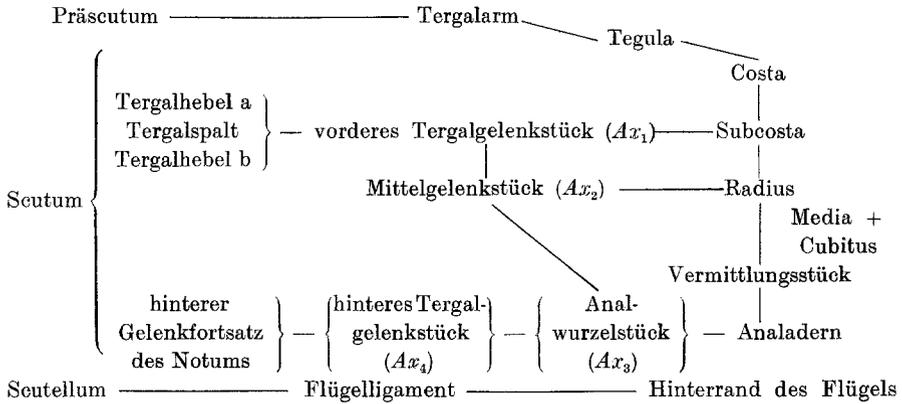


Tabelle 3. Grundriß des rechten Vorderflügelgelenks von Psylla.

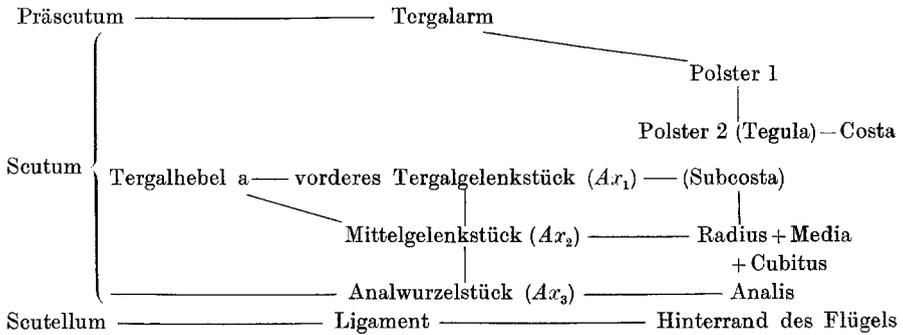


Tabelle 5. Grundriß des rechten Vorderflügelgelenks von Aphis.

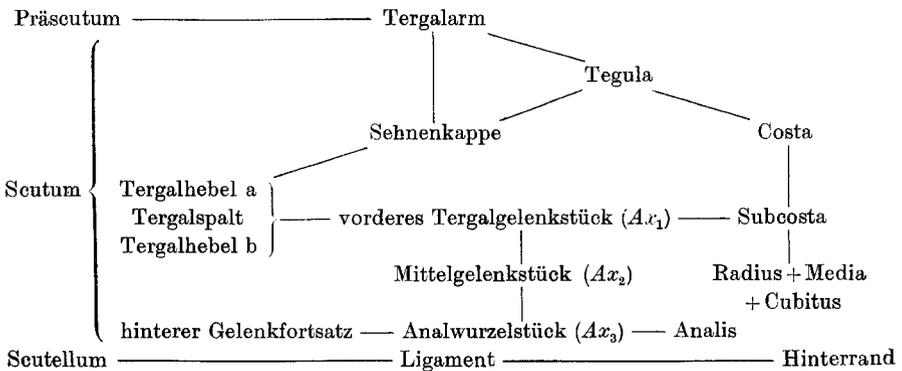


Tabelle 2. *Aufriß eines typischen Flügelgelenks.*

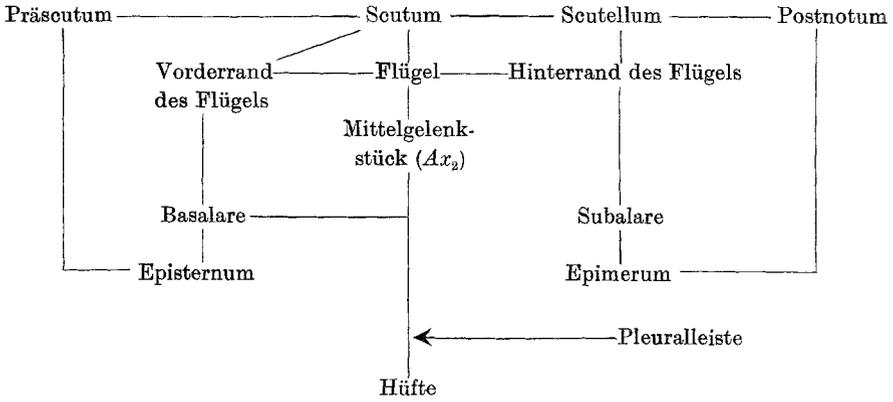


Tabelle 4. *Aufriß des Vorderflügelgelenks von Psylla.*

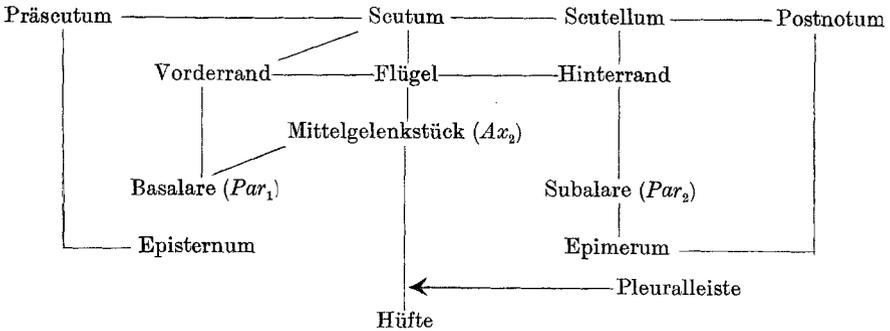
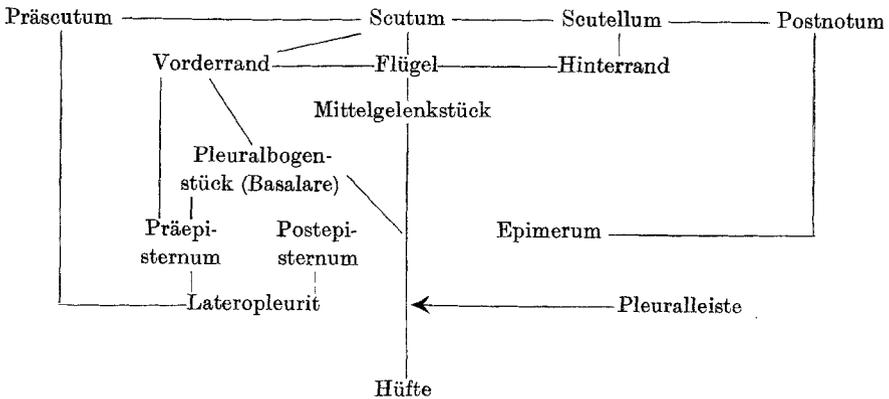


Tabelle 6. *Aufriß des Vorderflügelgelenks von Aphis.*



ganz anders ist, ihre Ansatzstelle am Sternum liegt hier ziemlich weit lateral, am Tergum enden sie wohl auch lateral, aber der Medianlinie scheinbar näher als bei der Imago. Schon bei der 5. Larve ändert sich

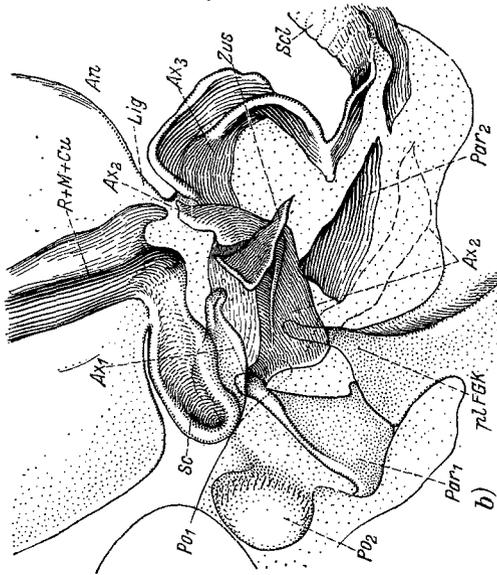
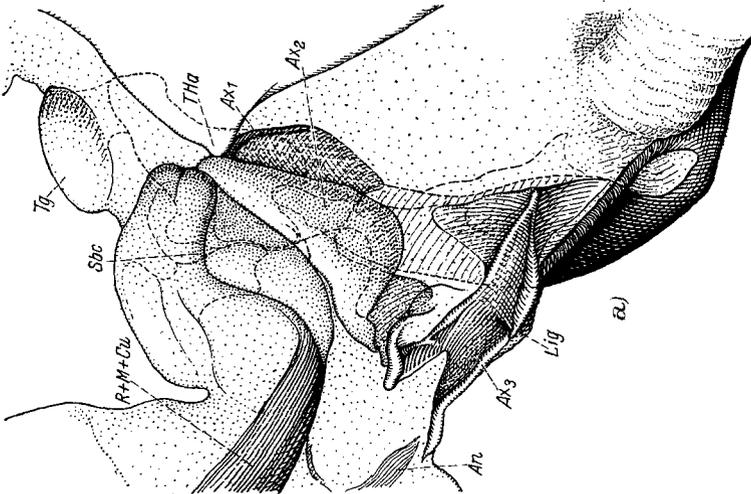


Abb. 28. *Psylla mali*, Imago. Gelenk des linken Vorderflügels. a Dorsalsicht. Ausschnitt aus Abb. 3, stärker vergrößert. Flügel horizontal. b Seitenansicht, bei gehobenen Flügel.



das, wie Abb. 31 a zeigt und zwar wie es scheint, dadurch, daß der mediale Teil des Sternums sich einfaltet. So rücken die sternalen Ansätze der gleichzeitig stark wachsenden Muskeln medialwärts und erreichen schließlich die Medianlinie. So werden sie zu den, für die Mehrzahl der

geflügelten Insekten typischen indirekten Flügelhebern, sie flachen das Tergum ab und heben in der seit GRABER bekannten Weise die Flügelfläche. Die Muskeln sind aber bei *Psylla* wie bei *Cicada* relativ schwach und werden offenbar unterstützt von den weiter unten beschriebenen *IIdm*₂.

*IIdm*₃, *M. dorsoventralis tertius mes.* ist ein Muskel, der erst im 4. Larvenstadium sich bildet und bei der Larve atypisch bleibt; während die vorgenannten Muskeln wenigstens einen typischen Faserkern haben, um den herum sich allerdings Faserschichten anlagern, die zunächst atypisch sich verhalten. Der Muskel beginnt am Scutum dicht hinter *IIdm*₂ und endet in der beschriebenen pilzförmigen Sehne am Vorderrand der Mittelhüfte (Abb. 24 a, b).

Der bei der Larve vorhandene hintere dorsoventrale Hüftmuskel (*dvm*₄) fehlt bei der Imago, im Gegensatz zu *Aphis*. Bei letzterer ist er (WEBER 1928), wie bei sehr zahlreichen Insekten, im Meso- und Metathorax vorhanden, unstrittig wieder ein primitives Merkmal. Dagegen stimmen *Aphis* und *Psylla* in einem anderen Punkt überein. Ihnen beiden fehlt nämlich ein dorsoventraler Trochantermuskel völlig. Ein solcher Muskel ist bei den Lepidopteren im Meso- und Metathorax vorhanden, bei einigen Hemipteren kommt er im Metathorax vor (siehe unten), muß also wohl auch beim Urhemipteron vorhanden gewesen sein.

ββ) *Pleuralmuskeln IIm* (Abb. 22).

*IIm*_{1, 2}, *M. pleuralis pr. und sec. mes.* sind sternal-pleurale, episternale Flügelmuskeln, sie beginnen am Sternum lateral von den *IIdm*_{1, 2} und enden an dem nach innen umgeschlagenen Dorsalrand des Episternums, sowie am Basalare. Die Muskeln sind Pronatoren und vermutlich auch Senker des Flügels, außerdem sicher bei der Steuerung beteiligt. Sie werden in der ersteren und der letzteren Aufgabe unterstützt von dem kleinen

*IIm*₇, *M. pl. septimus mes.*, der, von der gewölbten Innenfläche des Polsters *Po*, und dem dazugehörigen Hebel *Hb* konvergentfaserig nach hinten, an die Flügelbasis geht.

Adduktoren des Flügels und außerdem Steuermuskeln sind die Züge, die unter dem Namen

*IIm*₃, *M. pleuralis tertius mes.* zusammengefaßt sind. In Abb. 22 ist nur der Hauptzug eingezeichnet, der von der Dorsalfläche des Pleuralhakens zum Subalare geht. Je ein schwächerer Zug geht nach der Sehne, die am Mittelgelenkstück angreift und nach einer, vom vorderen Tergalhebel nach unten gehenden Sehne.

Weitere, unter dem Namen *IIm*₄ zusammengefaßte Muskelzüge gehen von der Fläche des Epimerums nach dessen Dorsalkante.

*IIm*₅ und ₆ gehen von der Ventralseite des Pleuralhakens nach der Hüfte und sind in Abb. 24 deutlich zu erkennen.

γγ) Zwischenmuskel.

IIzm., *M. furcae lateralis mes.* verbindet den Pleuralhaken mit dem Ende des Furcaastes (Abb. 22, 24), er hat die wichtige Aufgabe, die Pleuren im richtigen Abstand voneinander zu halten und kann, indem er sie etwas einander nähert, möglicherweise auch seinen Einfluß auf die Stellung des Flügelgelenkes ausüben.

δδ) Sternale Beinmuskeln IIbm.

*IIbm*_{1, 2, 3}, *M. pedalis mesothoracis primus, secundus, tertius*, deren Bau aus Abb. 24 klar genug hervorgeht, sind wie bei der Larve beschaffen.

εε) Eigene Muskeln des Beines.

Die eigenen Muskeln des Beines sind wie im Metathorax gebaut. Nur die Coxalmuskeln, von denen nur *M. cox*₁ und ₂ erhalten sind, sollen hier schon erwähnt werden, eine genauere Besprechung findet sich auf S. 142.

γ) Intersegmentalmuskeln zwischen Meso- und Metathorax.

αα) Dorsale IIDlm. Zu ihnen gehören die wichtigsten indirekten Flugmuskeln, die sich erst im letzten Larvenstadium anlegen und bis zur letzten Häutung atypisch bleiben.

*IIDlm*₁, *M. mesonoti primus* geht von der Innenfläche des Präscutums zur Vorderfläche des Postphragma. Er wölbt das Tergum hoch und senkt dabei den Flügel.

*IIDlm*₂, *M. mesonoti secundus*. Wie für die Cicaden, so ist auch für die Psylliden charakteristisch, daß der laterale dorsale Längsmuskel nicht den *IIDlm*₁, sondern im Gegenteil den *IIDvm*_{1, 2} unterstützt. Der Muskel kann infolge der eigentümlichen Lage des Phragmas und der innigen Verbindung desselben mit dem Epimerum das Tergum abflachen, denn er geht vom lateralen Teil der Vorderfläche des Phragmas, praktisch also vom sternalpleuralen Komplex, nach dem lateralen Teil des Scutums, kreuzt also den *dlm*₁ (Abb. 22). Er besteht aus zwei Portionen.

ββ) Ventrale fehlen, sie werden, im Zusammenhang mit der Umbildung der Metafurca, im letzten Larvenstadium atrophiert.

γγ) Schiefe, IIism. Der Muskel der aus dem *IIism*₁ und ₂ verschmolzen ist, geht von der Furca nach dem Zipfel des Phragmas (Abb. 22). Er hält das Phragma in seiner Lage. Die Wölbung des Mesotergums durch den *IIDlm*₁ muß also in der Hauptsache im vorderen Teil vor sich gehen, was sich auch schon daraus ergibt, daß zwischen Phragma und Notum ein Gelenk bzw. eine weichhäutige Strecke eingeschaltet ist. Bei der Kontraktion des *IIDlm*₁ bleibt also das Phragma relativ zum Sternum und der Pleura unbewegt, das Präscutum wird gegen das Scutum gewinkelt und dabei hebt sich, da der Tergalarm den vorderen Teil des Tergums von der Pleura in bestimmtem Abstand hält, das tergale Flügelgelenk, die Flügelfläche senkt sich. Durch die Kontraktion der *IIDvm*_{1, 2} und *IIDlm*₂ wird diese Bewegung rückgängig gemacht, der Flügel hebt

sich. Einzelheiten hierzu siehe WEBER (1928), dort ist auch ein Vergleich zwischen *Aphis* und *Cicada*, deren Flügelbewegung der von *Psylla* annähernd entspricht, durchgeführt. Hier sei nur erwähnt, daß bei *Aphis* der Vorgang ganz anders ist, daß das Phragma mit dem Episternum ein Gelenk bildet und dementsprechend auch funktionell völlig zum tergalen Komplex gehört. Das Phragma bewegt sich daher bei der Kontraktion des *IIdlm*₁ mit, der Dorsoventralmuskel besorgt allein, ohne Unterstützung durch den sehr schwachen *IIdlm*₂, die Hebung des Flügels.

Zusammenfassend kann über den Mesothorax gesagt werden, daß er morphologisch und funktionell weitgehend dem der Cicaden ähnlich ist. Nur im Bau der Pleura und des Präscutums zeigen sich erhebliche Unterschiede, die aber die Psylliden keineswegs den Aphiden nähern; vielmehr erscheinen gerade in diesen Punkten die Psylliden mehr als die Cicadiden von den Aphiden verschieden.

3. Der Metathorax.

Durchaus eigenartig ist dagegen der Metathorax der Psylliden. Wohl ist, wie durchweg bei den Homopteren, der Hinterflügel reduziert, das Tergum dementsprechend wenig umfangreich, die indirekte Flugmuskulatur ohne Bedeutung, dafür sind aber die Hinterbeine als Sprungbeine ausgebildet und dementsprechend sind die pleuralsternalen Partien ungewöhnlich stark und eigentümlich entwickelt. Das Besondere ist, daß die wichtigsten Muskeln der Sprungbeine nicht im Femur liegen, zum Unterschied von den Saltatorien und zahlreichen anderen springenden Insekten (Erdflöhe z. B.), daß vielmehr die Sprungbewegung in der Hauptsache im Hüfttrochantergelenk erfolgt, die Sprungmuskulatur im Innern des Segments gelegen ist. Die Muskeln haben aber keinerlei Beziehung zum Tergum oder zur Pleura, sondern gehen ausschließlich vom Sternum aus. Das unterscheidet die Psylliden von den springenden Cicadinen (von denen ich Vertreter der Cercopiden und Jassiden daraufhin prüfte) und scheinbar auch von den Aleurodiden (siehe unten). Es scheint, daß die Fähigkeit des Springens bei den Cicadinen und Psylliden und wohl auch bei den Psylliden und Aleurodiden genetisch nicht zusammenhängt, daß also diese Fähigkeit innerhalb der Homopterenreihe polyphyletisch in Erscheinung trat, was für die Hemipterensystematik von großer Bedeutung sein dürfte.

Während das Skelett des Metathorax mehr oder weniger eingehend und nicht ganz übereinstimmend schon von WITLACZIL, STOUGH, BRITAIN und MINKIEWICZ behandelt wurde, ist die Muskulatur fast ganz unbeachtet geblieben, nur WITLACZIL erwähnt sie flüchtig. Auf sie wird daher im folgenden besonderer Wert gelegt werden.

Es sei hier zunächst erwähnt, daß am Vorderrand der Lateralfläche des Metathorax das zweite thorakale Stigma liegt (*Stg*₂).

a) Das Skelett des Stammes (Abb. 2, 3, 21, 29).

α) *Das Metatergum.* Das Tergum besteht aus einem Notum und einem Postnotum. Das letztere ist mit dem Tergum des ersten Abdominalsegments untrennbar verschmolzen. Das Notum bildet, wenn man es von der Dorsalseite betrachtet, ein Band quer über den Rücken. Der vordere Teil dieses Bandes, das Scutum (Sc_3) ist vorn flach bogenförmig ausgeschnitten und legt sich dem Hinterrande des Mesopostphragmas eng an. Seitlich ist das Scutum jederseits in einen Tergalhebel ausgezogen, der ganz ähnlich wie der des Mesothorax gebaut ist. Der hintere Teil des Notums, das Scutellum, ist äußerlich nicht deutlich vom Scutum abgesetzt, innen ist die Grenze scharf markiert durch eine wohlausgebildete V-Leiste, die lateral in den Hinterrand des Notums ausläuft (Abb. 21).

Der laterale Teil des Scutellums, der wulstig und quer gerunzelt ist wie im Mesothorax, ist vom Scutum durch eine membranöse Vertiefung getrennt und läuft in den Hinterrand des Flügels aus (Flügel ligament).

Der trapezförmige, mit einem unpaaren und zwei paarigen Höckern versehene Komplex, der sich ans Metanotum eng anschließt, besteht aus dem Postnotum und aus dem Tergum des 1. Abdominalsegments, was sich schon daraus ergibt, daß der in Abb. 22 erkennbare *Iadlm* sich über den Komplex hinzieht. Seine Vorderkante läuft in eine seitliche Verlängerung aus, die nach der Seitenfläche des Körpers umbiegt und in zwei ziemlich schmale Chitinstreifen sich spaltet. Der vordere führt zum Epimerum des Metathorax und stellt also die im geflügelten Segment allgemein übliche posttergale Verbindung zwischen Postnotum und Pleura her. Der hintere Streifen legt sich eng an die postcoxale Brücke und trägt das erste abdominale Stigma (*StgI*, Abb. 2), er stammt also vom ersten Abdominalsegment und stellt dessen Pleura dar (das Sternum ist reduziert). Die beiden an der Basis verbundenen Streifen zeigen uns, daß tatsächlich der oben genannte dorsale Komplex aus dem Postnotum und dem ersten abdominalen Tergum zusammengesetzt ist.

β) *Die Metapleura.* Die Pleura ist ziemlich schwach und so sehr abgeleitet, daß man Episternum und Epimerum nicht voneinander zu trennen vermag. Glücklicherweise liefert aber auch hier wieder *Apsylla* (Abb. 23) den Schlüssel zum Verständnis. Gehen wir von Abb. 23 aus, so sehen wir, daß die Hinterhüfte von *Apsylla* zwar etwas weiter dorsalwärts sich erstreckt als die Mittelhüfte, daß sie aber in der Form sich von letzterer nicht unterscheidet. Dem entspricht eine normal ausgebildete Pleura, Episternum und Epimerum sind durch eine gerade Pleuralleiste getrennt. Das Epimerum entsendet eine Zunge hinter die Hüfte, die, mit dem Sternum Verbindung aufnehmend, eine postcoxale Brücke bildet (*pcx*). Das ventrale Ende der Pleuralleiste bildet das pleurale Hüftgelenk, an das Episternum legt sich vor dem letzteren ein dreieckiger Trochantinus (*Tt*), der ein zweites, trochantinales Gelenk mit der Hüfte bildet.

Außerdem bildet das Episternum eine präcoxale Brücke zum Sternum, das eine zwar große, aber durchaus normalgeformte Furca trägt. Wir sehen, die sternopleuralen Teile des Metathorax samt der Hinterhüfte unterscheiden sich nur unwesentlich von denen des Mesothorax, sind

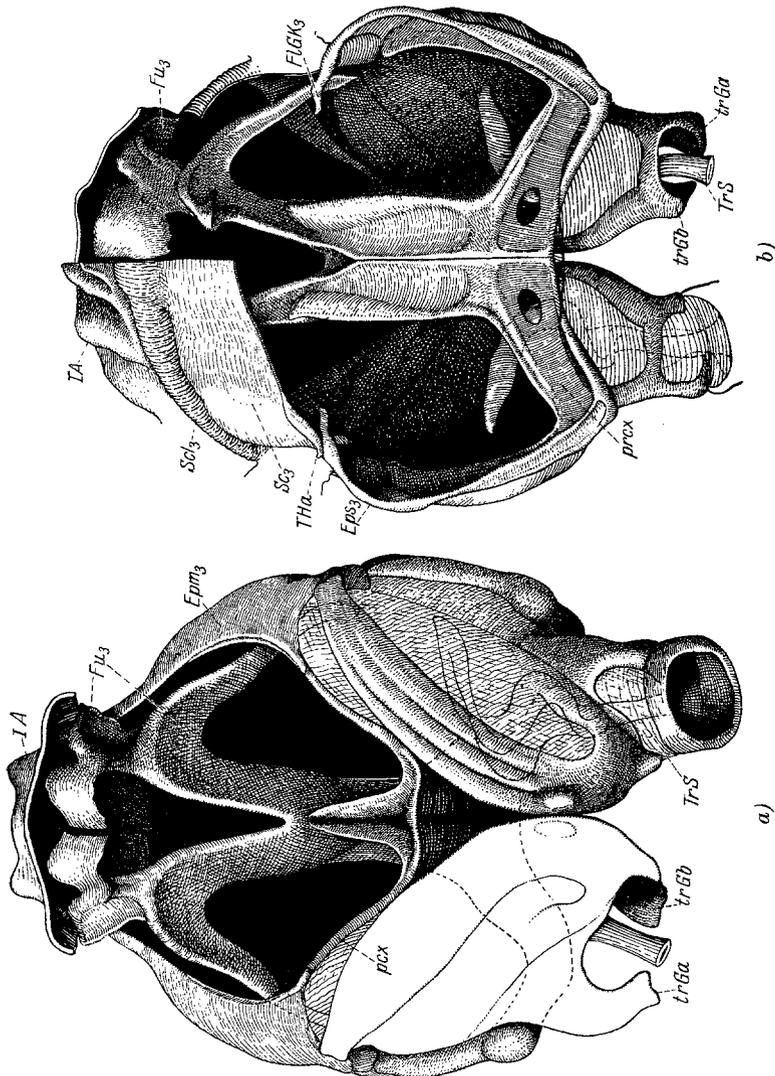


Abb. 29. *Psylla mali*, Imago. Metathorax, Skelett. *a* Metathorax von hinten gesehen. Abdomen und linker Trochanter, sowie Beine und Flügel entfernt. Körperhöhle schwarz. *b* Metathorax von vorn gesehen. Vorderer Teil der linken Hälfte des Tergums entfernt, ebenso linker Trochanter. Flügelansatz nur angedeutet, Körperhöhle schwarz.

sogar eher primitiver gebaut als diese, abgesehen von der Vergrößerung der Hüfte und der Furca. In den beiden letzten Eigenschaften zeigt sich andeutungsweise die Entwicklungstendenz, deren letzte Folgerung der Metathorax von *Psylla* ist.

Bei *Psylla* bildet die Pleura ein relativ schmales Band (Abb. 2), das, hinter der Mittelhüfte beginnend, nach hinten oben läuft und durch die oben erwähnte Brücke mit dem Metapostnotum verbunden ist. Eine sehr schmale postcoxale (pcx_3) und eine breitere präcoxale Brücke ($prcx_3$) führen zum Hinter- bzw. Vorderende des Sternums, von einer Pleuralleiste ist aber keine Spur vorhanden. Ihre ursprüngliche Lage können wir nur vermuten, wenn wir vom pleuralen Flügelgelenkkopf, der als dorsaler Fortsatz der gewölbten Vorderkante der Pleura deutlich erkennbar ist, nach dem pleuralen Hüftgelenk ($plHG$) eine Linie ziehen. Die Verbindungslinie, die etwa die Lage der Pleuralleiste angibt, läuft horizontal, da das pleurale Hüftgelenk infolge der Vergrößerung der Hüfte sehr weit dorsal gerückt ist. Die ventrale (hintere) Kante des unterhalb dieser Linie gelegenen Episternums ist leistenartig verdickt und mit dem sehr langen Trochantinus (Tt_3) eng verbunden. Dieser erinnert in der Form lebhaft an den Trochantinus von *Apsylla* und artikuliert auch wie dieser mit der Hüfte.

γ) *Das Metasternum*. Das Sternum besteht aus einem sehr schmalen, aber sehr stark chitinierten und gratförmig verdickten medianen Teil, von dessen Vorderende nach den Episterna die ebenfalls starken, mit hohen Graten versehenen präcoxalen Brücken gehen. Vom hinteren Ende gehen die schwächeren postcoxalen Brücken nach den Seiten und nach oben und erreichen die Epimera. An ihre Hinterkante legt sich eng der oben erwähnte, das erste abdominale Stigma tragende pleurale Fortsatz des ersten abdominalen Tergums. Auf dem medianen Teil des Sternums erhebt sich die ungeheuer starke Furca, deren Form am besten aus Abb. 21 und 29 hervorgeht. Wir können an ihr eine, vorn jederseits flügelartig verbreiterte unpaare Basis und ein Paar dieser aufsitzender Gabeläste unterscheiden, die sich bis dicht unter das Tergum ausdehnen und sehr kompliziert gebaut sind. Jeder von ihnen zerfällt in mehrere, teils spitz zulaufende, teils plattenartig verbreiterte Zweige, von denen ein lateraler, nach der Seite und nach unten gerichteter besonders bemerkenswert ist, weil er wahrscheinlich dem ursprünglichen, zum Pleuralhaken sich hinziehenden Ende der Furca entspricht.

b) Das Skelett des Beines.

Die von der Pleura und dem Sternum freigelassenen, ausgedehnten lateralen Teile der Ventralfläche des Segmentes werden von den enorm vergrößerten Hüften eingenommen, die sich auch weit dorsalwärts erstrecken. Auch ihr Bau geht am besten aus Abb. 29 hervor, zum Vergleich sind die Abb. 2, 21 und 27 heranzuziehen. Die letztere zeigt nur die chitinösen Teile der Hüfte.

Nur ganz distal bildet die Hüfte einen geschlossenen (bei manchen Individuen nur annähernd) Ring. Dieser trägt die beiden Gelenkköpfe, die die Trochantergelenke bilden und von denen der laterale (ursprüng-

lich hintere, *tr Gb*) der kräftigere ist. Hier ist schon zu erwähnen, daß die Verbindungslinie dieser beiden Gelenke nicht, wie das normal ist, annähernd parallel, sondern annähernd senkrecht zur Längsachse des Körpers steht. Von dem lateralen Gelenkkopf geht nach dem Trochantin eine mit diesem artikulierende starke Leiste. Der hintere Teil des Hüft-ringes ist breit und trägt eine nach hinten gerichtete, dornartige Spitze, den *Meracanthus* (*Mer*). Die medialen sowie die lateralen Flächen der Hüfte bleiben größtenteils membranös und nur die Hinterfläche ist stark chitiniert und durch kräftige Längsleisten versteift. Dieser Teil der Hüfte legt sich eng an die postcoxale Brücke und endet im pleuralen Hüftgelenk. Die Beweglichkeit der Hüfte gegenüber dem Stamm ist aber nur gering, sie beschränkt sich auf eine leichte Drehbarkeit um die ventrale Kante des Episternums, bzw. des Trochantinus.

Um so größer ist die Beweglichkeit des Trochanters. Die beiden beschriebenen distalen Gelenkköpfe der Hüfte passen in Gelenkpfannen, die vom Trochanter gebildet werden und so entsteht ein dikondyles Gelenk, das dem Trochanter und damit dem ganzen Bein eine Drehung um annähernd 180° in einer zur Medianebene parallelen Ebene gestattet.

Der Trochanter selbst ist ein stark chitinisierter, hinten niedrigerer Zylinder, an dessen Proximalwand vorn und hinten je eine Sehne angreift. Die vordere Sehne ist die auch bei anderen Insekten häufig vorhandene Trochantersehne *TrS*, sie ist ungewöhnlich stark und besteht, wie Abb. 27 zeigt, aus einem Stiel und einer abgeflachten, kompliziert gebauten Fahne. Die hintere Sehne ist kurz und weniger kräftig.

Der Femur ist nicht viel dicker als der des Mittelbeines, aber erheblich länger. Er ist einer Torsionsbewegung um den Trochanter fähig und mit der Tibia durch ein stark gebautes, dikondyles Gelenk verbunden. Dieses Gelenk weist eine besondere, dem entsprechenden Gelenk des Mittelbeines fehlende Einschnappvorrichtung auf.

Während die Tibia des Mittelbeines an ihrem distalen Ende nur einen Kranz von ziemlich dünnen Borsten hat, stehen beim Hinterbein an dieser Stelle fünf kurze, sehr starke stark pigmentierte Zapfen, die beim Abstemmen von der Unterlage wie Hufe wirken und deren unsymmetrische Verteilung aus Abb. 27 *c* hervorgeht. Die von den Zapfen freigelassenen Zwischenräume werden von Borsten ausgefüllt.

Die beiden Tarsalglieder haben eine sehr schlanke Basis, am Sohlenteil des ersten Gliedes ist terminal eine weichhäutige Blase vorhanden, die beim Mittelbein etwas kleiner ist als beim Hinterbein und die funktionell wohl den Sohlenbläschen der Aphiden entspricht. Links und rechts von dieser Blase liegt beim Hinterbein nochmals je ein starker Zapfen, der, wenn der Tarsus die Normalhaltung einnimmt (Abb. 26 *b*), die gleiche Richtung hat wie die tibialen Zapfen und sie in ihrer Aufgabe unterstützt.

Das letzte Tarsenglied ist bei allen drei Beinpaaren gleich gebaut, am Ende schief abgestutzt und mit einem chitinösen Ring versehen, an dem der Prätarsus artikuliert. Das Gelenk zwischen dem ersten und dem zweiten Tarsalglied ist in Abb. 26 *d* dargestellt, es zeigt sich, daß das erste Tarsenglied, dorsal weit nach innen eingefaltet, die Gelenkpfanne für den Proximalrand des zweiten Gliedes und weiter innen eine enge Öse für die Sehne des Krallenbeugers bildet. Der dorsale Teil dieser Öse ist sehr glatt und stellt eine Gleitfläche für die Sehne dar. Das Gelenk zwischen dem zweiten Tarsenglied und dem Prätarsus zeigt Abb. 26 *c*, man sieht, daß die terminal verdickte Sehne des Krallenbeugers durch ein Vermittlungsstück *Ver* auf das unpaare Basalstück der Krallen einwirken kann. Diesem Basalstück (*Bas*) sitzen die Krallen, wie Abb. 27 *d* zeigt, mit breiter Basis auf, sie unterscheiden sich nur unwesentlich von denen der Larve (27 *e*), artikulieren auch wie diese an ihrer Außenseite mit dem Chitinring (*Ring*). Dagegen ist der unpaare Pulvillus der Larve bei der Imago in ein Paar von Lappen aufgelöst (*Pul*), die sich dicht an die Krallen anschließen und also ganz den Charakter des Pulvillus aufgegeben haben. Sie sind glasartig durchsichtig, mit feinen Verdickungstreifen versehen und liegen, von der breiten Basis der Krallen ausgehend, deren distalem Teil so eng an, daß sie wie flache Auswüchse der Krallen aussehen.

Bei der aktiven Beugung der Krallen durch den Krallenmuskel wird das Basalstück derselben angezogen, das Vermittlungsstück wird samt der auf der Sohlenseite gelegenen, distal anschließenden Chitinlamelle *H* (Abb. 26 *c*) ins Innere gezogen, soweit die Elastizität der betreffenden Teile reicht. Die Folge ist eine gegenseitige Annäherung der Krallen und eine Beugung des Prätarsus. Beim Nachlassen des Muskelzuges muß die Bewegung durch die Elastizität der genannten Teile (und den Widerstand der Unterlage) selbsttätig wieder rückgängig gemacht werden.

c) Das Flügelgelenk,

dessen Bau im wesentlichen dem des Mesothorax entspricht, aber erheblich einfacher ist, zeigt Abb. 3.

d) Die Muskulatur.

Von den Muskeln des Metathorax sind nur die Beinmuskeln interessant, die übrigen können kurz abgehandelt werden (siehe Tabelle 7).

a) *Intersegmentalmuskeln* (Abb. 22).

aa) *Dorsale IIIIdm*. Nur ein Paar vorhanden, von der Hinterwand des Mesopostphragmas nach dem Hinterrand des Metascutellums gehend.

ββ) *Ventrale* fehlen.

γγ) *Schiefe, IIIism_{1, 2}*. Ein Zug von der Basis der Furca nach dem Postnotum, ein Zug von der Dorsalseite des Furcaastes nach dem hinteren Rand des Scutellums gehend. Entsprechen dem *IIIism_{1, 2}* der Larve.

β) *Segmentale Muskeln.*

αα) *Dorsoventralmuskeln, IIIIdvm*, ein ziemlich starker Zug vom Scutum zur präcoxalen Brücke.

ββ) *Pleuralmuskeln, IIIpm* (Abb. 22 c), *IIIpm₁* geht vom Trochantinus an den Rand des Episternums, an dem er vor dem pleuralen Flügelgelenkkopf endet. *IIIpm_{2, 3}* gehen vom Trochantinus nach dem hinter dem Flügelgelenkkopf gelegenen Teile des Flügelgelenks. *pm₁* ist ein Pronator, *pm_{2, 3}* sind Adduktoren des Hinterflügels. Pleurale Hüftmuskeln fehlen wie bei der Larve.

γγ) *Sternale Beinmuskeln, IIIbm* (Abb. 22, 30).

IIIbm₂. Der Muskel, der als *Musculus pedalis secundus* zu bezeichnen ist, ist in zahlreiche Einzelbündel zerlegt, diese bilden ein großes und ein kleineres Bündel und gehen vom terminalen Teil der Fahne der Trochantersehne, und zwar von ihrer dorsalen Fläche dorsalwärts und enden, indem sie nach den Seiten und nach hinten divergieren, an der Ventralseite der sämtlichen Teile des Furcaastes. Das abgeteilte kleine Bündel geht an die Ventralseite eines nach vorn gerichteten, in Abb. 21 sichtbaren Vorsprunges der Furca.

IIIbm₁ beginnt ebenfalls noch an der Fahne der Trochantersehne, geht als parallelfaseriger Zug an die Hinterfläche des basalen Teiles der Furca.

IIIIm.cox₁b + c. Zu diesen beiden Muskeln tritt ein Coxalmuskel, der bei der Larve noch als solcher erkennbar ist, bei der Imago aber infolge der Einfaltung der Trochantersehne an diese zu liegen kommt (siehe S. 152). Er geht vom Stiel der Sehne nach den Hinterflächen der flügelartig verbreiterten vorderen Teile der Furcabasis.

Alle diese Muskeln ziehen den Trochanter nach vorn und bewirken so den Sprung.

IIIbm₃ ist schwächer als die vorhergehenden, geht von der Hinterfläche der Furcabasis nach dem medialen Rand des hinteren Teiles der Hüfte und vermittelt deren geringfügige Drehung zum Rumpf (Abb. 30).

δδ) *Eigene Muskeln des Beines.*

IIIIm.cox₂. Den an der Trochantersehne angreifenden Muskeln wirkt der *Musculus coxalis secundus* entgegen, der aus mehreren Zügen besteht. Diese gehen von der Hinterfläche der Hüfte aus und vereinen sich in der am Hinterrand des Trochanters angreifenden Sehne. Der Muskel vermag nach dem Sprung das Bein in die Ausgangslage zurückzuführen.

IIIIm.cox₁, M. coxalis primus, greift von der lateralen Hüftfläche kommend neben der Trochantersehne am Trochanter an, ist kurz, konvergentfaserig und vermag wohl eine geringfügige rollende Bewegung des Trochanters herbeizuführen.

IIIIm.rot.fem₁₋₃ (Abb. 30). Die beim fünften Larvenstadium (siehe S. 108) vom *m.fl.ti* abgespaltenen Trochantermuskeln bestehen bei der Imago aus drei Zügen, von denen zwei im Trochanter selbst liegen, einer

Tabelle 7. Muskelhomologien bei den 3 letzten Stadien von *Psylla* und der Imago von *Aphis*.

	<i>Psylla mali</i> 4. Larvenstadium			<i>Psylla mali</i> 5. Larvenstadium				
	O	I	II	III	O	I	II	III
Eigene Muskeln des Beines	—	(I fl. t.) I fl. p. sup. I fl. p. inf.	(II fl. t.) II fl. p. sup. II fl. p. inf.	(III fl. t.) III fl. p. sup. III fl. p. inf.	—	(I fl. t.) I fl. p. sup. I fl. p. inf. (I ext. t.) (I rot. fem.) (I rot. fem ₂)	(II fl. t.) II fl. p. sup. II fl. p. inf. (II ext. t.) (II rot. fem ₁) (II rot. fem ₂)	(III fl. t.) III fl. p. sup. III fl. p. inf. (III ext. t.) (III rot. fem ₁) (III rot. fem _{2,3})
Coxalmuskeln	—	I fl. ti	II fl. ti	III fl. ti.	—	I fl. ti. I ext. ti. I m. cox ₁ I m. cox ₂ I m. cox ₃	II fl. ti. II ext. ti. II m. cox ₁ II m. cox ₂ II m. cox ₃	III fl. ti. III ext. ti. III m. cox ₁ III m. cox ₂ III m. cox ₃
Sternale Beinmuskeln	—	I bm ₁ I bm ₂ I bm ₃	II bm ₁ II bm ₂ II bm ₃	III bm ₁ III bm ₂ III bm ₃	—	I bm ₁ I bm ₂ I bm ₃	II bm ₁ II bm ₂ II bm ₃	III bm ₁ III bm ₂ III bm ₃
Zwischenmuskeln	—	I zm	II zm ₁ II zm ₂ II zm ₃	III zm ₁ III zm ₂ —	—	I zm	II zm ₁ II zm ₂ (II zm ₃)	III zm ₁ III zm ₂
Pleuralmuskeln	—	I pm ₁ I pm ₂ I pm ₃ I pm ₄	II pm ₁ II pm ₂ II pm ₃ [?]	III pm ₁ III pm ₂ —	—	I pm ₁ I pm ₂ I pm ₃ I pm ₄	II pm ₁ II pm ₂ II pm ₃ II pm ₄	III pm ₁ III pm ₂ —
Segmentale Dorsoventralmuskeln	?	I dm ₁ I dm ₂ I dm ₃₋₅	II dm ₁ II dm ₂ (II dm ₃) II dm ₄	III dm ₁ III dm ₂ — III dm _{3,5}	?	I dm ₁ I dm ₂ I dm ₃₋₅	II dm ₁ II dm ₂ (II dm ₃) II dm ₄	III dm ₁ III dm ₂ — III dm _{3,5}
Dorsoventrale Intersegmentalmuskeln	O ism	I ism ₁ I ism ₂	II ism ₁ II ism ₂	III ism ₁ III ism ₂	O ism	I ism ₁ I ism ₂	II ism ₁ II ism ₂	III ism ₁ III ism ₂
Ventrale Längsmuskeln	O vlm	I vlm _{1,2}	II vlm _{1,2}	III vlm	O vlm	I vlm _{1,2}	II vlm _{1,2}	III vlm
Dorsale Längsmuskeln	m. tent ₂	—	—	III dlm ₁ III dlm _{2,3}	m. tent ₂	—	(II dlm ₁) (II dlm ₂)	III dlm ₁ III dlm _{2,3}

Tabelle 7. (Fortsetzung, schließt sich rechts an den ersten Teil an.)

	<i>Psylla mali</i> Imago			<i>Aphis fabae</i> geflügeltes ♀ n. WEBER, 1928				
	O	I	II	III	O	I	II	III
Eigene Muskeln des Beines	—	I fl. t ₁₋₅	II fl. t ₁₋₅	III fl. t ₁₋₅	—	—	—	—
	—	I fl. p. sup.	II fl. p. sup.	III fl. p. sup.	—	—	—	—
	—	I fl. p. inf. _{1,2}	II fl. p. inf. _{1,2}	III fl. p. inf. _{1,2}	—	—	—	—
	—	I ext. t.	II ext. t.	III ext. t.	—	—	—	—
Coxalmuskeln	—	I rot. fem ₁	II rot. fem ₁	III rot. fem ₁	—	—	—	—
	—	I rot. fem ₂	II rot. fem ₂	III rot. fem ₂	—	—	—	—
	—	I fl. ti.	II fl. ti.	III fl. ti.	—	—	—	—
	—	I ext. ti.	II ext. ti.	III ext. ti.	—	—	—	—
	—	I m. cox ₁	II m. cox ₁	III m. cox ₁	—	—	—	—
	—	I m. cox ₂	II m. cox ₂	III m. cox ₂	—	—	—	—
Sternale Beinmuskeln	—	—	II m. cox ₃	III m. cox ₃	—	—	—	—
	—	I bm ₂	II bm ₁	III bm ₁	—	I bm ₁	II bm ₁	III bm ₁
	—	I bm ₃	II bm ₂	III bm ₂	—	I bm ₂	II bm ₂	III bm ₂
Zwischenmuskeln	—	I zm	II zm	—	I zm	II zm	III zm	
Pleuralmuskeln	—	I pm ₁	II pm _{1,2}	III pm ₁	—	I pm ₂ ?	II pm ₁₋₃	III pm ₁
	—	I pm ₂	II pm ₅	—	—	I pm _{3,4}	II pm ₆₋₈	III pm ₂
	—	—	II pm _{3,4}	III pm _{2,3}	—	—	II pm _{10,11}	—
	—	—	II pm ₆	—	—	I pm _{5,6}	II pm ₉	III pm ₃
Segmentale Dorsoventralmuskeln	—	I dm ₁	II dm ₁	III dm ₁	—	I pm ₇	II pm ₁₂	—
	—	I dm ₂ ?	II dm ₂	—	—	I pm ₄	—	—
	O ism ₁ ?	—	II dm ₃	—	O dm?	I dm ₁	{ II dm ₁ II dm ₂ }	II dm ₁
Dorsoventral-Intersegmentalmuskeln	—	I dm ₂ ?	II ism	{ III ism ₁ III ism ₂ }	O ism	I ism	II ism	III ism
	O ism ₁ ?	—	—	—	—	(I dm ₂)	—	—
Ventrale Längsmuskeln	—	I vlm _{1,2}	—	{ III vlm _{1,2} III vlm ₃ }	O vlm _{1,2}	I vlm _{1,2}	II vlm _{1,2}	III vlm ₂
	O vlm ₁₋₃	—	—	—	O vlm _{2,3}	I vlm ₃	—	—
Dorsale Längsmuskeln	—	I dlm	II dlm ₁	III dlm	O dlm	I dlm ₁	II dlm ₁	III dlm
	O dlm ₁	—	II dlm ₂	—	—	I dlm ₂₋₄	II dlm _{2,3}	—

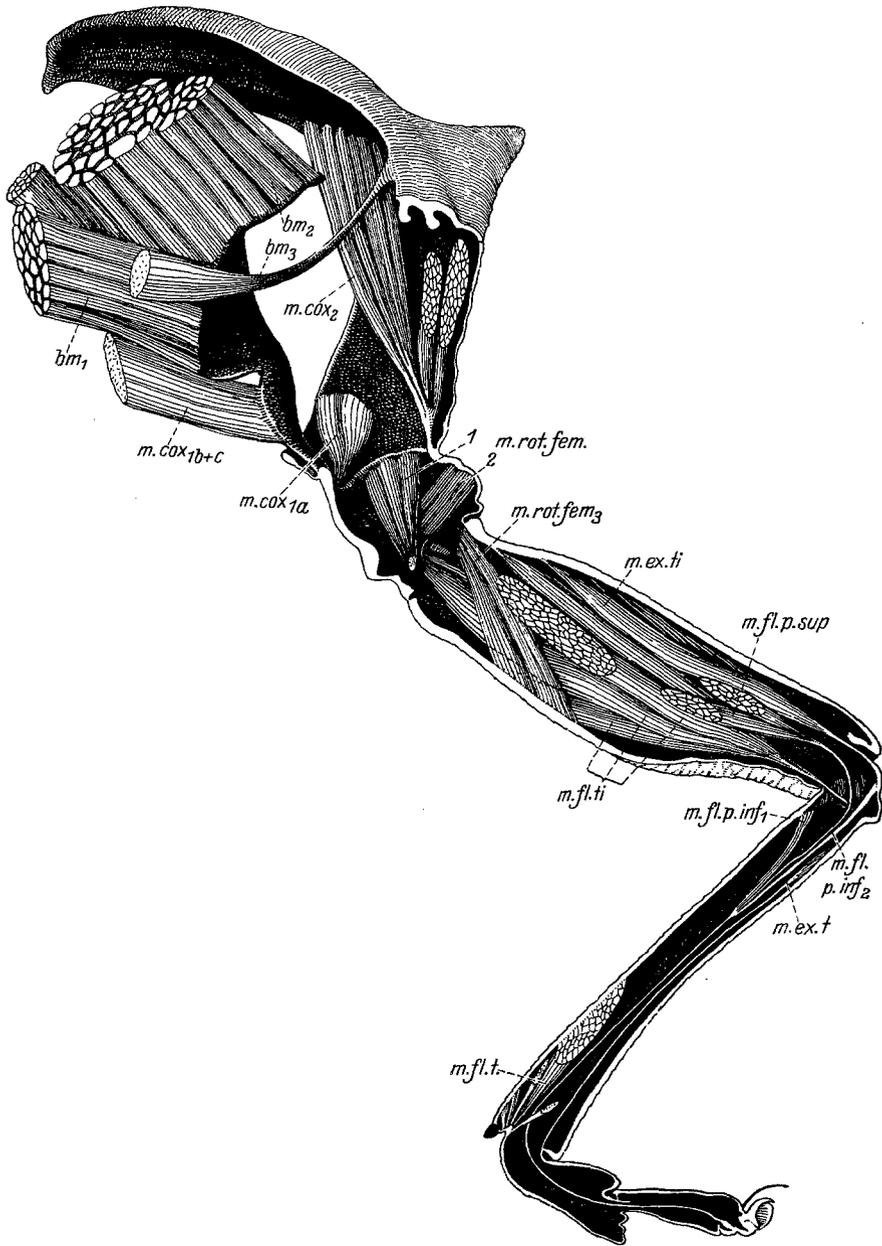


Abb. 30. *Psylla mali*, Imago. Rechtes Hinterbein, Ansicht wie in Abb. 27 b. Aufgeschnitten und mit den Muskeln.

an der Basis des Femur. Sie bewirken ein Rollen des Femur um den Trochanter, das aber nicht allzuweit geht und festigen gleichzeitig die Verbindung zwischen den beiden Abschnitten.

IIIfl.ti, IIIext.ti, IIIfl.p.sup. Die im Femur gelegene Muskulatur zerfällt wie bei der Larve in einen *Flexor tibiae*, einen *Extensor tibiae* und einen *Flexor praetarsi*. Jeder Muskel ist wieder in mehrere Portionen geteilt, weitaus am stärksten ist der *Flexor tibiae*, dessen Sehne ziemlich weit lateral am proximalen Rande der Tibia angreift. Er beginnt zum Teil am Proximalrand des Femur, zum Teil an dessen Vorder- und Hinterwand, und zwar nicht überall wie bei der Larve, mit breiter Basis, sondern zum Teil mit dünnen Sehnen. Dasselbe gilt von einer Portion des *Extensor tibiae*. Weitere Einzelheiten sind aus Abb. 30 zu entnehmen.

IIIfl.p.sup. An der Sehne des Krallenbeugers greifen in der Tibia noch zwei Muskeln an (*Flexor praetarsi inferior primus* und *secundus*), die bei der fünften Larve dicht beieinander liegen. Bei der Imago sind sie weit auseinander gerückt, der eine auf die Streckseite, der andere auf die Beugeseite der Tibia.

IIIext.t, IIIfl.t₁₋₅. Zu diesen Muskeln kommt noch ein mit langer Sehne an der Basis des ersten Tarsengliedes angreifender *Extensor tarsi* und eine Gruppe von fünf Flexoren des Tarsus, die, weit distal an der Tibia beginnend, an die dem Angriffspunkt des *Extensor* entgegengesetzte Seite der Basis des ersten Tarsengliedes gehen (Sohlenseite), Einzelheiten siehe Abb. 30.

Im Vergleich zum Mesothorax von *Psylla* oder auch zum Metathorax von *Apsylla* erscheint der Metathorax von *Psylla* in hohem Grade abgeleitet, insbesondere was die Sternopleuralregion und die Hüfte betrifft. Wie die Umwandlung im einzelnen zu verstehen ist, soll weiter unten gezeigt werden, vorläufig ist folgendes festzuhalten:

Der Metathorax von *Psylla* zeigt einerseits Reduktionserscheinungen (Tergum, Flügel), andererseits eine extreme Steigerung einzelner Eigenschaften. Das erstere ist eine den Homopteren allgemein zukommende Eigenheit, das letztere ist, wie *Apsylla* zeigt, eine mit dem Auftreten des Sprungvermögens zusammenhängende Neuerwerbung der Psylliden.

Die Sprungmuskeln gehen ausschließlich von der Furca aus, die für den Sprung ausschlaggebende Bewegung des Beines geschieht im Hüft-Trochantergelenk; das erstere trennt die Psylliden scharf von den gleichfalls springenden Cicadinen, deren Sprungmuskeln von der Pleura und dem Tergum zur Trochantersehne gehen (siehe Abb. 35 *g, h*).

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten die Organisation der Larve und der Imago besprochen wurde, kann im folgenden zunächst ein Bild von der Funktion des Thorax entworfen werden, wobei die Flugmechanik in den Hintergrund gestellt werden kann, da sie aus dem Vor-

stehenden und dem, was über den Flug von *Cicada* bekannt ist, zur Genüge hervorgeht. Da der Hauptwert vielmehr auf den Funktionswechsel der Organe, speziell der Beine, im Laufe der ontogenetischen Entwicklung gelegt wird, kann dann zwanglos ein Kapitel über die im Vorstehenden noch nicht genügend geklärten Entwicklungsvorgänge angeschlossen werden. Den Schluß wird eine vergleichend morphologische Betrachtung bilden.

Die Ergebnisse der morphologischen Betrachtung der Thoraxmuskulatur sind in Tabelle 7 zusammengefaßt (S. 140/1).

C. Die Mechanik des Thorax.

Der Thorax der Imago von *Psylla* hat außer der Bewegung der Flügel und der Beine auch noch die Bewegungen des Labiums zu leisten.

Bei der Larve fällt die Bewegung der Flügel natürlich fort, außerdem spielt aber auch die Beinbewegung eine von der der Imago ganz verschiedene Rolle.

Bewegungslos sitzt die Larve in den sich entfaltenden Knospen. Eng legt sich ihr flacher Körper an die jungen Blättchen, in deren feiner, filziger Behaarung die Beine festgekrallt sind. Das Stechborstenbündel ist tief in die saftreichen Gewebe eingeführt, seine Länge ermöglicht die Erschließung zahlreicher Nahrungsquellen, ohne daß dazu nennenswerte Körperbewegungen nötig sind. Finden solche doch einmal statt, so erfolgen sie sehr langsam und, auf ebener Unterlage zumal, ungeschickt. Die Beine der Larve sind, dieser Umwelt gemäß, mehr Klammerapparate als Gangbeine. Das kommt in der primitiven Gliederung, in der Ausbildung eines großen Pulvillus und nicht zuletzt in der Beinstellung zum Ausdruck.

Ganz anders die Imago. Wohl ist auch sie ausschließlich auf pflanzliche Kost angewiesen, aber während die Larve monophag ist und während des ganzen Larvenlebens auf einem und demselben Baum bleibt (wie scheinbar durchweg die Psyllidenlarven), führt die Imago ein umherschweifendes Leben und hält sich durchaus nicht bloß an die Nährpflanze ihrer Larve. Dabei spielt die Kriechbewegung eine sehr untergeordnete Rolle, im einfachen Gang auf ebenem Boden ist die Imago ziemlich ungeschickt, da die Hinterbeine auf gleichsinnige und gleichzeitige Bewegungen eingestellt sind. Der Sprung und der Flug, in der Regel eine Kombination von beiden, sind die hauptsächlichsten Bewegungsformen der Imago. Jede mechanische Störung macht das an der Pflanze sitzende Tier sprunghaft, erfolgt ein zweiter Reiz, so schnellen es die Hinterbeine nach hinten oben in die Luft, die Flügel werden ausbreitet und das Tier ist verschwunden.

Diese so verschiedenen Bilder, die wir bei der Larve und der Imago finden, entstehen aus dem gleichen Material, die notwendigen Verschie-

bungen erfolgen unter der Haut des letzten Larvenstadiums, ohne daß dieses in ein Ruhestadium eingeht, und sind mit der Häutung fertig.

1. Die Beinmechanik der Larve.

Die Beine der Larve entsprechen sämtlich annähernd dem Schema Abb. 32 a. Die Hüfte ist einer leichten rollenden Bewegung um eine senkrecht zur Medianebene liegende Achse fähig, alle anderen Bewegungen vollziehen sich um Achsen, die parallel zur Medianebene liegen, d. h. die Beine vermögen von oben nach unten zu schwingen. Sind sie in Beugstellung, so vermag das Rollen der Hüfte zudem noch eine geringfügige Bewegung der Beinspitze von vorn nach hinten zu veranlassen. Auf der letzten Bewegung beruht der Gang, auf der ersten das Anklammern. Die Kombination von beiden ergibt eine bescheidene Kletterfähigkeit. Eine durch die eigenartige Lage der Coxalmuskeln ermöglichte Rollung des Femur in der Coxa ergänzt die geringe Beweglichkeit der Hüfte. Sehr gering sind die Unterschiede in der Stellung der drei Beinpaare, das erste und das dritte bewegen sich, da die Hüftachsen etwas nach vorn bzw. hinten gedreht sind, in Ebenen, die nicht ganz senkrecht zur Medianebene stehen. Diese verschiedene Richtung der Schwingungsebenen der Beine ist ein allen Hexapoden gemeinsames Merkmal, sie ist bei der *Psylla*-Larve sehr wenig auffallend, die Flexion des Femur kommt daher für die Lokomotion kaum zur Auswirkung, dafür kann sie sich beim Anklammern voll auswirken (siehe auch S. 111).

2. Die Beinmechanik der Imago.

Beim *Mittelbein* der Imago ist daran kaum etwas geändert. Wohl ist die Bewegung der Hüfte freier, das Bein durch zahlreichere Gelenke gegliedert, seine Richtung ist aber doch wesentlich lateral, allerdings mit einer leichten Neigung nach hinten (Abb. 32 d). Der größeren Freiheit der Hüfte entspricht eine reichere Hüftmuskulatur, die, am Vorder- und Hinterrand der Hüfte angreifend, eine Scharnierbewegung der Hüfte um ein zur Längsachse des Körpers nur wenig schief gestelltes Gelenk erlaubt. Die Gelenkreihe des Beines liegt wie bei der Larve (Abb. 32 a—d) annähernd parallel zur Längsachse.

Das Mittelbein ist ein typisches Stützbein, seine leichte Drehung nach hinten macht es auch zur Lokomotion geeignet, es ist daneben noch Schiebbein.

Das Vorderbein, stark nach vorn verdreht und infolge ganz anderer Artikulation der Hüfte mit dem Stamm auch im Rumpfgelenk nach vorn lateral schwenkbar (Abb. 32 e) ist dagegen ein typisches Zugbein. Die Gelenkreihe des Beines bildet, ebenso wie die Verbindungsachse der beiden Hüftgelenke (pleural und trochantinal) einen spitzen Winkel zur Längsachse des Körpers.

Ist also für die Lokomotion das Vorderbein ein Zugbein, so kann es, wenn der Kopf und das Labium mit dem Prosternum durch die ins Pflanzengewebe versenkten Stechborsten festgelegt ist, auch zum Abstemmen von der Unterlage gebraucht werden und so die Stechborstenmuskeln beim Herausziehen des Borstenbündels unterstützen. Die eigentümliche Lage des Labiums erleichtert eine derartige Wirkung der Vorderbeine ungemein (siehe auch WEBER 1928).

Was schließlich das *Hinterbein* betrifft, so nimmt es eine Sonderstellung ein, es ist ein *Sprungbein* ganz besonderer Art, es schiebt nämlich den Körper nicht nach vorn oben, sondern es schleudert ihn nach hinten oben. Mechanisch erklärt sich das folgendermaßen: Die Gelenkreihe des Beines liegt nicht, wie das bei den meisten Insekten der Fall ist, in spitzem Winkel zur Längsachse des Körpers, sondern, wie Abb. 32 c zeigt, senkrecht zu ihr. Die Hüfte ist, kaum beweglich, mit dem Sternum und der Pleura verbunden, eine Schwenkung des Femur in der Horizontalebene ist daher schlechthin unmöglich. An ihm, bzw. an dem mit ihm verbundenen Trochanter greifen ja auch nur die zwei großen Sehnen an, die nur ein Schwingen des Femur in einer Sagittalebene ermöglichen (*TrS*, *m.cox₃*). Die Rotationsbewegungen, die der Femur gegenüber dem Trochanter auszuführen vermag, können zwar die Tibia, wenn sie zum Femur im Winkel steht, schwenken und dadurch die Richtung des Sprunges etwas beeinflussen, nicht aber die Stellung der Femurachse zum Körper ändern.

Es ist also beim Hinterbein eine Abnahme der Bewegungsmöglichkeiten, selbst der Larve gegenüber, mehr noch aber den anderen Beinen der Imago gegenüber zu verzeichnen, die allerdings Hand in Hand geht mit einer größeren Reichweite der Trochanterbewegung und dem parallel, mit einer außerordentlichen Verstärkung gewisser Muskelgruppen. Durch die eigentümliche, infolge der fehlenden Hüftrollung starre Lagerung der Gelenkreihe des Beines (Abb. 32 c) ist die Wirkung dieser Muskeln auf eine Schwingung des Beines in einer zur Medianebene parallelen Ebene beschränkt. Die starken Muskeln liegen, auch im Bein selbst, durchweg auf der Beugeseite, ihre gleichzeitige Kontraktion bewirkt einen Schlag der Beinspitze gegen den Boden, der das Tier wohl vom Boden abschnellt, aber wie man sowohl am lebenden Tier beobachten, wie aus den Beinstellungen des toten schließen kann, nicht nach vorn, sondern nach hinten. Im Schema Abb. 32 f sind solche Beinstellungen eingezeichnet, die gestrichelt eingetragene ist beim toten Tier außerordentlich häufig, oft ist sogar die Tibia noch erheblich dichter an den Femur herangezogen.

Biologisch bietet die geschilderte Form des Sprunges dem Verständnis keine Schwierigkeiten, denn bei dem meist an der Unterseite von Blättern sich aufhaltenden Tier ist es naturgemäß ganz gleichgültig, in welcher Richtung der Sprung es entführt, da ja ohnehin stets die Flügel

als Fallschirme eingreifen. Es scheint sogar möglich, daß der Schlag der Hinterbeine gegen die Unterlage nicht allein ein einfaches Abschnellen von derselben, sondern ein Überschlagen in der Luft bewirkt, wobei das von der Unterseite eines Blattes oder von einem annähernd senkrecht stehenden Zweig abgesprungene Tier sofort in normale Flugstellung gelangte. Leider läßt sich das direkt nicht beobachten, da der ganze Vorgang sich zu schnell vollzieht.

3. Die Flugmechanik.

Der Flug, der sich in der Regel an den Sprung anschließt, ist in den Grundzügen schon besprochen und auch von anderen Insekten her bekannt. Insbesondere kann ich auf meine Arbeit über *Aphis* verweisen, bei der die Flugmechanik in den meisten Zügen sehr ähnlich ist wie bei *Psylla*. Nur in der Art der Hebung des Vorderflügels (siehe oben S. 132) unterscheiden beide Formen sich erheblich, in diesem Punkte ähnelt *Psylla* mehr *Cicada* (siehe auch hierzu WEBER 1928).

4. Die Bewegung des Kopfes gegen den Thorax.

Hier soll nochmals festgestellt werden, daß das Labium funktionell ein Anhang des Prosternums geworden ist und daher von dessen Muskulatur bewegt wird. Diesem engen Zusammenschluß in der Sternalregion entspricht eine deutliche Trennung von Kopf und Thorax in der Tergalregion, beides im Gegensatz zu *Aphis*, wo der Kopf tergal enger mit dem Thorax zusammenhängt als sternal. Dementsprechend ist bei *Aphis* die tergale Verbindung zwischen Pro- und Mesothorax lose, bei *Psylla* fest, bei ersterer geschieht die Bewegung der tergalen Teile des Kopfkomplexes hauptsächlich durch gegenseitige Verschiebung des Pro- und Mesonotums, bei letzterer durch Verschiebung des Epicraniums gegen das Pronotum.

D. Die Entwicklung des Thorax.

Die Abänderungen, die die einzelnen Thoraxsegmente während des Larvenlebens bis zur vorletzten Häutung erfahren, wurden oben schon dargelegt, es bleibt noch übrig, die tiefergreifenden Wandlungen, die sich im letzten Larvenstadium und während der letzten Häutung vollziehen, klarzulegen. Dabei kann die Flügelbildung zurückeretretet, weil sie bei *Psylla* annähernd gleich ist wie bei anderen hemimetabolen Insekten. Es bleiben dann noch, abgesehen von Einzelheiten, von parallel dem oben geschilderten Funktionswechsel eintretenden Wandlungen im Bau der Beine und der sie tragenden sternal-pleuralen Partien sowie die Änderung der ganzen Körpergestalt.

Vergleicht man an Hand der Abb. 18 und 31 Querschnitte durch den Mesothorax des vierten und des fünften Larvenstadiums, so sieht man, daß bei letzterem der Körper schon viel weniger flach ist als beim ersteren. Gleichzeitig sieht man, wie unter den dicken Flügelscheiden sich die

dünnen, noch stark gefalteten Flügeln und darunter die Pleuren der Imago anlegen. Auch die Pleuren sind zunächst noch gefaltet, erst im Augenblick der Häutung nehmen sie, vermutlich unter dem Einfluß des Blutdruckes, ihre endgültige Gestalt an und erhärten dann. Die Bildung der Pleuren ähnelt also der Flügelbildung, die Hypodermis legt sich unter der alten Cuticula in Falten und vergrößert so ihre Oberfläche. Gleichzeitig treten die bei der Larve von der Furca nach den Körperwänden gehenden Muskeln, die bei der Larve eine große Rolle spielen, zurück, die beiden *zm* des Mesothorax vereinen sich. Die beiden *ism* des Mesothorax (Abb. 31 *d, e*), die bei der vierten Larve am Tergum selbst angriffen, wandern an die Rückseite des als quere Hypodermisfalte vom Rücken her sich bildende Mesopostphragma, wobei sich in der Tat ihre Angriffsstelle der Hypodermis gegenüber nicht verschiebt. Man fühlt sich versucht zu sagen, sie bilden durch ihren Zug das Phragma, denn sie bleiben, da sie am Schluß des Prozesses am ventralen Ende des Phragmas angreifen, trotz der Erhöhung des Körpers gleich lang und haben also sozusagen das Phragma zu sich heruntergezogen. Natürlich wäre aber eine solche Wirkung der Muskeln nur dann als nachgewiesen zu betrachten, wenn man, in den normalen Entwicklungsgang operativ eingreifend, vor der Bildung des Phragmas die Verbindung zwischen den Muskeln und dem Tergum löste. Solche und ähnliche Eingriffe ließen sich vielleicht an größeren Insekten mit Erfolg ausführen und versprächen exakt begründete interessante Einblicke in die Abhängigkeit des Skeletts von der Muskulatur. (Die Larven von *Psylla* sind leider zu klein für derartige Arbeiten.)

Wir dürfen indessen nicht vergessen, daß selbst wenn es gelingen sollte, die Bildung eines bestimmten skelettalen Teiles durch die direkte Wirkung eines Muskels nachzuweisen, der Entwicklungsprozeß nicht einmal in diesem einen Punkt seines Geheimnisses beraubt wäre, denn man würde sich dann sofort fragen müssen, warum der betreffende Muskel nicht schon beim letzten Stadium in dem Sinne gewirkt hätte. Mit anderen Worten, auch dann müßten noch Entwicklungsimpulse vorausgesetzt werden, die zu einem bestimmten Zeitpunkte die Wirkung des Muskels auslösten und die sich als solche einer mechanischen Erklärung, jedenfalls vorläufig, entzögen. Dazu kommt noch folgendes:

Ähnlich wie das Phragma bildet sich auch die Metafurca. Hier hat man den Eindruck, daß die *IIIism* die Furca emporziehen, denn diese verwandelt sich, wie Abb. 31 *g* zeigt, indem die larvale, normal gebaute Furca deformiert wird (die *IIIzm* verschwinden dabei), durch Einstülpung der sternalen Hypodermis zu dem riesigen, kompliziert gebauten Gebilde, das den Metathorax der Imago auszeichnet. Dabei wird auch die Trochantersehne, die mit der Furca durch den Beinmuskel *bm*₂ verbunden ist, entsprechend weiter eingestülpt und erreicht die Größe und

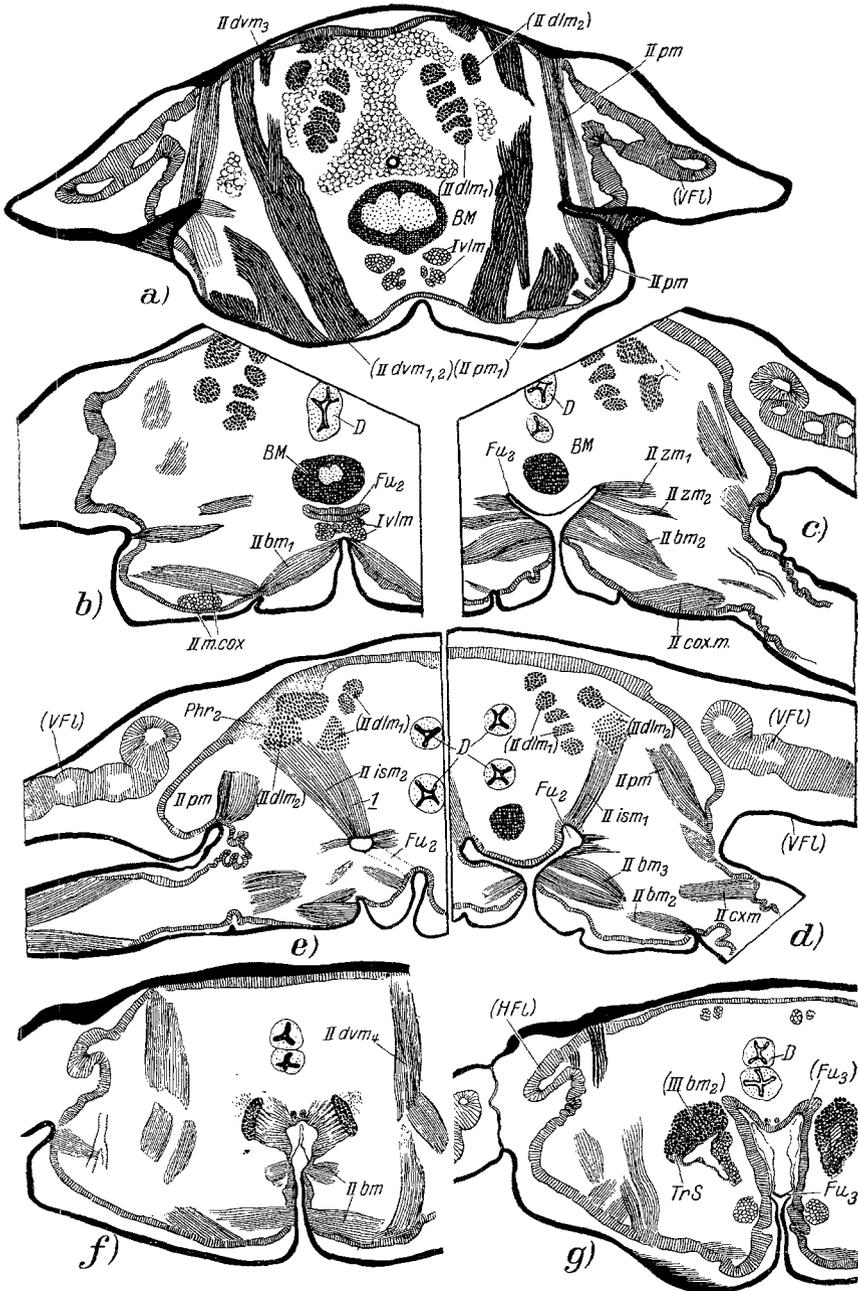


Abb. 31. *Psylla mali*, Larve 5. Stadium, einige Zeit vor der Häutung zur Imago. Querschnitt durch den Meso- und Metathorax. a-e Mesothorax, f-g Metathorax. Larvale Cuticula schwarz; atypische Muskeln dunkel, typische hell. Imaginale Epidermis schraffiert.

Form, die oben geschildert wurde. Im Metathorax müßten also, wenn von einer Muskelwirkung überhaupt die Rede sein sollte, die *ism* trotz gleicher Lage ganz anders wirken wie im Mesothorax, was wiederum nur dadurch erklärbar wäre, daß bestimmte Impulse unter ganz bestimmten Voraussetzungen die Entwicklungsvorgänge regelten. Mit einem Ausdruck v. UEXKÜLLS könnte man sagen, die Entwicklungsvorgänge im ganzen bleiben übermaschinelle Vorgänge, wenn auch an ihnen einzelne hintereinander geordnete maschinelle Vorgänge unterschieden werden können. Das Übermaschinelle ist eben die Ordnung.

Die Furca des Mesothorax kann fast unverändert von der Imago übernommen werden, hier handelt es sich also um einen einfachen Häutungsvorgang.

Sehr erheblich sind die Änderungen, die sich an den Beinen und ihrer Muskulatur vollziehen, sie sind in Abb. 32 im Schema dargestellt, ein Teil der Vorgänge ist auch aus Abb. 19 zu entnehmen. Am meisten verändern sich die Hinterbeine, am wenigsten die Mittelbeine, es ist daher zweckmäßig, mit den ersteren zu beginnen.

Vergleicht man den Grundriß des larvalen Hinterbeines (Abb. 32 *a*) mit dem des imaginalen (*c*), so fällt zunächst die oben schon erwähnte Änderung in der Richtung der Gelenkreihe des Beines auf. Das Bein der Imago erscheint gegenüber dem der Larve im Trochantergelenk oder besser dicht proximal vom Trochantergelenk um 90° gedreht. Mit anderen Worten, die Hüfte hat in ihrem distalen Teil eine Torsion um 90° erlitten. Die Richtung dieser Torsion ist aus der Lage der Muskeln des Beines ohne Schwierigkeit zu ermitteln und in Abb. 32 *a* durch einen Pfeil angedeutet. Sieht man nun zunächst vom Bein der Imago ab und denkt sich das Bein der Larve unter Beibehaltung der Muskelansätze in der angegebenen Weise um 90° verdreht, so erhält man das Bild 32 *b*. Man sieht, vom Femur distalwärts bleiben alle Muskeln und Gelenke in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen unverändert, proximal vom Femur dagegen müssen sich in der Muskulatur erhebliche Änderungen vollziehen. Unverändert bleiben nur bm_1 und $_3$, deren Angriffsflächen am proximalen Hüfttrand von der Drehung nicht berührt werden. Die Angriffsfläche des bm_2 , die Trochantersehne also, muß bei der Drehung nach vorn wandern, wobei die Länge des Muskels nicht wesentlich geändert wird. Der $m.cox_3$ muß sich erheblich verkürzen, oder anders ausgedrückt, die Drehung muß mit der Kontraktion des $m.cox_3$ konform sein. Dagegen müßten der $m.cox_2$ und ebenso zwei Portionen des $m.cox_1$ (*b* und *c*) stark gedehnt werden, wogegen $m.cox_1a$ sich wie $m.cox_3$ verhielte.

Vergleicht man nun mit der durch Konstruktion gewonnenen Abb. 32 *b* den Grundriß des imaginalen Beines, so erkennt man, daß der $m.cox_3$, dessen Kontraktion der Drehung konform ist, ebenso wie der gleich sich verhaltende $m.cox_1a$ in der theoretisch erforderlichen Lage erhalten ge-

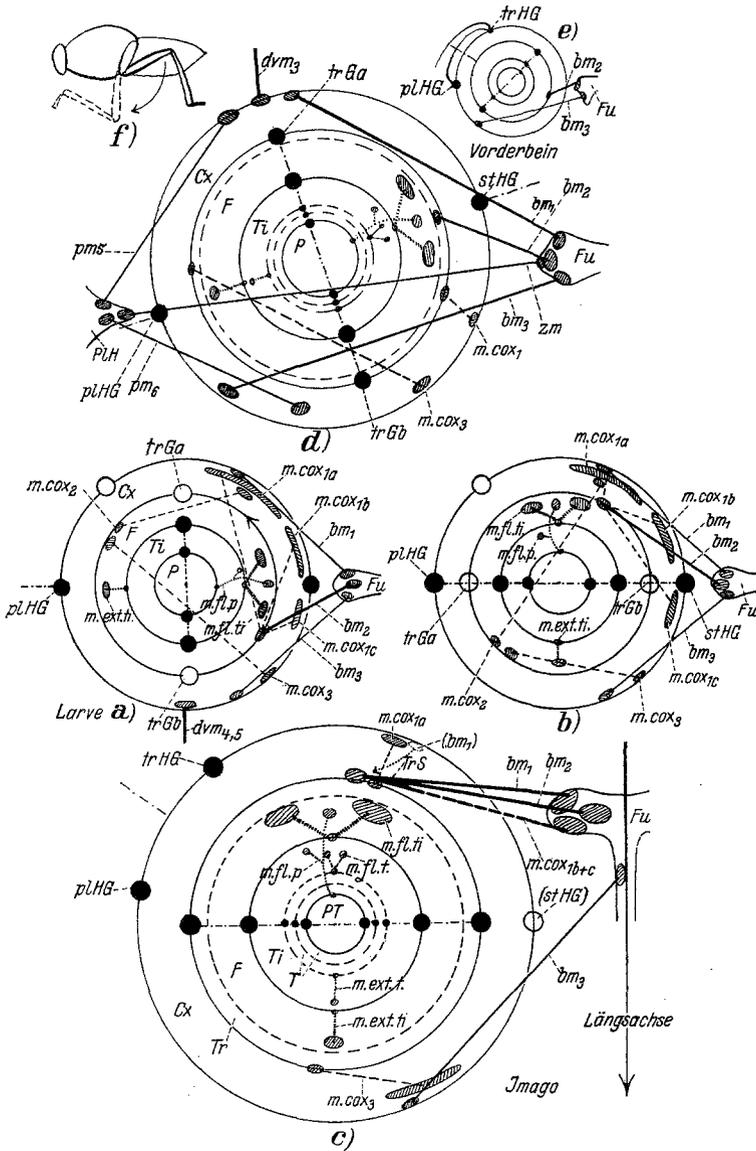


Abb. 32. Grundrisschemata der Beine von *Psylla*. Die Grundrisse sind entstanden, indem der Prätersus als kleiner Kreis gezeichnet wurde; um ihn sind dann die proximalen Ränder der folgenden Beinlieder als konzentrische Kreise nacheinander eingetragen; der äußerste Kreis ist also die Hüfte; die sekundären Trennungslinien gestrichelte Kreise. Neben dem Bein ist jeweils noch die Furca und teilweise der Pleuralhaken eingezeichnet. Funktionierende Gelenke sind als schwarze Kreise, nicht funktionierende als weiße Kreise eingetragen. Die Muskeln sind nur als gerade Strecken eingezeichnet, welche die schraffierten Ursprungs- und Angriffsstellen miteinander verbinden. Sternale und pleurale Muskeln ausgezogen, Coxalmuskeln gestrichelt, eigene Muskeln des Beins punktiert. Drehungsachsen strichpunktiert. a) linkes Hinterbein der Larve. b) konstruiertes Resultat der Femurdrehung (s. Text). c) linkes Hinterbein der Imago. d) linkes Mittelbein der Imago. e) linkes Vorderbein der Imago. f) Schema der Beinstellung vor und nach dem Sprung.

blieben ist. Der $m.cox_2$ ist, statt sich in der theoretisch erforderlichen Weise zu dehnen, verschwunden. Auch bm_3 ist erhalten geblieben, dagegen sind die Muskeln bm_1 und $m.cox_1b$ und c erheblich verändert, doch ist diese Veränderung sicher nicht allein auf die geschilderte Drehung des Beines zurückzuführen, hängt vielmehr mit der Sonderausbildung des bm_2 und der Furca zusammen. Wie zu erwarten war, ist der bm_2 erhalten geblieben, seine Angriffsstelle am Trochanter ist bei der Drehung von der Medialeseite nach vorn gewandert, der Muskel ist als Flexor des Trochanterofemurs nach wie vor der Antagonist des $m.cox_3$. Er greift aber nicht mehr wie bei der Larve an einer kurzen Sehne an, sondern vom Trochanter aus hat sich gleichzeitig mit der Umbildung der Furca die ungewöhnlich starke Trochantersehne der Imago eingestülpt; die Muskeln $m.cox_1b$ und c , die ja schon bei der Larve (Abb. 20) mit an der hier noch kurzen Trochantersehne angreifen, sind mit auf die imaginale Sehne hinaufgerückt und ihre Ursprungsstellen sind gleichzeitig im Zusammenhang mit der Reduktion der ihnen bei der Larve als Ursprungsfläche dienenden medialen Hüftfläche an die Furca gewandert. Umgekehrt hat die Einstülpung der Trochantersehne auch den bm_1 , der ursprünglich am Hüfttrand angriff, mit zum Trochanterrand herabgezogen und seinen Angriffspunkt schließlich auf die Basis der Sehne verlegt, während seine Ursprungsstelle nach wie vor die Furca ist. Damit ist die Erklärung dafür gegeben, daß ein ursprünglicher Beinmuskel (bm_1) unterhalb von einem ursprünglichen Coxalmuskel ($m.cox_1b, c$) an der Trochantersehne angreift und es ist wieder einmal bestätigt, daß die *Ausbildung von Innenskelettstücken Angriffspunkt und Zugrichtung eines Muskels erheblich ändern kann*, ohne daß darum der Angriffspunkt, morphologisch betrachtet, sich zu verschieben braucht.

Bei der Entwicklung der Hinterhüfte spielen also drei Vorgänge eine Rolle: *Drehung des distalen Hüftteiles um 90° , wobei das ganze Bein sich mitdreht, Reduktion eines Teiles des Hüfttringes und Einstülpung der Trochantersehne*. Dabei und bei der Umwandlung der Furca verändern sich auch die Muskeln bis zur Unkenntlichkeit. Nur die konstruktive Wiederholung der Vorgänge ermöglicht es, die Muskeln der Imago und der Larve zu identifizieren, denn die wirklichen Vorgänge sind zu verwickelt, als daß sie sich vollständig analysieren ließen. Die ungemein starke Faltung der Hypodermis bei der Bildung der imaginalen Hüfte macht es unmöglich, selbst auf Schnittserien alle Einzelheiten zu erkennen. Was also bei der Bildung der Furca und auch der Trochantersehne sich leicht am Präparat nachweisen läßt, die ununterbrochene Folge von Faltungs- und Wachstumsprozessen (Abb. 31 *f, g*) muß bei der Hüftentwicklung lückenhaft bzw. teilweise konstruktiv bleiben.

Vergleicht man die Entwicklung der Mittelhüfte mit der der Hinterhüfte (Abb. 32 *a—d, c*), so erkennt man, daß hier viel einfachere Verhält-

nisse vorliegen. $bm_{1, 2}$ und 3 bleiben hier in der ursprünglichen Form erhalten, die Coxalmuskeln werden reduziert, wandern aber nicht von der Coxa ab.

Bei der Vorderhüfte schwindet der bm_1 und die Artikulation ändert sich insofern als das trochantinale Gelenk an Stelle des sternalen tritt. Im übrigen findet hier eine Drehung der Gelenkreihe des Beines statt, die bei der Larve schon angedeutet ist, bei der Imago aber deutlich zum Ausdruck kommt (Abb. 32 e) und an der sich auch die Hüfte mit beteiligt.

Die Entwicklung der Beine selbst und ihrer eigenen Muskulatur ist bei allen drei Paaren gleich und wurde in den Grundzügen oben schon klargelegt. Die neue Beinspitze wird (Abb. 19) jeweils innerhalb des Tibiotarsus angelegt, die Haut des neuen Beines ist stark gerunzelt, da das Bein ja vor der Häutung kürzer ist als das alte. Das Interessante bei diesem ganzen Vorgang, bei dem das neue Bein schon lang vor der Häutung innerhalb des alten sichtbar wird, ist die Tatsache, daß die Muskeln, die natürlich innerhalb des neuen Beines liegen, zunächst noch durch dessen Haut hindurch auf die alte Cuticula einwirken können. Es geschieht dies auf zweierlei Art:

Für die *eine* ist der *M. flexor praetarsi* charakteristisch (Abb. 19 und 33 c). Hier steckt die (ursprünglich hohle) alte Sehne des Muskels noch in der hohlen, schlauchförmigen neuen und ist mit dem Muskel bzw. dem im Muskel steckenden Teil der neuen Sehne bis zur Häutung fest verbunden. Erst bei der Häutung löst sich die alte Sehne von der neuen und wird aus der letzteren herausgezogen.

Die *zweite* Art stimmt prinzipiell mit der ersten überein, nur tritt an Stelle der Sehne eine beliebige Stelle der Cuticula. Die Hypodermisfasern, die den Muskel mit der alten Cuticula verbinden, treten hier durch die neue Cuticula hindurch, die Loslösung erfolgt auch hier erst im Augenblick der Häutung, während ringsum sich die neue Cuticula längst von der alten gelöst hat.

Der letztere Fall findet sich auch bei sämtlichen Körpermuskeln, die im Larvenleben schon funktionieren, bei allen typischen Muskeln also. Die atypischen Muskeln dagegen, die im Larvenleben noch nicht funktionsfähig sind, wie zum Beispiel der *M. flexor tarsi* (Abb. 19) oder der *Idm_{1, 2}* im fünften Larvenstadium (Abb. 31 a) treten mit der alten Cuticula gar nicht in Beziehung, ihre Ansatzstellen lösen sich gleichzeitig mit den sie umgebenden Flächen von ihr ab.

Hier sind noch einige Entwicklungsvorgänge zu erwähnen, die an der Beinmuskulatur von *Psylla* beobachtet wurden und die zeigen, was für Änderungen der Muskeln auch bei der Phylogenese möglich sind. Denn man mag sich zum biogenetischen Grundgesetz stellen wie man will, das eine muß man jedenfalls zugeben, daß Vorgänge, die bei der onto-

genetischen Entwicklung möglich sind, auch in der Phylogenese sich vollzogen haben können.

a) Gliederung eines Muskels durch eine entstehende Gelenkfalte in zwei hintereinander gelegene Muskeln. Beispiel: Der *M. flexor tibiae* der vierten Larve, von dem bei der fünften Larve während der Bildung des

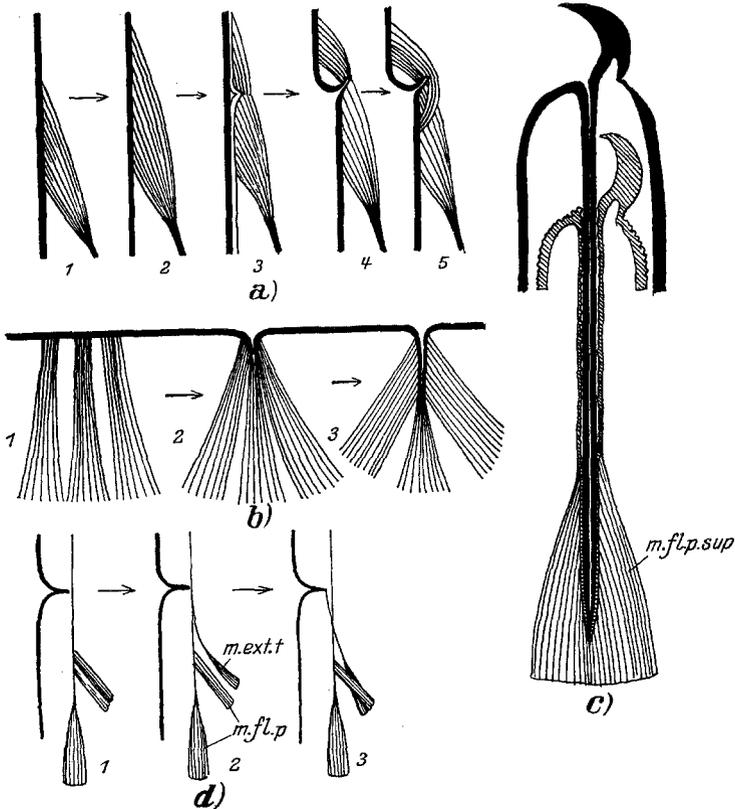


Abb. 33. Schemata der Entwicklung einiger Muskeln von *Psylla*. Erklärung im Text S. 153/4.

Trochanter-Femurgelenks der *M. rot. fem.* in der in Abb. 33 a dargestellten Weise abgeschnürt wird.

b) Vereinigung mehrerer, nebeneinander an einem Sklerit angreifender Muskeln auf eine Sehne. Beispiel *bm₂* und *m.cox_{1a-c}* bei der dritten und vierten Larve (Abb. 33 b).

c) Komplikation des Falles a. Zerlegt wird die Sehne, die dem neugebildeten Gelenk anliegt. Beispiel: Bildung des *M. extensor tarsi* aus dem *M. flexor praetarsi inferior* bei der fünften Larve (Abb. 33 d).

E. Allgemeines zur Morphologie des Thorax.

Nachdem im vorstehenden die einzelnen Segmente nach ihrem Aufbau und ihrer Ontogenese untersucht wurden, sollen im folgenden die einzelnen Regionen der verschiedenen Segmente vergleichend betrachtet werden. Dabei können gleichzeitig die wichtigsten Ergebnisse des speziellen Teiles übersichtlich zusammengestellt werden.

Zunächst ist noch zu erwähnen, daß *Psylla* keinen Beitrag zur Kenntnis der Halsregion, des „Mikrothorax“ VERHOEFFS liefert. Wohl sind in Gestalt von kurzen paarigen Fortsätzen der Proepisterna Reste der Kehlpfatten gefunden worden, doch ist die Deutung dieser Teile, da die Muskulatur keine Anhaltspunkte liefert, nicht ganz sicher.

1. Die Terga.

Unter den Terga zeigt das Pronotum den einfachsten Aufbau, es ist ungeteilt und also ein gewöhnliches, wenn auch stark reduziertes Halschild. Die Reduktion finden wir auch bei den Aphiden, *Cicada* ähnelt insofern den Heteropteren mehr, als das Pronotum groß und daher einem wirklichen Halsschild ähnlich ist. Daß das Pronotum bei den Membraciden sogar eine ganz ungewöhnliche Größe erlangen kann, ist bekannt, über die biologische Bedeutung dieser Vergrößerung wissen wir, außer vagen Vermutungen, nichts.

Auch das Metatergum ist reduziert, doch lassen sich die für das flügeltragende Tergum charakteristischen Abschnitte an ihm wohl unterscheiden. Nur ein Präscutum fehlt, wie das gewöhnlich bei Segmenten der Fall ist, bei denen das vorhergehende Phragma, in diesem Falle also das Mesopostphragma, eng an das vorhergehende Segment angeschlossen ist (siehe WEBER 1924, SNODGRASS 1927). Es muß auffallen, daß das stark reduzierte Metanotum trotz der Reduktion in gewissen Einzelheiten (Bau des vorderen Tergalhebels, Zurückdrängung des Scutellums, laterale Wülste des Scutellums) auffallend dem Mesonotum ähnelt. Da die Funktion der beiden Terga völlig verschieden ist, kann dieser einheitliche Habitus nicht kinematisch erklärt werden. Ich sehe darin einen Beweis gegen die von VOSS vertretene Theorie von der restlosen kinematischen Bedingtheit des Chitinskeletts.

Sehr wohl ausgeprägt sind die Unterabteilungen beim Mesotergum. Dieses ist, besonders was das Notum anbelangt, ein ziemlich typisch ausgebildetes flügeltragendes Tergum und mit dem Mesotergum von *Aphis* daher wohl vergleichbar. Führen wir an Hand der Abb. 34 einen Vergleich zwischen dem Mesonotum von *Aphis*, *Psylla* und einem primitiven geflügelten Insekt, einer Perlide, durch, so erkennen wir, daß *Aphis* zwar in einigen Punkten primitiver scheint als *Psylla* (Tergalhebel *THa*, hinteres Tergalgelenk *hGF*), daß aber in anderen Punkten (Tergalarm *TA*, sekundäre Naht des Scutums *Na*) *Aphis* zweifellos nicht nur *Perla*,

sondern auch *Psylla* gegenüber sekundär abgeändert erscheint. Dem Polster Po_1 von *Psylla* entspricht bei *Aphis* eine Sehnenkappe SK , von der ein Pleuralmuskel zum Flügelgelenk geht. Dieser Muskel scheint für die Homopteren typisch zu sein.

In einem Punkte entfernt sich *Psylla* besonders weit von *Aphis*, nämlich in der Ausbildung des Postphragmas. Dieses ist bei *Aphis* gelenkig mit dem Epimerum verbunden, bei *Psylla* ist es von ihm überhaupt nicht deutlich abgesetzt. Das hängt mit der ungewöhnlichen Verstärkung des $IIdlm_2$ zusammen und mit der Rolle, die dieser Muskel bei *Psylla* spielt. Bei *Cicada* ist er sehr ähnlich und hier ist denn auch das Phragma ganz ebenso ausgebildet wie bei *Psylla*. Dagegen ähnelt in der Ausbildung des Präscutums *Cicada Aphis* mehr als *Psylla* (vgl. S. 120 und WEBER 1928).

2. Die Pleuren.

Die Pleura ist im Prothorax typisch entwickelt, daß keine Brückenbildung zum Sternum stattfindet oder besser gesagt, daß die ursprüngliche Verbindung abgebrochen ist, hängt mit der eigentümlichen Ausbildung des Sternums zusammen, und diese wieder mit der Verlagerung des Vorderkopfes. Auch die Pleura des Metathorax (Abb. 34) ist, abgesehen davon, daß die Pleuralleiste teilweise verwischt ist, fast schematisch einfach, viel einfacher jedenfalls als die Mesopleura von *Aphis*. Besonders interessant ist, daß *Psylla* (wie *Cicada*) ein typisches Subalare (Par_2) besitzt, im Gegensatz zu *Aphis*. Möglicherweise hängt bei letzterer das Fehlen des Subalare mit der Ausbildung der sekundären Naht des Scutums zusammen (Na), durch die gewisse, unterhalb derselben angreifende pleural-tergale Muskeln Einfluß auf den Hinterrand des Flügels gewinnen. Jedenfalls fehlen mit dem Subalare auch die ursprünglich an ihm angreifenden epimeralen direkten Flugmuskeln, die bei *Cicada* und *Psylla* ebenso wie bei *Perla* typisch entwickelt sind. Auch ein als solches deutlich erkennbares Basalare (Par_1) hat *Psylla*, während bei *Aphis* scheinbar ein solches fehlt. Die Artikulation und Form des Basalare von *Psylla* läßt es aber sicher erscheinen, daß das Pleuralbogenstück von *Aphis*, dessen Deutung mir (1928) unsicher schien, dem Basalare von *Psylla* homolog ist, also tatsächlich ebenfalls ein Episternalgelenkstück darstellt, von dem allerdings die normalerweise an ihm angreifenden episternalen direkten Flugmuskeln abgeglitten sind. In diesen Punkten ist also *Aphis* zweifellos wieder stärker abgeleitet als *Psylla* (vgl. Tabelle 1—6), während im tergalen Teil des Flügelgelenkes *Psylla* sekundär stark verändert scheint.

Was die Metapleura betrifft, so ist sie bei *Psylla* so sehr abgeändert, daß wir uns oben nur durch Heranziehen der primitiveren Gattung *Apsylla* einigermaßen orientieren konnten. Daß diese starke Veränderung nicht etwa mit der Ausbildung von Sprungbeinen zwangsläufig ver-

bunden ist, das beweist die Metapleura der Cercopiden, die nach K. DÖERING zwar sehr groß und stark, aber durchaus typisch ausgebildet ist,

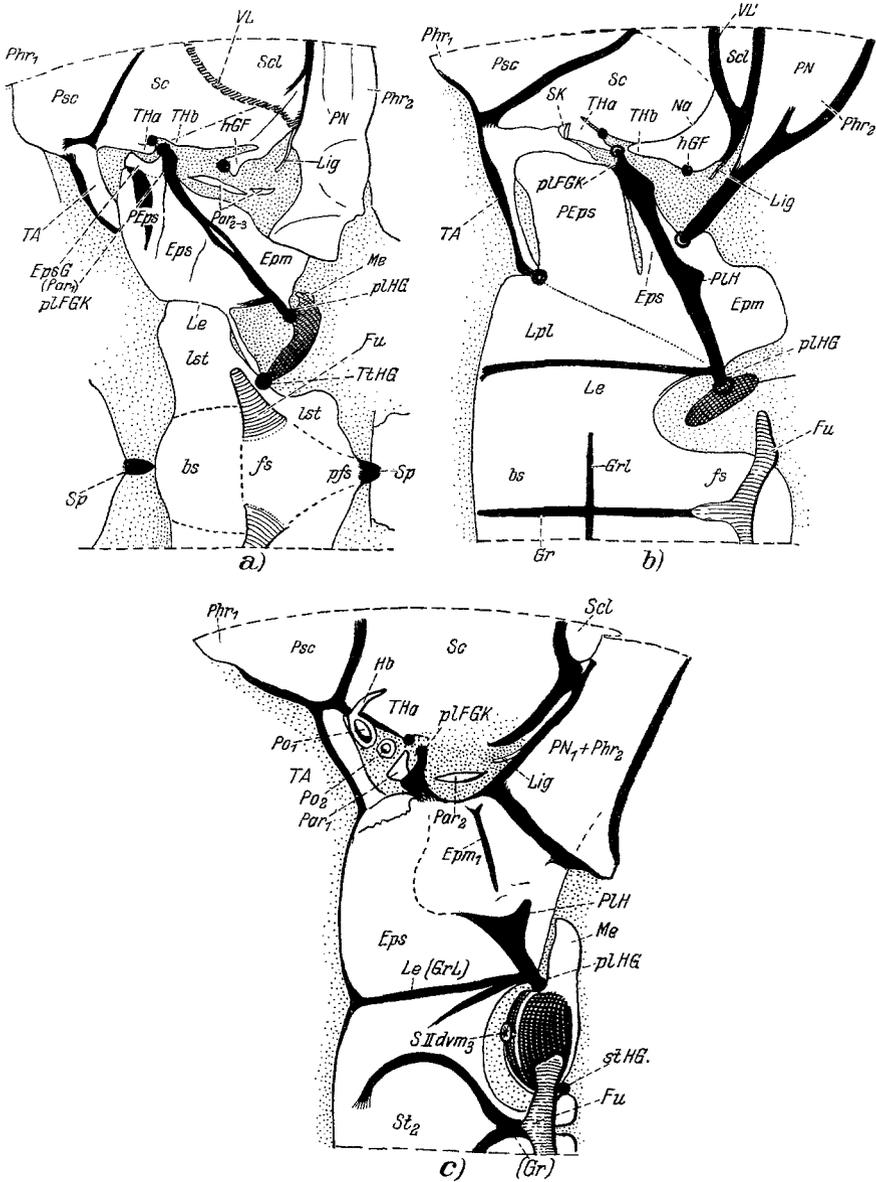


Abb. 34. *a* Perlide. *b* *Aphis fabae*. *c* *Psylla mali*. Schemata des Mesothoraxskeletts. Das Segment ist median durchschnitten, die rechte Hälfte in einer Ebene ausgebreitet, von der Innenseite gesehen. Membranen punktiert, Sklerite weiß, Verdickungsleisten schwarz, Furca schraffiert, Gelenke als schwarze Kreise dargestellt. Innenseite der Hüfte gekreuzt schraffiert.

mit wohl erkennbarer Pleuralleiste und dementsprechend deutlich unterscheidbarem Episternum und Epimerum. Bei den Cercopiden (und Jassiden) gehen aber, wie ich selbst feststellen konnte, die wichtigsten Sprungmuskeln nicht vom Sternum aus wie bei *Psylla*, sondern vom

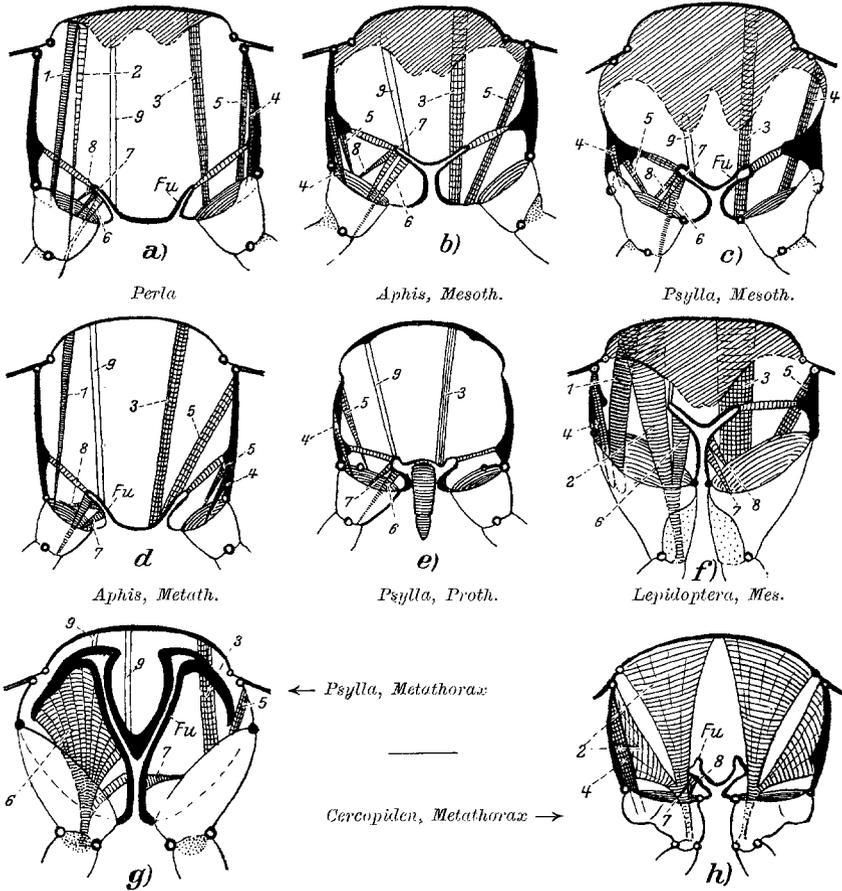


Abb. 35. Schematische Querschnitte durch Thoraxsegmente, von hinten gesehen. In die Schnittenebene sind die wichtigsten Muskelzüge, die Hüften und die Innenskelettgebilde projiziert. Phragmen schief schraffiert, Pleuralleiste schwarz, ebenso Furca, funktionierende Gelenke als leere, untätige als Vollkreise dargestellt, Muskeln mit folgenden Zahlen bezeichnet. 1. Dorsoventraler (epimeraler) Hüftmuskel; 2. Dorsoventraler Trochantermuskel; 3. Dorsoventraler (episternaler) Muskel (indirekter Flugmuskel); 4. Epimeraler Pleuralmuskel; 5. Episternaler Pleuralmuskel; 6. Sternal Beinmuskel bm_2 (Trochantermuskel); 7. Sternal Beinmuskel bm_3 (Hüftmuskel); 8. Sternal Beinmuskel bm_1 (Hüftmuskel); 8. Dorsoventraler Intersegmentalmuskel.

Tergum und der Pleura (Abb. 35 *g, h*). Der dorsoventrale Trochantermuskel, der auch bei den Lepidopteren (Abb. 35 *f*) eine große Rolle spielt, bei *Psylla* und *Aphis* aber völlig fehlt, hat sich bei den Cercopiden erhalten und nach der Pleura hin ausgedehnt. Daß der Muskel nicht nur

bei *Psylla*, sondern auch bei *Aphis* fehlt, und zwar *in allen Segmenten*, scheint die Aphiden und Psylliden einander systematisch zu nähern, doch widersprechen dem andere Eigenschaften, wie oben schon öfters erwähnt. Jedenfalls aber kann eine nahe Verwandtschaft der Cicaden und Psylliden nicht von ihrem ähnlichen Thoraxbau hergeleitet werden, denn wir sehen, daß die Ähnlichkeit in wesentlichen Punkten nur oberflächlich ist und daß speziell die Sprungbewegung bei beiden auf ganz verschiedenen Grundlagen beruht. Soweit meine bisherigen Feststellungen reichen, kann ich dasselbe von den Psylliden und Aleurodiden behaupten. Die Abänderung, die die Metapleura von *Psylla* erlitt und die sie als ein Anhängsel des Sternums erscheinen läßt, hängt also mit der extremen Überentwicklung des Sternums, seines Innenskeletts und seiner Muskulatur sowie der Hüften zusammen. Letztere sind, mit der Mittelhäfte verglichen, relativ viel größer als die der Cercopiden (Abb. 35 *g, h*), der Jassiden und Membraciden und spielen beim Sprung auch eine ganz andere Rolle wie bei diesen.

3. Die Sterna.

Im Metathorax ist bei *Psylla* das Sternum ganz außerordentlich verstärkt (Abb. 35 *g*), allerdings ist es von außen kaum sichtbar. Die Verstärkung zielt ja auch nur darauf ab, die Ansatzstellen für die Beinmuskeln zu vergrößern. So entfaltet sich denn die Furca ganz ungehemmt (wieder im Gegensatz zur Metafurca der Cercopiden, die sehr bescheiden bleibt) und füllt, bis auf einen kleinen medialen Hohlraum, mit den an ihr entspringenden Muskeln zusammen, das Lumen des Segmentes völlig aus.

Demgegenüber erscheint das Sternum des Mesothorax (Abb. 35 *c*), obgleich von ihm auf der Außenseite des Körpers mehr zu sehen ist als vom Metasternum, klein und dem von *Aphis* ähnlich (Abb. 35 *b*). Eine postcoxale Brücke fehlt wie bei diesem und die präcoxale Brücke ist breit. Sie bildet die Ansatzfläche für die dorsoventralen und episternalen Flugmuskeln. Die geringe Breite dieser Brücke im Metathorax ist wohl darauf zurückzuführen, daß die betreffenden Muskeln hier nur wenig Bedeutung haben. Die Brücke dient hier der Festigung des pleuralsternalen Komplexes und ist daher leistenartig verdickt, aber nicht breit. Ähnliches gilt von der im Metathorax von *Psylla* vorhandenen allerdings schwächeren postcoxalen Brücke. Daß eine solche durchaus nicht immer im Metathorax vorkommt, zeigt das Metasternum von *Aphis*, das bei sehr primitivem Bau (Abb. 35 *d*) eine postcoxale Brücke völlig vermissen läßt. Die Ausbildung der postcoxalen Brücke im Metathorax von *Psylla* hängt also wieder mit der Ausbildung der Sprungbeine und speziell der Umgestaltung der Hüfte zusammen (siehe auch den Metathorax der Lepidopteren, WEBER 1928).

Das Innenskelett des Mesosternums von *Psylla* ähnelt dem von *Aphis*. Die ursprünglich (siehe *Perla* Abb. 34 a und 35 a, *Aphis*, Metathorax, Abb. 35 d) getrennten Furcaäste sind bei beiden auf eine unpaare Basis gerückt. Die von der Furca nach vorn gehenden Leisten sind aber, wie Abb. 34 zeigt, bei *Aphis* und *Psylla* verschieden gebaut, auch wohl morphologisch nicht miteinander vergleichbar.

Das Prosternum ist völlig von der Pleura getrennt und, im Zusammenhang mit der Verlagerung des Vorderkopfes, zur Basis des Labiums geworden. Es ist dabei scheinbar völlig ins Innere des Körpers zu liegen gekommen (Abb. 35 e) und als Prosternum fast nur an der von ihm ausgehenden, fast unveränderten Muskulatur zu erkennen. Es scheint, daß das Prosternum der Coccidenweibchen sich ähnlich verhält, die anderen Homopteren zeigen dagegen normale Lage und Ausbildung des Prothorax, *Cicada* hat sogar eine sehr innige pleuralsternale Verbindung.

Eine vergleichende Übersicht über die Morphologie des Skeletts und der wichtigsten Muskelzüge des Thorax von *Psylla* gibt Abb. 35. In ihr sind die morphologischen Resultate des vorstehenden Abschnittes zusammengefaßt. Mit ihrer Hilfe wird es auch leicht möglich sein, den Anschluß an die in meinen früheren Arbeiten behandelten, allgemein morphologischen Fragen zu finden, deren ausführliche Besprechung im Rahmen der vorliegenden Arbeit zu weit geführt hätte, zum Teil auch im Sinne der Ausführungen von S. 101 verfrüht gewesen wäre.

V. Schluß.

Zu den in den drei vorstehenden Abschnitten zusammengefaßten Ergebnissen der Untersuchung des Thorax kommen folgende Ergebnisse der Untersuchung des Kopfes:

In Übereinstimmung mit den Cocciden-♀, im Gegensatz zu den meisten anderen Homopteren, insbesondere auch zu den Aleurodiden, ist bei den Psylliden der *Vorderkopf* auf die Ventralseite gerückt; das Labium ist dabei hinter die Vorderhüften zu liegen gekommen.

Das *Epicranium* ist vom Vorderkopf völlig getrennt und bildet eine scheinbare Kopfkapsel, die die Fühler und Augen trägt und das Cerebralganglion enthält.

Im *Vorderkopf* der Imago sind die *Laminae mandibulares* reduziert und mit seitlichen membranösen Wülsten verschmolzen. Die *Laminae maxillares* bilden die Seitenwände des Vorderkopfes und riegeln die Reste der *Laminae mandibulares* von den mandibularen Stechborsten ab. Eine chitinöse Verbindung zwischen diesen und der Kopfwand besteht nicht, nur die maxillaren Borsten sind mit je einem Artikulationshebel an der Kopfwand befestigt.

Das *Entstehen* dieser spezifischen Merkmale des Vorderkopfes läßt sich im Laufe der Larvenentwicklung beobachten. Die Umbildung der

Laminae mandibulares hängt damit zusammen, daß diese bei der Larve zum Festhalten der frei getragenen Stechborstenschleife dienen.

Die *Laminae maxillares* sind von den Wülsten verdeckt, aber normal gebaut. Der *Hypopharynx* ist mit dem Tentorium durch ein Paar von Chitinbändern verbunden, nach vorn und oben offen, sonst aber normal gebaut. Die *Speichelpumpe* ist eine Saugdruckpumpe, deren Bau und Funktion von dem bei den Hemipteren üblichen Typ erheblich abweicht. Die Arme des *Tentoriums* sind sehr flach, sonst aber normal.

Die *Mundpumpe* wird als ein Teil des Pharynx betrachtet, sie hat den typischen Bau, der Hinterpharynx ist sehr klein und nur mit einem Muskel versehen.

Die *Mundhöhle* besitzt ein Paar von einfachen Mundknöpfen, die denen der Chermesiden mehr ähneln als denen der Aphiden.

Die *Stechborsten* bewegen sich vermittelt Pro- und Retraktoren innerhalb des Vorderkopfes in glatten Bahnen, die von den eng zusammengeschlossenen umliegenden Teilen (Clypeus, Hypopharynx, Laminae) gebildet werden. Ein Ausweichen nach den Seiten ist ihnen daher unmöglich.

Das *Labium* ist dreigliedrig, zwischen dem Basalglied und dem zweiten Glied knieförmig geknickt und ohne eigene Muskeln, mit Ausnahme eines das Endglied bewegenden Muskels. Die Bewegung der Basis des Labiums übernehmen die Muskeln des Prosternums.

Zwischen Hypopharynx und Labium liegt eine Tasche für das Stechborstenbündel, die *Crumena*, die der Larve fehlt. Sie entwickelt sich vor der letzten Häutung als Einstülpung der Hypodermis.

Es bleiben noch einige Worte über das in der Einleitung gekennzeichnete Problem der Homopteren-systematik zu sagen. Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, daß dieses Problem sehr verwickelt ist. Die Psylliden haben wohl viele Eigenschaften mit den Cicadinen gemein, doch nicht so viel, wie es auf den ersten Blick scheint. Die Sprungbeine sind z. B. in beiden Gruppen genetisch verschieden. Dazu kommt, daß die Aphiden manche Eigentümlichkeiten mit den Cicadinen und den Aleurodiden teilen, mit den Psylliden aber nicht (Vorderkopf!). Im Bau des Sprungbeines scheinen die Aleurodiden den Jassiden und Cercopiden mehr zu ähneln als den Psylliden. Genaueres darüber kann erst eine eingehende morphologische Untersuchung der Aleurodiden ergeben. Eine solche wurde von mir bereits eingeleitet. Ein abschließendes Urteil über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cicadinen, Aphiden, Psylliden, Aleurodiden und Cocciden ist daher noch nicht möglich, doch scheint das, was bis jetzt bekannt ist, mehr für HANDLIERSCHS als für BÖRNER'S System zu sprechen (vgl. S. 60).

VI. Literaturverzeichnis.

1. **Awati, P. R.:** The apple sucker, with notes on the pear sucker. *Ann. of applied Biol.* **1** (1914/15). — 2. **Amans, P. C.:** Comparaisons des organes du vol dans la série animale. *Ann. des Sci. natur. Zool.*, **4**, s., **19** (1885). — 3. **Berlese, A.:** Le cocciniglie italiane vivante sugli agrumi. Parte 1, *Riv. Pat. veget.* **2** (1893); parte 2: ebenda; **3** (1894); parte 3, ebenda **4**, **5** (1895 und 1896). — 4. *Gli Insetti*. Sa. Editrice Libraria. **1**. Milano 1909. — 5. **Börner, C.:** Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. *Zool. Anz.* **27** (1904). — 6. Zur Systematik der Hexapoden. Ebenda **27** (1904). — 7. Die Flügeladerung der *Aphidina* und *Psyllina*. Ebenda **36** (1910). — 8. Eine monographische Studie über die Chermiden. *Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwiss.* **6** (1908). — 9. Die Verwandlungen der Insekten. (Vorl. Mitt.) Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. Nr 5 (1909). — 10. Die Gliedmaßen der Arthropoden. *Langs Handbuch der Morphologie*. Jena 1914. — 11. **Brittain, W. H.:** The morphology and synonymy of *Psyllia mali* Schmidberger. *Proc. Acad. Ent. Soc. N. Brunswick* 1922. — 12. **Brocher, F.:** L'appareil buccal des larves de *Psylla pyrisuga*. *Ann. Soc. Ent. France* **94** (1925). — 13. **Bugnion, E. et Popoff, N.:** Les pièces buccales des Hémiptères. *Arch. Zool. expér.* **5**, s., **7** (1911). — 14. **Burgess, E.:** The structure of the mouth in the larva of *Dityscus*. *Pro. Boston. Soc. Nat. Hist.* **21** (1883). — 15. **Burmeister, H.:** *Handbuch der Entomologie*. **2** (1839). — 16. **Crawford:** A monograph of the jumping plant lice or Psyllidae of the New World. *N. S. Nat. Bull.* **85** (1914). — 17. **Davidson, J.:** On the mouthparts and the mechanism of suction in *Schizoneura lanigera* Hausm. *J. Linn. Soc. Zool.* **32** (1914). — 18. **Doering, K.:** Biology and morphology of *Lepyronia quadrangularis* (Say). Homoptera, Cercopidae. *Kans. Univ. Sci. Bull.* **14**, Ent. Nr V (1922). — 19. **Eidmann, H.:** Vergl. anatomische Studien über die Pharynxmuskulatur der Insekten. *Zool. Anz.* **62** (1925). — 20. **Graber, V.:** *Die Insekten*. München 1877. — 21. **Grove, A. S.:** The anatomy of the head and mouth parts of *Psylla mali*. *Parasitology* **11** (1919). — 22. **Handlirsch:** *Palaeontologie und Systematik*. In: Schröders *Handbuch der Entomologie* **3**. Jena. — 23. **Heymons, R.:** Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. *Nova Acta* **4** (1899). — 24. *Insekten*. Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1915. — 25 a. **Minkiewicz, St.:** A study in the morphology and biology of *Psylla mali*. *Verh. 3. internat. Ent.-Kongr.* 1925. — 25 b. The apple sucker. *Psylla mali* Schmidb. Part I. Morphology. *Bull. Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres* **1924**, Sér. B. — 26. **Quaintance and Baker:** Classification of the Aleyrodidae. Part I 1913, Part II 1914. *U. S. Dept. Agr. Bur. Ent. Tech. Ser.* Nr 27. — 27. **Snodgrass, R. E.:** The thorax of the insects and the articulation of the wings. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **36** (1909). — 28. The head and mouth parts of cicada. *Proc. Ent. Soc. Wash.* **29** (1927). — 29. Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithsonian miscellaneous collections* **80**, Nr 1 (1927). — 30. **Stough:** The hackberry psylla, *Pachypsylla C. mamma*. *Kansas Univ. S. Bull.* **5** (1910). — 31. **Stellwaag:** *Die Weinbauinsekten der Kulturländer*. Berlin 1928. — 32. **v. Uexküll, J.:** *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Berlin 1922. — 33. **Voß, Fr.:** Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. *Z. Zool.* **78** (1905); **100/101** (1912). — 34. **Weber, H.:** Das Grundschema des Pterygotenthorax. *1. Mitt. Zool. Anz.* **60**, 17/37 (1924). — 35. *2. Mitt.* Ebenda **60**, 57—83 (1924). — 36. Das Thorakalskelett der Lepidopteren. *Z. Anat.* **73**, 277—331 (1924). — 37. Der Thorax der Hornisse. *Zool. Jb., Abt. Anat.* **47**, 1—100 (1925). — 38. Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus, *Aphis fabae* Scop. *Zoologica* (1928). — 39. Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopteren thorax, eine vergl. morph. Studie zur Subcoxaltheorie. *Z. wiss. Zool.* **131** (1928). — 40. Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren. *Z. vergl. Physiol.*

8 (1928). — 41. **Witlaezil, E.**: Zur Anatomie der Aphiden. Arb. zool. Inst. Wien 4 (1882). — 42. Zur Anatomie der Psylliden. Z. wiss. Zool. 42 (1885). — 43. Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Ebenda 43 (1886).

Weitere Literatur über den Kopf siehe in Nr. 17, 23, 28, 38, 40; über den Thorax in Nr. 29, 33, 34—39.

VII. Erklärung der Abkürzungen.

<i>aB</i> , alte Stechborste;	<i>KSt</i> , Rest der Brücke zwischen Epicranium und Vorderkopf;
<i>ACl</i> , Anteclypeus;	<i>L</i> , maxillärer Protractorarm;
<i>An</i> , Analader;	<i>Lb</i> , Labium;
<i>Ant</i> , Antenne;	<i>Le = GrN</i> ;
<i>Ax₁</i> , vorderes Tergalgelenkstück;	<i>Lig</i> , Flügelligament;
<i>Ax₂</i> , Mittelgelenkstück;	<i>L.mand.</i> , Lamina mandibularis;
<i>Ax₃</i> , Analwurzelstück;	<i>L.max</i> , Lamina maxillaris;
<i>Bas</i> , Basalstück der Krallen;	<i>LV</i> , verdickter Vorderrand von <i>PCL</i> ;
<i>BM</i> , Bauchmark;	<i>M</i> , Media, in Abb. 12 Muskeln;
<i>BN</i> , Beinnerv;	<i>Md</i> , mandibulare Stechborste;
<i>bs</i> , Basisternit;	<i>Me</i> , Meron;
<i>BTr</i> , Beintrachee;	<i>Mer</i> , Meracanthus;
<i>C</i> , Costa;	<i>MH</i> , Mundhöhle;
<i>C'Gg</i> , Cerebralganglion;	<i>MKn</i> , Mundknopf;
<i>ChB</i> , sehnenartige Brücke zwischen Hypopharynx und <i>Ttw</i> ;	<i>MP</i> , Mundpumpe (oraler Teil des Pharynx);
<i>ChS</i> , Chitinstab zwischen <i>Hyp</i> und <i>Cr</i> ;	<i>Mx</i> , maxillare Stechborste;
<i>Cr</i> , Crumena;	<i>N</i> , Nerv;
<i>Cu</i> , Cubitus;	<i>Na</i> , sekundäre Naht des Scutum;
<i>Cup</i> , Cupula;	<i>N₁</i> , Notum;
<i>Cx</i> , Coxa;	<i>nB</i> , neue Borste;
<i>Epm</i> , Epimerum;	<i>NG</i> , Nahrungsgang des Borstenbündels;
<i>Eps</i> , Episternum;	<i>NH</i> , Nackenhaut;
<i>F</i> , mediane Furche des Epicraniums;	<i>Oc</i> , Ocellus;
<i>Fe</i> , Femur;	<i>OL</i> , Oberlippe;
<i>Fl</i> , Flügelfläche;	<i>Ös</i> , Ösophagus;
<i>FrK</i> , Frontalkegel;	<i>Öse</i> , Borstenöse des Labiums;
<i>Fr.Oc</i> , Frontalocellus;	<i>P</i> , Pistill;
<i>fs</i> , Furcasternit;	<i>Par₁</i> , Basalare, Episternalgelenkstück;
<i>Fu</i> , Furca;	<i>Par₂</i> , Subalare, Epimeralgelenkstück;
<i>Gg</i> , Vorderlappen des <i>C'Gg</i> ;	<i>PCL</i> , Postclypeus;
<i>Gr₂</i> , medianer Grat des Sternum von <i>Aphis</i> ;	<i>pcx</i> , postcoxale Brücke;
<i>Grl</i> , lateraler Grat des Sternum von <i>Aphis</i> ;	<i>PEps</i> , Praeepisternum;
<i>GrN</i> , Grenznaht zwischen Sternum u. Pleura;	<i>Peri</i> , Peritrema;
<i>Hb</i> , hebelartiger Fortsatz von <i>Po₁</i> ;	<i>PK</i> , Pumpenkanal;
<i>HFl</i> , Hinterflügel;	<i>Ph</i> , Pharynx;
<i>hGF</i> , hinteres tergaes Flügellgelenk;	<i>Phr</i> , Phragma;
<i>Hyp</i> , Hypopharynx;	<i>Pl</i> , Pleura;
<i>KPl</i> , Kehlplatte (Rest);	<i>plFGK</i> , pleuraler Flügellgelenkkopf;
<i>Kr</i> , Kralle;	<i>PLH</i> , Pleuralhaken;
<i>KrS</i> , Krallensehne;	<i>plHG</i> , pleurales Hüftgelenk;
	<i>PLL</i> , Pleuralleiste;

<i>PLN</i> , Pleuralnaht;	<i>StB</i> , Stechborstenbündel;
<i>PN</i> , Postnotum;	<i>Stg</i> , Stigma;
<i>Po₁</i> , Hautpolster der Flügelbasis;	<i>stHG</i> , sternales Hüftgelenk;
<i>Po₂</i> , Tegula;	<i>Stif</i> , Sinnesstiftchen;
<i>Pps</i> , Parapside;	<i>SZ</i> , Sinnesorgan am Mundhöhlendach,
<i>prcx</i> , präcoxale Brücke;	<i>Ta_{1,2}</i> , 1. und 2. Tarsalglied;
<i>ps</i> , Prästernit;	<i>TA</i> , Tergalarm;
<i>Psc</i> , Präscutum;	<i>THa</i> , vorderer Tergalhebel;
<i>PT</i> , Prätarsus;	<i>THb</i> , hinterer Tergalhebel;
<i>Pul</i> , Pulvillus;	<i>Ti</i> , Tibia;
<i>QL</i> , Trennungsleiste zwischen <i>OL</i> und <i>ACI</i> ;	<i>ThGg</i> , thorakale Ganglienmasse;
<i>R</i> , Radius;	<i>Tr</i> , Trachee, Trochanter;
<i>S</i> (vor Muskeln), Sehne;	<i>TrA</i> , Tracheenäste, die in den <i>IIdm₁</i> eindringen;
<i>Sbc</i> , Subcosta;	<i>trGa, b</i> , Hüft-Trochantergelenk;
<i>Sc</i> , Scutum;	<i>TrHG</i> , trochantinales Hüftgelenk;
<i>Scl</i> , Scutellum;	<i>TrS</i> , Trochantersehne;
<i>Se</i> , Sehnenartiges Apodem der Mandibularborste;	<i>TSp</i> , Tergalspalt;
<i>SGg</i> , Subösophagalganglion;	<i>Tt</i> , Trochantinus;
<i>SK</i> , Sehnenkappe;	<i>Ttq, Ttd, Ttv</i> , Arme des Tentoriums.
<i>SKg</i> , Sinneskegel;	<i>Tr = Ttv</i> ;
<i>sN</i> , sekundäre Naht bzw. Leiste des Mesepimerums;	<i>Ver</i> , Verbindungsstück zwischen <i>KrS</i> und <i>Bas</i> ;
<i>Sp</i> , Spina;	<i>VFL</i> , Vorderflügel;
<i>SpDr</i> , Speicheldrüse;	<i>VL</i> , V.-Leiste;
<i>SpG</i> , Speichelgang im Borstenbündel;	<i>W</i> , Lateralwülste;
<i>SpG'</i> , Ausführungsgang der Speicheldrüse;	<i>Za</i> , Sprungzapfen;
<i>SpP</i> , Speichelpumpe;	<i>Zus</i> , Zusatzstück zu <i>Ax₂</i> .
<i>St</i> , Sternum;	

Die Indices 1, 2, 3 bedeuten Zugehörigkeit zu den drei Thorakalsegmenten, I, II usw. zu den Abdominalsegmenten, wenn sich oben nichts anderes ergibt.

Verzeichnis der Muskeln.

1. des Kopfes:

- m.dil.*, M. dilatator pharyngis;
m.retr.mand₁₋₄, M. retractor setae mandibularis primus, secundus, tertius, quartus;
m.add.mand., M. adductor setae mandibularis;
m.protr.mand_{1, 2}, M. protractor setae mandibularis primus u. secundus;
m.retr.max._{1, 2}, M. retractor setae maxillaris primus und secundus;
m.protr.max._{1, 2}, M. protractor setae maxillaris primus und secundus;
m.retr.pist., M. retractor pistilli;
m.dil.cup., M. dilatator cupulae;
m.depr.phar., M. depressor pharyngis;
m.tent_{1, 2}, M. tentorii primus und secundus;
m.ant.₁₋₃, M. antennalis primus—tertius;
m.lab₁₋₃, M. labii primus—tertius.

2. des Thorax:

a) Segmentale:

- m.fl.p.inf.*_{1, 2}, M. flexor praetarsi inferior primus und secundus;
m.fl.p.sup., M. flexor praetarsi superior;
*m.fl.t.*₁₋₅, M. flexor tarsi primus—quintus;
m.ext.t., M. extensor tarsi;
m.fl.ti., M. flexor tibiae;
m.ext.ti., M. extensor tibiae;
*m.rot.fem.*₁₋₃, M. rotator femoris primus—tertius;
*m.cox.*₁₋₃, M. coxalis primus—tertius;
*bm.*₁₋₃, M. pedalis (sternalis) primus—tertius;
*dvm.*₁₋₅, M. dorsoventralis primus—quintus;
*pm.*₁₋₇, M. pleuralis primus—septimus;
*zm.*₁₋₃, M. furcae lateralis primus—tertius;

b) Intersegmentale:

- O, I, II, III dlm.*, M. dorsalis labii, M. pronoti, mesonoti, metanoti;
O, I, II, III vlm., M. sternalis labii, M. prosterni, mesosterni, metasterni;
ism., M. dorsoventralis intersegmentalis.

Die Vorzeichen *I, II, III, Ia . . .* bedeuten bei Segmentalmuskeln Zugehörigkeit zu einem bestimmten Thorax, bzw. Abdominalsegment, Intersegmentalmuskeln werden mit dem Vorzeichen des vorhergehenden Segments bezeichnet. *O* bedeutet Labialsegment. (Die Bezeichnungen entsprechen annähernd denen von Voss.) Vgl. Tabelle 7 und Abb. 35.
