

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

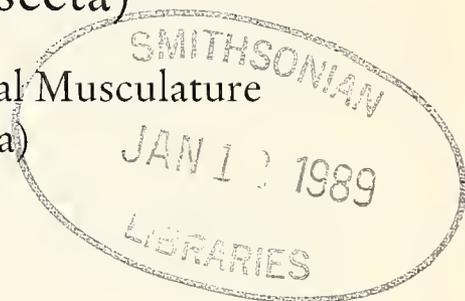
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 413	30 S.	Stuttgart, 15. 4. 1988
----------------------------	--------	---------	-------	------------------------

### Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur einiger Phasmida-Imagines (Insecta)

Comparative Anatomical Study of the Abdominal Musculature  
in some Phasmida-Imagines (Insecta)

Von Christoph Saure, Stuttgart

Mit 22 Abbildungen und 2 Tabellen



#### Summary

(1.) The musculature of the abdominal segments IV and V is described in five species of the order Phasmida and compared with the situation in two other species of the same order.

(2.) The division of the dorsoventral musculature into single, isolated fibres and the caudally directed migration of the origin of the (dorsal and ventral) longitudinal musculature are derived characters. These characters are correlated with the elongation of the segments and with weight reduction (chapter 4.8.).

(3.) The dorsal longitudinal musculature of the species examined is clearly divided into a lateral and a median fibre-bundle. In the ventral longitudinal musculature this division is much less distinct (4.1.).

(4.) Usually the longitudinal musculature is double-layered. However, in *Aplopus cytherea* Westwood the sternal longitudinal musculature and in *Eurycantha calcarata* Lucas the sternal as well as the tergal longitudinal musculature consists partly of three layers (4.1.).

(5.) *Eurycantha calcarata* has an additional tergal longitudinal muscle (D7) (4.1.).

(6.) Usually the dorsoventral musculature is three-layered. Only in *Heteropteryx dilatata* Gray four layers of muscle-fibres are present (4.2.-4.4.).

(7.) The inner tergo-sternal musculature consists of three muscles or muscle-fibre bundles: iL1, iL2, iL3. iL1 is missing in *Eurycantha calcarata* and *Diapheromera femorata* Say whereas iL3 is missing in *Diapheromera femorata* and *Heteropteryx dilatata* (4.2.).

(8.) iL3 is orientated segmentally in *Eurycantha calcarata* (4.2.).

(9.) The outer tergo-sternal musculature consists of three muscles or muscle-fibre bundles: eL1, eL2, eL3. This arrangement has yet to be verified for *Megacrania tsudai* Shiraki and *Diapheromera femorata* (4.3.).

(10.) Usually the tergo-pleural musculature consists of a single layer and is not differentiated. But in *Heteropteryx dilatata* two layers are found and in *Carausius morosus* Brunner it is differentiated into two parts (4.4.).

(11.) The pleuro-sternal musculature is present in *Carausius morosus*, *Aplopus cytherea*, and *Extatosoma tiaratum* (McLeay). In all other species examined it is totally reduced (4.5.).

(12.) The spiracle-occludor muscle is always present (4.6.).

(13.) The dorsal transversal musculature is present in all examined species. Since FORD (1923) does not mention this muscle in *Diapheromera femorata*, a re-investigation will be necessary (4.7.).

## Zusammenfassung

1. Die Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments wurde bei fünf Arten der Ordnung Phasmida untersucht und mit den Befunden bei zwei weiteren Arten dieser Ordnung verglichen.
2. Die Aufteilung der Dorsoventralmuskulatur in einzelne, isolierte Fasern und die Verschiebung des Ursprungs der (dorsalen und ventralen) Längsmuskulatur nach caudal sind abgeleitete Merkmalszustände, die mit der Segmentverlängerung und der Gewichtsverminderung zusammenhängen (4.8.).
3. Die dorsale Längsmuskulatur ist bei den untersuchten Arten deutlich in ein laterales und ein medianes Muskelfaserbündel geteilt. Diese Gliederung ist bei der ventralen Längsmuskulatur wesentlich undeutlicher (4.1.).
4. Die Längsmuskulatur ist in der Regel zweischichtig. Bei *Aplopus cytherea* Westwood ist die sternale Längsmuskulatur, bei *Eurycantha calcarata* Lucas die sternale und die tergale Längsmuskulatur zum Teil dreischichtig (4.1.).
5. Bei *Eurycantha calcarata* tritt ein zusätzlicher tergaler Längsmuskel auf (D7) (4.1.).
6. Die Dorsoventralmuskulatur ist in der Regel dreischichtig. Nur bei *Heteropteryx dilatata* Gray sind vier Muskelfaserschichten vorhanden (4.2.–4.4.).
7. Die innere Tergo-sternal-Muskulatur besteht aus drei Muskeln oder Muskelfaserbündel: iL1, iL2, iL3. iL1 fehlt bei *Eurycantha calcarata* und *Diapheromera femorata* Say. iL3 fehlt bei *Diapheromera femorata* und *Heteropteryx dilatata* (4.2.).
8. iL3 ist bei *Eurycantha calcarata* segmental angeordnet (4.2.).
9. Die äußere Tergo-sternal-Muskulatur setzt sich aus drei Muskeln oder Muskelfaserbündel zusammen: eL1, eL2, eL3. Diese Gliederung muß für *Megacrania tsudai* Shiraki und *Diapheromera femorata* neu überprüft werden (4.3.).
10. Die Tergo-pleural-Muskulatur ist in der Regel einschichtig und undifferenziert. Nur bei *Heteropteryx dilatata* ist sie zweischichtig und bei *Carausius morosus* Brunner in zwei Teile differenziert (4.4.).
11. Die Pleuro-sternal-Muskulatur ist bei *Carausius morosus*, *Aplopus cytherea* und *Extatosoma tiaratum* (McLeay) vorhanden. Bei den anderen untersuchten Arten ist sie vollständig reduziert (4.5.).
12. Der Stigmenschließmuskel ist immer vorhanden (4.6.).
13. Die dorsale Transversalmuskulatur ist bei den untersuchten Arten vorhanden. FORD (1923) erwähnt diesen Muskel bei *Diapheromera femorata* nicht. Hier ist eine Überprüfung notwendig (4.7.).

## Inhalt

1. Einleitung . . . . .	3
1.1. Historisches und Allgemeines . . . . .	3
1.2. Fragestellungen . . . . .	3
2. Material, Methoden und Abkürzungen . . . . .	6
2.1. Untersuchte Taxa . . . . .	6
2.2. Fixierung und Präparation . . . . .	6
2.3. Abkürzungsverzeichnis . . . . .	7
3. Ergebnisse . . . . .	7
3.1. Allgemeines . . . . .	7
3.2. <i>Carausius morosus</i> . . . . .	8
3.3. <i>Extatosoma tiaratum</i> . . . . .	12
3.4. <i>Aplopus cytherea</i> . . . . .	14
3.5. <i>Eurycantha calcarata</i> . . . . .	17
3.6. <i>Heteropteryx dilatata</i> . . . . .	19
4. Diskussion . . . . .	22
4.1. Tergale und sternale Längsmuskulatur . . . . .	25
4.2. Innere tergo-sternale Muskulatur . . . . .	26
4.3. Äußere tergo-sternale Muskulatur . . . . .	26
4.4. Tergo-pleurale Muskulatur . . . . .	27
4.5. Pleuro-sternale Muskulatur . . . . .	27
4.6. Stigmenmuskulatur . . . . .	27
4.7. Transversale Muskulatur . . . . .	28
4.8. Abdominalmuskulatur: Phylogenetische Interpretation und funktionelle Bedeutung . . . . .	28
5. Literatur . . . . .	29

## 1. Einleitung

### 1.1. Historisches und Allgemeines

Die Größe, die bizarre Gestalt und die ungewöhnliche Lebensweise der Stab- und Gespenstheuschrecken (Phasmida) erregten schon früh das Interesse der Naturforscher. LINNÉ war einer der ersten, der sich mit dieser Insektengruppe beschäftigte. 1758 ordnete er in seinem Werk ‚Systema naturae‘ die Phasmiden in die Gattung *Gryllus* ein. Später (LINNÉ 1788–1793) trennte er aus dieser Gattung die Phasmiden und die Mantiden ab und vereinigte sie unter dem Gattungsnamen *Mantis*. STOLL (1787) schlug vor, Phasmiden und Mantiden zu trennen, aber erst seit LEACH (1815) werden die Phasmiden als eigenständiges Taxon geführt.

Noch heute ist die Stellung der Phasmiden im System unklar. HENNIG (1969), MAKI (1935) und BEIER (1957) stellen die Phasmiden zu den orthopteroiden, ROSS (1965) und FORD (1923) zu den blattopteroiden Insekten. BLACKITH & BLACKITH (1968) stellen sie in die Verwandtschaft der Dermaptera und nach RÄHLE (1970) sind die Phasmida die Schwestergruppe der Embioptera. RAGGE (1955) bezeichnet sie schließlich als sehr isolierte Gruppe innerhalb der Polyneoptera.

Um die Systematik innerhalb der Ordnung bemühten sich im letzten Jahrhundert vor allem GRAY (1835), WESTWOOD (1859) und STÅL (1875). Die Monographie der Ordnung von BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908) gilt heute noch als Standardwerk. Wichtige Beiträge zur Taxonomie lieferten in diesem Jahrhundert beispielsweise KARNY (1923), CHOPARD (1949), GÜNTHER (1953), BRADLEY & GALIL (1977) und KEVAN (1982).

Vertreter der Ordnung Phasmida findet man in allen wärmeren Zonen der Erde, vorwiegend jedoch in den Tropen. Der bevorzugte Lebensraum der meisten Arten ist die Strauch- und Baumregion. Aber es gibt auch eine Anzahl von Bodenbewohnern, die unter Steinen oder in Baumstümpfen eine versteckte Lebensweise führen, wie die Art *Eurycantha calcarata* (BEDFORD 1976). Aber auch die arboricolen Arten sind durch eine hervorragende Tarnung in der Umgebung kaum wahrnehmbar. Durch eine zweig- oder blattähnliche Gesamtkörperform oder zumindest Extremitätenform verschwinden sie vor dem Hintergrund. Beispiele für diese Mimesen geben die Abbildungen 3 und 4.

Das Tarnverhalten wird durch einen Starrezustand, der Katalepsie, verbessert. Dabei verharren die Tiere in Bewegungslosigkeit und strecken die Extremitäten meist in Körperlängsrichtung aus. Dieser kataleptische Zustand wird von einigen Arten (zum Beispiel *Carausius morosus*) nur zur Nahrungsaufnahme, die in der Regel nachts erfolgt, unterbrochen.

Einige Phasmiden-Spezies erreichen eine Gesamtkörperlänge von über 30 cm und sind damit die größten rezenten Insekten. Gerade bei dieser gewaltigen Körpergröße sind Katalepsie und Mimese notwendige Schutzmechanismen vor den natürlichen Feinden, das sind vor allem Vögel, Eidechsen und Spinnen. Nur das erste Larvenstadium ist oft agil, da es der Verbreitung der Art dient.

### 1.2. Fragestellungen

Die weitaus meisten muskelanatomischen Untersuchungen bei paurometabolen Insekten behandeln die Kopf- und Thoraxmuskulatur (VOSS 1905, 1912; WALKER 1933; STRENGER 1942; CARBONELL 1947; HENSON 1952; RÄHLE 1970). Diese scheint für phy-

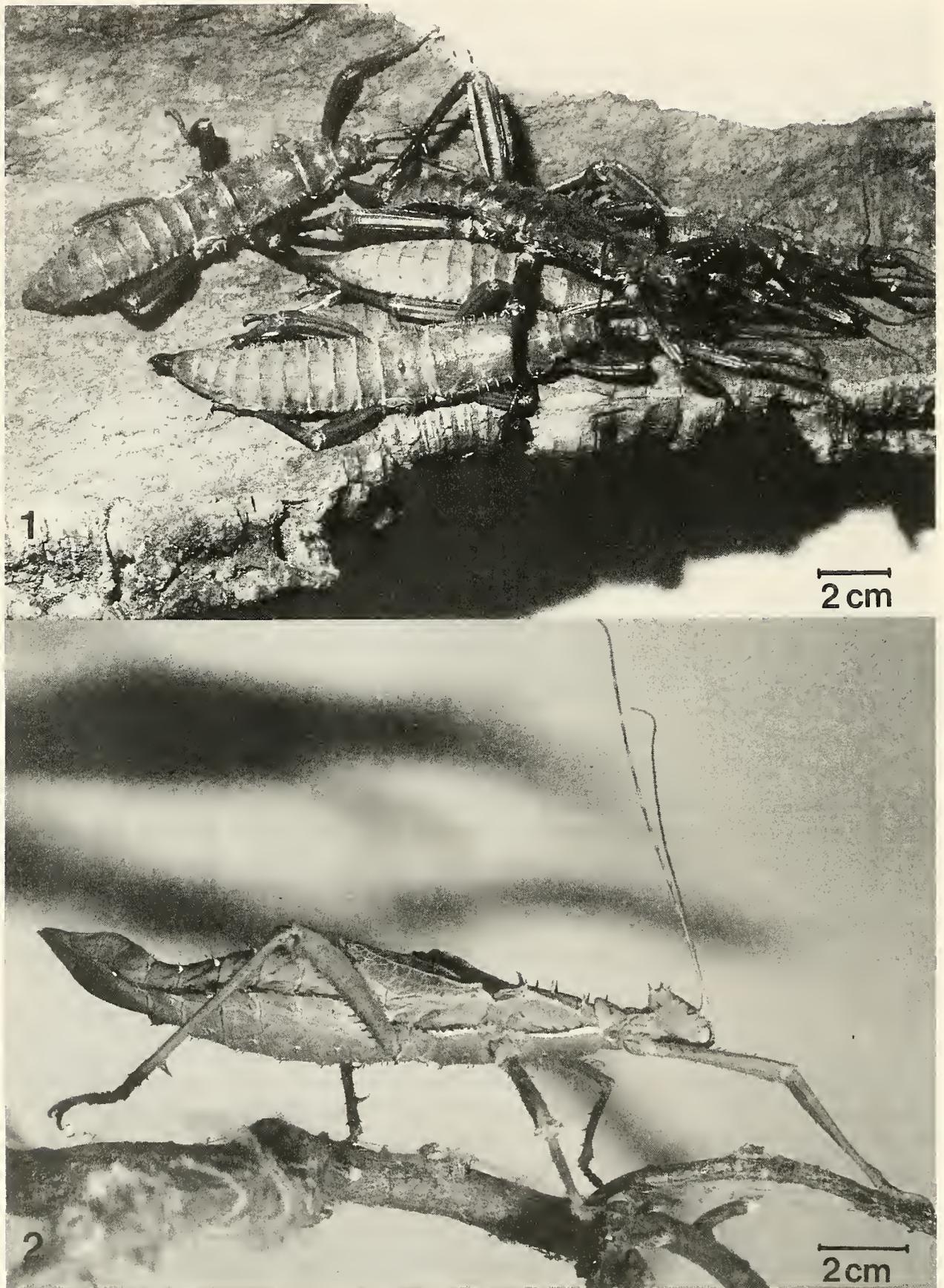


Abb. 1-2. Habitus. - 1. *Eurycantha calcarata* (Gespenstheuschrecke aus Neu Guinea) führt eine bodenbezogene Lebensweise. Zu sehen ist ein Versteck unter Rinde, wo sich die Tiere tagsüber aufhalten. - 2. *Heteropteryx dilatata* (♀) aus Malaysia.

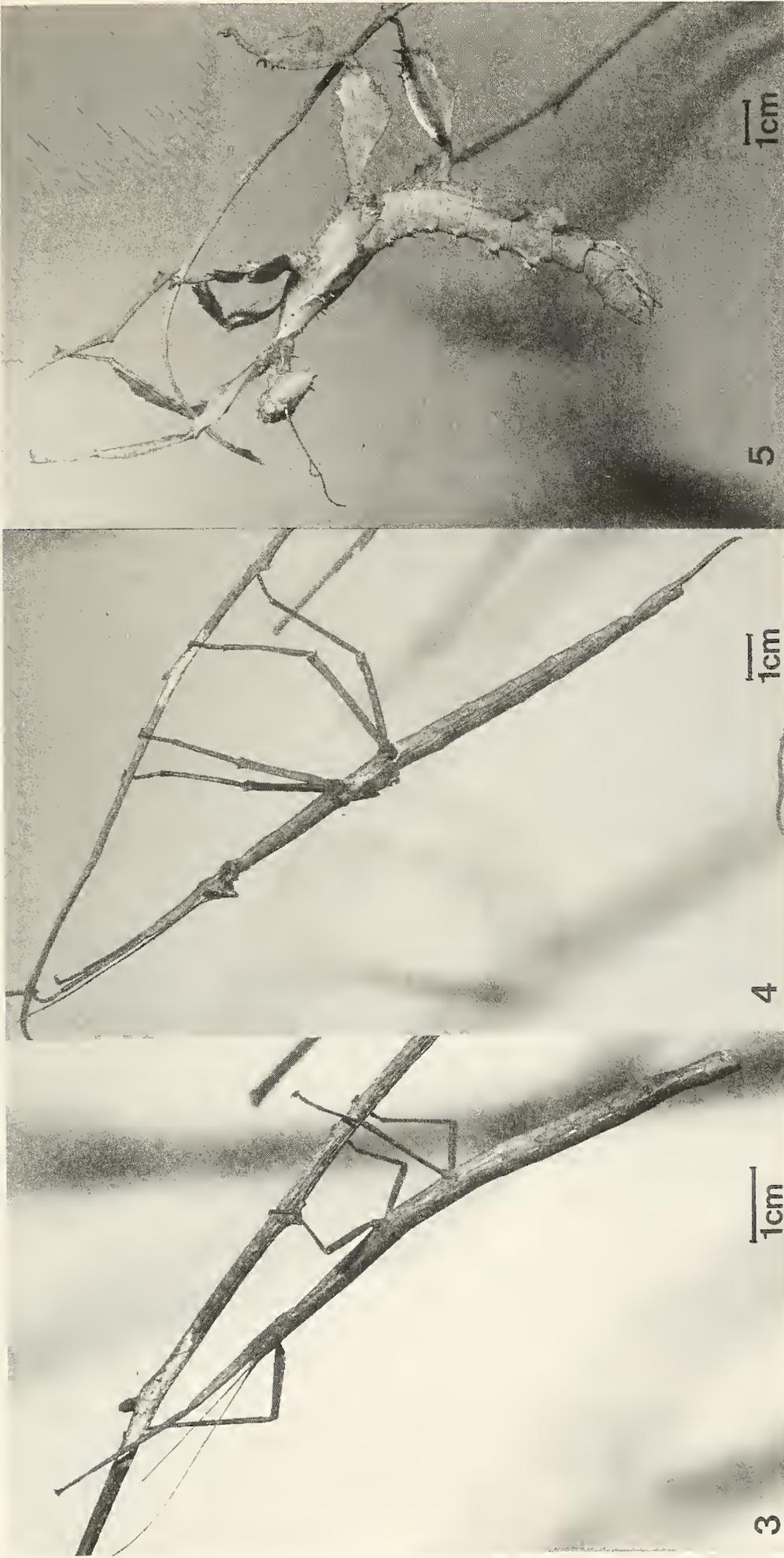


Abb. 3-5. Habitus. - 3. *Carausius morosus* (♀) (Indische Stabheuschrecke). - 4. *Aplopus cythbera* (♀) aus der Dominikanischen Republik. - 5. *Extatosoma tiaratum* (♀) (australische Gespenstheuschrecke) mit bizarr geformten Extremitäten.

logenetische und funktionsmorphologische Fragestellungen aussagekräftiger zu sein als die Abdominalmuskulatur. FORD (1923) aber gibt an, daß Unterschiede in der Abdominalmuskulatur bei Vertretern der Polyneoptera durchaus Verwandtschaftsverhältnisse anzeigen können.

Es gibt vergleichsweise wenige Arbeiten, die sich mit der Muskulatur des Hinterleibs bei Insekten im allgemeinen und bei Phasmiden im speziellen auseinandersetzen. Im folgenden wird deshalb die Abdominalmuskulatur von fünf Phasmidenarten vergleichend untersucht und beschrieben. Die eigenen Beobachtungen werden mit den Angaben von JEZIORSKI (1918), FORD (1923), MAKI (1935) und MARQUARDT (1940) verglichen. Weiterhin wird versucht, die Unterschiede in der Muskelausstattung des Hinterleibs funktionell zu interpretieren und mit der Ökologie der jeweiligen Art in Beziehung zu setzen.

Die Arbeit wurde mit der finanziellen Unterstützung des SFB 230 „Natürliche Konstruktionen – Leichtbau in Architektur und Natur“ durchgeführt. Herrn Prof. W.-E. REIF (Tübingen) und der Tübinger Arbeitsgruppe „Biomechanik“ danke ich herzlich für die Betreuung der Arbeit. Für die Überlassung von Versuchstieren bedanke ich mich bei Herrn VOLLAND und Herrn RECKHAUS vom Insektarium des Zoologischen Gartens „Wilhelma“ in Stuttgart.

## 2. Material, Methoden und Abkürzungen

### 2.1. Untersuchte Taxa (Systematik nach BRADLEY & GALIL 1977)

Familie: Heteronemiidae

Unterfamilie: Lonchodinae

*Carausius morosus* Brunner

Unterfamilie: Heteronemiinae

*Diapheromera femorata* Say

Familie: Phasmatidae

Unterfamilie: Cladomorphinae

*Aplopus cytherea* Westwood<sup>1)</sup>

Unterfamilie: Eurycanthinae

*Eurycantha calcarata* Lucas

Unterfamilie: Tropidoderinae

*Extatosoma tiaratum* (McLeay)

Unterfamilie: Platycraninae

*Megacrania tsudai* Shiraki

Familie: Bacillidae

Unterfamilie: Heteropteryginae

*Heteropteryx dilatata* Gray.

### 2.2. Fixierung und Präparation

Die muskelanatomischen Untersuchungen wurden an den Arten *Carausius morosus*, *Aplopus cytherea*, *Extatosoma tiaratum*, *Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* durchgeführt (Abb. 1–5). Die Versuchstiere stammten zum Teil aus eigener Zucht und zum Teil aus dem Zoologischen Garten „Wilhelma“ in Stuttgart.

Die Fixierung erfolgte mit BOUIN nach DUBOSQ-BRASIL über Nacht im Wärmeschrank bei 40°C. Die Präparation erfolgte unter einer Stereolupe. Dabei wurde das Abdomen abgetrennt, durch einen Sagittalschnitt zweigeteilt und die rechte Hälfte von Darmtrakt, Tracheen, Fettkör-

<sup>1)</sup> Entspricht *Aplopus cythereus* Westwood bei BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908).

per befreit. Das Freipräparieren der Lateralmuskulatur bereitete Schwierigkeiten, da diese Muskulatur aus mehreren Schichten isolierter Muskelfasern besteht, die in ein gut ausgebildetes Fettkörpergewebe eingebettet sind. Muskelanatomisch untersucht wurden die mittleren Abdominalsegmente IV und V.

In einigen Fällen erfolgte eine Färbung nach GEISTHARDT. Dabei wurden die Objekte 24 Stunden mit 1%iger Phosphorwolframsäure gebeizt und anschließend 24 Stunden mit Anilinblau-Orange-Lösung gefärbt.

### 2.3. Verzeichnis der Abkürzungen

<i>D</i>	tergale Längsmuskulatur
<i>dT</i>	tergale Transversalmuskulatur
<i>e</i>	extern
<i>eL</i>	äußere Tergo-sternal-Muskulatur
<i>eL t-p</i>	äußere Tergo-pleural-Muskulatur
<i>i</i>	intern
<i>iL</i>	innere Tergo-sternal-Muskulatur
<i>iL t-p</i>	innere Tergo-pleural-Muskulatur
<i>Lp-st</i>	Pleuro-sternal-Muskulatur
<i>L t-p</i>	Tergo-pleural-Muskulatur
<i>M</i>	Medianlinie
<i>Plm</i>	Pleuralmembran
<i>RS</i>	cranialer Rand des Sternits VI
<i>RT</i>	cranialer Rand des Tergits VI
<i>Sg</i>	Segmentgrenze
<i>Sp</i>	Stigmenmuskulatur
<i>St</i>	Sternum
<i>Te</i>	Tergum
<i>V</i>	sternale Längsmuskulatur.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Allgemeines

Nicht alle Segmente des Abdomens besitzen dieselbe Muskelausstattung. Das erste Abdominalsegment, das Segmentum medianum, ist mit dem Metathorax fest verschmolzen und gehört funktionell zum Thorax. Diese morphologische Besonderheit der Phasmiden wirkt sich auch auf die Muskulatur aus, die in diesem Segment von der Muskulatur der „typischen“ mittleren Abdominalsegmente abweicht. Auch die letzten Abdominalsegmente variieren in der Muskelausstattung. Das liegt vor allem an dem Auftreten von zusätzlichen Muskeln, die zur Bewegung des Genitalapparates und der Cerci dienen.

Die vorliegenden anatomischen Untersuchungen wurden jeweils am vierten und fünften Abdominalsegment durchgeführt. Die Muskulatur dieser Segmente ist identisch. Das gilt auch für die benachbarten mittleren Segmente III und VI.

Die Benennung der Muskulatur erfolgt mit geringen Veränderungen nach MARQUARDT (1940), der sich selbst vorwiegend auf die Nomenklatur von SNODGRASS (1931) stützt. Die Stammuskulatur wird nach ihrer Topographie in Muskelgruppen eingeteilt, die nach MARQUARDT (1940) mit einem Großbuchstaben gekennzeichnet werden. Nur der Stigmenmuskel erhält die Bezeichnung „Sp“ (Spiraculum).

Die Muskeln werden durch ihren Verlauf vom Ursprung (Origo) bis zur Ansatzstelle (Insertio) charakterisiert. In der Benennung wird der Muskelverlauf in Kleinbuchstaben an die Muskelgruppe angehängt. Nur bei der Bezeichnung der tergo-ster-

nen Längsmuskulatur wurde aufgrund einer übersichtlicheren Darstellung auf die Angabe des Muskelverlaufs verzichtet. Zusätzliche Angaben zum Muskel werden der Bezeichnung in Kleinbuchstaben vorangestellt oder als Ziffern angehängt.

In den Muskelbeschreibungen werden häufig Lagebezeichnungen wie „unter“, „über“, „verdeckt“, „extern“ und „intern“ verwendet. Diese Angaben beziehen sich immer auf die Betrachtung der Muskulatur von der Sagittalebene aus. Alle beschriebenen Muskeln sind paarig angelegt, sie sind jeweils in beiden Segmenthälften vorhanden. Die Begriffe „segmental“ und „intersegmental“ werden im folgenden rein topographisch verstanden und nicht phylogenetisch interpretiert.

### 3.2. *Carausius morosus*

(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 6)

#### 3.2.1. Skelet

Das Abdominalsegment besteht aus einem dorsalen Tergum mit deutlich ausgebildeter Antecosta. Über eine gefaltete Pleuralmembran ist das Tergum mit dem ventralen Sternum verbunden. Die Grenzlinien zwischen Tergum, Membran und Sternum sind nur undeutlich sichtbar. Die Teilung des Sternums in ein Eusternit und ein Laterosternit, sowie die Teilung der Pleuralregion in ein Epipleurit und ein Hypopleurit, die FORD (1923) für ein generalisiertes Abdominalsegment bei Polyneoptera angibt, ist nicht zu erkennen.

Das Stigma ist die einzige sklerotisierte Struktur in der weichhäutigen Pleuralmembran. Es liegt cranialwärts am tergalen Rand der Pleuralmembran.

#### 3.2.2. Muskulatur

##### 3.2.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und tergal sowie sternal zweischichtig. Die tergalen Längsmuskeln entspringen auf der ventralen (D 1–D 4) und auf der caudolateralen Fläche des Tergums (D 5, D 6) und inserieren an der Antecosta des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln entspringen, wenn nicht anders angegeben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inserieren am Vorderrand des folgenden Sternums (V 1, V 2). Bis auf den Muskel iL3 ist die gesamte Lateralmuskulatur segmental angelegt.

##### 3.2.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 7)

**D1** (Syn. dlm2 JEZIORSKI 1918; D2 MARQUARDT 1940)  
ist ein medianer, interner Muskel, der parallel zur Medianlinie orientiert ist. Er durchspannt etwa ein Drittel des Segments.

**D2** (Syn. dlm3 JEZIORSKI; D3 MARQUARDT)  
Dieses interne, schräg orientierte Muskelband ist wenig kürzer als D1. Es entspringt lateral von D1 und inseriert neben der Insertio von D1, wobei die äußere Ecke von D1 verdeckt wird.

**D3** (Syn. dlm4 JEZIORSKI; D4 MARQUARDT)  
ist ein interner, undeutlich zweigeteilter Muskel, dessen Ursprung nahe bei D2 liegt und der lateralwärts zum craniolateralen Rand des folgenden Tergums zieht. Der Muskel verbreitert sich leicht in Richtung Insertio.

**D4** (Syn. dlm1 JEZIORSKI; D1 MARQUARDT)  
ist ein externer Muskel, der parallel zu D1 orientiert und von diesem größtenteils verdeckt ist, so daß nur sein medianer Rand sichtbar ist. D4 besitzt die halbe Länge von D1.

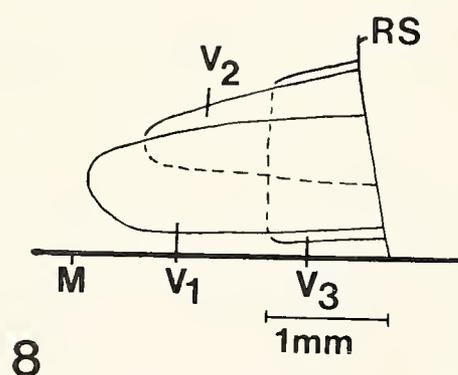
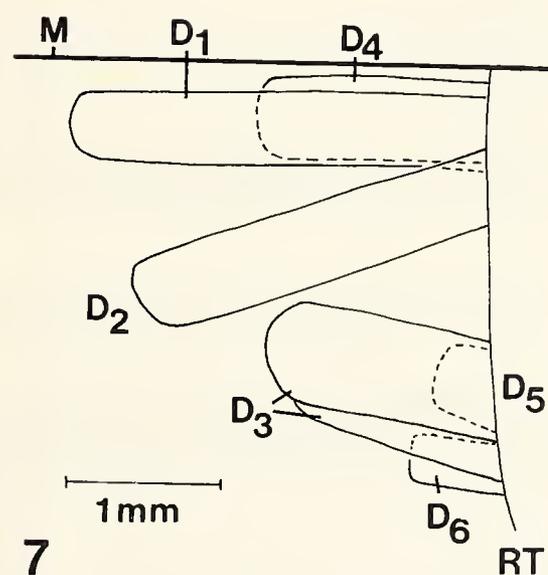
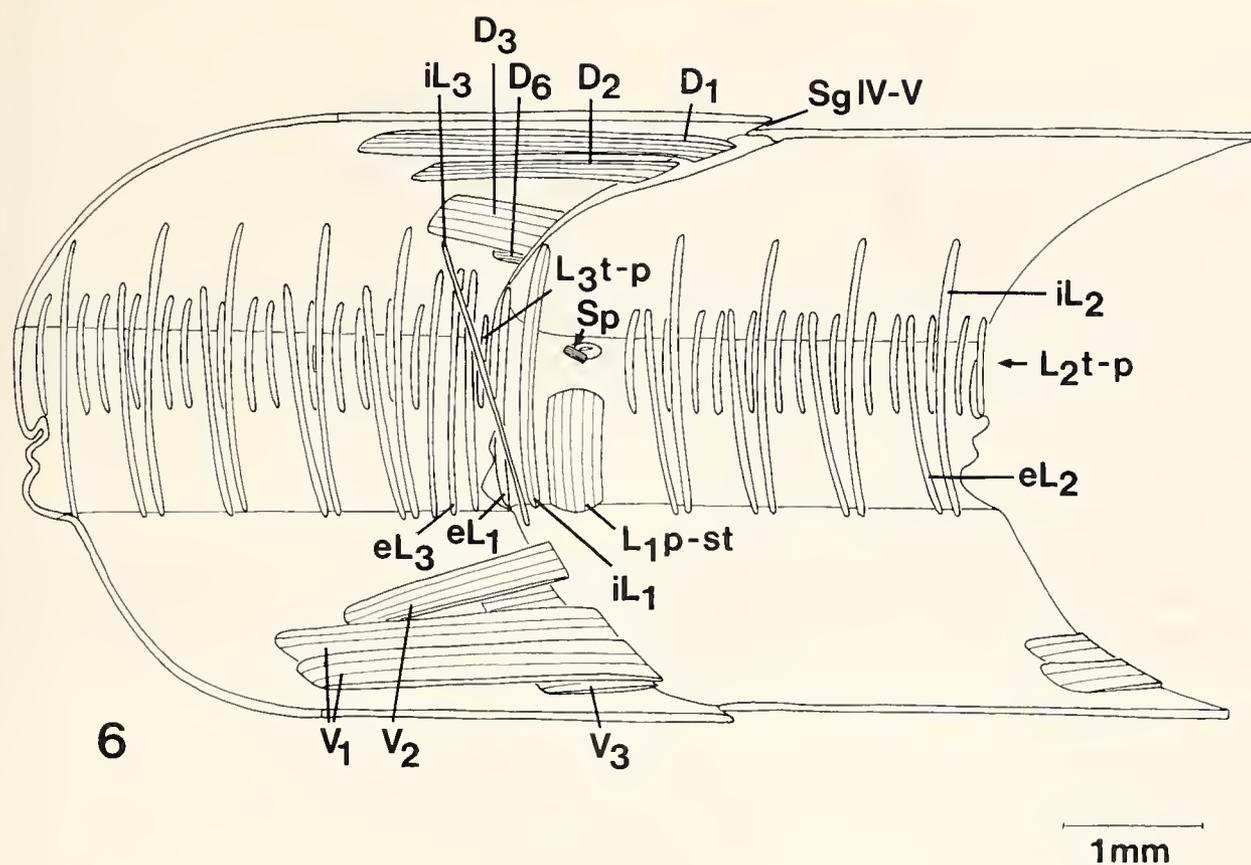


Abb. 6–8. *Carausius morosus* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 6. Sagittalschnitt; beide Segmente sind querschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. Die L3 t-p-Fasern sind von der L2 t-p-Gruppe abgesetzt. – 7. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, rechte Körperhälfte; Aufsicht von innen. – 8. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, rechte Körperhälfte; Aufsicht von innen. Bemerkenswert die lückenlose Muskelfaserschicht V3. M = Medianlinie, weitere Abkürzungen siehe Kapitel 2.3.

**D5** (Syn. dlm4a JEZIORSKI; D 4a MARQUARDT)

Dieses externe, kurze Muskelfaserbündel ist vollständig von D3 verdeckt. D5 ist im gesamten Verlauf deutlich schmäler als D3.

**D6** (Syn. dlm5 JEZIORSKI; D 5 MARQUARDT)

ist ein externer, kurzer Muskel lateral von D5. Die mediane Hälfte ist von D3 verdeckt.

## 3.2.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 8)

V1 (MARQUARDT 1940)

(Syn. vlm1 und vlm1a JEZIORSKI 1918)

Dieses interne, mediane Muskelbündel ist zweigeteilt. Es durchspannt das halbe Sternum und verläuft dabei parallel zur Mittellinie. Die zwei Muskelbänder grenzen direkt aneinander.

V2 (MARQUARDT 1940)

(Syn. vlm2 JEZIORSKI)

Ein interner, lateraler Muskel, der schräg orientiert ist. Er entspringt am lateralen Rand von V1 und läuft zum craniolateralen Rand des folgenden Sternums. Abb 8 gibt den Zustand in Segment V (und entsprechend in VI) wieder. V2 verbreitert sich in Richtung Insertio. Seine mediane Hälfte wird von V1 überlagert. Im 4. Segment dagegen verbreitert sich V2 nicht (Abb. 6) und ist auch nicht von V1 überlagert. An der Insertionsstelle ist V2 durch einen breiten Spalt von V1 getrennt.

V3 (MARQUARDT 1940)

(Syn. vlm3 JEZIORSKI)

ist eine externe, kurze Muskelfaserschicht, die größtenteils von V1 und V2 verdeckt ist, aber am medianen und lateralen Rand unter den internen Muskelbändern hervorschaut. V3 entspringt nahe dem caudalen Rand des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums.

## 3.2.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 6 und 9)

iL1 (Syn. dvm1 JEZIORSKI 1918; iL1 t-st MARQUARDT 1940)

ist ein internes Muskelband, das nahe der Insertio von D3 auf der Antecosta des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

iL2 (Syn. dvm2 JEZIORSKI; iL2 t-st MARQUARDT)

Diese interne, in einzelne Fasern aufgelöste Muskelgruppe beginnt caudal von der Stigmenöffnung und reicht bis kurz vor das Segmentende. Die Muskelfasern entspringen auf der dorsalen Fläche des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums.

iL3 (Syn. iL3 t-st MARQUARDT)

Dieses schmale, interne Muskelband ist intersegmental ausgerichtet. Es entspringt lateral vom Ursprung von D3 auf dem Tergum und inseriert in der craniolateralen Ecke des folgenden Sternums.

eL1 (Syn. ldvm1 JEZIORSKI; eL1 t-st MARQUARDT)

Ein schmaler Muskel, der am Segmentvorderrand in der craniolateralen Ecke des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

eL2 (Syn. ldvm2 JEZIORSKI; eL2 t-st MARQUARDT)

Eine Muskelgruppe aus einzelnen Fasern, die mit den iL2-Fasern alternieren. eL2- und iL2-Fasern inserieren nebeneinander am lateralen Rand des Sternums. Der Ursprung der eL2-Fasern liegt am lateralen Rand des Tergums. Die eL2-Gruppe reicht vom Stigma bis zum caudalen Segmentende, wo sie in die eL3-Gruppe übergeht.

eL3 (Syn. eL3 t-st MARQUARDT)

ist eine kleine Gruppe aus einzelnen Muskelfasern am Hinterende des Segments. Die Fasern stehen enger nebeneinander als die eL2-Fasern. Die eL3-Gruppe entspringt lateral von D3 auf der caudolateralen Fläche des Tergums und inseriert auf dem caudolateralen Rand des Sternums.

## 3.2.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 6 und 9)

L2 t-p (MARQUARDT 1940)

(Syn. pm JEZIORSKI 1918)

ist eine gleichmäßige Schicht aus kurzen Muskelfasern, die von den tergo-sternalen Muskeln verdeckt sind. Die einzelnen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums etwa auf Höhe der eL2-Fasern und inserieren an der Pleuralfalte. Die schmale Muskelfaserschicht beginnt caudal vom Stigma und geht mit einer kurzen Unterbrechung am caudalen Segmentende in die L3 t-p-Gruppe über.

L3 t-p (MARQUARDT 1940)

ist die Fortsetzung der L2 t-p-Gruppe am caudalen Segmentende. Der L3 t-p-Muskel, durch einen schmalen Spalt von L2 t-p getrennt, entspringt in der caudolateralen Ecke des Tergums und inseriert am caudalen Ende der Pleuralfalte.

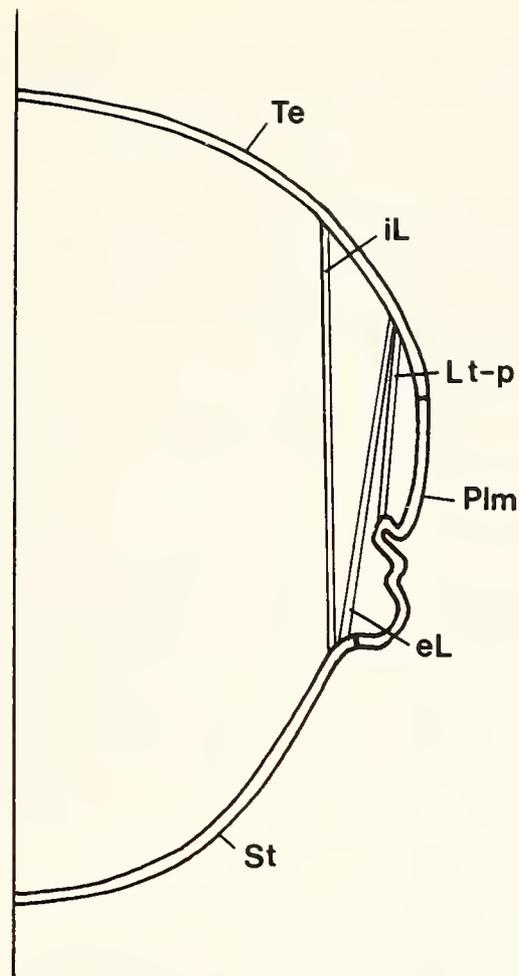


Abb. 9. *Carausius morosus* (♀); Lateralmuskulatur des fünften Abdominalsegments, Querschnitt (verändert nach JEZIORSKI 1918).

#### 3.2.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 6)

**L1 p-st** (MARQUARDT 1940)

(Syn. pstm JEZIORSKI 1918)

ist ein breites Muskelband, das ventral von der Stigmenöffnung auf der Pleuralwand entspringt und am lateralen Rand des Sternums inseriert.

#### 3.2.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 6)

**Sp** (MARQUARDT 1940)

(Syn. stim JEZIORSKI 1918)

ist ein kleiner Muskel, der cranial auf einem Chitinvorsprung des Stigmenrandes entspringt, schräg über das Stigma zieht und caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes inseriert.

#### 3.2.2.8. Transversalmuskulatur

**dT** (MARQUARDT 1940)

Der dorsale Flügelmuskel entspringt an der Antecosta und inseriert am Herzschlauch.

### 3.3. *Extatosoma tiaratum*

(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 10)

#### 3.3.1. Skelet

Das typische Abdominalsegment besteht aus Tergum, Pleuralmembran und Sternum, wobei die Pleuralregion, als auch das Sternum nicht weiter gegliedert sind. Das Stigma findet man in der dorsocranialen Ecke der Pleuralmembran. Es ist die einzige sklerotisierte Struktur der Pleuralregion.

#### 3.3.2. Muskulatur

##### 3.3.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und tergal sowie sternal zweischichtig. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche (D1–D4) des Tergums oder nahe dem caudalen Rand des Tergums (D5, D6). Die gesamte D-Gruppe inseriert am Vorderrand des folgenden Tergums. Die sternale Längsmuskulatur entspringt auf der dorsalen Fläche des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums (V1–V3). Die Lateralmuskulatur ist bis auf iL3 segmental angelegt.

##### 3.3.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 11)

**D1** Dieser interne, mediane Muskel ist zweigeteilt. Das mediane Faserbündel überlagert den medianen Rand des lateralen Faserbündels. D1 entspringt auf dem cranialen Drittel des Tergums, läuft parallel zur Medianlinie und inseriert am cranialen Rand des folgenden Tergums.

**D2** Ein interner Muskel, der lateral von D1 entspringt und schräg zum cranialen Rand des folgenden Tergums zieht, wo er direkt neben D1 ansetzt. D2 konvergiert leicht in caudaler Richtung.

**D3** ist ein interner Muskel, der lateral von D2 parallel zur Medianlinie verläuft. Er besitzt die halbe Länge von D1.

**D4** Dieser externe Muskel ist vollständig von D1 verdeckt und parallel zu D2 orientiert. Die Länge entspricht der von D3.

**D5** ist ein kurzes, externes Muskelfaserbündel, das von D3 verdeckt ist.

**D6** Dieser kurze, externe Muskel befindet sich lateral von D5 und ist nur teilweise von D3 verdeckt. D6 entspringt auf der caudolateralen Fläche des Tergums und verbreitert sich zur Insertionsstelle hin, die auf der craniolateralen Kante des folgenden Tergums liegt.

##### 3.3.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 12)

**V1** Ein internes, medianes Muskelband, das parallel zur Sagittallinie orientiert ist. V1 entspringt auf dem cranialen Drittel des Sternums und inseriert auf dem cranialen Rand des folgenden Sternums.

**V2** Dieses interne Muskelband verläuft auf der Lateralseite von V1 parallel zu diesem. V2 ist etwas kürzer als V1.

**V3** ist ein externer, schmaler Muskel, der größtenteils von V1 verdeckt ist. Sein Ursprung ist am medianen Rand von V1 auf der dorsalen Fläche des Sternums frei sichtbar. Von dort zieht der Muskel schräg caudolateral zum cranialen Rand des folgenden Sternums.

##### 3.3.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 10)

**iL1** ist ein schmales, internes Muskelband, das auf der ventralen Fläche des Tergums am cranialen Rand entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

**iL2** Eine interne Muskelgruppe aus einzelnen schwachen Fasern, die von der Stigmenöffnung fast bis zum Segmenthinterende reichen. Die Muskelfasern entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums und setzen am lateralen Rand des Sternums an.

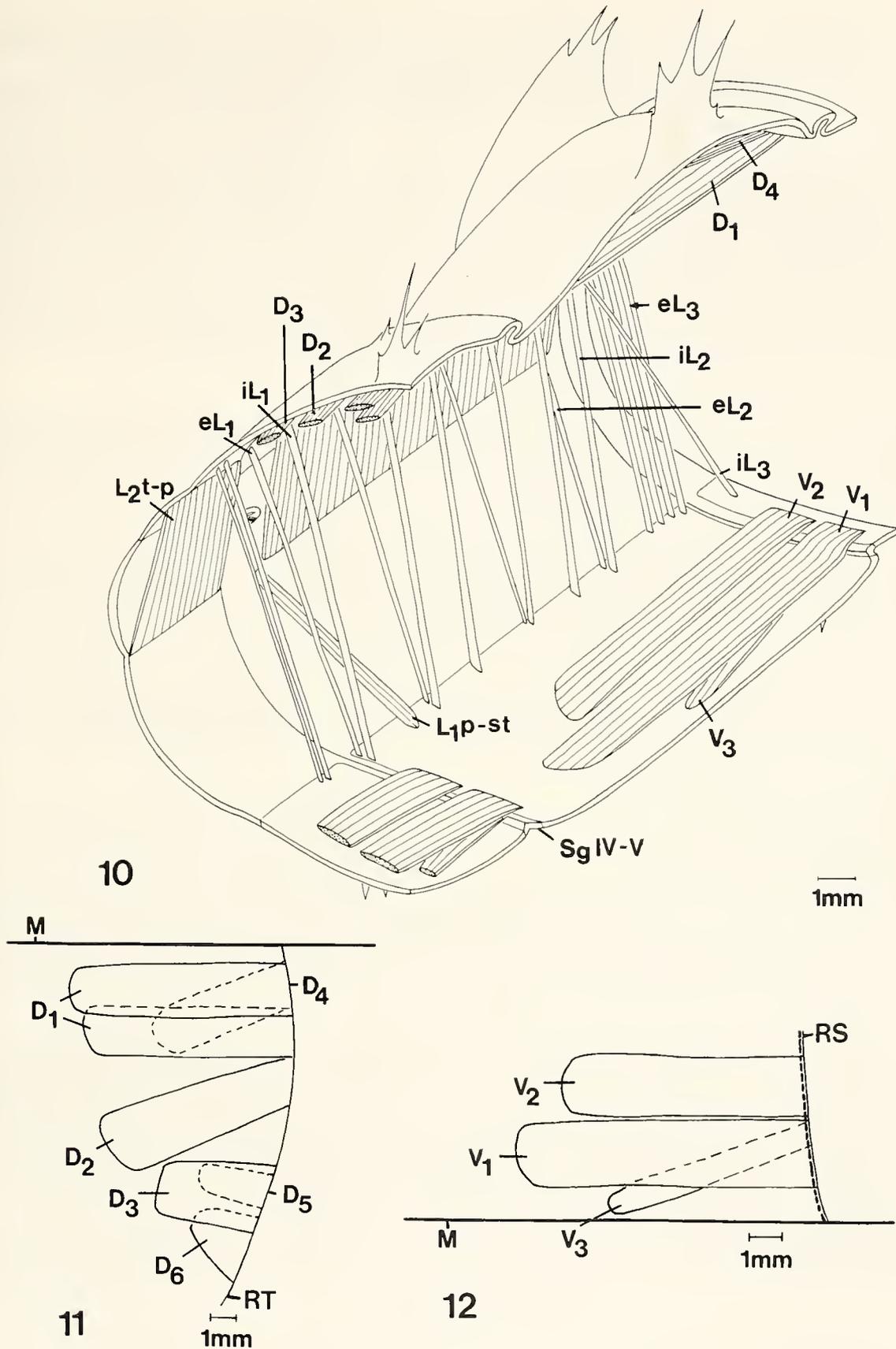


Abb. 10-12. *Extatosoma tiaratum* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 10. Sagittalschnitt; Segment IV ist quergeschnitten, Sicht von craniomedian auf die rechte Körperhälfte. – 11. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht siehe Abb. 7. – 12. Sternales Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8, Segmentgrenze V-VI gestrichelt. Die externe Muskulatur besteht nur aus dem schmalen Muskelband V3.

**iL3** ist ein internes Muskelband, das nahe des Ursprungs von D6 am caudolateralen Rand des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums vom nachfolgenden Segment inseriert. Dabei kreuzt der iL3-Muskel das darunter liegende eL3-Faserbündel.

**eL1** ist ein schmales Muskelband unter dem iL1-Muskel. eL1 entspringt in der craniolateralen Ecke des Tergums und inseriert unmittelbar hinter iL1 in der craniolateralen Ecke des Sternums.

**eL2** Eine Gruppe aus isolierten Muskelfasern, die mit den iL2-Fasern alternieren. Sie inserieren am lateralen Rand des Sternums neben den iL2-Fasern. Ihr Ursprung liegt jedoch externer am lateralen Rand des Tergums. Die eL2-Gruppe beginnt am Stigma und geht am caudalen Segmentende in die eL3-Gruppe über.

**eL3** Eine kleine Gruppe isolierter Muskelfasern am Segmenthinterende, die wie die eL2-Fasern am lateralen Rand des Tergums entspringen und am lateralen Rand des Sternums inserieren. Im Gegensatz zur eL2-Gruppe sind die eL3-Fasern dichter angeordnet.

### 3.3.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 10)

**L2 t-p** Eine dichte Muskelfaserschicht, die von der Stigmenöffnung bis zum Hinterende des Segments reicht. Die kurzen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren im dorsalen Drittel auf der Pleuralmembran.

### 3.3.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 10)

**L1 p-st** Ein schmales Muskelband, das ventral vom Stigma auf der Pleuralmembran entspringt und am lateralen Rand des Sternums inseriert.

### 3.3.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 10)

**Sp** Der Stigmenmuskel entspringt cranial am Stigmenrand auf einem Chitinvorsprung, überspannt das Stigma und inseriert caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes.

### 3.3.2.8. Transversalmuskulatur

**dT** Die Flügelmuskulatur ist dorsal vorhanden. Sie entspringt am cranialen Rand des Tergums und inseriert am Herzen.

## 3.4. *Aplopus cytherea*

(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 13)

### 3.4.1. Skelet

Wie bei *Carausius morosus* sind auch hier die Grenzen zwischen Tergum, Pleurum und Sternum nicht deutlich. Die Sklerite gehen mehr oder weniger kontinuierlich in die gefaltete Pleuralmembran über. Tergum und Sternum besitzen jeweils eine kräftige Antecostalleiste. Sowohl das Sternum, als auch die Pleuralmembran sind nicht in einzelne Regionen gegliedert.

Das Stigma befindet sich am cranialen Rand des Segments und ist tergalwärts in die Pleuralfalte eingelassen.

### 3.4.2. Muskulatur

#### 3.4.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche (D1–D4) oder auf der caudolateralen Fläche des Tergums (D5, D6) und inseriert an der Antecosta des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln entspringen, wenn nicht anders angegeben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inserieren an der Antecosta des folgenden Sternums (V1–V3). Die Lateralmuskulatur ist bis auf den Muskel iL3 segmental angelegt.

#### 3.4.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 14)

**D1** ist ein internes, parallel zur Sagittallinie verlaufendes, medianes Muskelband, das sich über das halbe Segment erstreckt. Die Insertio ist zum Teil von D2 verdeckt.

**D2** Ein interner, schräg orientierter Muskel, der etwas kürzer ist als D1. Er zieht vom Ursprung schräg nach dorsocaudal.

**D3** Dieses interne Muskelbündel besteht aus drei einzelnen Muskelbändern, die parallel zu D1 und lateral von D2 verlaufen.

**D4** ist ein kurzer, externer Muskel, der vollständig von D1 verdeckt ist. Er ist parallel zu D1 orientiert und halb so lang wie dieser.

**D5** ist ein kurzer, schräg orientierter, externer Muskel. Er liegt unter D3 und nur sein Ursprung ist am medianen Rand von D3 sichtbar.

**D6** Dieser externe Muskel besitzt dieselbe Länge und Orientierung wie D5, erweitert sich aber leicht in Richtung Insertio. Seine mediane Hälfte ist von D3 verdeckt.

#### 3.4.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 15)

**V1** ist ein breites, internes Muskelband, das parallel zur Medianlinie mehr als die Hälfte des Segments durchspannt.

**V2** Dieses interne Muskelband ist schmaler und etwas kürzer als V1. Es liegt lateral von V1 und ist leicht schräg nach caudolateral orientiert.

**V3** ist eine Gruppe aus drei externen Einzelmuskeln, die vom Ursprung schräg zur craniolateralen Kante des folgenden Sternums ziehen. Die Insertionsstellen der zwei lateralen Muskelbänder sind von V1 verdeckt, aber die Insertio des dritten Muskelbandes ist frei sichtbar. Die V3-Muskeln sind etwa halb so lang wie V1.

**V4** ist ein kurzer Muskel, der unter dem lateralen Muskelband der V3-Gruppe liegt. In diesem Bereich ist die Sternalmuskulatur also dreischichtig. V4 entspringt auf dem caudalen Rand des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums.

#### 3.4.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 13)

**iL1** Ein kräftiges, laterales Muskelband, das an der Antecosta des Tergums entspringt und an der Antecosta des Sternums inseriert.

**iL2** Eine interne Muskelgruppe aus einzelnen Fasern, die auf der ventralen Fläche des Tergums entspringen und auf der dorsolateralen Fläche des Sternums ansetzen. Die iL2-Fasern beginnen caudal vom Stigma und enden im letzten Viertel des Segments.

**iL3** ist ein internes, intersegmentales Muskelband, das am lateralen Rand des Tergums über dem Ursprung der eL3-Gruppe entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums vom folgenden Segment inseriert.

**eL1** ist ein schmaler, externer Muskel, der von der craniolateralen Ecke des Tergums zur craniolateralen Ecke des Sternums reicht.

**eL2** Die eL2-Gruppe besteht aus einzelnen, schwachen Muskelfasern, die mit den iL2-Fasern alternieren und vom lateralen Rand des Tergums zum lateralen Rand des Sternums ziehen. Die eL2-Gruppe geht am Segmenthinterende in die eL3-Gruppe über.

**eL3** Eine Gruppe von Muskelfasern, die am caudalen Segmentende an die eL2-Gruppe anschließt. Die eL3-Fasern entspringen am caudolateralen Rand des Tergums und inserieren am caudolateralen Rand des Sternums. Die einzelnen Fasern sind im Vergleich zur eL2-Gruppe dichter angeordnet.

#### 3.4.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 13)

**L2 t-p** ist eine externe, dichte Muskelfaserschicht aus einzelnen, kurzen Fasern, die am lateralen Rand des Tergums auf Höhe des Ursprungs der eL2-Fasern entspringen und an der Pleuralfalte inserieren. Sie beginnen caudal vom Stigma und reichen bis zum Segmenthinterende.

#### 3.4.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 13)

**L1 p-st** ist ein kräftiges Muskelband, das ventral vom Stigma entspringt und am lateralen Rand des Sternums direkt neben iL1 inseriert.

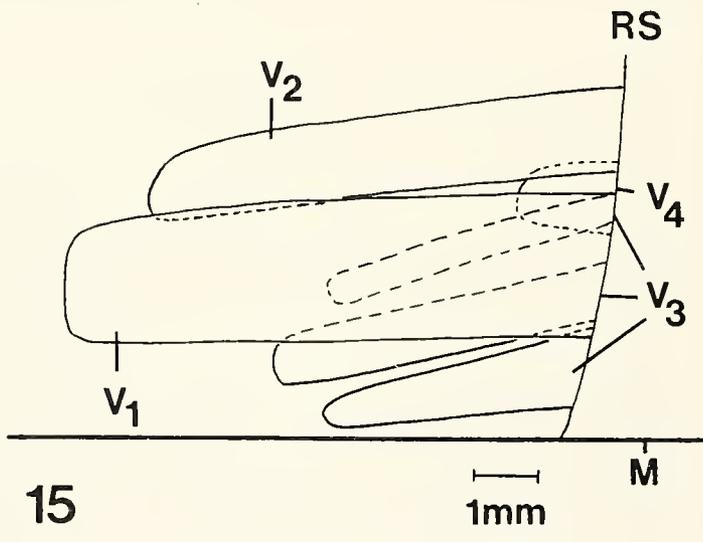
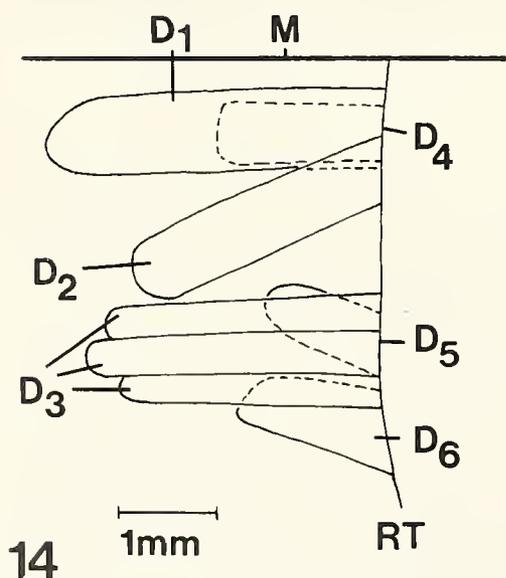
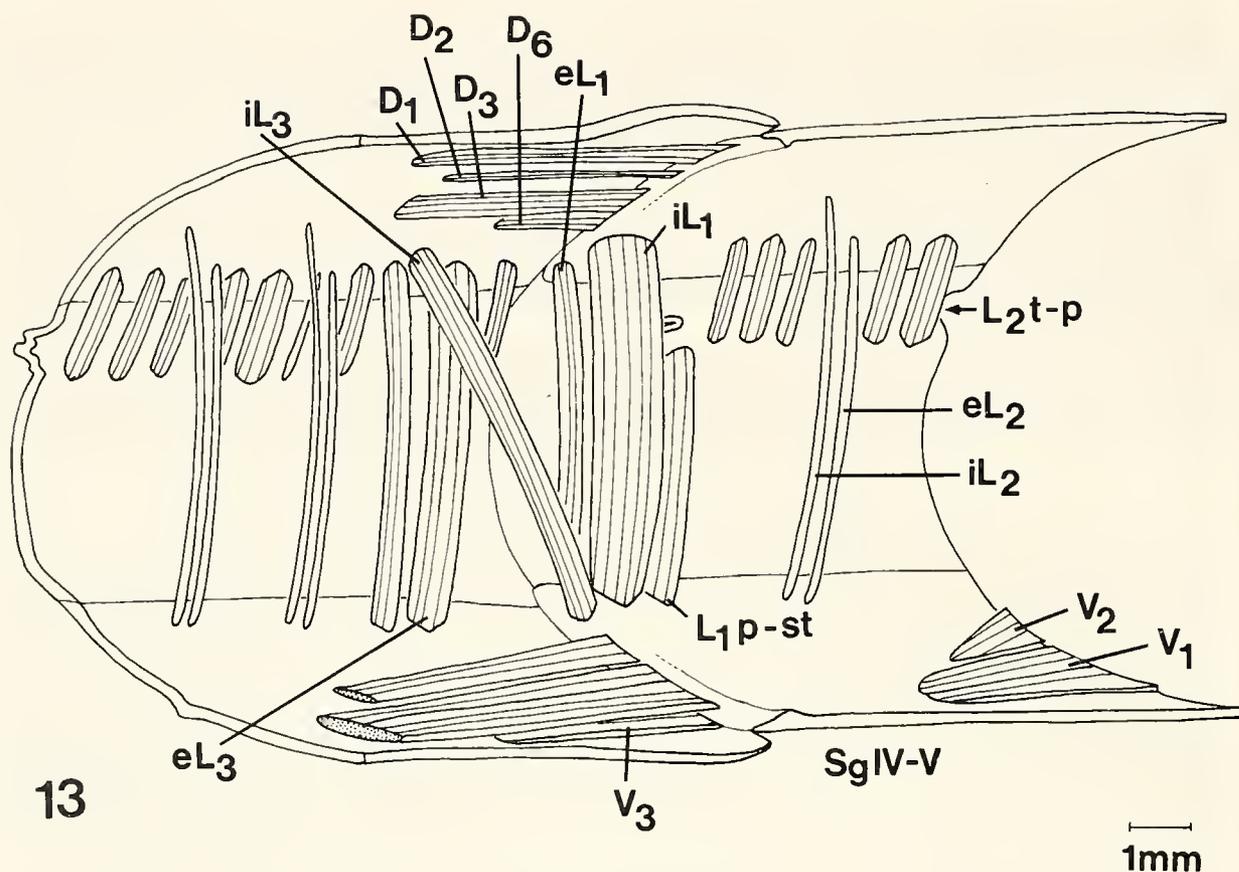


Abb. 13-15. *Aplopus cytherea* (♀); Abdominalsegmente IV und V. - 13. Sagittalschnitt; beide Segmente sind querschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. - 14. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 7. - 15. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Orientierung siehe Abb. 8. Im Bereich von V4 ist die Muskulatur dreischichtig.

3.4.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 13)

**Sp** Der Stigmenmuskel entspringt auf einem Chitinvorsprung des cranialen Stigmenrandes, überspannt das Stigma und setzt auf einem Vorsprung des caudolateralen Stigmenrandes an.

3.4.2.8. Transversalmuskulatur

**dT** Der dorsale Transversalmuskel entspringt an der tergalen Antecosta und inseriert am Herzen.

### 3.5. *Eurycantha calcarata*

(Männchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 16)

#### 3.5.1. Skelet

Das Abdominalskelet von *Eurycantha calcarata* ist viel stabiler gebaut als bei den meisten anderen Phasmiden. Der Körper ist auch nicht drehrund, wie bei *Carausius morosus* oder *Aplopus cytherea*, sondern abgeflacht.

Ein kräftiges Tergum mit deutlicher Antecosta ist von einem ebenso stabilen Sternum durch eine Pleuralregion getrennt, die sich aus Epipleurit und Hypopleurit zusammensetzt und ganz auf der Ventralseite liegt. Das sklerotisierte Epipleurit trägt an seinem cranialen Ende das Stigma. Das Hypopleurit ist eine schmale sklerotisierte Spange, die durch breite membranöse Zonen vom Epipleurit und vom Sternum abgegrenzt ist.

#### 3.5.2. Muskulatur

##### 3.5.2.1. Muskulatur allgemein

Die intersegmental angeordnete Längsmuskulatur ist sowohl tergal, als auch sternal dreischichtig. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche des Tergums und inseriert an der Antecostalleiste des folgenden Tergums. Die sternale Längsmuskulatur entspringt, soweit nicht anders beschrieben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums (V1–V3, V5). Die Lateralmuskulatur ist vollständig segmental angelegt.

##### 3.5.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 17)

**D1** ist eine interne Muskelgruppe aus zwei parallelen Faserbündeln, die kurz hinter der Antecosta entspringen und parallel zur Sagittallinie bis zur Antecosta des folgenden Tergums ziehen. Das laterale Muskelband konvergiert leicht zur Ansatzstelle.

**D2** Ein schmales, internes Muskelband, dessen medianer Rand von D1 verdeckt ist. D2 ist etwas kürzer als D1.

**D3** Diese interne Muskelgruppe besteht aus drei schräg nach caudolateral orientierten Einzelmuskeln. Sie entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums lateral von D2 und inserieren am craniolateralen Rand des folgenden Tergums. Der Ursprung des an D2 anschließenden Muskelbandes ist von D2 weitgehend verdeckt. Die zwei lateralen Muskeln überlagern sich teilweise.

**D4** ist ein schmales Muskelband, das parallel zur Medianlinie verläuft und vollständig von D1 verdeckt ist. D4 ist etwa so lang wie D3.

**D5** ist ein kurzer, externer Muskel, der unter dem medianen Teilmuskel von D3 liegt. Er ist stärker nach caudolateral orientiert als D3.

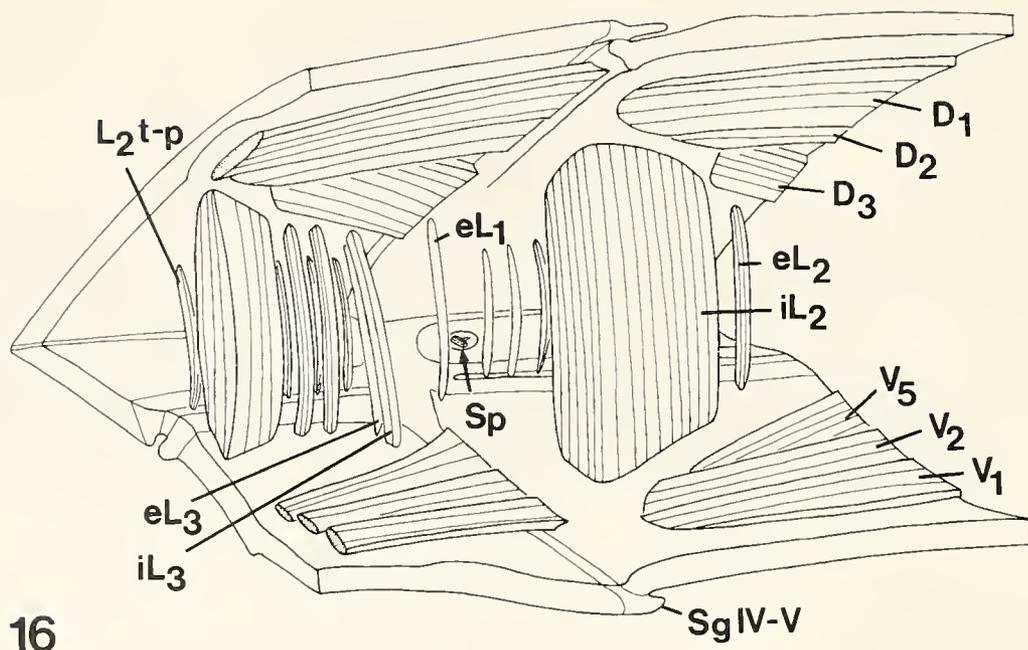
**D7** ist ein breiter Muskel, der so lang ist wie D3. Er wird von D1 vollständig und von D4 teilweise verdeckt. Im Bereich von D4 ist die tergale Längsmuskulatur somit dreischichtig. D7 erweitert sich in Richtung Insertio, die am cranialen Rand des folgenden Tergums zu finden ist.

##### 3.5.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 18)

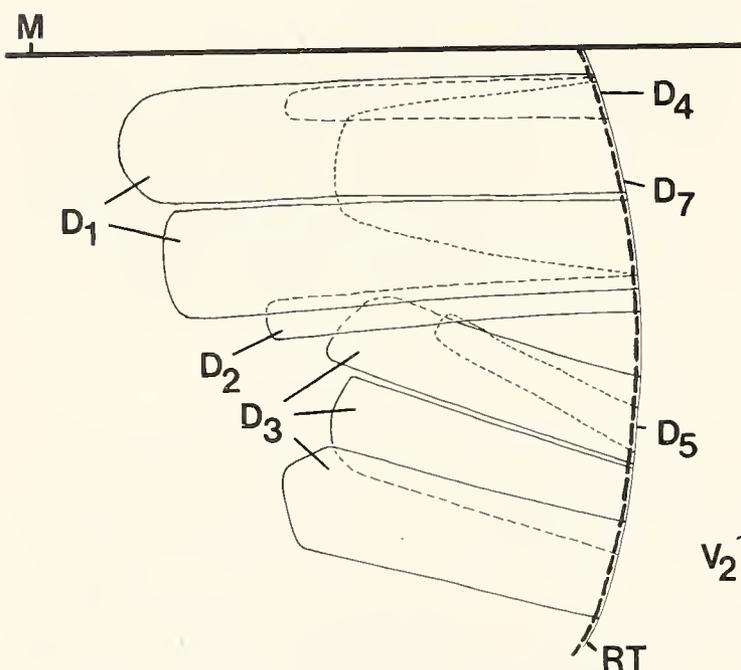
**V1** Ein interner, medianer Muskel, der im cranialen Drittel des Sternums entspringt, parallel zur Medianlinie verläuft und am cranialen Rand des folgenden Sternums inseriert.

**V2** Diese interne Muskelgruppe besteht aus drei Faserbündel. Das mittlere Muskelfaserbündel ist so lang wie V1, die beiden äußeren sind etwas kürzer. V2 verläuft parallel zur Sagittallinie lateral von V1.

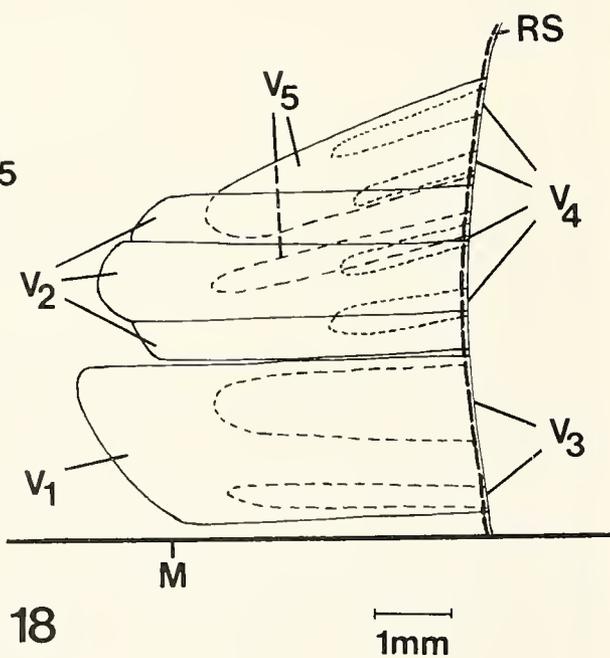
**V3** ist eine externe Gruppe aus zwei Einzelmuskeln, die von V1 verdeckt sind. Sie sind wie V1 und V2 orientiert, besitzen aber nur 2/3 der Länge von V1.



16



17



18

Abb. 16-18. *Eurycantha calcarata* (♂); Abdominalsegmente IV und V. - 16. Sagittalschnitt; beide Segmente sind querschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. Muskel iL3 überschreitet die Segmentgrenze nicht, vergleiche Abb. 6, 10, 13. - 17. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 7, Segmentgrenze V-VI gestrichelt, wie auch in Abb. 18. Bemerkenswert ist das Vorkommen des Muskels D7, das Fehlen von D6 (siehe Abb. 7, 11, 14, 19) und die Dreischichtigkeit im Bereich von D4. - 18. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8. Auch hier ist die Muskulatur im Bereich von V4 dreischichtig.

**V4** ist eine Gruppe aus vier externen Muskeln. Die Fasern sind kurz, etwa 1/3 so lang wie V1. Alle vier Einzelmuskeln sind von V3 und/oder V5 verdeckt. Sie entspringen am Hinterende des Sternums und ziehen schräg lateralwärts zum Vorderrand des folgenden Sternums.

**V5** Ein in zwei Einzelmuskeln aufgelöstes Muskelbündel, das zwischen V2 und V4 eine weitere Muskelschicht bildet. Die Orientierung entspricht der V4-Gruppe.

#### 3.5.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 16)

**iL2** ist ein massiges Muskelfaserbündel, das in der Segmentmitte auf der ventralen Fläche des Tergums entspringt und auf der dorsalen Fläche des Sternums inseriert. Der iL2-Muskel ist nicht in isolierte Muskelfasern aufgelöst.

**iL3** Dieses interne Muskelband entspringt am caudolateralen Rand des Tergums und inseriert in der caudolateralen Ecke des Sternums von demselben Segment.

**eL1** Ein schmales Muskelband, das vom craniolateralen Rand des Tergums zur craniolateralen Ecke des Sternums zieht und damit als einziger Muskel vor die Stigmenöffnung zu liegen kommt.

**eL2** Die eL2-Fasern entspringen auf der dorsalen Fläche des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums. Sie sind zum großen Teil von iL2 verdeckt. Einzelne Muskelfasern sind jedoch cranial und caudal von iL2 sichtbar.

**eL3** ist ein einzelnes Muskelband am caudalen Segmentende, das am caudolateralen Rand des Tergums entspringt und in der caudolateralen Ecke des Sternums inseriert, wobei es in seiner gesamten Länge dicht unter dem iL3-Muskel liegt.

#### 3.5.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 16)

**L2 t-p** ist eine Muskelfaserschicht aus vielen kurzen Fasern, die von der Stigmenöffnung bis zum caudalen Segmentende reichen. Die Muskelfasern entspringen auf der ventrolateralen Fläche des Tergums unter den eL2-Fasern und inserieren auf der schmalen Hypopleuritspange.

#### 3.5.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur

Pleuro-sternale Muskeln sind nicht vorhanden.

#### 3.5.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 16)

**Sp** Der Stigmenschließmuskel entspringt cranial auf einem Vorsprung des Stigmenrandes, überspannt das Stigma und inseriert caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes.

#### 3.5.2.8. Transversalmuskulatur

**dT** Der dorsale Transversalmuskel entspringt auf der Antecostalleiste und inseriert am Herzen.

### 3.6. *Heteropteryx dilatata*

(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 19 und 22)

#### 3.6.1. Skelet

Im Gegensatz zu den zylinderförmigen Abdominalsegmenten von *Carausius morosus* oder *Aplopus cytherea* hat ein mittleres Abdominalsegment von *Heteropteryx dilatata* eine ganz andere Form. Es ist abgeflacht und die Seiten sind zu einer scharfen, bedornten Kante ausgezogen (Abb. 19). Das Tergum ist großflächig und reicht lateral bis zur Kante. Die Pleuralmembran und das Sternum befinden sich auf der Ventralseite.

Während das schmale Sternum einteilig ist, läßt sich die Pleuralregion in zwei deutlich voneinander getrennte Teile gliedern (Abb. 22). An das laterale Epipleurit, das die Stigmenöffnung trägt, schließt sich das Hypopleurit an, das an das Sternum grenzt (Bezeichnung nach FORD 1923).

### 3.6.2. Muskulatur

#### 3.6.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und sowohl tergal, als auch sternal zweischichtig. Die tergalen Längsmuskeln entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums (D 1–D 3) oder nahe dem caudalen Rand des Tergums (D 4–D 6). Sie inserieren an der Antecostalleiste des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln haben ihren Ursprung auf der dorsalen Fläche (V 1) und nahe dem caudalen Rand des Sternums (V 3–V 5). Die gesamte Lateralmuskulatur ist segmental angelegt.

#### 3.6.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 20)

**D 1** ist ein breites, internes Muskelbündel, das die ventrale Fläche des Tergums einnimmt und in seinem cranialen Drittel entspringt. Die Orientierung ist leicht schräg von craniolateral nach dorsocaudal.

**D 2** ist ein deutlich schräg nach caudomedial orientierter, interner Muskel, dessen cranialer Ursprung von D 3 und dessen caudale Insertio teilweise von D 1 verdeckt ist.

**D 3** ist ein zweigeteiltes, internes Muskelbündel, dessen längste Fasern den Ursprung von D 2 leicht überragen. Die kurzen Muskelfasern sind nur halb so lang. D 3 verläuft parallel zur Medianlinie.

**D 4** Dieser kurze, externe Muskel ist vollständig von D 1 verdeckt.

**D 5** ist wie D 4 ein kurzer, externer Muskel, der vollständig von D 3 verdeckt ist. Er zieht vom caudolateralen Rand des Tergums zum craniolateralen Rand des folgenden Tergums.

**D 6** liegt lateral von D 5 und ist ebenfalls ein sehr kurzer, externer Muskel. Die mediane Hälfte ist von D 3 überlagert.

#### 3.6.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 21)

**V 1** ist ein sehr breites, internes Muskelband, das fast das gesamte Sternum bedeckt. Parallel zur Medianlinie orientiert, entspringt es im vorderen Drittel des Sternums. Alle weiteren sternalen Längsmuskeln sind vollständig oder teilweise von V 1 bedeckt.

**V 3** Dieser kurze, externe Muskel ragt zur Hälfte unter der Medianseite von V 1 hervor. V 3 ist wie auch V 4 und V 5 leicht schräg von cranial nach caudolateral orientiert.

**V 4** ist ein externes Muskelband, das vollständig von V 1 verdeckt ist. Orientierung wie V 3.

**V 5** Dieses externe, undeutlich zweigeteilte Muskelbündel ist etwas kürzer als V 4 und ebenso wie V 3 und V 4 orientiert. Die laterale Insertionsecke schaut unter V 1 hervor.

#### 3.6.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 19 und 22)

**iL 2** Dieses Muskelfaserbündel stellt die am weitesten medial gelegene Verbindung zwischen Tergum und Sternum dar. Die massige Muskelgruppe aus fünf Faserbündeln zieht von der ventralen Fläche des Tergums zur dorsalen Fläche des Sternums, und zwar caudal von der Segmentmitte.

**eL 1** ist ein einzelnes Muskelband am cranialen Rand des Segments. Es entspringt vor der craniolateralen Ecke des Tergums und inseriert in der craniolateralen Ecke des Sternums.

**eL 2** ist eine Muskelgruppe, die aus drei Faserbündeln besteht und caudal von der Segmentmitte unter der iL 2-Gruppe liegt. Die eL 2-Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums.

**eL 3** Dieses einzelne Muskelband befindet sich am Segmentende, wo es von der caudolateralen Ecke des Tergums zur caudolateralen Ecke des Sternums zieht.

#### 3.6.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 19 und 22)

**iL t-p** Diese massige Muskelfaserschicht beginnt caudad der Stigmenöffnung, wo die Fasern am dichtesten stehen und endet unter dem eL 2-Muskel. Die Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren auf dem Hypopleurit.

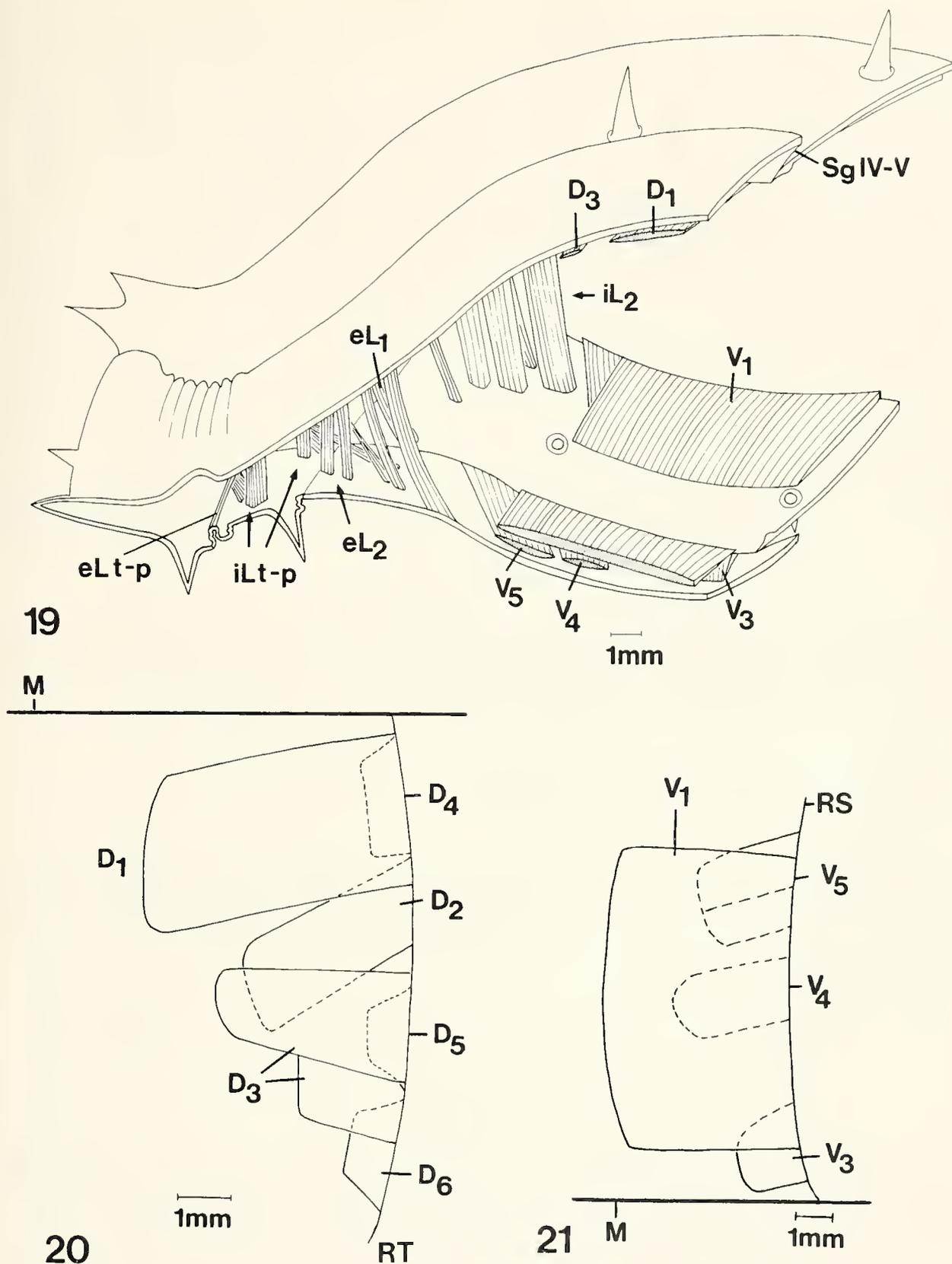


Abb. 19–21. *Heteropteryx dilatata* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 19. Sagittalschnitt; beide Segmente sind querschnitt, Sicht von craniomedian auf die rechte Körperhälfte. – 20. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht siehe Abb. 7. – 21. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8. Bemerkenswert ist die breite, lückenlose Muskelschicht V1 und das Vorkommen des externen Muskels V5.

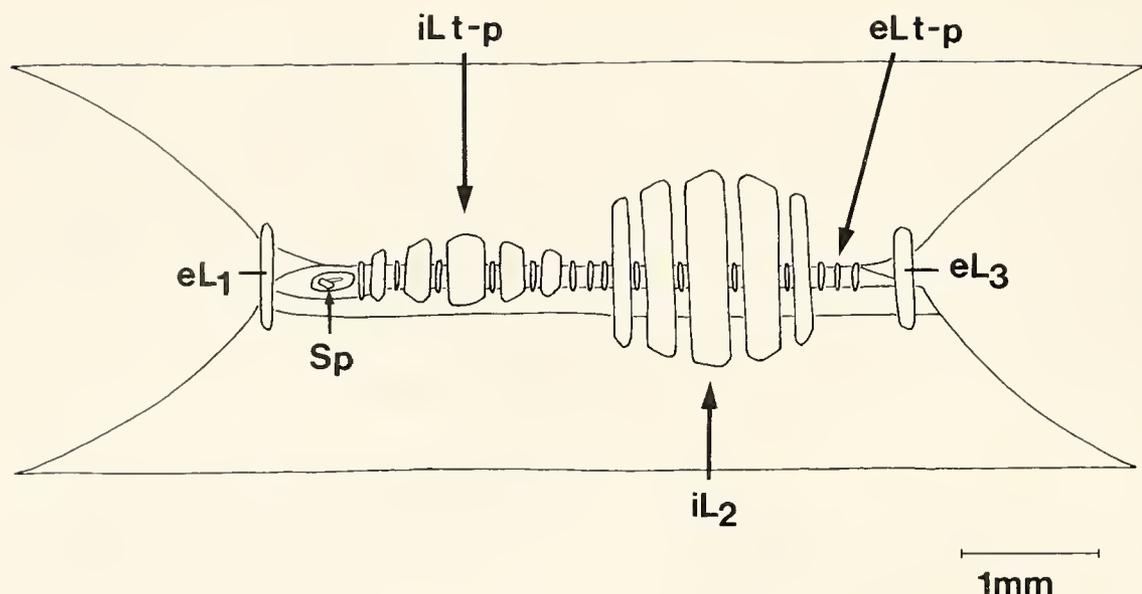


Abb. 22. *Heteropteryx dilatata* (♀); Sagittalschnitt des fünften Abdominalsegments, Sicht von median. Die Muskeln iL1 und iL3 fehlen, die Tergo-pleural-Muskulatur ist zweischichtig (iL t-p und eL t-p).

eL t-p ist ein sehr kurzer Muskelfaserbelag. Die Fasern liegen unter den iL t-p-Fasern, reichen jedoch weiter als diese nach caudal bis zum Segmentende. Die eL t-p-Gruppe ist die äußerste von vier Lateralmuskelschichten. Die einzelnen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren auf dem Hypopleurit nahe der Grenze zum Epipleurit.

#### 3.6.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur

Pleuro-sternale Muskeln sind nicht vorhanden.

#### 3.6.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 22)

Sp Der Stigmenschließmuskel zieht quer über die Stigmenöffnung vom cranialen zum caudolateralen Stigmenrand. Origio und Insertio liegen jeweils auf Vorsprüngen des Stigmenrandes.

#### 3.6.2.8. Transversalmuskulatur

dT Der dorsale Transversalmuskel entspringt an der Antecosta und inseriert am Herzen.

## 4. Diskussion

Die Ergebnisse der muskelanatomischen Untersuchungen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Muskeln von gleicher topographischer Lage erhalten dieselbe Bezeichnung. Ich folge dabei weitgehend der Nomenklatur von MARQUARDT (1940). Es muß betont werden, daß das Lagekriterium nicht ausreicht, um eine Homologie zu beweisen. Dazu sind vielmehr embryologische und anatomische Untersuchungen notwendig, die eine Homologie beispielsweise über die Innervierung belegen.

Die Überprüfung von Homologien ist schwierig und zeitaufwendig und wurde in der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt. Es ist aber eine einheitliche topographische Nomenklatur eingeführt worden. MARQUARDT schreibt dazu (1940: 67): „Die Anwendung einer einheitlichen topographischen Nomenklatur bereitet nämlich insofern oft Schwierigkeiten, als für nur wenige Muskeln ein genau gleiches topographisches Verhalten bei den verschiedenen Insekten festgestellt werden kann. Anzahl, Verlauf und Anheftungsart der Muskeln können so stark wechseln, daß Homologisierungen auf diese Weise wenn nicht unmöglich so doch sehr fraglich erscheinen.“

Tab. 1. Muskelausstattung eines mittleren Abdominalsegments (III-VI) von sieben Phasmidenarten (x = Muskel vorhanden, - = Muskel reduziert, ? = Erklärung siehe Text).

Muskulatur	<i>Carausius morosus</i>	<i>Extatosoma tianatum</i>	<i>Aplopus cytherea</i>	<i>Eurycantha calcarata</i>	<i>Heteropteryx dilatata</i>	<i>Megacrania tsudai</i>	<i>Diaperomera femorata</i>
D { intern extern	median lateral	D1 D2 D3	D1 D2 D3	D1 D2 D3	D1 D2 D3	D1 D2 D3	D1 D2 D3
	median lateral	D4 D5 D6	D4 D5 D6	D4 D5 D6	D4 D5 D6	D4 D5 D6	D4 D5 D6
V { intern extern	median lateral	V1 V2	V1 V2	V1 V2	V1 V2	V1 V2	V1 V2
	median lateral	V3	V3	V3	V3	V3	V3
iL	1	x	x	x	-	x	x
	2	x	x	x	x	x	x
	3	x	x	x	x	x	-
eL	1	x	x	x	x	x	?
	2	x	x	x	x	x	x
	3	x	x	x	x	x	?
L t-p	x (2-geteilt)	x	x	x	x (2-schichtig)	x	x
L1 p-st	x	x	x	-	-	-	-
Sp	x	x	x	x	x	x	x
dT	x	x	x	x	x	x	?

Tab. 2. Synonymieliste der Muskulatur eines mittleren Abdominalsegments (III-VI) von Phasmiden. Die Angaben bei MAKI (1935) beziehen sich auf Segment V.

Muskulatur	<i>Diapheromera femorata</i> FORD (1923)	<i>Megacrania tsudai</i> MAKI (1935)	<i>Carausius morosus</i> MARQUARDT (1940)	<i>Carausius morosus</i> JEZIORSKI (1918)
D	intern	} it	D2	dIm2
			D4	dIm4
	extern	} ot	D1	dIm1
			D4a D5	dIm4a dIm5
V	intern	} is	V1	vIm1
			V2	vIm2
	extern	} os	} V3	vIm3
iL	} tm	300	iL1 t-st	dvm1
		301	iL2 t-st	dvm2
		302	iL3 t-st	-
eL	} tm	-	eL1 t-st	ldvm1
		303	eL2 t-st	} ldvm2
		-	eL3 t-st	
L t-p	tpm	} 304 {	L2 t-p	pm
			L3 t-p	
L p-st	-	-	L1 p-st	pstm
Sp	om	305	Sp	stim
dT	-	295	dT	-

Tatsächlich variiert die abdominale Muskulatur bei Vertretern der Phasmida und nahe verwandter Gruppen, wie zum Beispiel die der Caelifera (SNODGRASS 1935) beträchtlich. Die Muskelausstattung der Abdominalsegmente bei den untersuchten Phasmidenarten ist dagegen ziemlich gleichförmig, so daß hier Muskeln, die dieselbe Bezeichnung tragen, vermutlich homolog sind.

Um eine einheitliche Nomenklatur zu erhalten, mußte bei *Megacrania tsudai* und *Diapheromera femorata* die gesamte Muskulatur, bei *Carausius morosus* ein Teil der Muskulatur umbenannt werden. Die Synonyme sind in Tab. 2 angegeben. Diese Ver-

einheitlichung der Nomenklatur ist ein wichtiges Arbeitsmittel, um vergleichende anatomische Aussagen machen zu können.

Im folgenden werden die Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen verglichen und gemeinsam mit den Ergebnissen von FORD (1923) für *Diapheromera femorata* und MAKI (1935) für *Megacrana tsudai* diskutiert.

#### 4.1. Tergale und sternale Längsmuskulatur (Tab. 1)

Eine bemerkenswerte Eigenschaft der Phasmiden ist das Auftreten von breiten, muskelfreien Querzonen auf den Tergiten und Sterniten. Diese entstehen durch den nach caudal verschobenen Ursprung der Längsmuskulatur. Nur im 1. Abdominalsegment, dem Segmentum medianum, das mit dem Metathorax fest verwachsen ist, entspringt die Längsmuskulatur zumindest teilweise am cranialen Rand des Tergums oder des Sternums.

Es ist jedoch eine Ausnahme bekannt. Das ist die kalifornische Gattung *Timema*, die in allen Abdominalsegmenten eine durchgehende Längsmuskulatur besitzt. Dieses Merkmal steht im Zusammenhang mit den bei dieser Gattung noch nicht verlängerten Abdominalsegmenten. Es wird von KRISTENSEN (1975) als Plesiomorphie gewertet, die ihn unter anderem dazu veranlaßt, in *Timema* die mögliche Schwestergruppe aller übrigen rezenten Phasmiden zu sehen.

Mit der Verlängerung der Abdominalsegmente ist die Verkürzung der Längsmuskulatur einhergegangen. Nach BEIER (1957, 1968) reichen die Längsmuskeln in einem typischen Abdominalsegment höchstens bis zur Segmentmitte. Das trifft jedoch nur für *Carausius morosus* (Abb. 6) und *Diapheromera femorata* zu. Bei den anderen untersuchten Arten durchsetzt die Längsmuskulatur immer mehr als die halbe Segmentlänge. Sie entspringt in der Regel im vorderen Drittel des Segments. Die funktionelle Bedeutung dieser Muskelverkürzung wird weiter unten diskutiert (Kap. 4.8.).

Voss (1905) unterteilt die tergale und die sternale Längsmuskulatur jeweils in ein medianes und ein laterales Bündel und bezeichnet diesen Zustand als typische Differenzierung für orthopteroide Insekten. Diese Differenzierung tritt bei fast allen untersuchten Phasmiden auf. JEZIORSKI (1918) findet bei *Carausius morosus* einen breiten Spalt zwischen D2 und D3, der die dorsale Längsmuskulatur in zwei Gruppen teilt (Abb. 7). Die mediane Gruppe setzt sich aus den Muskeln D1, D2 und D4 zusammen, die laterale Gruppe aus den Muskeln D3, D5 und D6. Dieselbe Muskelanordnung finden wir bei *Extatosoma tiaratum*, *Aplopus cytherea* und *Heteropteryx dilatata* (Abb. 11, 14, 20). Bei *Megacrana tsudai*, *Eurycantha calcarata* und *Diapheromera femorata* fehlt jeweils der laterale Muskel D6. Bei *Eurycantha calcarata* kommt jedoch noch ein weiterer medianer Muskel hinzu (D7, Abb. 17).

Die sternale Längsmuskulatur der Phasmiden ist weniger deutlich in eine mediane und eine laterale Gruppe getrennt. Ein breiter Spalt tritt zwischen diesen zwei Gruppen niemals auf. Wie aus Tab. 1 hervorgeht, setzt sich bei *Megacrana tsudai*, *Diapheromera femorata* und *Aplopus cytherea* (Abb. 15) das mediane Bündel aus den Muskeln V1 und V3, das laterale Bündel aus den Muskeln V2 und V4 zusammen. Bei *Extatosoma tiaratum* fehlt der laterale Muskel V4 (Abb. 12). Dagegen tritt bei *Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* ein weiterer lateraler Muskel V5 auf (Abb. 18 und 21). Bei *Heteropteryx dilatata* ist eine durchgehende interne Muskelfaserschicht (Abb. 21), bei *Carausius morosus* eine durchgehende externe Muskelfaserschicht (Abb. 8) vorhanden.

JEZIORSKI (1918) beschreibt bei *Carausius morosus* den Muskel V1 als zweigeteiltes Faserbündel, wobei der laterale Teilmuskel vom medianen Muskelband teilweise ver-

deckt ist. Das konnte nicht bestätigt werden. Vielmehr grenzen die zwei Muskelbänder direkt aneinander (Abb. 8).

Die Längsmuskulatur läßt sich nicht nur in mediane und laterale, sondern auch in interne und externe Faserbündel unterteilen. Verschiedene paurometabole Insekten sind auf dieses Merkmal hin untersucht worden, wobei sich jeweils zeigt, daß die Längsmuskulatur in zwei Schichten angeordnet ist (MIALL & DENNY 1886, DU PORTE 1920, FORD 1923, SNODGRASS 1931, MAKI 1935). Auch die untersuchten Phasmiden besitzen weitgehend eine zweischichtige Längsmuskulatur. Bei zwei Arten ist jedoch die Längsmuskulatur zumindest teilweise in drei Schichten angeordnet. Bei *Eurycantha calcarata* ist die Längsmuskulatur dorsal und ventral, bei *Aplopus cytherea* nur ventral dreischichtig (Abb. 15, 17, 18).

Die Funktion der Längsmuskulatur liegt vor allem in der Protraktion der Segmente. Durch Kontraktion dieser Muskelfasern werden die Segmente einander genähert und laterale und vertikale Bewegungen des Abdomens ermöglicht. Die tergale Längsmuskulatur verursacht die Aufwärtskrümmung des Hinterleibes, die bei der Ameisenmikry von *Extatosoma*-Larven, in der Ruhelage bei *Extatosoma*-Weibchen und bei der Abwehrreaktion von *Eurycantha* deutlich ausgeprägt ist. Für die Abwärtskrümmung ist die sternale Längsmuskulatur verantwortlich. Diese Bewegung finden wir unter anderem im Abwehrverhalten von *Eurycantha*-Weibchen.

#### 4.2. Innere tergo-sternale Muskulatur (Tab. 1)

Die innere Tergo-sternal-Muskulatur ist dreigeteilt. Sie setzt sich aus einem anterioren Muskelband (iL1), einem posterioren Muskelband (iL3) und einer medianen Muskelfasergruppe (iL2) zusammen. Während die mediane Gruppe immer vorhanden ist, fehlt das anteriore Muskelband bei *Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* (Abb. 16, 22). Der posteriore Muskel fehlt bei *Diapheromera femorata* und ebenfalls bei *Heteropteryx dilatata* (Abb. 22). Bei *Carausius morosus* wurde iL3 von JEZIORSKI (1918) übersehen und erst von MARQUARDT (1940) beschrieben.

Der Muskel iL1 ist bei allen untersuchten Arten segmental angelegt. Dagegen verläuft das posteriore Muskelband iL3 nur bei *Eurycantha calcarata* segmental (Abb. 16), bei den übrigen Arten jedoch intersegmental. MARQUARDT (1940) weist darauf hin, daß sowohl iL1, als auch iL3 der Innervierung nach Intersegmentalmuskeln sind. Es existieren somit Muskelbänder, die nicht von einem Ganglion des zugehörigen Segments, sondern von einem benachbarten Segment aus innerviert werden.

Die iL2-Gruppe ist bei fast allen untersuchten Arten in isolierte Muskelfasern aufgelöst. Bei *Eurycantha calcarata* ist diese Muskelgruppe jedoch kompakt und nur caudal in einzelne Fasern gegliedert (Abb. 16) (siehe Kap. 4.3.).

#### 4.3. Äußere tergo-sternale Muskulatur (Tab. 1)

Wie die innere, so ist auch die äußere Tergo-sternal-Muskulatur gewöhnlich in ein medianes und zwei laterale Muskelbündel aufgeteilt. Der anteriore Muskel eL1 ist ein Einzelmuskel am cranialen Segmentende. Caudal vom Stigma liegt die eL2-Gruppe, die am Segmenthinterende in die eL3-Gruppe übergeht. Bei *Eurycantha calcarata* ist der eL3-Muskel nicht in isolierte Fasern aufgelöst (Abb. 16). Aufgrund dieses Merkmals und einiger anderer Merkmale, wie die kompakte Form des Muskels iL2, der Reduction der Muskeln D6, iL1 und L1 p-st und dem Auftreten der Muskeln V5 und D7 wird *Eurycantha calcarata* hier als abgeleitete Species innerhalb der Phasmiden auf-

gefaßt. Dieses Ergebnis entspricht den Ausführungen von BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908), die drei Merkmale für hochentwickelte Phasmiden angeben, welche alle für *Eurycantha calcarata* zutreffen, nämlich die vollständige Reduktion der Vorder- und Hinterflügel, die Verkürzung des Mediansegments (1. Abdominalsegment) und die relativ kurzen Fühler, die etwa so lang sind wie die Vorderbeine.

Die Dreigliederung der äußeren Tergo-sternal-Muskulatur finden wir bei allen untersuchten Arten außer *Diapheromera femorata*. FORD (1923) differenziert diesen Muskelbelag nicht und auch ihre Abbildungen geben keinen Aufschluß über das Vorhandensein von eL1 und eL3. Auch MAKI (1935) beschreibt für *Megacrana tsudai* die posterioren Muskelfasern nicht als eigenständige Muskelgruppe, obwohl aus seinen Abbildungen hervorgeht, daß die caudalen Fasern von der medianen eL2-Gruppe deutlich abgesetzt sind. JEZIORSKI (1918) rechnet diese Muskelgruppe bei *Carausius morosus* noch zur medianen eL2-Gruppe. Die eL3-Gruppe ist erst von MARQUARDT (1940) beschrieben worden.

Die eL1- und eL3-Muskeln sind bei allen untersuchten Arten segmental angelegt. Der Innervierung nach sind aber auch diese Muskeln Intersegmentalmuskeln (MARQUARDT 1940).

Die äußere und die innere Tergo-sternal-Muskulatur wirkt als in direkte Atemmuskulatur. Durch Kontraktion dieser Muskeln wird das Abdomen abgeflacht. Dabei wird Luft aus den Tracheen gepreßt und auf diese Weise aktiv ausgeatmet.

#### 4.4. Tergo-pleurale Muskulatur (Tab. 1)

Die Tergo-pleural-Muskulatur bildet in der Regel eine dichte Schicht aus kurzen Muskelfasern, die von der Stigmenöffnung bis zum caudalen Segmentende reichen. Bei *Carausius morosus* jedoch bildet der caudale Teil eine getrennte Muskelgruppe (L3 t-p), die durch einen schmalen Spalt von der L2 t-p-Gruppe abgesetzt ist (Abb. 6). Das zeigen auch die Ergebnisse von MARQUARDT (1940). JEZIORSKI (1918) differenziert dagegen nicht zwischen L2 t-p und L3 t-p.

Bei *Heteropteryx dilatata* ist die Tergo-pleural-Muskulatur zweischichtig (iL t-p und eL t-p, Abb. 19 und 22). Die Bedeutung dieses Merkmals ist unbekannt.

Wie die tergo-sternalen Muskeln sind auch die tergo-pleuralen Muskeln indirekte Atemmuskeln, die eine Kompression des Abdomens bewirken.

#### 4.5. Pleuro-sternale Muskulatur (Tab. 1)

FORD (1923: 242) gibt an, daß die Pleuro-sternal-Muskeln bei Phasmiden – im Zusammenhang mit den membranösen Pleuren – reduziert sind. Das trifft aber nicht für alle Arten zu. Von den untersuchten Arten ist dieser Muskel bei *Carausius morosus*, *Extatosoma tiaratum* und *Aplopus cytherea* vorhanden (Abb. 6, 10, 13). Der Pleuro-sternal-Muskel, der ventral von der Stigmenöffnung auf der Pleuralmembran entspringt, ist als Antagonist des Stigmenmuskels am Öffnen des Stigmas beteiligt.

#### 4.6. Stigmenmuskulatur (Tab. 1)

Der Stigmenmuskel ist bei allen Arten vorhanden (Abb. 6, 10, 13, 16, 22). Er fungiert als Stigmenschließer.

#### 4.7. Transversale Muskulatur (Tab. 1)

BEIER schreibt im Handbuch der Zoologie (1968: 28): „Das normale Abdominalsegment hat Längs-, Pleural- und sehr zarte Dorsoventralmuskeln, aber anscheinend niemals Transversalmuskeln.“ Das ist nicht richtig; im Gegenteil, die dorsalen Transversalmuskeln, die als Herzdilatatoren fungieren, sind in den typischen Hinterleibssegmenten aller untersuchten Arten, außer bei *Diapheromera femorata*, vorhanden. Es bleibt nachzuprüfen, ob die dorsalen Transversalmuskeln (Flügelmuskeln) bei *Diapheromera femorata* wirklich fehlen, oder ob FORD diese Muskeln bei der Präparation übersehen hat.

Nach MAKI (1935) fehlt bei *Megacrania tsudai* im 1. Abdominalsegment die dorsale Transversalmuskulatur. In diesem Segment ist dagegen die ventrale Transversalmuskulatur ausgebildet.

#### 4.8. Abdominalmuskulatur: Phylogenetische Interpretation und funktionelle Bedeutung

Die Rolle der Muskulatur eines typischen Abdominalsegments von Phasmiden wird in der Literatur unterschiedlich beurteilt. MARQUARDT (1940: 70) schreibt zu *Carausius morosus*: „Die abdominale Muskulatur ist sehr einfach gebaut und kommt dem „simple type“ SNODGRASS (1935) nahe, besonders durch die intersegmentale Lage eines Teiles der Seitenmuskulatur und den genau dorsoventralen Verlauf der gesamten Seitenmuskeln.“

Allgemeine Aussagen beschränken sich in der Regel auf die Dorsoventralmuskulatur. Für BEIER (1957: 378) ist „... die Dorsoventralmuskulatur . . . nur schwach entwickelt.“ MAKI (1935: 268) gibt dagegen an, daß die laterale Muskulatur eines Abdominalsegments bei Phasmiden stärker spezialisiert ist als bei anderen orthopteroiden Insekten. Nach JEZIORSKI (1918: 812) deutet der diffuse Muskelbelag auf ziemlich primitive Verhältnisse hin. Dagegen stellen die zahlreichen kurzen, parallelen Dorsoventralmuskeln für KRISTENSEN (1975: 23) ein abgeleitetes Merkmal der Phasmiden dar. Auch FORD (1923: 240) geht davon aus, daß die Aufteilung der lateralen Muskulatur in isolierte Fasern ein abgeleiteter Zustand ist, der im Zusammenhang mit der Elongation der Segmente und der Reduktion der Pleuralsklerite steht.

Muskelanatomische Untersuchungen bei Vertretern aller Ordnungen der Polyneoptera zeigen, daß nur innerhalb der Ordnung Phasmida eine deutliche Aufteilung der Lateral-muskulatur in isolierte Fasern auftritt (FORD 1923, SNODGRASS 1935, LA GRECA & RAINONE 1949). Ich schließe mich der Ansicht von FORD (1923) und KRISTENSEN (1975) an, daß dies ein abgeleiteter Merkmalszustand der Phasmiden ist.

Mit der Elongation der Segmente ist nicht nur die Aufteilung der Lateral-muskeln in einzelne Fasern einhergegangen, sondern auch die Verkürzung der Längsmuskulatur. Die einzige Ausnahme ist die ursprüngliche Phasmidengattung *Timema*, die eine durchgehende Längsmuskulatur besitzt. Die Arbeiten von FORD (1923), SNODGRASS (1935) und LA GRECA & RAINONE (1949) zeigen, daß bei keiner weiteren paurometabolen Insektengruppe die Verkürzung der Längsmuskulatur so weit fortgeschritten ist wie bei den Phasmiden. Innerhalb der Phasmiden stellt die Verkürzung der abdominalen Längsmuskeln einen abgeleiteten Merkmalszustand dar.

Funktionell gesehen sind die abdominalen Längsmuskeln Protraktoren, die eine Annäherung der Segmente bewirken. Durch einseitige Kontraktion führt das Abdomen vertikale oder laterale Bewegungen aus. Die Kraft, die der Muskel dabei ausübt,

ist nur von seinem Querschnitt, nicht aber von seiner Länge abhängig. Von der Muskel-  
länge hängt dagegen der maximale Verkürzungsgrad ab. Die Länge der abdominalen  
Längsmuskulatur bei Phasmiden reicht aus, um die Segmente gegeneinander zu bewe-  
gen. Eine Ursache für die Verkürzung der Längsmuskulatur kann in der Gewichtser-  
sparnis liegen, deren Bedeutung für so große Insekten nicht zu unterschätzen ist. Auch  
bei der Aufspaltung der Lateralmuskulatur in einzelne Fasern hat vermutlich die  
Gewichtsverminderung eine wichtige Rolle gespielt.

Bei *Eurycantha calcarata* sind die Dorsoventralmuskeln iL2 und eL3 weniger stark  
als bei anderen untersuchten Phasmiden in einzelne Fasern gegliedert. Auch die drei-  
schichtige dorsale und ventrale Längsmuskulatur ist kompakter als bei den anderen  
untersuchten Arten. Das kann im Zusammenhang mit der Lebensweise dieser Spezies  
stehen. *Eurycantha calcarata* ist ein typischer Bodenbewohner, bei dem die Gewichts-  
verminderung keine so große Rolle spielt wie bei den kletternden Arten.

Neben den genannten Funktionen kommt der Abdominalmuskulatur der Phasmi-  
den noch eine wichtige Rolle bei der Aufrechterhaltung der äußeren Körperform zu.  
Das Abdomen der Phasmiden kann als freitragende Konstruktion aufgefaßt werden.  
*Carausius morosus* kann beispielsweise im kataleptischen Zustand den Hinterleib mehr  
als zwölf Stunden entgegen der Schwerkraft frei in der Luft tragen. Die Tragfähigkeit  
wird dabei weder durch Innendruck, noch durch exoskeletale Strukturen erreicht, son-  
dern allein durch die muskuläre Verspannung des Abdomens (SAURE 1987).

## 5. Literatur

- BEDFORD, G. O. (1976): Defensive behaviour of the New Guinea stick insect *Eurycantha* (Phas-  
matodea: Phasmatidae: Eurycanthinae). – Proc. Linn. Soc. N. S. W. 100: 218–222; Sydney.
- BEIER, M. (1957): Orthopteroidea. Ordnung: Cheleutoptera Crampton 1915. – In: BRONNS  
Klassen und Ordnungen des Tierreiches 5 (3) 6/2: 305–454; Leipzig (Geest & Portig).
- (1968): Phasmida (Stab- oder Gespenstheuschrecken). – In: M. BEIER (Hrsg.): Handb.  
Zool. 4 (2) 2/10: 1–56; Berlin (De Gruyter).
- BLACKITH, R. E. & R. M. BLACKITH (1968): A numerical taxonomy of orthopteroid insects. –  
Aust. J. Zool. 16: 111–131; Melbourne.
- BRADLEY, J. C. & B. C. GALIL (1977): The taxonomic arrangement of the Phasmatodea with  
keys to the subfamilies and tribes. – Proc. ent. Soc. Wash. 79: 176–208; Washington.
- BRUNNER VON WATTENWYL, C. & J. REDTENBACHER (1908): Die Insektenfamilie der Phasmi-  
den. – 589 S., 27 Taf.; Leipzig.
- CARBONELL, C. S. (1947): The thorax muscles of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). –  
Smithson. misc. Collns 107 (2): 1–23; Washington.
- CHOPARD, L. (1949): Ordre des Cheleutoptères. – In: R.-P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie 9:  
594–616; Paris.
- DU PORTE, E. M. (1920): The muscular system of *Gryllus assimilis* Fabr. (= *pennsylvanicus*  
Burm.). – Ann. ent. Soc. Am. 13: 16–52, pls. 1–7; Columbus.
- FORD, N. (1923): A comparative study of the abdominal musculature of the orthopteroid  
insects. – Trans. R. Can. Inst. 14: 207–319; Toronto.
- GRAY, G. R. (1835): Synopsis of the species of insects belonging to the family of Phasmatidae. –  
48 pp.; London (Longmans).
- GÜNTHER, K. (1953): Über die taxonomische Gliederung und die geographische Verbreitung der  
Insektenordnung der Phasmatodea. – Beitr. Ent. 3: 541–563; Berlin.
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. – Senckenberg-Buch 49: 436 S.;  
Frankfurt/Main (Waldemar Kramer).
- HENSON, H. (1952): On the external morphology of the neck and thorax in *Forficula auricularia*  
L. (Dermaptera). – Trans. R. ent. Soc. Lond. 104: 25–37; London.
- JEZIORSKI, L. (1918): Der Thorax von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. – Z. wiss. Zool. 117:  
727–815, Taf. 17–19; Leipzig.

- KARNY, H. H. (1923): Zur Nomenklatur der Phasmiden. – *Treubia* 3: 230–242; Buitenzorg, Bogor.
- KEVAN, D. K. MCE. (1982): Phasmatodea. – In: S. P. PARKER (ed.): *Synopsis and classification of living organisms*: 379–384; New York (McGraw Hill).
- KRISTENSEN, N. P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders“. A critical review of recent accounts. – *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 13: 1–44; Hamburg & Berlin.
- LA GRECA, M. & A. RAINONE (1949): Il dermascheletro e la muscolatura del l'addome di *Mantis religiosa*. – *Ann. Ist. Mus. Zool.* 1 (5): 1–43; Neapel.
- LEACH, W. E. (1815): Orthoptera. – *Zool. Misc.* 2; London.
- LINNÉ, C. VON (1758): *Systema naturae*. – 10. ed. – Insects: 1: 425 S.; Leipzig (J. F. Gmelin).  
– (1788–1793): *Systema naturae*. – 13. ed., 3 vol. – Insects: 1 (4): 1517–2224; Leipzig (J. F. Gmelin).
- MAKI, T. (1935): A study of the musculature of the Phasmid *Megacrania tsudai* Shiraki. – *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku imp. Univ.* 12: 181–279; Formosa.
- MARQUARDT, F. (1940)<sup>2)</sup>: Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus*. – *Zool. Jb. (Anat.)* 66: 63–128; Jena.
- MIALL, L. C. & A. DENNY (1886): The structure and life-history of the cockroach (*Periplaneta orientalis*). An introduction to the study of insects. – 224 pp.; London (Lovell, Reeve & Co.).
- RÄHLE, W. (1970): Untersuchungen an Kopf und Prothorax von *Embia ramburi* Rimsky-Korsakow 1906 (Embioptera, Embiidae). – *Zool. Jb. (Anat.)* 87: 248–330; Jena.
- RAGGE, D. R. (1955): The wing-venation of the Orthoptera saltatoria, with notes on Dictyopteran wing-venation. – *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106: 375–392; London.
- ROSS, H. H. (1965): A textbook of entomology. – 539 pp.; New York (J. Wiley).
- SAURE, C. (1987): Vergleichende muskelanatomische und biostatische Untersuchungen am Hinterleib von Phasmida (Insecta). – Unveröffentlichte Diplomarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Tübingen: 99 S.; Tübingen.
- SNODGRASS, R. E. (1931): Morphology of the insect abdomen. – *Smithson. misc. Collns* 85 (6): 1–128; Washington.  
– (1935): The abdominal mechanisms of a grasshopper. – *Smithson. misc. Collns* 94 (6): 1–89; Washington.
- STÅL, C. (1875): Recherches sur le système des Phasmides. – *Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl.* 2 (17): 1–19; Stockholm.
- STOLL, C. (1787): Représentation exactement colorée d'après nature des Spèctres ou Phasmes, des Mantes etc. – Amsterdam (J. C. Sepp).
- STRENGER, A. (1942): Funktionelle Analyse des Orthopterenkopfes. – *Zool. Jb. (Syst.)* 75: 1–72; Jena.
- VOSS, F. (1905): Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels). II–IV. – *Z. wiss. Zool.* 78: 355–521, 645–759; Leipzig.  
– (1912): Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels). V. – *Z. wiss. Zool.* 100: 589–834 und 101: 445–578; Leipzig.
- WALKER, E. M. (1933): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. 2. Comparison of head with those of other orthopteroid insects. – *Ann. ent. Soc. Am.* 26: 309–337, 7 pls.; Columbus.
- WESTWOOD, J. O. (1859): Catalogues of Orthoptera in the British Museum. I. Phasmidae. – 195 pp., 48 pls.; London.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. CHRISTOPH SAURE, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

<sup>2)</sup> Anmerkung nach Fertigstellung der Arbeit: Statt MARQUARDT (1940) muß es hier und im gesamten übrigen Text heißen: MARQUARDT (1939).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [413\\_A](#)

Autor(en)/Author(s): Saure Christoph

Artikel/Article: [Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur einiger Phasmida-Imagines \(Insecta\) 1-30](#)