

#### 4. Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina.

Von Carl Börner.

Aus der Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- und Forstwirtschaft.

(Mit 8 Figuren.)

eingeg. 27. April 1910.

Eine kürzlich erschienene Studie aus der Feder Edith M. Patch's<sup>1</sup> über das Flügelgeäder der »Phytophthires« gab mir Veranlassung, die Resultate der amerikanischen Forscherin nachzuprüfen, da ich selbst vordem einer andern Auffassung des Aphidengeäders zuneigte<sup>2</sup>. Nachdem ich jetzt die Aderung von Psylliden- und Aphidentlügeln sorgfältig

zu vergleichen gelernt habe, glaube ich eine neue Deutung des Aphidengeäders beweisen zu können.

Besonderswichtig erscheint mir das Studium d. Clavuspartie des Flügels, da die richtige Deutung des Aphidengeäders wesentlich von dem Verständnis derselben abhängt.

Bekanntlich ist zwischen dem Notum u. dem Flügel ein besonderes, mehrfach gegliedertes Skeletstück eingeschaltet, das im Nymphenstadium vielfach als Marginalplatte erscheint. Die kleineren Teilstücke derselben hat Snod-

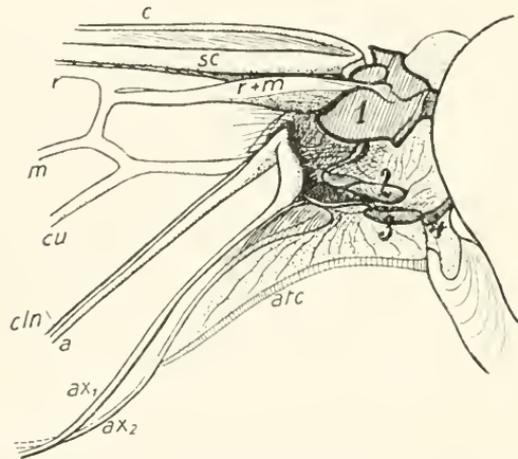


Fig. 1. Wurzel des linken Vorderflügels einer großen Stridulante (*Tibicen* sp.), von oben gesehen. *c*, Costa; *sc*, Subcosta; *m*, Media; *cu*, Cubitus; *r*, Radius; *a*, Analis; *ax<sub>1</sub>*, Axillaris; *ax<sub>2</sub>*, Axillar-ramus; *arc*, »axillary cord«; 1—4, Achselsclerite (Axillarien).

grass<sup>3</sup> neuerdings als Axillarien oder Articulationsclerite bezeichnet, ohne indessen ihre Genese zu verfolgen und ihr Verhältnis zum Hauptsclerit der Flügelbasis hervorzuheben, was uns hier jedoch nicht beschäftigen soll. Fig. 1 zeigt uns die Flügelwurzel einer großen Cicade;

<sup>1</sup> E. M. Patch, Homologies of the wing veins of the Aphididae, Psyllidae, Aleurodidae and Coccidae. Ann. Ent. Soc. America. Vol. II. Nr. 2. 1909. p. 101 bis 129. Taf. 16—21.

<sup>2</sup> C. Börner, Eine monographische Studie über die Chermiden. Arb. Biol. Anst. Bd. V. Heft. 2. 1908. S. 109—111.

<sup>3</sup> R. E. Snodgrass, The Thorax of Insects and the articulation of the wings. Proceed. U. St. National Museum. Vol. 36. p. 511—545. pl. 40—69. 1909.

man sieht, wie der von Radius + Media ( $r + m$ ) gebildete Aderwulst sich in das Hauptaxillarium (1) einschiebt und mit ihm elastisch-federnd fest verwachsen ist, der Clavus dagegen an die kleineren Axillarien (2—4) grenzt. Zwischen ihm und dem Notum ist die Achselmembran des Flügels ausgespannt, die am Hinterrande durch die »Axillary cord«, eine biegsame Randverdickung (*arc*), versteift wird. Besonders interessiert uns nun die Clavusfalte des Vorderflügels, welche von der gegabelten Axillaris gebildet wird. Als Axillaris bezeichne ich mit Enderlein die hintere Analisader, als Analis die der Clavusnaht entlang laufende vordere Analis.

Die Vorderflügel-Clavusfalte ist sehr charakteristisch und von den Aphiden seit langem bekannt, obschon sie nicht immer richtig erkannt und dann wohl als eine Randverdickung gezeichnet und gedeutet worden ist. Patch bildet sie von Psylliden (in Fig. 37) einmal ab, ohne sie im Text besonders zu erwähnen, und ob man sie von den Cicadina und den Cocciden bereits als solche beschrieben hat, habe ich nicht näher nachgeprüft, da die modernen Flügelspezialisten sie nicht erwähnen.

Bei den Stridulantien und den Psylliden fällt das Ende der Clavusfalte nachweislich mit der Clavusspitze zusammen, und nichts widerstrebt der Annahme, daß dies auch dort der Fall ist, wo der Clavus nicht mehr als solcher entwickelt bzw. nahtlos mit der vorderen Flügelfläche verbunden ist. Der freie Rand der Clavusfalte ( $ax_2$ ) wird vom Axillarramus<sup>4</sup> (der Hinterrandader des Vorderflügels) gebildet, der sich bei Stridulantien und Psylliden an der Clavusspitze mit dem hinteren Cubitusast verbindet, während die Axillaris (d. h. ihr vorderer Ast) den scheinbaren Clavushinterrand bzw. den Kiel der Clavusfalte versteift. Die Clavusnaht aber verläuft der Analis entlang in mehr oder weniger gestreckter Richtung von der Falten Spitze bis zu den Axillarien, indem der Cubitus über ihr als Grundlinie mit seinem Hinterast und seinem ungeteilten Grundteil ein meist stumpfes Dreieck spannt.

Wenden wir uns jetzt den Psylliden als den nächsten Verwandten der Aphidina zu, so finden wir im Vorder- und Hinterflügel von Flächenadern vor dem Clavus, Radius, Media und Cubitus entwickelt; im

<sup>4</sup> Daß der Axillarramus eine Clavusfalte bildet, ist, nebenbei bemerkt, ein abgeleitetes Verhalten, da er ursprünglich — ähnlich wie die Costa den Wurzelteil des Vorderrandes — den Hinterrand des Vorderflügel-Clavus durchzieht. So sehen wir ihn bei den Fulgoriden und Psociden als normale Clavus-Hinterrandader entwickelt. Nicht selten ist er stärker als die Axillaris und kann als einzige Clavusader seine Trachee behalten, wie z. B. im Hinterflügel der Psylliden (Fig. 2*b*), in dem die Axillaris nur noch als erhobene Kante erscheint, während die Analis wie im Vorderflügel tracheenlos ist (= Sutura clavi).

Vorderflügel sind meist alle drei gegabelt, im Hinterflügel vielfach nur der Cubitus. Daß die 3 Adergruppen grundwärts in eine Sammelader zusammenfließen, werden wir auch bei den Aphiden wiederfinden. Der

Fig. 2a.

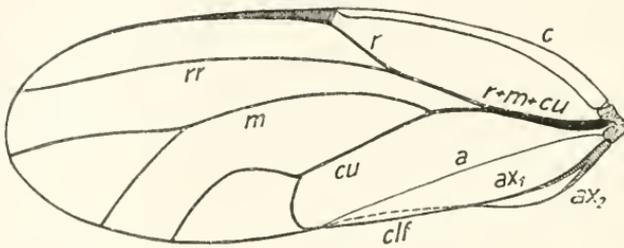


Fig. 2b.

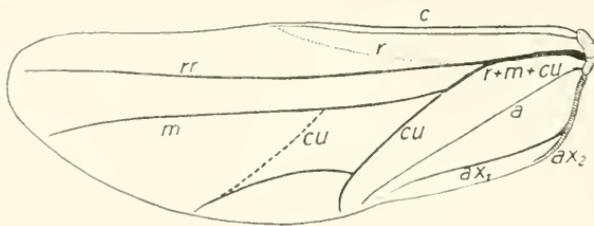


Fig. 3a.

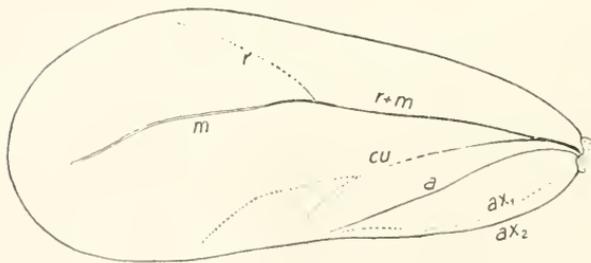


Fig. 3b.

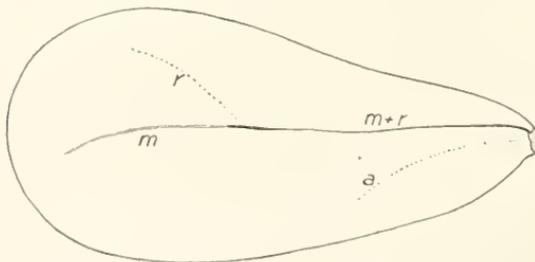


Fig. 2. a, Vorder-, b, Hinterflügel von *Psylla*. Im Hinterflügel ist der Radius aderlos punktiert und gelegentlich der vordere Cubitusast vom hinteren ganz getrennt (gestrichelt).

Fig. 3. a, Vorder-, b, Hinterflügel von *Aleurodes proletella*; die nur durch Flügelkanten oder -furchen angedeuteten Adern sind punktiert.

Cubitus bildet über der Clavusnaht (Analis) das oben erwähnte, hier etwas verzerrte Dreieck (Fig. 2). Die beiden Axillaräste sind, wie auch die Clavusfalte im Vorderflügel, deutlich ausgebildet. Daß die Vereinfachung des Geäders im Psyllidenflügel zunächst die vorderen Adern

Fig. 4.

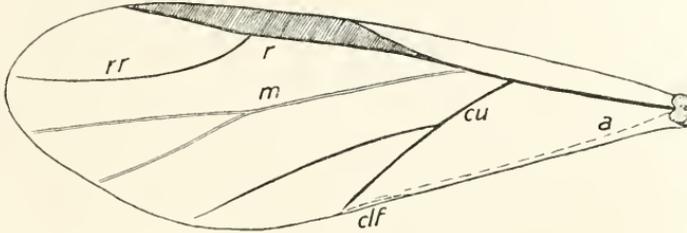


Fig. 5.

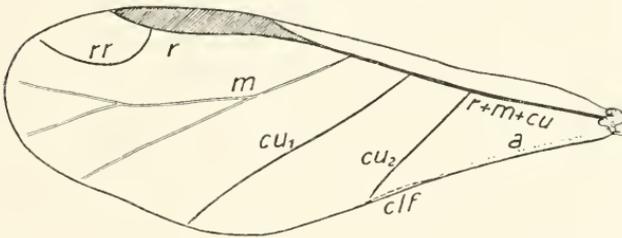


Fig. 6a.

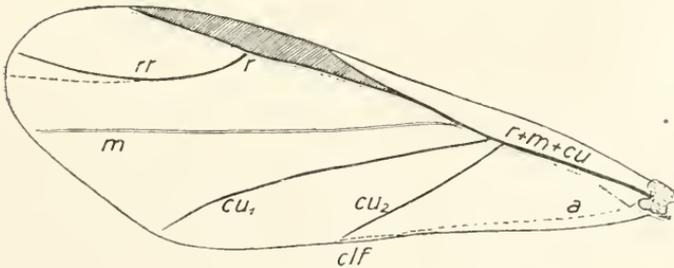


Fig. 6b.

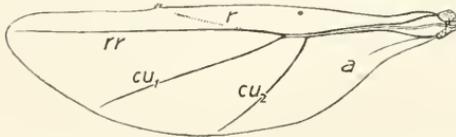


Fig. 4. Vorderflügelschema einer hypothetischen archaischen Aphide (kombiniert von *Mindarus* und *Hamamelistes*). Die konkave Media ist wie in Fig. 3 doppelt konturiert, die Clavusfalte gestrichelt.

Fig. 5. Linker Vorderflügel einer *Aphis* spec.

Fig. 6. a, Vorder-, b, Hinterflügel von *Mindarus* sp. Im Vorderflügel ist der Radialramus abnormerweise gegabelt.

(Radius und Media) betroffen hat, dürfte für die folgenden Darlegungen von Bedeutung sein.

Unter den Aphiden begegnen wir in den Vorderflügeln einigermaßen ähnlichen Verhältnissen bei *Hamamelistes* und *Schizoneura*, die wir am besten miteinander kombinieren. Übertragen wir die Zweifästigkeit der (bei allen Aphiden deutlich konkaven) Media von *Schizoneura* auf *Hamamelistes* (Fig. 4), so unterscheidet sich dieser Aphidentypus von den Psylliden hauptsächlich nur noch durch die Reduktion des Clavus. Wie bei den Psylliden laufen auch hier die 3 Aderstämme grundwärts in einen zusammen, wenn auch die Radiustrachee in der Regel für sich isoliert bleibt. Wir sehen den hinteren Cubitusast an das Ende der Clavusfalte herantreten und den bekannten Dreiecksbogen über dem langgestreckten schmalen Clavus beschreiben. Daß die kleinen sekundären, vom Hauptstamm der Media + Cubitus abgehenden proximalen Aderchen nicht die Anales (Analis, Axillaris und Axillarramus) vorstellen können, ist nach den eingangs über den Homopterenclavus gemachten Bemerkungen ohne weiteres klar; die von Patch (und in seiner Fig. 9 Taf. VIII auch von Handlirsch<sup>5</sup>) als Anales (2 und 3) gedeuteten Adern gehören eben in dieselbe Kategorie wie die feinen Sekundäradern, die von Cubitus, Media und Radius abgehen und dem jugendlichen Aphidenflügel ein so eigenartiges Gepräge verleihen, als wollten sie uns zeigen, daß auch der Aphidenflügel ehemals reichlich mit Queradern durchsetzt gewesen sei. Patch zeichnet übrigens diese Sekundäradern ganz im Sinne der älteren Angaben Choldkovskys<sup>6</sup>, an die hier deshalb erinnert sei.

Unschwer ist das Geäder aller andern Aphiden-Vorderflügel auf den gleichen Grundplan zurückzuführen. In der Deutung von Media und Radius in ihren komplizierteren Formen besteht wohl weitgehende Übereinstimmung. Daß Media und Radius ihre Gabelung einbüßen können, wurde bereits erwähnt. So besitzen *Mindarus* und *Pemphigus* eine einfache Media, während ihr Radius gegabelt bleibt, der schließlich bei *Chermes* und *Phylloxera* ebenfalls seinen hinteren Ast (Radialramus) verloren hat. Warum Patch in diesen Fällen die Radiustrachee als Radialramus und nicht als Radius (1) anspricht, konnte ich nicht ergründen, zumal der Radialramus bei den übrigen Aphiden und auch sonst aus dem Pterostigma heraustritt und frei zwischen Media und Radius (1) (Hinterrand des Stigma) ausläuft.

<sup>5</sup> A. Handlirsch, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Bei Wilhelm Engelnann. 1906—08.

<sup>6</sup> N. Choldkovsky, Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse. Horae soc. ent. Ross. 1895—96.

Wie bereits angedeutet, besitzen die Aphiden im Vorderflügel eine typische Clavusfalte, die jedoch aderlos ist. Bei größeren Aphiden kann man nun ganz deutlich sehen, wie der Hinterrand des Vorderflügels vom Vorderteil des Flügels durch eine Furche abgesetzt ist, welche in Verlauf und Ausdehnung der Clavusnaht des Cicaden- und Psyllidenflügels weitgehend entspricht (Fig. 4, 5a). Handlirsch zeichnet in seinem Handbuch der fossilen Insekten diese Furche Taf. VIII Fig. 10 als Analisader, während er in Fig. 9 eine der später noch zu erwähnenden sekundären Adern der Flügelvorderfläche, wie nach ihm auch Patch, als Analis deutet. In Übereinstimmung mit der erwähnten Figur 10 von Handlirsch halte ich jene Furche für den Rest der Clavusnaht, die damit gleichzeitig die letzte Spur der tracheenlosen Analis darstellt. Von Wichtigkeit ist es, daß diese Clavusfurche nicht in die Clavusfalte übergeht, sondern vor dieser, mit ihr parallel, allmählich verläuft, so daß man in Analogie zum Cicadenflügel an der Clavusfalte Analis, Axillaris und Axillarramus angedeutet findet. Es bedarf keines besonderen Nachweises mehr, daß die vordere Flügelfläche bei Aphiden wie bei Stridulantien und Psylliden nur noch die normalerweise vor dem Clavus gelegenen Adern enthalten kann.

Die beiden Cubitusäste sind in den meisten Fällen ganz getrennt, bleiben aber stets erhalten. Diese eigenartige Trennung der beiden Cubitusäste mag etwas befremden. Gewisse Abnormitäten des Hinterflügelgeäders von Psylliden zeigen uns aber, daß eine solche Trennung möglich war. Fig. 2b stellt das normale Hinterflügelgeäder von *Psylla* spec. dar; die punktierte Linie deutet nun den Verlauf des vorderen Cubitalastes im linken Hinterflügel eines Exemplares derselben Art an, deren rechter Hinterflügel normal war. In diesem Falle anzunehmen, die Media sei gegabelt, der Cubitus dagegen einfach, dürfte deshalb nicht geraten sein, weil das Ende der fraglichen Ader genau dieselbe Lage im Flügel einnimmt, wie der vordere Cubitalast im normalen Hinterflügel. Übrigens hat schon Tullgren in seinen aphidologischen Studien I<sup>7</sup> gegen Handlirsch die Vermutung ausgesprochen, daß die hier entwickelte Anschauung vom Aderverlauf vorzuziehen sei.

Der Aphiden-Hinterflügel bietet einer richtigen Aderdeutung erheblich größere Schwierigkeiten. Ein Vergleich mit dem Psylliden-Hinterflügel hilft uns indes auch hier über manche Klippe hinweg. Bekanntlich fehlt im Hinterflügel der Psylliden normalerweise der Radius (I), indem die vordere Flächenader (Radialramus) in mehr oder

<sup>7</sup> A. Tullgren, Aphidologische Studien I. Arkiv f. Zoologi. Bd. 5. Nr. 14. 1909.

weniger gestrecktem Lauf bis zur Flügelspitze zieht (Fig. 2b). Die Costa ist kräftig und endet etwa in der Mitte des Vorderrandes blind. Ganz entsprechend nimmt die Costa im Vorderflügel etwa die Hälfte des Vorderrandes ein, während der Radius im Pterostigma hinter ihr an den Flügelrand herantritt. Wenn man nun die Faltenverteilung des Hinterflügels mit dem Binocular studiert, gewahrt man deutlich eine flache Kante, die dem Vorderflügelradius entspricht (in Fig. 2b punktiert), so daß damit die Reduktion des Radius im Psyllidenhinterflügel bewiesen ist. — Ähnliche Verhältnisse bietet nun der Aphidenhinterflügel. Seine Hauptlängsader entspricht derjenigen des Psyllidenhinterflügels, ist also der Radialramus; in manchen Fällen beobachtet man eine dem Radius entsprechende Kante, welche von der Mitte des Radialramus etwa bis zum Ende der Costa zieht, an der die bekannten 2—6 Haltehäkchen stehen, mit denen sich der Hinterflügel an der Clavusfalte des Vorderflügels einhakt. Fraglich bleibt indessen noch der morphologische Wert der beiden Schrägadern des Aphidenhinterflügels. Patch identifiziert sie mit Media und Cubitus des Vorderflügels, ich halte sie indessen für die beiden Cubitusäste, welche sich wie im Vorderflügel voneinander getrennt haben: da die Media bei Aphiden ausschließlich als Hohlader auftritt und bei vielen Formen bereits die direkte Verbindung mit dem Hauptast (Radius + Cubitus) eingebüßt hat, die beiden Schrägadern des Hinterflügels aber konvex sind und außerdem die Tracheenverteilung derjenigen des Vorderflügels insofern entspricht, als die Trachee des Radialramus von der gegabelten Trachee der Schrägadern (Cubitus I + II) getrennt bleibt. Der Clavus ist im Aphidenhinterflügel noch mehr reduziert als im Vorderflügel, doch findet man nicht selten noch die Clavusnaht (Analis) in ihrem basalen Abschnitt angedeutet. Die von Patch als Analis gedeutete Ader dürfte dagegen wie die oben genannten des Vorderflügels zu den Sekundärädern gehören, die bisweilen auch im Hinterflügel reichlich angelegt werden (cf. Fig. 30 in Patches Arbeit). Im Verlaufe der Aderreduktionen schwindet dann weiter der eine (vordere?) Cubitusast (*Chermes*), bis schließlich nur noch der Radialramus übrig bleibt (*Phylloxera*). — Vorder- und Hinterflügel unterscheiden sich demnach bei den Aphiden wesentlich nur dadurch, daß in jenem der Radialramus, in diesem der vordere Ast des Radius zunächst schwindet, der Hinterflügel überdies die Media eingebüßt hat.

Phylogenetisch ist es von Interesse, daß die Aphiden nunmehr auch in ihrem Flügelgeäder in die Nähe der Psylliden gerückt erscheinen, die auch in andern Charakteren eine Art vermittelnder Stellung zwischen den Psyllina und Aphidina einnehmen, ohne daß wir dabei an eine direkte gegenseitige Abstammung denken dürften.

Zuletzt mag uns noch ein Ausblick auf einige andre »Pflanzenläuse« beschäftigen. Er lehrt uns, daß das Endresultat der Aderreduktionen sehr verschiedenartig ausgefallen ist.

Die Aleurodiden zeigen in ihren Flügeln die meisten Anklänge an das Psyllidengeäder. Aber die Flügel dieser Homopteren sind äußerst zart und deshalb nur ganz unvollkommen geadert. Erst kürzlich hat Enderlein<sup>8</sup> eine Form mit relativ vollständigem Geäder beschrieben (*Udamoselis*). Eine sorgfältige Untersuchung der Flügel unsres gewöhnlichen *Aleurodes proletella* L. ergab nun eine merkwürdige Tatsache, daß nämlich die Mehrzahl der *Udamoselis*-Adern in Gestalt

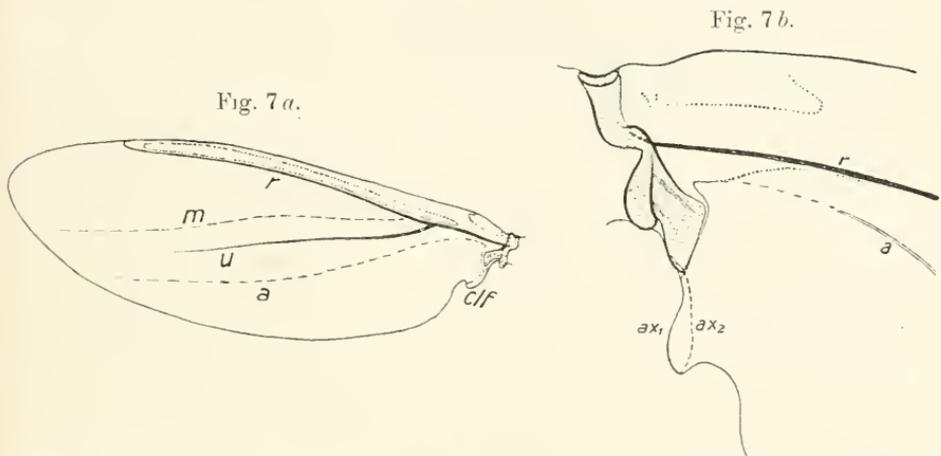


Fig. 7. Linker Vorderflügel von *Dorthesia pini* ♂. a. Totalansicht; b, Flügelwurzel mit dem großen Axillarium und der läppchenartigen Clavusfalte.  $u = cu$ .

feiner tracheenloser Kanten und Furchen nachweisbar geblieben sind; man braucht die Flügel nur unter dem Binocular und bei wechselnder Beleuchtungsrichtung zu studieren, um das Gesagte zu bestätigen. Es zeigte sich, daß die Clavusnaht im Vorderflügel recht deutlich als helle konkave Linie, im Hinterflügel nur als Furche erkennbar ist; daß die Hauptlängsader im Vorderflügel nahe ihrer Basis den Cubitus und etwa in der Flügelmitte den Radius abgibt, selbst aber anfangs konvex verläuft, um von der Flügelmitte an konkav, d. h. als Media, zu enden. Den Cubitus sieht man ähnlich wie bei Psylliden gegabelt (es dürfte demnach nicht ausgeschlossen sein, daß man noch Formen entdeckt, bei denen diese Adern noch Tracheen führen), den Radius dem Flügelvorderrande zugekehrt, endlich als stark gewölbt-verwischte Kante, die bei *Udamoselis* noch deutliche Axillaris, so daß der Clavushinterrand auch hier dem Axillarramus zufällt. Im Hinter-

<sup>8</sup> G. Enderlein, *Udamoselis*, eine neue Aleurodidengattung. Zool. Anz. Bd. 34. Nr. 7/8. 1909. S. 230—233.

flügel bleibt nur noch der Radius schwach sichtbar, die Längsader aber leicht als aus dem konvexen Radiusstamm und der konkaven Media zusammengesetzt erkennbar.

Die Cocciden besitzen im ♂ Geschlecht bisweilen noch wohl entwickelte Vorderflügel, in denen man z. B. bei den Monophlebinen die konvexe, aus Radius und Cubitus gebildete Gabel und zwischen ihr die konkave Media wiederfindet. Im Gegensatz zu allen andern

Phytophthires ist hier aber der Clavus enorm vergrößert: er ist durch die konkave Analis gut begrenzt. Ebenso auffällig ist die Verkürzung der Clavusfalte, die indes in der Reduktion d. Hinterflügels begründet erscheint. Die Clavusfalte ist auf ein kleines basales Lappchen beschränkt, als solche aber unzweifelhaft, auch dient sie wie bei den Aphiden

den Haltehäkchen des Hinterflügels als Angriffspunkt. Die Flügelgabeln der Aleurodiden und Cocciden sind mithin heterogener Herkunft.

Die Thysanopteren endlich, obschon sie nur biologisch zu den »Pflanzenläusen« zu zählen sind und wegen ihrer Zugehörigkeit zu den »Condylognathen« hier erwähnt seien, bieten wieder ganz eigenartige Verhältnisse. Legen wir eine Form mit wohlausgeprägtem Adernetz zu-

grunde (Fig. 8), so zeigt der Vorderflügel am Vorderrande die Costa, dahinter als stärkste Ader den Radius (-ramus?), dann den Cubitus, dessen Trachee durch die Basis des Clavus austritt (ähnlich wie bei Stridulantien und andern Formen) und im Clavus die Axillaris. Die Längsadern sind sämtlich konvex, und es scheint demnach die Media zu fehlen. Die hintere Querader könnte dem hinteren Cubitusast entsprechen, der seinerseits bis zum Clavus (ähnlich wie bei Psylliden) zurückläuft, während eine der vorderen Queradern dem Radius I gleichgesetzt werden könnte. Der Clavushinterrand ist übrigens etwas umgeschlagen, wenn auch aderlos. Der Hinterflügel besitzt am Vorderende nicht selten ein Haltehäkchen (wie bei den Aphidina), einen deutlichen Clavus, verkürzte Axillaris und Radius (-ramus?) und vor diesem einen feinen mutmaßlichen vorderen Radiusast.

Fig. 8a.

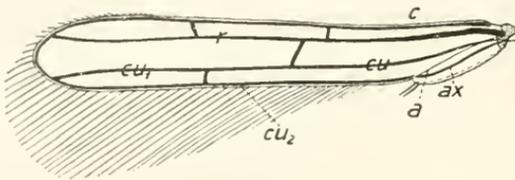


Fig. 8b.

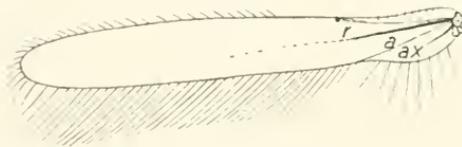


Fig. 8. a, Vorder-, b, Hinterflügel von *Aclothrips fasciata*.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Börner Carl

Artikel/Article: [Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina. 16-24](#)