

Die Innervierung der Mundgliedmaßen von *Haematomyzus elephantis* PIAGET 1869 (Phthiraptera: Rhynchophthirina)

The Innervation of the Mouth Parts of *Haematomyzus elephantis* Piaget 1869 (Phthiraptera: Rhynchophthirina)

VON HELMUT RISLER UND PETER PRUSKO

Mit 6 Abbildungen

Abstract

Description of the head-anatomy of the elephant louse by HERMANN WEBER 1969 (Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* PIAGET 1869, Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse; Zoologica **116**, 1–155) is completed by an investigation of the mouth parts nerves. The nervus procurrens follows the cibarium along the dorsal side to the precibarial muscles in the basicranium. The suboesophagalganglion has three pairs of nerves. The mandibular nerve innervates the two mandibular muscles in the basicranium. One part of this nerve, which is presumably sensoric, leads into the rostrum. The maxillary nerve innervates the corpus allatum and the head gland (maxillary gland). The maxillary rudiment (H. WEBER 1969) lies with its base in the outlet of the maxillary gland. It is interpreted as a Lacinia. The labial nerve has two branches: one caudal branch innervates the labial glands, and a rostral branch is responsible for the innervation of the muscles of the labial gland's ductus and also for that of the salivarium and the sensillae of the prementum. The existence of two labial gland ductus shows that two pairs of labial glands exist.

1. Einleitung

Die Elefantenlaus nimmt innerhalb der Ordnung Phthiraptera wegen ihrer abweichenden Mundwerkzeuge eine Sonderstellung ein. SNODGRASS (1944) bezeichnet sie als „mandibulate sucking louse“. HERMANN WEBER hat mit seinen Schülern und Mitarbeitern in einer breitangelegten vergleichenden Bearbeitung der Morphologie der Überordnung Psocoptera (Corrodentia) selbst die Elefantenlaus untersucht und eine Monographie vorbereitet. Durch seinen frühen Tod blieb sie unvollendet (1956). Er war der Auffassung, daß diese Läuse für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse eine zentrale Bedeutung habe. Zwar ist dies wohl nicht mehr anzunehmen, nachdem bei der Untersuchung der Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus* NEUMANN 1909 (v. KELLER 1962, 1966; RISLER 1965) sowohl echte Mandibeln als auch den Maxillen der Mallophagen gleichende Galeae und Laciniae neben dem typischen Anopluren-Saugstilet nachgewiesen sind. Trotzdem ist die Kopfmorphologie im Rahmen des Vergleichs wegen ihrer apomorphen Eigenarten interessant. P. WENK hat H. WEBERS Monographie in der leider unfertigen Form, ergänzt durch einige unerläßliche Überprüfungen, herausgegeben (H. WEBER 1969), der allgemeine Teil war bereits zuvor unter dem Titel „Konstruktionsmorphologie“ erschienen (H. WEBER 1959).

In dieser Darstellung fehlt der Text zum Kopfnervensystem. Die Abbildungen zeigen zwar Gehirn und Unterschlundganglion sowie genau die Nerven der Antennen

und des tritocerebralen Bereichs; von den Nerven der Mandibel, Maxille und des Labium ist jedoch nur ein einziger abgebildet, der als Mandibelnerv signiert ist. Da es sich bei den Untersuchungen an Mallophagen (H. RISLER 1951) und Anopluren (J. RAMCKE 1965) gezeigt hatte, daß die Innervierung einen wesentlichen Beitrag zur Homologisierung leistet, erschien es notwendig, das Kopfnervensystem nachzuuntersuchen, dies vor allem im Hinblick auf die Homologisierung der für den Vergleich wichtigen Kopfdrüse (H. WEBER 1969).

P. WENK hatte in dieser Arbeit die Bezeichnung Maxillardrüsen auf Grund des Vergleichs mit den genannten Arbeiten an Mallophagen und Anopluren eingeführt.

2. Material und Methoden

Neben den von HERMANN WEBER hinterlassenen Präparaten, die mir P. WENK freundlicherweise zur Verfügung stellte, erhielt ich gut fixiertes neues Material von Herrn Dr. J. MARTENS aus Nepal. Ferner konnten einige Exemplare an neu importierten indischen Jungelefanten gefangen werden (P. PRUSKO), die vor allem für Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop erforderlich waren.

Die nach BOUIN fixierten Tiere wurden nach der üblichen Paraffin-Methode, z. T. auch in Paraplast, geschnitten. Die Färbung erfolgte mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Gegenfärbung mit Chromotrop. Der Nervenverlauf läßt sich in derartigen Präparaten sehr gut im Phasenkontrast verfolgen.

Für die Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop wurden Tiere in Osmiumsäure fixiert und anschließend mit Alkohol und Aceton getrocknet. Herrn TOCHTENHAGEN, Paläontologisches Institut der Universität Frankfurt, danken wir für die Herstellung von Aufnahmen mit einem Gerät der Firma Cambridge (Stiftung Volkswagenwerk).

Bei der Bezeichnung der Muskeln wurden die Ziffern von H. WEBER (1969) übernommen.

3. Ergebnisse

3.1. Der tritocerebrale Bereich

Das Rostrum der Elefantenlaus entsteht durch eine Verlängerung des Clypeus, der Genae und des Postmentums. Die Dorsalseite nimmt im wesentlichen der Clypeus ein. Dies konnte H. WEBER (1969) auf Grund der Lage des Frontalganglions, der Ursprünge der cibarialen und präcibarialen Muskeln sowie der epipharyngealen Sinnesorgane feststellen. Das Labrum ist ganz kurz und trägt wenige äußere Sinnesorgane, auffallend vor allen ein Paar sehr langer Sinneshaare an der Spitze (Abb. 1, 2) und, weiter hinten, versenkte, vermutlich chemorezeptive Sensillen („Dorsalorgane“ H. WEBER 1969).

Die Innervierung geht vom Tritocerebrum aus. Sie wurde von WEBER bereits dargestellt. Da er aber den Nervus procurrens in seinem rostralen Verlauf nicht abgebildet hat, sei das Ganze nochmals dargestellt: Von den Frontalkonnektiven gehen jederseits die — sensorischen — Labralnerven ab (Abb. 1, NLbr.). Von ihnen zweigt jeweils noch im Basieranium ventrad ein Nerv ab, der das paarige Ventralorgan (Abb. 1, VO), einen Chemorezeptor am Boden des Gibrarium, innerviert. Die Labralnerven ziehen dann neben dem Gibrarium in das Rostrum (Abb. 1, 4, 5, 6) und biegen vor den Muskeln m10 dorsad zu den in zwei Paaren hintereinanderliegenden epipharyngealen Sinnesorganen. Von dort treten feine Fasern an die Sensillen des Labrums.

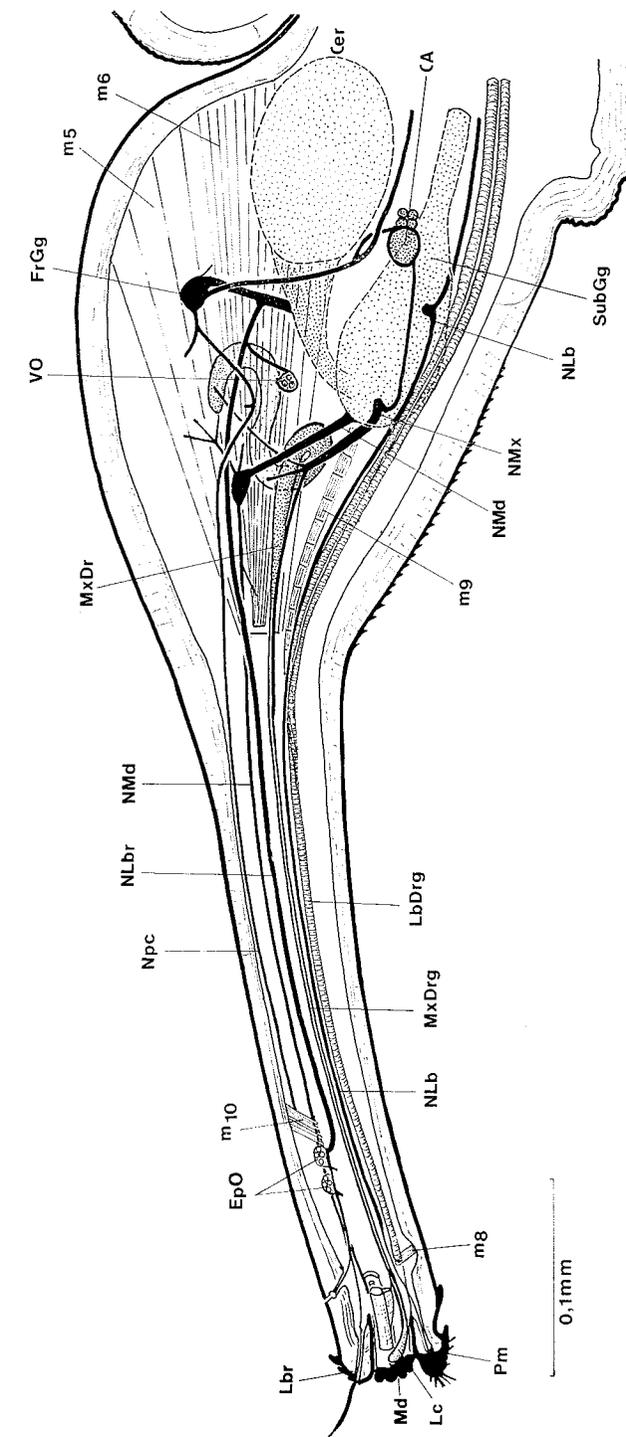


Abb. 1. Rekonstruktion des Nervensystems (das Cibarium ist nicht eingezeichnet).

Die Frontalkonktive vereinigen sich median über dem hinteren Ende des Cibarium im Frontalganglion (Abb. 1, 3b, FrGg). Die von ihm ausgehenden motorischen Nerven an die cibariale und pharyngeale Muskulatur ist bei H. WEBER (1969) genau dargestellt. Der Nervus procurrens begleitet das Cibarium unmittelbar an seiner Dorsalwand in das Rostrum und innerviert dort die Muskeln m10 (Abb. 1, 4, 5, 6a).

3.2. Der Mandibelnerve

Die Mandibeln sind dadurch charakterisiert, daß sie mit ihrem Inzisivteil zur Seite hin arbeiten. Entsprechend sind auch die Muskeln und Sehnen angelegt. Während der Häutung werden die Zähne der Mandibeln nach vorn gerichtet (Abb. 3a). Dies dürfte auch die Haltung beim Stich sein. Beim Absammeln blieb öfters die Rostrumspitze in der Haut des Elefanten zurück, weil die Mandibeln sie dort verankern.

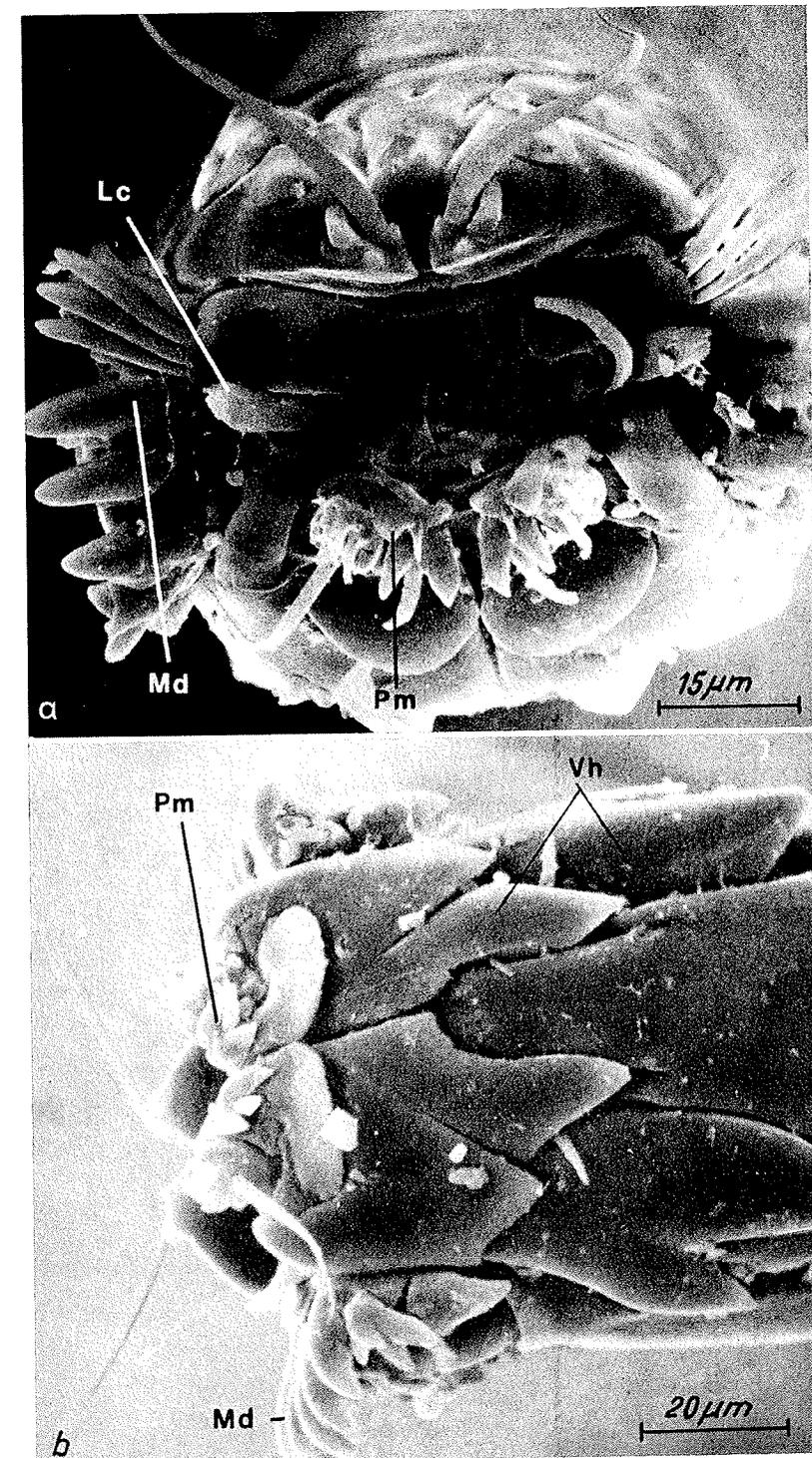
Der Mandibelnerve verläßt das Unterschlundganglion dorsal an seiner Vorderseite, etwas medial vom Schlundkonktiv (Abb. 1, 3b, NMd). Er zieht steil dorsalwärts und verdickt sich zwischen Cibarium und Mandibelmuskulatur zu einem Ganglion. Von diesem Mandibelganglion gehen drei Nervenäste aus: ein nach vorn verlaufender gibt Verzweigungen an die Adduktormuskulatur (m6) ab; er folgt der Adduktorsehne (s6) bis in die Spitze des Rostrums (Abb. 1, 5, 6a). Sein Ende war nicht zu identifizieren. Von den beiden hinteren Ästen versorgt der eine den dorsalen, der andere den ventralen Bereich des Mandibelabduktors (Abb. 1, m5).

3.3. Die Lacinia und der Maxillennerv

Von H. WEBER (1969) wird eine keulenförmige Bildung im Mundfeld (Abb. 2a, 6b, Lc) als Maxillenrest gedeutet und die sog. Kopfdrüse in Analogie zu den Verhältnissen bei Mallophagen und Anopluren als Maxillardrüse (Abb. 1, 4, MxDr). Sie mündet jederseits neben dem Salivarium in das Praecostoma (Abb. 6b). Der Maxillenrest liegt mit seiner Basis in der Wand des Ausführgangs (Abb. 6b) als zunächst im Querschnitt rundes Skleritgebilde. Er hat also die gleiche Lage wie die Lacinia der Mallophagen sozusagen als Mündungsapparat der Drüse. Er dürfte ihr homolog sein. Es fehlt ihr jedoch eine eigene Muskulatur.

Der Maxillennerv entspringt dem Unterschlundganglion lateral unterhalb des Schlundkonktivs (Abb. 1, 3c, NMx). Er verzweigt sich unmittelbar am Ganglion in einen vorderen und einen nach hinten verlaufenden (Abb. 3c) Ast. Der hintere innerviert das Corpus allatum (CA); der vordere teilt sich in drei Verzweigungen, von denen eine am Übergang der Drüse in den Ausführgang, eine zweite an deren mittlerem, die dritte an ihrem apikalen Abschnitt endet (Abb. 1, 4). Ein weiterer, ins Rostrum ziehender Nerv konnte nicht gefunden werden. Der Maxillennerv dient also ausschließlich der Innervierung der Maxillardrüse und des Corpus allatum.

Abb. 2. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen: a Blick auf das Mundfeld, b Ventralansicht des Rostrums.



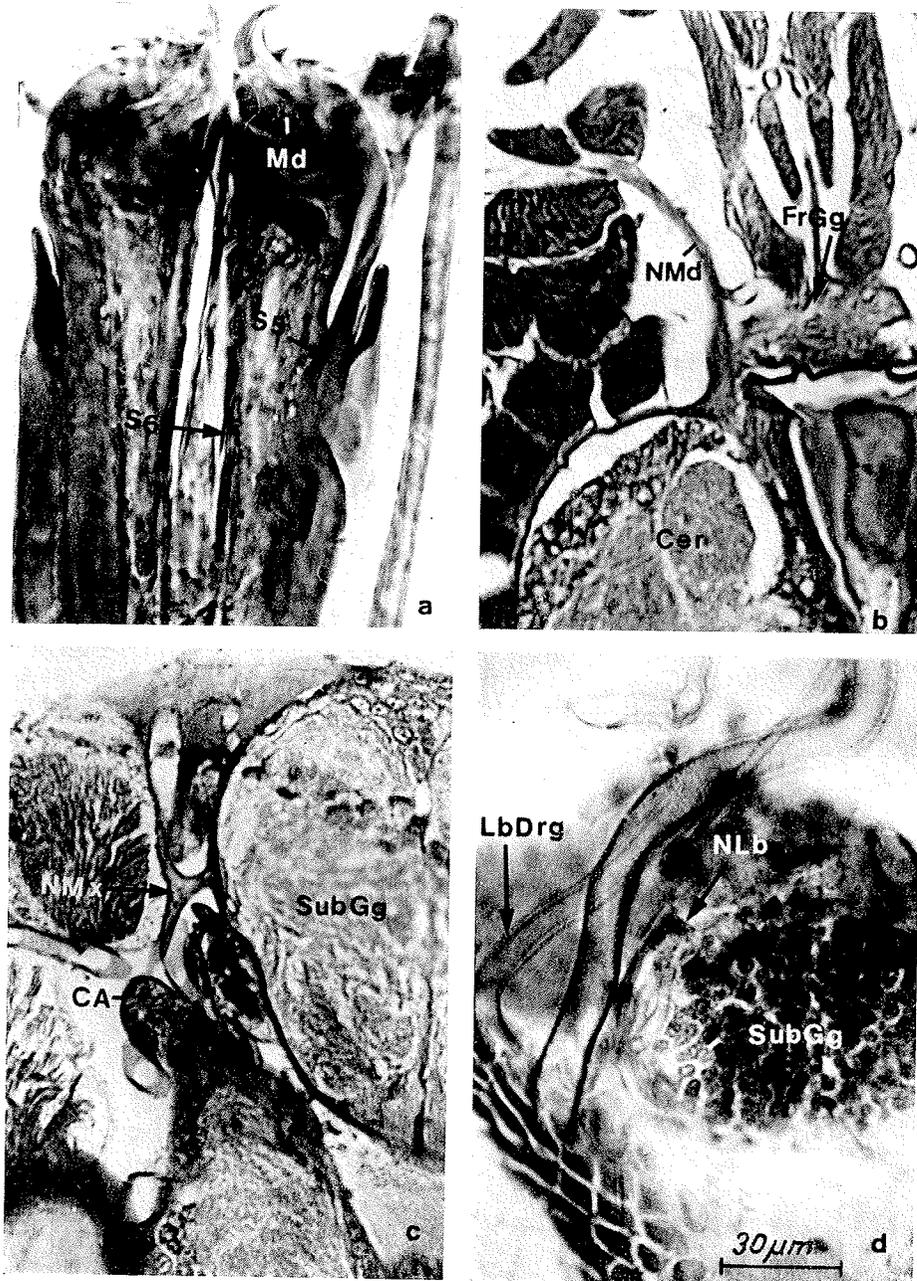


Abb. 3. a Längsschnitt durch das Rostrum eines Häutungsstadiums, b Mandibelnerv, c Maxillennerv, d Labialnerv (Ausschnitte aus Frontalschnitten).

3.4. Der Labialnerv und die Labialdrüsengänge

Das Labium ist bei WEBER (1969) genau beschrieben. Abb. 2 zeigt den Bereich des Prämentums (Pm) mit kurzen Labialpalpen und verschiedenen Sensillen. Von den im Thorax liegenden Labialdrüsen ziehen kräftigen Tracheen gleichende Ausführgänge (Abb. 3d) in das in der Rostrumspitze liegende Salivarium (Abb. 1, 3d, 4, 5, 6). Die genaue Untersuchung zeigte, daß, abweichend von den Angaben WEBERS, nicht nur ein einziger Gang jederseits vorhanden ist. Vielmehr liegt nahe der Stelle, an der der Muskel m9 angreift in gemeinsamer Intima ein zweiter Kanal (Abb. 5a). Er löst sich kaudal vom anderen Drüsengang (Abb. 4); beide ziehen nebeneinander in den Thorax, einer dorsal in die von Weber beschriebene Labialdrüse, einer ventral davon in einen basophilen umfangreichen Gewebekomplex.

Der Labialnerv entspringt lateral im hinteren Drittel des Unterschlundganglions (Abb. 1, 3d, NLb). Unmittelbar am Ganglion teilt er sich in einen nach vorn und einen nach hinten ziehenden Ast. Letzterer tritt durch das Hinterhauptsloch in den Thorax zu den Labialdrüsen. Der vordere teilt sich in der Rostrumbasis, innerviert dort den

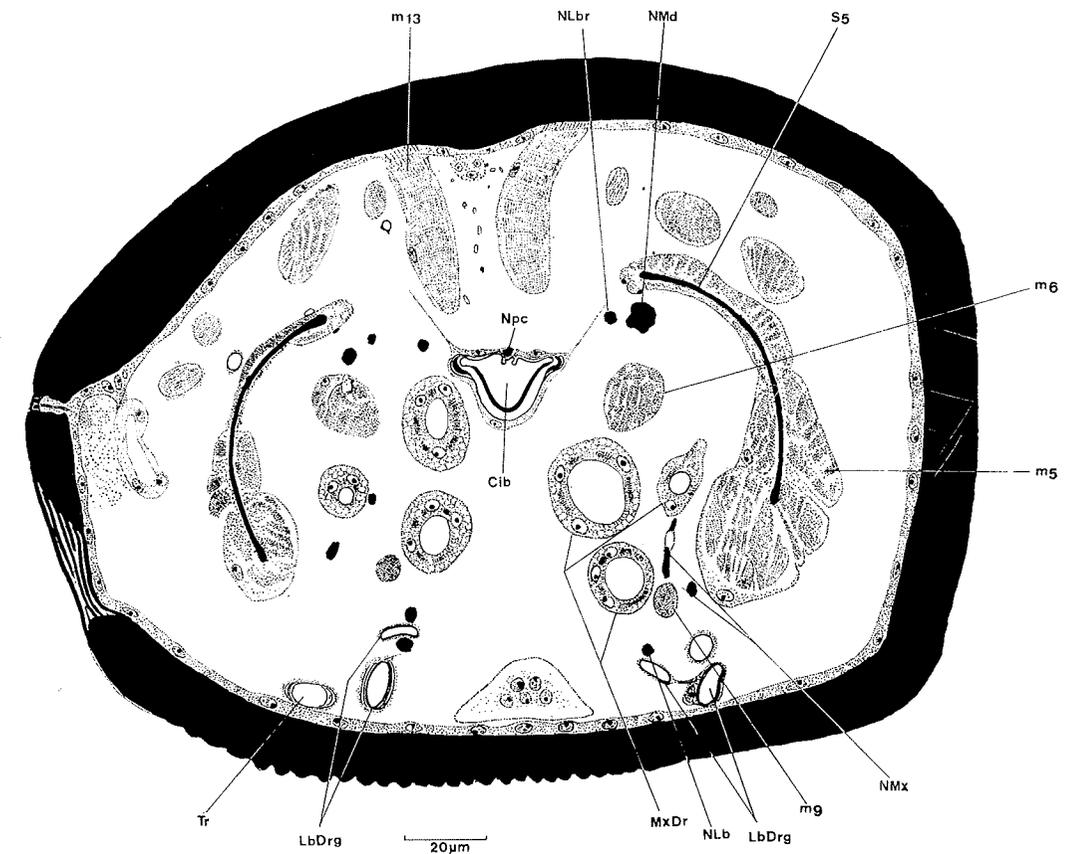


Abb. 4. Querschnitt durch das Basicranium unmittelbar vor dem Cerebralganglion.

Muskel m9 (Abb. 1, 4, 5) und folgt danach dem Labialdrüsenangang bis in die Rostrumspitze (Abb. 1, 6a). Er versorgt dort die beiden Salivarium-Muskeln (m7 und 8) und die Sensillen des Prämentums.

4. Besprechung der Ergebnisse

Das Kopfnervensystem von *Haematomyzus elephantis* stimmt im wesentlichen mit demjenigen der Mallophagen und Anopluren überein. Neben dem von H. WEBER (1969) dargestellten „Mandibelnerv“ sind auch Maxillen- und Labialnerven vorhanden. Der ins Rostrum ziehende Teil des Mandibelnervs dürfte sensorisch sein. Möglicherweise hat ein Teil der Mandibelzähne, etwa die relativ schmalen Zähne 2–4, die Funktion von Sinnesorganen (Abb. 2).

Die Versorgung der Kopfdrüse durch den Maxillarnerv, der daneben in typischer Weise auch das Corpus allatum innerviert (H. RISLER 1951), bestätigt die von WEBER (1969) angenommene Homologie mit der Maxillardrüse der Mallophagen und Anopluren (RAMCKE 1965, RISLER 1951, 1965). Der von WEBER (1969) als Maxillenrest bezeichnete Anhang ist als Lacinia zu deuten, da er mit seiner Basis als Wandsklerotisierung in die Ausmündung der Maxillardrüse eingefügt ist, in gleicher Weise wie bei Psocopteren (BADONNEL 1934), Mallophagen (BUCKUP 1959, HAUB 1967, RISLER 1951; RISLER & GEISINGER 1965) und Anopluren (RISLER 1965). Sicherlich unrichtig ist die Deutung der ventralen Haken und der labialen Schuppen (WEBER 1969) (Abb. 2b) als äußere Maxillen (FERUS 1931; MUKERJI & SEN-SARMA 1955).

Aus der Tatsache, daß *Haematomyzus* jederseits zwei Labialdrüsen besitzt, ist zu schließen, daß sie wie andere Vertreter der Phthiraptera und Psocoptera (H.

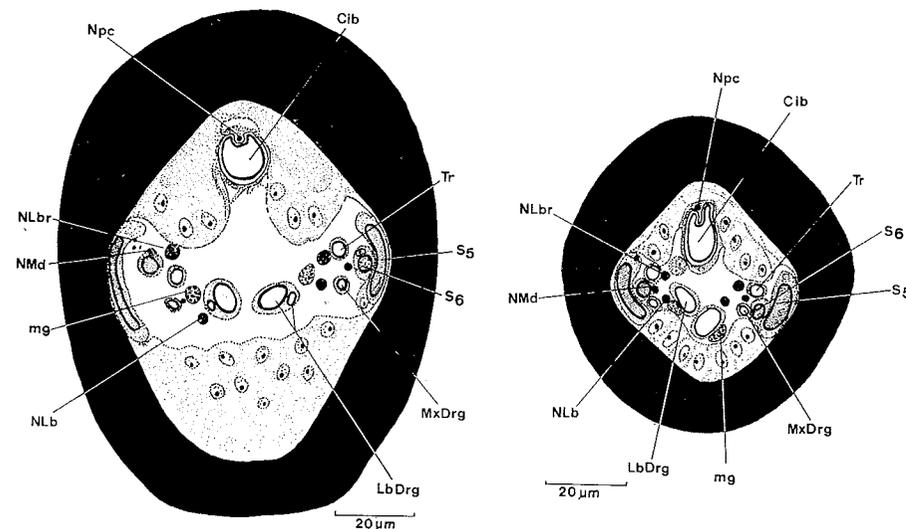


Abb. 5. Querschnitte durch das Rostrum, a an der Verzweigung der Labialdrüsengänge, b an der Ansatzstelle des Muskels m9.

WEBER 1938) entsprechend zwei Labialdrüsenpaare hat. Vielleicht besteht ein Zusammenhang mit den von WEBER (1953) beschriebenen Darmtracheenschläuchen.

Wie das im Zusammenhang mit der Ausbildung des langen Rostrums stark verlängerte Cibarium und die damit entsprechend abgewandelten clypealen und labralen Strukturen ist auch der labiale Bereich, d. h. Prämentum, ventraler Hypopharynx, Salivarium und die Ausmündung der Speicheldrüsengänge, stark abgewandelt. Gerade diese Region, die bei Psocopteren, Mallophagen und Anopluren spezialisiert und mit kräftiger Muskulatur ausgestattet ist (siehe die oben zitierte Literatur), bereitet der Homologisierung besondere Schwierigkeiten. Dies beruht vor allem auch darauf, daß die Dimensionen der Prästomalhöhle (H. WEBER 1969) und des Salivarium so außerordentlich gering sind. Zur endgültigen Klärung sind ergänzend elektronenmikroskopische Untersuchungen erforderlich. Immerhin ließ sich aus den zur Verfügung stehenden Präparaten entnehmen, daß das Cibarium dort in eine Nahrungsrinne übergeht, auf deren Unterseite ein Fortsatz das Dach des Salivariums darstellt. Diese Bildung dürfte dem Hypopharynx der Mallophagen entsprechen. Danach ist anzunehmen, daß der sehr feine Muskel m7 der Ventilmuskel des Salivariums ist, ein Ventil ist vorhanden, aber von WEBER nur andeutungsweise wiedergegeben; der Muskel m8 würde als Verbindung zwischen Salivarium und Rostrumboden demjenigen Muskel entsprechen können, der bei Mallophagen von der Hypopharynxretraktorsehne in das Prämentum zieht (H. RISLER 1951); danach verbliebe für den Muskel m9 die Homologie mit dem Retraktor des Hypopharynx der Mallophagen (Lit. s. o.). Die komplizierte Organisation des Hypopharynx der Psocopteren und Mallophagen mit ovalen Skleriten, Retraktorsehne und dem „Mörser“ im Boden des Cibariums ist bei der Elefantenlaus stark reduziert. Bei Anopluren ist das Gegenteil der Fall (RAMCKE 1965; RISLER 1965).

Abschließend sei festgehalten, daß die Elefantenlaus hinsichtlich ihrer Kopforganisation in eigener Weise, d. h. autapomorph, sowohl von Mallophagen als auch von Anopluren abweicht. Dies hängt mit der Ausbildung eines langen Rostrums zusammen.

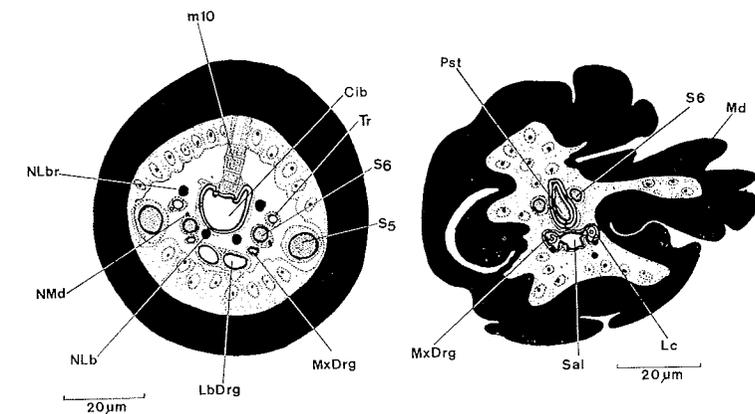


Abb. 6. Querschnitte durch das Rostrum, a im Abschnitt des Praecibariums, b im Bereich des Salivariums.

5. Zusammenfassung

Der Nervus procurrens zieht vom Frontalganglion über dem Cibarium bis an die präcibariellen Muskeln (m10).

Das Unterschlundganglion hat drei Nervenpaare.

Der Mandibelnerv innerviert im Basicranium die beiden großen Mandibelmuskeln; ein vermutlich sensorischer Ast zieht bis in die Rostrumspitze.

Der Maxillennerv innerviert das Corpus allatum und die Kopfdrüse, die eine Maxillardrüse ist. Der in ihrer Ausmündung in die Prästomahöhle entspringende keulenförmige Maxillenrest wird als Lacinia gedeutet.

Der Labialnerv teilt sich in einen kaudalen Ast, der die Labialdrüsen innerviert, und einen rostralen, der die Muskeln der Speicheldrüsengänge und des Salivariums sowie die Sensillen des Prämentums versorgt.

Das Vorhandensein zweier Speicheldrüsengänge jederseits läßt auf das Vorhandensein dorsaler und ventraler Labialdrüsen schließen.

6. Abkürzungen

CA	Corpus allatum	Pm	Prämentum
Cer	Cerebralganglion	Pst	Prästoma, Prästomahöhle
Cib	Cibarium	Sal	Salivarium
EpO	epipharyngeales Sinnesorgan	SubGg	Subösophagalganglion
FrGg	Frontalganglion	VH	Ventrale Haken
LbDr	Labialdrüse	VO	ventrales Sinnesorgan des Cibariums
LbDrg	Labialdrüsengang	Z	Zähne der Mandibel
Lbr	Labrum	m5	Musculus adductor mandibulae
Le	Lacinia	s5	Sehne dieses Muskels
Md	Mandibel	m6	m. abductor mandibulae
MxDr	Maxillardrüse	s6	Sehne dieses Muskels
MxDrg	Maxillardrüsengang	m7	mm. salivarii longitudinales
NLb	Nervus labialis	m8	m. ventralis salivarii
NLbr	Nervus labralis	m9	m. ductus glandulae labialis
NMd	Nervus mandibularis	m10	m. praecibarii dorsalis
NMx	Nervus maxillaris	m13	m. cibarii dorsalis
Npc	Nervus procurrens		

7. Literatur

- BADONNEL, A.: Recherches sur l'anatomie des Psoques. Bull. biol. France et Belg. Suppl. **18** (1934), 1—241.
- BUCKUP, L.: Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (DE GEER) (Mallophaga-Amblycera). Zool. Jb. Anat. **77** (1957), 241—288.
- FERRIS, G. F.: The Louse of elephants, *Haematomyzus elephantis* PIAGET. Parasitology **23** (1931), 112 et 127.
- HAUB, H.: Der Kopf von *Pseudomenopon pilosum* (SCOPOLI) (Mallophaga-Amblycera). Zool. Jb. Anat. **84** (1967), 493—558.
- KÉLER, ST. VON: Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung II: Vollwertige Mandibeln bei *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Z. Parasitenkunde **22** (1962), 152—175.
- Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung. III: Bau des Stachels und seine Funktion. Z. f. Parasitenkunde **27** (1966), 287—316.

- MUKERJI, D., and SEN-SARMA, P.: Anatomy and affinity of the elephant louse *Haematomyzus elephantis* PIAGET. Parasitology **45** (1955), 5—30.
- RAMCKE, J.: Der Kopf der Schweinelaus (*Haematopinus suis* L., Anoplura). Zool. Jb. Anat. **82** (1965), 547—663.
- RISLER, H.: Der Kopf von *Bovicola caprae* (GURLT) (Mallophaga). Zool. Jb. Anat. **71** (1951), 289 bis 426.
- Die Mundgliedmaßen der Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus* NEUMANN und ihr Beitrag zur Kopfmorphologie der Tierläuse (Phthiraptera). Z. Naturforsch. **20b** (1965), 359—365.
- und GEISINGER, K.: Die Mundwerkzeuge von *Gliricola gracilis* N. (Mallophaga-Amblycera). Ein Beitrag zur Morphologie der Tierläuse. Zool. Jb. Anat. **82** (1965), 532—546.
- SNODGRASS, R. E.: The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. Smith. Misc. Coll. **104** (1944), 1—113.
- WEBER, H.: Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea. 1: Die Labialdrüsen der Copeognathen. Zool. Jb. Anat. **64** (1938), 131—346.
- Die Darmtracheenschläuche der Elefantenlaus, ein für die Insekten neues Organ. Naturwiss. **2** (1953), 42.
- Konstruktionsmorphologie. Zool. Jb. Physiol. **68** (1959), 1—112.
- Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* PIAGET 1869, Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse. Zoologica **116** (1969), 1—155.

Manuskripteingang: 22. August 1975.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. H. RISLER, Institut für Zoologie Universität Mainz, 65 Mainz, Saarstraße 21.