

- SCHOENEMUND, E., Plecopteren und Ephemeriden aus Bulgarien. Zool. Anz., **67**, 235—239, 1926.
- , Eintagsfliegen oder *Ephemeroptera*. In: DAHL, Tierwelt Deutschlands, 19. Teil, Jena 1930.
- ULMER, G., Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*). In: BROHMER, EHRMANN & ULMER, Tierwelt Mitteleuropas, 4, Lfg. 1b, Leipzig, 1929.
- ZELINKA, M., K poznání jepic (*Ephemeroptera*). Vysokých Tatr.; Fac. Sci. Univ. Masaryk, **M 6**, 157—167, Brno, 1953.

Zur Phylogenie der Parametabola unter besonderer Berücksichtigung der Phthiraptera

EBERHARD KÖNIGSMANN

Deutsches Entomologisches Institut

der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Berlin-Friedrichshagen

(Mit 2 Textfiguren)

Inhalt

A. Einleitung	706
B. Höhere taxonomische Einheiten	707
1. <i>Parametabola</i>	707
2. <i>Psocodea</i>	714
3. <i>Phthiraptera</i>	716
C. Teilgruppen der <i>Phthiraptera</i>	720
1. <i>Amblycera</i>	720
2. <i>Ischnocera</i>	722
3. <i>Anoplura</i>	723
4. <i>Rhynchophthirina</i>	724
D. Zusammenfassung der Teilgruppen der <i>Phthiraptera</i>	724
1. Gruppe A	724
2. <i>Mallophaga</i>	730
3. <i>Amblycera</i> + <i>Anoplura</i>	731
4. <i>Rhynchophthirina</i> + <i>Amblycera</i> + <i>Ischnocera</i>	732
E. Alter der Gruppen	733
F. Diskussion	737
G. Zusammenfassung	739
H. Literatur	740

A. Einleitung

Die Stammesgeschichte der *Parametabola* ist ein sehr schwieriges Problem. So konnte erst in den letzten Jahrzehnten die Zusammengehörigkeit der bei den Parametabola einzuordnenden Gruppen nachgewiesen werden, und über die engeren verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Teilgruppen, insbesondere die der Phthiraptera, sind eine Reihe von Arbeiten geschrieben worden, die auf unzureichendem Tatsachenmaterial oder unzulänglicher Deutung desselben basieren.

Ein Hauptmangel der meisten bisherigen Stammbaumentwürfe ist, daß sie auf keiner klaren Fragestellung beruhen. Selten nur wird die Frage aufgeworfen, ob eine bestimmte Gruppe von Tieren, die als zusammengehörig ausgegeben wird, als monophyletisch auszuweisen ist, d. h., ob die in diese Gruppe gestellten Arten, Gattungen oder Familien zumindest ein gemeinsames abgeleitetes, synapomorphes Merkmal besitzen (HENNIG, 1953, 1957). Einerseits werden die Gruppen rein typologisch konstruiert, etwa in der Art: Von einer bestimmten als primitiv angesehenen Form eines Organs, etwa eines Beines, sind die und die Ausprägungsformen abzuleiten. Das klingt zwar überzeugend, aber nur selten wird die Zusammengehörigkeit der auf diese Weise zusammengestellten Gruppen tatsächlich durch synapomorphe Merkmale bewiesen. Andererseits werden auch Gruppen konstruiert, die sich durch den Besitz symplesiomorpher Merkmale (HENNIG) auszeichnen: So ist z. B. der einfache Kropf der *Amblycera*, *Anoplura* und *Psocoptera* kein Beweis dafür, daß diese Gruppen miteinander näher als mit jeder anderen Gruppe verwandt sind. Auch beweist das panoistische Ovar von *Zoraptera* und *Thysanoptera* nicht, daß diese Gruppen miteinander nächst verwandt sind. Ähnliches gilt auch für den Bau der Bauchganglienkette. Die sechs abdominalen Ganglienknotten der *Embioptera* zeigen, daß diese nicht den *Parametabola* zuzurechnen sind. Die Ganglienknotten sagen aber nichts über die wirkliche Stellung der *Embioptera* im System aus.

Besonders große Schwierigkeiten bereitet bisher die wechselseitige Zuordnung der einzelnen Teilgruppen der *Phthiraptera*. Da die Lücken in der Kenntnis der Gruppen hier noch groß sind, werden künftige Untersuchungen, denen ein breiteres Material zugrundeliegt, gegenüber den hier dargestellten Anschauungen sicher zu Präzisierungen führen oder Änderungen erforderlich machen.

Mögen die in dieser Arbeit vertretenen Auffassungen auch nicht in jeder Hinsicht letzte Gültigkeit haben, so sollen zumindest Ansatzpunkte aufgezeigt werden, an denen durch intensives Studium eine größere Klarheit erzielt werden kann. Die vorliegende Arbeit stellt den Versuch dar, auf der Grundlage der von HENNIG (1953, 1957) vertretenen Prinzipien der phylogenetischen Systematik die hier besprochenen Insektengruppen zu einem möglichst widerspruchsfreien Stammbaumschema zu verknüpfen. Dieses weicht allerdings in manchen Punkten von der herrschenden Vorstellung ab.

Um einen Überblick zu gewähren und um zu prüfen, welche Gruppen miteinander in näherer Beziehung stehen und welche Gruppen von welchen abzuleiten sind, sei in Anlehnung an HENNIG (1953) und WEBER (1939a) folgendes System zugrundegelegt:

Parametabola CRAMPTON, 1938 = *Hemipteroidea* ROSS, 1955 = *Paraneoptera* MARTYNOV, 1923

Zoraptera SILVESTRI, 1913

Acercaria BÖRNER, 1904

Hemipteria CRAMPTON, 1938

Thysanoptera HALIDAY, 1836

Hemiptera LINNÉ, 1758 = *Rhynchota* BURMEISTER, 1835

Psocodea HENNIG, 1953 ¹⁾ = *Psocoidea* WEBER, 1938

Psocoptera SHIPLEY, 1904 = *Copeognatha* ENDERLEIN, 1903 = *Corrodentia* BURMEISTER, 1838 (partim)

Phthiraptera HAECKEL, 1896 (sensu WEBER, 1939) = *Anoplura* LEACH, 1817

Amblycera KELLOGG, 1896

Ischnocera KELLOGG, 1896

Rhynchophthirina FERRIS, 1931 ²⁾

Anoplura DALLAS, 1857 = *Siphunculata* LATREILLE, 1825.

B. Höhere taxonomische Einheiten

1. Parametabola

CRAMPTON (1921a, 1938), HENNIG (1953), JEANNEL (1949), MARTYNOV (1923, zitiert nach HENNIG, 1953), ROSS (1955), STANNARD (1956) u. a. vertreten den Standpunkt, daß *Zoraptera*, *Hemipteria* (*Hemiptera* + *Thysanoptera*) und *Psocodea* (*Psocoptera* + *Phthiraptera*) als *Parametabola* bzw. *Paraneoptera* oder *Hemipteroidea* eine begründete monophyletische Einheit darstellen. Im folgenden sei untersucht, ob sich ausreichendes Beweismaterial für eine solche Anschauung auffinden läßt.

Die *Parametabola* sind dadurch ausgezeichnet, daß sie ähnlich wie u. a. viele Termiten im Hinterflügel keinen großen Anallappen besitzen. Der Übergang vom Geäder gewisser fossiler *Psocoptera* zu dem gewisser fossiler *Hemiptera* ist fließend — wobei die *Psocoptera* an dem gegabelten Radius-Sektor zu erkennen sind —, so daß an einem gemeinsamen Vorfahren kaum

¹⁾ In Übereinstimmung mit Herrn Prof. Dr. HENNIG verwende ich im folgenden die Bezeichnung *Psocodea*, da auf diese Weise der Name *Psocoidea* mit der Endung *-oidea* verfügbar bleibt für eine mögliche künftige von der Gattung *Psocus* abgeleitete Überfamilie.

²⁾ Dem üblichen Gebrauche folgend verwende ich die sprachlich richtige Bezeichnung *Rhynchophthirina* an Stelle des von FERRIS ursprünglich geschaffenen *Rhynchophthirina*.

Zweifel bestehen können (CRAMPTON, 1938). Die konvergente Ausprägung des Geäders rezenter *Psocoptera* und gewisser *Homoptera* spricht indirekt ebenfalls für eine gemeinsame Stammform beider (CRAMPTON, 1938). Direkte Beziehungen zwischen spezialisierten rezenten *Psocoptera* und *Hemiptera* suchen, d. h. die *Hemiptera* direkt von *Psocoptera* ableiten, wie es gelegentlich geschieht, kann man natürlich nicht. Ebenso kann man CRAMPTON (1921 a) nicht beipflichten, wenn er in der Ähnlichkeit des Geäders von *Aelothrips* und *Embidotroctes* einen Beweis für eine enge Verwandtschaft von *Thysanoptera* und *Psocoptera* sehen will. Es handelt sich vielmehr um eine konvergente Entwicklung, denn das Geäder von *Embidotroctes* ist sehr stark abgeleitet und sekundär vereinfacht. Für das Verständnis des Geäders der Thripse hingegen ist die Übereinstimmung im Geäder des rezenten *Hemicaecilius* (*Psocoptera*) und des fossilen *Palaeothrips* von großer Bedeutung, doch handelt es sich auch hier um eine Parallelentwicklung auf der Grundlage gemeinsamer Vorfahren.

Insgesamt gesehen sind also die Geäder innerhalb der Parametabola voneinander ableitbar und letztlich sicher auf ein primitives, psocopterenähnliches Geäder zurückzuführen, d. h., die *Psocoptera* haben sich hinsichtlich des Geäders am wenigsten vom gemeinsamen Vorfahren der *Zoraptera* (vgl. S. 712), *Psocodea* und *Hemipteria* entfernt (CRAMPTON, 1938).

Die Zahl der malpighischen Gefäße ist bei den *Parametabola* reduziert. Auf Grund dieses abgeleiteten Merkmals nennt LAMEERE (1935) die *Parametabola* *Oligonephridia*. Die primitivsten Verhältnisse zeigen die *Zoraptera* mit sechs malpighischen Gefäßen (GURNEY, 1938), alle übrigen *Parametabola* besitzen vier, nur die *Hemipteria* in Einzelfällen zwei oder gar keine. Die Imagines der primitiveren Ordnungen der *Hemimetabola* sind, von den *Isoptera* mit zwei bis acht malpighischen Gefäßen abgesehen (LAMEERE), im Gegensatz zu den *Parametabola* durch wesentlich höhere Zahlen gekennzeichnet.

Abgeleitet ist ferner zweifellos die allen *Parametabola* gemeinsame ausgeprägte Tendenz, die Bauchganglienkeite zu konzentrieren (LAMEERE, 1935; u. a.). Das Nervensystem der *Zoraptera* ist innerhalb der *Parametabola* das am wenigsten stark konzentrierte, da noch zwei gut ausgebildete Abdominalknoten, wenn auch in enger Verbindung mit dem 3. Thoraxganglion, vorhanden sind (DENIS, 1949). Parallel der Entwicklung bei den *Psocodea* (vgl. S. 715) vollzog sich bei ihrer Schwestergruppe, den *Hemipteria* (vgl. S. 711), ebenfalls eine weitere Konzentration der Bauchganglienkeite, wobei die

Fig. 1. Schematische Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaft innerhalb der *Parametabola*, erschlossen aus der Synapomorphie der Merkmalsausprägungen. Da vor allem die Stellung der *Phthiraptera* herausgearbeitet werden sollte, wird von den beiden voneinander unabhängigen, aber auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehenden Entwicklungsreihen *Hemipteria* und *Psocodea* nur die letztere eingehend dargestellt.

Die Monophylie der *Zoraptera* und *Psocoptera* wird nicht herausgearbeitet, da hierfür keine eindeutig abgeleiteten Merkmale gefunden werden konnten, und die der *Amblycera* bleibt unberücksichtigt, da an deren Monophylie Zweifel bestehen

Die wichtigsten Teilgruppen Die wichtigsten Merkmale oben = plesiomorphe unten = apomorphe Ausprägung	Parametabola						
	I		II Acercaria				
			IIa		IIb Psocodea		
					IIb ¹		IIb ² Phthiraptera
					IIb2α		IIb2β Gruppe A
	Zoroptera	Hemiptera	Psocoptera	Amblycera	Anoplura	Ischnocera	Rhyncha- phthirina
Bauchganglienkettenkette stark konzentriert							
Zahl der malpighischen Gefäße reduziert							
Im Hinterflügel kein großer Anallappen							
Cerci vorhanden							
reduziert							
1. Abdominalsternit + deutlich vorhanden							
+ reduziert							
Mundwerkzeuge orthopteroid							
umgebildet							
Ovariolen pandärisch							
polytroph							
Ösophagealsklerit fehlt							
Spezifisch ausgeprägt							
Locinia normal							
borsten- oder meißelf.							
Fühler mehr als 5 Glieder							
höchstens 5 Glieder							
Ocellen vorhanden							
fehlend							
Komplexaugen im allgem. normal							
stark reduziert							
Abdominalganglion zumindest angedeutet							
völlig reduziert							
Oberschlundganglion normal							
nach hinten geklappt							
Thoraxspiracula 2, Abdominalsp. 7-8							
höchstens 6							
Eistigma fehlend							
vorhanden							
Eideckel fehlend							
vorhanden							
Mikropylen fehlend							
vorhanden							
Eikitt anal							
vaginal							
Larvenstadien 5-6							
Fühler heteronom							
homonom							
Obturaculum fehlend							
vorhanden							
Spiraculumdrüse fehlend							
vorhanden							
Symbionten fehlend							
vorhanden							
Hodenfollikel 3							
2							
Komplexaugen 2 Ommatidien							
1 Ommatidium							

Figur 1

Thysanoptera die primitivere Ausprägungsform zeigen, da sie noch ein gut ausgeprägtes Abdominalganglion besitzen (vgl. Fig. 1).

Für die Verwandtschaft aller *Parametabola* spricht auch die von CRAMPTON (1926) mitgeteilte große Ähnlichkeit der Prothorakalsklerite.

Das sehr kurze, oft flügelmuskellose Herz der *Parametabola* ist auf das Abdomen beschränkt und liegt häufig sehr weit hinten. Es besitzt zwei oder drei, höchstens vier Paar Ostien und öffnet sich nach vorn in eine lange Aorta (FINLAYSON, 1949; KÉLER, 1955; LAMEERE, 1935; SCHÖLZEL, 1937).

Nachdem durch die angeführten abgeleiteten Merkmale die Gesamtgruppe der *Parametabola* als monophyletisch erwiesen werden konnte, erhebt sich die Frage nach der näheren Zusammengehörigkeit der drei Teilgruppen *Zoraptera*, *Hemipteria* und *Psocodea* und nach der Monophylie jeder dieser Teilgruppen.

Ein abgeleitetes Merkmal aller *Parametabola*, ausschließlich der *Zoraptera*, ist die Reduktion der Cerci. BÖRNER (1904, 1929) faßt die *Hemipteria* und *Psocodea* daher als *Acercaria* zusammen. Der Besitz von Cerci stellt die *Zoraptera* außerhalb der übrigen *Parametabola* und an die Basis derselben (vgl. S. 712).

Gemeinsam ist den *Parametabola* auch die $\pm$ starke Reduktion des 1. Abdominalsternits (BEIER, 1936; ENDERLEIN, 1903; LAMEERE, 1935; WEBER, 1954; u. a.), wiederum mit Ausnahme der *Zoraptera*, bei denen nach DENIS (1949) das 1. Abdominalsegment voll ausgebildet ist. Das heißt, auch dieses Merkmal ist auf die *Acercaria*, also *Hemipteria* + *Psocodea*, beschränkt. LAMEERE allerdings meint, daß das 1. Sternit auch bei den *Zoraptera* reduziert sei. Am wenigsten ausgeprägt ist diese Reduktion bei den *Homoptera* (WEBER). Parallel zu den *Acercaria* findet sich eine solche Reduktion des 1. Abdominalsternits bei den *Orthopteroidea* (ROSS, 1955) und *Isoptera* (GRASSÉ, 1949), während das 1. Abdominalsternit bei den *Plecoptera* normal ausgeprägt ist (ROSS, 1955).

Hemipteria und *Psocodea* sind weiterhin durch die beiden Gruppen gemeinsame Tendenz zur Umbildung der Mundwerkzeuge zu stechend-saugenden Mundwerkzeugen ausgezeichnet (ROSS, 1955), die zuerst die Maxillen und sodann die Mandibeln ergreift, und die ihre schwächste, aber spezifische Ausprägungsform in der Umbildung der Lacinia bei den *Psocoptera* zeigt, während die Mundwerkzeuge der *Zoraptera* noch primitiv und typisch orthopterenähnlich sind (DENIS, 1949; GURNEY, 1938).

HENNIG (1953, S. 32) sagt hierzu:

„CRAMPTON (1938) ist wohl sicher im Recht, wenn er eine enge Verwandtschaft der *Psocodea* mit den *Rhynchota* (*Hemiptera*) annimmt. Abgesehen von den Synapomorphien in der Ausbildung des Clypeus und in gewissen Tendenzen in der Ausbildung der Mundwerkzeuge besteht bei den plesiomorphen Gliedern beider Gruppen und vor allem ihren fossilen Angehörigen eine bemerkenswerte und schwerlich zufällige Annäherung. In diesen Verwandtenkreis gehören zweifellos auch die stark autapomorphen *Thysanoptera*. Schon nach den in ihrer Mundbildung zum Ausdruck kommenden Ten-

denzen passen sie kaum in eine andere Verwandtschaftsgruppe. Wahrscheinlich ist CRAMPTON (1938) im Recht, wenn er sie zusammen mit den eigentlichen *Hemiptera* (*Rhynchota*) und als einen vor den anderen selbständig gewordenen Zweig dieses Stammes von einem Vorfahren ableitet, der den *Psocoptera* sehr ähnlich war. Das würde auch gut mit den schon früher geäußerten Vorstellungen von BÖRNER (1929) übereinstimmen.¹⁾

Die ältesten Fossilien sind aus dem Jura (Lias) bekannt (*Liassothrips* PRIESNER; Syn. *Mesothrips* MARTYNOV). Mehr ist auch kaum zu erwarten, da bei dem stark apomorphen Flügelbau der *Thysanoptera* normalflügelige Vorfahren, ohne lückenlose Übergangsreihe, schwerlich als solche erkannt werden würden.“

Diese von HENNIG u. a. vertretene Theorie von der Monophylie der *Hemipteria*²⁾, die die Grundlage für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses von *Psocodea* und *Hemipteria* bildet, ist aber keineswegs allgemein anerkannt. MARTYNOV (1938), dessen Darstellung JEANNEL (1949) übernommen hat, vertritt einen ganz anderen Standpunkt. Er leitet *Thysanoptera* und *Hemiptera* unabhängig voneinander neben den *Psocoptera* aus einem devonischen Stamm ab. Leider ist die Arbeit fragmentarisch, und die näheren Erläuterungen zu diesem Teil seiner Darstellung fehlen. Ein ähnlicher Standpunkt klingt auch bei CRAMPTON (1932) an, wenn er sagt, daß die Verwandtschaft der *Thysanoptera* und *Hemiptera* vor allem auf der wechselseitigen, aber unabhängigen Verwandtschaft mit den *Psocoptera* beruhe. Aber diese Auffassungen hätten zur Folge, daß die geschilderte Umbildungstendenz der Mundwerkzeuge auf Konvergenz beruht. Die als Beweis hierfür angeführte starke Autapomorphie der *Thysanoptera* beweist aber nichts als deren Monophylie.

Wenn auch die *Hemipteria* in diesem Zusammenhang nicht eingehend besprochen werden, so könnten doch mehrere Argumente zu Gunsten einer Monophylie derselben angeführt werden. Hieraus und aus der im anschließenden Kapitel nachzuweisenden Monophylie der *Psocodea* folgt, daß diese beiden Teilgruppen der *Acercaria* in einem Schwestergruppenverhältnis stehen müssen. Es bleibt nun noch zu untersuchen, in welchem Verhältnis die *Acercaria* zu den *Zoraptera* stehen. Apomorphe Merkmale der *Zoraptera* sind zwar nicht bekannt, doch ist ihre Monophylie sehr wahrscheinlich; denn anders als durch Monophylie ist die große morphologische Übereinstimmung der wenigen Zorapterenarten bei dem hohen geologischen Alter der Gruppe nicht zu verstehen. Die *Zoraptera* sind also wahrscheinlich die Schwestergruppe aller übrigen *Parametabola*, der *Acercaria* (vgl. Fig. 1 und 2), für deren Mono-

¹⁾ Da die von BÖRNER durchgeführte Homologisierung der Mundteile der *Thysanoptera* und *Hemiptera* auf einer falschen Deutung von Maxillen und Mandibeln der *Thysanoptera* beruht, kann sie in der von BÖRNER angenommenen Form nicht als Beweis für die Monophylie der Gruppe *Condylognatha* BÖRNER (*Thysanoptera* + *Hemiptera*) und damit der *Parametabola* angeführt werden.

²⁾ Für die Monophylie der *Hemipteria* spricht auch, daß die bei *Zoraptera* (GURNEY, 1938) und *Psocodea* (RIES, 1931a; SCHÖLZEL, 1937; WEBER, 1931, 1954) einheitlich ausgeprägten sechs Rektalpapillen bei den *Hemiptera* und *Thysanoptera* (WEBER, 1954) fehlen. Die *Thysanoptera* besitzen an ihrer Stelle vier Rektaldrüsen, deren Zahl, Anordnung und Bau diese als Bildung sui generis erkennen lassen.

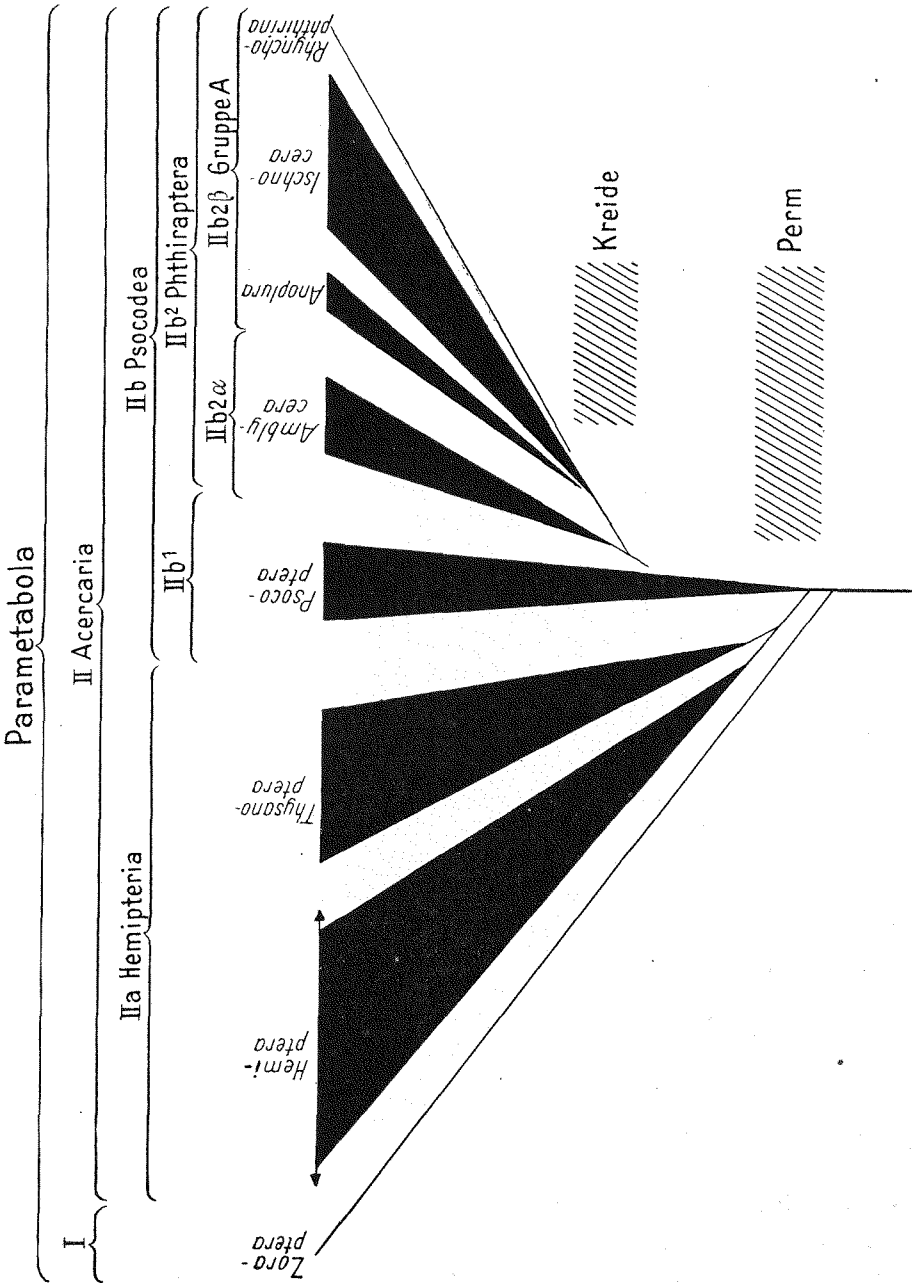
phylye außer dem Verlust der Cerci die Reduktion des 1. Abdominalsternits und die gemeinsame Umbildungstendenz der Mundwerkzeuge sprechen (s. o.).

Obwohl über die Einordnung der *Zoraptera* bei den *Parametabola* kaum Zweifel möglich sind, soll doch ihre genaue Stellung näher erläutert werden.

Die *Zoraptera* besitzen mit fünf Gliedern die stärkst gegliederten Maxillarpalpi innerhalb der *Parametabola*. Das gleiche gilt für die dreigliedrigen Labialpalpen (GURNEY, 1938). Die Spiracula-Verteilung dagegen ist bei den *Zoraptera* die gleiche wie bei den geflügelten *Psocoptera* (DENIS, 1949) (vgl. S. 718). Jedes Ovar besteht aus vier bis sechs Ovariolen (GURNEY, 1938). Ausgesprochen primitive Merkmale stellen ferner die Cerci, der Bau der Maxillae und das große Pronotum dar (ROSS, 1955). (Weitere primitive Merkmale wurden auf S. 708 angeführt.)

Man geht daher wohl nicht fehl, wenn man sich der Ansicht von CRAMPTON (1938) und ROSS (1955) anschließt, daß die *Zoraptera* der zuerst abgespaltene und daher in vieler Hinsicht primitivste Zweig der *Parametabola*, nicht aber nur der *Psocoptera* oder *Psocodea*, sind. Die *Zoraptera* sind als direkte, wenn auch spezialisierte Nachfahren der Formen anzusehen, aus denen sich alle übrigen *Parametabola* entwickelt haben und die morphologisch sicher Züge der rezenten *Zoraptera* und *Psocoptera* in sich vereinen. Zweifellos hat KARNY (1922) Recht, wenn er sagt, daß das Geäder der rezenten *Zoraptera* zu spezialisiert ist, um von diesen die übrigen *Parametabola* abzuleiten. HENNIG (1953) bezeichnet die *Zoraptera* als artenarme Reliktgruppe. Bei einer solchen Stellung der *Zoraptera* innerhalb des Systems erklären sich die vielen gemeinsamen Merkmale von *Zoraptera* und *Psocoptera*, die scheinbar dazu herausfordern, die *Zoraptera* den *Psocoptera* zuzuordnen, zwanglos als Konvergenzen oder auch als Symplexiomorphien, die die *Psocoptera* und *Zoraptera* von dem gemeinsamen Vorfahren, aus dem außerdem letzten Endes auch die *Thysanoptera* und *Hemiptera* hervorgegangen sind, übernommen haben. Es sind dies: Manche Züge in der Bionomie, allgemeiner Körperbau, abdominale Endstrukturen, Thoraxterga, Bau der Kopfkapsel, Hodenbau, Eigenheiten in der Flügeläderung, wie die beiden Gruppen gemeinsame Tendenz zur Bildung eines Pterostigmas in den Vorderflügeln und die Verbindung oder Verschmelzung von R_s und M, u. a. (CRAMPTON, 1921 b, 1932, 1938; GURNEY, 1938). Ein direkter Vergleich von Formen wie *Archipsocus* mit *Zorotypus* (CRAMPTON, 1921 b) ist nur mit Vorsicht zu ziehen, da *Archipsocus* keinen urtümlichen Geädertyp innerhalb der *Psocoptera* darstellt. Es handelt sich vielmehr nur um eine Parallelentwicklung auf der Basis des gleichen Ausgangsmaterials. Aus dem oben Gesagten geht

Fig. 2. Darstellung des Stammbaumes der *Parametabola*. Die nicht durchgezogenen Linien deuten an, daß der Anschluß der Gruppe an dieser Stelle unsicher ist. Die obere Breite der Keile der einzelnen Gruppen ist etwa der Zahl der rezenten Arten proportional. Die um ein Vielfaches größere, in dieser Form nicht darstellbare Artenzahl der *Hemiptera* wird durch die beiden Pfeile angedeutet



Figur 2

also eindeutig hervor, daß es keine ausreichenden abgeleiteten Merkmale gibt, die den Standpunkt von GURNEY (1938), HENNIG (1953), S. 68) und LAMEERE (1935) und im Grunde auch von CRAMPTON (1929), MARTYNOV (1938) u. a. rechtfertigen, eine Gruppe *Psocodea* + *Zoraptera* aufzustellen, die HENNIG z. B. *Psocopteria* nennt.

Durch eine solche systematische Stellung der *Zoraptera* einerseits und der *Thysanoptera* andererseits (vgl. auch Fig. 2 u. S. 711) wird auch die Verteilung der Bautypen des Ovars innerhalb des Stammbaumes der *Parametabola* leicht verständlich: Die gemeinsame Ausgangsform aller *Parametabola* besaß, wie die übrigen rezenten *Hemimetabola*, ein panoistisches Ovar, das beim gemeinsamen Vorfahr aller *Hemipteria* und bei den rezenten *Thysanoptera* als plesiomorphes Merkmal erhalten blieb und bei den *Hemiptera* in das apomorphe telotrophe Ovar umgeprägt wurde. Nach der Abspaltung der *Hemipteria* von den übrigen *Parametabola* trat im Verlaufe der weiteren Entwicklung der *Psocodea* parallel eine zweite apomorphe Ausprägungsstufe in Erscheinung: Das Ovar wurde polytroph (GROSS, 1905).

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1956) u. a. wollen die *Zoraptera* zu den *Isoptera* in Beziehung setzen. Es konnte jedoch schon gezeigt werden, daß die *Zoraptera* auf Grund des Nervensystems und anderer Merkmale zu den *Parametabola* zu stellen sind, zumal die *Isoptera* sechs Abdominalknoten besitzen (GRASSÉ, 1949) (vgl. auch S. 737). Die Genitalien der Männchen weisen aber auch Beziehungen zu *Mantis* (*Blattopteroidea*) auf.

Die *Embioptera* sind wegen der stark ausgebildeten Bauchganglienkette, die sieben Abdominalknoten umfaßt (DENIS, 1949), nicht den *Parametabola* zuzurechnen. Offen bleibt, ob die *Embioptera* allein oder mit einer anderen Gruppe, z. B. den *Plecoptera*, die Schwestergruppe der *Eumetabola*, die *Parametabola* und *Holometabola* umfassen (HENNIG, 1953), darstellen.

2. Psocodea

Nachdem im vorhergehenden Kapitel die Monophylie der *Parametabola*, *Acercaria*, *Hemipteria* und *Zoraptera* und das Verhältnis dieser Gruppen untereinander und zu den *Psocodea* besprochen worden ist, soll nun der Versuch unternommen werden, die Monophylie der *Psocodea* nachzuweisen.

Als Beweis für die Monophylie der *Psocodea* (*Psocoptera* + *Phthiraptera*)¹⁾ werden vor allem zwei abgeleitete Merkmale ins Feld geführt, und das

¹⁾ PACKARD (1887) ist wohl der erste, der in den *Psocoptera* die nächsten Verwandten der „*Mallophaga*“ (vgl. S. 30) sieht, doch bringt er diese Erkenntnis in seinem Systementwurf nicht klar zum Ausdruck:

Platyptera: I. Unterordnung: *Mallophaga*

II. Unterordnung: *Platyptera genuina*

1. Überfamilie: *Plecoptera*

2. Überfamilie: *Corrodentia* (*Termitidae*, *Embiidae*, *Psocidae*).

ENDERLEINS (1903) Standpunkt unterscheidet sich hiervon nur insofern, als er die *Plecoptera* ausklammert.

wohl zu Recht: Der Ösophagealsklerit und die Umbildung der Lacinia zu einem meißelförmigen Organ. (Vgl. Fig. 1.)

Vom eigentlichen Ösophagealsklerit (Sitophor, Cibarialsklerit) verläuft ein gegabelter Chitinfaden zu zwei seitlichen drüsenähnlichen Chitinbildungen (ovale Sklerite, Superlinguae), bei denen es sich aber nach CUMMINGS (1913) nicht um Drüsen handelt. Das gesamte Organ ist aus dem Hypopharynx herzuleiten. Es wurde gefunden bei allen *Psocoptera* (BADONNEL, 1934, 1951), ferner bei vielen *Amblycera* und *Ischnocera* (BÖRNER, 1904; CUMMINGS, 1913; RISLER, 1951; SNODGRASS, 1899, 1905; STÖWE, 1943). Der Ösophagealsklerit der *Ischnocera* zeigt gegenüber dem der *Amblycera* die typischere Ausprägung (CUMMINGS, 1913). CUMMINGS (1915) gibt den Ösophagealsklerit sogar für die Anoplure *Polyplax brachyrrhynchus* CUMMINGS an, wenn auch in reduzierter Form. Nach KELLOGG (1902), CUMMINGS (1913) u. a. kommt ein so gestalteter Ösophagealsklerit bei anderen Insekten nicht vor und ist daher ein eindeutig abgeleitetes Merkmal, was ENDERLEIN (1903) allerdings bezweifelt.

Die Lacinia ist bei den *Psocoptera* (BADONNEL, 1934, 1951) und allen untersuchten *Ischnocera* und *Amblycera* (COPE, 1940 a, b, 1941; CUMMINGS, 1913; RISLER, 1951; SYMMONS, 1952; u. a.) zu einem freien, selbständigen, meißel- oder borstenförmigen Gebilde geworden.

Beide Merkmale kommen also bei den *Psocoptera* und im Grundplan der *Phthiraptera*, deren Monophylie noch nachgewiesen werden wird (S. 716), vor, sichern also die Monophylie der Gesamtgruppe.

Ein weiteres abgeleitetes Merkmal ist die starke Konzentration der Bauchganglienkeite, da die Abdominalknoten bei den *Phthiraptera* völlig (vgl. S. 717) und bei den *Psocoptera* bis auf einen kleinen Rest, der dem 3. Thoraxknoten ansitzt, zurückgebildet sind.

Abgeleitet sind auch die polytrophen Ovariolen, da die *Zoraptera* panoistische Ovariolen besitzen (vgl. S. 714).

Phylogenetisch ohne großen Aussagewert ist die von BUCKUP (1959) mitgeteilte Tatsache, daß „*Mallophaga*“ und *Psocoptera* einander im Kopfbau sehr nahe stünden. Diese Angaben bedürfen der Präzisierung, um sie auswerten zu können.

WEBER (1954) verweist auf allgemeine Übereinstimmungen im Bau der inneren männlichen Geschlechtsorgane.

Nach COPE (1940 a) artikulieren bei *Psocoptera* und vielen „*Mallophaga*“ die Vordercoxen ventral mit dem Prosternum, die Mittel- und Hintercoxen jedoch nur mit den Pleuren, was COPE allerdings als Sympleisiomorphie deutet.

Es entsteht nun die Frage, ob innerhalb der *Psocodea* die *Psocoptera* in ihrer Gesamtheit die Schwestergruppe der *Phthiraptera*, deren Monophylie im folgenden noch bewiesen wird, darstellen (vgl. Fig. 2) oder ob ein Teil der *Psocoptera* mit den *Phthiraptera* näher verwandt ist und diese *Psocoptera* +

Phthiraptera ihrerseits mit den übrigen *Psocoptera* eine natürliche phylogenetische Einheit auf höherer Ebene bilden (vgl. S. 738). Auf jeden Fall gibt es nur wenige Merkmale, die dafür sprechen, die *Psocoptera* als eine natürliche Gruppe anzusehen; hierzu gehören vor allem die Dorsalampullen. Es wäre zu untersuchen, ob vielleicht der Kopulationsmodus (vgl. S. 721 u. 728) oder die Embryolage (vgl. S. 719) einen weiteren Anhalt bieten. Der stark ausgeprägte Clypeus tritt in ähnlicher Form bei den *Ischnocera* auf, beweist also wahrscheinlich bestenfalls die Einheit der *Psocodea*.

Sollte es gelingen, durch eindeutige Apomorphien die Monophylie der *Psocoptera* zu beweisen, dann hätte das die Annahme zur Folge, daß die *Phthiraptera* schon sehr lange, vielleicht seit dem Perm, sich getrennt von den übrigen *Psocodea*, den *Psocoptera*, entwickelt hätten (vgl. hierzu S. 736), oder die Aufspaltung der *Psocoptera* wäre erst sehr spät, nach der Abspaltung der *Phthiraptera*, erfolgt.

3. *Phthiraptera*¹⁾

Daß die Beziehungen zwischen *Amblycera*, *Ischnocera*, *Anoplura* und *Rhynchophthirina* enger sind als zu anderen Gruppen, daß sie also nächst verwandt sind, ist schon von einer Reihe von Autoren ausgesprochen worden, wenn auch oft nur in Form einer unbewiesenen Vermutung: CHOLODKOVSKIJ (1903); CRAMPTON (1929); HENNIG (1953); HOPKINS (1949); LATREILLE (1796); LEACH (1817); RIES (1931 a); WEBER (1939 a). Weitere Angaben macht vor allem FAHRENHOLZ (1936).

Der sehr skeptische Standpunkt von FERRIS (1951), der die Übereinstimmung der Teilgruppen der *Phthiraptera* in offensichtlich abgeleiteten Merkmalen durch Konvergenzen erklären will und meint, daß die *Anoplura* nur deshalb von den „*Mallophaga*“ (vgl. S. 730) abgeleitet werden müßten, weil gar keine andere Gruppe für diese Ableitung übrig bliebe, was er aber als unbefriedigende Begründung dafür ansieht, beide Gruppen in eine Ordnung zu stellen, ist aus der Sicht des Anopluren-Spezialisten verständlich, der die trennenden, autapomorphen Merkmale der *Anoplura* überbetont und die zahlreichen und gewiß nicht unbedeutenden Gemeinsamkeiten mit anderen Gruppen unterbewertet.

Die Kluft zwischen *Anoplura* und „*Mallophaga*“ ist nicht so unüberbrückbar, wie FERRIS (1951) meint, auf Grund der Mundwerkzeuge annehmen zu müssen. CLAY (1949) konnte zeigen, daß der Übergang von beißenden zu stechenden Mundwerkzeugen ein zweites Mal parallel zu dem von „*Mallophaga*“ zu *Anoplura* stattgefunden hat. Arten der Gattung

¹⁾ Die Gruppenbezeichnung *Phthiraptera* wurde von HAECKEL (1896) geschaffen, der schreibt: „...parasitische Läuse, *Phthiraptera* oder *Pediculida*.“ Unklar ist, ob die beißenden Läuse („*Mallophaga*“) eingeschlossen sind oder nicht.

Sie werden jedenfalls an anderer Stelle nicht mehr erwähnt. Nach WEBERS (1939 a) Auffassung hat HAECKEL nur die *Anoplura* gemeint. Es sei darauf verwiesen, daß LAMEERE (1935) unter *Pediculines* ebenfalls *Anoplura* und „*Mallophaga*“ versteht.

Trochiloecetes auf Kolibris besitzen stechende Mundwerkzeuge, deren drei Stilette auf den Hypopharynx und das Cibarialsklerit zurückgehen. Eine gewisse, wenn auch nicht so weit gehende Umwandlung der beißenden in stechende Mundwerkzeuge bieten auch diejenigen *Ricinus*-Arten, die auf Kolibris leben. Natürlich handelt es sich bei *Trochiloecetes* und *Ricinus* um keine Zwischenformen von *Amblycera* und *Anoplura*, doch zeigen diese Arten den Weg, auf dem sich die Umkonstruktion vollzogen haben kann und beweisen, daß die Mundwerkzeuge innerhalb der *Phthiraptera*, und insbesondere der „*Mallophaga*“, recht plastisch sind. Es sei an dieser Stelle auch auf die embryologischen Befunde von SCHÖLZEL (1937) verwiesen, der zeigen konnte, daß die Embryonalentwicklung der Mundwerkzeuge von *Amblycera*, *Ischnocera* und *Anoplura* durchaus vergleichbare Stadien aufweist.

Völlig unbegründet und durch nichts zu beweisen ist auch die von MARTYNOV (1938) vertretene und von JEANNEL (1949) übernommene Hypothese von der diphyletischen Entstehung der „*Mallophaga*“ einerseits und der *Anoplura* andererseits aus den *Psocoptera*. Ebenso unhaltbar ist die von MUKERJI & SEN-SARMA (1955) vertretene Anschauung, die ebenfalls eine mindestens diphyletische Entstehung der *Phthiraptera* annehmen.

Die von BLAGOVEŠČENSKIJ (1959) und KÉLER (1957, S. 123) vertretene Hypothese, daß die „*Mallophaga*“, damit also auch die *Phthiraptera* allgemein, sich zur gleichen Zeit aus verschiedenen Arten der spätmesozoischen *Psocoptera* herausdifferenziert haben, also polyphyletisch entstanden sind, läßt sich nicht stichhaltig beweisen. Gleiches gilt auch für die Vorstellung von BUCKUP (1959), der schreibt, daß aus dem Bau des Kopfes folge, daß die *Ischnocera* sich nicht aus den *Amblycera* entwickelt hätten, sondern daß *Amblycera* und *Ischnocera* parallel auf Formen zurückgehen, die den *Psocoptera* nahe standen.

Gegenüber allen diesen Autoren ist festzustellen, daß eine Reihe übereinstimmender abgeleiteter Merkmale die Monophylie der *Phthiraptera* beweisen (vgl. Fig. 1 u. 2).

Alle *Phthiraptera* sind flügellos. Die Kopfkapsel ist geschlossen, die Antennen sind kurz und bestehen höchstens aus fünf Gliedern. Keines der Entwicklungsstadien besitzt noch Ocellen (WEBER, 1954).

In allen vier Teilgruppen sind die Abdominalganglien völlig im dritten Thoraxganglion aufgegangen (SÉGUY, 1951 a, b), während die *Psocoptera* als Anhang des dritten Thoraxganglions ein nicht sehr deutliches und nicht selbständiges, aber meist doch merklich vorhandenes Abdominalganglion besitzen (BADONNEL, 1951; WEBER, 1936).

Alle *Phthiraptera* sind dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen das Ober- und Schlundganglion nach hinten geklappt ist, d. h., das Protocerebrum liegt am weitesten hinten (RISLER, 1951; STÖWE, 1943).

Dem Tentorium aller *Phthiraptera* ist gemeinsam, daß die dorsalen Arme, die bei den *Psocoptera* voll ausgebildet sind, fehlen (SYMMONS, 1952) (vgl. S. 721, 723 u. 727).

Die Komplexaugen sind im Vergleich zu denen der *Psocoptera* stark reduziert und bestehen im Höchstfall aus zwei Ommatidien (WUNDRIG, 1936). Die einlinsigen Augen der *Ischnocera* (Pseudoozellen) ähneln im Bau den Augen der *Amblycera* (vgl. S. 721) und die Pseudoozellen der *Anoplura* in Bau und Innervierung denen der *Ischnocera* (vgl. S. 725). Leider unterscheidet WUNDRIG nicht scharf zwischen apomorphen und plesiomorphen Ausprägungsstufen. Bei *Tropusia* sp. (*Psocoptera*) beschreibt WUNDRIG eine parallele Reduktion der Augen.

Abgeleitet im Vergleich zu den *Psocoptera* ist weiterhin die Verteilung und die Zahl der Spiracula. Die normale Spiracula-Garnitur der *Psocoptera* setzt sich wie folgt zusammen: Zwei Paar Thoraxspiracula und sieben bis acht Paar Abdominalspiracula, die dem 1. — 8. Abdominalsegment angehören (BADONNEL, 1951; LAMEERE, 1935; WEBER, 1954), wobei das 1. und 2. Paar des Abdomens bei ungeflügelten Formen reduziert sind (KÉLER, 1957). Die Normalausrüstung der *Phthiraptera* jedoch besteht aus einem Paar Spiracula am Mesothorax und sechs Paaren am Abdomen, und zwar am 3. — 8. Segment (BEDFORD, 1939; FERRIS, 1951; NUTTAL, 1919; u. a.). Eine Ausnahme ist allein *Harrisoniella densa* (KELLOGG) (*Ischnocera*) mit zwei Paar Thoraxspiracula und sechs (bzw. sieben bei den Nymphen) Paar Abdominalspiracula (COPE, 1940 b, 1941). Daß das erste Spiracula-Paar des Abdomens oft scheinbar zum 2. Abdominalsegment und das letzte zum 7. Segment gehört, erklärt sich durch die starke Tendenz zur Reduktion des 1. Abdominalsegments (vgl. S. 710). Hierauf führen COPE (1940 b), HARRISON (1915) und KÉLER (1938, 1939) die Lage des 1. Abdominalspiraculum am 2. vorhandenen Abdominalsegment bei *Ischnocera*, *Boopidae*, *Gyropus* und *Ricinidae* zurück. Auch bei *Haematomyzus* ist das 1. Abdominalsegment unterdrückt, so daß die sechs Spiracula am 2. vorhandenen (eigentlich 3.) bis 7. Abdominalsegment sitzen (FERRIS, 1931). KÉLER (1939) gibt an, daß die *Amblycera* ein vollständiges 1. Abdominalsegment hätten. Das trifft aber einerseits nur für *Menoponidae*, *Trimenoponidae* und *Gliricola* und andererseits auch nur für das 1. Tergit zu. Oft ist noch eine von hinten nach vorn fortschreitende Reduktion der letzten Abdominalspiracula zu beobachten, die HARRISON (1915) z. B. bei *Gliricola* und *Trimenopon* nachweisen konnte.

Nach FLORENCE (1921) und HARRISON (1915) ist auch ein durch Thoraxtracheen gebildetes Dreieck für *Anoplura* und „*Mallophaga*“ charakteristisch.

Die Zahl der Larvenstadien ist bei allen *Phthiraptera* (WEBER, 1939 b; u. a.) auf drei reduziert, während die *Psocoptera* bis zur Reife fünf oder sechs Stadien durchlaufen (BADONNEL, 1951; WEBER, 1936).

Auf die Vielzahl der Synapomorphien, die die Eier bieten, hat vor allem WEBER (1939 a) verwiesen. Die Eier aller *Phthiraptera* sind durch eine eigen-

artige Bildung an ihrem basalen Ende, das sogenannte Stigma, gekennzeichnet, über dessen Bedeutung verschiedene Auffassungen bestehen (GROSS, 1905; MjöBERG, 1910; RIES, 1932). Der Deutung als Haftorgan für den Eistiel dürfte die größte Wahrscheinlichkeit zukommen.

Im Gegensatz zu den *Psocoptera* öffnen sich die Eier der *Phthiraptera* mit einem Deckel, der an seinem Rande eine verschieden große Anzahl mehr oder weniger kompliziert gebauter Mikropylen besitzt (BLAGOVEŠČENSKIJ, 1955; GROSS, 1905; WEBER, 1939 a; u. a.). Die Embryonalcuticula trägt eine Öffnungsvorrichtung, die aus einer Platte mit zwei bis vielen längeren Eizähnen besteht, die beim Schlüpfvorgang die Dotterhaut durchschneiden (SIKES & WIGGLESWORTH, 1931). Der einzige sägeartige Eizahn der *Psocoptera* (BADONNEL, 1951; JENTSCH, 1939 a; PEYERIMHOFF, 1901; WEBER, 1936) ist den Eizähnen der *Phthiraptera* nicht homolog. Er muß außer der Dotterhaut auch das Chorion durchschneiden. Der Kopf der *Phthiraptera* wird bei seinem Durchtritt durch die Eischale durch zwei Chitinleisten geschützt, die dorsal gemeinsam nahe den Eizähnen entspringen und nach ventral ziehen (SCHÖLZEL, 1937; WIGGLESWORTH, 1932).

Die Eier werden an den Haaren oder Federn mit einem Sekret festgeklebt, das aus dem Eileiter oder dessen Anhangsdrüsen (Kittdrüsen) stammt (BLAGOVEŠČENSKIJ, 1956; RIES, 1931 a, 1932), während die *Psocoptera* ihre Eier mit einem Analsekret an der Unterlage befestigen (WEBER, 1936). Durch seinen Hinweis darauf, daß auch die *Oestridae* und viele *Acari* ihre Eier an Haaren festkleben, gibt FERRIS (1951) zu erkennen, daß er das innerhalb der Gruppe der *Phthiraptera* einheitliche Festkleben der Eier als Konvergenz gedeutet sehen will. Doch beweist ein Hinweis auf das konvergente Auftreten einer Merkmalsausprägung bei nichtverwandten Gruppen nicht, daß eben dieses Merkmal nicht in einer durch andere Merkmale eindeutig als monophyletisch ausgewiesenen Gruppe auf eine gemeinsame Wurzel zurückgeführt werden könnte.

Bei den *Psocoptera* kehrt der Embryo im Ei seine Ventralseite der Seite des Eies zu, die im mütterlichen Körper nach dorsal zeigt (BADONNEL, 1951; JENTSCH, 1939 a; WEBER, 1939 a). Dieses auffällige Verhalten ist ein eindeutig abgeleitetes Merkmal. Allerdings ist die Zahl der untersuchten Psocopterenarten zu gering, um eine für die ganze Gruppe gültige Aussage machen zu können. Bei den *Phthiraptera* hingegen nimmt der Embryo im Ei eine normale Lage ein. Ob man hierin ein apomorphes oder plesiomorphes Merkmal sieht, hängt davon ab, ob die *Psocoptera* monophyletisch sind, d. h., ob alle *Psocoptera* die abweichende Embryolage zeigen und wann die Abspaltung der *Phthiraptera* stattgefunden hat (vgl. S. 716).

Das Johnstonsche Organ ist bei *Amblycera* (*Trimenopon*), *Anoplura* und *Rhynchophthirina* (*Haematomyzus*) in mindestens zwei Scolopidienbündel aufgelöst (STÖWE, 1943), worin sicher ein abgeleitetes Merkmal zu sehen ist. *Ischnocera* sind bisher nicht untersucht worden.

Große Gemeinsamkeiten liegen auch im Bau der äußeren, chitinierten männlichen Geschlechtsorgane. Alle *Phthiraptera* sind durch den Besitz einer Basalplatte, auch Genital- oder Basalapodem genannt, ausgezeichnet (BEDFORD, 1939; CUMMINGS, 1916; FERRIS, 1931, 1951; NUTTAL, 1917; SCHMUTZ, 1955). STRINDBERG (1916) konnte feststellen, daß diese Basalplatte entgegen dem von MJÖBERG (1910) vertretenen Standpunkt stets aus einem Stück besteht. Den *Psocoptera* fehlt diese Basalplatte (BADONNEL, 1956; FINLAYSON, 1949). Fraglich ist, in welcher Beziehung die Basalplatte der *Zoraptera* (GURNEY, 1938) zu der der *Phthiraptera* steht. Es sind bisher zu wenig *Phthiraptera* untersucht worden, als daß weitere Vergleiche mit den Genitalien anderer Gruppen möglich wären (CLAY, 1956).

Ob sich im Bau des Vesicularapparates der einzelnen Gruppen Beziehungen auffinden lassen, bedarf weiterer Untersuchungen, auch unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei den *Psocoptera* und *Hemiptera*. MUKERJI & SEN-SARMA (1955) und SÉGUY (1951 a, b) sehen wenig Gemeinsames und betonen die Unterschiede.

Bei *Amblycera* und *Ischnocera* ist eine Laciniadrüse gut ausgeprägt, eine Bildung *sui generis*, die bei den *Anoplura* und *Rhynchophthirina* im Zusammenhang mit der Rückbildung der Lacinia verschwunden ist. Unklar bleibt, ob der Verlust der Laciniadrüse konvergent zweimal aufgetreten ist oder ob man in ihm einen Hinweis auf eine engere Verwandtschaft von *Anoplura* und *Rhynchophthirina* sehen kann. (RISLER, 1951; SYMMONS, 1952).

Den Arbeiten von FLORENCE (1921) und RIES (1932) zufolge sind die Follikelzellen der Ovariolen bei „*Mallophaga*“ und *Anoplura* durch amitotische Zerschnürung zweikernig geworden. MUKERJI & SEN-SARMA (1955) geben im Gegensatz hierzu allerdings an, daß *Haematomyzus* und die „*Mallophaga*“ durch ein binukleares Follikelepithel ausgezeichnet seien, während die *Anoplura* ein uninukleares Epithel besäßen. Das binukleare Epithel dürfte gegenüber dem uninuklearen das abgeleitete Merkmal darstellen, doch sind weitere Untersuchungen über die Verteilung dieses Merkmals auf die Gruppen erforderlich.

Es entsteht nun die Frage, ob es sich bei den vier Teilgruppen der *Phthiraptera*, auf denen die bisherigen Erörterungen basieren, um jeweils natürliche, monophyletische Gruppen handelt und in welcher Beziehung die Teilgruppen zueinander stehen.

C. Teilgruppen der Phthiraptera

1. Amblycera

Die *Amblycera* sind wahrscheinlich eine durch apomorphe Merkmale zusammengehaltene, natürliche Gruppe, zumindest läßt sich das Gegenteil nicht beweisen, doch sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Die vier- oder fünfgliedrigen Fühler sind geknöpft oder gekeult. Mag auch bei einzelnen Gattungen die Erweiterung der letzten Glieder nur schwach sein, so ist doch das 3. Glied in jedem Falle durch eine stark ausgeprägte Einschnürung vom 2. Glied, dem Pedicellus, abgesetzt. In der Ruhe sind die Fühler in einer meist dreiteiligen Grube der Kopfkapsel geschützt untergebracht und stehen auch im Tode des Tieres nicht vom Kopfe ab (MJÖBERG, 1910). Wahrscheinlich stellt diese Form der Fühler ein abgeleitetes Merkmal dar (vgl. S. 725). Abgeleitet ist auch die prognathe Kopfkapsel, im Gegensatz zur orthognathen Kopfkapsel der *Psocoptera*, und vor allem die mit der horizontalen Arbeitsweise verbundene Einlenkung der Mandibeln.

Wenn in weiteren Untersuchungen nachgewiesen werden könnte, daß der von COPE (1941) dargestellte Aufbau des Thoraxskelettes für alle *Amblycera* charakteristisch und auf diese beschränkt ist, dann läge auch hier ein abgeleitetes Merkmal vor.

Der Ösophagealsklerit zeigt im Vergleich mit den *Ischnocera* eine spezialisiere Ausprägungsform (CUMMINGS, 1913; SNODGRASS, 1899; STÖWE, 1943), doch ist die phylogenetische Aussagekraft dieses Merkmals unklar.

Ähnlich verhält es sich mit der Deutung der Kopulationshaltung. Es sind bisher zu wenig Arten, vor allem von den *Psocoptera*, untersucht worden, um hier eindeutige Schlüsse ziehen zu können. Die *Psocoptera* kopulieren subfeminal (SÖFNER, 1941; WEBER, 1936). Die bisher bekannten Ausnahmen sind Arten der Gattung *Lachesilla*, die suprafeminal kopulieren (BADONNEL, 1951; KÉLER, 1957). Suprafeminal kopulieren auch die meisten *Amblycera* (RIES, 1931a; SCHMUTZ, 1955). Eine Ausnahme bildet allein die subfeminale Kopulation der *Gyropidae* (SIKORA & EICHLER, 1941). Die Bauch-an-Bauch-Stellung von *Trimenopon hispidum* BURM. deutet SCHMUTZ als Variante der suprafeminalen Kopulation. (Vgl. S. 728).

Ohne phylogenetische Bedeutung sind die folgenden plesiomorphen oder relativ plesiomorphen Merkmale:

Die Komplexaugen bestehen aus je zwei Ommatidien, sie können aber auch völlig reduziert sein, wie bei *Gyropus* (BEIER, 1936; WUNDRIG, 1936) (vgl. S. 725). Es handelt sich hierbei um die relativ plesiomorphe Ausprägungsstufe eines synapomorphen Merkmals der *Phthiraptera*, der Reduktion der Komplexaugen (vgl. S. 718). Bei *Trimenopon* ist die vordere Linse, unter der allein die Retinazellen liegen, bedeutend stärker entwickelt als die hintere (STÖWE, 1943).

Das Tentorium der *Amblycera* ist sehr vielgestaltig. Die primitivsten Tentoriumformen (*Colpocephalum* und andere *Menoponidae*) sind denen der *Psocoptera* sehr ähnlich (vgl. S. 718), während die abgeleiteten Formen (*Boopia*) deutliche Anklänge an die der *Ischnocera* zeigen (SYMMONS, 1952) (vgl. S. 723), die aber wahrscheinlich als Konvergenz zu verstehen sind.

Die Hoden bauen sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aus je drei Follikeln auf, die nach SCHMUTZ (1955) individuelle Bindegewebshüllen

besitzen. BLAGOVIŠČENSKIJ (1956) fand bei 14 von 15 untersuchten Gattungen drei Follikel. Nur *Myrsidea* stellt mit je zwei Follikeln eine Ausnahme dar (vgl. S. 725). Bei den *Psocoptera*, die im Hodenbau eine große Variabilität zeigen (JENTSCH, 1939b), kommen neben einfachen schlauchförmigen Hoden (WEBER, 1936) auch dreilappige Hoden vor, die denen der *Amblycera* sehr ähnlich sehen (BADONNEL, 1951; JENTSCH).

Die Zahl der Ovariolen eines Ovars schwankt (nach BADONNEL, 1951; JENTSCH, 1939a; LAMBEERE, 1935; RIES, 1932; STRINDBERG, 1916; WEBER, 1931; u. a.) bei *Amblycera* und *Psocoptera* zwischen drei und fünf. Eine Konstanz ist also noch nicht erreicht. Einzig BLAGOVIŠČENSKIJ (1956) zweifelt die Richtigkeit dieser Anschauungen an, da er bei den von ihm untersuchten *Amblycera* und *Psocoptera* durchgängig fünf Ovariolen gefunden hat.

Das Pericardialgewebe stellt eine einheitliche Zellmasse dar (FULMEK, 1907). Der Kropf, eine einfache Erweiterung des Ösophagus (BLAGOVIŠČENSKIJ, 1949; KELLOGG, 1902), ist gegenüber dem Ösophagus der *Psocoptera* nicht wesentlich weiterentwickelt.

Daß Meso- und Metanotum nicht verschmolzen sind (IMMS, 1957; u. a.), ist ebenso ein primitives Merkmal wie das Fehlen der Spiraculumdrüse (WEBB, 1946) (vgl. auch S. 727) und die viergliedrigen Maxillartaster.

2. Ischnocera

Die *Ischnocera* sind stärker spezialisiert als die *Amblycera*, der Wirtskreis einer Art ist kleiner (CLAY, 1947).

Eindeutig abgeleitet ist der dem Ösophagus seitlich ansitzende Kropf der *Ischnocera* (BLAGOVIŠČENSKIJ, 1949), doch ist die Möglichkeit nicht völlig auszuschließen, daß es sich bei den *Trichodectidae* einerseits und den übrigen *Ischnocera* andererseits um eine konvergente Entwicklung handeln könne (vgl. S. 727).

Abgeleitet ist wahrscheinlich auch die Struktur des Pericardialgewebes, das aus zwei Reihen perlschnurartig aneinander gereihter Zellen besteht (FULMEK, 1907).

Pro- und Mesosternum und Meso- und Metanotum sind zu einem Skelothorax verschmolzen (KÉLER, 1938, 1939, 1957), doch sind infolge der Ergebnisse von COPE (1940b) weitere Untersuchungen erforderlich. Es ist auch nicht auszuschließen, daß bei den *Ischnocera* nicht eine Vorstufe zur völligen Verschmelzung der Thoraxanteile vorliegt, wie sie die *Anoplura* auszeichnet. In diesem Falle wäre die wenigstens teilweise Verschmelzung der betreffenden Thoraxteile zwar als synapomorphes Merkmal innerhalb der *Ischnocera* + *Anoplura* anzusehen, der bei den *Ischnocera* verwirklichte Typ wäre aber innerhalb der Gesamtgruppe als relativ plesiomorph zu deuten, und könnte daher nicht zur Begründung der Monophylie der *Ischnocera* herangezogen werden.

Die geschlossene Kopfkapsel ist orthognath, die Mandibeln arbeiten vertikal zur Körperlängsachse und sind entsprechend eingelenkt. Die Deutung dieses Merkmals wird bestimmt von der phylogenetischen Wertung, die man den *Amblycera* beimißt. Sind die *Amblycera* eine monophyletische Gruppe, was wahrscheinlich ist (S. 720), zumindest läßt sich das Gegenteil nicht beweisen, dann sind die *Ischnocera*, bzw. *Ishnocera* + *Anoplura* + *Rhynchophthirina* (= Gruppe A; vgl. S. 724), die Schwestergruppe der *Amblycera*, und demzufolge ist die Orthognathie ein plesiomorphes Merkmal. Wenn allerdings die *Amblycera* keine natürliche Gruppe sein sollten, d. h. ein Teil der *Amblycera* mit den *Ischnocera* näher verwandt sein sollte als mit den übrigen *Amblycera*, dann wäre die Orthognathie der *Ischnocera* sekundär, es sei, man nimmt an, daß die Prognathie der *Amblycera* mehrfach konvergent entstanden ist. Daß *Bovicola* (*Ischnocera*) im Bau des Kopfes, besonders in Muskulatur und Innervierung, den *Psocoptera* wesentlich mehr gleicht als der Gattung *Trimenopon* (*Amblycera*) (RISLER, 1951), könnte dafür sprechen, daß die Orthognathie der *Ischnocera* primär, d. h. plesiomorph ist.

Die *Ischnocera* sind durch eine sehr einheitliche Gestaltung des Tentoriums ausgezeichnet, bei der es sich im Vergleich mit der übrigen Gruppe A um die relativ plesiomorphe Ausprägung handelt (vgl. S. 727). Die vorderen Arme sind weitgehend zurückgebildet und von dem übrigen Tentorium getrennt, und die Brücke ist nur sehr schwach ausgeprägt (SYMMONS, 1952) (vgl. auch S. 724).

Die Hodenfollikel der *Ischnocera* (außer *Trichodectidae*) sind nach SCHMUTZ (1955) beiderseits von je einer gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben (vgl. S. 725), doch sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Die weibliche und die männliche Genitalöffnung liegen nach KÉLER (1938, 1939) bei den *Trichodectidae* und *Nirmoidea* je ein Segment weiter hinten als bei anderen Insekten, d. h. hinter dem 9. bzw. 10. Sternit, doch stehen diese Ergebnisse in Widerspruch zu den Befunden von COPE (1940b) an *Harri-soniella* und von SCHMUTZ (1955) an *Bovicola*.

Ähnlich wie die *Amblycera* sind also auch die *Ischnocera* wahrscheinlich eine durch apomorphe Merkmale zusammengehaltene natürliche Gruppe, zumindest stehen einer solchen Annahme bisher keine triftigen Gründe entgegen.

3. Anoplura

Diese Gruppe ist durch abgeleitete Merkmale gut charakterisiert. Auffälligstes Merkmal ist die Gestaltung der Mundwerkzeuge (SCHÖLZEL, 1937; STOJANOVICH, 1945), die sich nur schwer mit den Mundwerkzeugen anderer Insekten homologisieren lassen (vgl. S. 716). Das Tentorium ist zurückgebildet. Labial- und Maxillarpalpen fehlen. Der einfache, nur bei *Haematopinus* zu einem Kropf erweiterte Ösophagus zeigt kaum Ansatzpunkte für

eine phylogenetische Deutung. Wenn die *Ischnocera* als Ganzes die Schwestergruppe der *Anoplura* darstellen (vgl. S. 730), kann der Kropf von den *Amblycera* her übernommen worden sein, d. h. ein plesiomorphes Merkmal darstellen.

Ein die Gruppe verbindendes Merkmal ist der Bau des einkralligen Klammerbeines.

Alle Thoraxsegmente sind starr verbunden, und ihre Grenzen sind äußerlich nicht mehr zu erkennen (vgl. S. 722). Die echten Nota des Thorax sind nach QUADRI (1948) reduziert und durch Pleuraanteile ersetzt.

4. Rhynchophthirina

Die Elefantenlaus (*Haematomyzus elephantis* PIAGET), die einzige Art der *Rhynchophthirina*, kommt außer auf zahmen Elefanten beider Arten auch auf freilebenden Afrikanischen (HOOGSTRAAL, 1958) und Indischen Elefanten (FERRIS, 1931; HOPKINS, 1949; MUKERJI & SEN-SARMA, 1955) vor sowie auf dem Warzenschwein, *Phacochoerus aethiopicus* (PALLAS), (HOOGSTRAAL, 1958; u. a.), und zwar auf letzterem in sehr großen Individuenzahlen (vgl. S. 735).

Die Elefantenlaus ist durch ihre eigenartig ausgebildeten Mundwerkzeuge charakterisiert. Die kräftigen Mandibeln wirken nicht wie die Mandibeln der „*Mallophaga*“ gegeneinander als Haltemandibeln, sondern, ähnlich wie bei *Alysiinae* (*Braconidae*) und *Vanhorniidae* (*Serphoidea*), nach außen, um die Haut des Wirtes grabend zu durchdringen.

Die Thoraxsegmente sind völlig verschmolzen (IMMS, 1957; WEBER, 1954). Zu untersuchen wäre, ob diese Verschmelzung auf die gleiche Weise erfolgt ist wie bei den *Anoplura*.

Der Kropf ist nicht stark spezialisiert und ähnlich einfach wie bei den *Anoplura* gebaut.

Die fünfgliedrigen Fühler ähneln denen der *Ischnocera* stark (vgl. S. 725).

In manchen Merkmalen zeigt die Elefantenlaus innerhalb der *Phthiraptera* die primitivste Ausprägungsform (WEBER, 1939a).

D. Zusammenfassung der Teilgruppen der Phthiraptera

1. Gruppe A

Im folgenden wird der Nachweis geführt, daß die Gruppen *Ischnocera*, *Anoplura* und *Rhynchophthirina* näher zusammengehören und eine monophyletische Gruppe bilden, deren Schwestergruppe die *Amblycera* oder ein Teil derselben darstellen. Um die Übersicht nicht noch weiter zu erschweren, erachte ich es für wenig zweckmäßig, der Gruppe einen neuen Namen zu geben und bezeichne sie daher als „Gruppe A“.

Daß *Ischnocera* und *Anoplura* näher miteinander verwandt sind als mit jeder anderen Gruppe, wurde schon von HARRISON (1916) und HOPKINS

(1949) vermutet, doch blieben sie einen ausreichenden Beweis für ihre Anschauung schuldig. Engere Beziehungen sieht auch WEBER (1954).

Eine Vielzahl von Synapomorphien beweist die monophyletische Abstammung der Gruppe A (vgl. Fig. 1).

Bei allen drei Teilgruppen sind die Maxillartaster völlig zurückgebildet (CUMMINGS, 1913; KÉLER, 1939).

Die Zahl der Hodenfollikel ist bei allen Arten auf zwei festgelegt, während die *Amblycera*, von Ausnahmen abgesehen, drei Follikel besitzen (vgl. S. 724). Embryonal werden jedoch stets drei Follikel angelegt (BLAGOVESČENSKIJ, 1956; SCHMUTZ, 1955). Nach SCHMUTZ besitzen die *Trichodectidae* ebenso wie die *Amblycera* eine individuelle Bindegewebshülle. Es ist zu prüfen, ob die gemeinsame Bindegewebshülle von *Columbicola columbae* EWING für alle Arten der Gruppe A ausschließlich der *Trichodectidae* charakteristisch ist, da sich dadurch vielleicht die Möglichkeit zu einer weiteren Unterteilung der Gruppe A böte (vgl. S. 727).

Die Komplexaugen, die vielen *Anoplura* fehlen, bestehen durchweg nur noch aus je einem Ommatidium (Pseudoozellen) (FERRIS, 1931, 1951; u. a.). WUNDRIK (1936) bewertet wohl die Unterschiede zu hoch, wenn sie meint, die Pseudoozellen der *Anoplura* nicht von denen der *Ischnocera* ableiten zu können, und daraus eine Parallelentwicklung von *Ischnocera* und *Anoplura* folgert. Einerseits weist sie selbst auf die großen Gemeinsamkeiten beider Gruppen hin (vgl. S. 718) und zum anderen ist z. B. der eigenartige Bau der Rhabdome auf die *Pediculidae* beschränkt, während die *Haematopinidae* sich zwanglos den *Ischnocera* anschließen. Trotz der Unterschiede zwischen den rezenten Formen im Zuge der Spezialisierung der Familien können diese m. E. auf eine gemeinsame Wurzel zurückgeführt werden.

Die fünf-, seltner drei- oder viergliedrigen Fühler sind im weiblichen Geschlecht stets fadenförmig und durchaus nicht primitiv, wie KÉLER (1957) schreibt, sondern, wenn man sie mit dem Ausgangsmaterial, den Fühlern der *Psocoptera* und auch *Amblycera* (vgl. S. 724), vergleicht, wesentlich stärker abgeleitet als die der beiden letztgenannten Gruppen; denn aus dem heteronomen Fühler der *Psocoptera* und *Amblycera*, bei dem das dritte Glied stets sehr deutlich vom Pedicellus abgesetzt ist, ist ein sekundär homonomer Fühler geworden, dessen Glieder äußerlich gleichgestaltet und nicht scharf voneinander abgesetzt sind. Im Tode stehen die Fühler der Männchen der *Ischnocera* und *Anoplura* nach oben vom Kopfe ab (MjöBERG, 1910).

Alle untersuchten *Ischnocera*, von den *Trichodectidae* abgesehen, sowie die meisten *Anoplura* und *Haematomyzus* besitzen regelmäßig Symbionten, die in besonderen Myzetomen und Myzetozyten liegen und durch spezielle Vorkehrungen auf die Nachkommen übertragen werden (RIES, 1930, 1931 a). MUKERJI & SEN-SARMA (1955) allerdings haben bei *Haematomyzus* kein Myzetom feststellen können, doch scheint die Beobachtung von RIES (1931 a) auf Grund seiner Abbildungen zuverlässig zu sein.

Es entsteht nun die Frage, ob das Vorkommen von Symbionten, der Bau der Myzetome und die Übertragungswege auf eine gemeinsame Wurzel zurückzuführen sind, wodurch die Monophylie der Gruppe A bestätigt würde, oder ob das nicht möglich ist. RIES (1931a) kommt im Ergebnis seiner umfangreichen Untersuchungen zu dem Schluß, daß dies nicht möglich sei. Nach seiner Meinung ist die Vielfalt im Bau und in der ontogenetischen Entwicklung der Myzetome sowie der Umlagerungen im Körper bei den verschiedenen Gattungen einer Familie der *Anoplura* und sogar Arten einer Gattung der *Ischnocera* zu groß und sind die Symbioseeinrichtungen zu verschieden, als daß sie auf eine gemeinsame Wurzel oder auf einander zurückgeführt und homologisiert werden könnten. Die Folge dieser Annahme ist aber, daß auf Grund der großen Heterogenität die Symbiose bei den *Ischnocera* nahezu von allen Arten unabhängig und neu erworben sein müßte und auf Konvergenz beruhe. Das scheint wohl RIES selbst zu weit zu gehen, denn er sagt an anderer Stelle, daß die Symbiose für die Verwandtschaft von „*Mallophaga*“ und *Anoplura* spräche, was auch BUCHNER (1953) betont. Richtiger wäre es, auf Grund der Verbreitung der Symbiose zu sagen: Verwandtschaft zwischen *Ischnocera*, *Anoplura* und *Rhynchophthirina*. [RIES (1931a) und wohl auch BUCHNER (1952) deuten die vielfältigen Übereinstimmungen der Symbioseeinrichtungen als Konvergenzen infolge ähnlicher Reaktionsnormen in verwandten Gruppen.]

Doch spricht nicht allein der Besitz von Symbionten als solcher für die Monophylie der Gruppe A, sondern auch der einheitliche Bau des Filialmyzetoms, der Ovarialampulle, die nur bei einer der bisher untersuchten Arten (*Goniodes* sp.) fehlt. Sie ist bei *Ischnocera* und *Anoplura* gleich gebaut und besteht aus vier Schichten, was RIES (1931a) allerdings als Konvergenz deutet. Eine Ausnahme ist allein die Elefantenlaus, bei der die Ovarialampulle noch nicht oder nicht mehr vierschichtig ist. Auch sonst besitzt die Elefantenlaus hinsichtlich der Symbiose mehr Besonderheiten als andere Arten.

Trotz der Vielfalt der Symbioseeinrichtungen liegt nach meiner Auffassung kein ausreichender Beweis gegen die Herleitung aus einer Wurzel vor.

Das Fehlen der Symbiose bei den *Trichodectidae* kann man als Reduktion, also als eine sekundäre Erscheinung deuten. Es ist aber z. B. auch denkbar, daß die Symbioselosigkeit primär ist. Das könnte so gedeutet werden, daß die *Trichodectidae* allen übrigen Arten der Gruppe A als Schwestergruppe gegenüber stehen würden (vgl. S. 727). Als einen Hinweis in dieser Richtung könnte man werten, daß die *Trichodectidae* keine strengen Nahrungsspezialisten, also ursprünglicher sind (KÉLER, 1957; RIES, 1931a).

Bei den ursprünglicheren und allgemein, auch in der Nahrung, weniger spezialisierten *Amblycera* ist eine Symbiose noch nicht ausgebildet. Das Vorkommen von Rickettsien bei *Menopon biseriatum* PIAGET ist bestenfalls als eine sich anbahnende Symbiose zu deuten (RIES, 1931b, 1933).

Ein abgeleitetes Merkmal stellt auch der Occipitalfortsatz dar, den ENDERLEIN (1904) und MjöBERG (1910) von *Ischnocera*, vielen *Anoplura* und von *Haematomyzus* beschreiben und der wohl mit der von FERRIS (1951) Occipitalapophysis genannten Bildung der *Anoplura* identisch ist. FERRIS (1931) beschreibt von *Haematomyzus* ebenfalls einen solchen Fortsatz und KÉLER (1938) von *Trichodectidae*. Der von MUKERJI & SEN-SARMA (1955) vertretene Standpunkt, ihre sogenannte Ferris-Platte bei *Haematomyzus* sei von anderen Insekten nicht bekannt, dürfte nicht zu Recht bestehen. QUADRI (1948) beschreibt einen solchen Fortsatz bei *Haematopinus tuberculatus* (BURM.) (*Anoplura*), sieht ihn aber als einen Auswuchs der Prothoraxwand an. Bei *Amblycera* und *Psocoptera* ist ein solcher Occipitalfortsatz bisher nicht bekannt geworden.

WEBB (1946) beschreibt von *Ischnocera*, *Anoplura* und *Haematomyzus* eine Spiraculumdrüse, die den *Amblycera* fehlt und von der FERRIS (1951) sagt, daß sie bei der normalen, für taxonomische Zwecke vorgenommenen Präparation nicht sichtbar würde. Nach MUKERJI & SEN-SARMA (1955) fehlt *Haematomyzus* eine solche Drüse, doch kann dieser Befund sehr wohl auf die Präparationstechnik zurückzuführen sein. Bei *Amblycera* konnte diese Drüse bisher nicht gefunden werden.

Ein Obturaculum besitzen *Anoplura* und etwas schwächer ausgeprägt auch *Haematomyzus* und *Ischnocera*, nicht jedoch die *Amblycera* (STOJANOVICH, 1945; RISLER, 1951; SYMMONS, 1952).

Allen Arten ist eine starke Reduktion des Tentoriums gemeinsam (vgl. S. 723). Ob die völlige, bzw. nahezu völlige Reduktion der vorderen Arme und die völlige Reduktion der Brücke bei *Anoplura* und *Rhynchophthirina* konvergent ist oder für die gemeinsame monophyletische Abstammung beider Gruppen spricht, ist nicht zu entscheiden (SYMMONS, 1952).

Bei *Trichodectidae* und *Amblycera* entspringen alle Antennenmuskeln am Tentorium (SYMMONS, 1952). Dieses plesiomorphe Merkmal beweist keinesfalls eine engere Verwandtschaft von *Trichodectidae* und *Amblycera*, doch könnte man die Folgerung ziehen, daß die *Trichodectidae* an die Basis der Gruppe A zu stellen sind und die Schwestergruppe aller übrigen Arten der Gruppe A darstellen, eine Vermutung, die schon auf S. 726 ausgesprochen worden ist (vgl. auch S. 722, 725). Bei den übrigen *Ischnocera* entspringen ein Teil der und bei den *Anoplura* und *Rhynchophthirina* alle Antennenmuskeln an der Kopfkapsel.

SCHÖLZEL (1937) beschreibt bei *Pediculus*, *Haematopinus* und *Trichodectes* eine Polstrahlung noch nicht geklärter Funktion. Das untersuchte Material ist zu gering, um sagen zu können, daß diese Strahlung bei *Amblycera* nicht vorkäme und für *Anoplura* und *Ischnocera* charakteristisch ist.

Von Interesse wäre es festzustellen, ob die von SIKORA & EICHLER (1941) mitgeteilte Nachkopula nur eine auf die Arten *Lipeurus caponis* L.

und *Pediculus humanus* L. beschränkte Ausnahme ist oder eine die Gruppen verbindende Synapomorphie darstellt.

Im Gegensatz zu den *Psocoptera* und *Amblycera*, bei denen die Zahl der Ovariolen je Ovar zwischen drei und fünf schwankt, ist die Zahl der Ovariolen der Familien der Gruppe A (SÉGUY, 1951 a, b) konstant geworden und beträgt fünf, was ebenfalls als sekundär erworbenes, abgeleitetes Merkmal gedeutet werden kann. Nach RIES (1932) und GROSS (1905) besitzen die *Ischnocera* und *Anoplura* polytrophe Ovariolen so einheitlichen Baues, daß beide Gruppen zusammengehören müssen, jedoch bleiben sie den näheren Beweis für ihre These schuldig.

Unklar ist die phylogenetische Bedeutung des Receptaculum seminis, von dem MjöBERG (1910) u. a. meinen, daß es bei *Anoplura* und *Ischnocera* in der gleichen Richtung spezifisch ausgeprägt sei. Obwohl es eine Reihe von Arbeiten gibt, die auf dieses Organ eingehen (BLAGOVEŠČENSKIJ, 1956; STRINDBERG, 1918; u. a.), kann die Frage nicht entschieden werden, da die Beschreibungen ungenau und nur schwer vergleichbar sind und gute Abbildungen meist fehlen. Jedenfalls besitzen auch die *Psocoptera* ein Receptaculum seminis (FINLAYSON, 1949; WEBER, 1931, 1936).

Die Kopulation der *Ischnocera*, *Anoplura* und *Rhynchophthirina* erfolgt subfeminal (HOPKINS, 1949; KÉLER, 1938, 1939, 1957; QUADRI, 1948; RIES, 1931 a; SCHMUTZ, 1955; SÉGUY, 1951 a, b; SIKORA & EICHLER, 1941). Ob man hierin ein primitives oder ein abgeleitetes Merkmal sieht, hängt davon ab, ob man die gesamten *Amblycera* als Schwestergruppe der Gruppe A ansieht oder nur als eine Teilgruppe der *Amblycera*, und davon, welche Kopulationsgewohnheiten man der Schwestergruppe der Gruppe A zuschreibt (vgl. S. 721). Da bisher mehr für die Monophylie der *Amblycera* spricht als für das Gegenteil und die suprafemale Kopulation bei den *Amblycera* vorzuherrschen und ein abgeleitetes Merkmal zu sein scheint, neige ich dazu, die subfeminale Kopulation der Gruppe A als primitiv zu deuten. Doch sind weitere Untersuchungen zu einer endgültigen Klärung erforderlich. In Zusammenhang mit der subfeminalen Kopulation sind die Fühler der Männchen vieler *Ischnocera*-Arten zu kräftigen Greiffühlern umgestaltet (COPE, 1940b; KÉLER, 1938, 1939).

Die Frage, welche Teilgruppen der Gruppe A näher miteinander verwandt sind und den anderen als Schwestergruppe gegenüberstehen, läßt sich heute noch nicht beantworten, und es können nur Vermutungen ausgesprochen werden, da bisher keine eindeutigen Merkmale bekannt sind.

WEBB (1946) und HOPKINS (1949) folgern aus dem Vorhandensein von Gonapophysen im weiblichen Geschlecht bei *Anoplura* und *Trichodectidae* eine engere Verwandtschaft beider Gruppen. Das ist aber ein Trugschluß, da es sich bei diesen Gonapophysen um ein plesiomorphes Merkmal handeln dürfte, das außer von *Psocoptera* (ENDERLEIN, 1903) und *Haematomyzus*

auch von *Osculotes* (*Philopteridae*) (HOPKINS, 1949) bekannt ist. Auch sieht sich WEBB 1949 gezwungen, die 1946 als Beweis für die enge Verwandtschaft von *Anoplura* und *Trichodectidae* angeführte Gleichheit im Spiraculumbau beider Gruppen als eine Parallelentwicklung, und zwar eine nicht-adaptive, zu deuten. Ähnliches mag auch für die Beziehungen gelten, die WEBB (1946), ebenfalls auf Grund des Spiraculumbaues, zwischen *Anoplura*, im speziellen *Haematopinus*, und *Haematomyzus* sieht.

Ein Hinweis auf Ähnlichkeiten von *Anoplura*, insbesondere *Haematopinus*, und *Haematomyzus* findet sich auch bei FERRIS (1931), der sich auf gewisse Merkmale im Schließapparat der Tracheen bezieht. Er mißt dem aber keine phylogenetische Bedeutung bei.

WEBER (1952) hält auf Grund der Deutung der seitlichen Zahngruppen am Mundkegel der *Anoplura* als Mandibeln (QUADRI, 1948) einen Konnex von *Anoplura* und *Rhynchophthirina* für möglich, wenn diese Homologisierung den Tatsachen entsprechen sollte. Dazu müßte aber die Mandibलगestaltung als Synapomorphie erwiesen werden, was bisher nicht geschehen ist.

Ob *Haematomyzus* gewissermaßen ein Bindeglied zwischen *Anoplura* und einem Teil der „*Mallophaga*“ ist, ist umstritten. Während FAHRENHOLZ (1936), FERRIS (1931) und KÉLER (1957) eine solche Möglichkeit strikt ablehnen, räumt HOPKINS (1949) ein, daß *Haematomyzus* doch in gewissem Sinne ein Bindeglied sei; denn *Haematomyzus* läge nicht weit von der Linie entfernt, entlang der sich die *Trichodectidae* (*Ischnocera*) zu den *Anoplura* entwickelten, wie ja überhaupt nach HOPKINS' Auffassung *Haematomyzus*, *Trichodectidae* und *Anoplura* einander sehr ähnlich seien (s. o.). ROSS (1955) vertritt eine ähnliche Ansicht.

Nicht eindeutig auswertbar wegen zu geringer Zahl der untersuchten Arten sind die folgenden Merkmale, die RIES (1932) angibt:

Ein Nährfach einer Ovariole besteht bei *Anoplura* und *Ischnocera* aus fünf Nährzellen, Abweichungen finden sich nur bei *Amblycera*.

Die äußere, zellige, peritoneale Hülle der Ovariole, die Tunica externa, ist reduziert (die angeführten Arten sind *Ischnocera* und *Anoplura*), und die Ovariole wird nur von einer strukturlosen und oft stark entwickelten Tunica propria (Tunica interna, RIES, 1931 a) umgeben, während bei *Menopon biseriatum* PIAGET die Tunica externa noch partiell erhalten ist.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß sich über die nähere Zuordnung der Teilgruppen der *Phthiraptera* wenig Endgültiges sagen läßt, daß sich aber auch kein triftiges Argument gegen das von HOPKINS (1949) in seiner Fig. 122 aufgestellte Schema anführen läßt, das im wesentlichen auch den in Fig. 2 dargelegten Vorstellungen entspricht.

Die wahrscheinlich monophyletischen *Amblycera* sind die Schwestergruppe der sicher monophyletischen Gruppe A. Über die innere Struktur

der Gruppe A kann man nur sagen, daß die *Anoplura* die apomorphe Schwestergruppe aller übrigen Angehörigen der Gruppe A oder aller *Ischnocera* oder eines Teiles derselben oder auch der *Rhynchophthirina* darstellen und daß die Ableitung der übrigen Formen von den *Anoplura* nicht vorstellbar ist.

Nachdem durch eine Reihe synapomorpher Merkmale die Gruppe A als natürliche Gruppe ausgewiesen werden konnte, liegt es auf der Hand, daß die im folgenden zu besprechenden andersartigen Gruppierungen keine natürlichen, monophyletischen Gruppen darstellen.

2. Mallophaga

Entgegen der weit verbreiteten Ansicht läßt sich kein synapomorphes Merkmal auffinden, das dafür spräche, daß *Amblycera* und *Ischnocera* miteinander enger als mit jeder anderen Gruppe der *Phthiraptera* verwandt wären und zur Gruppe *Mallophaga* NITZSCH, 1818 zusammengeschlossen werden müßten. Das gibt besonders deshalb zu denken, weil sich für die *Phthiraptera* und auch die Gruppe A eine ganze Reihe phylogenetisch auswertbarer Merkmale auffinden lassen.

Die Ähnlichkeiten von *Amblycera* und *Ischnocera*, wie z. B. der Schaufelkopf (KÉLER, 1957), die Verschmelzung der Kopfsegmente, die dorsoventrale Abflachung des ganzen Tieres u. a., gehen auf die ähnliche Umwelt aller Arten im Haarkleid der Säuger und im Federkleid der Vögel zurück und dürften auf Konvergenz beruhen. Das Auftreten derartiger Konvergenzen wird dadurch sehr erleichtert, daß beide Gruppen zusammen mit den übrigen Teilgruppen der *Phthiraptera* auf eine gemeinsame Urform, die von den *Psocoptera* abzuleiten ist und diesen sehr ähnlich gewesen sein dürfte, zurückzuführen sind.

Viele Merkmale, wie Verlust der Flügel, Reduktion der Augen u. a., sind allen *Phthiraptera* gemeinsam. Andere bei den „*Mallophaga*“ vorkommende Merkmale erweisen sich als Sympletiomorphien, die ohne phylogenetische Aussagekraft sind.

Als einziges synapomorphes Merkmal der „*Mallophaga*“ käme auf Grund von COPE (1941) Untersuchungen in Frage „the fact that the sternal apophysis pits have become involved in the corresponding subcoxal elements.“ COPE selbst allerdings will dieses Merkmal als Sympletiomorphie gedeutet wissen.

Der Darstellung von BLAGOVESČENSKIJ (1956) zufolge sind die Vesiculae seminales und andere, ektodermale Teile des Geschlechtsapparates bei *Amblycera* und *Ischnocera* konstant und gleich gebaut. Doch sie lassen sich weder gegenüber den *Psocoptera* noch den *Anoplura* als synapomorphes Merkmal erweisen.

Der Gedanke, daß die „*Mallophaga*“ keine natürliche Einheit sind, schwebt EICHLER (1941) vor, doch bleibt er den Beweis für seine Annahme schuldig, *Amblycera* und *Ischnocera* seien diphyletischer Herkunft.

Auch RIES (1931 a) stellt die enge Zusammengehörigkeit von *Amblycera* und *Ischnocera* in Frage. HOPKINS (1949) bringt seine Auffassung, daß *Ischnocera* und *Amblycera* nicht miteinander nächst verwandt sind, in dem Schema in Abb. 122 seiner Arbeit zum Ausdruck.

Für KÉLERS (1957) Ableitung der *Ischnocera* von den *Menoponidae* lassen sich keine eindeutigen Beweise anführen. Die Konsequenz einer solchen These wäre, daß die *Amblycera* keine natürliche Gruppe wären (vgl. S. 720 u. 738) und daß ein Teil der *Amblycera* mit den *Ischnocera* (sowie den *Rhynchophthirina* und nach meiner Meinung auch *Anoplura*) zu einer monophyletischen Einheit zusammengefaßt werden müßten, für die aber bisher kein einziges synapomorphes Merkmal bekannt ist. Schwestergruppe dieser komplexen Gruppe wären die übrigen *Amblycera* oder ein Teil derselben.

Eine wesentlich frühere Abspaltung der *Ischnocera* und damit auch der *Anoplura* und *Rhynchophthirina* von den *Amblycera*, als sie KÉLER annimmt, ist daher wahrscheinlich.

3. *Amblycera* + *Anoplura*

Die von BLAGOVEŠČENSKIJ (1949) angeführte Ähnlichkeit im Bau des Kropfes von *Anoplura* (*Haematopinus* und *Linognathus*) und *Amblycera* (*Ricinidae*) ist phylogenetisch ohne Belang, da es sich nicht um eindeutig apomorphe Ausprägungsstufen des Merkmals handelt.

Beziehungen zwischen *Amblycera* und *Anoplura* sieht auch KÉLER (1957). Seine Erwägung, daß die *Anoplura* nur schwerlich von orthognathen Formen, wie die meisten rezenten *Ischnocera*, abgeleitet werden können, ist nicht von der Hand zu weisen. Für eine nähere Verwandtschaft von *Anoplura* und *Amblycera* (*Gliricolidae* — *Gyropidae*) lassen sich jedoch keine gemeinsamen abgeleiteten Merkmale finden. Gravierend ist ferner, daß man in einem solchen Falle alle Übereinstimmungen innerhalb der Gruppe A (S. 724 ff.) als Konvergenzen deuten müßte. Auch aus historischen Gründen ist KÉLERS Ableitung der *Anoplura* von *Amblycera*-ähnlichen Urmallophagen bedenklich, da es keine Beweise für das daraus folgende hohe Alter der *Anoplura* gibt (vgl. S. 735).

Es wurde schon darauf verwiesen, daß die Ableitung der Prognathie der *Anoplura* von der Orthognathie der *Ischnocera*, die sehr wahrscheinlich ist, wenn die *Amblycera* eine monophyletische Gruppe sind (vgl. S. 720), erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Solche Schwierigkeiten bestehen nicht, wenn man von der Monophylie der *Amblycera* abgeht. Die *Ischnocera*-ähnlichen Formen, von denen sich die *Anoplura* wahrscheinlich ableiten, wären dann mit einer Teilgruppe der *Amblycera* näher verwandt und hätten die Orthognathie erst allmählich und nach der Abspaltung der *Anoplura* sekundär erreicht. Die geringsten Schwierigkeiten macht aus der Sicht der Stellung der Mundwerkzeuge KÉLERS These der Ableitung der prognathen *Anoplura* von ebenfalls prognathen *Amblycera*-ähnlichen Urmallophagen.

Doch gibt es für eine solche Annahme nicht nur keine Beweise, sondern sie steht auch im Widerspruch zu allen anderen Folgerungen (s. o.).

Daß KÉLER den Vorfahren der *Anoplura Ischnocera*-ähnliche Fühler zuspricht, beweist nur die Richtigkeit des von mir vertretenen Standpunktes; denn wie auf S. 725 dargelegt wurde, erscheinen die Fühler der *Ischnocera* nur primitiv, sind aber im Vergleich zu denen der *Psocoptera* stärker abgeleitet als die der *Amblycera*.

Zu den übrigen von KÉLER (1957, S. 152) angeführten Argumenten ist zu sagen: Die Reduktion einer Krallen kann ohne weiteres als Konvergenz gedeutet werden. Verschmelzungen von Thoraxsegmenten kommen innerhalb der *Phthiraptera* möglicherweise mehrfach unabhängig voneinander vor (vgl. S. 721 u. S. 722). Das Problem der männlichen und weiblichen Gonaden wurde schon oben (S. 725 u. 728) besprochen.

Auch wenn KÉLER die Beziehungen von *Gliricolidae* — *Gyropidae* und *Anoplura* (vgl. hierzu das Schema in seiner Fig. 50) nicht als die von Schwestergruppen gedeutet wissen will, die miteinander näher verwandt sind als mit jeder anderen Gruppe, sondern die *Anoplura* allen übrigen *Phthiraptera* als Schwestergruppe gegenüberstellt, so läßt sich auch das nicht vertreten, da das praktisch auf die Begründung einer Gruppe *Amblycera* + *Ischnocera* + *Rhynchophthirina* hinausliefe, die nicht als natürliche, monophyletische Gruppe zu erweisen ist (s. u.).

4. *Rhynchophthirina* + *Amblycera* + *Ischnocera*

Während verschiedene Autoren den *Rhynchophthirina* ein hohes phylogenetisches Alter zusprechen und sie als alten, früh selbständig gewordenen Zweig am Stamme der *Phthiraptera* ansehen (FAHRENHOLZ, 1936; HOPKINS, 1949; WEBER 1939 a) (vgl. auch S. 729), womit nach BUCHNER (1953) das Verhalten von *Haematomyzus* gegenüber Symbionten harmoniert, vertritt HENNIG (1953) den bisher nicht bewiesenen Standpunkt, daß die *Rhynchophthirina* ein sehr apomorphes Glied einer sehr untergeordneten Teilgruppe der „*Mallophaga*“ darstellen. FERRIS (1931), IMMS (1957) und LAMEERE (1935) sehen ebenfalls enge Beziehungen zwischen „*Mallophaga*“ und *Rhynchophthirina*, die sich vor allem auf den gemeinsamen Besitz der beißenden Mundwerkzeuge gründen, die aber als plesiomorphes Merkmal ohne phylogenetische Aussagekraft sind.

FERRIS (1931) und HOPKINS & CLAY (1952) stellen die *Rhynchophthirina* gleichberechtigt neben die *Amblycera* und *Ischnocera*, und KÉLER (1957) ordnet, ähnlich wie LAMEERE (1935) und SÉGUÉY (1951 a), *Haematomyzus* als Familie seinen *Nirmoidea* (*Ischnocera*) unter. Nach meiner Auffassung lassen sich gewisse Beziehungen zwischen *Rhynchophthirina* und *Ischnocera* nicht leugnen, doch sind in diesen Verwandtschaftskreis auch die *Anoplura* einzubeziehen (S. 724). Es gibt aber keine synapomorphen Merkmale, die dafür sprechen, daß die *Rhynchophthirina* mit den *Nirmoidea* oder einer anderen Gruppe der *Ischnocera*, ja mit den „*Mallophaga*“ überhaupt, nächst

verwandt wären und daß die *Rhynchophthirina* so spät abgespalten sind, wie KÉLER annimmt.

Wenn auch die Bedeutung der eigenartigen, autapomorphen Mandibelgestaltung nicht überbewertet werden darf, so erscheint es doch inkonsequent, daß KÉLER eine Ableitung der prognathen, mandibellosen *Anoplura* von den orthognathen *Ischnocera* ablehnt, die Ableitung der prognathen *Rhynchophthirina*, deren Mandibeln genau entgegengesetzt wirken wie die der *Ischnocera* (vgl. S. 724), von diesen *Ischnocera* aber befürwortet.

E. Alter der Gruppen

Die einzigen fossilen *Phthiraptera*-Funde sind *Neohaematopinus relictus* DUBININ von dem pleistozänen Ziesel *Citellus glacialis* VINOGR. (DUBININ, 1948) und Eier in Bernstein, wahrscheinlich von einer Anoplure stammend, an Haaren einer Sciurormorphe (VOIGT, 1952; zitiert nach BLAGOVESČENSKIJ, 1959).

Alle weiteren Angaben über das Alter der *Phthiraptera* sind indirekt aus dem Alter der Wirtsgruppen und aus der Verteilung der *Phthiraptera* auf die Wirte erschlossen worden. Die Aufspaltung der Wirtsgruppen gibt, soweit sie bekannt ist, gewisse Zeitgrenzen.

Aus physiologischen und ökologischen Erwägungen hält KÉLER (1957) es für wahrscheinlich, daß sich die *Phthiraptera* aus den *Psocoptera* über eine nidicole Zwischenstufe entwickelt haben, und zwar wahrscheinlich in Vogelnestern. Daraus ergibt sich das höchstmögliche Alter der *Phthiraptera* mit Kreide oder frühestens Jura. Auch heute zeigen die *Psocoptera* eine deutliche Bevorzugung von Vogelnestern gegenüber Säugernestern (KÉLER, 1957).

Über relatives Alter und Wirtsverbreitung schreibt KÉLER (1957):

„Die viel stärkere Differenzierung und weitere Wirtsverbreitung der Vogelmallophagen spricht für ihr höheres phylogenetisches Alter im Vergleich mit dem der Säugtiermallophagen. Andererseits finden sich auch die primitivsten, d. h. am wenigsten adaptiv veränderten Formen bei den Vogelmallophagen. Die primitivsten Säugetiermallophagen, die Boopiden und Trimenoponiden, lassen sich zwanglos von den Menoponiden ableiten, nicht aber umgekehrt. *Gliricolidae* und *Gyropidae* haben zum Teil die primitivsten Merkmale überhaupt beibehalten, sie haben aber ihre Beine stark adaptiv verändert. Sie lassen sich gleichfalls zwanglos von generalisierten Menoponiden ableiten, während der umgekehrte Weg morphologisch nicht denkbar ist.“

Doch sind die von KÉLER angeführten Argumente nicht als ausreichende Beweise für seine These anzusehen, die *Phthiraptera* wären auf Vögeln entstanden. Die Tatsache, daß nach KÉLERS Auffassung die rezenten *Boopidae* und *Trimenoponidae* sich nur von *Menoponidae* ableiten lassen und nicht umgekehrt, beweist nicht unbedingt, daß dies der ursprüngliche Zustand ist; denn beide Gruppen haben sich seit ihrer Entstehung divergent entwickelt. Zudem sind die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Amblycera*, und auch darüber hinaus, noch nahezu völlig ungeklärt. Durch eine

eingehende Analyse der plesiomorphen und apomorphen Merkmale müßten zu allererst die Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der *Amblycera* herausgearbeitet werden, wodurch sich die Frage, welche Gruppe von welcher abzuleiten ist, von allein beantworten würde und mit ihr wahrscheinlich auch die Frage, auf welchen Wirten die *Phthiraptera* primär entstanden sind.

Wenig zuverlässig für eine Aussage über die Herkunft der *Phthiraptera* ist auch die Verteilung der *Amblycera* und *Ischnocera* auf Vögel und Säuger. Während alle Vogelordnungen *Ischnocera* oder *Amblycera* besitzen, sind nur 10 von 18 Säugetierordnungen Träger dieser Parasiten. Diese Ausbreitungslücke kann primär sein, kann aber auch, zumindest zum Teil, durch Aussterben zu erklären sein. Einerseits ist es vorstellbar, daß die „*Mallophaga*“ in vielen Fällen durch die *Anoplura*, die auf Vögeln gänzlich fehlen, verdrängt worden sind, da bei *Dermoptera*, *Insectivora*, *Pinnipedia* und *Tubulidentata* nur *Anoplura* vorkommen, und zum anderen führen ein großer Teil der mallophagenfreien Arten eine abnormale Lebensweise:

Teils sind sie mehr oder weniger an das Wasser gebunden (*Monotremata partim*, *Cetacea*, *Sirenia* und *Pinnipedia*), teils sind sie Fluchtieri (*Dermoptera*, *Chiroptera*), teils gehören zu ihnen Winterschläfer (*Chiroptera*, *Insectivora*). Es wäre denkbar, daß beim Übergang zu diesen Lebensweisen die Existenzbedingungen für „*Mallophagen*“ zu ungünstig geworden sind.

Gegen die Entstehung der *Phthiraptera* auf Vögeln spricht, daß die *Amblycera*, die primitivste Gruppe, auf den primitivsten rezenten Vögeln, den *Ratitae*, gänzlich fehlen. Die Frage ist natürlich, ob die *Ratitae* primär amblycerenfrei sind, oder ob die ursprünglich vorhanden gewesenen *Amblycera* durch *Ischnocera* verdrängt wurden, die vielleicht von neognathen Formen zuwanderten.

Aus der Verbreitung der *Ischnocera* auf den Vögeln kann man folgern, daß die *Ischnocera* schon zum Zeitpunkt der Aufspaltung der *Neognatha*, d. h. nach HOPKINS (1949) spätestens im unteren Eozän, auf die verschiedenen Vogelordnungen übergingen und sich mehr oder weniger parallel zu diesen ebenfalls aufspalteten.

Einen weiteren Anhalt für das Alter der Gruppen der *Phthiraptera* bietet die Verbreitung der *Anoplura*. Unter der Voraussetzung, daß die *Marsupialia* primär anoplurenfrei sind, sind die *Marsupialia* wahrscheinlich älter als die *Anoplura* (BLAGOVEČŠENSKIJ, 1959; SÉGUÏ, 1951 b). Die Trennung der *Marsupialia* von den übrigen *Mammalia* vollzog sich nach ROMER (1950) in der frühen Kreide.

Aus der Parasitierung der *Pinnipedia* ist zu folgern, daß die *Anoplura* spätestens im unteren Eozän entstanden sein müssen (HOPKINS, 1949). Die Gesamtverbreitung der *Anoplura* spricht dafür, daß sie in der mittleren Kreide die *Placentalia*, d. h. wohl die *Urplacentalia*, befielen, deren erste Aufspaltung zu diesem Zeitpunkt erfolgte. Im Eozän bestanden schon alle *Mammalia*ordnungen (HOPKINS, 1949).

VANZOLINI & GUIMARÃES (1955) glauben auf Grund der Tatsache, daß nach ihrer Meinung *Anoplura* den autochthonen südamerikanischen Elementen primär fehlen, die Entstehung der *Anoplura* nicht vor dem frühen Tertiär datieren zu können und erklären den Widerspruch mit HOPKINS dadurch, daß nach ihrer Auffassung viele heutige Wirte der *Anoplura* sekundär befallen seien und nicht vom gemeinsamen Vorfahren her.

Aus der Gesamtverbreitung der *Trichodectidae* folgt, daß sie wahrscheinlich in der mittleren Kreide entstanden sind, spätestens im Paläozän. Gegen eine frühere Entstehung spricht ihr Fehlen auf den *Marsupialia* (HOPKINS, 1949).

Die *Boopidae* an australischen *Marsupialia* und die *Trimenoponidae* an südamerikanischen *Marsupialia* und *Rodentia*, beides sind *Amblycera*, sind wahrscheinlich eng verwandt. Der Befall der australischen *Marsupialia* ist sicher primär, der der südamerikanischen *Marsupialia* wahrscheinlich primär¹⁾ und der der südamerikanischen *Rodentia* wahrscheinlich sekundär. Der Befall der *Marsupialia* mit *Amblycera* geht also wahrscheinlich zumindest auf das letzte $\pm$ geschlossene Verbreitungsgebiet aller *Marsupialia* zurück. Die *Amblycera* können in diesem gemeinsamen Verbreitungsgebiet entstanden sein (spätestens frühes Paläozän) oder auch auf den Vorfahren aller *Marsupialia*, deren älteste Funde aus der Kreide bekannt sind. Abgesehen von der Möglichkeit, daß die *Phthiraptera* auf Vögeln entstanden sind und sekundär auf die Säuger übergingen, können die *Amblycera* sich aber auch schon auf den *Pantotheria* entwickelt haben oder noch älter sein (vgl. S. 736). Auf jeden Fall haben sich die *Amblycera* spätestens in der oberen Kreide, wahrscheinlich aber früher, aufgespalten und sind älter als die *Anoplura* (vgl. S. 734 und Fig. 2).

Aus der Verbreitung der Elefantenlaus Rückschlüsse auf das Alter irgendeiner Gruppe ziehen zu wollen, ist sehr schwierig. HOPKINS' (1949) Ansicht, daß die Arten der Gattungen *Loxodonta* und *Elephas* seit dem Miozän nicht mehr in Verbindung gestanden hätten, trifft nicht zu, und damit ist auch sein Rückschluß auf das Mindestalter der *Rhynchophthirina* hinfällig. Auf Grund der fossilen Funde standen *Loxodonta* und *Elephas* noch im Pleistozän in räumlicher Verbindung (ROMER, 1950). Die ältesten fossilen Elefanten sind aus dem oberen Eozän bekannt (HOPKINS, 1949). Aus dem Vorkommen von *Haematomyzus* an *Phacochoerus* (vgl. S. 724) und *Elephantidae* Rückschlüsse zu ziehen, ist sehr gewagt, da es zweifelhaft ist, ob es sich bei *Phacochoerus* um einen alten ursprünglichen Wirt handelt. Wahrscheinlicher ist, daß der primäre Wirt eines so isolierten Parasiten wie

¹⁾ Der Befall der südamerikanischen *Marsupialia* durch die Gattung *Cummingsia* (*Trimenoponidae*) ist auf Grund der geographischen Verbreitung und der systematischen Stellung der Wirte primär (VANZOLINI & GUIMARÃES, 1955), d. h., die *Marsupialia* sind nicht von den *Rodentia* her befallen worden.

Haematomyzus eine isolierte Gruppe, wie die Elefanten, nicht aber die Schweine, ist (HOOGSTRAAL, 1958); denn sonst wäre auch unverständlich, warum *Haematomyzus* auf beiden Elefantenarten, aber nur auf einer einzigen *Suidae*-Art vorkommt. Sicherlich wurde *Phacochoerus* an der gemeinsamen Suhle befallen und bietet nun dem Parasiten gute Entwicklungsmöglichkeiten. Die Tatsache, daß es sich bei *Haematomyzus* nur um eine einzige Art handelt, spricht dafür, daß der Übergang auf den zweiten Wirt erst vor relativ kurzer Zeit erfolgte.

Die von MARTYNOV (1938) in seiner graphischen Darstellung aufgezeigte Entstehung der *Anoplura* etwa an der Grenze vom Perm zur Trias hat wenig für sich, da dann die *Anoplura* schon auf den reptilienähnlichen Vorfahren ihrer heutigen Wirte vorgekommen sein müßten (vgl. S. 734), von anderen Einwänden ganz abgesehen (vgl. S. 717). HOPKINS (1949) hält es für möglich, daß die Vorfahren der *Amblycera* schon in der Trias Wirbeltierparasiten gewesen sein könnten und an den ersten Säugern oder Vögeln oder den reptilienähnlichen Vorfahren einer der beiden Gruppen parasitiert hätten (vgl. S. 735). Dann entsteht aber zwangsläufig die Frage, warum heute keine *Phthiraptera* mehr auf Reptilien vorkommen, es sei, man billigt diesen Reptilien eine Körperbedeckung aus Haaren bzw. Federn zu, die rezente Reptilien nicht besitzen.

Schließlich seien noch eine Reihe von Fossilien erwähnt, die es erlauben festzulegen, wann bestimmte Aufspaltungen im Stammbaum der *Parametabola* spätestens erfolgt sein müssen:

Aus dem Alter der *Permopsocidae*, *Dichentomidae* und *Delopteridae* aus dem unteren Perm von Kansas kann man folgern, daß die *Zoraptera* sich spätestens im unteren Perm vom Stamm der übrigen *Parametabola* gelöst haben, wobei es gleichgültig ist, ob man in den *Permopsocidae* usw. die direkten Vorfahren aller rezenten *Psocodea* (CARPENTER, 1939; HANDLIRSCH, 1937; TILLYARD, 1935) oder aller rezenten *Acercaria* sieht oder ob sie einen Seitenzweig darstellen, wie JEANNEL (1949) annimmt.

Die oberpermischen *Zoropsocidae* können, wie TILLYARD (1935) meint, Vorfahren der rezenten *Zoraptera* sein, obwohl R_3 und M bei ihnen nicht verschmolzen sind. Sie können aber auch den *Psocoptera* nahestehen, wie GURNEY (1938) vermutet. Auf keinen Fall jedoch gehören sie zu den gemeinsamen Vorfahren von *Zoraptera* und übrigen rezenten *Parametabola*, da sie dazu viel zu jung sind.

Der schon erwähnte *Liassothrips* aus dem Lias von Turkestan (HENNIG, 1953) gibt einen Anhaltspunkt dafür, daß die Abspaltung der *Hemipteria* und ihre Aufspaltung schon lange vor dem Jura erfolgt sein muß. Auf einen noch früheren Zeitpunkt wird diese Abspaltung zurückverlegt durch die den *Hemiptera*, und zwar wahrscheinlich den *Homoptera*, angehörenden *Prosbolidae* und *Scytinopteridae* aus dem oberen Perm von Australien und Europa, *Protopsyllidium australe* TILLYARD aus dem oberen Perm von Australien, *Paraknightia magnifica* EVANS aus dem oberen Perm von New South Wales

(Australien) und die *Palaeorrhyncha* (*Archescytinidae* und *Lithoscytinidae*) und *Permopsyllidae* aus dem unteren Perm von Kansas (JEANNEL, 1949; HENNIG, 1953).

Daß die fossilen Homoptera schon im Perm in Australien, Kansas und Europa gefunden wurden, deutet darauf hin, daß diese Gruppe im unteren Perm oder möglicherweise schon im Karbon entstanden ist, wodurch die Abspaltung der *Zoraptera* ebenfalls vorverlegt wird.

F. Diskussion

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß man auf der Basis der vor allem von HENNIG verfochtenen phylogenetischen Systematik z. T. zu anderen als den üblichen Vorstellungen darüber kommt, welche Gruppen innerhalb der *Parametabola* und insbesondere innerhalb der *Phthiraptera* natürliche, monophyletische Gruppen sind, und auch in der Zuordnung der Gruppen ergeben sich beträchtliche Veränderungen.

Da an der Einordnung der *Isoptera* bei den *Blattoidea* auf Grund einer Reihe abgeleiteter Merkmale kein Zweifel möglich ist, können die verschiedenen Übereinstimmungen von *Parametabola* und *Isoptera* nur als primitive Merkmale bzw. als Konvergenzerscheinungen gedeutet werden. Konvergent ist das Fehlen des großen Anallappens in den Hinterflügeln bei *Parametabola* und *Isoptera*, zumal primitive *Isoptera* dieses Merkmal nicht zeigen. Konvergent ist ferner die Reduktion der Zahl der malpighischen Gefäße. Die Reduktion des 1. Abdominalsternits ist ein Merkmal, das mehrfach außerhalb der *Parametabola* auftritt.

Die Übereinstimmungen von *Zoraptera* und *Isoptera* sind ebenfalls zweifellos teils als primitiv und teils als konvergent zu deuten, da eine engere Zusammengehörigkeit von *Isoptera* und *Zoraptera* innerhalb der *Blattoidea*, wie sie vielfach angenommen wird, wegen der klaren Einordnung der *Zoraptera* bei den *Parametabola* nicht zur Debatte steht. CRAMPTON (1938) schreibt hierzu, daß die vielen gemeinsamen Züge der *Zoraptera* und *Isoptera* darauf hinweisen, daß die *Zoraptera* und mit ihnen die übrigen *Parametabola*, von den gleichen protorthopteroiden Vorfahren abzuleiten sind wie die *Isoptera*. GURNEYS (1938) Zögern, einen endgültigen Schluß über die Stellung der *Zoraptera* zu ziehen, dürfte etwas zu vorsichtig sein, denn ihre Einordnung bei den *Parametabola* ist recht gut zu beweisen.

Aus dem Bau der *Zoraptera*, *Psocoptera* und auch *Hemipteria* kann man einen Grundbauplan der Ur-*Parametabola* entwickeln, die in vieler Hinsicht den *Zoraptera* und in anderer den *Psocoptera* ähnlich gesehen haben müssen. Ihr Geäder war primitiver als das der *Psocoptera* und könnte in vieler Hinsicht dem der *Permopsocidae* u. ä. geglichen haben. Außer Cerci, acht Abdominalspiracula und elf Abdominalsegmenten, wie sie die *Thysanoptera* zeigen, dürften sie mindestens zwei Abdominalganglien besessen haben. Ihre Ovarien waren panoistisch.

Während die *Psocodea* als Ganzes leicht als monophyletische Gruppe zu erweisen sind, ist das für die *Psocoptera* bisher nicht möglich (vgl. S. 716). Wahrscheinlich ist tatsächlich eine Teilgruppe der *Psocoptera* mit den *Phthiraptera* näher verwandt als mit den übrigen *Psocoptera*, da man sonst die *Phthiraptera* sehr weit zurückführen oder aber die Aufspaltung der *Psocoptera* in sehr junge Schichten legen müßte. Heute sind zu einer Entscheidung dieser Frage noch zu wenig Einzelheiten bekannt, doch sei darauf verwiesen, daß verschiedene *Psocoptera* abgeleitete Merkmale besitzen, die bei den *Phthiraptera* wiederkehren, wobei offen ist, ob es sich um eine Konvergenz handelt oder nicht. So ist bei ungeflügelten *Psocoptera* (*Liposcelidae* u. a.) das Pronotum wie bei „*Mallophaga*“ gut ausgebildet. *Liposcelidae*, vor allem *Tropusia*, sind durch eine geringe Ommatidienzahl gekennzeichnet, und Ocellen fehlen den Imagines flügelloser Arten (BEIER, 1936; WUNDRIE, 1936). *Lepinotus* und andere *Deloderata* haben ein weit hinten liegendes kurzes Herz, wie es die *Phthiraptera* auch zeigen (WEBER, 1954). Anhaltspunkte könnten auch der Bau der Hoden (vgl. S. 721) und die Verteilung der Spiracula (vgl. S. 718) bieten. Besonders aufschlußreich wären hier breite Untersuchungen über die Embryologie (vgl. S. 718) und die Kopulationsstellung bei den *Psocoptera* (vgl. S. 721).

Die bisher bekannten Fakten aus Morphologie und Bionomie der *Phthiraptera* reichen im Gegensatz zu FERRIS' skeptischer Auffassung aus, die *Phthiraptera* eindeutig als natürliche, durch viele Merkmale wohl begründete Gruppe ansehen zu können, doch bleiben noch viele Punkte offen, die durch zielbewußte Untersuchungen gelöst werden müssen, um so die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Phthiraptera* endgültig zu klären. Die „*Mallophaga*“ lassen sich hingegen nicht als natürliche Gruppe erweisen, was besonders in Anbetracht der Vielzahl der für die *Phthiraptera* und die Gruppe A anzuführenden Merkmale ins Auge fällt.

Obwohl es für die *Amblycera* abgeleitete Merkmale gibt, kann noch nicht endgültig gesagt werden, ob diese nicht doch durch Konvergenz oder Plesiomorphie erklärt werden müssen. Dadurch, daß die *Amblycera* keine monophyletische Gruppe wären, sondern ein Teil derselben mit der Gruppe A näher verwandt wäre, wäre die Ableitung der prognathen *Anoplura* einfacher (vgl. S. 731).

Ähnlich sind die Verhältnisse bei den *Ischnocera*. Vor allem besteht hier die Frage, ob die *Trichodectidae* nicht vielleicht die Schwestergruppe aller übrigen *Ischnocera* + *Anoplura* + *Rhynchophthirina* sind.

Völlig ungeklärt ist der Anschluß der *Rhynchophthirina*, für den es zwei Möglichkeiten gibt: Sie können entweder sehr früh abgespalten sein und dann etwa gleich alt wie *Anoplura* und *Ischnocera* sein oder in näherer Beziehung zu einer Teilgruppe der *Ischnocera* stehen.

Auf der Basis der dargelegten Erwägungen über die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Gruppen ergibt sich das in Fig. 2 dar-

gestellte Stammbaumschema, das Übereinstimmungen zeigt mit den Vorstellungen von BÖRNER (1904), CRAMPTON (1921 b, 1938); HOPKINS (1949) und ROSS (1955).

G. Zusammenfassung

Auf der Grundlage der phylogenetischen Systematik im Sinne von HENNIG wird in der vorliegenden Arbeit der Stammbaum der *Parametabola* untersucht. Aus den die verschiedenen Gruppen jeweils verbindenden abgeleiteten Merkmalen werden die nachstehenden phylogenetischen Folgerungen gezogen:

Die *Parametabola* sind eine monophyletische Einheit.

Die *Zoraptera* sind als primitivste Gruppe die Schwestergruppe aller übrigen *Parametabola*, der *Acercaria*.

Psocodea und *Hemipteria*, die beiden Teilgruppen der *Acercaria*, sind Schwestergruppen, die jeweils monophyletisch sind. Die innere stammesgeschichtliche Struktur der *Hemipteria* wird in der vorliegenden Arbeit nicht näher diskutiert.

Die Frage nach den Schwestergruppenverhältnissen innerhalb der *Psocodea* ist nur schwer zu beantworten, da die *Phthiraptera* einerseits eine durch abgeleitete Merkmale gut gesicherte monophyletische Gruppe darstellen, während sich andererseits bisher keine die Monophylie der *Psocoptera*, ihrer potentiellen Schwestergruppe, eindeutig beweisenden abgeleiteten Merkmale finden ließen.

Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich bei der Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Phthiraptera*. Eine große Anzahl von Synapomorphien sprechen dafür, daß *Ischnocera*, *Anoplura* und *Rhynchophthirina* zu einer monophyletischen Gruppe zusammenzuschließen sind, die in der vorliegenden Arbeit „Gruppe A“ genannt wird. Nach den bis jetzt bekannten Merkmalen sind deren Schwestergruppe die *Amblycera*. Es ist aber denkbar, daß weitere Untersuchungen ergeben, daß die *Amblycera* keine natürliche Gruppe sind und daß nur ein Teil der *Amblycera* die Schwestergruppe der Gruppe A darstellt. Diesen *Amblycera* und Gruppe A stünden dann alle übrigen *Amblycera* oder wiederum nur ein Teil derselben als Schwestergruppe gegenüber. Ähnlich schwierig ist die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gruppe A. Gewisse Anzeichen deuten darauf hin, daß die *Trichodectidae* an die Basis der Gruppe A zu stellen sind und somit die Schwestergruppe aller übrigen Angehörigen der Gruppe A wären. Es ist aber bis jetzt nicht möglich, diese Vermutung durch entsprechende abgeleitete Merkmale zu belegen.

Die bisher bekannten Merkmale sprechen für die Monophylie der *Ischnocera* und *Anoplura*, doch ist es denkbar, daß sich für die *Ischnocera* eine Korrektur dieser Vorstellung erforderlich machen kann.

Es ist nicht möglich, die Gruppe *Mallophaga*, zu der *Amblycera* und *Ischnocera* zusammengefaßt werden, durch Synapomorphien als eine natürliche Gruppe zu erweisen. Das ist besonders auffällig in Anbetracht der Vielzahl von Merkmalen, die sich für andere Gruppen anführen lassen.

Der auf S. 707 als Diskussionsgrundlage aufgestellte Entwurf eines Systems konnte in seinen wesentlichen Zügen bestätigt werden, von Unklarheiten über die Monophylie bei einzelnen Teilgruppen, wie den *Psocoptera*, abgesehen (vgl. auch Fig. 2).

Aus Fossilien ist zu folgern, daß die Abspaltung der *Zoraptera* spätestens im Perm erfolgt ist.

Aus der Verbreitung der *Anoplura*, *Trichodectidae* u. a. auf ihren Wirten ergibt sich, daß die Hauptgruppen der *Phthiraptera* spätestens zu Beginn des Tertiärs schon existierten und daß die Entstehung der *Phthiraptera* in Form von amblycerenähnlichen Parasiten wahrscheinlich nicht nach der frühen Kreide zu datieren ist.

Es liegt bisher kein ausreichendes Material vor, um zu entscheiden, ob die *Phthiraptera* auf Säugern oder auf Vögeln entstanden sind.

Summary

The relationship within the *Parametabola* is discussed. The interpretation of the hitherto known characters leads to the conclusion that the *Mallophaga* not at all, *Amblycera* and *Ischnocera* apparently, *Parametabola*, *Zoraptera*, *Acercaria*, *Hemipteria*, *Psocodea*, *Phthiraptera* and group A in all probability and *Anoplura* certainly are natural monophyletic groups. In full obscurity remains the question, whether the origin of the *Phthiraptera* was on Mammals or on birds. The presumable age of the groups, i. e. the point of their separation, is discussed.

Резюме

Исследуются родственные отношения *Parametabola*. Истолкование известных до сих пор признаков допускает вывод, что *Mallophaga* — ни в каком случае, *Amblycera* и *Ischnocera* — вероятно, *Parametabola*, *Zoraptera*, *Acercaria*, *Hemipteria*, *Psocodea*, *Phthiraptera* и группа А — весьма вероятно и *Anoplura* — достоверно являются естественными монофилетическими группами. Совершенно неясным остается, образовались ли *Phthiraptera* на млекопитающих животных или на птицах. Обсуждается возможный возраст отдельных групп, т. е. срок их отщепления.

H. Literatur

- BADONNEL, A., Recherches sur l'anatomie des Psocques. Bull. Biol. France et Belg., Suppl. 18, 1—241, 1934.
- , Ordre des Psocoptères. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, 10, 2, p. 1301—1340, Paris, 1951.
- , Psocoptera. In: TUXEN, S. L., Taxonomist's glossary of genitalia in insects, p. 143—145, Copenhagen, 1956.
- BEDFORD, G. A. H., Further notes on species of *Trichodectidae* with descriptions of new species. Onderstepoort J. Vet. Sci. & Animal Ind. (Pretoria), 12, 103—119, 1939.
- BEIER, M., Mallophaga. Federlinge oder Pelzfresser. In: Schulze, P., Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 39, Teil 28, 1936.
- BLAGOVESČENSKIJ, D. I., Der Bau des Verdauungstraktes der Mallophagen in Abhängigkeit von ihrer Ernährung. Parasit. Sammelband, Moskau & Leningrad, 11, 229—245, 1949.
- , Zur Morphologie der Mallophageneier. Arb. Zool. Inst. Akad. Wiss. UdSSR, 21, 262—270, 1955.
- , Bau und systematische Bedeutung der Genitalorgane der Mallophagen. Parasit. Sammelband, Moskau & Leningrad, 16, 5—88, 1956.
- , Zur Frage der Evolution der Mallophaga. Zool. J., Moskau, 38, 432—442, 1959.
- BÖRNER, C., Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz., 27, 511—533, 1904.
- , Mandibeln und Maxillen bei Psociden, Thysanopteren und Rhynchoten. Ztschr. wiss. Ins. biol., 24, 108—116, 1929.
- BUCHNER, P., Historische Probleme der Endosymbiose bei Insekten. Tijdschr. Ent., 95, 143—165, 1952.
- , Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel, 1953.
- BUCKUP, L., Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (DE GEER) (Mallophaga — Amblycera). Zool. Jahrb. (Anat. & Ont.), 77, 241—288, 1959.
- CARPENTER, F. M., The lower permian insects of Kansas. Part 8.: Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, and Proteroplarina. Proc. Amer. Acad. Arts Sci., 73, 29—70, 1939.
- СНОЛОДКОВСКИЈ, N., Zur Morphologie der Pediculiden. Zool. Anz., 27 (1903/04), 120 bis 125, 1903.

- CLAY, TH., A preliminary key to the genera of the Menoponidae. Proc. Zool. Soc. London, **117**, 457—477, 1947.
- , Piercing mouth-parts in the biting lice (Mallophaga). Nature, London, **164**, 617, 1949.
- , Phthiraptera. In: TUXEN, S. L., Taxonomist's glossary of genitalia in insects, p. 145—148, Copenhagen, 1956.
- COPE, O. B., The morphology of *Psocus confraternus* BANKS (Psocoptera: Psocidae). Microentomology, **5**, 91—115, 1940 (a).
- , The morphology of *Esthiopterum diomedae* (FABRICIUS) (Mallophaga). Microentomology, **5**, 117—142, 1940 (b).
- , The morphology of a species of the genus *Tetrophthalmus* (Mallophaga: Menoponidae). Microentomology, **6**, 71—92, 1941.
- CRAMPTON, G. C., A phylogenetic study of the venation of the fore wings of the Homoptera, Thysanoptera, Psocida, Zoraptera, Neuroptera, Embiida, Plecoptera, and Hadenomoida — with notes on the Hymenoptera and Coleoptera. Ent. News, **32**, 97—105, 1921 (a).
- , A further comparison of the wings of Zoraptera, Psocids, and Aphids, from the standpoint of phylogeny. Canad. Ent., **53** (1921/22), 110—117, 1921 (b).
- , A comparison of the neck and prothoracic sclerites throughout the orders of insects from the standpoint of phylogeny. Trans. Amer. ent. Soc., **52**, 199—248, 1926.
- , The terminal abdominal structures of female insects compared throughout the orders from the standpoint of phylogeny. J. N. Y. ent. Soc., **37**, 453—496, 1929.
- , A phylogenetic study of the head capsule in certain orthopteroid, psocoid, hemipteroid and holometabolous insects. Bull. Brooklyn ent. Soc., **27**, 19—49, 1932.
- , The interrelationships and lines of descent of living insects. Psyche, **45**, 165—181, 1938.
- CUMMINGS, B. F., On some points in the anatomy of the mouth-parts of the Mallophaga. Proc. Zool. Soc. London, **83**, 128—141, 1913.
- , Note on the mouth-parts in a species of *Polyplax* (Anoplura) and on the relationship between Anoplura and Mallophaga. Ann. Mag. nat. Hist., **15**, 256—259, 1915.
- , Studies on the Anoplura and Mallophaga, being a report upon a collection from the mammals and birds in the Society's gardens. Pt. II. Proc. Zool. Soc. London, 1916, p. 643—693, 1916.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., Zoraptera. In: TUXEN, S. L., Taxonomist's glossary of genitalia in insects, p. 38—41, Copenhagen, 1956.
- DENIS, R., Ordre des Zoraptères. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, **9**, 545—555, Paris, 1949.
- DUBININ, V. B., Das Vorkommen pleistozäner Anoplura und Nematoda an den Leichen fossiler indigirischer Ziesel. Votr. Akad. Wiss. UdSSR **62**, 417—420, 1948.
- EICHLER, W. D., Zur Klassifikation der Lauskerfe (Phthiraptera Haeckel: Rhynchophthirina, Mallophaga, Anoplura). — Arch. Naturgesch., N. F. (Ztschr. wiss. Zool., Abt. B.), **10**, 345—398, 1941.
- ENDERLEIN, G., Über Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz., **26**, 423—437, 1903.
- , Über Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren. Zool. Anz., **28** (1904/05), 121—147, 1904.
- FAHRENHOLZ, H., Zur Systematik der Anopluren. Ztschr. Parasitenkde., **9**, 50—57, 1936.
- FERRIS, G. F., The louse of elephants. *Haematomyzus elephantis* PIAGET (Mallophaga, Haematomyzidae). Parasitol., **23**, 112—127, 1931.
- , The sucking lice. Mem. Pacif. Coast ent. Soc., **1**, 1—320, 1951.
- FINLAYSON, L. H., The life-history and anatomy of *Lepinotus patruelis* PEARM. (Psocoptera: Atropidae). — Proc. Zool. Soc. London, **119**, 301—323, 1949.

- FLORENCE, L., The hog louse, *Haematopinus suis* LINNÉ: its biology, anatomy, and histology. Cornell Univ. agr. exp. Stat. Mem., **51**, 641—743, 1921.
- FULMEK, L., Das Rückengefäß der Mallophagen. Arb. zool. Inst. Wien, **17**, 45—64, 1907.
- GRASSÉ, P. P., Ordre des Isoptères ou Termites. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, **9**, 408—544, Paris, 1949.
- GROSS, J., Untersuchungen über die Ovarien der Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. (Anat. & Ont.), **22**, 347—386, 1905.
- GURNEY, A. B., A synopsis of the order Zoraptera, with notes on the biology of *Zorotypus hubbardi* CAUDELL. Proc. ent. Soc. Wash., **40**, 57—87, 1938.
- HAECKEL, E., Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. Teil II: Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata), Berlin, 1896.
- HANDLIRSCH, A., Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten, Teil I. Ann. naturh. Mus. Wien, **48**, 1—140, 1937.
- HARRISON, L., The respiratory system of Mallophaga. Parasitol., **8**, 101—127, 1915.
- , The genera and species of Mallophaga. Parasitol., **9**, 1—156, 1916.
- HENNIG, W., Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Ent., **3**, Sonderh., p. 1—85, 1953.
- , Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrfeier DEG Berlin, 1956, p. 50—71, 1957.
- HOOGSTRAAL, H., The elephant louse. *Haematomyzus elephantis* PIAGET, 1869, on wild african elephants and warthogs. (Mallophaga, Haematomyzidae). Proc. ent. Soc. Washington, **60**, 232—233, 1958.
- HOPKINS, G. H. E., The host-association of the lice of mammals. Proc. zool. Soc. London, **119**, 387—604, 1949.
- HOPKINS, G. H. E. & CLAY, TH., Checklist of the genera and species of Mallophaga. London, 1952.
- IMMS, A. D., A general textbook of Entomology. London, 1957.
- JEANNEL, R., Les Insectes. Classification et phylogénie. Les insectes fossiles. Évolution et géonémie. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, **9**, 1—410, Paris, 1949.
- JENTSCH, S., Vergleichend entwicklungsbiologische und ökologische Untersuchungen an einheimischen Psocopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Art *Hyperetes guestfalicus* KOLBE, 1880. Zool. Jahrb. (Syst.), **73**, 1—46, 1939 (a).
- , Die Gattung *Ectopsocus* (Psocoptera). Zool. Jahrb. (Syst.), **73**, 111—128, 1939 (b).
- KARNY, H. H., Zur Phylogenie der Thysanopteren. Treubia, **3**, 29—37, 1922.
- KÉLER, S. v., Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. 1. Teil. Überfamilie der Trichodectoidea. Nova Acta Acad. Leop. Carol., (N. F.), **5**, 395—476, 1938.
- , Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. II. Teil. Überfamilie der Nirmoidea (I). Nova Acta Acad. Leop. Carol., (N. F.), **8**, 1—254, 1939.
- , Entomologisches Wörterbuch. Berlin, 1955.
- , Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. Ztschr. Parasitenkde., **18**, 55—160, 1957.
- KELLOGG, V. L., Are the Mallophaga degenerate Psocids? Psyche, **9**, 339—343, 1902.
- LAMEERE, A., Précis de Zoologie. **4**, Paris, 1935.
- LATREILLE, P. A., Précis des caractères génériques des insectes. Brive, 1796.
- LEACH, W. E., The zoological miscellany. London, 1817.
- MARTYNOV, A. B., Études sur l'histoire géologique et de phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). I. Palaeoptera et Neoptera — Polyneoptera. Trav. Inst. paléontol. Ac. Sci. URSS, **7**, Fasc. 4, 1938.
- MJÖBERG, E., Studien über Mallophagen und Anopluren. Ark. Zool., **6**, No. 13, S. 1—297, 1910.

- MUKERJI, D. & SEN-SARMA, P., Anatomy and affinity of the elephant louse *Haematomyzus elephantis* PRAGET (Insecta: Rhyncophthiroptera). Parasitol., **45**, 5—30, 1955.
- NUTTAL, G. H. E., Studies on *Pediculus*. 1. The copulatory apparatus and the process of copulation in *Pediculus humanus*. Parasitol., **9**, 293—324, 1917.
- , The systematic position, synonymy and iconography of *Pediculus humanus* and *Phthirus pubis*. Parasitol., **11**, 329—346, 1919.
- PACKARD, A. S., On the systematic position of the Mallophaga. Proc. Amer. phil. Soc., **24**, 264—272, 1887.
- PEYERIMHOFF, P. DE, Le mécanisme de l'éclosion chez les Psoques. Ann. Soc. ent. France, **70**, 149—152, 1901.
- QUADRI, M. A. H., External and internal anatomy of the buffalo-louse, *Haematopinus tuberculatus* BURMEISTER. Publ. Aligarh Muslim Univ., No. 1 (Zool. Ser.), p. 1—21, 1948.
- RIES, E., Über die Symbionten der Läuse und Federlinge. Zbl. Bakt. Parasitenkde., Abt. I, **117**, 286—298, 1930.
- , Die Symbiose der Läuse und Federlinge. Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, **20**, 233—367, 1931 (a).
- , Über ein regelmäßiges Rickettsienvorkommen bei der Hühnerlaus. Zbl. Bakt. Parasitenkde., Abt. I, **121**, 40—49, 1931 (b).
- , Die Prozesse der Eibildung und des Eiwachstums bei Pediculiden und Mallophagen. Ztschr. Zellforsch., **16**, 314—388, 1932.
- , Endosymbiose und Parasitismus. Ztschr. Parasitenkde., **6**, 339—349, 1933.
- RISLER, H., Der Kopf von *Bovicola caprae* (GURLT) (Mallophaga). Zool. Jahrb. (Anat.), **71**, 325—374, 1951.
- ROMER, A. S., Vertebrate Paleontology. Chicago, 1950.
- ROSS, H. H., The evolution of the insect orders. Ent. News, **66**, 197—208, 1955.
- SCHMUTZ, W., Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Mallophagen. Zool. Jahrb. (Anat.), **74**, 211—316, 1955.
- SCHÖLZEL, G., Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. Ztschr. Parasitenkde., **9**, 730—770, 1937.
- SÉGUY, E., Ordre des Mallophages. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, **10**, 2, p. 1341—1364, 1951 (a).
- , Ordre des Anoploures ou poux. In: GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, **10**, 2, p. 1365—1384, 1951 (b).
- SIKES, E. H. & WIGGLESWORTH, V. B., The hatching of insects from the egg, and the appearance of air in the tracheal system. Quart. J. microsc. Sci., **74**, 165—192, 1931.
- SIKORA, H. & EICHLER, W. D., Über Kopulationseigentümlichkeiten der Mallophagen. (Beobachtungen über biologische Eigentümlichkeiten bei Mallophagen. III). Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, **38**, 80—84, 1941.
- SNODGRASS, R. E., The anatomy of the Mallophaga. Contr. Biol. Hopkins Seaside (Laboratory, Stanford Univ., **19**, 145—224, 1899.
- , A revision of the mouth-parts of the Corrodentia and the Mallophaga. Trans. Amer. ent. Soc., **31**, 297—305, 1905.
- SÖFNER, L., Zur Entwicklungsbiologie und Ökologie der einheimischen Psocopterenarten *Ectopsocus meridionalis* (RIBAGA) 1904 und *Ectopsocus briggsi* MCLACHLAN 1899. Zool. Jahrb. (Syst.), **74**, 323—360, 1941.
- STANNARD, L. J., A note on the relationship of the Hemipteroid insects. Syst. Zool., **5**, 94—95, 1956.
- STOJANOVICH, C. J., The head and the mouthparts of the sucking lice (Insecta: Anoplura). Microentomology, **10**, 1—46, 1945.
- STÖWE, E., Der Kopf von *Trimenopon jenningsi* KELLOGG und PAINE (Mallophaga). Zool. Jahrb. (Anat.), **68**, 177—226, 1943.

- STRINDBERG, H., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Ztschr. wiss. Zool., **115**, 382—459, 1916.
- , Typstudien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Ztschr. wiss. Zool., **117**, 591—653, 1918.
- SYMMONS, S., Comparative anatomy of the mallophagan head. Trans. Zool. Soc. London, **27**, 349—436, 1952.
- TILLYARD, R. J., Upper Permian insects of New South Wales. III. The order Copeognatha. Proc. Linn. Soc. N. S. W., **60**, 265—279, 1935.
- VANZOLINI, P. E., & GUIMARÃES, L. R., Lice and the history of South American land mammals. Rev. Brasil. Ent., **3**, 13—45, 1955.
- VOIGT, E., Ein Haareinschluß mit Phthirapteren-Eiern in Bernstein. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, H. 21, 1952.
- WEBB, J. E., Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura (biting and sucking lice), with notes on the affinities of the mammalian hosts. Proc. Zool. Soc. London, **116**, 49—119, 1946.
- , The evolution and host-relationships of the sucking lice of the Ferungulata. Proc. Zool. Soc. London, **119**, 133—188, 1949.
- WEBER, H., Die Lebensgeschichte von *Ectopsocus parvulus* (KOLBE, 1882). Ein Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Copeognathen. Ztschr. wiss. Zool., **138**, 457—486, 1931.
- , Copeognatha, Flechtlinge. In: SCHULZE, P., Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 39, Teil 27, 1936.
- , Lebendbeobachtungen an der Elefantenlaus *Haematomyzus*, nebst vergleichenden Betrachtungen über die Lage des Embryos im Ei und das Auskriechen. Biol. Zbl., **59**, 397—409, 1939 (a).
- , Zur Eiablage und Entwicklung der Elefantenlaus, *Haematomyzus elephantis* PIAGET. Biol. Zbl., **59**, 98—109, 1939 (b).
- , Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool., **9**, 18—231, 1952.
- , Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart, 1954.
- WIGGLESWORTH, V. B., The hatching organ of *Lipeurus columbae* LINN. (Mallophaga), with a note on its phylogenetic significance. Parasitol., **24**, 365—367, 1932.
- WUNDIG, G., Die Sehorgane der Mallophagen, nebst vergleichenden Untersuchungen an Liposceliden und Anopluren. Zool. Jahrb. (Anat.), **62**, 45—110, 1936.

Systematik der mitteleuropäischen *Myzinae*

mit besonderer Berücksichtigung der im Deutschen Entomologischen Institut
befindlichen Sammlung Carl Börner

(Homoptera: Aphidoidea-Aphididae)

KURT HEINZE

Biologische Bundesanstalt

Institut für gärtnerische Virusforschung

Berlin-Dahlem

(Mit 131 Textfiguren)

Die Durcharbeitung der mitteleuropäischen *Myzinae* nach systematischen Gesichtspunkten erschien mir besonders dringend, weil diese Unterfamilie zahlreiche schädliche Arten enthält und weil viele ihrer Objekte als Versuchstiere Interesse für sich beanspruchen können. Soll eine Blattlaus als Versuchsobjekt dienen, sei es für virologische Unter-