

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.

Ser. A

Nr. 329

57 S.

Stuttgart, 1. 10. 1979

Spezialmerkmale an Eihüllen und Embryonen von Psocoptera im Vergleich zu anderen Paraneoptera (Insecta); Psocoptera als monophyletische Gruppe*)

Special Structures in Egg Membranes and Embryos
of Psocoptera, providing the Monophyly of this Order,
with Special Regard to Other Paraneoptera (Insecta)

Von Wolfgang Seeger, Ludwigsburg

Mit 5 Abbildungen und 6 Tabellen

Summary

(1.) In the investigated species of the suborders Trogiomorpha (*Lepinotus patruelis* Pearm., *Psyllipsocus ramburii* Sél.-Long., *Prionoglaris stygia* Endl.), Troctomorpha (*Liposcelis bostrychophilus* Bad.), and Psocomorpha (*Ectopsocus meridionalis* Rib.) the chorion has an average thickness of only 0.5 μ (number of observations: 107) and is thus extraordinarily thin (chapter 3.1., table 1).

(2.) The commonly expressed opinion that larger sculptures of the eggs of Trogiomorpha such as furrows, rows of impressions, and papillae (in the size between 5 and 10 μ) should be purely chorionic structures, seems improbable because of the extremely thin chorion. It is more likely that these sculptures are formed by the vitelline membrane which is later incorporated into serosal cuticle (3.1.1., 3.2.).

(3.) The eggs of Psocoptera are not sufficiently protected by the chorion against desiccation, mechanical impacts, and enemies. This is compensated by additional protective devices: strong corrugated sculptures of the serosal cuticle in the Trogiomorpha (no protection against drought), encrustations of anal secretes, and/or silk of the labial glands in the Troctomorpha and the Psocomorpha (3.1.3., 3.2.4., 5.1.1.).

(4.) In the analyzed species of the Psocoptera the serosal cuticle has an average thickness of 5 μ (number of observations: 94) (3.2.2.). In order to facilitate the eclosion, this layer is reduced to 40% of its original thickness. This observation is verified by additional statistical tests (t-test) with high significance ($P < 0.1\%$) (3.2.3., tab. 3).

(5.) The common opinion that the serosal cuticle is absent in Phthiraptera eggs because the corresponding layer below the chorion is *not* dissolved before hatching of the larva, is improbable considering the other groups of Paraneoptera, and requires further investigations (3.2.1.).

*) Herrn Dr. R. ROESLER, Neustadt/Weinstraße, anlässlich der Vollendung seines 70. Lebensjahres gewidmet.

(6.) Contrary to the external egg membranes (chorion, serosal cuticle) which each consist of several different layers, the embryonic cuticle (EC) is homogeneous and has an average thickness of 0.5μ (5 Psocoptera species investigated; number of observations: 59). Apart from the well known invaginations in stomodaeum and proctodaeum the EC is fixed on the larval cuticle in other parts of the body by thin ligaments of 0.3 to 0.4μ , which have so far not been observed in the Psocoptera and Phthiraptera (3.3.1., tab. 4).

(7.) The different phases of hatching have been analyzed in the Phthiraptera and the Psocoptera (3.5.). The following results have been obtained concerning the function of the egg-burster and the chitinized furrows (3.4.):

- (a) In Phthiraptera the egg-bursters are situated in the vertex area of the head above the cerebral ganglion. They are only capable of slight protrusions caused by increased blood pressure.
 - (b) In Psocoptera the egg-bursters have a frontal (Trogiomorpha) or a clypeo-frontal (Troctomorpha, Psocomorpha) position and can be *actively moved* by the frons muscles. These muscles work according to the „*principle of reversed origin and insertion*“ (fig. 2a, 3, 4, p. 31).
 - (c) In the Trogiomorpha the mode of action of the egg-bursters is essentially different from that of Troctomorpha and Psocomorpha. This is described in detail in chapter 3.5.1.
 - (d) The embryos of Psocoptera and Phthiraptera have additional structures in the embryonic cuticle, namely paired folds which form connecting channels between the egg-burster and the lateral edges of the mouth opening at both sides of the head. The function of these „*chitinized furrows*“ has been analyzed for the first time and was found to be very important for the whole hatching activity of the larva. They supply amniotic fluid and air to the pharyngeal pump and thus make the increase of the embryo's volume possible. The mechanism of bursting the egg shell is different in Phthiraptera and Psocoptera: there is only an *increased pressure* in the Phthiraptera, while in Psocoptera there are additional *piercing and cutting structures* (3.5.2., 3.5.3., tab. 5).
 - (e) In chapter 3.5.2. arguments are given for the newly erected hypothesis that the cibarial sclerite (sitophore) exists in the embryo of the Anoplura, too, but is cast off together with the chitinized furrows and the embryonic cuticle at the end of the hatching process.
- (8.) In the egg of the Psocoptera the embryo has a special position which is different from all other Paraneoptera studied up to now. This is considered as a specific synapomorphy of the order Psocoptera (4.1., 4.2.).

(9.) Another relevant synapomorphy of the Psocoptera is the reversion of the tibiae and tarsi of the embryo in a medio-cranial direction. This position exists already *before* revolution (catatrepsis). In all other Paraneoptera the appendages of the *early* embryonic stages are directed caudad (4.3., 4.4., fig. 1b).

(10.) In the Psocoptera the relative thickness of the chorion, compared with the diameter of the egg, is in the average one 16th (!) of the corresponding measure in the other Paraneoptera. This has been studied in 39 species belonging to 36 families of the Paraneoptera (the considered taxa are: Psocoptera, Phthiraptera, Heteroptera, Coleorrhyncha, Auchenorrhyncha, Psyllina, Aphidina). Not only micropyles but also aeropyles are missing, because the thin chorion itself seems to be sufficiently permeable for the exchange of air and humidity. Both, the extremely thin chorion and the absence of pylar openings are derived characters of the Psocoptera (5.1.1., tab. 2, 6). The same applies also to the behaviour of the egg larva: during hatching the appendages and the abdomen remain largely inactive because of morphological and anatomical peculiarities mentioned in chapter 5.1.3. and tab. 5.

(11.) Rows of denticles or chitinized ridges on the embryonic head of most Heteroptera and Auchenorrhyncha are homologized with the chitinized furrows of Psocoptera and Phthiraptera (5.1.2.). If these structures should be present also in the Zoraptera, the enigmatic systematic position of the latter order (belonging to the Paraneoptera or not) would be cleared, and the whole taxon Paraneoptera (comprising about 83000 species) would be more satisfactorily characterized (5.1.2., 5.3.).

(12.) The *monophyly* of the order Psocoptera is proved by this study for the first time. Of more than 30 insect orders, the Psocoptera have been the only one, the monophyly of which has not been verified up to now (5.2.). There is a *sister group relationship* between Phthiraptera and Psocoptera (5.3., fig. 5).

Zusammenfassung

1. Das Chorion der Psocoptera mißt bei den untersuchten Arten aus den Unterordnungen Trogiomorpha (*Lepinotus patruelis* Pearm., *Psyllipsocus ramburii* Sél.-Long., *Prionoglaris stygia* Endl.), Troctomorpha (*Liposcelis bostrychophilus* Bad.) und Psocomorpha (*Ectopsocus meridionalis* Rib.) nur $0,5 \mu$ (Gesamtdurchschnittswert; n der Messungen: 107) und ist damit ganz außergewöhnlich dünn (Kapitel 3.1., Tabelle 1).

2. Die in der Literatur gängige Auffassung, größerflächige Skulpturierungen der Trogiomorpha-Eier, nämlich Furchen, reihige Vertiefungen oder papillöse Erhebungen (im Größenbereich von 5 bis 10μ) seien rein chorionale Bildungen, ist im Hinblick auf das extrem zarte Chorion zweifelhaft. Wahrscheinlicher ist

es, daß diese Differenzierungen von der später in der Serosacuticula inkorporierten Dottermembran (membrana vitellina) verursacht werden (3.1.1., 3.2.).

3. Die bei Psocoptera-Eiern nahezu fehlende Schutzwirkung des Chorion gegenüber Austrocknung, mechanischen Einwirkungen und Feinden wird durch zusätzliche Schutzeinrichtungen kompensiert. Bei den Trogiomorpha sind es kräftige Wellenprofile der Serosacuticula (nur mechanischer Schutz), bei den Troctomorpha und Psocomorpha dagegen Inkrustationen von Analsekreten und/oder Gespinne der Labialdrüsen (Verdunstungsschutz, mechanischer Schutz, Tarnfunktion) (3.1.3., 3.2.4., 5.1.1.).

4. Die Serosacuticula der Psocoptera erreicht bei den analysierten Arten eine Dicke von 5μ (Gesamtdurchschnittswert; n der Messungen: 94) (3.2.2.). Zur Verminderung der Schlüpfzeiten wird diese Lage — vermutlich durch die Tätigkeit der Pleuropodien — kurz vor Eröffnung der Eihüllen im Durchschnitt auf 40% ihrer ursprünglichen Dicke reduziert. Zusätzliche statistische Prüfmethoden (t-Test) erhärten mit hoher Signifikanz ($P < 0,1\%$) diesen Befund (3.2.3., Tab. 3).

5. Die (unbewiesene) Annahme vieler Autoren, Phthiraptera-Eier besäßen *keine* Serosacuticula, nur weil die betreffende Lage unterhalb des Chorion kurz vor dem Schlüpfen der Eilarve nicht an- oder aufgelöst wird, ist im Hinblick auf die anderen Paraneoptera kaum wahrscheinlich und bedarf erneuter Überprüfung (3.2.1.).

6. Im Gegensatz zu den jeweils mehrschichtigen äußeren Eihüllen (Chorion, Serosacuticula) ist die Embryonalcuticula (EC) einschichtig und besitzt bei den 5 untersuchten Arten eine Dicke von $0,35 \mu$ (Gesamtdurchschnittswert; n der Messungen: 59). Außer den bekannten Einstülpungen der EC in Stomodaeum und Proctodaeum ist die EC in den übrigen Körperbereichen durch $0,3$ bis $0,4 \mu$ dünne, bei Psocoptera und Phthiraptera bisher unbekannte Ligamente an der Larvalcuticula festgeheftet (3.3.1., Tab. 4).

7. Da bislang noch keine überzeugenden Funktionsmodelle bezüglich der EC-Differenzierungen (Eizähne, Chitinrinnen) vorliegen (3.4.), werden die einzelnen Schlüpfphasen von Phthiraptera und Psocoptera vergleichend analysiert (3.5.). Folgende Ergebnisse sind zu nennen:

- a. Phthiraptera-Eizähne befinden sich im Vertex-Bereich des Kopfes oberhalb des Cerebralganglion und sind höchstens zu geringfügigen — durch Blutdruckerhöhung bedingten — Vorwölbungen befähigt.
- b. Psocoptera-Eizähne können dagegen als frontale (Trogiomorpha) oder als clypeo-frontale Oviportoren (Troctomorpha, Psocomorpha) *aktive Eigenbewegungen* mit Hilfe der Fronsmuskeln *Ma*, *Mb*, *MC*₁₊₂, *MF* ausführen. Diese Muskeln arbeiten nach dem „Prinzip der embryonal vertauschten Arbeitsseiten“ (Abb. 2a, 3, 4, S. 31).
- c. Die Öffnungsmethoden der Trogiomorpha-Eizähne zeigen prinzipielle Unterschiede zu denjenigen der Troctomorpha und Psocomorpha; sie werden in Abschnitt 3.5.1. ausführlich geschildert.
- d. Psocoptera- und Phthiraptera-Embryonen besitzen zusätzliche EC-Differenzierungen in Gestalt paariger Einfaltungen, die funktionell als Kanäle beiderseits des Vorderkopfes den Einzahnbereich mit dem Mundraum verbinden. Die Funktion dieser hier „Chitinrinnen“ genannter Strukturen wird erstmals analysiert und für den gesamten Schlüpfakt der Eilarve als höchst bedeutsam erachtet. Als Flüssigkeits- und Luftzufuhrleitungen ermöglichen sie in Verbindung mit der Pharynxpumpe die vor dem Schlüpfen entscheidend wichtige Volumenvergrößerung des Embryo. Unterschiedlich ist die Öffnungsstrategie bezüglich der äußeren Eihüllen bei Phthiraptera und Psocoptera: bei den Phthiraptera liegt eine reine *Überdrucksprengung*, bei den Psocoptera dagegen eine *Schnitt-Drucksprengung* vor (3.5.2., 3.5.3., Tab. 5).
- e. In Abschnitt 3.5.2. werden Gründe für eine hier erstmalig aufgestellte Hypothese genannt, daß der bei den Anoplura ja fehlende Cibarialsklerit embryonal noch nachweisbar ist, gegen Ende des Schlüpfakts aber zusammen mit den Chitinrinnen und der EC abgestoßen wird.

8. Bei den Psocoptera wird eine von allen bislang untersuchten Paraneoptera abweichende Embryonalage festgestellt und als aussagestarke Synapomorphie dieser Ordnung erachtet (4.1., 4.2.).

9. Eine überzeugende Synapomorphie der Psocoptera ist auch die bereits vor der Umröllung (Katatrepsis) sichtbare medio-craniale Abknickung embryonaler Extremitäten im Bereich des Tibia-Femurgelenks, da alle anderen Paraneoptera-Embryonen in frühen Embryonalstadien normal caudad gerichtete Extremitäten besitzen (4.3., 4.4., Abb. 1b).

10. Berechnungen der relativen Chorion-Dicken von 39 Arten aus 36 Familien der Paraneoptera (berücksichtigte Taxa: Psocoptera, Phthiraptera, Heteroptera, Coleorrhyncha, Auchenorrhyncha, Psyllina, Aphidina) ergeben bei den Psocoptera ein im Vergleich zu den anderen Taxa durchschnittlich 16fach (!) dünneres Chorion. Zudem fehlen neben Mikropylen auch Aeropylen, weil das Chorion der Psocoptera offenbar hinreichend durchlässig für den notwendigen Gas- und Feuchtigkeitsaustausch auch ohne pylare Kanäle ist. Sowohl das äußerst zarte Chorion als auch die fehlenden pylaren Kanäle erweisen sich als abgeleitete Merkmale der Psocoptera (5.1.1., Tab. 2, 6). Dasselbe kann auch für ein besonderes Verhalten der Eilarve angenommen werden: Extremitäten und Abdomen bleiben während des Schlüpfakts weitgehend inaktiv, bedingt durch die in Kapitel 5.1.3. genannten morphologisch-anatomischen Besonderheiten.

11. Chitinleisten oder Zahnchenreihen an den embryonalen Köpfen der meisten Heteroptera und Auchenorrhyncha werden erstmalig mit den Chitinninnen der Psocoptera und Phthiraptera homologisiert (5.1.2.). Sollten sich diese Strukturen auch an Zoraptera-Embryonen nachweisen lassen, wäre die bislang umstrittene Stellung der Zoraptera im System der Paraneoptera geklärt, und das bisher etwa 83 000 Arten umfassende Taxon Paraneoptera befriedigender charakterisiert (5.1.2., 5.3.).

12. Die *Monophylie* der Ordnung Psocoptera wird in dieser Arbeit erstmalig nachgewiesen. Dieses Ergebnis ist insofern bedeutsam, weil die Psocoptera in Hinblick auf die über 30 Insektenordnungen offenbar das letzte Taxon sind, dessen Monophylie bislang noch nicht hinreichend belegt werden konnte (5.2.). Zwischen Phthiraptera und Psocoptera besteht ein *Schwestergruppenverhältnis* (5.3., Abb. 5).

Inhalt

1. Einleitung	4
2. Material und Methode	5
3. Ei- und Embryonalhüllen	6
3.1. Chorion	7
3.1.1. Oberflächendifferenzierungen	7
3.1.2. Aufbau	10
3.1.3. Funktion	11
3.2. Serosacuticula	13
3.2.1. Allgemeines, Literaturvergleich	13
3.2.2. Aufbau	14
3.2.3. Auflösung der Serosacuticula vor dem Schlüpfen	15
3.2.4. Funktion	16
3.2.5. Prinzipielle Unterschiede	17
3.3. Embryonalcuticula	18
3.3.1. Lage, Aufbau	18
3.4. Differenzierungen der Embryonalcuticula (EC)	19
3.4.1. Eizähne	19
3.4.2. Chitinninnen	21
3.4.3. Ähnlichkeiten der EC-Differenzierungen bei Psocoptera und Phthiraptera	22
3.5. Funktion der EC-Differenzierungen	22
3.5.1. Eizähne	23
3.5.2. Chitinninnen	32
3.5.3. Zusammenwirken der Hilfseinrichtungen	34
4. Embryo	35
4.1. Embryonallage im Ei	37
4.2. Vergleich mit Nachbargruppen	37
4.3. Haltung des Embryo und der Extremitäten	39
4.4. Vergleich mit Nachbargruppen	40
5. Diskussion	41
5.1. Merkmale von Ei und Embryo	41
5.1.1. Mikropylen, Chorion	41
5.1.2. Chitinninnen	44
5.1.3. Verhalten beim Schlüpfen	46
5.2. Andere bislang genannte Merkmale	47
5.3. Die erarbeiteten Merkmale im System der Paraneoptera; Psocoptera als monophyletische Gruppe	49
6. Verzeichnis der Abkürzungen	52
7. Literatur	53

1. Einleitung

Obwohl sich HERMANN WEBER und seine Schüler über mehr als drei Jahrzehnte mit beispielhafter Intensität den Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera) und deren Nachbargruppen gewidmet und dabei eine Fülle grundlegender Ergebnisse erarbeitet haben, blieben die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge, vor allem diejenigen höherer Taxa umstritten. Zum einen geriet das Beziehungsnetz der Merkmale WFBERS und seiner Schüler, ausgelegt auf hohe punktuelle Genauigkeit in *niederen*

Taxa, zwangsläufig im Ordnungs- und Unterordnungsniveau zu weitmaschig (hätte man es dichter knüpfen wollen, wäre ein Vielfaches an Mitarbeitern vonnöten gewesen). Zum anderen mußten phylogenetische Deutungsversuche unverbindlich, oder mehr noch umstritten bleiben, weil Gesamtähnlichkeiten zweier oder mehrerer Taxa zwar konstatiert, diese aber in nicht ausreichendem Maße auf ihren Merkmalscharakter hin untersucht wurden.

Hierbei ist das Herausarbeiten begründbarer Unterscheidungen in ursprünglich, mehrfach oder einmalig entstandene Merkmale gemeint, wie sie in HENNIG's Prinzip gefordert werden (HENNIG 1966, 1969, HENNIG & SCHLEE 1979, SCHLEE 1971). Nur einmalig entstandene (gemeinsame) Merkmale, die (Syn-)Apomorphien, sind danach relevante Indizien für die monophyletische Herkunft eines Taxons.

Genau hier sind aber die entscheidenden Erschwernisse bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen innerhalb der Psocodea begründet: Während die Phthiraptera (Tierläuse im weiteren Sinne) durch eine große Anzahl von Synapomorphien gekennzeichnet sind (KÖNIGSMANN 1960), behielten die Psocoptera (Staub-, Rinden- oder Bücherläuse) mehr die ursprünglichen Lebensgewohnheiten der gemeinsamen Stammgruppe bei. Morphologisch-anatomische Veränderungen bei den Phthiraptera erfaßten Kopf, vor allem aber Thorax, Extremitäten, Abdomen und waren so tiefgreifend, daß sich bei der Suche nach der Schwestergruppe der Phthiraptera unter den zahlreichen bekannten Merkmalen *keinerlei* Anhaltspunkte ergaben (nähere Ausführungen hierzu siehe Kapitel 5.2.).

Das gleiche gilt für morphologisch-anatomische Besonderheiten *innerhalb* der Psocoptera, deren phylogenetische Relevanz sich häufig erst beim direkten Vergleich mit den Nachbargruppen erschließt. Verständlich deshalb, wenn bislang die monophyletische Entstehung der Psocoptera noch umstritten ist.

Die vorliegende Arbeit versucht, diesen letzten Punkt einer Klärung näher zu bringen. Sie ist Teil einer Reihe von Untersuchungen über die Phylo-Genese dieser Insektenordnung, die mit dem erstmaligen Nachweis monophyletischer Entstehung der Psocodea (Psocoidea) anhand besonderer Merkmale an der Fühlergeißel begann (SEEGER 1975) und nunmehr mit der Analyse von Besonderheiten an schlüpfreifen Eiern und Embryonen von Psocoptera fortgesetzt wird.

2. Material und Methode

Die intensiv untersuchten Psocoptera-Arten

<i>Lepinotus patruelis</i> Pearman 1931	(U.-O. Trogiomorpha),
<i>Psyllipsocus ramburii</i> Sélys-Longchamps 1872	(U.-O. Trogiomorpha),
<i>Prionoglaris stygia</i> Enderlein 1909	(U.-O. Trogiomorpha);
<i>Liposcelis bostrychophilus</i> Badonnel 1931	(U.-O. Troctomorpha);
<i>Ectopsocus meridionalis</i> Ribaga 1904	(U.-O. Psocomorpha)

wurden im Freiland (*Prionoglaris*, *Liposcelis*, *Ectopsocus*) und in Kellern von Häusern (*Lepinotus*, *Psyllipsocus*) in der Nähe von Ludwigsburg (Württemberg) und in der Westpfalz (Nähe Pirmasens) gesammelt. Zuchten fanden in 10 cm hohen, 7 cm breiten, mit Fließpapier und Platanenrinde versehenen Glasbehältern statt¹⁾. In den Zuchtgefäßen sorgte je ein 5 cm hohes und 2 cm breites, mit Watte und destilliertem Wasser gefülltes Glasröhrchen für ausreichende Luftfeuchtigkeit. Die regelmäßig abgesammelten, in Carnoy fixierten und in 75%igem Alkohol aufbewahrten Eier wurden unter dem Stereomikroskop bei Dunkelfeldbeleuchtung untersucht und reife Eier, feinst-präparativ vom häufig undurchsichtigen Chorion und den extracho-

¹⁾ Außer *Prionoglaris stygia* alle genannten Arten.

ritional Inkrustierungen befreit, zu Glycerin- oder „Euparal“-Präparaten verarbeitet. Hierbei mußte die Anzahl präparierter Eier, bedingt durch die Klein- und Zartheit der Objekte, zwangsläufig besonders hoch sein (bis 100 Eier pro Art).

Die eigentlichen morphologisch-anatomischen Untersuchungen fanden bei höchsten (licht-)mikroskopischen Vergrößerungen statt; mangelnde Anfärbbarkeit der In-toto-Objekte wurde mit Hilfe verschiedener mikroskopischer Untersuchungsmethoden ausgeglichen (Durch- und Schrägllicht, polarisiertes Licht, UV-Fluoreszenz), die eine genügend hohe Beobachtungsgenauigkeit gewährleisten. Gewiß, das Herstellen und Färben von Schnitten hätte in Einzelfällen möglicherweise eine höhere Beobachtungspräzision erlaubt. Abgesehen vom dann sehr hohen zusätzlichen Zeitaufwand ging es hier jedoch um die Analyse grundsätzlicher konstruktiver Elemente (Großgruppenmerkmale), bei denen Art-, Gattungs- oder Familienunterschiede, wie sie von Fall zu Fall vorliegen mögen, wohl zur Kenntnis genommen, danach aber bewußt ausgeklammert wurden und sehr wünschenswerten weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben mußten.

Herrn Dr. K. W. HARDE, Ludwigsburg, danke ich für Alkoholmaterial von *Haematopinus suis* L. (Anoplura) und anderer Vertreter der Phthiraptera; Herrn F. HELLER, Ludwigsburg, für lebende *Liposcelis bostrychophilus* aus einer Insektensendung von Herrn Dr. F. SCHÄUFFELE aus Nioka, Zaire, die sich als sehr geeignete Labortiere erwiesen²⁾. Herrn Dr. C. N. SMITHERS, Sydney, danke ich für zahlreiche, teilweise schwer beschaffbare Separate und Herrn Dr. B. HERTING, Ludwigsburg, für Mithilfe bei der Übersetzung englischer Textteile.

3. Ei- und Embryonalhüllen

Abgesehen von Einzelangaben einiger früherer Autoren faßt PEARMAN (1927, 1928) den damals bereits überraschend hohen Kenntnisstand über äußere Gestalt (und deren Beschaffenheit) von Eiern verschiedener Psocoptera-Arten erstmals zusammen. Er wird zunehmend ergänzt durch Arbeiten von WEBER (1931, 1936, 1939), JENTSCH (1939), SÖFNER (1941), SOMMERMAN (1943a, b, c, 1944), BROADHEAD et al. (1944), BROADHEAD (1947), MEDEM (1951), wobei sich die Schwerpunkte der Untersuchungen mit den Arbeiten von GOSS (1952, 1953, 1954) mehr und mehr auf den Embryo konzentrierten. Danach stellt man eine abnehmende Neigung der Bearbeiter, sich detailliert mit Eihüllen und Embryonen der Psocoptera zu beschäftigen fest, da die Studien von MOCKFORD (1957), BROADHEAD et al. (1960), BROADHEAD (1961), EERTMOED (1966), NEW (1968, 1969), FAHY (1973) sich fast nur mit der Bionomie (und Autökologie) hauptsächlich der Larvenstadien der Psocoptera befassen. Bis heute sind also keine grundsätzlich neuen Befunde auf mehr embryologischem Bereich erarbeitet worden.

Alle Autoren bestätigen jedoch bei Staubläusen das völlige Fehlen von Mikropylen, Eideckeln und -stielen sowie größerer Chorion-Anhänge, wie sie bei den Phthiraptera auftreten können (Übersicht bei WEBER 1969).

Ohnehin fehlen im Grundplan Oberflächendifferenzierungen an Eiern von Vertretern der Psocoptera-Unterordnungen Troctomorpha und Psocomorpha, was auch SMITHERS (1972) richtig feststellt. Ihre Eier sind ganz glatt und strukturlos, wenn man sie von sekundären Krusten-, Tarn- und Schutzhüllen befreit (Analsekrete, Kottröpfchen oder Gespinnste). Abweichend hiervon beobachtete Oberflächenstrukturen an Psocomorpha-Eiern treten vereinzelt bei den Caeciliidae (PEARMAN

²⁾ Die Körperlängen der afrikanischen Individuen erwiesen sich im Durchschnitt um 80 μ größer als die für einheimische Populationen angegebenen Werte (GÜNTHER 1974). Ähnliches gilt für die Kopfbreiten und -längen. Die sonstigen Merkmale stimmen selbst in subtilen Einzelheiten mit europäischen Populationen überein. Autökologische Daten dieser parthenogenetischen Art geben BROADHEAD et al. (1944) und SPIEKSMAN et al. (1975).

1928, NEW 1969; *Caecilius fuscopterus*: Knopfmuster) und Lachesillidae auf (PEARMAN l.c., SOMMERMAN 1943a; *Lachesilla pedicularia*: Runzeln; *L. nubilis*: Kamm und gewisse Netzung). Die Angabe PEARMAN's (l.c.), *Peripsocus*-Eier seien „rauh“, die auch SMITHERS (1972) zitiert, bezieht sich wohl eher auf die umgebende Inkrustierung, als auf die eigentliche Eioberfläche. Die leider in dieser Hinsicht recht detailarme Bemerkung von NEW (1969), auf Laubwerk lebende englische Psocopteren (Gattungen: *Trichopsocus*, *Ectopsocus*, *Stenopsocus*, *Graphopsocus*) hätten schwache hexagonale Netzmuster, widersprechen den Befunden von BROADHEAD et al. (1960), SOMMERMAN (1943c), PEARMAN (l.c.) und eigenen Beobachtungen. Sie besitzen daher wenig Überzeugungskraft.

Oberflächenstrukturen zeigen, soweit bekannt, durchweg nur die Eier von Mitgliedern der Unterordnung Trogiomorpha. Dabei wurde bisher außer acht gelassen, daß man zwischen echten und unechten Chorion-Differenzierungen unterscheiden muß.

3.1. Chorion

3.1.1. Oberflächendifferenzierungen

Echte, das heißt im Chorion selbst liegende Strukturen, beschreibt PEARMAN (1927: 108) bei *Pteroxanium kelloggi* Ribaga (Lepidopsocidae): er fand einen ventral vom vorderen Eipol bis über die Mitte verlaufenden, aus zwei lamellosen Auswüchsen des Chorion gebildeten Kamm und eine rosettenähnliche Erhebung ventrad am hinteren Eipol. BROADHEAD (1961) beobachtete bei *Psoquilla marginepunctata* Hagen (Psoquillidae) sogar drei Längskämme (einen medianen und zwei laterale) welche kurze Zähnchen tragen.

Kleinere Anhänge entdeckte ich auch bei *Prionoglaris stygia*, wo sich am hinteren Eipol, auf der dem Substrat abgewandten (Ventral-)Seite des Eies, ein Feld von durchschnittlich 6, in Ansicht von oben Y-förmigen Mikro-Häkchen (Länge 4 μ , Breite 10 μ , Höhe 3 μ) unbekannter Funktion befindet (Abb. 1a HF).

Diese bislang bekannten Fälle machen wahrscheinlich, daß auch bei Eiern noch nicht untersuchter Trogiomorpha-Arten ähnliche Mikrostrukturen nicht auszuschließen sind.

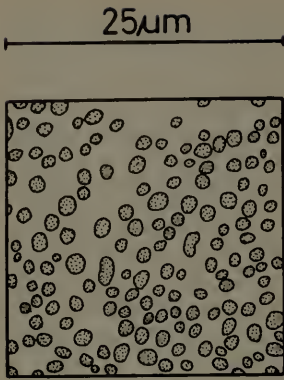
Meines Wissens existieren keine Literaturangaben über winzige, aber möglicherweise als echte Chorion-Strukturen einzuordnende Mikrotuberkeln (Knötchen), die ich bei drei untersuchten Arten, nämlich *Lepinotus patruelis* (Trogiidae), *Psyllipsocus ramburii* (Psyllipsocidae) und *Prionoglaris stygia* (Prionoglarididae), also Vertretern dreier Familien (von insgesamt 5) der Trogiomorpha nachweisen konnte. Auch bei den hier nicht untersuchten beiden Familien dürften sie wohl zu erwarten sein.

An *Prionoglaris*-Eiern sind diese Strukturen am besten zu erkennen und besetzen hier mit Ausnahme der unmittelbar dem Substrat zugewandten (Kontakt-)Seite des Eies die gesamte Oberfläche (Abb. 1c). Im Querschnitt haben sie eine Größe von 0,5—1,5 μ (Abstände voneinander: 0,2—1,2 μ), sind kreisrund, elliptisch oder nierenförmig. Ihre Höhe beträgt durchschnittlich 0,60 μ \pm 0,15 (Extreme: 0,4—1,0 μ).

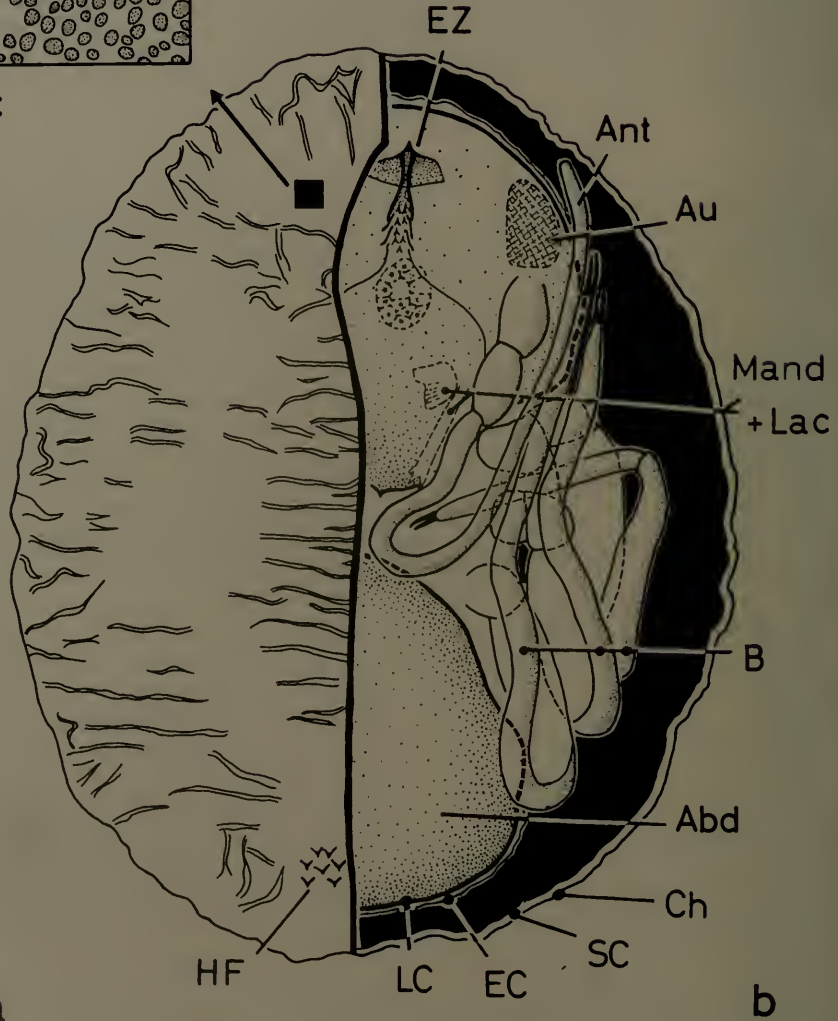
Lepinotus besitzt kleinere, im Durchschnitt 0,5 μ hohe Mikrotuberkeln; bei *Psyllipsocus ramburii* liegen Querschnitte und Höhen dieser Mikrodifferenzierungen des Chorion um 0,2 μ und darunter. Sie sind damit (licht-)optisch gerade noch erkennbar.

Mit Ausnahme dieser eben erwähnten (und möglicherweise noch nicht bekannten anderen) Fällen vom Auftreten echter Chorion-Strukturen an Psocopteren-Eiern, scheinen in allen übrigen Differenzierungen der Eioberfläche bei Trogiomorpha *unechte* Chorion-Bildungen vorzuliegen.

P. stygia Ei, Embryo



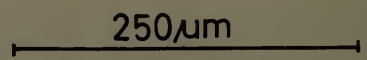
c



1

a

b



Solche scheinbaren Strukturen des Chorion sind die bekannten Längsfurchen sowie die reihigen (teilweise hexagonalen) Vertiefungen (Beispiele: *Pteroxanium kelloggi*, *Trogiom pulsatorium*, *Cerobasis guestfalica*, *Lepinotus inquilinus*, *L. patruelis*, *Psocquilla marginepunctata*) und kleinen papillösen, querreihig angeordneten Erhebungen (*Psyllipsocus ramburii*) oder unregelmäßigen Querfurchen (*Prionoglaris stygia*).

Bei eingehender Analyse von Eihüllen der zur Verfügung stehenden Trogiomorpha-Eiern, ergaben sich nämlich zum einen erstaunlich geringmächtige Stärken des Chorion, durchweg etwa im $0,5 \mu$ -Bereich, (gleiches gilt übrigens auch für Troctomorpha und Psocomorpha). Zum anderen weisen sehr kleine Standardabweichungen und Extreme auf außerordentlich *gleichmäßige Dicken* des Chorion hin, was aus Serien von Dickenmessungen in verschiedenen Bereichen des Eies einerseits und bei Eiern verschiedener Reifegrade andererseits hervorgeht (Tab. 1). Damit ist evident, daß Längsfurchen, reihige Vertiefungen oder papillöse Erhebungen kaum ausschließlich vom Chorion selbst verursacht werden können. Sie müssen vielmehr auch durch darunterliegende Eihüllen bedingt sein (Kapitel 3.2.). Nur sie besitzen die erforderlichen Wandstärken zur Bildung der genannten Skulpturen, nämlich die mindestens 10fach größeren Dimensionen, als die maximalen Chorion-Dicken.

Tabelle 1. Durchschnittliche Chorion-Dicken, Standardabweichungen und Extreme der Eier 5 verschiedener Psocoptera-Arten.

Table 1. Average thickness of the chorion of 5 different Psocoptera species, with standard deviation, range, and number of observations.

Art	Choriondicke (ohne Mikro- tuberkeln) μ	Extreme μ	n- Messungen
<i>Lepinotus patruelis</i>	0,57 \pm 0,14	0,4/1,0	24
<i>Psyllipsocus ramburii</i>	0,43 \pm 0,08	0,3/0,7	34
<i>Prionoglaris stygia</i>	0,50 \pm 0,10	0,4/0,8	24
<i>Liposcelis bostrych.</i>	0,64 \pm 0,22	0,3/1,1	17
<i>Ectopsocus merid.</i>	0,30 ³⁾ \pm 0,06	0,2/0,4	8

³⁾ Eine hier möglicherweise vorliegende, deutlich unter $0,2 \mu$ dicke Außenanlage blieb in diesem Wert unberücksichtigt.

Abb. 1 a—c. *Prionoglaris stygia* Endl.; Ei, reifer Embryo. — (a) Scheinbare Chorion-Strukturen (unregelmäßige Querfurchen) auf der Ventral-Seite des Eies. Bei dem Häkchenfeld HF handelt es sich dagegen um echte chorionale Strukturen. — (b) Auf der Dorsal-Seite liegender Embryo mit kopfwärts gefalteten Extremitäten. Abweichend von den übrigen Psocoptera sind bei *Prionoglaris* auch die Antennen zum Kopf hin abgebogen. — (c) Vermutlich chorionale Mikrostrukturen auf der Eioberfläche. Die Größe der in (c) dargestellten Fläche entspricht dem schwarzen Quadrat in (a). — *Abkürzungen* siehe Kapitel 6.

Fig. 1 a—c. *Prionoglaris stygia* Endl.; egg, mature embryo. — (a) False chorionic structures (irregular transversal folds) on the ventral side of the egg. The area of small hooks HF is a true chorionic structure. — (b) Embryo lying on the dorsal side with the appendages bent cranial. Contrary to all other Psocoptera the antennae, too, are directed forward in *Prionoglaris*. — (c) micro structures presumably formed by the chorion on the surface of the egg. The size of the area, shown in (c), corresponds to the black square in (a). — *Abbreviations* see chapter 6.

Die durchschnittlichen Chorion-Stärken der untersuchten Arten sind in Tab. 1 aufgelistet. Dabei sei erwähnt, daß geringe Abweichungen in den Meßreihen unterschiedlich reifer Eier innerhalb einer Art vorhanden sind, sich aber aufgrund durchgeführter statistischer Überprüfungen (t-Test) als zufalls- und/oder ablesungsbedingt herausstellten. Es konnten daher alle Messungen an einer Art auch jeweils zu einem Wert zusammengefaßt werden.

Abschließend läßt sich sagen, daß das Chorion der Psocoptera viel zu dünn ist (0,5 μ -Bereich), um größer dimensionierte Skulpturierungen (im 5- bis 10 μ -Bereich) auszubilden. Die sehr gleichmäßigen Chorion-Stärken bestätigen diesen Befund. Generell müssen deshalb fast alle größerflächigen Strukturen, die bislang ausschließlich dem Chorion zugeschrieben wurden, bei den Psocoptera von anderen, tiefer liegenden und wesentlich dickeren Eihüllen verursacht werden.

3.1.2. Aufbau

Bei vielen Insekteiern ist ein mehrschichtiges Chorion, welches ja vom Follikel-epithel sezerniert wird, bekannt (GOUIN 1962). So scheint beispielsweise bei den Phthiraptera meist die Differenzierung in ein inneres Endo- und ein äußeres Exochorion vorzuliegen (GROSS 1905, SCHÖLZEL 1937, WEBER 1969). Andere Insekteier besitzen außen häufig noch ein sogenanntes Extrachorion, das, soweit es von einem im Ovidukt entstehenden Sekret gebildet wird, als Knötchenbildende, hygroskopische Schicht dem Exochorion *dicht* aufliegt. Die Knötchen bilden sich erst nach Eiablage durch Zusammenziehen des Extrachorion (KAESTNER 1972). Stattdessen können aber auch andere Schichten verschiedener Herkunft, so beispielsweise Zementlagen auftreten. COBBEN (1968) hat deshalb wohl recht, wenn er statt von Extrachorion richtiger von „suprachorionic layers“ spricht, um nicht den Anschein homologer Entstehung dieser Außenschichten in den verschiedenen Gruppen zu erwecken. Ähnliche Vorsicht hält er beim Gebrauch der Termini „Exo“- und „Endochorion“ für angebracht.

Bei den Psocoptera sind mir keine Untersuchungen über den Feinbau des Chorion bekannt, was in Anbetracht der außerordentlich geringen Dicken dieser Schicht, verbunden mit stark erschwerter Unterscheidbarkeit ihrer Einzelelemente nicht verwunderlich ist. Auch meine Beobachtungen sollten in diesem Punkt mehr als vorläufige Mitteilungen angesehen werden. Ohnehin sind gesicherte Erkenntnisse erst von elektronenmikroskopischen Analysen und größeren Anzahlen untersuchter Arten zu erwarten.

Trogiomorpha: Lichtoptisch sind zwei Chorion-Zonen unterscheidbar. Die basale Schicht, um 0,5 μ dick, erscheint hellgelb und lichtmikroskopisch völlig homogen. Außen ist eine aus Mikrotuberkeln (Knötchen) bestehende, etwa 0,20 bis 0,55 μ starke, *eng* aufliegende Schicht erkennbar, die an ein sogenanntes „Extrachorion“ erinnert. Ein Indiz für diese Annahme könnte das Fehlen der Knötchen an der Substrat-Kontaktzone (*Prionoglaris*) sein, wo ein Festheften eines möglichen Oviduktsekrets an der Unterlage hier wahrscheinlich, und die Knötchenbildung daher unterdrückt wäre.

Liposcelis bostrychophilus (Troctomorpha): Hier liegt mit durchschnittlich 0,65 μ die größte Chorion-Stärke aller hier untersuchten Arten vor. Die glatte Oberfläche erscheint im Querschnitt andeutungsweise als 0,2 μ dünne, gelblich gefärbte Lage. Darunter befindet sich eine etwa 0,4–0,5 μ dicke, stärker lichtbrechende, bernsteingelbe Innenschicht. Ganz außen liegt ein dünner, nur *locker* mit dem Chorion verbundener Film vor, von dem BRAODHEAD et al. (1944) meinen, er entstamme entweder dem Ovidukt oder den Ovariolen („Extrachorion“?). Da er aber nur *locker* dem eigentlichen Chorion aufliegt, muß erneut die Möglichkeit

überprüft werden, ob es sich nicht doch um ein Analsekret handelt. Unwahrscheinlich wäre dies nicht.

Ectopsocus meridionalis (Psocomorpha): Das mit $0,3\ \mu$ äußerst dünne Chorion ist schwach bernsteinfarben und stärker lichtbrechend. Nicht auszuschließen ist das Vorhandensein einer deutlich unter $0,2\ \mu$ dünnen, kaum lichtbrechenden eng aufliegenden glatten Außenlage.

Unter den bereits gemachten Vorbehalten erscheint die Arbeitshypothese vertretbar, in den beiden letztgenannten Fällen das Vorliegen eines Exo- und Endochorion anzunehmen, was dann den Verhältnissen bei den Phthiraptera entsprechen würde.

Vorausgesetzt also, diese Befunde sind richtig und der Aufbau des Chorion innerhalb der Unterordnungen ändert sich nicht grundsätzlich, könnte ein prinzipieller Unterschied zwischen Trogiomorpha einerseits („Extrachorion“ + einschichtiges Chorion) und Trocto-, Psocomorpha andererseits (zweischichtiges Chorion) konstatiert werden.

3.1.3. Funktion

Die wohl unbestrittenen wesentlichen Funktionen des Chorion liegen darin, das Ei vor mechanischen Einwirkungen und insbesondere vor Austrocknung zu schützen, dabei aber den lebensnotwendigen Gasaustausch (Atmung) zu gewährleisten. Es ist deshalb sicher richtig, daß man die Dicke des Chorion als Maß für seine schwache oder starke Schutzwirkung ansehen kann.

Innerhalb der (Groß-)Gruppen vergleichbare Werte erhält man durch das Ermitteln der Verhältniszahl Chorion-Dicke zu Eibreite, ausgedrückt in Prozent. Tab. 2 zeigt die Werte der von mir untersuchten Psocoptera-Eier im Vergleich zu einigen Vertretern der Phthiraptera. Angesichts nahester Verwandtschaft beider (Psocoptera + Phthiraptera bilden eine monophyletische Gruppe; cf. SEEGER 1975), sind die durchschnittlich 18fach (!) geringeren relativen Chorion-Dicken bei den Psocoptera (Extreme: 5fach bis 42fach!) nicht nur überraschend dünn; sie dokumentieren eindrucksvoll die nahezu fehlende Schutzwirkung des Chorion bei Psocoptera gegenüber den Phthiraptera (siehe auch Tab. 6).

Unter funktions-ökologischen Gesichtspunkten verdienen daher die zusätzlichen, außerchorionalen Hüllen bei dem größten Teil der Psocoptera-Eier (Troctomorpha, vor allem aber Psocomorpha) besondere Aufmerksamkeit. Diese Überzüge werden vom Weibchen während oder kurz nach der Eiablage *lose* auf das Chorion aufgebracht und entstammen durchweg nicht dem Genitaltrakt. Entweder sie werden als Krustenhüllen aus Sekreten des Enddarms gebildet und dabei meist auch mit Kotteilchen vermischt, oder sie sind als Gespinstfäden Produkte der dorsalen Labialdrüsen (WEBER 1931). Beide Methoden können von den verschiedenen Arten für sich angewandt oder kombiniert werden.

Es liegt auf der Hand, in den zusätzlichen Überzügen akzessorische Schutzvorkehrungen zu sehen. Diese haben angesichts des geringen Schutzes des Eies durch das Chorion einen Teil seiner Funktionen übernommen. Nicht uninteressant ist dabei die Frage, *worin* wohl der hauptsächliche ökologische Vorteil der zusätzlichen Hüllen besteht.

Möglicherweise läßt sich die Frage anhand ökologischer Habitat-Präferenzen der Trogiomorpha eingrenzen. Die Eier dieser Arten besitzen einerseits ja keine zusätzliche Hüllen (vom „Extrachorion“ anderer Herkunft abgesehen), andererseits bewohnen Imagines und Larven vorwiegend Habitate mit relativ hoher Luftfeuchtigkeit und /oder geringer Luftzirkulation, wo auch die Eier abgelegt werden: Stein- und Rindenunterseiten, Nester, Höhlen, feuchte Wohnungen und Keller; Habitate

Tabelle 2. Durchschnittliches Verhältnis von Choriondicke zu Eidurchmesser in % einiger Psocoptera- und Phthiraptera-Arten (Phthiraptera-Werte aus WEBER 1969).

Table 2. Average relation (in %) of the thickness of the chorion to the diameter of the egg in various species of Psocoptera and Phthiraptera (the data for Phthiraptera are cited from the paper of WEBER 1969).

Art	Choriondicke: Eidurchmesser in %	Anzahl der Messungen (n)	
PSOCOPTERA	<i>Lepinotus patruelis</i>	0,23	35
	<i>Psyllipsocus ramburii</i>	0,17	52
	<i>Prionoglaris stygia</i> (Trogiomorpha)	0,10	29
	<i>Liposcelis bostrychophilus</i> (Troctomorpha)	0,33	27
	<i>Ectopsocus meridionalis</i> (Psocomorpha)	0,13	17
	<i>Gonocephalus latus</i> <i>Trichodectes medis</i> (Ischnocera)	2,3 5,0	
PHTHIRAPTERA	<i>Eomenacanthus stramineus</i>	1,8	
	<i>Gyropus ovalis</i>	1,0	
	<i>Trimenopon hispidum</i> (Amblycera)	3,5	
	<i>Pediculus humanus</i> (Anoplura)	2	
<i>Haematomyzus elephantis</i> (Rhynchophthirina)	8		

also, die keineswegs frei von (Ei-)Räubern, wohl aber mit geringen Austrocknungsrisiken behaftet sind.

Ich glaube deshalb, daß die zusätzlichen Eihüllen bei Troctomorpha- und Psocomorpha-Eiern hauptsächlich als wirkungsvolle Verdunstungssperre und weniger als Tarnung oder Schutz vor Feinden fungieren, da die Eier dieser Arten auch an Orte mit geringerer relativer Luftfeuchtigkeit abgelegt werden. Berichte in der Literatur und eigene Beobachtungen, wonach Krusten und Gespinste kaum wesentliche Hindernisse für Eiräuber (eigene Artgenossen, Mymariden, Wanzen, Milben) darstellen (WEBER 1936, NEW 1971), erhärten diese Annahme.

Hinzu kommt, daß der physiologische Vorteil von sehr geringen Chorion-Dicken ja ganz offensichtlich in der *atmungsaktiven* Oberfläche des *gesamten* Eies besteht. Hierin muß die Erklärung gesucht werden für das bei Insekten unübliche Fehlen von Aeropylen. Die Eier der Psocoptera vermögen direkt durch die eigentlichen Eihüllen hindurch zu atmen.

3.2. Serosacuticula

3.2.1. Allgemeines, Literaturvergleich

Dicht unterhalb des Chorion befindet sich bei reifen Psocoptera-Eiern eine Membran von unterschiedlicher Mächtigkeit, deren Bezeichnung und Herkunft umstritten ist.

Einerseits wird sie von den meisten Bearbeitern der Phthiraptera (GROSS 1905, SIKES et al. 1931, SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939, 1969) als Dotterhaut bezeichnet. Dasselbe meint SOMMERMAN (1943a, b, c, 1944) bei den Psocoptera.

Wäre diese Bezeichnung richtig, müßte die fragliche Membran eine Abscheidung des Keimhautblastems (Periplasma) sein. Diesen Nachweis führt aber keiner der genannten Autoren durch. Andererseits stellten SLIFER (1937) bei *Melanoplus* (Orthoptera), COBBEN (1968) bei Heteroptera und MÜLLER (1951) bei Zikaden (Auchenorrhyncha) fest, daß diese Membran von der Serosa abgeschieden wird.

Sie muß daher auch *dann* als Serosacuticula bezeichnet werden, wenn sie kurz vor dem Schlüpfen der Eilarve *nicht* von den Pleuropodien aufgelöst wird, wie das zum Beispiel bei den Odonaten der Fall ist (ANDO 1962).

In diesem Sinne problematisch ist die Äußerung WEBER's (1969), wenn er meint, es läge nur dann eine Serosacuticula vor, wenn sie im letzten Reifestadium des Eies ganz oder teilweise eingeschmolzen wird. Seine Schlußfolgerung, bei Phthiraptera allgemein und bei reifen *Haematomyzus*-Eiern speziell sei die Membran unterhalb des Chorion als Dottermembran und nicht als Serosacuticula anzusprechen, weil sie nicht auf- oder angelöst wird, bedarf der Überprüfung.

Mir erscheint die Auffassung, daß auch bei den Phthiraptera zusätzlich eine Serosacuticula vorliegt, einleuchtender. Vielleicht wird ihre Dicke vor dem Schlüpfen nur deswegen nicht vermindert, weil sie von vornherein so dünn — was Phthiraptera-Bearbeiter auch ausdrücklich bemerken — ist, daß sie den Eizähnen keinen bedeutenden Widerstand beim Schlüpfen entgegensetzt. Da aber außerdem bei allen Eiern der Tierläuse ein durch Innendruck der schlüpfenden Larve absprengbarer Chorion-Deckel vorhanden ist, müssen die Eizähne *nur* die Serosacuticula, nicht aber, wie bei vielen anderen Insekten einschließlich der Psocopteren, auch noch das Chorion durchdringen.

Unter der Voraussetzung, daß diese Vorstellungen richtig sind, bleibt die dann offene Frage, was bei den Phthiraptera im Verlauf der Embryonalentwicklung mit der Dottermembran (membrana vitellina) geschieht. Möglicherweise erfährt sie ein ähnliches Schicksal, wie es SLIFER & SEKHON (1963) für die Dottermembran bei *Melanoplus* festgestellt haben. Nach diesen Autoren soll sie, etwa zum Zeitpunkt der Segmentausbildung, mit der entstehenden Serosacuticula verschmolzen und in deren Außenseite inkorporiert werden. Wahrscheinlich gilt dies auch für die Paraneoptera.

Was die Psocoptera betrifft, scheinen bezüglich der Serosacuticula die Verhältnisse klarer zu sein. Bislang haben sich zwei Autoren — FERNANDO (1934) und GOSS (1952, 1953, 1954) — mit der Embryologie der Psocoptera beschäftigt. FERNANDO untersuchte die vivipare Art *Archipsocopsis fernandi* Pearman (Psocomorpha), eine der wenigen bisher bekannten lebendgebärenden Psocopteren-Arten. Seine Ergebnisse sind, da er einen Sonderfall erörtert, für die Gesamtgruppe nicht repräsentativ und im übrigen, wie SCHÖLZEL schon 1937 nachweist, veraltet und leider kaum präzise.

Nach den eingehenderen Untersuchungen von GOSS (l. c.) an *Liposcelis divergens* (= *bostrychophilus* Badonnel) wird eine Membran ungefähr 40 bis 45 Stunden nach der ersten Teilung (Zuchttemperatur: 31 °C), also bereits weit vor der Aus- oder Umrollung (Katatrepsis) von der Serosa sezerniert.

Daß diese Membran, nach anfänglichem raschen Dickenwachstum auf etwa 2 μ , im Verlauf der fortgeschrittenen Blastokinese ihre endgültige Lage unter dem

Chorion erreicht, kann Goss' Ausführungen leider nur indirekt entnommen werden. Seine Beschreibung vom Feinbau der fraglichen Membran erhellt aber, wie auch eigene Untersuchungen zweifelsfrei belegen, daß es sich hier um eine echte Serosacuticula handeln muß.

3.2.2. Aufbau

Goss (1953: 171) bemerkte nämlich an der betreffenden Membran von *Liposcelis bostrychophilus* eine bezeichnende Schichtstruktur und unterscheidet drei Hauptlagen, die im wesentlichen gleich stark seien.

Vergleicht man die Serosamembranen der hier untersuchten 5 Arten, dann stellt man in der Tat bei *Liposcelis* eine klare Lamellierung dieser Cuticula fest, die allerdings bei den anderen Arten weit weniger deutlich ausfällt. Auf der Suche nach Großgruppenmerkmalen stößt deshalb der Versuch einer Homologisierung der Hauptlamellen durch die Großgruppen hindurch auf prinzipielle Schwierigkeiten, weil die Dicken der Einzellagen einerseits vom jeweiligen Entwicklungsstadium des Embryo abhängig sind (siehe unten). Erschwernisse ergeben sich zum anderen durch das Vorhandensein von weiteren Feinstlagen, die eine exakte Zuordnung zur einen oder anderen Hauptlamelle verhindern. Solange aber keine typischen, feinstrukturellen Unterschiede im Aufbau der Hauptlagen erkannt werden können — was wegen ihrer geringen Größe nur mit dem Elektronenmikroskop möglich wäre — ist bei diesen Untersuchungen lediglich die recht grobe Angabe der Hauptlagen, ferner die der Gesamtdicke der Serosacuticula sinnvoll.

Trogiomorpha: Verallgemeinert können bei den drei untersuchten Trogiomorpha-Arten zwei Hauptlagen erkannt werden, eine mächtigere Außenschicht, die sichtbar aus weiteren Feinstlamellen aufgebaut ist, und eine 5- bis 20fach dünnere Innenlage. Die Dicken der Serosacuticula betragen bei *Lepinotus patruelis* im Durchschnitt $11,3 \mu \pm 4,4 \mu$ ($n = 13$, Extreme: $6,6/19,5 \mu$), bei *Psyllipsocus ramburii* $2,2 \mu \pm 1,5 \mu$ ($n = 12$, Extreme: $0,2/5,3 \mu$) und bei *Prionoglaris stygia* $3,2 \mu \pm 0,5 \mu$ ($n = 12$, Extreme: $2,5/4,1 \mu$). Auffallend ist die 4- bis 5fach größere Dicke der SC (= Serosacuticula) bei *Lepinotus* im Vergleich zu *Psyllipsocus* und *Prionoglaris*. Sie ist unter anderem bedingt durch die Besonderheit von *Lepinotus*, in der auffallenden Spitze am vorderen Eipol (die möglicherweise allen Vertretern der Atropetae eigen ist, denjenigen der Psocatropetae aber fehlt) eine besonders mächtige SC auszubilden.

Liposcelis bostrychophilus (Troctomorpha): Goss' Befunde vom Vorhandensein dreier Hauptlagen der SC bei *Liposcelis* können auch von mir bestätigt werden. Nach meinen Meßergebnissen zeigte sich jedoch, daß die mittlere der drei Schichten nicht gleichstark, sondern im Durchschnitt 3mal so mächtig wie die untere und obere Lamelle ist und zudem noch Feinstlamellierung aufweist. Die größten gemessenen (Gesamt-)Stärken liegen durchschnittlich bei $2,9 \mu \pm 1,1 \mu$ ($n = 7$, Extreme: $1,3/3,6 \mu$).

Ectopsocus meridionalis (Psocomorpha): Auch hier sind drei Hauptschichten an der (ungestörten) SC erkennbar. Die äußere, leicht gelbliche Lage wirkt wie die untere weißliche äußerst zart, während die mittlere weißliche Schicht die erstgenannten etwa um das 15fache an Mächtigkeit übertrifft, außerdem undeutliche Feinstlamellierung erkennen läßt. Die gemessenen durchschnittlichen Dicken der SC dieser Art sind offensichtlich deswegen nicht repräsentativ, weil die vorliegenden Eier schlüpfreife Embryonen enthielten und somit die Serosacuticula angelöst war. Die Meßergebnisse sollen deshalb nur unter Vorbehalt angegeben werden: $0,92 \mu \pm 1,9 \mu$ ($n = 8$, Extreme: $0,2/5,66 \mu$).

3.2.3. Auflösung der Serosacuticula vor dem Schlüpfen

Bei vielen Großgruppen der Insekten einschließlich der Paraneoptera-Taxa Heteroptera und „Homoptera“ konnte nachgewiesen werden, daß die Serosacuticula unmittelbar vor dem Schlüpfen der Eilarve an- oder fast ganz aufgelöst wird. Anders liegen die Verhältnisse — soweit bekannt — bei den Odonata und möglicherweise auch bei den Phthiraptera, wo sie ihre ursprüngliche Dicke beibehält (siehe 3.2.1.).

Trotz bereits vorliegender embryologischer Untersuchungen von BOURNIER (1966) ist bei Thysanoptera nichts von der Existenz einer Serosacuticula bekannt, vermutlich, weil der Autor einer solchen Membran keine Aufmerksamkeit geschenkt hat. Bei den Zoraptera sind meines Wissens weder embryologische Befunde publiziert, noch weiß man etwas über eine von der Serosa gebildeten Membran. Deren Existenz kann bei den Psocoptera zwar als gesichert gelten (GOSS 1953) ihr weiteres Schicksal kurz vor dem Schlüpfen ist jedoch unbekannt, wie in Abschnitt 3.2.1. angedeutet wird.

Tabelle 3. Dickenveränderungen der Serosacuticula von relativ unreifen gegenüber reiferen Eiern verschiedener Psocoptera-Arten (*Abkürzungen:* Do = Dotter, EC = Embryonalcuticula, EZ = Eizahn, SC = Serosacuticula, -) = nicht signifikante, ***) = hochsignifikante Unterschiedlichkeit).

Table 3. Differences in thickness of the serosal cuticle between immature eggs and fully developed ones in various species of Psocoptera (*abbreviations:* Do = yolk, EC = embryonic cuticle, EZ = egg-burster, SC = serosal cuticle, -) = not significant, ***) = highly significant differences).

Art	durchschnittl. Dicken d. SC in μ	n Messg.	Veränd. in %	t-Test	Bemerkungen
<i>Lepinot.</i>	11,3	13			Do vorhanden Ei ohne EC
<i>patruel.</i>	4,9	11	-57%	$t_{22}=4,1$ ***)	Do verbraucht EZ etw. sklerot.
<i>Psyllips.</i>	2,2	12			Do vorhanden EZ nicht skler.
<i>ramburii</i>	0,2	10	-90%	$t_{20}=4,0$ ***)	Do verbraucht EZ sklerotisiert
<i>Prionogl.</i>	3,2	12			Do verbraucht EZ etw. sklerot.
<i>stygia</i>	2,98	12	-10%	$t_{22}=1,2$ -)	EZ sklerotisiert
<i>Liposcel.</i>	2,9	7			Do vorhanden Ei ohne EC
<i>bostr.</i>	1,7	7	-40%	$t_{12}=5,15$ ***)	Do verbraucht EZ sklerotisiert
<i>Ectopsoc.</i>	0,9	9			Do verbraucht EC vorhanden
<i>meridion.</i>	davon (5,7)	(1)	-84%	—	ursprüngl. Dicke SC am selben Ei

Beobachtungen und Dickenmessungen der Serosacuticula von Eiern der 5 hier untersuchten Psocoptera-Arten sollen diese Kenntnislücke schließen helfen. Für die Messungen wurden — soweit möglich — Eier ausgewählt, deren Embryonen durchweg die Umrollung vollzogen hatten und sich im Stadium kurz vor oder nach Ausbildung der Embryonalcuticula befanden (Charakteristika: Dotter noch vorhanden, Eizähne, wenn ausgebildet, nicht sklerotisiert). Eine zweite Meßreihe wurde jeweils an Eiern ausgeführt, deren Eilarven kurz vor dem Schlüpfen standen (Dotter verbraucht, Eizahn dunkel sklerotisiert).

Die Ergebnisse der durchschnittlichen Dickenveränderungen (Reduktionen) der SC sind in Tab. 3 enthalten. Generell müssen diese Auflösungsvorgänge erst ganz knapp vor dem Schlüpfakt abgeschlossen sein; die immer sehr kleine Anzahl von Eiern mit gleichmäßig dünner SC belegt das.

Von *Prionoglaris stygia* standen leider nicht genügend Eier zur Verfügung. Die Dickenveränderungen der SC fielen deswegen relativ niedrig aus (-10%), weil hier die Eier in einem relativ gleichen Entwicklungsstadium untersucht wurden.

Bei allen Arten setzt der Auflösungsvorgang an der Serosamembran nicht in allen Bereichen des Eies gleichmäßig ein. Angelöste Zonen befinden sich neben völlig unbeeinflussten Membranbereichen. Dieser Befund zeigte sich besonders deutlich an einem Ei von *Ectopsocus meridionalis* (Tab. 3), dessen SC bei 9 Messungen durchschnittlich $0,9 \mu$ mächtig war, an einer Stelle aber die 6fach dickere (ursprüngliche) Membranlage aufwies.

Das Ausmaß der Membranauflösung der SC kurz vor dem Schlüpfen fällt, mit Ausnahme der besprochenen Arten *Prionoglaris* und *Ectopsocus*, bei durchschnittlich um -60% recht hoch aus. Weit, zum Teil sehr weit über dem 0,1%-Niveau liegende Prüfgrößen des t-Testes (Tab. 3) belegen mit hochsignifikanter Unterschiedlichkeit diesen Befund.

3.2.4. Funktion

Im wesentlichen tendieren die Embryologen zu der Annahme, daß die Funktion der SC in einer erhöhten (druck-mechanischen) Schutzwirkung zu suchen ist, gegenüber dem immer weniger vom Dotter umhüllten, in einem starken Größenwachstum begriffenen, und deshalb zunehmend *empfindlicheren* Embryo. Im Hinblick auf das sehr zarte und offenbar kaum druckresistente Chorion, gewinnt die Serosacuticula bei allen Psocoptera, insbesondere aber bei den nicht durch außerchorionale Krusten und Gespinste geschützten Trogiomorpha-Eiern als zusätzlich versteifende Lage für den Embryo geradezu essentielle Bedeutung.

Da — wie bereits in Kapitel 3.1.1. betont wurde — sowohl regelmäßige Längsfurchen, reihige Vertiefungen, als auch papillöse Erhebungen und hexagonale Strukturen (bei Trogiomorpha) kaum auf Chorion-Differenzierungen zurückgeführt werden können, weil das Chorion eine gleichmäßige dünne Lage bildet, werden derartige Musterbildungen ausschließlich durch Dickenunterschiede innerhalb der Serosacuticula verursacht. Diese Strukturierungen sollten also nicht mit den (meist hexagonalen) und von den Follikelzellen der Ovariolen herrührenden Eindrücken *im Chorion* verwechselt werden, wie sie bei vielen Insekten-Eiern aufzutreten pflegen (CHAPMAN 1969) und auch bei den Psocoptera-Eiern bislang angenommen wurden.

Vergleicht man nämlich die Dicke der SC am Ei von *Lepinotus patruelis* an zwei, nur 8 bis 9μ auseinanderliegenden Meßpunkten, dann wächst ihre Mächtigkeit beispielsweise von $6,5 \mu$ auf $12,5 \mu$ an, also um mehr als 90%. Dadurch entsteht ein ausgeprägtes Wellenprofil, während das darüber liegende Chorion eine völlig gleichmäßige Dicke beibehält. Ebenfalls vorhandene, aber wesentlich weniger deutliche Muster der SC zeigen sich bei *Psyllipsocus* und *Prionoglaris*.

Bei *Liposcelis* und *Ectopsocus*, als Vertretern der Trocto- und Psocomorpha fehlen sie dagegen (mögliche Ausnahmen siehe Kapitel 3). Ihre SC ist, wie auch die äußere Oberfläche der Eier, glatt und ohne Dickenmuster. Der Schluß liegt nahe, in den Serosamembran-Strukturen der Trogiomorpha zusätzliche Netz- oder Wellenversteifungen zu sehen, die auf dem „Wellblech-Prinzip“ beruhen und deswegen die mechanische Stabilität des Eies beträchtlich erhöhen können.

Ein weiteres Indiz für das eingangs erhobene Postulat einer Schutzwirkung der Serosacuticula ist zudem im Bestreben der Eilarve zu sehen, am Schluß der Eientwicklung die nunmehr zum Hemmnis gewordene Schutzhülle an- oder aufzulösen, weil offenkundig erst dann ein erfolgreiches Durchbrechen der Serosamembran möglich ist.

3.2.5. Prinzipielle Unterschiede

Geht man abschließend der Frage nach, inwieweit die Befunde bezüglich der Serosacuticula grundsätzliche Unterschiede innerhalb der Psocoptera-Gruppen freigelegt haben, kann zweierlei festgestellt werden.

1. Innerhalb der U.-O. Trogiomorpha zeichnen sich die bislang bekannten Eier der Gruppe Atropetae (Fam. Lepidopsocidae, Trogiidae, Psoquillidae) durch eine relativ scharf akzentuierte Spitze am vorderen Eipol aus; die SC erfährt hier eine deutliche, bei *Lepinotus* 4- bis 5fache Verdickung im Vergleich zur Durchschnittsstärke der SC in den übrigen Eibereichen. Eier der Gruppe Psocatropetae (Psyllipsocidae und Prionoglarididae) besitzen eine kaum, bei den Prionoglarididae keine merkbare Spitze und zeigen keinerlei Verdickung der SC am vorderen Eipol.
2. Wie schon beim Chorion ergeben sich anhand des vorliegenden Materials auch bei der Serosacuticula prinzipielle Unterschiede im Aufbau: Unter gewissen Vorbehalten (siehe 3.2.2.) kann die SC bei Trogiomorpha als zweischichtig bezeichnet werden. Trocto- und Psocomorpha-Eier besitzen dagegen eine dreischichtige SC. Bei Trogiomorpha-Eiern liegen in der SC zusätzliche (vielleicht synapomorphe), und offensichtlich die mechanische Belastbarkeit erhöhende Netz- und/oder Wellenprofile vor, die der SC von Psocomorpha und Troctomorpha fehlen.

Die wichtige Frage, welche Ausbildung der SC als relativ ursprünglich (plesiomorph) und welche als relativ abgeleitet (apomorph) zu bewerten ist, kann allerdings solange nicht sicher entschieden werden, bis weitere Befunde vom Auftreten und Aufbau der SC bei den Phthiraptera noch ausstehen. Hinzu kommt, daß die hexagonale Netzung der Eier von Zoraptera und Thysanoptera (WEIDNER 1970, BOURNIER 1966) allem Anschein nach auf Dickenmuster *im Chorion* (und nicht in der SC) zurückzuführen ist. Dies würde den Grundplanverhältnissen am Insekten-Ei entsprechen. Vom Vorhandensein einer Serosacuticula, geschweige denn von ihrem Aufbau, fehlen aber bei beiden Taxa die notwendigen Daten. Die Erarbeitung solcher Befunde scheint deshalb nicht nur wegen der dann möglichen Rückschlüsse auf die Psocodea notwendig und wünschenswert.

Unter diesen Gesichtspunkten erscheint es zumindest verfrüht, wenn nicht zweifelhaft, die Skulpturen der Trogiomorpha-Eier als ursprünglich zu bezeichnen, wie es SMITHERS (1972) tut, da er glaubte, ausschließlich chorionale Strukturen vor sich zu haben. Sollte sich nämlich die Strukturierung der SC bei den Trogiomorpha als einmalig innerhalb der Paraneoptera erweisen, wofür gewisse Indizien sprechen, läge hier ein eindeutig synapomorphes Merkmal für die Trogiomorpha vor. Das Fehlen einer chorionalen Netzung wäre dann ein Grundplanmerkmal der Psocoptera oder gar der Psocodea (wenn es ebenfalls den Phthiraptera abgehen sollte).

3.3. Embryonalcuticula

3.3.1. Lage, Aufbau

Nahezu auf der Epidermis des Embryo liegend, ist die Position einer neben Chorion und Serosacuticula dritten Hülle zu lokalisieren. Sie umgibt individuell Körper und Einzelextremitäten als größtenteils undifferenzierte, die Segmentierung von Abdomen und Beinen weitgehend verbergende Hülle und ist, im Gegensatz zur Serosacuticula, nach Herkunft und Ausbildung klar als Embryonalcuticula (= EC) anzusprechen (Abb. 1b, 3, 4).

Etwa zum Zeitpunkt der Ganglienausbildung, also nach Katatrepsis (Umrollung) des Embryo, wird die EC von den Ectodermzellen sekretiert und löst sich bald darauf etwas von der Epidermis ab (Goss 1952, 1953). Der Befund, daß die Embryonalcuticula nur lose auf der Epidermis zu liegen kommt, an einigen Stellen aber mit ihr fixiert ist, wird deutlich, wenn aus Chorion und Serosacuticula herauspräparierte, nur mit EC versehene Embryonen in destilliertem Wasser eingebettet und beobachtet werden. Durch Wasseraufnahme erfährt die EC eine starke Volumenvergrößerung, heftet jedoch im Mund- und Anusbereich durch Einstülpungen der Embryonalcuticula in Stomo- und Proctodaeum fest am (im) Embryo. In den übrigen Körperzonen können beispielsweise bei *Lepinotus patruelis* 0,3 bis 0,4 μ dünne, *elastische Ligamente* zwischen EC und Epidermis festgestellt werden, und zwar (bei Seitenansicht), im Vertexbereich des Kopfes, am Prothorax und jeweils ein Ligament an 7 Intersegmentalhäuten des Abdomens. Solche Ligamente, welche vermutlich größere Verschiebungen der EC am Embryo verhindern sollen, sind meines Wissens bei den Psocodea (vielleicht auch bei anderen Paraneoptera?) bislang unbekannt.

Im Gegensatz zu Chorion und Serosacuticula, die sich in der Regel jeweils aus mehreren Einzellen (siehe 3.1.2. und 3.2.2.) zusammensetzen, ist die Embryonalcuticula — selbst bei höchsten (licht-)mikroskopischen Vergrößerungen — aus einer einzigen Schicht aufgebaut. Zumindest für die Paraneoptera konnten auch in der Literatur keinerlei Hinweise für eine Mehrschichtigkeit der Embryonalcuticula bei den verschiedenen Taxa gefunden werden.

Tabelle 4. Embryonalcuticula (EC); durchschnittliche Dicken, Standardabweichungen, Extreme und Anzahl der Einzelmessungen bei 5 Psocoptera-Arten.

Table 4. Average thickness of the embryonic cuticle in 5 species of Psocoptera, with standard deviation, range, and number of observations.

Art	Dicken der EC in μ	Extreme μ	n-Messungen
<i>Lepinotus patruelis</i>	0,50 \pm 0,07	0,4/0,7	12
<i>Psyllipsocus ramburii</i>	0,28 \pm 0,05	0,2/0,4	19
<i>Prionoglaris stygia</i>	0,45 \pm 0,05	0,4/0,5	9
<i>Liposcelis bostrych.</i>	0,27 \pm 0,04	0,2/0,3	11
<i>Ectopsocus meridionalis</i>	0,30 \pm 0,05	0,2/0,4	8

Bei den überprüften 5 Psocoptera-Arten erwies sich die EC durchweg als äußerst zarte (aber elastische) Membran, deren Dicke mit Ausnahme der im nächsten Kapitel besprochenen EC-Differenzierungen zwischen 0,2 und 0,7 μ (Extreme) lag. Die

durchschnittlichen Dickenwerte der EC sind in Tab. 4 aufgelistet. Sie liefern keine Hinweise auf prinzipielle Unterschiede an der Embryonalcuticula innerhalb der 3 Unterordnungen.

3.4. Differenzierungen der Embryonalcuticula

Das wesentlichste Charakteristikum einer echten Embryonalcuticula ist in der Ausbildung spezifischer Cuticular-Differenzierungen zu sehen. Diese werden nach Goss (1953) bei *Liposcelis bostrychophilus* erst am reiferen Embryo in der clypeo-frontalen Zone und an der Basis des Labrums durch die Ectodermzellen gebildet, also einige Zeit nach Sekretion der EC in den übrigen Körperbereichen. Entsprechend spät im Verlauf der gesamten Embryonalentwicklung liegt der Zeitpunkt, an welchem diese Strukturen in Funktion treten. Dementsprechend klar und unumstritten scheinen ihre Aufgaben zu sein: sie sollen die offenbar großen Risiken des Schlüpfakts (eine Reihe verunglückter Schlüpfversuche kennzeichnen sie) der Junglarve aus den Eihüllen zumindest erleichtern, oder sogar, ihn überhaupt erst ermöglichen.

3.4.1. Eizähne

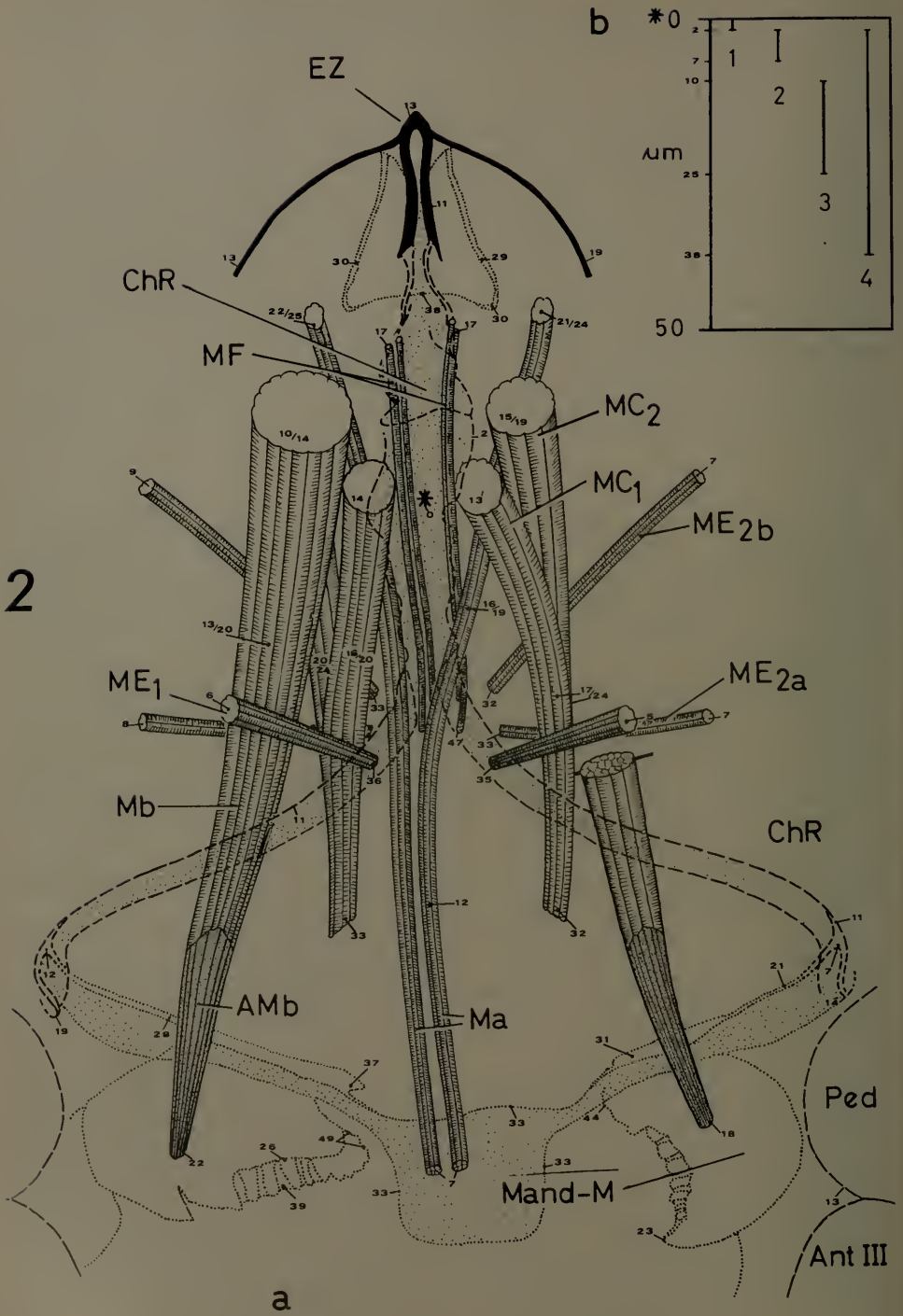
Die neben Psocoptera und Phthiraptera auch innerhalb anderer Insektengruppen weit verbreiteten Eizähne (Oviruptoren), welche am Kopf (aber auch in anderen Körperbereichen) des reifen Embryo auftreten können, so beispielsweise bei Ephemeroptera, Odonata, Dermaptera, Mantodea, Orthoptera sowie Heteroptera, Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha und Megaloptera, Planipennia, Trichoptera (CHAPMAN 1969, FISCHER 1969), sind *temporäre*, das heißt nach SC- und Chorion-sprengung *zusammen* mit der Embryonalcuticula abstreifbare Strukturen.

Die recht naheliegende Auffassung, diese Hilfsinstrumente als zum Grundplan der Pterygota gehörend anzusehen (FISCHER 1969), bedarf wohl noch weiterer (vor allem anatomischer) Untersuchungen. Berechtigter ist sicherlich die Arbeitshypothese einer homologen Ausbildung dieser Differenzierungen innerhalb der Paraneoptera (Zoraptera, Psocoptera, Phthiraptera, Thysanoptera, Heteroptera, Stenorrhyncha, Auchenorrhyncha). Das würde bedeuten, ihr Vorhandensein auch bei den in dieser Hinsicht meines Wissens noch nicht untersuchten Zoraptera und Thysanoptera, zumindest ansatzweise, zu unterstellen.

Klar von diesen letzteren Feststellungen (über Grundplanverhältnisse) zu trennen, und — wenn überhaupt — nur von Fall zu Fall entscheidbar, ist die Frage, wie im *Einzelfall* die individuelle Form und Lage dieser Eizahnstrukturen zu deuten ist. Deren Einzelvariabilität kann nämlich bereits auf Familien-, Gattungs- und selbst auf Artniveau beträchtlich sein.

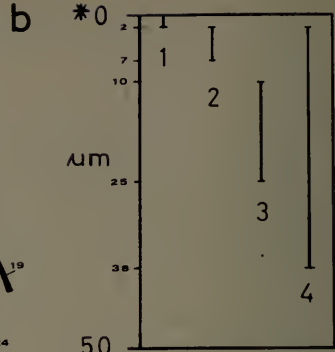
Bei den nur wenigen, bei Psocoptera untersuchten Arten sind in der Tat bereits fast alle möglichen Ausbildungsformen von Eizähnen nachgewiesen worden, die jedoch fast immer nur Psocomorpha-Arten betreffen: Grate (*Trichopsocus*, *Elipsocus*, *Peripsocus*), Zähne (*Ectopsocus*, *Stenopsocus*, *Graphopsocus*), Dornen auf Basalplatte (*Caecilius*, *Mesopsocus*), dreieckig zugespitzter Zahn mit umgebenden, gerundeten Zähnchen (*Psococerastis*), quere Schneide mit gebogenen oder gekerbten Ecken (*Trichadenotecnum*), einfacher Sporn (*Amphigerontia*, *Psocus*). Reihig angeordnete Einzeldornen (Zähne) kommen bei *Liposcelis*, *Embidopsocus* (Troctomorpha) vor und bei Trogiomorpha eine kurze, mediane Säge (*Pteroxanium*, *Trogium*, *Cerobasis*, *Lepinotus*, *Psyllipsocus* und, mit Einschränkungen, *Prionoglaris*) (PEARMAN 1927, 1928, 1932, BROADHEAD et. al. 1944, NEW 1969, eigene Untersuchungen).

Dabei liegt die größte Einzelvariabilität von Eizähnen (und damit die größte Wahrscheinlichkeit für Parallelismen und/oder Konvergenzen) möglicherweise nur



2

a



bei den Psocomorpha vor. Variabilitätsangaben bei den Troctomorpha sind allerdings noch nicht möglich, da zu wenige Arten untersucht wurden. Eine relativ gleichförmige Ausbildung des Eizahns (kurze, mediane Säge) ist bei allen bislang untersuchten Trogiomorpha zu konstatieren.

Ähnlich geringe Veränderlichkeit der Eizähne ist bei Amblycera, Ischnocera, Anoplura und Rhynchophthirina festzustellen, wo (meist), in einer Senke des Kopfes, 2 bis ungefähr 20 lanzenspitzen-ähnliche Dornen auf einer sklerotisierten Platte zu einem Eizahnkomplex zusammengefaßt sind (untersuchte Gattungen: *Gyropus*, *Lipeurus*, *Trichodectes*, *Polyplax*, *Pediculus*, *Pedicinus*, *Phthirus*, *Haematopinus* und *Haematomyzus*; SIKES et al. 1931, WIGGLESWORTH 1932, SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939a, b, 1969, PATAY 1941, YOUNG 1953). WIGGLESWORTH (1932) und SCHÖLZEL (1937) betonen ebenfalls, und sicher zu Recht, die gleichförmige Ausbildung von Eizahnkomplexen bei Anopluren und „Mallophagen“.

3.4.2. Chitinrinnen

Als weitere Differenzierungen der Embryonalcuticula am Kopf sind neben dem Einzahn zwei *Chitinrinnen* oder *-leisten* zu sehen, deren Funktion bei den Psocoptera völlig unbekannt und bei den Phthiraptera umstritten ist.

Sie führen von der vorderen Basis des Eizahnes divergierend über den Clypeus beiderseits zur hinteren Labrumbasis (Trogiomorpha, Troctomorpha, Phthiraptera) Abb. 1a, 2, 3). Bei den Psocomorpha gehen sie nicht von der Basis, sondern vom vorderen Drittel des Eizahnes aus (Abb. 4), um, bei insgesamt gleichem Verlauf, die gelenkige Insertionsstelle des Labrums am Anteclypeus zu erreichen.

Ohne ihren genauen Verlauf bei Psocoptera zu beschreiben oder abzubilden, werden sie von PEARMAN (1927) als „arm“-ähnliche Strukturen beschrieben; vom selben Autor, 1928, als divergierende Rippen bezeichnet, die zu den Seiten des Kopfes führen sollen. SOMMERMAN (1943c) spricht von Armen („arms“). NEW (1969), der in seiner Arbeit ausschließlich Psocomorpha-Arten behandelt, nennt sie ebenfalls Arme („brachia“) und bemerkt nur, daß sie „gelenkig“ mit dem Eizahn verbunden seien.

Auch bei den Phthiraptera werden diese „Leisten“ von verschiedenen Autoren bemerkt. SIKES & WIGGLESWORTH (1931) messen ihnen insofern eine Bedeutung beim Schlüpfakt zu, als ihre zahn-ähnlichen Verdickungen vor ihrer Einmündung in die Eizahnplatte beim Aufsprengen des Eideckels behilflich sein könnten (unter-

Abb. 2a u. b. *Prionoglaris stygia* Endl.; reifer Embryo, Teil der Kopfmuskulatur, Ventralseite. — (a) Gesamtkomplex der Fronsmuskulatur unterhalb des Eizahns EZ sowie Epistomalmskeln ME_1 und $ME_{2,3}$, die die Lage der Epistomalnaht markieren. Die vom Nullpunkt * auf der Eioberfläche aus gemessenen Tiefenangaben sind in μm angegeben (*kleine Zahlen*). Doppelte Zahlenangaben weisen auf die Muskeldicken hin. Kurz vor dem Schlüpfen füllen sich die Chitinrinnen *ChR* (*gestrichelt* und *punktiert*) mit Luft. — (b) Tiefenausdehnung einzelner Strukturen des embryonalen Kopfes. 1) Dicke der äußeren Eihüllen ($2\ \mu\text{m}$); 2) Tiefe der vor dem Eizahn unpaaren Chitinrinne ($5\ \mu\text{m}$); 3) Tiefenausdehnung der Ursprungsstellen (origo) der Fronsmuskulatur ($15\ \mu\text{m}$); 4) Tiefenprofil des Eizahns ($36\ \mu\text{m}$).

Fig. 2a—b. *Prionoglaris stygia* Endl.; mature embryo, part of the head muscles, ventral view. — (a) Origins of the frons muscles below the egg-burster EC and the epistomal muscles ME_1 and $ME_{2,3}$, which mark the position of the epistomal suture. The depths measured from the point “O“ * on the egg surface are given in μm (*tiny figures*). Double figures refer to the position of the upper and lower surface of the muscles. The chitinized furrows *ChR* (*broken and dotted*) become filled with air shortly before eclosion of the egg. — (b) Depth measures from various structures of the head. (1.) Thickness of the outer egg membranes ($2\ \mu\text{m}$); (2.) depth of the fused chitinized furrows in front of the egg-burster ($5\ \mu\text{m}$); (3.) depth measures of the origins of the frons muscles ($15\ \mu\text{m}$); (4.) depth profile of the egg-burster ($36\ \mu\text{m}$).

suchte Gattungen: *Polyplax*, *Pedicinus*, *Phthirus*, *Pediculus*, *Haematopinus*). SCHÖLZEL (1937) glaubt, in den „Leisten“ Schutzbügel für die beim Schlüpfakt gefährdeten empfindlichen Mundwerkzeuge zu sehen (untersuchte Gattungen: *Pediculus*, *Phthirus*, *Pedicinus*, *Haematopinus*, *Linognathus*). WEBER (1939a) meint, die Embryonalcuticula sei bei *Haematomyzus elephantis* (Rhynchophthirina) im Bereich des Rostrums offen und die Leisten lediglich Falze von den beiden EC-Enden, die die Zone zwischen ihnen, also einem Teil des Rostrums, unbedeckt ließen. PATAY (1941) weist anhand von Schnitten nach, daß es sich bei den Leisten in Wirklichkeit um Rinnen handelt, die vom Eizahnkomplex in den Mundraum führen (*Pediculus*) und als Luftzufuhrinnen während des Schlüpfens fungieren. YOUNG (1953), der die Arbeit von PATAY nicht kennt, stellt an Querschnitten bei *Haematopinus* ebenfalls Rinnen statt Leisten fest, billigt ihnen aber lediglich eine Funktion im Verlauf der Sklerotisierung der inneren Mundwerkzeuge zu und glaubt mehr an eine hindernde als fördernde Wirkung der Rinnen beim eigentlichen Schlüpfakt.

3.4.3. Ähnlichkeiten von Differenzierungen der Embryonalcuticula bei Psocoptera und Phthiraptera

Von einigen Autoren wird die große Einheitlichkeit in der Ausbildung von Eizahnkomplexen und Chitinrinnen bei Amblycera, Ischnocera, Anoplura und Rhynchophthirina betont und damit eine homologe Ausbildung dieser Differenzierungen angenommen, während eine solche zwischen Phthiraptera einerseits und Psocoptera andererseits von WIGGLESWORTH (1932) ausgeschlossen wird, eine Auffassung, der sich auch KÖNIGSMANN (1960) anschließt.

Diese Meinung basiert zum einen offensichtlich auf vorhandenen, aber mehr äußeren Unterschieden der Eizahntypen bei den Phthiraptera und Psocoptera. Sie ist zum anderen in der Tatsache begründet, daß die von WIGGLESWORTH (l.c.) herangezogenen drei Autoren PEYERIMHOFF (1901), HUIE (1916), WEBER (1931) sich ausschließlich mit Psocomorpha-Arten beschäftigten. In Abschnitt 3.4.1. wurde dargelegt, daß in dieser Unterordnung die Einzelvariabilität der Eizähne erstaunlich hoch ist. Hinzu kommen schwerwiegende Indizien, daß Psocomorpha-Eizähne in Grundplan und Funktion nicht stärker von Trogiomorpha-Verhältnissen abweichen, als letztere von den Eizahnkomplexen der Phthiraptera, eine Annahme, die in den nächsten Kapiteln näher diskutiert werden soll.

3.5. Funktion der EC-Differenzierungen

Wie bereits bemerkt, liegen die Aufgaben von Eizähnen darin, wichtige Voraussetzungen für das erfolgreiche Schlüpfen der Eilarve zu schaffen (Durchstoßen von Embryonal- und Eihüllen). Hierüber herrscht Einigkeit bei den Autoren. Zudem beobachteten die meisten Autoren beim Schlüpfen von Psocoptera-Larven (alle 3 Unterordnungen) übereinstimmend ein rhythmisches Pulsieren des Eisprengers in Verbindung mit dem darunterliegenden Fronsbeereich (PEARMAN 1928, WEBER 1936, JENTSCH 1939, SOMMERMAN 1943 a, b, c, BROADHEAD et al. 1944, BROADHEAD 1947, BADONNEL 1951), wobei aber lediglich Annahmen einiger weniger Autoren existieren, *wodurch* eigentlich diese Pulsationen hervorgerufen werden könnten. PEARMAN (l.c.: 240) glaubt, daß sie einerseits „von Muskeln innerhalb des Kopfes“ (Eindellungen), andererseits durch Blutdrucksteigerungen (Ausstülpungen) verursacht werden. WEBER (1936: 38) schließt sich dieser Auffassung an. Völlig offen bleibt, *welche* Muskeln sich an diesen Bewegungen beteiligen könnten.

Bemerkenswert ist dagegen, daß bei den Phthiraptera trotz sehr detaillierter Beobachtungen mehrerer Autoren ausschließlich vereinzelte Vorwölbungen zwi-

schen den Antennenbasen (WEBER 1969), jedoch meines Wissens nie pulsierende Bewegungen der Kopfoberfläche im Eizahnbereich bemerkt wurden. Diese Tatsache läßt die Annahme möglicher wichtiger Unterschiede zwischen Psocoptera und Phthiraptera gerechtfertigt erscheinen.

3.5.1. Eizähne

In der Tat können grundsätzliche Unterschiede im Fungieren der Eizähne oder Eizahnkomplexe innerhalb der Gruppen der Psocodea konstatiert werden. Um sie herauszuarbeiten, ist es notwendig, die Einzelphasen des Schlüpfvorgangs zu rekonstruieren.

1. **Aufsaugen der Amnionflüssigkeit:** Der Embryo saugt einige Zeit vor dem Schlüpfen die ihn umgebende Amnionflüssigkeit auf und vergrößert dadurch sein Volumen beträchtlich. Dies ist ein Verhalten, was nach CHAPMAN (1969) die meisten Insekten in dieser Phase zeigen. Unterschiede bei den Psocodea ergeben sich während der nun folgenden Vorgänge, die zunächst für die Phthiraptera geschildert werden sollen.

2. **Öffnen der mittleren Eihaut:** Durch Volumenvergrößerung nähert sich das Tier dem Eideckel am vorderen Eipol. Dabei können Kontraktionen und Bewegungen des Abdomens die Vorwärtsbewegungen unterstützen. Schließlich perforieren die lanzenförmigen Spitzen des Eizahnkomplexes — bei den Phthiraptera relativ weit hinten auf dem Kopf (Vertex) gelegen — die sogenannte „mittlere Eihaut“, „Vitellin-“ oder „Dottermembran“, die nach Kapitel 3.2.1. wahrscheinlich eine mit der Dotterhaut *verschmolzene* Serosacuticula darstellt. Nunmehr erhält der Embryo Verbindung mit dem Luftraum unterhalb des Eideckels (SIKES et al. 1931, SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939b, 1969, PATAY 1941). Wie schon erwähnt, kann der Vorgang des Durchstoßens der mittleren Eihäute bei den Phthiraptera lediglich durch gelegentliche und geringfügige (durch Blutdruckerhöhungen verursachte) Vorwölbungen des Eizahnkomplexes erleichtert werden. Vorwiegend sind es also die Vorwärtsbewegungen des gesamten Embryo selbst, die das Durchstechen der relativ dünnen (vermutlichen) Serosamembran ermöglichen, während der eigentliche Eizahnbereich weitgehend inaktiv bleibt.

3. **Öffnen des Chorion:** Aus dem durch Aeropylen (GROSS 1905, Abb. 37; WEBER 1969, Abb. 12) mit der Außenwelt in Verbindung stehenden Luftraum unterhalb des Eideckels saugt der Embryo nunmehr Luft an (Pumpbewegungen von Cibarium und Pharynx), vergrößert dadurch wiederum sein Volumen und sprengt schließlich den Eideckel ab, nachdem auch zwischen Eilarve und Chorion am hinteren Eipol ein sich allmählich vergrößerndes Luftkissen ausgebildet hat.

4. **Befreiung vom Chorion:** Durch weitere Luftaufnahme und durch unterstützende Körperbewegungen schiebt sich die Eilarve mehr und mehr aus den äußeren Eihüllen, zuweilen „schießt“ sie förmlich heraus.

5. **Öffnen der Embryonalcuticula:** Schließlich hält auch die Embryonalcuticula dem sich ständig verstärkenden Binnendruck des Tieres nicht mehr stand (er wird vergrößert durch Kontraktionen des Abdomens), sie reißt unmittelbar hinter dem Eizahnkomplex auf, und die Junglarve befreit sich unter lebhaften Bewegungen ihrer Extremitäten (detaillierte Schilderung bei WEBER 1969: 15ff.).

Bislang offenbar unbemerkt aber entscheidend wichtig ist in Hinblick auf die Psocoptera die Feststellung, daß sich der Eizahnkomplex bei den Phthiraptera *caudalwärts* vom Cerebralganglion (Gehirn) befindet. Damit ist höchstwahrscheinlich die Möglichkeit auszuschließen, daß der Ursprung eines Teils oder aller Frons- Muskeln sich direkt unterhalb der Eizahnplatte befinden (vergleiche hierzu Abb. 2 j-l bei SCHÖLZEL 1937 sowie Abb. 56 und 67 bei YOUNG 1953).

Hierin ist die Erklärung für den Befund zu suchen, daß die Eizähne beim Schlüpfen von Phthiraptera-Eilarven nahezu *unbeweglich* bleiben. Die oben unter 2.) geschilderten Aktivitäten des *gesamten* Embryo, der sich als ganzes aktiv gegen die relativ dünne mittlere Eihaut am vorderen Eipol stemmt und sie durchsticht, lassen Eigenpulsationen des Eizahnbereichs, wie sie bei den Psocoptera durchweg beobachtet werden, unnötig erscheinen. Auch die in Phase 3 skizzierte Abspaltung des Eideckels wird durch die Volumenvergrößerung des Embryo viel wirksamer und sicherer bewerkstelligt, als durch etwaige Eigenbewegungen des Eizahnkomplexes.

Psocoptera

Die Schlüpfphasen 2 bis 5 laufen bei den Psocoptera sinngemäß ähnlich wie bei den Phthiraptera ab. Unterschiede zwischen den Phthiraptera und den Psocoptera einerseits und denjenigen innerhalb der Psocoptera-Unterordnungen andererseits ergeben sich eher aus der unterschiedlichen Technik des Öffnens der Eihüllen, die nach Lage und Gestalt der Eizähne ja sogar von Gattung zu Gattung differieren kann. Die vorliegende Untersuchung muß sich deshalb auf die grundsätzlichen Umkonstruktionen der Eizahnregion beschränken, das heißt, es soll versucht werden, den jeweiligen Grundplan dieses Bereichs bei Trogiomorpha, Troctomorpha und Psocomorpha zu entwerfen.

Im Gegensatz zu den Phthiraptera sind die Platzverhältnisse des Embryo bei den Psocoptera deutlich *beengter* (stark eingekrümmter gegenüber gestrecktem Embryo). Dieses bedeutet, daß er nach Aufsaugen der Amnionflüssigkeit und der damit verbundenen Volumenvergrößerung relativ schnell Kontakt mit der ihn umgebenden Serosacuticula bekommt.

2. Phase: Während der reife Embryo bei den Psocoptera keine oder kaum unterstützende Bewegungen mit dem Abdomen, Thorax oder den Extremitäten ausführt, wie auch die Mehrzahl der Autoren berichtet, durchstößt und/oder durchschneidet der Eizahn die über ihm liegende Serosacuticula — zunächst in sehr begrenztem Ausmaß. Der Eizahn führt dabei *aktive*, drehend stoßende Bewegungen aus.

3. Phase: Durch diese kleine Öffnung saugt der Embryo nunmehr Luft an, die durch das bei Psocoptera extrem dünne, luftdurchlässige Chorion hindurchdiffundiert.

Diese Feststellung stimmt mit den Beobachtungen von JENTSCH (1939) und SOMMERMAN (1943c) überein. Beide Autoren bemerkten bei Arten der Gattungen *Trogium*, *Cerobasis* (Trogiomorpha), *Stenopsocus*, *Graphopsocus*, *Lachesilla*, *Ectopsocus* und *Ectopsocopsis* (Psocomorpha) das Schlucken von Luftblasen noch *vor* der Eröffnung des Chorion. BROADHEAD & HOBBY (1944) berichten zwar, das Luftschlucken begänne bei *Liposcelis* erst nach der Chorion-Öffnung. Nicht nur bei dieser Gruppe ist aber eine exakte Feststellung der Vorgänge innerhalb des Chorion wegen der das Ei umgebenden Detrituspartikel stark erschwert. Ein früheres Luftschlucken könnte also leicht übersehen werden.

Inzwischen hat das Tier sein Volumen weiter vergrößert, der Eizahn erweitert die Öffnung in der SC, durchschneidet schließlich das Chorion, und die Junglarve schiebt sich unter ständiger Luftaufnahme — jedoch ohne sichtbare Eigenbewegungen — aus den äußeren Eihüllen (4. Phase). Lediglich in einem Fall wurde bislang von einem abweichenden Verhalten (bei *Lachesilla nubilis* Aaron) berichtet. SOMMERMAN (1943a) beobachtete nämlich bereits Tage vor dem Schlüpfen dieser Art eine Öffnung im Chorion noch bevor die Serosacuticula vom Eizahn durchschnitten war. Trotzdem kam es zum erfolgreichen Schlüpfen der Junglarven.

5. Phase: In der Regel reißt die EC durch weitere Vergrößerung des Volumens der Eilarve hinter dem Eisprenger und gleitet — bei Seitenansicht — jederseits

caudad. Erst danach wird die Larve aktiv und zieht nur noch die Abdomenspitze aus den nun leeren Eihüllen.

Sehr bemerkenswert ist die unterschiedliche endogene Bewegungsmechanik der Eizähne bei den Trogiomorpha, Troctomorpha und Psocomorpha, die zum Öffnen der Serosacuticula und des Chorion führt. Um sie verständlich zu machen, muß auf die innere *Kopf-Anatomie der Gruppen* näher eingegangen werden.

Trogiomorpha (Abb. 2, 3)

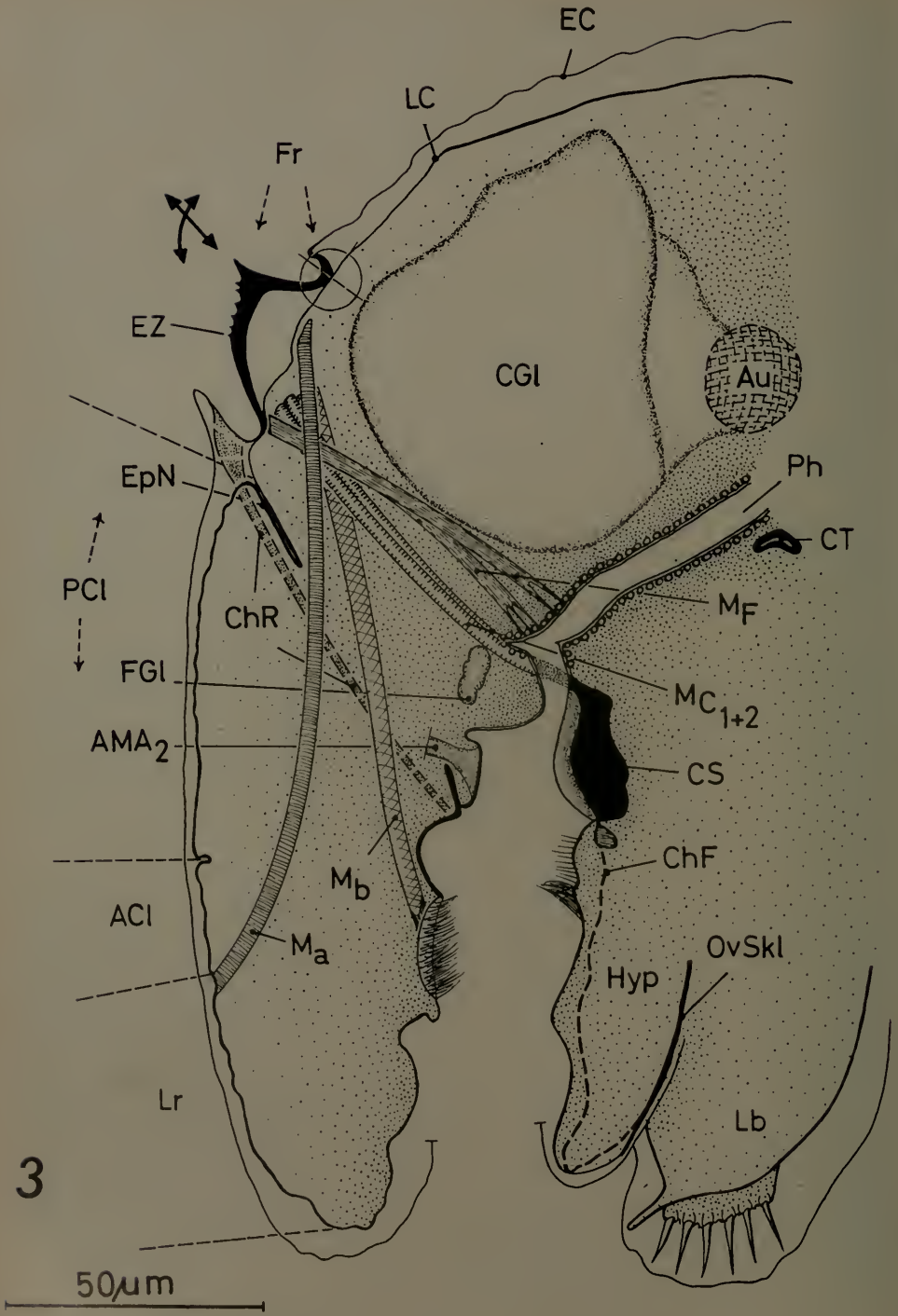
Der Eisprenger (EZ) beispielsweise bei *Psyllipsocus* (ebenso: *Prionoglaris*) besitzt einen relativ fragilen Chitinrahmen, dessen vorderes Ende etwa 10 bis 15 μ dorsad der Epistomalnaht beginnt und hier, in einer auffälligen Absenkung der Embryonalcuticula (EC) auf den Kopf an der Larvalcuticula (LC) festgeheftet ist. Der konvexe Zahnrahmen führt im Bogen nach oben und endet in einer etwa 17 μ vom Kopf entfernten scharfen Spitze, um dann in einer abfallenden konkaven Chitinspange, die lose-bogig der Kopfhaut aufsitzt, in die etwa 0,3 μ dünne normale Embryonalcuticula auszulaufen: Drehpunkt (Abb. 3, Kreis). An der konvexen Vorderseite des Eisprengers befinden sich bei *Psyllipsocus* zusätzlich 6, etwa 1 μ große Zähnen. Seitliche, in Abb. 2 erkennbare Chitinverstrebungen erhöhen die Stabilität des EZ auf der Kopfhaut. Unterhalb des Eizahns ist die LC extrem dünn und weichhäutig (im Gegensatz zu den übrigen Körperzonen). Dieser Bereich weist sich durch seine Lage dorsad der Epistomalnaht (EpN) und durch die daran anschließenden Ursprungsstellen charakteristischer (Frons-)Muskelgruppen⁴⁾ klar als Frons-Bereich (Fr) aus.

Bei den betreffenden Frons-Muskeln handelt es sich einmal um den aus zwei (schwächeren) Zügen bestehenden Muskel F (MF). Er entspringt neben der Medianlinie unterhalb der vorderen Verwachsungsstelle des Eizahns mit der Larvalcuticula LC (*Prionoglaris*: weiter hinten) und inseriert dorsal am Pharynx (Ph) (m. frontalis pharyngis dorsalis). In seinem mittleren Verlauf begrenzt er annähernd den vorderen Teil des Cerebralganglions (Gehirn, CGI). Bei der Larve und der Imago fungiert er als Dilator des Pharynx; wie sich unten zeigen lassen wird jedoch nicht beim schlüpfreifen Embryo.

Weiter seitlich-hinten vom MF entspringt bei *Psyllipsocus* zum anderen der (kräftige) 2zügige Muskel C_{1+2} und heftet an den Oralarmen des Cibariasklerits (Hypopharyngealsklerit, Sitophor; Bezeichnung: CS). Er ist einer der charakteristischsten Muskeln des Insektenkopfes: die Ansatzstelle dieses M. frontalis hypopharyngis, auch: M. angulorum oris (GOUIN 1968) gilt als wichtige Landmarke für die Grenze Cibarium-Pharynx. Sie definiert also die Lage der Mundöffnung (SNODGRASS 1944). Nur bei Larve und Imago, dagegen nicht beim Embryo, fungiert er ausschließlich als Mundwinkelretraktor.

Dorsolaterad vom MC_{1+2} , also auf der (vorderen) Hälfte der Längsausdehnung des Eizahns befindet sich der Ursprung des Muskels b (Mb). Der Ansatz dieses M. frontalis epipharyngealis liegt im lateralen Bereich des Epipharynx, unweit des oberen seitlichen Labrumwinkels. Er vermag den Labroepipharynx-Komplex dem Hypopharynx zu nähern und so den Cibarialraum zu verkleinern. Sein nur bei *Prionoglaris* im Vergleich zu allen übrigen Psocoptera abweichender Ursprung (Abb. 2), nämlich ventrolaterad des MC_{1+2} , soll in einem anderen Zusammenhang (SEEGER, in Vorbereitung) näher diskutiert werden.

⁴⁾ Wegen der besseren Übersichtlichkeit (und Homologisierbarkeit) der Einzelmuskeln werden dieselben Muskelbezeichnungen wie bei BADONNEL (1934) verwendet, obwohl diese nicht ganz glücklich sind. Dem gleichen Ziel dienen die nahezu gleichen Muskelschraffuren in Abb. 3, 4, die WEBER (1969) bei seinen Übersichtszeichnungen benutzt hat.



Am weitesten dorsal, unterhalb der hinteren Hälfte des Eizahns entspringt der Muskel *a* und verläuft knapp seitlich der Medianlinie des Kopfes, um etwa an der Mitte der dorsalen Grenze des Labrums zu inserieren. Dieser *M. frontalis labri* markiert einerseits die knapp dorsad seiner Ursprungsstelle gelegene, aber nicht exakt definierbare Grenze Frons-Vertex (siehe hierzu WEBER 1969), andererseits in seinen Ansatzstellen die Lage der Labralfalte als eindeutigen Übergang des Labrums in den Anteclypeus. Er unterstützt als Retraktor des Labrums bei der Larve und der Imago die Wirkung des *Mb* (Heranklappen des Labrums und distaler Verschluß des Cibariums).

In Abb. 2a sind zwei weitere (sehr schwache) Muskeln eingezeichnet, die deutlich nicht unmittelbar unterhalb des Eizahns entspringen. Sie wurden deshalb und wegen der besseren Übersichtlichkeit in Abb. 3 und 4 weggelassen (das gleiche gilt auch für die übrigen, beim Embryo sichtbaren Muskeln des Vorderkopfes). *ME*₁ entspringt in den meisten Fällen an der Epistomalnaht (wichtige Landmarke), führt median von *Ma* und *MC*₁₊₂ zum vordersten Pharynx (knapp vor der scharfen Abknickung des Pharynx in Richtung zur Körperlängsachse). Der Ursprung des Zuges *ME*_{2a} befindet sich lateral vom *ME*₁ auf der Epistomalnaht, führt seitlich von *Ma* und *MC*₁₊₂ an den lateralen Teil des Pharynx, kurz hinter der dorsalen Abknickungsstelle, während *ME*_{2b} etwa in Höhe des *MC*₁ oder etwas weiter ventral, jedoch viel mehr laterad entspringt und kurz vor der Insertionsstelle des *MF* seitlich am Pharynx ansetzt. Alle drei Muskeln sind als Pharynxdilatoren zu bezeichnen, treten aber während der Schlüpfphase vermutlich nicht in Funktion.

Die in Abb. 2a eingesetzten, mit Hilfe von optischen Schnitten bei geringsten Tiefenschärfen (offene Kondensorblende und 100-er Ölimmersion) in μm ausgemessenen Dickenangaben der Muskeln und ihrer Ursprungs- und Insertionsstellen entwerfen in einer recht genauen, quasi-räumlichen Darstellung (SCHLEE & GLÖCKNER 1978) ein *Tiefenprofil*, das einen ähnlich hohen informativen Wert besitzt, wie eine aus Einzelschnitten rekonstruierte räumliche Darstellung. Ein solches Tiefenprofil ist jedoch durch die zahlreichen Meßpunkte präziser, als es eine indirekte Rekonstruktion sein kann. Von einem willkürlich festgelegten Null-Punkt auf dem Chorion in der Mitte von Abb. 2a ausgehend (Sternchen), sind in Abb. 2b die Tiefenprofile der wichtigsten, mit dem Eizahnkomplex in Beziehung stehenden Objekte eingezeichnet:

Nr. 1 in Abb. 2b repräsentiert die Dicke des Chorion und der Serosacuticula ($2\ \mu$); *Nr. 2* verdeutlicht die Tiefenausdehnung der von der Embryonalcuticula gebildeten, hier gemeinsamen Chitinrinnen (*ChR*). Sie beträgt $5\ \mu$. In etwa $8\ \mu$ Tiefe unter dem Null-Punkt ist die Oberfläche der Kopfkapsel anzusetzen, die sich im Bereich der Medianlinie hier grabenähnlich einsenkt. *Nr. 3*: die Ursprungsstellen der vier Frons-Muskeln *a*, *b*, *C*₁₊₂, und *F* liegen in einem Tiefenbereich von etwa 10 bis $25\ \mu$. Ihre gemessene Gesamtausdehnung ist mithin $15\ \mu$. *Nr. 4*: das Tiefenprofil des Eizahns

Abb. 3. *Psyllipsocus ramburii* Sél.-Long.; Sagittalschnitt durch den Kopf des reifen Embryo. — Aus den Ursprungsstellen der Frons-muskeln *Ma*, *Mb*, *MC*₁₊₂, *MF* erklärt sich die Funktionsweise des Eizahns *EZ*. Infolge embryonaler Volumenvergrößerung und Blutdruckerhöhung durchstößt die Spitze des Eizahns die äußeren Eihüllen (gerader Pfeil). Durch die Tätigkeit vor allem von *MC*₁₊₂ und *MF* schwenkt der Eizahn nunmehr um seinen hinteren Drehpunkt (*Kreis*) nach vorn-unten (gebogener Pfeil) und erweitert so das zunächst punktförmige Loch in den äußeren Eihüllen („Dosenöffner-Prinzip“). Gleichzeitig saugt der Embryo Luft durch die Chitinrinnen *ChR* an (weitere Abkürzungen cf. Kapitel 6).

Fig. 3. *Psyllipsocus ramburii* Sél.-Long.; median section of the head of the mature embryo. — The function of the egg-burster *EZ* may be concluded from the origins of the frons muscles *Ma*, *Mb*, *MC*₁₊₂, *MF*. Both, an increasing volume of the embryo and the blood pressure enable the egg-burster to pierce the egg shell (straight arrow). By action mainly of *MC*₁₊₂ and *MF* the egg-burster turns forward and downward (curved arrow) around its posterior turning point (circle) and thus expands the punctual hole in the egg shell („tin-opener-principle“). Simultaneously the embryo swallows air through the chitinized furrows *ChR* (further abbreviations see chapter 6).

dehnt sich von 2 bis 38μ aus. Dabei scheint die hintere Hälfte des Eizahns wesentlich tiefer zu liegen: dies ist durch das Abtauchen der gewölbten Kopfoberfläche bedingt. Damit kann auch an einer Frontalansicht bewiesen werden, daß die Ursprungsstellen der genannten Muskeln sich unter der vorderen Hälfte des Eizahnes befinden müssen.

Abschließend läßt sich sagen, daß die beispielhaft bei *Psyllipsocus ramburii* und, mit Einschränkungen, bei *Prionoglaris stygia* geschilderten Verhältnisse im wesentlichen für alle Trogiomorpha gelten. Unterschiede bestehen lediglich in der verschiedenen starken Sklerotisierung des Oviruptors.

Während er bei den Psyllipsocidae und Prionoglarididae als fragile und zudem noch schwach sklerotisierte Chitinspange mit seitlichen Verstrebungen ausgebildet ist, liegt er bei den Lepidopsocidae (*Pteroxanium*) und Trogiidae (überprüfte Gattungen: *Trogium*, *Cerobasis*, *Lepinotus*) als solide, stark sklerotisierte Chitinkappe mit zahnbewehrtem Grat vor, wie auch PEARMAN (1927) in Übereinstimmung mit eigenen Untersuchungen bestätigt.

Man geht deshalb wohl nicht fehl, wenn man den Grund für diese Unterschiedlichkeit in den verschiedenen relativen Dicken der Ei- und Embryonalhüllen zu finden versucht. Tatsächlich sind die relativen Dickenunterschiede dieser Hüllen zwischen *Psyllipsocus* und *Prionoglaris* einerseits und *Lepinotus* andererseits so frappierend groß, daß man sie nicht mehr als zufallsbedingt bezeichnen kann.

So sind nach Tab. 2 die relativen durchschnittlichen Choriondicken des hier untersuchten Vertreters der Atropetae (*Lepinotus*) im Verhältnis zu den beiden Vertretern der Psocotropetae (*Prionoglaris*, *Psyllipsocus*) um etwa 70% mächtiger, die Lagen der Seroscuticula gemäß Tab. 3 sogar um weit über 500% (!) dicker.

Da nach BROADHEAD (1961) die Ei- und Embryonalhüllen von *Psoquilla marginepunctata* (Psoquillidae, Atropetae) — nach der starken Skulpturierung der SC zu urteilen — ebenfalls ähnliche Dicken aufweisen müssen, wie diejenigen der übrigen Atropetae, kann auch bei den Psoquillidae mit stark sklerotisierten Eizähnen gerechnet werden. Dies ist somit eine Merkmalskombination, die allen Atropetae eigen sein muß.

Wir haben demzufolge einen wahrscheinlich sehr zuverlässigen, das heißt wenig variierenden Merkmalskomplex (schwacher Selektionsdruck) vor uns, der die bislang vorliegende, etwas lückenhafte Differentialdiagnose zwischen Atropetae und Psocotropetae vervollständigen hilft. Die wichtige Frage nach der phylogenetischen Relevanz dieses Grundplanmerkmals muß allerdings einer weiteren, bereits oben angekündigten Arbeit vorbehalten bleiben, da sie weit über das gestellte Thema hinausgeht.

Psocomorpha (Abb. 4)

Der für diese Untersuchung beispielhaft zu besprechende Eizahnbereich von *Ectopsocus* ist im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Trogiomorpha sehr viel größer. Dieses dokumentiert sich allein schon in der nahezu 3fach größeren Längsausdehnung, der etwa 1,5fachen Höhe und den 5fach größeren Zähnen des Oviruptors. Seine Größe und Stabilität läßt auf relativ starke außerchorionale Hüllen schließen, denn die Dicken von SC und Chorion sind eher geringmächtiger ausgebildet als bei den untersuchten Trogiomorpha.

Noch wesentlicher ist seine unterschiedliche Lage. Während sich der Eisprenger der Trogiomorpha auf der Frons befindet und als frontaler Eizahn bezeichnet werden kann, ragt er bei *Ectopsocus* und sehr wahrscheinlich allen Psocomorpha weit über die Epistomalnaht bis in das vordere, orale Drittel oder Viertel des Postclypeus (PCl) hinein. Man kann hier von einem clypeofrontalen Eizahn sprechen.

Die Ursprungsstellen der Muskeln a, b, C₁₊₂, F — in ihrer Anordnung im Frons-Bereich von vorn nach hinten aufgezählt — liegen am caudalen Ende des EZ. Die Reihenfolge stimmt mit den (Grundplan-)Verhältnissen bei den Trogiomorpha (und Troctomorpha) überein und findet sich auch bei anderen Psocomorpha, wie BADONNEL (1934, Abb. 13) bei *Stenopsocus* nachweist. Bemerkenswert ist, daß die Reihenfolge der Muskelursprungsstellen für die Insekten mit beißenden Mundwerkzeugen charakteristisch ist, und nach SNODGRASS (1944, Abb. 7; 1947, Abb. 1, 2) wie auch WEBER (1969, Abb. 99, 100) mit den Grundplanverhältnissen der Insekten schlechthin übereinstimmt, unterstellt man die Richtigkeit von SNODGRASS' und WEBER'S Auffassungen.

Die bei den Trogiomorpha von den seitlichen Labrumbasen herführenden und in der Mittellinie vor dem Eisprenger — knapp vor oder an der Epistomalnaht — zusammenlaufenden Chitinrinnen münden bei den Psocomorpha gelenkig an das vordere Drittel des Eizahns, etwa auf der Mitte des Postclypeus, also weit vor der Epistomalnaht (EpN). Diese Chitinrinnen sind bei *Ectopsocus*, wie auch anderen Psocomorpha-Arten (NEW 1969), als recht massive, stärker sklerotisierte Chitinhohlprofile ausgebildet. Sie vermögen den Eizahn, der nur an seinem caudalen Ende fest an die Larvalcuticula angeheftet ist (im übrigen aber lose auf ihr zu liegen kommt), in seinem vorderen Teil stabil in seiner Lage zu halten. Ihr gemeinsamer Treffpunkt unter dem Eizahn (Abb. 4: Kreis) ist gleichzeitig durch die gelenkige Aufhängung an den EZ als funktionell wichtiger Dreh- oder Angelpunkt ausgebildet.

Troctomorpha am Beispiel von *Liposcelis*

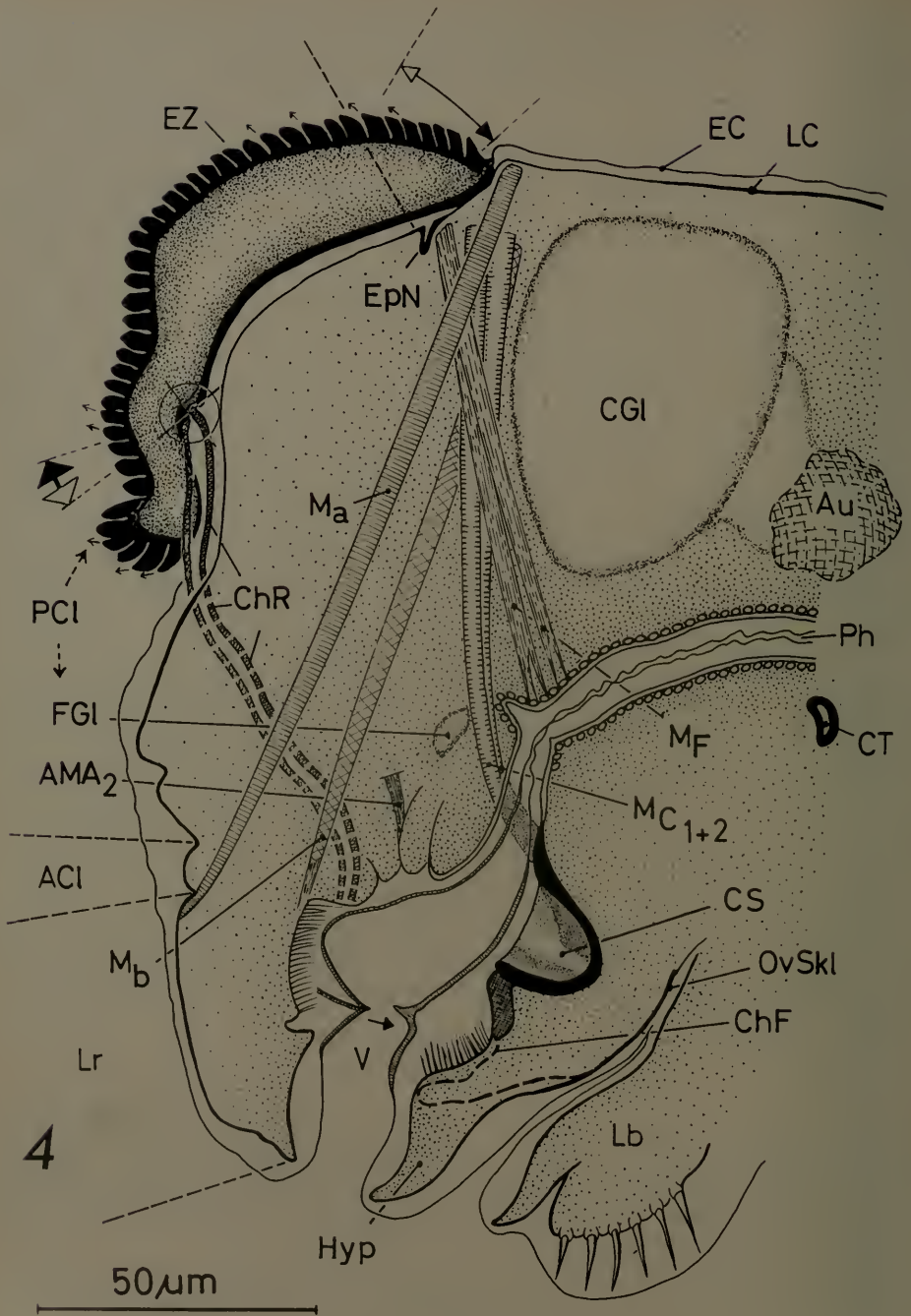
In dieser Gruppe sind die von allen hier untersuchten Objekten mit Abstand winzigsten Eier vorhanden (L: $323 \pm 10 \mu$, B: $197 \pm 8 \mu$, n = 10). Trotz zahlreicher Präparationen gelang es deshalb nicht, exakte Seitenlagen zu erhalten. Erschwerend war vor allem, daß erst in einem minutiösen Präparationsprozeß die stark mit Detrituspartikeln verklebte außerchorionale Hülle der Eier von dem kaum über $0,5 \mu$ (!) messenden Chorion entfernt werden mußte, ohne dies zu beschädigen. Erst dann konnten die Eier eingebettet und den mikroskopischen Beobachtungen zugänglich gemacht werden.

Der etwa 50μ lange Eizahnbereich besteht aus drei voneinander getrennten Gruppen mit insgesamt 10 verschiedenen großen Zähnen (BROADHEAD et al. 1944 geben 7 an), die reihig angeordnet sind, und eine maximale Höhe von 9μ erreichen. Die Einzelzähne sind auf einer gemeinsamen, etwas stärker sklerotisierten Basalplatte befestigt.

In seiner Lage auf dem Kopf des Embryo nimmt der Eizahnkomplex bei *Liposcelis* eine „mittlere“ Position zwischen Trogiomorpha und Psocomorpha ein:

Ähnlichkeit mit den Trogiomorpha: die Chitinrinnen vereinigen sich in einem medianen Punkt vor dem Eisprenger, allerdings relativ weiter oral der Epistomalnaht. Durch die Verschiebung des Vereinigungspunktes zum Mund hin erhalten die Rinnen einen bogigen Verlauf (Trogiomorpha: \pm gerader Verlauf) und beschreiben eine charakteristische, herzförmige Figur, ehe sie zu den seitlichen Bereichen des Anteclypeus führen.

Ähnlichkeiten mit den Psocomorpha: 1. Es handelt sich um einen clypeofrontalen Eizahn, da er die EpN oral überschreitet. 2. Die Ursprungsstellen der Frons-Muskeln befinden sich am caudalen (hinteren) Ende des Eizahnkomplexes. 3. Die Festheftungsstelle der Eizahnplatte an der LC liegt ebenfalls im caudalen Eizahnbereich. 4. Der Eizahnkomplex besteht aus größeren, bis 9μ hohen Einzelzähnen (*Ectopsocus*: etwa 6μ große Zähne), die von *Ectopsocus* abweichend in voneinander isolierten 3er und 4er Gruppen stehen. 5. Vermutlich ähnliche Funktion.



Bewegungsmechanik

Abschließend kann die Bewegungsmechanik der Eizähne von Trogiomorpha, Troctomorpha und Psocomorpha nunmehr skizziert werden. Zunächst verfahren alle untersuchten Arten nach der gleichen recht ungewöhnlichen Methode, die man als „Prinzip der embryonal vertauschten Arbeitsseiten“ der Muskeln bezeichnen könnte.

Jeder Muskel (Ausnahme: Ringmuskel) benötigt für seine Funktion bekanntlich ein festes, für ihn unbewegliches Widerlager, das in der Regel als Ursprungsstelle (Origo) bezeichnet wird. An seinem anderen Ende, wo sich der von ihm zu bewegend Körperteil befindet, kann er, bei Kontraktion, Arbeit leisten (Insertio). Als Ursprungsstellen kommt bei Insekten häufig das stark sklerotisierte, starre Exoskelett infrage, so beispielsweise — wie in unserem Fall — der feste Frons-Bereich der Kopfkapsel des freilebenden Tieres. Ist — wie beim Embryo — dieser Stirnbereich nun besonders dünn und weichhäutig ausgebildet, dann liegt kein Widerlager für die Frons-Muskulatur vor, sondern offensichtlich ihr Arbeitsbereich. Voraussetzung hierfür ist allerdings, daß das Tier auf der anderen Seite der Muskeln (ein) entsprechende(s) Gegenlager aufbaut, sei es durch Erhöhung des Binnendrucks (Hydroskelett), sei es durch andere Vorrichtungen.

Ein erster Schritt hierzu ist in der Schlüpfphase 2 gegeben, in der das Tier die umgebende Amnionflüssigkeit aufsaugt und so sein Volumen vergrößert. Im einzelnen beinhaltet dieser Vorgang eine pralle Füllung der Darm- und Pharynxlumina, verbunden mit einer gleichzeitigen Verhärtung und Stabilisierung ihrer Wandungen. Damit ist das Gegenlager des Muskels F, der ja am Pharynx inseriert, aufgebaut. Bei weiterer Vergrößerung des Volumens wird das relativ weit vorragende Clypeolabrum gegen die Serosacuticula gepreßt, demzufolge auf den Hypopharynx zubewegt (Abb. 4, Pfeil), und der Cibarialraum wird vorn geschlossen. Als Abdichtung dient eine Ventileinrichtung (V) der Embryonalcuticula in Gestalt einer auf der Epipharynx-Seite gelegenen, im Querschnitt kegelförmigen Chitinlippe, die in eine entsprechend versteifte, hypoharynx-seitige Aussparung paßt. Selbst bei starker Erhöhung des Blutdrucks kann der Cibarial-Raum nicht zusammengedrückt werden, da die Wandungen der EC — vor allem hypopharynx-seitig — stärker sklerotisiert sind. Der Cibarialsklerit (CS) ist jetzt in seiner Lage fixiert (besonders dann, wenn sich der Turgordruck im Cibarium erhöht) und bildet das Widerlager für die an den Oralarmen des CS inserierenden Muskeln C_1 und C_2 . Durch das vorwiegend passive Herandrücken des Clypeolabrum an den Hypopharynx entstehen gleichzeitig die Widerlager der Muskeln a und b.

Der Eizahn der Trogiomorpha (Abb. 3) wird nun infolge weiterer Blutdruck-erhöhung durch eine blasenartige Vorwölbung des Frons-Bereichs gegen die Serosa-

Abb. 4. *Ectopsocus meridionalis* Ribaga; Sagittalschnitt durch den Kopf des reifen Embryo. — Der Eizahn von *Ectopsocus* wirkt nach dem „Kreissäge-Prinzip“. Erzielung einer hohen Effektivität 1. durch Verlagern des Drehpunkts (Kreis) in das vordere Viertel des Eizahns: infolgedessen wird der Wirkungsgrad der Fronsmuskeln Ma , Mb , MC_{1+2} , MF (langer, schlanker Pfeil) um das 2,5fache gesteigert (kurzer, breiter Pfeil); 2. durch Verschieben der Zähnhenspitzen zur Arbeitsfläche hin (kleine Pfeile). — Die Chitintrinnen ChR wirken dabei gleichzeitig als Widerlager und als Luftzufuhrleitungen (Abkürzungen cf. Kapitel 6).

Fig. 4. *Ectopsocus meridionalis* Ribaga; median section of the head of the mature embryo. — The egg-burster of *Ectopsocus* acts like a circular saw. A high efficiency is obtained (1.) by shifting the turning point (circle) to the anterior fourth of the egg-burster. Consequently, the acting power of the frons muscles Ma , Mb , MC_{1+2} , MF (long and slender arrow) increases 2.5 times (short and broad arrow); (2.) by adjusting the teeth points in the direction of movement (tiny arrows). — The chitinized furrows ChR provide the air supply, and their posterior ends form the turning point of the egg-burster (abbreviations see chapter 6).

cuticula gepreßt (gerader Pfeil). Er durchstößt sie mit seiner scharfen Spitze. Bei der jetzt folgenden Kontraktion des Ma, Mb, MC₁₊₂ und MF wird der Zahn um seinen hinteren Drehpunkt (Kreis) nach vorn-unten geschwenkt und erweitert schneidend-sägend die erste Perforation der Membran („Dosenöffner-Prinzip“; siehe gebogener Doppelpfeil).

Ganz anders ist die Wirkungsweise des Eisprengers von *Ectopsocus*, Psocomorpha (Abb. 4). Sie scheint einerseits indirekter, andererseits effizienter zu sein. Aufgrund der Lage des Drehpunktes an der Befestigungsstelle der Chitirinnen im vorderen Drittel des Eizahnes (Kreis) und die am caudalen Ende plazierten Muskelursprungsstellen vermag der Eizahn mit seinem gesamten, sägezähnen-bewehrtem Grat wirksam zu arbeiten.

1. *Arbeitstakt*: Nachdem der Eisprenger durch Volumenzunahme des Tieres Kontakt mit der Serosacuticula erhalten hat, wölbt sich der Frons-Bereich durch Blutdruckerhöhung blasenartig nach außen, und der hintere Teil des Eizahns bewegt sich bogig-sägend gegen die Serosacuticula (langer, gebogener Pfeil). Eine auffällige und regelmäßige Verschiebung der Zähnchenspitzen zu der dem Kopf abgewandten Seite (kleine Pfeile) erhöht die Wirkung dieses Vorgangs. Gleichzeitig senkt sich das vordere Drittel des Eizahns — um seinen Drehpunkt schwenkend — auf die Kopfkapsel des Embryo.

2. *Arbeitstakt*: Bei der nun folgenden Kontraktion der Frons-Muskeln wird der caudale Teil des Eizahns aufgrund seiner Befestigung an der Larvalcuticula in die Kopfkapsel hineingezogen, während das charakteristisch geschwungene vordere Drittel des Eisprengers nach außen wippt und jetzt die SC ansägt. Die hier wiederum auffällig zur Arbeitsfläche hin verschobenen asymmetrischen Zähnchenspitzen (kleine Pfeile) erhöhen ohne Zweifel deren Wirksamkeit. Interessant ist ferner, daß durch die Verschiebung des Eizahn-Drehpunkts nach vorn der Wirkungsgrad der Muskeln um das 2,5fache gesteigert wird: kurzer Hebelarm (fetter, kurzer Doppelpfeil).

Bei mehreren Abläufen dieser beiden Arbeitstakte entsteht das bereits von mehreren Autoren beobachtete Pulsieren des Vorderkopfbereichs. Der Eizahn selbst arbeitet dabei nach einem modifizierten „Kreissäge-Prinzip“.

Die morphologisch-anatomischen Verhältnisse am Oviruptor von *Liposcelis*, Troctomorpha, sind denjenigen von *Ectopsocus* insofern ähnlich, als durch die gleiche Konstellation der Muskelursprungsstellen am caudalen Ende des EZ auch dort seine Befestigung mit der Larvalcuticula liegt. Seine Fixierung an den Chitirinnen am oralen Ende auf dem Postclypeus und einem (vermutlich) dort befindlichen Drehpunkt läßt zwar grundsätzlich auf ein ähnliches Fungieren wie bei *Ectopsocus* schließen. Die Effektivität dieses Eizahns dürfte allerdings wesentlich geringer sein, da anhand der vorliegenden Präparate lediglich ein Auf- und Abschwingen des caudalen Eizahnbereichs vorstellbar ist und damit ein Durchbohren der Serosacuticula an mehreren Stellen. Ob auch ein Entlangführen des Eizahns an den umgebenden Häuten in Betracht gezogen werden kann, wie es WEBER (1936) vermutet, muß offen bleiben. Bislang wurde es noch von keinem der Autoren beobachtet.

3.5.2. Chitirinnen

Von den Bearbeitern der Psocoptera ist bislang weder die exakte Lage noch die Funktion dieser höchst eigenartigen Strukturen der Embryonalcuticula auch nur annähernd erkannt und gewürdigt worden. Dieser Tatbestand erscheint um so bemerkenswerter, als die Chitirinnen den Schlüssel für ein tieferes Verständnis des

in seinen Einzelphasen recht komplizierten Schlüpfvorgangs der Eilarve nicht nur für die Psocoptera, sondern auch für die Phthiraptera, möglicherweise sogar für die anderen Paraneoptera liefern.

Die reifen Embryonen aller genannten Gruppen benutzen nämlich bei ihren Schlüpfvorbereitungen dieselbe Methode: durch Aufnahme von Flüssigkeit und Luft vergrößern sie ihr eigenes Volumen, um einen wie auch immer sich auswirkenden, gezielten Druck von innen gegen die Eihüllen auszuüben. Füllt das Tier dann beispielsweise den gesamten Raum des Eies aus, verkleinert es automatisch seine Flüssigkeits- und Luftzufuhrwege zwischen EC und SC, zumal die Eizähne, welche zunächst eine kleine Öffnung in die Eihüllen schneiden, sägen oder bohren können, sich praktisch nie über der Mundöffnung befinden.

Als konstruktive Besonderheit bietet sich eine spezifisch gestaltete *Verbindung* zwischen Mundöffnung und Eizahn an, die durch entsprechende Sklerotisierung dem zunehmenden Druck des Tieres auf die äußeren Hüllen widerstehen kann, also nicht zusammendrückbar ist und wie der Schnorchel eines Tauchers die Verbindung zur Außenwelt aufrecht erhält. Alle konstruktiven Bedingungen erfüllen die Chitirinnen der Psocoptera und Phthiraptera in idealer Weise, da sie eine direkte Verbindung zwischen dem Bereich vor (oder unter) dem Eizahn und dem Mundraum darstellen.

Bei den untersuchten Arten von Trogiomorpha und Troctomorpha beginnen sie vor (oder in einer Depression vor) dem Eizahn (Abb. 3), an einer Stelle, die häufig eine charakteristische Ausgestaltung zeigt: bei *Lepinotus* inserieren an der jeweiligen Einmündung der Chitirinnen mehrere kräftige Chitinstacheln, bei *Prionoglaris* befinden sich in der (medianen) unpaaren Furche vor dem Eizahn eine Anzahl von Chitinerhebungen (Abb. 1b). Die Phthiraptera besitzen hier meist zwei kräftige, stärker sklerotisierte Chitinhöcker (sie fehlen aber bei *Haematopinus* und *Haematomyzus*) (SIKES et al. 1931, Abb. 1, WIGGLESWORTH 1932, Abb. 1, PATAY 1941, Abb. 3, WEBER 1969, Abb. 9, 10). Dadurch ist ein ungehinderter Zutritt von (Amnion-)Flüssigkeit oder Luft in die beiden Öffnungen gewährleistet, ohne daß die darüberliegenden Eihüllen sich direkt auf die Eingänge legen könnten. Das gleiche trifft für die Psocomorpha zu, denn hier setzen die Eirinnen vorn unten am Oviruptor an (Abb. 4).

Obwohl es sich bei diesen Strukturen funktionell um ein Kanalsystem handelt, da sie regelmäßige Lumina besitzen, sind sie im Lauf der Evolution offensichtlich aus versenkten *Einfaltungen* der Embryonalcuticula entstanden: in den meisten von mir untersuchten Fällen (einschließlich *Haematopinus suis*) konnte noch eine *Einfaltungsnah* gefunden werden.

Am Wendepunkt der Chitirinnen zum Mundraum hin befindet sich möglicherweise aufgrund der dort vorhandenen Wanddifferenzierungen je ein als Flatterventil oder Rückschlagventil fungierender Verschlussmechanismus, der sich bei Überdruck im Cibarialraum schließen könnte. Wegen der schwierigen Sichtverhältnisse war es aber nicht möglich, diese Vermutung anhand der vorliegenden Präparate zu erhärten.

Ähnlich liegen die Schwierigkeiten bei der Klärung des weiteren Verlaufs der Chitirinnen im Mundraum. An den Präparaten kann nicht ganz eindeutig festgestellt werden, aus welchen Wandelementen der Embryonalcuticula das beiderseits zum Cibarium führende Hohlraumsystem aufgebaut ist. Vor allem durch das Labrum vor einem Kollabieren geschützt, ist es in diesem Bereich nicht so stark sklerotisiert (und damit schwerer zu verfolgen). Eingehende vergleichende Beobachtungen an den Präparaten ergeben aber, daß ein aus Embryonalcuticula gebildetes Hohlraumsystem, das mit hohem Wahrscheinlichkeitsgrad als Fortsetzung der Chitirinnen gelten kann, vom Wendepunkt der Rinnen in Höhe des Pedicellus

zunächst in medio-caudaler, dann in medio-ventraler Richtung zum Cibarialraum führt. Vermutlich wird es hauptsächlich aus epipharyngealem Material der EC gebildet und von den unmittelbar darunterliegenden Mandibelbasen zusätzlich abgedichtet. Die beiderseitigen Einmündungsstellen des Röhrensystems in das Cibarium befinden sich bei den untersuchten Arten etwa zwischen Epipharyngeal-Bürste und Epipharyngeal-Sklerit, der ja durch die Sehne des Muskels A_2 (Abb. 3, 4: AMA_2), Ansatzstelle des großen *M. clypeo-epipharyngealis* charakterisiert ist (BADONNEL 1934: Muskel A, WEBER 1969, mf₂).

Bei den Phthiraptera macht lediglich YOUNG (1953) genauere Angaben über Entstehung und Verlauf der Chitinrinnen. Bei *Haematopinus suis* (Anoplura) werden die von der Eizahnplatte bis zu den Mundwinkeln führenden Rinnen („dorsal arm of egg burster“) von den Bildungszellen der Embryonalcuticula sezerniert, wenn der Embryo etwa 60 Stunden alt ist und sich somit in der Vor-Umrollungsphase befindet. Die Ausbildung der in den Mundraum führenden Rinnen („ventral arm of egg burster“) geschieht etwas später, erfolgt jedoch ebenfalls durch Bildungszellen der Embryonalcuticula. Das eigenartige, schalenförmige Gebilde („cibarial element of egg burster“), in das die Chitinrinnen einmünden, soll dagegen nach YOUNG (l. c.) durch Zellen des (vergrößerten) hinteren Cibarium-Teils (= Hypopharynx), also nicht von Bildungszellen der EC sezerniert werden.

Diese, im Gegensatz zu den Rinnen offensichtlich andersartige Entstehungsweise der Schale, ihre Form und Lage im Cibarium, die Form ihrer zur eigentlichen Mundöffnung hinweisenden beiden Anhänge (YOUNG l. c., Abb. 68, eigene Beobachtungen) lassen die (Arbeits-)Hypothese reizvoll erscheinen, diese Struktur mit dem Cibarialsklerit von Ischnocera, Amblycera und Psocoptera zu *homologisieren*, das den Larven und Imagines der Anoplura ja fehlt. In der Tat wird die fragile Schale beim Schlüpfen der Junglarve von *Haematopinus*, zusammen mit der Embryonalcuticula und den Chitinrinnen an der leeren Eihülle zurückgelassen.

Sollte sich die Annahme eines embryonal zwar angelegten, mit dem Schlüpfen der Eilarve aber abgestoßenen Cibarialsklerits bei allen Anopluren bestätigen lassen, läge hier eine sehr eindrucksvolle Synapomorphie für diese Gruppe vor. Sie würde darüberhinaus den andersartigen, mehr hypopharynx-seitigen Verlauf der Chitinrinnen im Mundraum der Anoplura erklären, im Gegensatz zu einer bei den Psocoptera epipharynx-seitigen Führung, die auch bei Ischnocera und Amblycera zumindest in ähnlicher Form zu erwarten wäre. Demgegenüber lassen sich für die Rhynchophthirina keine Vermutungen über den Verlauf der Rinnen anstellen, da sie stärker abgeleitete Mundwerkzeuge besitzen. Ohnehin wären eingehende Untersuchungen bei allen letztgenannten Taxa sehr wünschenswert.

3.5.3. Zusammenwirken der Hilfseinrichtungen

Nach Erörterung der Einzelelemente und -funktionen der EC-Differenzierungen kann nunmehr ihr *funktionelles Zusammenwirken* während der Schlüpfphasen — auch in Verbindung mit anderen Körperfunktionen — skizziert werden. Anhand des unterschiedlich lang anhaltenden Fungierens der Hilfseinrichtungen während des Schlüpfaktes kann annähernd ihre verschieden große Bedeutung eingegrenzt werden (siehe Tab. 5).

Danach hängt der Gesamterfolg des Schlüpfens in erster Linie von der *pumpenden Tätigkeit* des Pharynx und der damit verbundenen beträchtlichen Volumenzunahme des reifen Embryo im Ei ab: sowohl bei den Psocoptera als auch bei den Phthiraptera schluckt der Embryo nahezu ununterbrochen entweder Amnionflüssigkeit (1. Phase) oder Luft (2. bis 5. Phase), ein Befund, der von den meisten Autoren bestätigt wird.

Gemessen an ihrem geringen Bekanntheitsgrad ist dabei die tatsächliche Bedeutung der Chitirinnen beim gesamten Schlüpfakt überraschend hoch, da ihre Funktion als *Flüssigkeits- und Luftzufuhrleitungen* eine der entscheidenden Voraussetzungen für die Tätigkeit der Pharynxpumpe darstellt. Zumindest teilweise treten sie bereits in der 1. Schlüpfphase in Aktion. Ihr eigentliches Fungieren setzt dann nach punktförmiger Eröffnung der Serosacuticula ein (2. Phase), weil hier im Gegensatz zur 1. Phase, bei der die Eiflüssigkeit auch die äußeren Mundbereiche umgibt, die Rinnen jetzt die einzige Verbindung zwischen Mund und Außenwelt darstellen und den Gastransport zum Mundraum übernehmen können. Sie bleiben bis zum Anfang der 4. Phase (Verlassen der Eihüllen) in Funktion und zwar sowohl bei den Psocoptera als auch bei den Phthiraptera. Insoweit verhalten sich beide Taxa gleich (Tab. 5).

Gravierende Unterschiede zwischen den beiden Ordnungen ergeben sich erst im Fungieren der übrigen Schlüpf-Hilfseinrichtungen, denn nur bei den Phthiraptera (nicht aber bei den Psocoptera) treten nach Öffnen der Serosacuticula (vielleicht auch früher) Abdomen und/oder Extremitäten in Funktion. Sie bewirken, daß der reife Embryo einen ausreichend starken Vortrieb in Richtung Operculum erhält, welcher Kopf und Eizahnplatte gegen die offenbar erst perforierte, nicht aber völlig geöffnete Serosacuticula drängt, um sie ganz aufzusprengen. Gegenläufige Pharynxkontraktionen und erhöhter Blutdruck lassen die Eizahnplatte unterstützend etwas vortreten.

Das gleiche Prinzip, nämlich eine *Überdrucksprengung*, kann bei Eröffnung des Operculums der Phthiraptera unterstellt werden (3. Phase): *Abdomen und Extremitäten übernehmen die Hauptarbeit*, eine durch erhöhten Binnendruck stabilisierte Eizahnplatte dient lediglich als Widerlager. Präformierte Bruchnähte erleichtern den gesamten Vorgang. Schließlich verläßt die Junglarve die Eiöffnung durch weitere Aktivitäten von Abdomen und Extremitäten sowie durch Volumenvergrößerung (4. Phase). Nach einiger Zeit reißt die Embryonalcuticula hinter der Eizahnplatte, und die Larve entledigt sich der EC unter lebhaften Körperbewegungen und fortgesetztem Luftschlucken (5. Phase).

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Psocoptera. Auffällig ist hier, daß sich die bei den Phthiraptera unterstützenden Aktivitäten von Abdomen und Extremitäten ganz auf die *Eigenbeweglichkeit des Eizahns* verlagert haben. Möglicherweise aufgrund der beengten Platzverhältnisse des Embryo im Ei verharren somit Beine und Hinterleib bei den Psocoptera im Verlauf des gesamten Schlüpfakts in relativer Unbeweglichkeit. Um so bedeutender ist bei dieser Gruppe das Fungieren des Eizahns während der Schlüpfphasen 2 bis 4, dessen Tätigkeit — 1. Schneiden einer zunächst kleinen Öffnung in die SC, 2. Vergrößern des Lochs, 3. Öffnen des Chorion — vor allem in Verbindung mit den ständig in Aktion befindlichen Chitirinnen und den (Luft-)pumpenden Pharynx-Bereichen verständlich wird (*Prinzip einer Schnitt-Drucksprengung*).

Selbst wenn die Junglarve die Eihüllen verlassen hat (Ende der 4. Phase), und die Embryonalcuticula aufgrund weiterer Druckerhöhung knapp hinter dem Eizahn aufreißt, bleiben die Extremitäten der Larve beim Herausgleiten aus der EC noch unbeweglich. Erst *nach* Freiwerden der Beine helfen sie schließlich — gegen Ende der 5. Phase — den Hinterleib völlig aus der EC zu ziehen. Ähnliches beobachtete JENTSCH (1939).

4. Embryo

Nach den Befunden von Goss (1952, 1953) liegt bei den Psocopteren ein typisch eingestülpter (invaginierter) Keimstreif vor, der häufig bei Eiern auftritt, deren

Tabelle 5. Fungieren einzelner Hilfseinrichtungen (der EC) schlüpfreifer Embryonen von Psocoptera und Phthiraptera in den verschiedenen Schlüpfphasen⁶⁾.

- + Fungieren einer Hilfseinrichtung,
 (+) Fungieren einer Hilfseinrichtung nur in Verbindung mit Aktivitäten von Abdomen/Extremitäten,
 — funktionslos in der betreffenden Schlüpfphase.

Abkürzungen: EZ = Eizahn/Eizahnplatte, ChR = Chitinrinnen.

Es bedeuten:

- I: Aufsaugen der Amnionflüssigkeit
 II: Öffnen der Serosacuticula(?) Dotter-Membran
 III: Öffnen des Chorion/Absprennen des Operculums
 IV: Verlassen der Eihüllen
 V: Öffnen und Verlassen der Embryonalcuticula.

Table 5. Moments of action of the auxiliary mechanisms during the different phases of hatching in mature embryos of Psocoptera and Phthiraptera. The different phases are

- I: swallowing of the amniotic fluid,
 II: bursting the serosal cuticle,
 III: bursting the chorion/removing of the operculum,
 IV: leaving the egg shell,
 V: shedding the embryonic cuticle.

Explanation of symbols and abbreviations:

- + auxiliary mechanisms active,
 (+) auxiliary mechanism active only in connection with activities of the abdomen and the appendages,
 — auxiliary mechanisms inactive;
 EZ = egg-burster, ChR = chitinized furrows.

Schlüpf- phase	PSOCOPTERA				PHTHIRAPTERA			
	EZ	ChR	Volumen- vergröß. Embryo ⁵⁾	Aktivität Abdomen/ Extremitäten	EZ	Chr	Volumen- vergröß. Embryo ⁵⁾	Aktivität Abdomen/ Extremitäten
I	—	+	+	—	—	+	+	—
II	+	+ Luft	+	—	(+)	+ Luft	+	+
III	+	+	+	—	(+)	+	+	+
IV	+	+	+	—	—	+	+	+
V	—	—	+	nach EC- Häutung: +	—	—	+	+

Eiraum im Verhältnis zum Embryo relativ klein ist (WEBER 1954). Auf die besonders beengten Platzverhältnisse im Psocopteren-Ei wurde übrigens schon hingewiesen.

Während der Frühentwicklung versinkt nun der mehr und mehr in die Länge wachsende Keimstreif mit seinem Caudal-Ende voran im Dotter. Das ganze vollzieht sich vom hinteren ventralen Drittel oder Viertel des Eies aus, so daß der Keimstreif in der Dottertiefe auf den vorderen Eipol zuwächst. Dabei zieht der Keimstreif seine amnialen Ränder mit in den Dotter und bildet mit ihnen die Amnion-Höhle. Bei *Liposcelis bostrychophilus* ist dieser Vorgang etwa 30 Stunden nach den ersten

⁵⁾ Durch pumpende Bewegungen des Pharynx.

⁶⁾ Bei Ischnocera und Amblycera liegen in einigen Phasen keine genauen Angaben vor.

Teilungsschritten abgeschlossen (Zuchttemperatur: 31 °C). 6 Stunden später, nach Abschluß der Einrollung (Anatrepsis), entsteht durch Einbiegen des caudalen Keimstreifendes nach ventrad (aber zur Dorsalseite des Eies hin) eine charakteristisch S-förmige Gestalt des Keimstreifs, der nunmehr Segmentierung zeigt, und die Extremitäten-Knospen von Kopf und Thorax ausbildet. Im Grundplan ähnliche Verhältnisse zeigen die Phthiraptera (SCHÖLZEL 1937), Thysanoptera (BOURNIER 1966), Auchenorrhyncha (MÜLLER 1951) und die anderen Hemiptera (COBBEN 1965, 1968).

Die Ausrollung (engl. revolution = Katatrepsis) findet am 90 Stunden alten Keim von *Liposcelis* statt und ist, wie auch SCHÖLZEL (l. c.) bei *Haematopinus* (Anoplura) bemerkt hat, nach sehr kurzer Dauer (etwa 2 Stunden) abgeschlossen (GOSS 1952, 1953). Die Ausrollung bewirkt, daß Vorder- und Hinterbezirk von Ei und Embryo nunmehr übereinstimmen. Im letzten Drittel der Entwicklungszeit bildet der Embryo seine Organsysteme dann vollständig aus.

Nach diesen mehr einführenden Bemerkungen muß auf einige Besonderheiten des Psocopteren-Embryo in den folgenden Abschnitten näher eingegangen werden.

4.1. Embryonallage im Ei

Bearbeitern von Psocoptera fiel schon relativ früh auf, daß der reife Embryo mit dem Rücken zum Substrat hin orientiert im Ei liegt und somit seine Ventralseite der Dorsalseite der eiblegenden Mutter zuwendet (PEARMAN 1928, WEBER 1939a, JENTSCH 1939).

Andererseits beobachtete JENTSCH (l. c.) bei *Cerobasis guesfalica* und *Trogium pulsatorium*, daß der Vorderpol des Eies den mütterlichen Körper zuletzt verläßt, somit die Längsachsen von Ei, fertigem Embryo und Mutter identisch sind, was für *Lepinotus*, *Psyllipsocus*, *Liposcelis*, *Ectopsocus*, also für alle drei Unterordnungen der Psocoptera von mir bestätigt werden kann. Auch GOSS (1954) hat bei *Liposcelis* offenbar ähnliche Erfahrungen gemacht. Man geht deshalb wohl nicht fehl, wenn man die geschilderte Embryonalorientierung für die gesamten Psocoptera annimmt.

Sie weicht insofern vom Grundplan der Insekten ab, als der fertige Embryo im Verhältnis zur Mutter eine 180° um seine Polachse gedrehte Position im Ei einnimmt, während normalerweise Dorsalseite und Kopfpol von Eischale, Embryo und mütterlichem Körper übereinstimmen und erst dann der Regel entsprechen, die HALLEZ (1886) erstmals definierte.

4.2. Vergleich mit Nachbargruppen

COBBEN (1968), hat die Embryonallage von Eiern verschiedener Heteroptera-Gruppen in Hinblick auf das HALLEZ'sche Gesetz ausführlich erörtert und sieht wohl mit Recht die HALLEZ'sche Regel *dann* als zu eng gefaßt, wenn ausschließlich die Lage des *fertigen* Embryo („prolarva“) im Ei in Betracht gezogen und mit der Orientierung des mütterlichen Körpers verglichen wird, wie es HALLEZ in seinem „law of orientation“ offenbar verstanden haben wollte und damit weder Embryonoch Eirotationen berücksichtigt hat. In diesem Fall würden nach COBBEN (l. c.) nur einige (stark abgeleitete) Geocorisae-Gruppen (Reduvoidea und ein Teil der Pentatomorpha) dem HALLEZ-Gesetz entsprechen.

Embryorotation

Ein Großteil der Heteroptera-Embryonen führt aber während der Ausrollung eine zusätzliche längsaxiale Drehung (meist) um 180° aus, die nach COBBEN zum Grundplan der Heteroptera gehören muß und auch bei den anderen Hemiptera auftreten kann. COBBEN schlägt deshalb vor, bei Anwendung der HALLEZ'schen

Regel nicht von der Lage des reifen Embryo („prolarva“), sondern von derjenigen der Keimscheibe oder des Keimstreifs auszugehen, da sich diese regelmäßig auf der Ventralseite des Eies als Ventralplatte entwickeln und mit der Ventralseite der Mutter identisch orientiert sind.

Eirotation

Nicht berücksichtigt wurde in dem Gesetz von HALLEZ ferner die Art und Weise der Eibalage durch das Weibchen. Falls nämlich, wie bei den Saldidae und Mesoveliidae ein konkaver, ventrad gerichteter Ovipositor vorliegt, und das Hypopyg bei der Eiablage zudem noch ventrad gebogen ist, wird das Ei — 180° um seine *Seitenachse* gedreht — mit seinem Hinterpol voran unter den Körper des Weibchens, also zwischen seine Beine gelegt. Ebenso wäre bei der Eiablage eine Torsion des Eies um seine *Längsachse* denkbar. In beiden Fällen würde dann oberflächlich betrachtet die Lage des noch nicht im Dotter versenkten Keimstreifs (Ventralplatte) nicht mit der entsprechenden Orientierung der Mutter übereinstimmen. —

COBBEN (1968, S. 374) formuliert deshalb das HALLEZ'sche Gesetz in der erweiterten Fassung: „*The orientation of the longitudinal and transverse axes of the released egg shell and the enclosed embryonic rudiment correspond with those of the depositing mother, unless eggs are rotated during delivery, or the longitudinal axis is reversed in relation to that of the female by tumbling.*“

Inwieweit diese Definition bei anderen Insekten widerspruchlos anwendbar ist, sollte durch zukünftige Untersuchungen bestätigt werden. Die Aussage, daß nach der Eiablage die Orientierung von Eihülle und Ventralplatte einerseits, mit der Lage des mütterlichen Körpers andererseits übereinstimmt, beruht auf Beobachtungen, die bei den Heteroptera zutreffen mögen. Ob sie für andere Insektengruppen gelten, ist nicht ganz sicher. In welchem Ausmaß beispielsweise Rotationen der Eier vor der Eiablage: 1. im Ovar oder 2. beim Passieren durch den Ovidukt stattfinden könnten und dann berücksichtigt werden müßten, bleibt vorerst offen.

Die vielleicht einzige Literaturangabe, in der eine derartige Eirotation *im* Weibchen angenommen wird, stammt von GOSS (1954) aufgrund der Beobachtung, daß sowohl der Eikern (germinal vesicle), als auch der Polkörper bei *Liposcelis* auf der Dorsal- oder Dorsolateral-Seite des Ovar-Eies liegen. Da sich die präsumptive Ventralplatte nach Goss „in der Regel“ auf der gegenüberliegenden Seite von Eikern und Polkörpern, also auf der Ventral-Seite des Eies entwickelt, würde die Orientierung des Eies *im Ovar* von *Liposcelis* mit der Mutter übereinstimmen und in soweit die HALLEZ'sche Regel bestätigen. Aus der Tatsache aber, daß der *reife Embryo* bei den Psocoptera seine Dorsal-Seite zum Substrat hinwendet, somit nicht mit der mütterlichen Orientierung übereinstimmt, schließt Goss (l. c. S. 203) auf eine 180° -Torsion des Eies um seine Polachse, wenn es vor der Eiablage von der Ovariolen nach außen wandert. Schon COBBEN (1968) hat allerdings Zweifel an dieser Meinung geäußert.

Hinzu kommt, daß es aufgrund der drehsymmetrischen Form des Eies und der demzufolge fehlenden morphologischen Unterscheidbarkeit von Dorsal- und Ventralseite kaum eine eindeutige Kontrollmöglichkeit für Goss' Ansicht bei dieser Gruppe (Troctomorpha) gibt. Sie ist eher gegeben bei den Eiern der Trogimorpha-Arten mit ihren unterschiedlich differenzierten Ober- und Unterseiten, die insbesondere bei den hier verfügbaren *Lepinotus-patruelis*-Eiern sehr gut ausgeprägt sind und wie alle bislang untersuchten reifen Psocoptera-Embryonen aus allen drei Unterordnungen mit der Dorsal-Seite zum Substrat hin orientiert liegen.

Präpariert man Ovariolen von *Lepinotus patruelis* mit abgereiften Eiern unter genauer Beachtung ihrer Lagebeziehung im Abdomen, dann stellt man fest, daß die im abgelegten Ei vom Substrat abgewandte und durch eine mediane, leicht rinnenartige Vertiefung charakterisierte Oberseite der Eischale auch im Weibchen dorsad — aber leicht seitlich-außen geneigt — liegt. Ebenso sind Vorder- und Hinterpol sowohl bei abgelegten, als auch bei abgereiften Eiern gleichsinnig orientiert. Es muß daraus geschlossen werden, daß eine Torsion des reifen Eies weder im Ovidukt noch während der Eiablage stattfindet.

Auch die Möglichkeit einer Drehung des noch unreifen Eies in der Ovariole muß ausgeschlossen werden, da das unreife Ei dann von den Follikelzellen in seiner Lage fixiert wird. Dem Schluß von Goss (1954), die Eier von *Liposcelis* müßten sich auf ihrem Weg von den Ovariolen bis zu Eiablage um 180° gedreht haben, kann ich nicht folgen. Eine Eirotation findet bei den Psocoptera de facto nicht statt.

Außerdem ist nach COBBEN (1968) die Orientierung der ersten Keimanlage entscheidend, da sie bei den Insekten die endgültige Ventral-Seite des Eies und der Eischale definiert. Nicht umsonst spricht man von der „Ventralplatte“. Goss (1952, 1953, 1954) ist bei der Bezeichnung dieser Seite zumindest unpräzise. Zunächst bezeichnet er sie richtig als Ventral-Seite des Eies, um sie dann sowohl im Text, als auch in den Abbildungen ohne nähere Begründung plötzlich als Dorsal-Seite anzusehen (l. c. 1953, Abb. 3 und 4) — vielleicht, weil den Eiern von *Liposcelis*, wie schon erwähnt, die hinreichende morphologische Oberflächendifferenzierung für eine einwandfreie Orientierung fehlt.

Eigene Untersuchungen an verschiedenen entwickelten *Lepinotus*-Eiern ergeben nun völlig eindeutig, daß sich sowohl die Lage der Ventralplatte, als auch die Ventral-Seite des reifen Embryo auf der dem Substrat abgewandten Seite befinden: Ventral-Seite von Eischale, Embryonalanlage und fertigem Embryo stimmen somit bei den Psocoptera *nicht* mit der Orientierung des mütterlichen Körpers überein. Zudem haben im Gegensatz zu Teilen der Heteroptera weder Ei- noch Keimband-, Embryo- oder Prolarvenrotationen stattgefunden.

Wir haben damit, selbst unter Berücksichtigung der erweiterten Fassung des HALLEZ'schen Gesetzes durch COBBEN (l. c.), bei den Psocoptera eine ganz klare *Ausnahme* von dieser Regel vorliegen, die weder den Verhältnissen bei den Heteroptera noch denjenigen anderer bekannter Paraneoptera-Gruppen ähnelt (Phthiraptera: SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939b; Thysanoptera: BOURNIER 1966; Auchenorrhyncha: MÜLLER 1951; Heteroptera und andere Hemiptera: COBBEN 1968). Es ist ferner äußerst unwahrscheinlich, daß die Zoraptera ein gleiches Verhalten wie die Psocoptera zeigen könnten, denn dann dürften die mit den Psocoptera nahezu verwandten Phthiraptera (SEGER 1975) kaum so eindeutige Grundplanverhältnisse in der Embryonal- und Eilage zeigen, die völlig mit der HALLEZ-Regel übereinstimmen, ohne daß selbst Ei- und/oder Embryorationen bei ihnen stattfinden (SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939b).

Da somit konvergente Ausbildungen oder Parallelismen im Embryonalverhalten bei allen anderen bekannten Paraneoptera auszuschließen sind, liegt bei den Psocoptera in der abweichenden Embryonallage eine aussagestarke Synapomorphie vor, die erstmals — und zwar recht eindrucksvoll — die *Monophylie* dieser Gruppe beweist.

4.3. Haltung des Embryo und der Extremitäten

Noch keinem Bearbeiter der Psocoptera ist offenbar die charakteristische embryonale Beinhaltung der Psocoptera aufgefallen. Möglicherweise ist auch sie bedingt durch das sehr geringe Platzangebot für den Embryo im Ei. Eine denkbare Folge

wäre, daß sowohl die distalen Bereiche der Mundgliedmaßen, als auch die Abdomen-Spitze einander ungewöhnlich angenähert zu liegen kommen, bedingt durch das extrem starke Einbiegen des embryonalen Kopf- und Abdomenendes. Der Kopf mit dem frontalen Eizahnbereich liegt deshalb nicht mehr am Vorderpol des Eies, sondern eindeutig auf seiner (freilich weit) vorderen ventralen Seite (Abb. 1b), ein Befund, der noch in einem anderen Zusammenhang bedeutsam ist und dort näher diskutiert werden soll.

Entsprechend der (von lateral gesehen) deutlich C-förmigen Lage können die Beine nicht mehr gestreckt am Thorax und Abdomen entlang geführt liegen, wie es die Abbildungen von WEBER (1939b, 1954), JENTSCH (1939) unrichtig erkennen lassen. Sie werden vielmehr im Ventral- und Lateral-Bereich eng *geknickt*.

Mit Ausnahme einer Teilgruppe der Trogiomorpha sind die Beine bei den übrigen Psocoptera wie folgt geführt. Im Bereich der Trochanter knicken die Extremitäten scharf dorsad ab, so daß die Femora — je nach Beinlänge unterschiedlich weit — lateral am Thorax orientiert sind. Ein weiterer scharfer Knick befindet sich im Bereich des Femur-Tibia-Gelenks. Die Tibia wird zunächst ventrad, die Tarsen dann mediad nach innen (beim mittleren und hinteren Beinpaar etwas zum Vorderpol hin) orientiert.

Die Antennen werden im Grundplan normal caudad geführt, indem sie am Labrum-Ende zuerst mediad konvergieren, dann nach geringer Strecke etwa paralleler Führung im Bereich der Abdomen-Spitze caudolaterad auseinander biegen und, an die Abdominalpleuren gelegt, gegen den hinteren Eipol führen. Nur bei den Prionoglaridiae sind sie in der Zone zwischen Labrum- und Abdomen-Spitze scharf craniad abgelenkt und enden etwas oberhalb der Augen am vorderen Eipol. Bei dieser Familie sind — abweichend vom Grundplan der Psocoptera — Mittel- und Hinterbeine ebenfalls zum Kopf hin geführt, während deren Femora nicht dorsad, sondern caudodorsad orientiert sind (Abb. 1b).

4.4. Vergleich mit Nachbargruppen

Bedeutsam ist ferner, daß die bei allen untersuchten Psocoptera charakteristische Femur-Tibia-Knickung schon im *frühen* Embryonalstadium, also bereits *vor* der Ausrollung erkennbar wird (siehe auch GOSS 1953, Abb. 12a). Die Psocoptera unterscheiden sich in diesem Merkmal meines Wissens von allen bislang untersuchten Paraneoptera-Vertretern: Phthiraptera (SCHÖLZEL 1937, WEBER 1939a, 1969, YOUNG 1953), Thysanoptera (BOURNIER 1966), Auchenorrhyncha (MÜLLER 1951), Aleyrodina (WEBER 1931b). Dies gilt vermutlich auch für die anderen Sternorrhyncha, auf jeden Fall aber für die Heteroptera (COBBEN 1968). Im Grundplan liegen die Beine dieser Gruppen gestreckt am Thorax und Abdomen. Knicke, Bögen oder Faltungen, die hier zuweilen erst am reifen Embryo auftreten können, beschränken sich — wenn vorhanden — auf Tarsen oder distale Bereiche der Tibien, besitzen andere Knickrichtungen und dehnen sich kaum auf weiter proximale Beinregionen aus. In frühen Embryonalstadien sind die Beine dieser Gruppen — im Gegensatz zu den Psocoptera — meines Wissens aber *alle* gestreckt. Die Annahme ist deshalb wohl berechtigt, wenn man auch bei den Zoraptera ähnlich primitive Verhältnisse, nämlich gestreckte Beine am frühen Embryo vermutet.

Mit hohem Wahrscheinlichkeitsgrad kann also die embryonale Beinhaltung der Psocoptera als abgeleitet bezeichnet werden. Da auch Konvergenz auszuschließen ist, liegt in diesem Spezialmerkmal eine Synapomorphie für die Psocoptera vor und somit ein weiteres Indiz für die Monophylie dieser Gruppe.

5. Diskussion

Bislang erarbeitete Merkmale (auch anderer Autoren) sollen nunmehr auf ihren Aussagewert (Merkmalscharakter) hin überprüft, und — soweit dies noch nicht geschehen ist (4.2. und 4.4.) — in größerem Zusammenhang, das heißt im Vergleich mit anderen Paraneoptera-Gruppen betrachtet werden.

5.1. Merkmale von Ei und Embryo

Im Gegensatz zu den recht aussagestarken Synapomorphien am Embryo (siehe Kap. 4) sind die Merkmale an Ei- und Embryonalhüllen wesentlich weniger klar zu deuten. Das liegt vor allem an den unterschiedlichen Umweltbedingungen der Eiablageorte. Die äußeren Eihüllen sind hier naturgemäß stärkerem Selektionsdruck aus verschiedenen Richtungen ausgesetzt, als der im homogenen Medium „Dotter“ heranwachsende Embryo. In Form und Beschaffenheit unterschiedlichste chorionale und außerchorionale Strukturen der Eihüllen bei Psocoptera (siehe Kap. 3.1.3.), Phthiraptera (WEBER 1969, KÉLER 1969), Thysanoptera (PESSON 1951b), Heteroptera (COBBEN 1968), Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha (WEBER 1930, MÜLLER 1951, COBBEN 1965) bestätigen diese Auffassung.

5.1.1. Mikropylen, Chorion

Einheitliche Verhältnisse zeigen die Psocoptera in Hinblick auf das Fehlen jeglicher kanalartiger Öffnungen im Chorion (Mikropylen, Aeropylen). Die bislang wenigen bekannten Fälle bei anderen Insekten, bei denen keine Mikropylen gefunden wurden, nämlich: Vertreter der Campodeidae (und vielleicht auch bei anderen Entognatha; DENIS, 1949a, b), den Tenthredinoidea (LEUCKART 1855), einigen Terebrantia (PRIESNER 1968; Angaben hier unpräzise) und einem Teil der Cimicomorpha⁵⁾ (COBBEN 1968; hier auch Auflistung der Anzahlen vorhandener Mikropylen bei den wichtigsten Insektengruppen) zeigen, daß Mikropylen-Reduktionen lediglich in einzelnen (isolierten) Teilgruppen der Insekten auftreten.

Bei diesen Angaben sind nicht jene Fälle genannt, wo neben Mikropylen auch andere pylare Kanäle (Aeropylen) fehlen. Sie dürften die ohnehin wenigen bekannten Beispiele weiter verringern: so besitzen die Cimicomorpha-Familien nach COBBEN (l.c.) zwar keine Mikropylen, sehr wohl aber zahlreiche Aeropylen. Bei einigen anderen Fällen, wahrscheinlich zum Beispiel den Tysanoptera, muß ähnliches erwartet werden.

Wenn Mikropylen (inklusive Aeropylen) mithin im Grundplan aller untersuchten Paraneoptera-Gruppen auftreten [Phthiraptera: bis 70, Thysanoptera (im Grundplan): 1, Heteroptera: > 70, Auchenorrhyncha: 1 bis zahlreich, Sternorrhyncha: 1 bis zahlreich (WEBER 1939a, 1969, PESSON 1951b, PRIESNER 1968, COBBEN 1965, 1968)], bei den Psocoptera aber durchweg *fehlen*, kann dies nur als abgeleitetes Charakteristikum der Psocoptera gedeutet werden. Voraussetzung ist allerdings, daß auch die noch nicht eingehend analysierten Zoraptera die geschilderten Grundplanverhältnisse der Paraneoptera zeigen. Bei ihnen dürften aber Mikropylen zu erwarten sein, denn das Chorion besitzt eine (leichte) hexagonale Felderung (GURNEY 1938, SILVESTRI 1946, DENIS 1949c, WEIDNER 1970), müßte also die kritische Schichtdicke überschreiten, die zumindest Aeropylen nötig erscheinen läßt (siehe unten).

Als bislang einziger Autor macht KÖNIGSMANN (1960, S. 709) Angaben über das Mikropylen-Merkmal. Aus seiner Abb. 1 geht aber hervor, daß auch bei den Zoraptera keine Mikropylen vorhanden sein sollen. Ich glaube, daß diese Angabe auf einer Fehlinformation beruht, denn tatsächlich werden bei allen Autoren, die sich

⁵⁾ Familien: Anthocoridae, Cimicidae, Microphysidae, Plokiophilidae.

mit Eistadien der Zoraptera beschäftigt haben, meines Wissens weder positive noch negative Angaben über das Vorhandensein von Mikropylen gemacht. Selbst KÖNIGSMANN geht in seinem — im übrigen sehr gründlichen — Text überhaupt nicht auf das Vorkommen oder Fehlen von Mikropylen in den einzelnen Gruppen ein. Die in seiner Abb. 1 enthaltene Implikation, Mikropylen seien ein synapomorphes Merkmal der Phthiraptera, läßt sich bei dem häufigen Auftreten dieser Kanäle innerhalb der Paraneoptera (und anderer Insektengruppen) wegen ernstlichen Konvergenz-Verdaches wohl auch kaum aufrecht erhalten.

Nunmehr ist die wichtige Frage zu klären, ob das Chorion bei den Psocoptera im Vergleich zu den anderen Paraneoptera-Gruppen tatsächlich so extrem dünn ist. In Hinblick auf die Phthiraptera konnte diese Frage bereits in Abschnitt 3.1.3. und in Tab. 2 positiv beantwortet werden: Das Chorion der Tierläuse (i. w. S.) ist durchschnittlich 18fach mächtiger als die Eischale der Psocoptera. Abzuklären ist aber die Möglichkeit, ob nicht das Chorion der Phthiraptera aufgrund ihrer parasitischen Lebensweise wesentlich dicker sein könnte, und deswegen der Unterschied zum Chorion der Psocoptera vielleicht viel höher ausfiele als bei den anderen Gruppen.

Für den größten Teil der Hemiptera wurden deshalb aus den Arbeiten von COBBEN (1965, 1968) — soweit vorhanden — entsprechende Angaben über Chorion-Dicken und Eidurchmesser entnommen, sodann zu einem relativen Durchschnittswert umgerechnet. Dieser relative Durchschnittswert soll als Anhaltspunkt lediglich die Größenordnung dokumentieren, in denen sich die relativen Chorion-Dicken von Eiern der Großgruppen: Heteroptera + Coleorrhyncha, Auchenorrhyncha + Sternorrhyncha bewegen.

Die zugrunde liegenden Stichproben bei den Heteroptera umfassen 14 Arten aus 11 Familien⁶⁾ der Gruppen „Saldoidea“, Amphibicorisae, Cryptocerata, „Gymnocerata“ (systematische Termini nach RIEGER 1976; nicht ausreichend begründete Taxa in Ausführungszeichen).

Für die von SCHLEE (1969) als Schwestergruppe der Heteroptera erwiesenen Coleorrhyncha sind Messungen an einer Art herangezogen worden. Der Durchschnittswert der Auchenorrhyncha ist auf den Angaben von 10 Arten aus 10 Familien⁷⁾, sowohl der Fulgoromorpha als auch der Cicadomorpha begründet. Für die Sternorrhyncha standen nur zwei Werte (davon einer geschätzt) aus den Psyllina und den Aphidina zur Verfügung.

Aus Tab. 6 ergibt sich der überraschend eindeutige Befund, daß der Unterschied zwischen der relativen durchschnittlichen Chorion-Dicke aller überprüfter Hemiptera im Verhältnis zu den Psocoptera tatsächlich kaum weniger groß ist, wenn man sie mit dem Verhältnis Phthiraptera-Psocoptera vergleicht. Bei dem Verhältnis Auchenorrhyncha-Psocoptera liegt er sogar noch knapp darüber, obwohl es sich bei den Auchenorrhyncha ja nicht um Parasiten handelt. Man darf mithin konstatieren, daß offenbar Chorion-Lagen von einer 10- bis 20fachen Mächtigkeit (im Vergleich zu den Psocoptera) dem Grundplanzustand der Hemiptera und der Phthiraptera entsprechen.

⁶⁾ „Saldoidea“: Saldidae 1,4%, 2,0%; Amphibicorisae: Hebridae 1,2%, Mesoveliidae 1,0%, Veliidae 1,4%, Gerridae 2,4%; Cryptocerata: Corixidae 3,0%, 6,3%, 3,2%, Belostomatidae 1,5%, Pleidae 1,9%; „Gymnocerata“: Aradidae 2,5%, Coreidae 6,1%, Cimicidae 2,8% (Berechnungsgrundlage ist das Verhältnis Chorion-Dicke zu Eibreite, ausgedrückt in Prozent; je ein Prozentwert entspricht den Messungen an einer Art).

⁷⁾ Fulgoromorpha: Issidae 1,6%, Derbidae 3,7%, Tettigometridae 3,0%, Flatidae 6,0%, Cixiidae 1,1%, Delphacidae 1,7%; Cicadomorpha: Aphrophoridae 10,2%, Cicadidae 3,1%, Membracidae 2,3%, Ledridae 2,7%.

Tabelle 6. Durchschnittliche relative Chorion-Dicken mit Standardabweichungen (St. Abw.) der Psocoptera, Phthiraptera und Teilgruppen der Hemiptera. (Die Werte für die Phthiraptera, Heteropteroidea, Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha wurden den Arbeiten von WEBER 1969 und COBBEN 1965, 1968 entnommen.)

Table 6. Average relation (in %, \pm standard deviation) of the thickness of the chorion to the diameter of the eggs of Psocoptera, Phthiraptera, and parts of Hemiptera (the data for Phthiraptera, Heteropteroidea, Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha are cited from the papers of WEBER 1969, and COBBEN 1965, 1968).

Anzahl geprüfter Taxa	Choriondicke: Eidurchmesser in %, \pm St. Abw.	Vielfaches zum \bar{x} -Wert d. Psocoptera	Mikropylen/ Aeropylen vorhanden
Psocoptera 5 Arten aus 5 Familien	0,19% \pm 0,09	1	—
Phthiraptera 7 Arten aus 7 Familien	3,37% \pm 2,4	18 Extreme: 5/42	+
Heteroptera 14 Arten aus 11 Familien	2,52% \pm 1,7	14 Extreme: 5/33	+
Coleorrhyncha 1 Art	1,76%	9	+
Auchenorrhyncha 10 Arten aus 10 Familien	3,54% \pm 2,7	18 Extreme: 6/53	+
Sternorrhyncha (Psyllina) 1 Art	4,9%	26	+
Sternorrhyncha (Aphidina) 1 Art	1—3% (geschätzt)	5—15 (geschätzt)	+

Bleibt nunmehr die Frage, ob nicht Schätzungen bei anderen Paraneoptera-Gruppen, aus denen mir keine Werte vorlagen (Thysanoptera, Zoraptera; PRIESNER 1968, GURNEY 1938), und wo die Autoren ein „dünnnes Chorion“ bemerkt haben, nur der Beschreibung der Tatsache gelten, daß die Eier der beschriebenen Teilgruppen lediglich ein *dünneres* Chorion besitzen als andere Teilgruppen dieser Ordnungen. Vermutlich kann dies bejaht werden, denn ein „dünnnes“ oder ein „sehr dünnes“ Chorion ist beispielsweise auch bei den Mesoveliidae (Heteroptera) und den Cixiidae (Auchenorrhyncha) vorhanden. Hier ist das Chorion aber immer noch 5fach dicker als dasjenige der Psocoptera. Trotzdem müßten natürlich die Chorion-Verhältnisse bei den Zoraptera und den Thysanoptera getestet werden. Man kann aber schon jetzt vermuten, daß ihre relativen Chorion-Dicken wohl ebenfalls über denen der Psocoptera liegen werden.

Man geht deshalb wohl nicht fehl, wenn man das Chorion der Psocoptera als *ganz außergewöhnlich dünn* bezeichnet. Mit hohem Wahrscheinlichkeitsgrad ist hier eine *Synapomorphie* der Staubläuse begründet.

Die phylogenetische Relevanz dieses Merkmals erhöht sich zudem noch wesentlich, wenn man es in Verbindung mit den bei Psocoptera *fehlenden pylaren Kanälen* sieht. Der Schluß ist sicherlich berechtigt, das Fehlen dieser kanalartigen Strukturen

auf ein extrem dünnes Chorion zurückzuführen, da es nur bei geringster Dicke ausreichend *durchlässig* ist für den notwendigen Gas- und Feuchtigkeitsaustausch. Die kritische Permeabilitätsgrenze dürfte dabei wohl kaum über einer Chorion-Dicke von 0,8 bis 1,0 μ liegen.

Andererseits erfordert ein derart dünnes Chorion zusätzliche (Schutz-)Einrichtungen, die die Risiken bezüglich Austrocknung, mechanischen Einwirkungen und Feinden vermindern. Teils sind die kräftigen Wellenprofile der Serosacuticula bei den Trogiomorpha (mechanischer Schutz) teils die Inkrustationen von Analsekreten und/oder Gespinsten der Labialdrüsen von Troctomorpha und Psocomorpha (Verdunstungsschutz, mechanischer Schutz, Tarnfunktion) als solche zu werten (Kap. 3.1.3., 3.2.4.). Sie fehlen in dieser speziellen Ausprägung und Einheitlichkeit meines Wissens bei anderen Paraneoptera-Gruppen⁸⁾. Auch hier dürfte ein weiteres unterstützendes Indiz für den abgeleiteten Merkmalskomplex: extrem dünnes Chorion — fehlende pylare Kanäle in der Eischale der Psocoptera begründet sein.

5.1.2. Chitinrinnen

Im Gegensatz zu den beiden Spezialmerkmalen in der Eischale sind die Chitinrinnen ersichtlich kein konstitutives Merkmal der Psocoptera. Sie sind vielmehr als relativ plesiomorph zu bezeichnen, denn sie können auch bei den Phthiraptera-Embryonen nachgewiesen werden (siehe auch 3.4.2.) und fungieren hier — gleichermaßen wie bei den Psocoptera — als Flüssigkeits- und Luftzufuhrleitungen (Kap. 3.5.2. und 3.5.3.).

Die Beantwortung der Frage, für welches der übergeordneten Taxa (Paraneoptera, Acercaria, Psocodea) diese höchst bemerkenswerten Strukturen als abgeleitet gelten können, wird ganz wesentlich durch die Tatsache erschwert, daß bei den Zoraptera und den Thysanoptera in diesem Punkt noch keine konkreten Daten vorliegen. Zusätzlich erschwerend für die Wertung dieses Merkmals wirkt das in den Einzelgruppen stark differenzierte Schlüpfverhalten, das bereits jetzt eine große Vielfalt der Schlüpfmodi erkennen läßt, wenn man an die unterschiedlichen Methoden der Schalensprengung innerhalb der Heteroptera und der Auchenorrhyncha denkt (COBBEN 1968, MÜLLER 1951). Auf der Basis des jetzigen Wissensstandes läßt sich die Frage mithin nicht abschließend klären.

Es erscheint trotzdem sinnvoll, auf folgende, in der Lagebeziehung bemerkenswert ähnliche Strukturen bei einem Teil der Heteroptera („Saldoidea“, Amphibicorisae, Cimicomorpha) und bei den Auchenorrhyncha (Fulgoromorpha, Cicadomorpha) hinzuweisen.

Bei den Heteroptera besitzen nach COBBEN (1968) die Saldidae im Frons-Clypeus-Bereich eine paarige Chitinverstärkung der Embryonalcuticula, die mit dem medianen, auf der Frons und dem Postclypeus gelegenen, unpaaren Eizahn (dessen Vorderende hier die Grenze Postclypeus-Anteclypeus markiert) Verbindung hat und beiderseits der Labrumbasis endet (l. c. Abb. 33, 34, 36, 277, 278). Diese Verstärkung wird von COBBEN (l. c.) als „cephalic frame-work“ der Embryonalcuticula bezeichnet. Etwas weniger komplett ist die Struktur bei den Leptopodidae und der Gattung *Omania* nachzuweisen (l. c. Abb. 38, 39A). Ähnliche Verstärkungen finden sich bei den Amphibicorisae. Beispiele sind die Hebridae (l. c. Abb. 42A; hier vom clypealen Eizahn jederseits zu den Labrumbasen reichend) und die Hydrometridae (Abb. 50C, D, G). Bei den Veliidae führt die Verstärkung der EC vom Hinterkopf bis zur Labrumbasis; eine Verbindung zum unpaaren, medianen Eisprenger ist vorhanden

⁸⁾ Überprüfte Arbeiten: COBBEN 1965, 1968, DENIS 1949c, GURNEY 1938, MÜLLER 1951, PESSON 1951a, b, POISSON 1951, PRIESNER 1968, WEBER 1930, 1939a, b, 1969, WEIDNER 1970.

(l. c. Abb. 55). Die Leisten fehlen bei den Cryptocerata und möglicherweise bei einem Teil der Gymnocerata (Pentatomorpha). Sie treten aber bei dem anderen Teil der Gymnocerata, nämlich im Grundplan der Cimicomorpha (Nabidae: Abb. 133N) als mit feinen Zähnchen besetzte paarige Bänder der EC auf, die zu den Labrumbasen führen. Auch bei den Anthocoridae sind Verstärkungen der EC vorhanden (Abb. 144C), scheinen aber, vielleicht aufgrund der hier abgeänderten Öffnungsmechanik in Bezug auf die Eischale, wie bei den Miridae (l. c. Abb. 161A, 168E, 169) keinen Kontakt zur Labrumbasis zu besitzen und frontalwärts konvergierend in eine unpaare, mediane Verstärkung auszulaufen (Übersicht in Abb. 278). Bei den Reduviidae (Gattung: *Lisarda*) führt die Chitinverstärkung — teils wie bei den Miridae konvergierend, teils wie bei den Nabidae parallel verlaufend — aber sehr deutlich zu den Labrumbasen.

Innerhalb der Auchenorrhyncha zeigen nach den Abbildungen von MÜLLER (1951) insbesondere die Fulgoromorpha deutliche, paarig angelegte Chitinverstärkungen. Auch sie führen in der Regel über Frons und Clypeus und enden meist beiderseits an den Labrumbasen.

Als auffällig rinnenförmige Strukturen liegen sie offenbar dann vor, wenn entweder

1. separate Eizähne vorhanden sind (Fulgoromorpha: *Cixius distinguendus* Schrk., MÜLLER l. c. Abb. 25, *Oliarius pallens* Germ., Abb. 26b, c) oder aber
2. die Schlüpfblase der Serosacuticula nahezu ausschließlich die Eischalensprengung übernimmt (Cicadomorpha: *Cicadella viridis* L., l. c. Abb. 29, *Typhlocyba rosae* L., Abb. 38k, *Eupelix cuspidata* F., Abb. 50), wobei Eizähne dann fehlen.

Häufig treten die Chitinverstärkungen als Zähnchenreihen auf, beteiligen sich dann mittelbar oder unmittelbar am Öffnen der äußeren Eihüllen. In diesen Fällen bildet das Chorion einen Eideckel. Beispiele hierfür — vor allem innerhalb der Fulgoromorpha — sind: *Colometus limbatus* F. (MÜLLER 1951, Abb. 9a, b), *Calligypona lugubrina* F. (l. c. S. 11 und Abb. 15), *Stenocranus minutus* F. (S. 11, Abb. 16h, 17a, b) und *Megamelus notula* Germ. (S. 12 und Abb. 18). Bei *Kelisia scoti* Scott. finden sich zwei Reihen aus je 3, 4 oder 5 kleinen spitzen Dornen (Abb. 22o), die keinen Kontakt zur Labrumbasis besitzen und möglicherweise nicht den eigentlichen Verlauf der Chitinverstärkungen markieren. MÜLLER (l. c.) fand bei *Kelisia* aber eine stark modifizierte Schlüpfmethode; die Eier der Gattung besitzen zudem keinen Eideckel.

Vergleicht man die Lagebeziehung der Chitinleisten (soweit sie nicht völlig reduziert sind, wie zum Beispiel bei den Cryptocerata) in den verschiedenen Taxa (Heteroptera/Auchenorrhyncha einerseits, Psocoptera/Phthiraptera andererseits) treten folgende *gemeinsame* Gesichtspunkte zutage:

1. Bei allen Gruppen befinden sich die Chitinverstärkungen — innerhalb mehr oder minder starker Schwankungsbreiten — im Frons-Clypeus-Bereich (zuweilen dehnen sie sich zum Vertex aus).
2. Sie führen im Grundplan als paarige Strukturen beiderseits zur Labrumbasis.

Als meines Wissens einziger Autor hat COBBEN (1968, S. 318 und Abb. 277) versucht, das Vorhandensein der Leisten bei den Heteroptera zu erklären: er homologisiert sie mit den späteren, umgekehrt Y-förmigen Häutungsnähten der Larven. Ich halte diese Deutung für unbefriedigend, denn mit ihr wird der von Gruppe zu Gruppe stärker differierende Verlauf der Leisten auf dem Vorderkopf nicht verständlich. Außerdem stimmen die Leisten bei den Psocodea und bei den Hemiptera-Gruppen keineswegs mit den Bruchnähten der Larven und noch weniger mit denjenigen der Embryonalcuticula überein. Weshalb Leisten (= Chitinverstär-

kungen) später zu Häutungsnähten (= Schwächezonen) werden sollen, kann ich mir nicht erklären. Auch die meines Erachtens entscheidende Tatsache, daß die Leisten in den meisten Fällen zu den seitlichen Labrumbasen führen, bleibt mit COBBEN's Erklärungsversuch vollkommen unverständlich.

Legt man dagegen die Hypothese zugrunde, daß die Chitinrinnen der Psocodea und die Chitinverstärkungen der Heteroptera/Auchenorrhyncha homologe Strukturen sind, treten keine Argumentationsschwierigkeiten auf: auch bei den Psocodea variiert der Verlauf der Rinnen stark, auch hier führen sie zur Labrumbasis. Nach Kap. 3.5.2. treten bei einigen Psocodea sogar Chitinzähnen auf den Rinnen auf. Beispiele sind die Gattungen *Lepinotus* und *Prionoglaris* (Trogiomorpha), insbesondere aber die Gattung *Caecilius* (Psocomorpha). Bei den meisten Phthiraptera finden sich Chitinhöcker auf den Rinnen vor der Eizahnplatte. Wenn auch die Zähnen/Höcker als solche sicherlich konvergente Strukturen sind, zeigt ihr Auftreten deutlich die bei den Psocodea gleichermaßen große morphologische Variationsbreite dieser Struktur — und damit indirekt auch ihre große Funktionsbreite.

Sowohl bei den Heteroptera als auch bei den Auchenorrhyncha ist nur wenig über die Funktion der Leisten bekannt. Lediglich wenn sie Zähnen- oder Höckerreihen tragen, kann eine Hilfsfunktion beim Eröffnen der äußeren Eihüllen unterstellt werden.

Vor allem in der Tatsache, daß sie auch dann in den allermeisten Fällen zu den Labrumbasen führen, wenn dies für die eigentliche Öffnungsfunktion wohl gar nicht „nötig“ wäre, sehe ich ein deutliches Indiz für die *Homologie* der Leisten der Heteroptera/Auchenorrhyncha und der Rinnen der Psocoptera/Phthiraptera.

Aufgrund dieser Überlegungen ist zweierlei zu konstatieren:

1. Im Grundplan sowohl der Thysanoptera als auch der Sternorrhyncha kann vermutlich mit leistenförmigen Strukturen der Embryonalcuticula gerechnet werden.
2. Bei den Chitinrinnen/Chitinleisten handelt es sich wahrscheinlich um ein Großgruppenmerkmal, das als neu aufgedeckte Synapomorphie entweder für die Acercaria (Psocodea + Thysanoptera + Hemiptera) oder sogar für die gesamten Paraneoptera (Zoraptera + Acercaria) gelten kann.

Wie bereits oben angedeutet, ist die Klärung dieser noch offenen Frage erst möglich, wenn vor allem von den Zoraptera, aber auch von den Thysanoptera und Sternorrhyncha zusätzliche Beobachtungen und Fakten vorliegen.

5.1.3. Verhalten beim Schlüpfen

Naturgemäß läßt sich der Merkmalscharakter von Verhaltensmustern wesentlich schwerer deuten als derjenige morphologischer oder anatomischer Strukturen: die Reproduzierbarkeit dieser Merkmale ist eingeschränkt, weil sie nur am lebenden Objekt nachvollziehbar und dort auch häufig nur für kurze Zeit (wenige Minuten) beobachtbar sind. Wenn hier mit der nötigen Vorsicht auf ein — wie mir scheint — abgeleitetes Verhalten eingegangen wird, dann nur, weil zusätzlich unterstützende morphologische und anatomische Indizien vorliegen.

Von allen näher untersuchten Gruppen der Paraneoptera ist bekannt, daß die schlüpfende Eilarve sich mit teilweise höchst aktiven Bewegungen von Abdomen und Extremitäten am Schlüpfvorgang beteiligt, wie Untersuchungen aus den Gruppen Phthiraptera, Heteroptera, Auchenorrhyncha und Psyllina belegen (SIKES et al. 1931, WEBER 1930, 1939a, 1969, MÜLLER 1951, COBBEN 1968).

Demgegenüber entwickeln Beine und Hinterleib der Psocopteren-Eilarven *keine* Eigenaktivität in den Hauptphasen des Schlüpfakts. In Kap. 3.5.1., 3.5.3., 4.4. und

Tab. 5 werden mehrere morphologische (und anatomische) Gründe für dieses eigenartige Verhalten genannt:

1. Sehr *geringes* Raumangebot für den Embryo im Ei,
2. die durch das „*Prinzip der embryonal vertauschten Arbeitsseiten*“ der Fronsmuskeln (S. 31) ermöglichte Eigenaktivität des Eizahns

und vermutlich auch

3. die abweichende *C-förmige* Lage des Embryo und seine typisch *angewinkelte* Beinhaltung.

Gerade in der Verknüpfung dieser morphologisch-anatomischen Besonderheiten mit dem auffälligen Verhalten der Eilarven, keine Aktivitäten von Abdomen und Extremitäten zu zeigen, liegt eine gewisse Berechtigung, das Schlüpfverhalten der Psocoptera als abgeleitet zu erachten, da im allgemeinen Merkmalskombinationen die Konvergenz-Wahrscheinlichkeit wesentlich verringern.

5.2. Andere bislang genannte Merkmale

In der Einleitung wurde schon auf die Problematik hingewiesen, daß vor allem aufgrund der sehr weitgehenden abgeleiteten morphologisch-anatomischen Veränderung bei den parasitischen Phthiraptera, sich die Suche nach der Schwestergruppe dieser Phthiraptera als äußerst schwierig erweist. Eine ähnliche Situation ergibt sich innerhalb der Holometabola bei den ebenfalls parasitischen Flöhen (Siphonaptera), wo das Auffinden der Schwestergruppe gleichermaßen überaus problematisch ist (HENNIG 1962, KRISTENSEN 1975).

In neuerer Zeit haben sich KÖNIGSMANN (1960) und HENNIG (1953, 1962, 1966, 1969), WEBER (1969) und WEIDNER (1972) sowie MOCKFORD (1967) und SMITHERS (1972) eingehender mit der Phylogenie der Psocoptera(-Phthiraptera) beschäftigt. Überprüft man die bislang in der Literatur genannten Merkmale, ergibt sich folgendes Bild.

Sowohl HENNIG als auch KÖNIGSMANN machen in ihren Arbeiten deutlich, daß keine überzeugenden Synapomorphien für die Psocoptera vorliegen. WEBER (1939b) und KÖNIGSMANN (l. c. S. 719) weisen zwar bereits sehr richtig auf die abweichende Embryonallage der Psocoptera hin und KÖNIGSMANN bemerkt dazu: „Dieses auffällige Verhalten ist ein eindeutig abgeleitetes Merkmal.“ Offenbar kommen ihm aber doch Zweifel, denn er relativiert seine eindeutige Aussage: „Ob man hierin ein apomorphes oder plesiomorphes Merkmal sieht, hängt davon ab, ob die Psocoptera monophyletisch sind, d. h. ob alle Psocoptera die abweichende Embryonallage zeigen . . .“. Unerwähnt bleibt zudem, daß auch Teile der Hemiptera abweichende Embryonallagen erkennen lassen (4.2.).

Zwei weitere mögliche Ansätze sieht KÖNIGSMANN in der Lage der Dorsalampullen und in dem Kopulationsmodus. Bei näherer Überprüfung ergeben die Dorsalampullen aber keine Synapomorphie für die Psocoptera, und für die Analyse des Kopulationsmodus sind beträchtliche methodische Schwierigkeiten zu überwinden. Folgerichtig kommen HENNIG (1966, 1969) und KÖNIGSMANN (l. c.) zu der Auffassung, die Psocoptera seien eine paraphyletische Gruppierung, bei der eine (oder mehrere) Teilgruppen dieser Ordnung *näher* mit den Phthiraptera verwandt sein könnten als mit den übrigen Psocoptera. WEIDNER (1972) und KRISTENSEN (1975) schließen sich dieser Meinung an. Als möglicherweise näher mit den Phthiraptera verwandte Teilgruppen der Psocoptera nennt KÖNIGSMANN (l. c. S. 738) die Nanopsocetæ und/oder die Trogiomorpha, die ja vor allem die bekannten flügellosen Formen beinhalten (echte „Staubläuse“).

Während sich MOCKFORD (1967) mit einer Teilgruppe der Psocoptera (den Amphientometae) befaßte und daher die Frage nach der Monophylie der Psocoptera nur am Rande streift (sie aber nicht beantwortet), vertritt SMITHERS (1972, S. 274) die Auffassung, die Psocoptera seien ein monophyletisches Taxon.

Weniger SMITHERS' Auffassung als solche, sondern eher die Tatsache ist hierbei bemerkenswert, daß sowohl SMITHERS (l.c.) als auch KÖNIGSMANN (1960) letztlich mit den gleichen Merkmalen [siehe ⁹⁾], und zudem mit derselben Argumentationsmethodik HENNIG's dennoch zu völlig konträren Ergebnissen kommen.

Der Schlüssel zur Klärung dieser scheinbar paradoxen Situation liegt in der *unterschiedlichen Vorstellung* über die Einordnung der fossilen „Permopsocida“ begründet.

Ein großer Teil der Autoren (TILLYARD 1926, 1935, CARPENTER 1933, 1938, 1939, BECKER-MIGDISOVA & VISHNYAKOVA 1962, MOCKFORD 1967, SMITHERS 1972) sieht in den „Permopsocida“ zwar recht archaische, aber immerhin doch echte Psocoptera. Gemessen an den Merkmalen dieser „Permopsocida“ (willkürlich genannt seien: 4-ästige Media, 2 freie Analadern, flacher Clypeus, 3- bis 5gliedrige Tarsen, Cerci vorhanden) wirken die Merkmale rezenter Psocoptera [siehe ⁹⁾] dann tatsächlich „klar“ und „unzweifelhaft“ als abgeleitete Strukturen.

Faßt man dagegen mit HENNIG die „Permopsocida“ als Gruppierung fossiler Formen auf, deren Vertreter teils in die Stammgruppe der Paraneoptera, teils in diejenige der Acercaria (Psocodea + Thysanoptera + Hemiptera) und teils in die Stammgruppe der Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera) gestellt werden müssen — aber *keinesfalls* zur Stammgruppe der Psocoptera gehören — sind diese *scheinbar eindeutigen* Merkmale [siehe ⁹⁾] durchweg *nicht* für die Charakterisierung der Psocoptera als monophyletische Gruppe zu verwenden, denn sie kennzeichnen als Synapomorphien bereits die höherrangigen Taxa Acercaria und Psocodea.

Den offenkundigen Mangel an abgeleiteten Merkmalen für die Psocoptera bestätigten bislang auch die morphologisch-anatomischen Arbeiten¹⁰⁾. In unserem Fall behandelten deren Autoren neben den Thysanoptera vor allem die Phthiraptera und zogen die Psocoptera — als Repräsentanten des „Grundtyps“ — häufig nur zum Vergleich heran. In Hinblick auf die hohe Spezialisierung der übrigen Paraneoptera blieben Sondermerkmale der Psocoptera weitestgehend *unerkannt*, weil größer angelegte Quervergleiche — nur sie erbringen überzeugende Synapomorphien — wegen des enormen Aufwands bislang kaum durchgeführt wurden.

Ansätze für solche Untersuchungen bilden die Arbeiten von MATSUDA (1965, 1970, 1976) und WEBER (1969). Sie zeigen deutlich, wie weitmaschig der Punktraster überprüfter Taxa bisher noch ist. So konnten lediglich bestimmte „Organisationstypen“ herausgearbeitet werden. Wenn WEBER (l.c. Abb. 99—111) folglich zu einer vergleichend-typologischen Betrachtungsweise innerhalb der Psocodea kommt, deren Ausdruck die phylogenetisch ganz unverbindlichen „Spezialisationskreuzungen“ sind (l.c. Abb. 108, 109), kennzeichnet das die Situation. Auch er will aber diese typologische Betrachtungsweise nur als *Arbeitshypothese* verstanden wissen. Programmatisch fügt er am Schluß seiner letzten Arbeit hinzu (l.c. S. 74) „... *daß die typologische Betrachtungsweise, auch wenn sie das Werden in der Ontogenese und die*

⁹⁾ Genannt seien: Media 3-ästig und 1 Analader vorhanden (Vorderflügel), gewölbter Postclypeus, meißelförmige Lacinia, reduziertes Labrum, Fehlen der Cerci, etc. (willkürliche Auswahl).

¹⁰⁾ Auf mögliche Synapomorphien der Psocoptera hin überprüfte Arbeiten, nach Körperregionen geordnet (Auswahl). Kopf: BADONNEL (1934, 1936), WEBER (1938, 1969), RISLER (1951, 1957), SYMMONS (1952), E. MICKOLEIT (1963), MATSUDA (1965), HAUB (1972, 1973), SEEGER (1975); Thorax: BADONNEL (1934), COPE (1940), MAYER (1954), G. MICKOLEIT (1961), MATSUDA (1970), NEW (1974); Abdomen: BADONNEL (l.c.), FINLAYSON (1949), SCHMUTZ (1955), KLIER (1956), MATSUDA (1976).

Konstruktion einbezieht, nicht das Endziel ist, sondern nur eine Etappe, daß als Ziel das methodisch einwandfrei vorbereitete Verständnis auch des phylogenetischen Zusammenhangs der Form winkt, so haben wir die Richtung für das weitere Fortschreiten festgelegt“.

5.3 Die erarbeiteten Merkmale im System der Paraneoptera; Psocoptera als monophyletische Gruppe.

Ein wahrscheinlich sehr wichtiges apomorphes Merkmal — die Chitintrinnen — wird in den Abschnitten 3.4.2., 3.5.2. analysiert und in 5.1.2. auf seine mögliche Bedeutung für die Paraneoptera hin überprüft. Da es sich bei ihm vermutlich um ein Großgruppenmerkmal handelt, das entweder die Acercaria oder sogar die gesamten Paraneoptera kennzeichnet, wird seine mögliche Position in einem Synapomorphieschema im Sinne HENNIG's verdeutlicht (Abb. 5). Hierzu ist es nötig, die bislang bekannten Synamorphien eines Teils der Paraneoptera kurz zu nennen. Dabei werden die Merkmale in Anlehnung an SCHMALFUSS (1974) gemäß ihrer unterschiedlichen Aussagekraft wie folgt eingeteilt: (!) = gesicherte Synapomorphie, (R) = synapomorphes Reduktionsmerkmal, (?) = Synapomorphie mit nicht restloser Klärung im System (ihre möglichen Zuordnungen werden in Abb. 5 durch gestrichelte Linien verdeutlicht); () = kein Zeichen besitzen Synapomorphien mit relativ geringer Aussagekraft.

Die bislang etwa 83000 Arten umfassende Großgruppe Paraneoptera ist durch drei Reduktionsmerkmale und eine schwache Synapomorphie kaum befriedigend charakterisiert. Ein Folge davon ist, daß die Stellung der Zoraptera im System der Paraneoptera noch nicht allgemein akzeptiert ist. DELMARE-DEBOUTTEVILLE (1947) und WEIDNER (1969, 1970) glauben, daß die Zoraptera in die Gruppe der Blattopteroidea zu stellen sind. Allerdings erscheinen mir die Argumente der genannten Autoren weniger überzeugend im Vergleich zur Konstellation der Paraneoptera-Merkmale (siehe auch ausführlichere Diskussionen bei KÖNIGSMANN 1960, S. 712ff. und KRISTENSEN 1975, S. 24f.).

Für die Klärung dieser Frage könnten die Chitintrinnen/Chitinleisten möglicherweise entscheidend sein: sollten bei den Zoraptera-Embryonen ebenfalls derartige Strukturen auftreten [Abb. 5, Merkmal (?) 1], diese Besonderheit bei den Holometabola — als vermutliche Schwestergruppe der Paraneoptera — aber fehlen, wäre die Stellung der Zoraptera innerhalb der Paraneoptera hinreichend abgesichert.

Die Merkmale der Paraneoptera lauten nach HENNIG (1969):

(R) Reduktion der Abdominalganglienreihe auf 2 getrennte Ganglien,

(R) Reduktion der malpighischen Gefäße auf 6,

(R) Reduktion der Tarsenglieder und

() Areola postica vorhanden

(nach KRISTENSEN l.c. S. 25 allerdings ein schwaches Merkmal). Acercaria und Zoraptera können demnach als Schwestergruppen bezeichnet werden (Abb. 5).

An der monophyletischen Entstehung der Zoraptera wird im allgemeinen nicht gezweifelt. Trotzdem liegen für diese etwa 25 Arten umfassende Insektenordnung bis auf

(R) das reduzierte Flügelgeäder

bisher noch keine erschöpfend diskutierten abgeleiteten Merkmale vor (Pinsel zwischen Incisiv- und Molar-Teil der Mandibel?, besondere Ausbildung der Tarsen?).

Die Acercaria als relativ gut abgesicherte monophyletische Gruppe sind nach HENNIG folgendermaßen charakterisiert:

- (R) Cerci reduziert,
- (R) Bauchganglienkette zu höchstens einem Knoten im Abdomen vermindert,
- (R) 1. Abdominalsternit reduziert,
- (R) malpighische Gefäße auf 4 oder weniger reduziert,
- (!) Lacinien meißel- oder borstenförmig.

Hinzu kommt eventuell Merkmal (?) 1 (Abb. 5), nämlich dann, wenn ein Auftreten der Chitirinnen bei den Zoraptera sicher ausgeschlossen werden muß.

Condylognatha und Psocodea sind somit Schwestergruppen. Für die Condylognatha (Thysanoptera + Heteropteroidea + „Homoptera“) nennt HENNIG ein Merkmal:

- () Mandibeln zu Stechborsten umgewandelt.

Ein vermutlich weiteres abgeleitetes Merkmal ist:

- () spezifische Skleritringe und Skleritzylinder zwischen den Antennensegmenten (SEEGER 1975).

Erneute Überprüfungen ergaben, daß diese Ringstrukturen wahrscheinlich zum Grundplan der Thysanoptera gehören und sich bei den Heteropteroidea (Heteroptera + Coleorrhyncha) im Grundplan an homologer Stelle befinden (abweichend von SEEGER l.c. S. 145 muß daher die Bezeichnung in (l.c.) Abb. 3 wie folgt geändert werden: statt „Ant III“ lies Pedicellus, statt „Ant IV“ lies Ant III). Wie auch bei dem erstgenannten Merkmal der Condylognatha ist aber für endgültige Aussagen die Anzahl überprüfter Taxa noch zu gering.

Die Monophylie der Psocodea ist begründet durch:

- (!) die polytrophen Ovariolen (nachdem geklärt ist, daß alle Phthiraptera diesen Ovariolen-Typ besitzen; KRISTENSEN 1975, S. 26),
- (?) die Merkmalskombination Epipharyngealsklerit und Cibarialsklerit + Chitinfaden + ovale Slerite (durch fehlende eingehende Vergleiche mit den Condylognatha jedoch noch nicht hinreichend abgeklärt; HENNIG 1969, S. 224),
- (!) die Abreißmechanik der Antenne (SEEGER 1975).

Mit diesen Synapomorphien können die Psocodea jetzt als gut begründete Gruppe gelten. Ein weiteres Merkmal:

- (?) 2 spezifischer Flügelkopplungsmechanismus

nennt HENNIG (l.c. S. 221). Angesichts der Flügellosigkeit der Phthiraptera und des damit fehlenden direkten (Flügel-)Merkmalvergleichs Psocoptera-Phthiraptera, ist aber in bezug auf die Flügelkopplung zwangsläufig eine Unsicherheit in der Aussage gegeben, zu welchem Zeitpunkt dieses Merkmal wirklich entstand. Nicht auszuschließen ist deshalb die Möglichkeit, daß sich die Flügelkopplung nicht schon bei der Entstehung (Stammgruppe) der Psocodea, sondern erst in der Stammgruppe der Psocoptera ausbildete.

Dafür spricht möglicherweise auch das von VISHNYAKOVA (1975) beschriebene Fossil *Khatangia inclusa* aus dem sibirischen Bernstein der Oberen Kreide von Jantardakh (Khatanga-Becken). Das Fossil besitzt nämlich ein (im Vergleich mit den Trogiomorpha) sehr ursprüngliches Hypopyg und keinen Flügelkopplungsmechanismus. Es ist darin mit Sicherheit primitiver als alle Trogiomorpha.

Zwar halten MOCKFORD (1967) und VISHNYAKOVA (l.c.) die Kopplungsmechanik für eine konvergente Struktur. Bei Überprüfungen stellt man jedoch fest, daß die Flügelkopplung immer an homologer Stelle des Flügels liegt und von homologen Ringstrukturen des Postcubitus (CuP) gebildet wird (siehe auch NEW 1974). Meiner Ansicht nach sprechen diese Indizien für eine einmalige Entstehung der Kopplungs-

mechanik. Falls man bei dem Fossil *Khatangia inclusa* Vishnyakova eine Reduktion dieser Mechanik sicher ausschließen könnte, bestünde die größere Wahrscheinlichkeit für die Annahme, daß dieses Merkmal *erst* in der Stammgruppe der Psocoptera — nicht aber schon in der Stammgruppe der Psocodea — ausgebildet wurde.

Nach KÖNIGSMANN (1960) besitzen die Phthiraptera zahlreiche Synapomorphien:

- (R) Fühlergliedzahl reduziert,
- (R) Ocellen reduziert,
- (R) Komplexaugen bis auf maximal 2 Ommatidien reduziert,
- (!) Oberschlundganglion nach hinten geklappt,
- (!) spezieller Eikitt vorhanden,
- (!) Eistigma und
- (!) Eideckel vorhanden,
- (R) Anzahl der Larvenstadien auf 3 vermindert,
- (R) Dorsalarms des Tentoriums fehlen.

Die Monophylie der Phthiraptera ist daher sehr sicher begründet.

In Hinblick auf die über 30 im System der Insekten errichteten Ordnungen sind die Psocoptera offenbar das *letzte* Taxon, dessen Monophylie bislang noch nicht hinreichend belegt werden konnte (siehe 5.2.), und bei dem darüber hinaus der Verdacht paraphyletischer Entstehung vorlag. Entsprechend groß erscheint die Bedeutung folgender, in der vorliegenden Studie erstmals genannter Spezialmerkmale (Abb. 5):

- (!) 3 Chorion extrem dünn (5.1.1.),
- (R) 4 Mikropylen/Aeropylen fehlen (5.1.1.),
- (!) 5 spezielle Embryonallage im Ei (4.2.),
- (!) 6 abgeleitete Haltung embryonaler Extremitäten (4.4.),
- (!) 7 besonderes Verhalten der Eilarve beim Schlüpfen (5.1.3.)

und möglicherweise der oben diskutierte

- (?) 2 Flügelkopplungsmechanismus.

Erstmals ist somit die *Monophylie* der Psocoptera bewiesen. Darüber hinaus besteht zwischen Phthiraptera und Psocoptera ein *Schwestergruppenverhältnis*.

6. Verzeichnis der Abkürzungen

Abd	Abdomen
ACl	Anteclypeus
AMA ₂	Sehne des Muskels A ₂
Amb	Sehne des Muskels b
Ant	Antenne
Ant III	3. Antennenglied
Au	Auge
B	Beine
CGl	Cerebralganglion
Ch	Chorion
ChF	Chitinfaden
ChR	Chitinrinne(n)
CS	Cibrialsklerit (Sitophor)
CT	Corpotentorium
EC	Embryonalcuticula
EpN	Epistomalnaht
EZ	Eizahn
FGl	Frontalganglion
Fr	Frons
HF	Häkchenfeld

Hyp	Hypopharynx
Lac	Lacinia
Lb	Labium
LC	Larvalcuticula
Lr	Labrum
Muskeln:	siehe S. 25, Fußnote 4)
MA ₂	m. clypeo-epipharyngealis 2 (siehe S. 34)
Ma	m. frontalis labri
Mb	m. frontalis epipharyngealis
MC ₁	m. frontalis hypopharyngis 1
MC ₂	m. frontalis hypopharyngis 2
MF	m. frontalis pharyngis dorsalis
ME ₁	m. radialis pharyngis dorsalis internus
ME _{2a}	m. radialis pharyngis dorsalis externus a
ME _{2b}	m. radialis pharyngis dorsalis externus b
Mand	Mandibel
Mand-M	Molarteil der Mandibel
OvSkl	ovaler Sklerit
PCl	Postclypeus
Ped	Pedicellus
Ph	Pharynx
SC	Serosacuticula
V	vermutliches Ventil
(/)	gesicherte Synapomorphie
(R)	synapomorphes Reduktionsmerkmal
(?)	Synapomorphie mit nicht restloser Klärung im System
()	kein Zeichen: Synapomorphie mit geringer Aussagekraft

7. Literatur

- ANDO, H. (1962): The comparative embryology of Odonata with special reference to a relict dragonfly *Epiophlebia superstes* Sélys. — The Japan Society for the promotion of Science 1—205; Tokio.
- BADONNEL, A. (1934): Recherches sur l'anatomie des Psoques. — Bull. biol. France Belg. Suppl. 18: 1—241; Paris.
- (1936): Sur l'hypopharynx des Psoques. — Bull. Soc. zool. France 61: 14—18; Paris.
- (1951): Ordre des Psocoptères. — In: P. GRASSÉ, (ed.): Traité de Zoologie 10: 1301—1340; Paris.
- BECKER-MIGDISOVA, E. E. & VISHNYAKOVA, V.N. (1962): Psocoptera. — In: B.B. RODENDORF, (ed.): Osnovy Paleontologii 9: 226—236; Moskau.
- BOURNIER, A. (1966): L'embryogenèse de *Caudothrips buffai* Karny (Thysanoptera, Tubulifera). — Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.) 2: 415—435; Paris.
- BROADHEAD, E. (1947): The life history of *Embidopsocus enderleini* (Rib.) (Corrodentia, Liposcelidae). — Entomologist's mon. Mag. 83: 200—203; London.
- (1961): The biology of *Psoquilla marginepunctata* (Hagen) (Corrodentia, Trogiidae). — Trans. Soc. Br. Ent. 14: 223—236; London.
- & HOBBY, B. M. (1944): Studies on a species of *Liposcelis* (Corrodentia, Liposcelidae) occurring in stored products in Britain, I, II. — Entomologist's mon. Mag. 80: 45—59, 163—173; London.
- & WAPSHERE, A. J. (1960): Notes on the eggs and nymphal instars of some psocid species. — Entomologist's mon. Mag. 96: 162—166; London.
- CARPENTER, F. M. (1933): The Lower Permian insects of Kansas. Part. 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plecoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera, and Psocoptera. — Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 68: 411—503; Boston.
- (1938): Structure of Permian Homoptera and Psocoptera. — Nature, 141: 164—165; London.
- (1939): The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera, and Protoptera. — Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 73: 29—70; Boston.
- CHAPMAN, R. F. (1969): The insects — structure and function. — English Universities Press 1—819; London.
- COBBEN, R. H. (1965): Das aero-mikropylare System der Homopterenier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern (Hom. Auchenorrhyncha). — Zool. Beitr. (NF) 11: 13—69; Berlin.
- (1968): Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. — Centre for Agricultural Publishing and Documentation 1—475; Wageningen.

- COPE, O. B. (1940): The morphology of *Psocus confraternus* Banks (Psocoptera: Psocidae). — *Microentomology* 5: 91—115; Stanford.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. (1947): Sur la morphologie des adultes aptères et ailés de Zoraptères. — *Ann. Sci. nat.* 11: 145—154; Paris.
- DENIS, R. (1949a): Ordre des Collembols. — *In*: P. GRASSÉ, (ed.): *Traité de Zoologie* 9: 113—159; Paris.
- (1949b): Ordre des Diploures. — *In*: P. GRASSÉ, (ed.): *Traité de Zoologie* 9: 160—183; Paris.
- (1949c): Ordre des Zoraptères. — *In*: P. GRASSÉ, (ed.): *Traité de Zoologie* 9: 545—555; Paris.
- EERTMOED, G. D. (1966): The life history of *Peripsocus quadrijasciatus* (Psocoptera, Peripsocidae). — *J. Kansas ent. Soc.* 39: 54—65; Manhattan, Kansas.
- FAHY, E. (1973): The life history and immature stages of an exotic bark-frequenting psocid from Southern Ireland (Psocoptera). — *Entomologist's Gaz.* 24: 319—323; London.
- FERNANDO, W. (1934): The early embryology of a viviparous Psocid. — *Q. Jl microsc. Sci.* 77: 99—119; London.
- FINLAYSON, L. H. (1949): The life-history and anatomy of *Lepinotus patruelis* Pearman (Psocoptera-Atropidae). — *Proc. zool. Soc. London* 119: 301—323.
- FISCHER, M. (1969): Die Verwandlung der Insekten. — *Handb. Zool.* 4 (2) 1/16: 1—68; Berlin.
- GOSS, R. J. (1952): The early embryology of the book louse, *Liposcelis divergens* Badonnel (Psocoptera; Liposcelidae). — *J. Morph.* 91: 135—167; Philadelphia.
- (1953): The advanced embryology of the book louse, *Liposcelis divergens* Badonnel (Psocoptera; Liposcelidae). — *J. Morph.* 92: 157—205; Philadelphia.
- (1954): Ovarian development and oogenesis in the book louse, *Liposcelis divergens* Badonnel (Psocoptera, Liposcelidae). — *Ann. ent. Soc. Am.* 47: 190—207; Columbus.
- GOUIN, F. J. (1962): Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. — *Fortschr. Zool.* 14: 86—114; Stuttgart.
- (1968): Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und der Myriapoden. IV. Die Strukturen des Kopfes. — *Fortschr. Zool.* 19: 194—282; Stuttgart.
- GROSS, J. (1905): Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. — *Zool. Jb. Abt. Anat.* 22: 347—386; Jena.
- GÜNTHER, K. K. (1974): Staubläuse, Psocoptera. — *Tierwelt Dtl.* 61: 1—314; Jena.
- GURNEY, A. B. (1938): A synopsis of the order Zoraptera, with notes on the biology of *Zorotypus hubbardi* Caudell. — *Ent. Soc. Wash.* 40: 57—87; Washington.
- HALLEZ, P. (1886): Loi de l'orientation de l'embryon chez les insectes. — *C. R. Acad. Sci.* 103: 606—608; Paris.
- HAUB, F. (1972): Das Cibarialsklerit der Mallophaga-Amblycera und der Mallophaga-Ischnocera (Kellogg) (Insecta). — *Z. Morph. Tiere* 73: 249—261; Heidelberg & Berlin.
- (1973): Das Cibarium der Mallophagen. Untersuchungen zur morphologischen Differenzierung. — *Zool. Jb. Abt. Anat.* 90: 483—525; Jena.
- HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — *Beitr. Ent.* 3 (Sonderheft): 1—85; Berlin.
- (1962): Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. — *Ber. 9. Wandervers. deut. Entomol.* 29—42; Berlin.
- (1966): Phylogenetic systematics. — University of Illinois Press, 1—263; Urbana.
- (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — *Senckenberg-Buch* 49: 1—436; Frankfurt.
- & SCHLEE, D. (1978): Abriss der phylogenetischen Systematik. — *Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A)* 319: 1—11; Stuttgart.
- HUIE, L. H. (1916): Observations on the hatching of *Stenopsocus cruciatus*. — *Scot. Nat.* 1916: 61—65; Edinburgh.
- JENTSCH, S. (1939): Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea. 7. Vergleichend entwicklungsbiologische und ökologische Untersuchungen an einheimischen Psocopteren unter besonderer Berücksichtigung der Art *Hyperetes guestfalicus* Kolbe, 1880. — *Zool. Jb. Abt. Syst.* 73: 1—46; Jena.
- KAESTNER, A. (1972): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. I (3) A: 1—272; Stuttgart.
- KÉLER, ST. VON (1969): Mallophaga (Federlinge und Haarlinge). — *Handb. Zool.* 4 (2) 2/17: 1—72; Berlin.
- KLIER, E. (1956): Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocopteren. — *Zool. Jb. Abt. Anat.* 75: 207—286; Jena.
- KÖNIGSMANN, E. (1960): Zur Phylogenie der Parametabola unter besonderer Berücksichtigung der Phthiraptera. — *Beitr. Ent.* 10: 705—744; Berlin.
- KRISTENSEN, N.P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders“. A critical review of recent accounts. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 13: 1—44; Hamburg & Berlin.
- LFUCKART, R. (1855): Über die Micropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. — *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1855: 90—264; Berlin.
- MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. — *Mem. Am. ent. Inst.* 4: 1—334; Ann Arbor.

- (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. ent. Soc. Canada 76: 1—431; Ottawa.
- (1976): Morphology and evolution of the insect abdomen. With special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics. — Int. Ser. pure appl. Biol. Zool. Div. 56: 1—534; Oxford & Elmsford, N.Y. (Pergamon Press).
- MAYER, C. (1954): Vergleichende Untersuchungen am Skelett-Muskelsystem des Thorax der Mallophagen unter Berücksichtigung des Nervensystems. — Zool. Jb. Abt. Anat. 74: 77—131; Jena.
- MEDEM, F. (1951): Biologische Beobachtungen an Psocopteren. — Zool. Jb. Abt. Syst. 79: 591—613; Jena.
- MICKOLEIT, E. (1963): Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Thysanopteren. — Zool. Jb. Abt. Anat. 81: 101—150; Jena.
- MICKOLEIT, G. (1961): Zur Thoraxmorphologie der Thysanoptera. — Zool. Jb. Abt. Anat. 79: 1—92; Jena.
- MOCKFORD, E. L. (1957): Life history studies on some Florida insects of the genus *Archipsocus* (Psocoptera). — Bull. Fla. St. Mus. biol. Sci. 1: 253—274; Gainesville.
- (1967): The Electrentomoid Psocids (Psocoptera). — Psyche 74: 118—165; Cambridge, Mass.
- MÜLLER, H. J. (1951): Über das Schlüpfen der Zikaden (Homoptera auchenorrhyncha) aus dem Ei. (2. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden). — Zoologica 37 (103): 1—41; Stuttgart.
- NEW, T. R. (1968): The life history of *Cuneopalpus cyanops* (Rost.), (Psocoptera). — Entomologist's Gaz. 19: 189—197; London.
- (1969): The early stages and life histories of some British foliage-frequenting Psocoptera, with notes on the overwintering stages of British arboreal Psocoptera. — Trans. R. ent. Soc. Lond. 121: 59—77; London.
- (1971): An introduction to the natural history of the British Psocoptera. — Entomologist 104: 59—97; London.
- (1974): Structural variation in Psocopteran wing-coupling mechanisms. — Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 3: 193—201; Oxford & Elmsford, N.Y.
- PATAY, R. (1941): Sur un dispositif aëriifère de l'embryon de *Pediculus vestimenti* Nitsch. — Bull. Soc. zool. Fr. 66: 182—189; Paris.
- PEARMAN, J. V. (1927): Notes on *Pteroxanium squamosum* Endln., and on the eggs of the Atropidae (Psocoptera). — Entomologist's mon. Mag. 63: 107—111; London.
- (1928): Biological observations on British Psocoptera. — Entomologist's mon. Mag. 64: 209—218, 239—243, 263—268; London.
- (1932): Notes on the genus *Psocus*, with special reference to the British species. — Entomologist's mon. Mag. 68: 193—204; London.
- PESSON, P. (1951a): Ordre des Homoptères. — In: P. GRASSÉ, (ed.): Traité de Zoologie 10: 1390—1656; Paris.
- (1951b): Ordre de Thysanoptera. — In: P. GRASSÉ, (ed.): Traité de Zoologie 10: 1805—1869; Paris.
- PEYERIMHOFF, P. (1901): Le mécanisme de l'éclosion chez les Psoques. — Annl. Soc. ent. Fr. 70: 149—152; Paris.
- POISSON, R. (1951): Ordre des Hétéroptères. — In: P. GRASSÉ, (ed.): Traité de Zoologie 10: 1657—1803; Paris.
- PRIESNER, H. (1968): Thysanoptera (Physopoda, Blasenfüßer). — Handb. Zool. 4 (2) 2/19: 1—32; Berlin.
- RIEGER, CH. (1976): Skelett und Muskulatur des Kopfes und Prothorax von *Ochterus marginatus* Latreille. Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Ochteridae (Insecta, Heteroptera). — Zoomorphologie 83: 109—191; Heidelberg & Berlin.
- RISLER, H. (1951): Der Kopf von *Bovicola caprae* (Gurlt) (Mallophaga). — Zool. Jb. Abt. Anat. 71: 325—374; Jena.
- (1957): Der Kopf von *Thrips physapus* L. (Thysanoptera, Terebrantia). — Zool. Jb. Abt. Anat. 76: 251—302; Jena.
- SCHLEE, D. (1969): Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coelorrhyncha (Insecta; Hemiptera). Phylogenetische Studien an Hemiptera IV, Heteropteroidea (Heteroptera + Coleorrhyncha) als monophyletische Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A) 210: 1—27; Stuttgart.
- (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. — Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 20: 1—62; Frankfurt.
- & GLÖCKNER, W. (1978): Bernstein; Bernsteine und Bernstein-Fossilien. — Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie C) 8: 1—72; Stuttgart.
- SCHMALFUSS, H. (1974): Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis-Familie Tylidae (Crustacea). — Z. Morph. Tiere 78: 1—91; Heidelberg & Berlin.
- SCHMUTZ, W. (1955): Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Mallophagen. — Zool. Jb. Abt. Anat. 74: 211—316; Jena.

- SCHÖLZEL, G. (1937): Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. — Z. Parasit. Kde 9: 730—770; Jena.
- SEEGER, W. (1975): Funktionsmorphologie an Spezialbildungen der Fühlergeißel von Psocoptera und anderen Paraneoptera (Insecta); Psocodea als monophyletische Gruppe. — Z. Morph. Tiere 81: 137—159; Heidelberg & Berlin.
- SIKES, G. K. & WIGGLESWORTH, V. B. (1931): The hatching of insects from the egg, and the appearance of air in the tracheal system. — Q. Jl microsc. Sci. 74: 165—192; London.
- SILVESTRI, F. (1946): Descrizione di due specie neotropicali di *Zorotypus* (Ins. Zoraptera). — Boll. Lab. Ent. agr. 7: 1—12; Portici.
- SLIFER, E. H. (1937): The origin and fate of the membranes surrounding the grasshopper egg; together with some experiments on the source of the hatching enzyme. — Q. Jl microsc. Sci. 79: 493—506; London.
- & SEKHON, S. S. (1963): The fine structure of the membranes which cover the egg of the grasshopper, *Melanoplus differentialis*, with special reference to the hypople. — Q. Jl microsc. Sci. 104: 321—334; London.
- SMITHERS, C. N. (1972): The classification and phylogeny of the Psocoptera. — Mem. Aust. Mus. 14: 1—349; Sydney.
- SNODGRASS, R. E. (1944): The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. — Smiths. Misc. Coll. 104 (7): 1—113; Washington.
- (1947): The insect cranium and the „epicranial suture“. — Smiths. Misc. Coll. 107 (7): 1—52; Washington.
- SÖFNER, L. (1941): Zur Entwicklungsbiologie und Ökologie der einheimischen Psocopterenarten *Ectopsocus meridionalis* Ribaga, 1904 und *Ectopsocus briggsi* McLachlan, 1899. — Zool. Jb. Abt. Syst. 74: 323—360; Jena.
- SOMMERMAN, K. M. (1943a): Bionomics of *Lachesilla nubilis* (Aaron) (Corrodentia, Caeciliidae). — Can. Ent. 75: 99—105; Guelph.
- (1943b): Description and bionomics of *Caecilius manteri* n. sp. (Corrodentia). — Proc. ent. Soc. Wash. 45: 29—39; Washington.
- (1943c): Bionomics of *Ectopsocus pumilis* (Banks) (Corrodentia, Caeciliidae). — Psyche 50: 53—64; Cambridge, Mass.
- (1944): Bionomics of *Amapsocus amabilis* (Walsh) (Corrodentia, Psocidae). — Ann. ent. Soc. Am. 37: 359—364; Columbus.
- SPIEKMA, F. TH. M. & SMITS, C. (1975): Some ecological and biological aspects of the booklouse *Liposcelis bostrychophilus* Badonnel 1931 (Psocoptera). — Neth. J. Zool. 25: 219—230; Leiden.
- SYMMONS, S. (1952): Comparative anatomy of the Mallophagan head. — Trans. ent. Soc. London 27: 349—436.
- TILLYARD, R. J. (1926): Kansas Permian insects. Part 8. The order Copeognatha. — Amer. J. Sci. 11: 315—349; New Haven.
- (1935): Upper Permian insects of New South Wales. III. The order Copeognatha. — Proc. Linn. Soc. N.S.W. 60: 265—279; Sydney.
- VISHNYAKOVA, V.N. (1975): Psocoptera in the late-Cretaceous insect-bearing resins from the Taimyr. — Ent. Review 54: 63—75; Washington [engl. Übersetzung]; [Senoyedy (Psocoptera) pozdnemelov'kh nasekomonosnykh smol Taymira. — Ent. Obozr. 54 (1): 92—106; Moskva.]
- WEBER, H. (1930): Die Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. 1—543; Berlin.
- (1931a): Die Lebensgeschichte von *Ectopsocus parvulus* (Kolbe 1882). Ein Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Copeognathen. — Z. wiss. Zool. 138: 457—486; Leipzig.
- (1931b): Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera-Aleurodina). — Z. Morph. Ökol. Tiere (A) 23: 575—753; Berlin.
- (1936): Copeognatha, Flechtlinge. — In: P. SCHULZE, (Hrsg.): Biologie der Tiere Deutschlands 27: 1—50; Berlin.
- (1938): Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea. 1. Die Labialdrüsen der Copeognathen. — Zool. Jb. Abt. Anat. 64: 243—286; Jena.
- (1939a): Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea: 5. Zur Eiablage und Entwicklung der Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* Piaget. — Biol. Zbl. 59: 98—109; Leipzig.
- (1939b): Beiträge zur Kenntnis der Überordnung Psocoidea: 6. Lebendbeobachtungen an der Elefantenlaus *Haematomyzus*, nebst vergleichenden Betrachtungen über die Lage des Embryos im Ei und das Auskriechen. — Biol. Zbl. 59: 397—409; Leipzig.
- (1954): Grundriß der Insektenkunde (3. Aufl.). 1—428; Stuttgart (Fischer).
- (P. WENK, Hrsg.) (1969): Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* Piaget 1869. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse. — Zoologica 41 (116): 1—154; Stuttgart.
- WEIDNER, H. (1969): Die Ordnung Zoraptera oder Bodenläuse. — Ent. Z. 79: 29—51; Frankfurt.

- (1970): Zoraptera (Bodenläuse). — Handb. Zool. 4 (2) 2/15: 1—12; Berlin.
- (1972): Copeognatha (Staubläuse). — Handb. Zool. 4 (2) 2/16: 3—94; Berlin.
- WIGGLESWORTH, V.B. (1932): The hatching organ of *Lipeurus columbae* Linn. (Mallophaga), with a note on its phylogenetic significance. — Parasitology 24: 365—367; Cambridge.
- YOUNG, J. H. (1953): Embryology of the mouthparts of Anoplura. — Microentomology 18: 85—133; Stanford.

Anschrift des Verfassers:

Dr. WOLFGANG SEEGER, Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Zweigstelle: Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [329_A](#)

Autor(en)/Author(s): Seeger Wolfgang

Artikel/Article: [Spezialmerkmale an Eihüllen und Embryonen von Psocoptera im Vergleich zu anderen Paraneoptera \(Insecta\): Psocoptera als monophyletische Gruppe. 1-57](#)