

Table 2. Per cent survival of individuals from egg to larva, larva to pupa and pupa to adult associated with lines of recessive lethals derived from a natural population of *Drosophila melanogaster*

| Lethal stock | Eggs to larvae | Larvae to pupae | Pupae to adults |
|--------------|----------------|-----------------|-----------------|
| 1 | 0.136 | 1.000 | 0.986 |
| 2 | 0.207 | 0.995 | 0.783* |
| 3 | 0.233 | 1.000 | 0.978 |
| 4 | 0.261 | 0.978 | 0.813* |
| 5 | 0.306 | 1.000 | 0.985 |
| 6 | 0.318 | 1.000 | 0.937 |
| 7 | 0.346 | 0.984 | 0.724* |
| 8 | 0.356 | 0.770* | 0.945 |
| 9 | 0.419 | 0.751* | 0.955 |
| 10 | 0.422 | 0.998 | 0.943 |
| 11 | 0.530 | 0.998 | 0.946 |
| 12 | 0.537 | 0.998 | 0.979 |
| 13 | 0.702 | 0.993 | 0.989 |
| 14 | 0.733 | 1.000 | 0.996 |
| 15 | 0.828 | 0.995 | 0.987 |

*Statistically significant $p < 0.01$.

**Statistically significant $p < 0.001$.

Table 3. Summary of time of action of 15 recessive lethal genes extracted from a natural population of *Drosophila melanogaster* collected at Chapingo, State of Mexico, Mexico

| Type of action | Number | Percentage | Strain no. |
|----------------|--------|------------|-------------------------|
| Gametic | 3 | 20.0 | 13, 14, 15 |
| Eggs | 7 | 46.7 | 1, 4, 7, 9, 10, 11, 12, |
| Larval | 2 | 13.3 | 6, 8 |
| Pupal | 3 | 20.0 | 2, 3, 5 |

numbers 6 and 8, larval; numbers 2, 3 and 5, pupal (or very late larval). Whereas the degree of negative heterosis may seem high in some cases, it may be seen from Rizki's (1952) work that reductions of 35–38% (as opposed to the theoretical 25%) in the absence of a lethal-bearing balancer were found in several strains analysed. If one or more of the *l-nps* in the present experiments reduced survival to the larval stage by 35–38% and *l-Cy* had similar effects, then the survival fractions would be between 0.30 and 0.24, not unlike those found in the present work.

Rizki (1952) and Seto (1954) reported on the stage of activity of recessive lethals obtained from natural populations of *D. willistoni* and *D. melanogaster*, respectively. Of a combined total of 67 lethals, 23.9% were characterized as egg (or very early larval); 47.8% as larval and 28.3% as pupal (or very late larval). In the present results, there seems to be an excess of egg (very early larval) lethals (although the sample is very small), and, unexpectedly, the finding of three gametic lethals. It is clear that such lethals must be sex-limited, either failing to

permit the formation of functional eggs or functional sperm but not both (sexually dimorphic phenotypes are well known, e.g. zeste, which appears wild type in hemizygous and apricot-like in homozygous females, Lindsley and Grell 1968). Analysis of the genetic load of natural populations of *Drosophila melanogaster* in Mexico is continuing.

Acknowledgements

This study was supported by FAPESP contract no. 86/0988–7 and CNPq contract no. 40–8003–86. The author wishes to express his thanks to Dr. Stanley Zimmering for his critical comments and the checking of the English. Also to Dr. Diether Sperlich for his kindness, encouraging comments, and the preparation of the German summary.

Zusammenfassung

Determination des ontogenetischen Zeitpunktes der Wirksamkeit von Letalfaktoren des zweiten Chromosoms von *Drosophila melanogaster*

Aus einer Untersuchung über die genetische Bürde des zweiten Chromosoms in natürlichen Populationen von *Drosophila melanogaster* wurden 15 balancierte Letallinien abgeleitet und durch quantitative Analysen des Zeitpunktes, an dem die Letalfaktoren wirksam werden, bestimmt. Das System der balancierten Letalfaktoren resultiert in konstanten Mendelaufspaltungen, so daß das Auftreten einer Abweichung davon in einem bestimmten Entwicklungszustand auf die eigentliche Zeit des Effektes des Letalfaktors schließen läßt. Es zeigte sich, daß der Letalfaktor in drei Linien im Puppenstadium, in zwei Linien im Larvenstadium, in fünf Linien im Embryonalzustand, in zwei Linien als gametischer Letalfaktor und in zwei Linien im Moment der Befruchtung wirksam wird.

References

- Hadorn, E., 1951: Developmental action of lethal factors in *Drosophila*. *Adv. Genet.* 4, 53–85.
 Kerr, W. E.; Kerr, L., 1952: Concealed variability in sex-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.* 86, 405–407.
 Lindsley, D. L.; Grell, E. H., 1968: Genetic variation in *Drosophila melanogaster*. *Carnegie Inst. Publ.* 627, Washington, D.C.
 Rizki, M. T., 1952: Ontogenic distribution of genetic lethality in *Drosophila willistoni*. *J. Exp. Zool.* 121, 327–350.
 Salceda, V. M., 1977: Carga genética en siete poblaciones naturales de *Drosophila melanogaster* (Meigen) de diferentes localidades de México. *Agrobiencia* 28, 47–52.
 Seto, F., 1954: Time of action of a series of recessive lethal factors in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.* 126, 17–32.
 Wallace, B.; Madden, C., 1953: Frequencies of sub and supervitals in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 38, 456–470.
 Wright, T. R. F., 1970: The genetics of embryogenesis in *Drosophila*. *Adv. Genet.* 15, 261–395.

Authors' address: Prof. Dr. V. M. Salceda, Facultad de Ciencias, UABC, Km 106 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, 22800, B.C. Mexico; Current address: V.M. Salceda, Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares, Departamento de Genética, Sierra Mojada no. 447–20 Piso Colonia Lomas de Barrilaco, CP 11010, Mexico, DF Mexico

II. Zoologisches Institut und Museum, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, Deutschland

Vergleichende Untersuchungen der kopfbewegenden Muskulatur bei Anoplura (Psocodea: Phthiraptera)

G. TRÖSTER

Abstract

Comparative investigations of the head moving muscles in Anoplura (Psocodea: Phthiraptera). The head moving muscles in different taxa of Anoplura were examined and compared with that in other groups of the Psocodea and the Pterygota. The 'Grundplan' of the muscle arrangement in different groups of the Psocodea was reconstructed. This character complex supports the possibility that the Ischnocera + Anoplura and the Ischnocera + Anoplura + Rhynchophthirina could be monophyletic groups within the Phthiraptera.

Key words: Phthiraptera – Anoplura – Rhynchophthirina – Ischnocera – Amblycera – thorax morphology – head morphology – phylogenetic systematics

Einleitung

Zum Thorax der Anoplura liegen bislang nur sehr dürftige Angaben vor. Ferris (1951) stellt das Skelett von *Solenopotes capillatus* Enderlein, 1904, *Pediculus humanus* Linnaeus, 1758 und *Haematopinus suis* (Linnaeus, 1758) dar; außerdem noch die Thoraxmuskulatur von *H. suis* ohne diese jedoch zu beschreiben. Matsuda (1970) greift die Befunde von Ferris auf und deutet sie teilweise um.

Im Anschluß an die Rekonstruktion des Grundplanes des Kopfes der Anoplura (Tröster 1990) ist die vergleichende Beschreibung der kopfbewegenden Muskulatur der erste Beitrag zur Rekonstruktion des Grundplanes des Thorax der Anoplura. Das Ziel, den vollständigen Grundplan der Anoplura zu erstellen, dient dem Zweck, das natürliche System der Anoplura zu verstehen.

Bei der Untersuchung des Kopfes der Anoplura spielte *Hybophthirus notophallus* (Neumann 1909) eine zentrale Rolle. Die besondere Stellung dieser Art innerhalb der Anoplura, nämlich die der plesiomorphen Schwestergruppe aller übrigen Anoplura, konnte dabei deutlich gemacht werden. In der vorliegenden Untersuchung wurde dies weiter untermauert. *H. notophallus* zeigt viele Merkmale in einem bisher für Anoplura nicht bekannten plesiomorphen Zustand. Dadurch erscheint der Grundplan der Anoplura in einem ganz neuen Licht. Als weiteres bemerkenswertes Ergebnis hat sich gezeigt, daß auch bei den Anoplura der Pinnipedia, den Echinophthiridae, viele ursprüngliche Merkmale bezüglich des Grundplanes der Anoplura auftreten.

Material und Methoden

Die Muskulatur wurde aus histologischen Schnittserien (Spurr hart: Romeis S. 545 1989: Azur II – Methylenblau) von 2 µm Dicke rekonstruiert und in Skelettabbildungen eingetragen, die von mazerierten Präparaten gewonnen wurden. Nachfolgende Tabelle (Tabelle 1) gibt eine Übersicht über die Taxa, die zur histologischen Bearbeitung (H) oder als Dauerpräparate zur Verfügung (D) standen, sowie derjenigen Taxa, deren Daten aus der Literatur (Lit.) übernommen wurden.

Ergebnisse

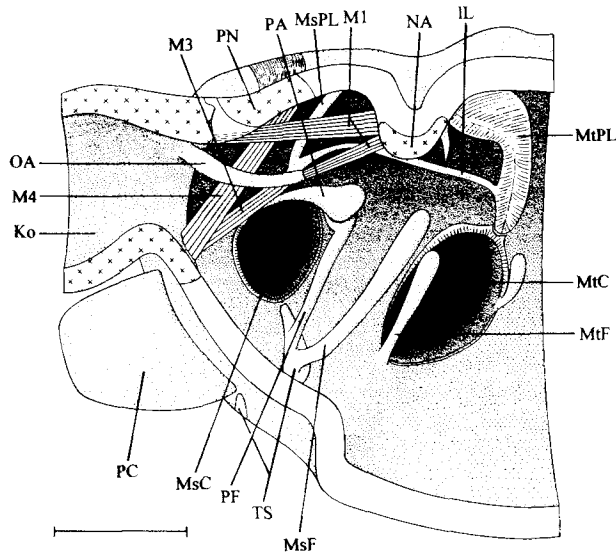
Vorbemerkungen zum Thoraxskelett der Anoplura (Abb. 1)

Um die Muskulatur der Kopfbewegung zu beschreiben sind zuvor einige Bemerkungen zum Skelett des Thorax, vor allem dem Innenskelett notwendig. Die Angaben stützen sich auf die

Tabelle 1. Übersicht über die Taxa

| |
|--|
| Psocodea |
| Phthiraptera |
| Anoplura |
| Haematopimidae |
| <i>Haematopinus suis</i> (L.) (H,D) |
| <i>Haematopinus eurysterius</i> Denny (H,D) |
| Hybophthiridae |
| <i>Hybophthirus notophallus</i> (Neumann) (H,D) |
| Polyplacidae |
| <i>Polyplax reclinata</i> (Nitzsch) (H,D) |
| Echinophthiridae |
| <i>Echinophthirus horridus</i> (von Olfers) (H,D) |
| <i>Antarctophthirus collaris</i> (Osborn) (D) |
| Linognathidae |
| <i>Linognathus setosus</i> (von Olfers) (H,D) |
| <i>Solenopotes ferrisi</i> (Fahrenholz) (D) |
| Pediculidae |
| <i>Pediculus humanus</i> L. (H,D) |
| Ischnocera |
| Trichodectidae |
| <i>Trichodectes melis</i> (Fabricius) (H,D) |
| <i>Bovicola caprae</i> (Gurli) (Literatur nach Mayer (1954)) |
| <i>Harrisoniella densa</i> (Kellogg) (Literatur nach Cope (1941)) |
| Phlopteroidea |
| <i>Columbicola columbae</i> (L.) (Literatur nach Mayer (1954)) |
| Rhynchophthirina |
| <i>Haematomyzus elephantis</i> Piaget (Literatur nach Weber (1968)) |
| Amblycera |
| Menoponoidea |
| <i>Trimenopon hispidum</i> (Burmeister) (Literatur nach Mayer (1954)) |
| <i>Myrsidea cornicis</i> DeGeer (Literatur nach Mayer (1954)) |
| <i>Tetrotrophthalmus spec.</i> (Literatur nach Cope (1940b)) |
| Psocoptera |
| Psocomorpha |
| Caecilietae |
| <i>Stenopsocus stigmatiscus</i> (Imhoff & Labram) (Literatur nach Badonell (1934)) |
| Psocetae |
| <i>Psocus confraternus</i> Banks (Literatur nach Cope (1940a)) |
| <i>Psocus tokyoensis</i> Enderlein (Literatur nach Maki (1938)) |

Abb. 1. *Hybophthirus notophallus*.
Einsicht in die rechte Hälfte des
Thorax mit kopfbewegender
Muskulatur und Innenskelett.
Maßstab entspricht 100 µm.
Verzeichnis der Abkürzungen für
alle Abbildungen: Ko = Kopf;
IL = laterale Längsleiste;
MsC = Mesocoxa;
MsF = Mesofurca;
MsPL = Mesopleuraleiste;
MtC = Metacoxa;
MtF = Metafurca;
MtPL = Metapleuraleiste;
NA = Notalappophyse;
OA = Occipitalapophyse;
Ob = Obturaculum;
Oes = Oesophagus;
OL = Occipitalleiste;
PA = Pleuralapophyse des
Prothorax; PC = Procoxa;
PF = Profurca; PN = Pronotum.
St = caudales Ende der
Stechborsten;
TK = Thoraxkonnective;
Tr = Trachee; TS = 1. ventrales
Sklerit



wenigen Arbeiten zu diesem Thema (Ferris 1951; Matsuda 1970) und eigene Beobachtungen. Bei den Anoplura sind die Ferga, Pleura und Sterna aller drei Thoraxsegmente miteinander verschmolzen und wenig sklerotisiert. Zur Verstärkung sind Leisten in die laterale und dorsale Thoraxwand eingelassen (Abb. 1). Von ventral nach dorsal verlaufende Leisten bilden mit ihrem unteren Ende die pleuralen Hüftgelenke und können dorsal bis zur Körpermitte ziehen, wo sie auf ihren Gegenpart treffen. Ferris (1951) vermutete in ihnen den Phragmen homologe Strukturen und nahm sie als Landmarken, um die einzelnen Thoraxsegmente gegeneinander abzugrenzen. Matsuda (1970) dagegen homologisierte sie wegen ihrer Funktion mit den verschmolzenen Pleural- und Tergalleisten der Ischnocera und Amblycera; dieser Auffassung schließt sich der Autor an.

Die Leisten können entsprechend den Beinen, deren oberer Anheftungspunkt sie bilden, dem Pro-, Meso- und Metathorax zugeschrieben werden. Die Leiste des Prothorax zieht von der lateralen Vorderdecke des Thorax nach hinten, divergiert zur Mitte an und endet meist bevor sie ihren Gegenpart trifft. Die mesothorakale Leiste zieht in gerader oder leicht caudaler Richtung zur Mitte des Thorax. Sie endet an der Notalappophyse, welche in der Mitte des Mesonotum tief in den Thorax eingestülpt ist (*H. notophallus*, *E. horridus* (Abb. 1) weist wie *Bovicola caprae* Gurth, 1843), *Trimenopon hispidum* (Burmeister, 1838) (Mayer 1954) und *Haematomyzus elephantis* Piaget, 1869 (Weber 1969) einen stummelförmigen Metapleuralarms auf. Die Pleurotergalleisten sind untereinander durch laterale Längsleisten verbunden, die stets deutlich über dem pleuralen Hüftgelenk liegen und

unterhalb des Thoraxstigma. Bei *H. notophallus*, *E. horridus*, *P. humanus*, *H. eurystermus* liegt in der Mitte des Prothorax zwischen dem Kopfhinterrand und der Notalappophyse ein schmales, unpaariges Sklerit. Aufgrund seiner Lage kann es als reduziertes Pronotum aufgefaßt werden. Vergleichbare Sklerite kommen auch bei Ischnocera und Amblycera (Mjöberg 1910; Mayer 1954) vor.

Die Ventralseite des Thorax ist bei vielen Anopluren nicht sklerotisiert. Größere Formen (Haematopinidae, Echinophthiriidae) besitzen dagegen eine mediane Skleritplatte (Matsuda 1970). Bei *H. notophallus* ist diese Platte gegliedert. Im vorderen Thoraxbereich liegt ein Paar halbmondförmiger Sklerite, die sowohl den Vorder- als auch den Mittelbeinen als ventrale Anheftungspunkte dienen (Abb. 1: 1. ventrales Sklerit, TS). Zwischen den Hinterbeinen ist ein unpaariges Sklerit eingelagert. Es besteht aus einer querliegenden Platte, welche an ihren Laterallenden nach hinten weisende Äste hat. Dieses Sklerit zeigt keine Beziehung zur Coxa der Hinterbeine. Die vorderen Sklerite tragen die gemeinsame Öffnung der pro- und mesothorakalen Furcaäste. Die Profurca ist mit der Pleuralapophyse verwachsen, welche unmittelbar über dem pleuralen Hüftgelenk der Vorderbeine in den Thorax invaginiert ist. Die Metafurca entspringt medial der Hintercoxa. Das ringförmige Sklerit, welches ihre Einstülpungsstelle umgibt, bildet gleichzeitig das sternale Hüftgelenk mit der Hintercoxa. *Hybophthirus* ist der einzige bekannte Vertreter der Anoplura, bei welchem eine Metafurca nachgewiesen werden kann.

Die Ausbildung der Furcaäste und die Verschmelzung von Profurca mit der prothorakalen Pleuralapophyse bei *Hybophthirus* stimmt mit den Verhältnissen bei den Ischnocera, Amblycera und Psocoptera (Badonnel 1934; Cope 1940a; Mayer 1954; Matsuda 1970) überein. Diese Merkmale können demzufolge als abgeleitete Grundplanmerkmale der Psocodea

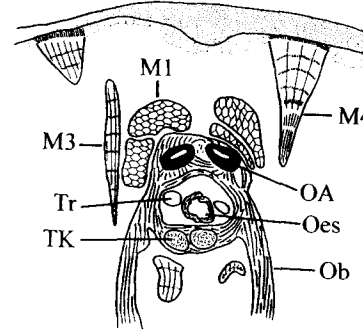


Abb. 2. *Haematopus eurystermus*. Querschnitt durch den dorsalen Prothorax. Maßstab entspricht 100 µm. Abkürzungen: siehe Legende zu Abb. 1

aufgefaßt werden. Bei den untersuchten Arten der Ischnocera-Gruppen *Bovicola*, *Columbicola* (Mayer 1954), *Esthiopterum* (Cope 1940b) und *T. melis* sind die Basen der pro- und mesothorakalen Furcaäste dicht zusammengedrückt, diese Tendenz zur Vereinigung dieser Furcaäste ist möglicherweise eine weitere Synapomorphie der Ischnocera und Anoplura.

Die Occipitalapophysen (OA, Abb. 1-3)

Die Occipitalapophysen sind hohle Einstülpungen unmittelbar vor dem dorsalen Hinterrand der Kopfkapsel. Im Körperinneren ragen sie waagrecht nach hinten in den Thorax hinein (Abb. 1). Von den histologisch untersuchten Arten tragen *H. suis*, *H. eurystermus* und *H. notophallus* eine paarige Occipitalapophyse (Abb. 1, 2), während diese bei *E. horridus* unpaarig ist (Abb. 3). Im ersten Fall liegt je eine stabförmige Apophyse beidseitig der Medianen. Bei *E. horridus* befindet sich dagegen eine Apophyse in der Körpermitte. Von dorsal gesehen hat sie die Form eines längs liegenden Rechteckes mit konkavem Hinterrand. Möglicherweise ist letzteres ein Hinweis auf die

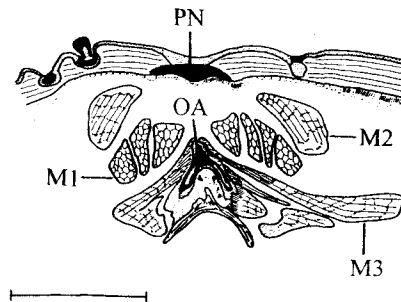


Abb. 3. *Echinophthirus horridus*. Querschnitt durch den dorsalen Prothorax. Maßstab entspricht 100 µm. Abkürzungen: siehe Legende zu Abb. 1

ursprünglich paarige Ausbildung der Apophyse auch bei dieser Art. Der Querschnitt ist kopfnah rechteckig, in der Mitte hat er die Form eines auf dem Kopf stehenden Y (Abb. 3) und am caudalen Ende sind es zwei Kreise. Die restlichen histologisch untersuchten Arten weisen keine der Occipitalapophyse vergleichbare Struktur auf. Bei *P. humanus* ist lediglich die Postoccipitalleiste knotenartig verdickt und bei *P. reclinata* und *L. setosus* ist der dorsale Abschnitt des Kopfhinterrandes nach hinten, in die Haut des Thorax hinein ausgezogen (Abb. 4).

Die Halsregion

Der Kopf ist bei allen Arten durch eine Membran (Halshaut) mit dem Prothorax verbunden. Laterale Cervicalia sind nur bei *E. horridus* und *H. notophallus* vorhanden. Bei *E. horridus* wird der Kopf außerdem durch das gut erhaltene Pronotum geführt. Dieses greift dabei mit seiner vorderen Spitze von hinten in eine Grube der Postoccipitalleiste hinein.

Die Muskulatur (Tabelle 2, Abb. 1-5)

Folgende Muskeln wurden bei den hier untersuchten Anoplura gefunden. Der am weitesten dorsal ansetzende Muskel ist der M1. Bei *H. notophallus* (Abb. 1), *H. eurystermus* und *E. horridus* entspringt der Muskel mit vier kräftigen Zügen auf der Vorderfläche der Notalappophyse. Ein Zug inseriert am Hinterrand der Occipitalapophyse und die restlichen drei über und seitlich der OA an der Postoccipitalleiste (*H. notophallus*, *H. eurystermus*) oder an der Basis der OA (*E. horridus*). Bei *P. humanus* ist der Muskel dreifasrig, die alle an der Notalappophyse entspringen und am dorsolateralen Rand der Postoccipitalleiste ansetzen. Ebenfalls drei Fasern besitzt der Muskel bei *P. reclinata*, die am Dach des Thorax entspringen und dorsolateral an der Postoccipitalleiste ansetzen. *L. setosus* fehlt der M1. Seiner Zugrichtung nach vermag der M1 die Kopfkapsel zurückzuziehen und, gemeinsam mit anderen Muskeln, zu rotieren.

Am Tergum des Prothorax entspringt der M2. Bei *E. horridus* am nach caudal flügelartig verbreiterten Pronotum und bei *P. humanus* unmittelbar hinter diesem Sklerit. Er zieht zur Postoccipitalleiste, wo er lateral oder ventral von M1 ansetzt. Den anderen untersuchten Anoplura fehlt der M2. Sein Zug unterstützt den M1.

Der Heber der Kopfkapsel ist der kräftige M3. Bei *H. notophallus* (Abb. 1) und *E. horridus* entspringt der Muskel an der Basis des Pleuralarmes des Prothorax und bei *H. eurystermus* zwischen dieser und dem pleuralen Hüftgelenk auf der Pleuralleiste. Er zieht von seinem Ursprung in 3-4 Portionen geteilt steil nach hinten oben an die Seite des hinteren Drittels der Occipitalapophyse (Abb. 1, 3). Bei *P. reclinata* entspringt der M3 an der Basis und bei *L. setosus* auf dem Pleuralarm. Bei beiden Arten zieht er steil nach oben und setzt am dorsalen, nach hinten ausgezogenen Postoccipitalrand an. *P. humanus* fehlt der M3.

Die Kopfkapsel wird durch den M4 gesenkt und bei einseitiger Kontraktion des Muskels seitwärts gewendet. Bei *H. notophallus* entspringt er mit drei Fasern am dorsalen Abschnitt der Tergopleuraleiste des Prothorax. Er zieht steil nach vorne unten zur ventrolateralen Postoccipitalleiste (Abb. 1). Der M4 von *H. eurystermus* besteht aus vier Bündeln und entspringt vom schwach sklerotisierten Dach des Prothorax. Ansatz und Verlauf stimmen mit *H. notophallus* überein. Zwei Fasern des M4 beginnen bei *E. horridus* an der Tergopleuraleiste des Prothorax und eine Faser beginnt an der Leiste des Mesothorax. Sie ziehen schräg nach vorne unten zur ventrolateralen Postoccipitalleiste. Bei *P. humanus* gleichen die Verhältnisse

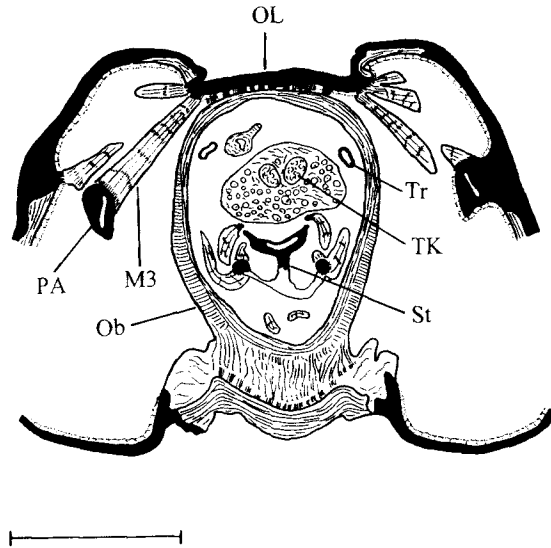


Abb. 4. *Linognathus setosus*.
Querschnitt durch den Prothorax.
Maßstab entspricht 100 µm.
Abkürzungen: siehe Legende zu
Abb. 1

denen von *H. notophallus* nur daß hier der Muskel aus zwei Portionen besteht. *L. setosus* besitzt einen dreizügigen M4, der dorsolateral am Tergum des Prothorax entspringt und an der lateralen Postoccipitalleiste ansetzt. Der einfasrige M4 von *P. reclinata* entspringt nahe der Mitte des Protergum und zieht zur lateralen Postoccipitalleiste.

Ausschließlich bei *P. humanus* wurde ein weiterer Muskel (M5) gefunden, welchen man zu den Kopfbewegern hinzurechnen muß (Abb. 5). Er entspringt an einer Querleiste des Hinterandes des thorakalen Sternum nahe der Medianen und zieht in vier Portionen geteilt zum ventralen Rand der Kopfkapsel, wo er an der Halshaut und einem unpaaren Zapfen der Postoccipitalleiste endet. Seine Deutung ist unsicher. Die Vorstellung, daß es sich um den 1. ventralen Längsmuskel (S2 bei Matsuda 1970) aus dem Grundplan der Psocodea handeln könnte wird dadurch erschwert, daß dieser bei allen übrigen

Anopluren und den Ischnocera, die vermutlich das Schwestertaxon der Anoplura sind (Tröster 1990), nicht auftritt. Wahrscheinlicher scheint für diesen Muskel die Annahme zu sein, daß es sich um einen der hinteren ventralen Längsmuskeln (S12 und S13 bei Matsuda 1970) des Thorax handelt, von denen zumindest einer zum Grundplan der Anoplura gehört (G. Tröster unveröff. Daten).

Diskussion

Grundplan der Psocodea (Tabelle 2)

Auf der Grundlagen der Arbeiten von Badonelli (1934) und Maki (1938) stellt Matsuda (1970) die Muskeln der Psocoptera zusammen (Tabelle 2) und homologisierte sie gleichzeitig mit den Muskeln des Insektengrundplanes. Da bei anderen Gruppen der Psocodea keine weiteren Muskeln des Insekten-

Tabelle 2. Die kopfbewegende Muskulatur der Anoplura und ihre Homologa innerhalb der Psocodea und Pterygota

| | M1 | M2 | M3 | M4 | M5 |
|--|---------|------------------|---------|----------|--------------------|
| <i>Echinophthirus horridus</i> | + | - | + | + | |
| <i>Hybophthirus notophallus</i> | + | - | + | - | |
| <i>Haematopinus eurysterus</i> | + | - | + | + | |
| <i>Pediculus humanus</i> | + | + | - | - | + |
| <i>Polyplax reclinata</i> | + | - | + | + | |
| <i>Linognathus setosus</i> | | | | | |
| <i>Haematomyzus elephantis</i> nach Weber (1969) | 28 + 30 | 26 | 29 + 30 | 32 | 58-60 ⁹ |
| Amblycera und Ischnocera nach Mayer (1954) | Idlm1 | Idlm2 | O.llm1 | O.llm2 | Livlm + H.IVlm |
| <i>Stenopsocus stigmaticus</i> nach Badonelli (1934) | DPo | + | LL | T und S | LVL2, LVL3 |
| Psocoptera nach Matsuda (1970) | op-13 | op-11 oder op-12 | op-p2 | t-s(cv)1 | s12, s13 |
| von Kéler (1963) | 55 | 57 | 63 | 60 | 58 ² |

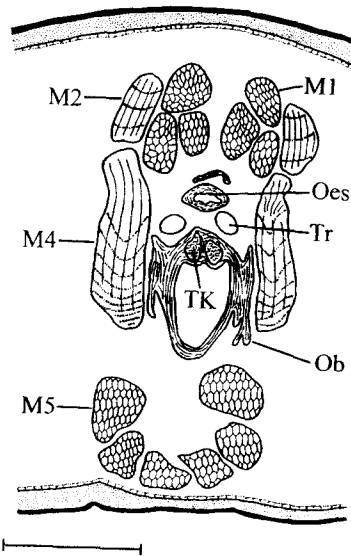


Abb. 5. *Pediculus humanus*. Querschnitt durch den Prothorax.
Maßstab entspricht 100 µm. Abkürzungen: siehe Legende zu Abb. 1

grundplanes mehr auftreten und keine Neubildungen bei den Muskeln der Psocoptera vermutet werden, können die von ihm aufgelisteten Muskeln zunächst als Grundplan der Psocodea gelten.

Grundplan der Phthiraptera

Mayer (1954) beschreibt die Thoraxmuskulatur von zwei Amblycera und zwei Ischnocera. Matsuda (1970) homologisierte diese mit den entsprechenden Muskeln des Grundplanes der Insekten. Es zeigt sich, daß gegenüber dem Grundplan der Psocodea die Anzahl der Muskeln reduziert ist (Tabelle 2). Die meisten Muskeln innerhalb der Phthiraptera weisen nach dem jetzigen Kenntnisstand die Amblycera auf. Als einzige Gruppe besitzen sie noch den ventralen Längsmuskel (s1 oder s2), welcher von der Profurca zum Tentorium zieht und den Transversalmuskel (cv-cx(x)1), der von der Procoxa der einen Körperhälfte zum Laterocervicale der gegenüberliegenden Seite verläuft. Es wird deshalb angenommen, daß die Muskelausstattung der Amblycera dem Grundplan der Phthiraptera am nächsten kommt.

Grundplan der Ischnocera, Rhynchophthirina und Anoplura

Diese drei Gruppen der Phthiraptera zeigen eine weitere Reduktion der kopfbewegenden Muskeln (Tabelle 2). Es fehlt der 1. Transversalmuskel (cv-cx(x)1). Der 1. ventrale Längsmuskel (s1 oder s2) hat keinen Kontakt mehr zur Tentorialbrücke, sein Ansatzpunkt ist auf den ventrolateralen Abschnitt der Postoccipitalleiste verlagert. Diese Verlagerung fällt zusammen mit der Ausbildung des Obturaculum, einer bindegewebigen

Lamelle (Pipa und Cook 1958), die das Hinterhauptloch bis auf einen schmalen Durchlaß verschließt.

Die Occipitalapophysen der Anoplura sind auffallende, tief in den Thorax hineinragende Einstülpungen des hinteren Kopfendes. Bei *Hybophthirus* und *Haematopinus* sind sie paarig, bei *Echinophthirus* und *Haematomyzus* ist es dagegen eine unpaare Apophyse. Die Ischnocera *Columbicola columbae* (Linnaeus, 1758) hat am dorsalen Hinterrand des Kopfes zwei beidseitig der Körpermitte in den Thorax ragende Zapfen (Mayer 1954). Die daran ansetzenden Muskeln entsprechen in Ursprung und Zugrichtung denjenigen der Anoplura. Es kann davon ausgegangen werden, daß die Zapfen von *C. columbae* und die Occipitalapophysen der Anoplura homologe Strukturen sind. Sie werden deshalb zum gemeinsamen Grundplan der Ischnocera, Rhynchophthirina und Anoplura gerechnet.

Grundplan der Rhynchophthirina

Die Elefantenlaus (*H. elephantis*) nimmt auch bezüglich ihrer kopfbewegenden Muskulatur eine Sonderstellung ein, wie man der leider unvollständigen Monographie von Weber (1969) entnehmen kann (Tabelle 2). Zwar besitzt sie wie die Ischnocera und Anoplura ein Obturaculum, hat aber im Gegensatz zu diesen beiden Gruppen noch den 1. ventralen Längsmuskel s1 (Nr. 33 bei Weber (1969)). Er entspringt wie bei den Amblycera am Pleuro-Sternalarm des Prothorax, endet aber an der ventrolateralen Postoccipitalleiste zusammen mit dem Dorso-Ventral-Muskel t-(cv)1 (Nr. 32 bei Weber (1969)). An der Occipitalapophyse von *H. elephantis* setzen zwei kräftige Muskeln an (Nr. 29 und 26 bei Weber (1969)), die lateral am Vorderrand des Thorax entspringen. Vergleichbare Muskeln sind von anderen Gruppen der Phthiraptera bislang nicht bekannt und auch im Grundplan der Psocodea treten diese Muskeln nicht auf. Vermutlich sind diese durch Ablgliederung aus dem Op-p2 hervorgegangen, welche ihren Ansatz von der Basis der Pleuralapophyse nach dorsal auf die Seitenwand des Prothorax verlagert haben.

Grundplan der Ischnocera und Anoplura

Bei den Ischnocera und Anoplura ist der 1. ventrale Längsmuskel (s1 oder s2) vollständig reduziert (Tabelle 2). Eine paarige Occipitalapophyse ist vorhanden.

Grundplan der Anoplura

Wie Tabelle 2 zeigt, weichen die Anoplura in der Muskelausstattung im Grundplan nicht von den Ischnocera ab, jedoch zeigt nur *E. horridus* diese vollständige Anzahl der Muskeln. Die bei dieser Art auftretende unpaare Occipitalapophyse ist vermutlich durch sekundäre Verschmelzung aus den paarigen Apophysen hervorgegangen. Dafür spricht auch, daß ein anderer Vertreter der Echinophthiridae, *A. callorhini*, im mazerierten Dauerpräparat paarige Occipitalapophysen zeigt.

Danksagung

Für die Überlassung des Materials bedanke ich mich bei den Herrn Prof. K. Emerson (Sanibel, Florida, USA; *S. ferrus*, *A. callorhini*), Th. Meyer (Tübingen, Deutschland; *H. eurysterus*), W. Rose (Hamburg, Deutschland; *P. reclinata*), Dr. E. Weber (Tübingen, Deutschland; *T. meles*) und Prof. P. Wenk (Tübingen, Deutschland; *P. humanus*), *H. notophallus* konnte Dank eines DAAD-Stipendiums in Kenia gesammelt werden. Für die Ausführung eines Teiles der Zeichnungen bedanke ich mich bei B. Baumgart (Göttingen).

Zusammenfassung

Die kopfbewegende Muskulatur verschiedener Taxa der Anoplura wurde untersucht und die einzelnen Muskeln mit denjenigen in anderen Gruppen der Psocodea und Pterygota homologisiert. Der Grundplan der Muskulatur in verschiedenen Gruppen der Psocodea wurde rekonstruiert. Der Merkmalskomplex der kopfbewegenden Muskulatur stützt die Vorstellung, daß Ischnocera + Anoplura und Ischnocera + Anoplura + Rhynchophitina monophyletische Gruppen innerhalb der Phthiraptera sind.

Literatur

- Badonnel, A., 1934: Recherche sur l'anatomie des Psocues. Bull. biol. Fr. Belg. 18(suppl.), 1-241.
 Cope, O. B., 1940a: The morphology of *Psocus confraternus* Banks (Psocoptera, Psocidae). Microentomology 5, 91-115.
 -, 1940b: The morphology of *Esthiopterum diomedae* (Fabricius) (Mallophaga). Microentomology 5, 117-142.
 -, 1941: The morphology of a species of the genus *Tetraphthalmus* (Mallophaga, Menoponidae). Microentomology 6, 71-92.
 Ferris, G. F., 1951: The sucking lice. Mem. Pacif. Ent. Soc. 1, 1-320.

von Kéler, S., 1963: Entomologisches Wörterbuch. Berlin: Akademie Verlag.

- Maki, T., 1938: Studies of the thoracic musculature of insects. Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ. 24, 1-343.
 Matsuda, R., 1970: Morphology and evolution of the insect thorax. Mem. Ent. Soc. Canada 76, 1-431.
 Mayer, C., 1954: Vergleichende Untersuchungen am Skelettmuskelsystem des Thorax der Mallophagen unter Berücksichtigung des Nervensystems. Zool. Jb. Anat. 74, 77-131.
 Mjöberg, E., 1910: Studien über Mallophagen und Anopluren. Ark. Zool. 6, 1-296.
 Pipa, R.; Cook, E. F., 1958: The structure and histochemistry of the connective tissues of the sucking lice. J. Morph. 163, 353-385.
 Tröster, G., 1990: Der Kopf von *Hybophthirus notophallus* (Neumann) (Phthiraptera: Anoplura). Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A 442, 1-89.
 Weber, H., 1969: Die Elefantenanla *Haematomyzus elefantis* Piaget. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse. Zoologica, Stuttgart 116, 1-155.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gert Tröster, II. Zoologisches Institut und Museum, Georg-August-Universität Göttingen, Berliner Straße 28, D-37073 Göttingen, Deutschland

J. Zool. Syst. Evol. Research 35 (1997) 103-104
 © 1997, Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin
 ISSN 0947-5745

Book Reviews

NIELSEN, E. S.; EDWARDS, D. S.; RANGSI, T. V. (eds): **Checklist of the Lepidoptera of Australia. Monographs on Australian Lepidoptera, Vol. 4.** CSIRO, Canberra, 1996. 529 pp., numerous illustrations, with one CD-ROM containing all text files of the book, US\$ 120.00. ISBN 0 643 050280.

This is the first comprehensive checklist of the Lepidoptera of Australia, recording in a systematic order all 24 660 names that have been published, arranged by families, subfamilies and genera. Each family is briefly introduced by a review of the history of its taxonomy, providing references to more important general works; brief data on the biology of the family; and a black-and-white photograph of a characteristic species. There are about 800 notes to critical issues, 1250 new synonyms and 1500 new combinations discovered during the process of preparing the manuscript. On first sight this is just another taxonomic list of names, with no further information on the species treated. But one soon realizes that this work will in fact be the basis for every future work on the Lepidoptera of Australia, carefully compiled and containing each and every name that has - to the best of present knowledge - been assigned to these Lepidoptera. All works cited in the paper are fully referenced in the bibliography and all names can easily be accessed through the 108-page alphabetical index. The attached CD-ROM contains all the text files and thus provides a useful tool for further work on this insect order. The book is bound in full cloth and the price must be considered very fair if compared to the amount of information provided. Like many other CSIRO publications this is a high quality product, both from the scientific and from the technical point of view, forming a long-lasting basis for the further analysis of the Australian lepidopterous fauna.

There is no doubt that this is a magnificent work and CSIRO and the Australian Government are to be congratulated for having funded its preparation and compilation. Maybe its preparation has been helped by the fact that the modern state of Australia is more or less congruent with an entire biogeographic region. Thus national interests coincide with those of the scientist who needs a complete presentation of the fauna of larger areas, both for comparative studies and as a basis for phylogenetic and taxonomic work. It is exactly this type of publication that provides the political decision maker with an overview of the biodiversity of his or her area of concern and which forms a sound taxonomic and nomenclatoric basis for generations to come.

One wonders why it is so difficult to fund similar projects in other parts of the world. The European Community has so far shown little interest in projects covering its entire territory although there would be a great demand for exactly this type of information. Certainly, it would be more difficult to coordinate researchers distributed over the whole of Europe, using a number of languages. But with the modern means of cheap and fast technical communication such obstacles could easily be overcome. It appears that it is rather the inability of environmental and scientific decision makers to comprehend the tremendous advantage of having such well researched fundamental information at hand. In Australia, from now on, detailed information on the number of species in each single family of the Lepidoptera is available, all published names and synonyms are at hand, and the basis for revisionary work in single taxa has been laid out. Furthermore, with little more input, information on the distribution of single species can be worked out. Instead of funding such basic and important work in Europe, much money is invested in minor and subordinate studies, and the public continues waiting for large scale information on European (or even better, Palaearctic) biodiversity.

It is hoped that European and Palaearctic biologists will also soon find the necessary support for similar work in their area of concern - equally well funded and equally carefully worked out.

C. M. NAUMANN, Bonn

CALDER A. A.: **Click-beetles: genera of Australian Elateridae (Coleoptera). Monographs on invertebrate taxonomy, volume 2.** CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, 1996. x + 401 pp., 402 figs. US\$ 130.00 (outside Australia). ISBN 0643-05671-8.

This book is the first modern study to deal with all the known 70 Australian elaterid genera. Thirteen are described as new and two further ones are reinstated. With the exception of a few problematic cases, all the approximately 660 Australian click-beetle species are placed in these genera. The number of new combinations is around 60.

Visually the book is truly wonderful. The layout is attractive and clearly more interesting than might be expected from a beetle revision. The book is beautifully illustrated with line-drawings, habitus illustrations and SEM micrographs - all better than average, most very good.

Although in my view the visual aspects of a scientific book are more important than often realized, the content has to measure up to the appearance. In this case it does, with some reservations.

The generic descriptions are carefully made and comprehensive, in fact much more so than is usually the case with beetle descriptions. Besides external characteristics, the structures of the male and female genitalia as well as the venation of the hind-wing are described in great detail. A key to all the genera is included and diagnostic features of the genera are discussed in an exemplary fashion under the section 'Comments'. Biological information is included whenever available. Unfortunately very few larval forms are known from Australia and the biology of most of the species remains unknown.

The high quality of the descriptions combined with the fact that before this study it was not possible to place correctly a large portion of Australia's elaterids demonstrate the importance of Calder's work. Without this effort, most species level revisions of the Australian elaterid fauna would have been very difficult to accomplish. Simply put, the gate has been opened.

Reservations about this book mainly centre on one basic question. Should new genera be erected without even a hint of a phylogenetic analysis or any other type of formal evaluation of the monophyly of the existing and newly recognized genera? In my view such an action is not to be recommended. The family Elateridae is, however, a problem in many respects. The outer limits are not well understood, the higher classification is poorly worked out and the number of species is very high. Bringing 'final' order to this somewhat chaotic situation appears to require the accumulation of moderate steps, even though a massive simultaneous analysis is no doubt needed in the end. Taking these things into account Calder's choices can be understood, although I suspect that he has created some new, and retained some old, paraphyletic genera. To be fair, he does discuss the monophyly of most of the Elateridae subfamilies found in Australia and clearly is aware of the problem.

Calder has produced a detailed, highly valuable account of Australia's elaterid genera. His work is exemplary in many ways and the high quality of the layout and the illustrations make this work a pleasure to use. It is to be hoped that this contribution will promote studies that will attack not only species questions but also the phylogenetic problems within this huge 'family'.

J. MUONA, Helsinki

HARTL, B.; MARKOWSKI, J. (eds): **Ecological genetics in mammals II. Acta Theriologica, Suppl. 3.** Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland, 1995.