

1229

MANDIBELRUDIMENTE DER ANOPLUREN
UND IHRE SYNGENISCHE BEDEUTUNG
II. VOLLWERTIGE MANDIBELN
BEI *HYBOPHTHIRUS NOTOPHALLUS* NEUMANN*

Von
ST. VON KÉLER

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Juni 1962)

Mandibelrudimente der Anopluren stellen immer noch rätselhafte Gebilde dar, welche merkwürdigerweise sowohl Morphologen des Läusekopfes als auch Systematiker dieser Insekten nicht immer richtig zu erkennen vermögen.

Man nahm gewöhnlich an, Mandibelrudimente seien bei der Menschenlaus von ERICHSON (1839) entdeckt worden. Bei Überprüfung einiger alter Literaturquellen hat es sich herausgestellt, daß die von ERICHSON (1839), LANDOIS (1864, 1865) und SIKORA (l. c.) für Mandibeln gehaltenen Chitinleisten des Vorderkopfes der Menschenlaus keine Mandibelrudimente sind. Soweit ich die alte Literatur des Gegenstandes gegenwärtig übersehe, hat ENDERLEIN (1904) die echten Mandibelrudimente bei *Haematopinus suis* entdeckt. Nach ihm haben sie MjöBERG bei *Antarctophthirus trichechi* (1910) und CUMMINGS (1914) bei *Haematopinus tauroragi* und *Neohaematopinus citelli* (*Linognathoides spermophili*) richtig gedeutet und gezeichnet. Bei der letztgenannten Art hat CUMMINGS die Mandibelrudimente mit „?“ als solche beschriftet, ich kann aber die Richtigkeit dieser Deutung bestätigen. SIKORA (1916) hat Mandibelrudimente von *Haemodipsus ventricosus*, *Polyplax spinulosa* und *Linognathus vituli* richtig, diejenigen aber von *Haematopinus suis* und von der Menschenlaus irrtümlich gedeutet. Sie nennt die schon von ENDERLEIN (1904) richtig gedeuteten und gezeichneten Mandibelrudimente der Schweinelaus „dreieckige Skeletteile“ und diejenigen der Menschenlaus bezeichnet sie als „Chitinstäbchen“, während sie ventrale Chitinleisten des Clipeolabrum bei diesen beiden Läusearten irrtümlich und im Einklang mit ERICHSON und LANDOIS (s. oben) für echte Mandibelrudimente hielt.

Systematiker haben Mandibelrudimenten der Läuse noch weniger Aufmerksamkeit geschenkt als Anatomen. FERRIS hat in seinem Lebenswerk (1920—1934) bei vielen Arten Mandibelrudimente zeichnerisch richtig angedeutet aber weder diagnostisch noch syngenisches¹ ausgewertet. Die so auffallenden Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* haben weder NEUMANN und ENDERLEIN, die diese Art

* Diese Arbeit wurde mit der Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, ausgeführt.

¹ Syngenisches, subst. Syngenik (gr. *συγγενής* stamm-, blutsverwandt, *συγγενικός* von der Familie herrührend, *ἡ συγγενής* Verwandte, *ἡ συγγένεια* Verwandtschaft, Verwandtsein) steht hier für „stammesgeschichtlich verwandt“ oder (subst.) „Stammesgeschichtliche Verwandtschaft“. Das in der Geologie für gleichzeitig mit dem Nebengestein entstandene Erzlagerstätten eingebürgerte Wort „syngenetisch“ ist sinnverwandt aber nicht gleichbedeutend.

Mit besten großen
vom Verfasser überreicht



1909 gleichzeitig beschrieben haben, noch FERRIS, welcher sie 1922 nachuntersuchte, beachtet. Auch in seinem letzten Werk über die Läuse (1951) macht FERRIS weder im Text noch in den Zeichnungen des Kopfes von *Hypophthirus notophallus* eine Andeutung von den Mandibeln.

Zweck meiner Untersuchungen der Läuse-Mandibeln war zunächst der Versuch, aus dem Grad ihrer Rudimentation Hinweise auf die bisher sehr unbefriedigende syngenische Gliederung dieser Insektenordnung zu gewinnen. Es stellte sich aber bald heraus, daß Mandibelrudimente der Läuse nicht wie bisher, wenn auch oft mit gewisser Reserve (FERRIS 1951) angenommen wurde, in die Kopfkapsel versenkt, sondern wie bei allen anderen Insekten am pleurostomalen Rande der Kopfkapsel eingelenkt sind. Zwar hat schon SIKORA (1916, S. 10) geschrieben, „die Gelenke der Mandibeln entspringen der Innenseite der stark verdickten Wand des Klypeus“ aber einige Seiten weiter (S. 15) festgestellt, „Wirkliche Gelenke wie bei Käfern finden sich bei der Laus kaum“. SIKORA ist außer FERRIS die einzige geblieben, welche die richtigen Mandibelgelenke (NB vordere) bei *Linoquathus vituli*, aber auch nur bei dieser Art, gesehen und gezeichnet hat. Als ich dann noch bei verschiedenen Läusearten die, die beiden vorderen Mandibelgelenke verbindende, Chitinquerleiste fand und diese als Epistomalleiste identifizieren konnte, wurde mir klar, daß die bisher übliche Lokalisierung des Clipeus und der Stirn auf der dorsalen Wand der Kopfkapsel irrtümlich war, denn der Clipeus kann unmöglich *hinter* der Epistomalleiste liegen. Als weitere Konsequenz dieser Feststellung ergaben sich Zweifel über die Richtigkeit der bisherigen Deutung der zugehörigen Muskulatur, vor allem die des *Musculus clipeocibarialis*. Dieser, bei Mallophagen und Corrodentien so unverkennbare, fächerförmige, auch bei Menschenlaus sehr deutliche und schon von SIKORA gesehene, aber verkannte Muskel entspringt auch bei Läusen (Menschenlaus) *vor* der Epistomalleiste, d. h. also vom Clipeus und nicht von der Stirn. Weiterhin mußte die bisher übliche Homologie der Teile des sog. Fulkrum und der beiden Saugpumpen des Nahrungsganges in Frage gestellt werden, weil ihrer Deutung die irrtümliche Deutung der zugehörigen Muskelzüge zugrunde lag. Allmählich erweiterte sich der Kreis meiner Zweifel auf die ganze Kopfkapsel und Mundwerkzeuge der Läuse, deren angenommene Homologien durch den neuen Standpunkt erschüttert worden sind. Man hat eben, vom Nimbus der Muskulatur als Kriterium des Skelets gebannt, vergessen, daß Mandibelrudimente am peristomalen Rand der Kopfkapsel sitzen müssen, und daß dieser, im Gegensatz zu Muskeln niemals an eine andere Stelle der Kopfkapsel verlagert sein kann. Der exakten Lokalisierung des Peristomalrandes der Kopfkapsel und der mit diesem anatomisch zusammenhängenden Stellen kommt eine überragende Bedeutung als Kriterien der Homologie bestimmter Teile der Kopfkapsel und deren

Muskulatur zu. Um nicht mißverstanden zu werden, muß ich hinzufügen, daß nach meiner Meinung klare, einwandfrei sicher gedeutete Muskeln zweifellos wichtige und zuverlässige Kriterien obliterierter Skeletteile sind, aber klare und absolut sicher gedeutete Skeletteile sind nicht minder für die Deutung obliterierter Muskelzüge ausschlaggebend (v. KÉLER 1961).

Im Zuge meiner vergleichenden Untersuchungen der Mandibelrudimente der Anopluren fand ich bei *Hypophthirus notophallus* so große Mandibeln, daß ich sie nicht mehr als Rudimente bezeichnen konnte. Die bei dieser Art im Zusammenhang mit den Mandibeln gefundenen Verhältnisse im Bau der Kopfkapsel waren so überraschend und erschienen mir für die weiteren Untersuchungen der Homologie der Mundwerkzeuge und für die Syngenik der Läuse so fundamental, daß ich dieser Art eine eigene Abhandlung zu widmen für notwendig halte.

Das Peristoma der Insekten

Bevor ich zur Darstellung der morphologischen Verhältnisse der Mandibeln und ihrer Umgebung bei *Hypophthirus notophallus* schreite, halte ich es für notwendig ein generalisiertes Bild der ganzen Oralgegend der Kopfkapsel von Insekten zu geben.

Die Mundwerkzeuge der Insekten, die Oberlippe (Labrum), die Oberkiefern (Mandibeln), die Unterkiefern (Maxillen) und die Unterlippe (Labium) sind hintereinander am peristomalen Rande der Kopfkapsel eingelenkt. Die ventrale (sternale) Wand der orthopteroiden Kopfkapsel zwischen den Mundwerkzeugen setzt am Peristomalrande an und wird von der *Mundfeldmembran* gebildet, welche oberhalb des Hypopharynx und der molaren Mandibelecken mit dem Mundspalt (Rima oris) als Einlaß in den Pharynx versehen ist.

Der Peristomalrand der Kopfkapsel wird durch die an ihm eingelenkten Mundteile in fünf Abschnitte geteilt. Die Oberlippe sitzt mit einem geraden, einfachen, syndetischen Gelenk am *Epistomalrand* (Vorderrand des Clipeus), die Mandibeln artikulieren mittels zweier kondyler Köpfchengelenke an den beiden Enden der *Pleurostomalränder* (ventrale Ränder der Vorderwangen, Genae) und die Maxillen und das Labium artikulieren mit je einem Köpfchengelenk dicht hintereinander aber in einem größeren Abstand von dem hinteren Mandibelgelenk, an den beiden Enden der *Hypostomalränder* (ventrale Ränder der Hinterwangen, Postgenae) der Kopfkapsel.

Dem Peristomalrand der Kopfkapsel parallel läuft die *Peristomalnaht*, welche einen schmalen Randstreifen, das *Peristoma*, von der übrigen Kopfkapsel abgrenzt. Entsprechend der Einteilung des peristomalen Kopfkapselrandes gliedert sich die Peristomalnaht in eine unpaarige *Epistomalnaht* (Clipeolabralnaht), zwei *Pleurostomalnähte*

(Wangennähte), zwei *Hypostomalnähte* (Hinterwangennähte) und eine unpaarige *Halsnaht* (Hinterrand des Submentums).

Die Epistomalnaht grenzt den Clipeus (Epistoma) von der Stirn ab. Sie ist gewöhnlich der einzige gut entwickelte, scharf linienförmig eingerissene Abschnitt der Peristomalnaht orthopteroider Insekten. Bei Corrodentien bildet diese Naht eine schienenartig vorspringende endoskeletale Leiste, die *Epistomalleiste*, welche bei Mallophagen und vielen Anopluren breit und flach, querbandförmig, oft farblos und dann an Totalpräparaten in dorsoventraler Lage unsichtbar ist.

Die vorderen Tentoriumarme sind bei Corrodentien und anderen orthopteroiden Insekten am Ende trichter- oder taschenförmig erweitert und münden in grubchenförmige Vertiefungen, die *vorderen Tentoriumgrübchen*, in den Enden der Epistomalnaht oberhalb des Gelenkköpfchens des vorderen Mandibelgelenks. Die Grübchen erstrecken sich häufig auf die Wange. Die taschenförmigen Erweiterungen der vTA sind bei Corrodentien asymmetrisch, sie folgen wie eine an Höhe allmählich abnehmende, hohle Wand der Epistomalnaht bis zur Fühlergrube. Die trichterförmig verbreiterten Enden der vorderen Tentoriumarme neigen bei Mallophagen und Läusen zur Verdickung durch Füllung ihres Hohlraumes, welcher schließlich nur als eine schmale „Nabelspur“ den am Ende der vorderen Tentoriumarme entstandenen Chitinknoten durchsetzt. Bei gewissen Mallophagen konnte ich noch flach vertiefte vordere Tentoriumgrübchen auf der Unterseite des Kopfes dicht oberhalb der vorderen Mandibelgelenke nachweisen. Unter den Läusen habe ich sie nur bei *Hybophthirus notophallus* gefunden. Bei anderen Insekten, z. B. bei Braconiden und anderen Hymenopteren sind die Enden der vorderen Tentoriumarme nicht verdickt und durch die offenen Grübchen bis zur Mitte ihrer Länge oder fast bis zum Tentoriumquerbalken sondierbar. Auch bei Corrodentien sind sie ziemlich tief. Ich habe die vernarbten Endknoten der vorderen Tentoriumarme bei Mallophagen als Trabekularknoten (Nodi trabeculares) bezeichnet. Bei Läusen, denen die Trabeculae fehlen, ist die Bezeichnung *Epistomalknoten* (Nodi epistomales) besser am Platze. Gelegentlich nenne ich aber diese Gebilde, deren Homologie außer jedem Zweifel steht, bei beiden Ordnungen „Epistomalknoten“, weil sie wie zwei Pfeiler die Enden der Epistomalnaht, auch wenn diese völlig unsichtbar ist, kennzeichnen und ihr unfehlbares Kriterium darstellen.

Das Epistoma ist in der Regel viel breiter oder richtiger länger als die übrigen Teile des Peristoma und bildet den mehr oder weniger stark vorspringenden Clipeus, welcher nur mit seinen Hinterwinkeln gerade an der Stelle in das Pleurostoma nahtlos übergeht, wo der Gelenkkopf des vorderen Mandibelgelenks liegt. In konkreten Fällen kann man oft zweifeln ob dieser Gelenkkopf zum Pleurostoma oder zum Clipeus gehört.

Ein sicheres Kriterium des Clipeus bei Corrodentien und Mallophagen ist der mächtige, fächerförmige, aus zahlreichen konischen Bündeln zusammengesetzte clipeo-cibariale Muskel, welcher vom Postclipeus entspringt und am Pistill des Cibariumdaches inseriert. Nach meiner Meinung, auf die ich hier nicht weiter eingehen kann, dient dieser Muskel zum Ansaugen des Speichels durch den gegabelten Speichelschlauch in den zylinderförmigen Hohlraum des Larynx, in welchen das Pistill, wie der Kolben in den Zylinder, paßt. Bei Läusen, welche ihre Nahrung durch die Speichelkanüle einspeicheln, fehlt die ganze Vorrichtung und der Clipeocibarialmuskel ist einer weitgehenden Rudimentation anheimgefallen. An nicht mazerierten Totalpräparaten der Menschenlaus ist er in seiner alten fächerförmigen Gestalt, aber nur noch aus einigen wenigen Bündeln bestehend, ohne weiteres sichtbar.

Die Pleurostomalnaht trennt das Pleurostoma von den Wangen. Das Pleurostoma bildet bei allen Mallophagen einen deutlichen und gut begrenzten *Mandibularbogen*, welcher wie eine unsymmetrische Schleudergabel auf dem Epistomalknoten als dicken Stiel ruht und an ihren beiden Enden die pleurostomalen Teile der beiden Mandibelgelenke, vorn das Köpfchen und hinten die Pfanne, trägt. Bei Läusen ist das Pleurostoma nach meinen bisherigen Ergebnissen nur in ihrem vorderen Teil erhalten, ihr hinterer Teil mit der Pfanne des hinteren Mandibelgelenks ist mir nur von *Hybophthirus notophallus* bekannt.

Die Pleurostomalnaht tritt bei Insekten selten als eine scharf ausgeprägte Linie auf. Gewöhnlich ist die ganze Subgena (Pleurostoma + Hypostoma) von der Gena gar nicht abgegrenzt oder sie ist nur merklich wallartig verdickt.

Die Hypostomalnaht trennt das Hypostoma von der Hinterwange (Postgena). Der Hypostomalrand beginnt bei allen Insekten dicht hinter der Pfanne des hinteren Mandibelgelenks und endet dicht hinter der Pfanne oder dem Gelenkpunkt des Labialgelenks, d. h. an den Hinterecken der oralen Kopfkapsel. Die Hypostomalnaht zieht sich, wo sie vorhanden ist, von der Pfanne des hinteren Mandibelgelenks bis zu den hinteren Tentoriumgrübchen, in denen sie mit den ventralen Enden der Postoccipitalnaht zusammentrifft. Spuren der Hypostomalnaht sind bei gewissen Mallophagen dicht hinter den mandibularen Gelenkpfannen nachweisbar, praktisch fällt aber der Hypostomalrand der Kopfkapsel mit der Hypostomalnaht zusammen. Die Lage ist in diesem Abschnitt bei Mallophagen insofern komplizierter, als sich zwischen den Seitenrand des Submentums und den Hypostomalrand der Kopfkapsel noch die Maxilla einschleibt, deren Cardo und Stipes ohne Spur¹ mit der Kopfkapsel verschmolzen sind.

¹ Über ihre nachweisbare Spuren s. VON KÉLER 1957.

Die hinteren Tentoriumgrübchen liegen in den Hypostom-occipital-Winkeln der Kopfkapsel und sind bei verschiedenen Insekten oft fast bis zur Mitte des Tentoriumquerbalkens, oder sogar durch diesen hindurch, sondierbar. Die hinteren Tentoriumgrübchen stellen nicht minder wichtige und konstante Punkte der Kopfkapsel, als die vorderen Tentoriumgrübchen, dar. Wo sie vorhanden sind, sind sie absolut zuverlässige Kriterien für die Lage der Enden der Hypostomal- und Postoccipitalnähte. Außerdem liegt der Hinterrand des Submentums orthopteroider Insekten in oder nahe an der Verbindungslinie beider Grübchen. Eine Verschiebung des Submentums nach vorn ist bei Mallophagen mit der Verschiebung der hinteren Tentoriumgrübchen, als Folge der Bildung einer chitinierten Gula, verknüpft. Die Postoccipitalnaht wird dabei sozusagen nachgezogen.

Bei Läusen hat man bisher keine Rudimente des Tentoriums oder der Tentoriumgrübchen gefunden. *Hybophthirus notophallus* ist die einzige Art mit deutlichen Tentoriumgrübchen und mit Rudimenten der Tentoriumarme (s. weiter unten).

Den ventralen Abschluß des Peristomalrandes der Kopfkapsel bildet bei Insekten der Vorderrand der Halshaut, welcher zusammen mit dem Hinterrand des Submentums eine gerade oder bogenförmige Halsnaht (Sutura cervicalis) bildet.

Wir können nun die einführenden Betrachtungen über das Peristoma der Insekten mit der Feststellung abschließen, daß die bei Läusen nachweisbaren Stellen der oralen Gegend der Kopfkapsel und des Tentoriums absolut sichere Ausgangspunkte für die Homologisierung weiterer Teile der Kopfkapsel und ihrer Muskulatur darstellen.

Hybophthirus notophallus NEUMANN

Von *Hybophthirus notophallus* liegen mir aus dem Britischen Museum ein Männchen, ein Weibchen und zwei Neaniden¹ vor². Diese Art lebt auf dem Erdferkel, *Orycteropus afer* (Pallas), dem einzigen Vertreter der sicherlich sehr altertümlichen Ordnung Tubulidentata, in Südafrika. *Hybophthirus notophallus* gehört zu den größten Läusen. Das vorliegende Männchen ist 3,2 mm (ein von FERRIS gemessenes Männchen war 3,5 mm, das von NEUMANN beschriebene 2,6 mm lang) (Abb. 5), das Weibchen 4,9 mm (von FERRIS gemessenes Weibchen war 4,5 mm, von NEUMANN gemessenes 3,2 und von ENDERLEIN gemessenes 3,8 mm) lang (Abb. 4). Ihre stark vergrößerten Mittel- und Hinterbeine sind fast dreimal

¹ Siehe v. KÉLERs Entomolog. Wörterbuch, 3. Auflage.

² DR. THERESA CLAY, Brit. Museum danke ich auch an dieser Stelle für die Entlehnung des Materials. Herrn Dr. G. HARTWICH, Zoolog. Museum der Humboldt-Universität, danke ich für Beschaffung einiger Literaturquellen.

länger als die kurzen, mit je einem Paar sehr ungleich langer Krallen versehenen Vorderbeine. Der breite Kopf (Abb. 1 und 6) ist vor den Fühlern kurz und flach abgestutzt. Die Augenhöcker stehen wie bei *Haematopinus* nach vorn vor, was EWING (1929) veranlaßt hat, diese

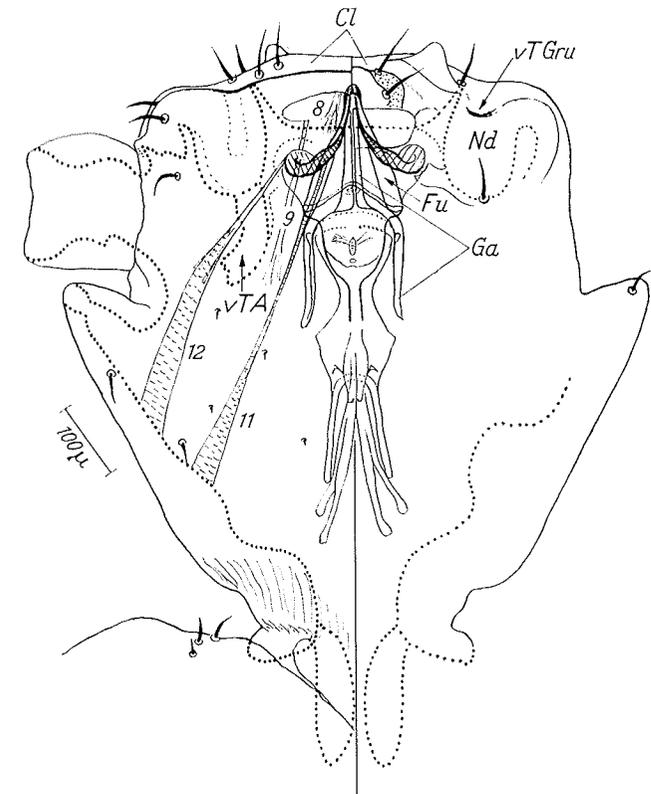


Abb. 1. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Kopf des Weibchens. Links Dorsal-, rechts Ventralansicht. Cl Clipeus, Fu Fulcrum, Ga Galea, Nd Epistomalnodus, vTA vordere Tentoriumarme, vTGru vordere Tentoriumgruben, 8 Musc. frontolabralis, 9 Musc. frontoepipharyngalis, 11 Musc. craniomandibularis internus, 12 Musc. craniomandibularis externus

Art, als eigene monotypische Unterfamilie zu den Haematopinidae zu stellen. FERRIS (1951) teilte den Hybophthirinae noch die auf Thryonomimie (Rodentia, Echimyidae) Südafrikas beschränkte Gattung *Scipio* zu, weil sie an Vordertarsen auch mit ungleich langen Krallen versehen ist. Die Mundwerkzeuge und die Kopfbildung der beiden Arten hat FERRIS nicht beachtet, sonst wäre ihm der große Unterschied zwischen den beiden Arten nicht entgangen.

Clipeolabrum

Bei Läusen ist nicht wie bisher angenommen wurde das Labrum allein, sondern das ganze Clipeolabrum bei *Erhaltung der topographischen*

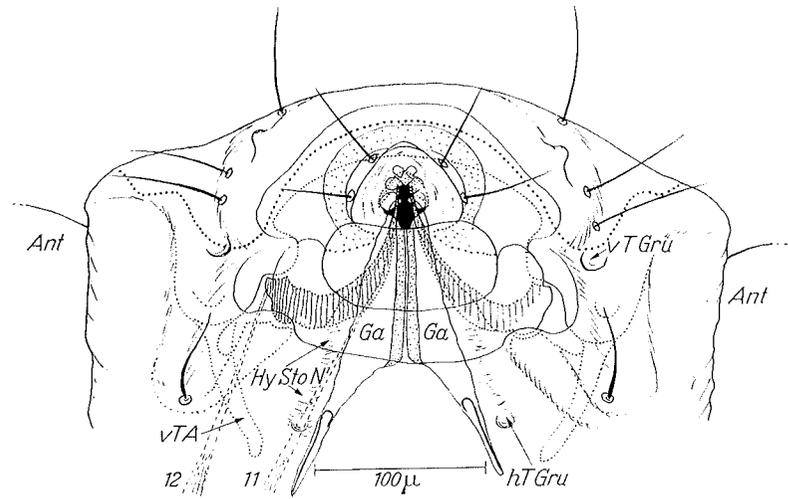


Abb. 2. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Oralgegend einer Nemanide in Ventralansicht. *Ant* Fühlerbasis, andere Bezeichnungen wie in Abb. 1

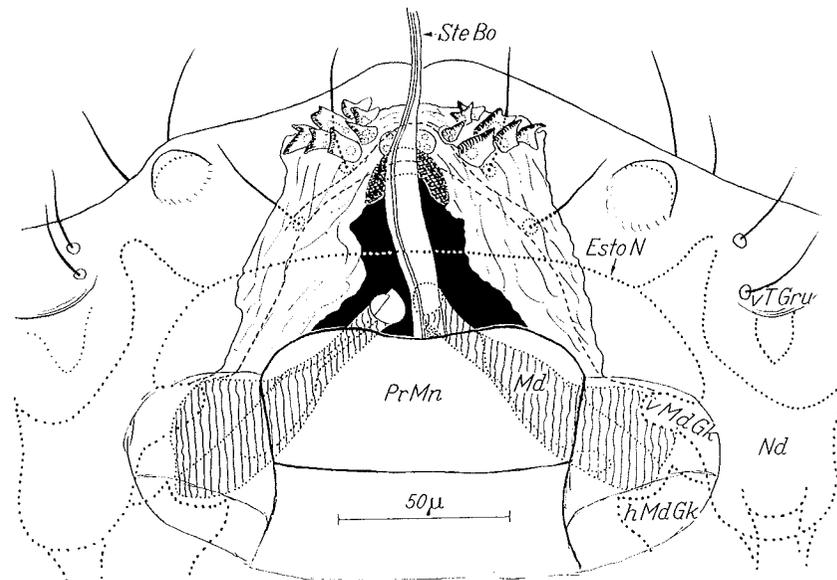


Abb. 3. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Oralgegend der anderen Nemanide in Ventralansicht. *Esto N* Epistomalnaht, *Md* Mandibel, *hMdGk*, *vMdGk* vorderer und hinterer hypostomaler Gelenkvorsprung der Mandibel, *Pr Mn* Prämentum, *Ste Bo* Stechborstenbündel

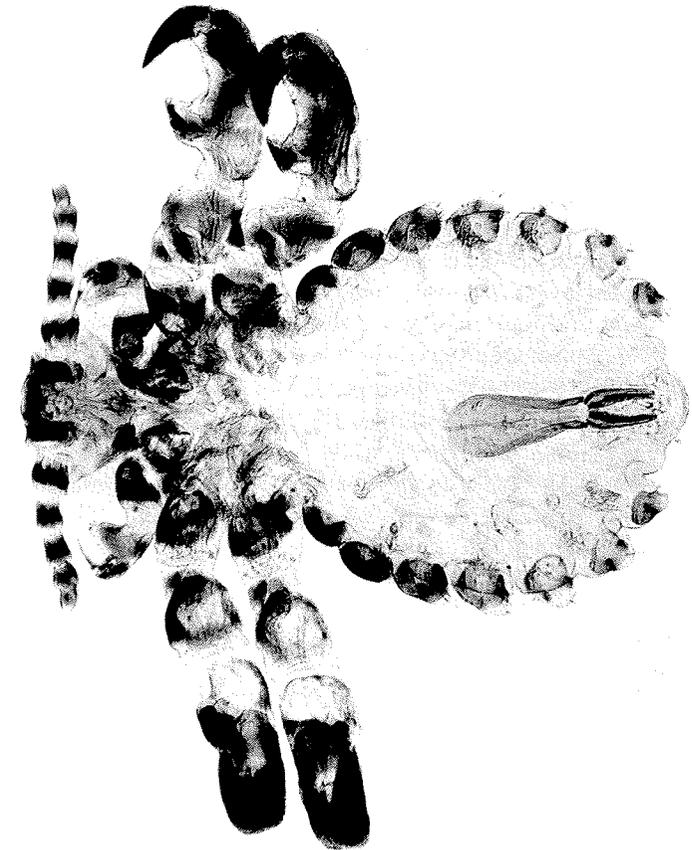


Abb. 5. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Totalbild des Männchens. Ventralansicht

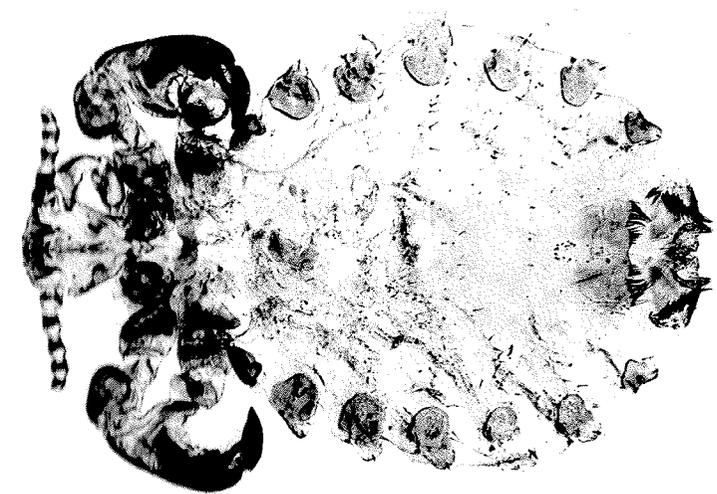


Abb. 4. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Totalbild des Weibchens. Ventralansicht

und funktionellen Prognathie¹ tütenförmig über den Vorderrand und die Seiten des Kopfes auf die Unterseite zusammengerollt. Die Oberlippe bildet das konische *Haustellum* und der Clipeus einen von ihm mehr oder weniger deutlich nahtförmig abgegrenzten, kragenförmigen Sockel. Der ganze Komplex ist längs auf der Ventralseite offen (Abb. 2, 3 und 8), die Ränder des Schlitzes, d. h. die Seitenränder des Clipeolabrum divergieren nach hinten und sind bis zu den pleurostomalen Gelenkfortsätzen der vorderen Mandibeln zu verfolgen. In Ruhelage ist nur die labrale Tüte, das *Haustellum*, mit übereinandergreifenden Seitenrändern geschlossen, weiter hinten, im Bereich des Clipeus steht der Eingang in die Präoralhöhle immer offen und wird nur von dem halbmondförmigen *Mentum*, wo dieses vorhanden ist, zugedeckt (Abb. 3).

Bei *Hybophthirus notophallus* bildet der Clipeus die breite und schräg nach unten und hinten abfallende, dicke Vorderwand des kurzen, nur wenig über die Basis der Fühler hinaus vorstehenden Vorderkopfes. Von oben ist von ihm nur ein schmaler Streifen sichtbar. Er ist von der Stirn durch eine optisch scharf ausgeprägte Kante der Epistomalleiste abgegrenzt (Abb. 1 links und Abb. 6). Der größte Teil des Clipeus ist nur von unten sichtbar, allerdings auch hier durch die schräge Lage perspektivisch verkürzt, was bei Betrachtung der Abbildungen (Abb. 1 bis 3) berücksichtigt werden muß. An der Basis geht der Clipeus nahtlos in die beiden am unteren Rande der Wangen liegenden Pleurostomen über, welche die Gelenkköpfe der vorderen Mandibeln bilden, auf die ich bei der Besprechung der Mandibeln näher zurückkommen werde.

Ventral auf dem Clipeus, zwischen den Tentoriumgrübchen und dem *Haustellum* befindet sich je ein warzenförmiger Vorsprung (Abb. 1—3, 8, 9 und 12) ohne erkennbare funktionelle Bedeutung. Es kann sich jedenfalls nicht um einen rudimentären Kiefertaster handeln, wie dies seiner Zeit ENDERLEIN für ähnliche Gebilde bei *Phthirus pubis* angenommen hat. Auf diese Tuberkeln komme ich bei einer anderen Gelegenheit zurück.

Die in Ruhe übereinander zu einer geschlossenen Tüte zusammengelegten Seitenränder der Oberlippe oder des *Haustellums* werden in Tätigkeit von den heraustretenden Haustellarzähnen auseinandergeschoben (Abb. 3 und 8). Ihre Fortsetzung über die Seitenränder des Clipeus ist bis zu dem Pleurostomalrande des vorderen Ausläufers des Mandibularbogens einwandfrei sichtbar. Der ganze Komplex des in den bogenförmigen Rand der Epistomalleiste übergehenden und mit den Epistomalknoten verbundenen Mandibularbogens ist in den Abb. 1—3 und 11 festgehalten.

¹ Siehe VON KÉLER, 1957.

An Haustellarzähnen zähle ich bei *Hybophthirus notophallus* 8 Paare (Abb. 3 und 8). Sieben von ihnen sind beiderseits der Mittellinie (im halbausgestülpten Zustande) zu zwei Gruppen von Chitinplatten geordnet, deren jede einen dornförmigen, an der Spitze leicht gekrümmten Zahn trägt und mit je ein bis drei durchscheinenden runden Hohlräumen versehen ist. Das achte Zahnpaar bildet in der Mittellinie, hinter der ganzen Gruppe eine scheinbar gemeinsame Platte mit runden Hohlräumen und einem Paar flacher Zähne.

Die Oberlippe (*Haustellum*) ist bei *Hybophthirus notophallus* wie bei anderen Läusen mit zwei Paaren von Muskelsehnen versehen, die, wie bei allen Insekten, am Basalrande der Außenwand (Oberlippe s. str.) und der Innenwand (Epipharynx) inserieren. *M. frontolabralis* (Nr. 8 meines Muskelverzeichnisses im Entom. Wörterbuch, S. 640) inseriert wie bei allen Läusen mit je einer pinselartigen Sehne (Abb. 8 und 10) beiderseits und dicht an der Mittellinie am Basalrande der Außenwand. Diese Sehne ist kurz, flach und breit, nach hinten verbreitert und erreicht mit ihrem borstigen Ende etwa die Mitte der Mandibel. *M. frontoepipharyngalis* (Nr. 9 meines obengenannten Verzeichnisses) inseriert bei *Hybophthirus notophallus* und bei anderen von mir untersuchten Läusen mit langen, dünnen Sehnen an den scheinbaren Hinterwinkeln der Oberlippe (Abb. 1). Die genaue Insertionsstelle dieses Muskels am Hinterrande des Epipharynx ist an Längsschnitten (Frontal- oder Sagittalschnitten) leicht festzustellen, an Totalpräparaten von *Hybophthirus notophallus* aber nicht mit Sicherheit fixierbar. Sie inserieren wahrscheinlich nicht anders als bei anderen Läusen. Beide Sehnenpaare sind bei *Hybophthirus notophallus* auf dem Photo (Abb. 10) deutlich zu erkennen, die des *frontoepipharyngalis* allerdings nicht bis zur Insertionsstelle, welche etwas tiefer im Präparat liegt als die des *frontolabralis*, auf welche scharf eingestellt wurde. Diese beiden Sehnenpaare sind bei fast allen von mir untersuchten Läusen sowohl an Schnittserien als auch an mazerierten Präparaten ohne Schwierigkeit zu sehen.

Einen labroepipharyngalen Kompressor (Nr. 7 meines oben angeführten Verzeichnisses) fand ich bei *Hybophthirus notophallus* ebensowenig wie bei anderen bisher von mir untersuchten Läusen. Bei den Mallophagen kommt er mit einigen wenigen sehr kurzen Muskelbündeln vor. Der von FERRIS so gedeutete Muskel ist nach meiner Meinung kein labraler Kompressor.

Epistomalleiste und Nodi

Hinter der scharf linienförmig ausgeprägten Clipeofrontalnaht (s. oben) zieht sich bei *Hybophthirus notophallus* und zahlreichen anderen Arten von Läusen eine breite, braune Querleiste, die Epistomal- oder Clipeofrontalleiste. Sie gehört morphologisch entweder zum Vorderrand der Stirn, und dann markiert sie mit ihrem Vorderrande die

Clipeofrontalnaht, oder sie stellt die chitinisierte und leistenförmig verstärkte Clipeofrontalnaht dar und dann gehört sie halb zum Basalrande des Clipeus und halb zum Vorderrande der Stirn. Ob dieser oder jener Fall zutrifft, hat keine wesentliche Bedeutung. Ich nehme den ersteren Fall an.

Die beiden stark entwickelten Epistomalknoten zwischen den Fühlern fallen schon bei schwacher Vergrößerung auf (Abb. 4 und 5). Vorn auf der Unterseite sind sie mit den trichterförmigen, etwa 30μ tiefen vorderen Tentoriumgrübchen versehen.

Abb. 1—3 und 11 zeigt den Übergang vom Mandibularbogen zu dem Vorderrand der Epistomalleiste. Daß es sich hierbei nicht um den Vorderrand des Clipeus, d. h. um den Epistomalrand der Kopfkapsel, sondern um seinen Hinterrand, die Epistomalnaht, handelt, erhellt aus dem Vergleich mit anderen Läusen, insbesondere mit der Menschenlaus, bei welcher vor der mit dem Mandibularbogen verbundenen Querleiste der flächenförmige, rudimentäre Clipeocibarialmuskel entspringt.

Die beiden Epistomalknoten (Abb. 1—7) sind bei *Hybophthirus notophallus* sehr groß, braun chitinisiert, dunkelbraun umrandet. Vorn auf der Unterseite des Kopfes, in der Mitte der Epistomalknoten liegen die großen, trichterförmig in die Nodi vertieften vorderen Tentorialgruben. Ihr Licht reicht etwa bis zur Mitte des Nodus und zieht sich weiter als eine unregelmäßige, vernarbte „Nabelspur“. Bei anderen Läusen fehlen sowohl die Tentorialgruben als auch die „Nabelspur“.

Tentorium

Hybophthirus notophallus ist die erste Laus mit Rudimenten eines Tentoriums. Vordere Tentoriumgrübchen wurden schon oben beschrieben. Von den Nodi ragen massive Rudimente der vorderen Tentoriumarme in das Lumen des Kopfes in Form von hornartig gebogenen, bei Weibchen etwa 120μ langen und am Grunde etwa 45μ dicken Chitinfortsätzen. Bei Männchen sind sie mehr konisch, etwa 90μ lang und 60μ am Grunde breit. Bei den Neaniden sind sie schlank, etwa 75μ lang und $20-25\mu$ an der Basis breit, von der Basis zur Spitze allmählich verengt und leicht s-förmig geschwungen (Abb. 1, 2, 4 und 6).

Die hinteren Tentoriumgrübchen sind glattwandige Vertiefungen des Integuments, von dessen fein gerunzelter Oberfläche (Abb. 2 und 8) sie sich gut abheben. Ein winziger länglicher Spalt scheint ihr Lumen mit dem der hinteren Teile der vorderen Tentoriumarme zu verbinden. Unterhalb dieses Spalts erweitert sich plötzlich der hintere Tentoriumarm bis zu etwa 20μ und geht in den etwa 12μ starken Vorderarm über. Die hinteren Tentoriumarme sind also wie bei allen Insekten kurz, noch kürzer als bei amblyceren Mallophagen. Sie stehen allerdings fast senkrecht. Von einem tentorialen Querbalken, welcher gewöhnlich bei

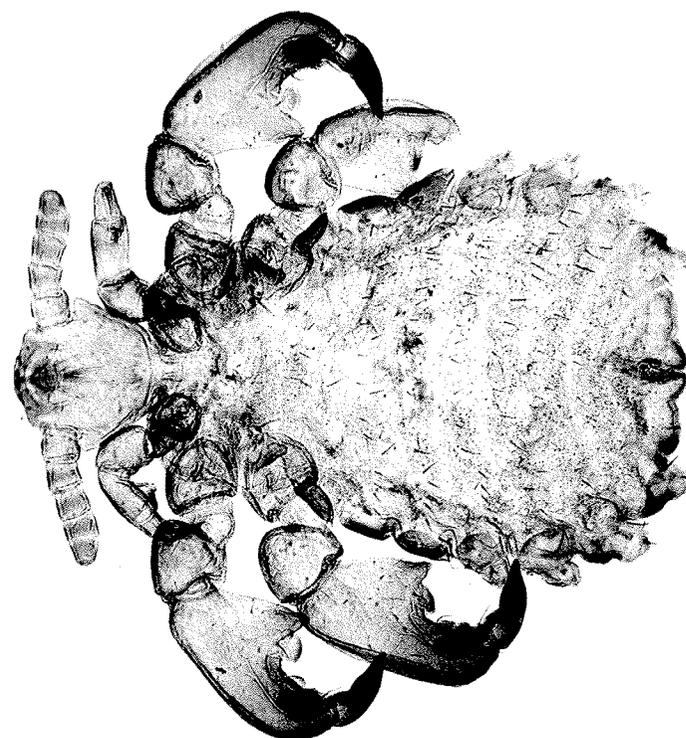


Abb. 7. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Totalbild der Neamide von Abb. 3, Ventralansicht.

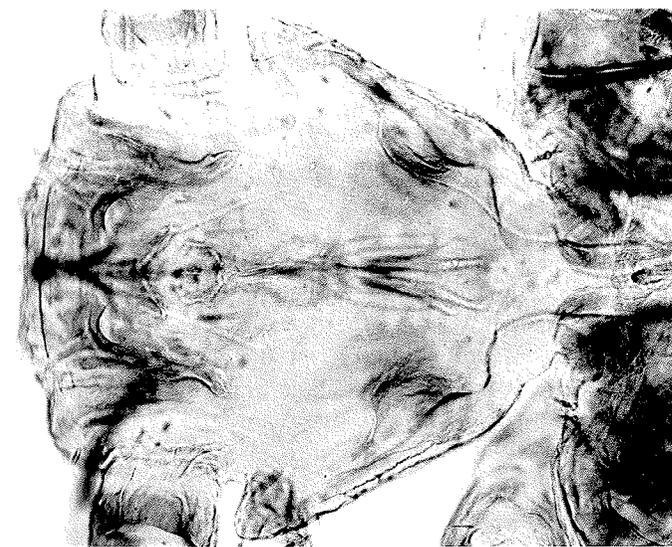


Abb. 6. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Kopf des Weibchens. Dorsalansicht. Vgl. auch Abb. 1

Insekten, z. B. bei Corrodentien und amblyceren Mallophagen die hinteren Arme miteinander verbindet, ist bei *Hybophthirus notophallus* keine Spur zu sehen¹.

Die hinteren Teile der vorderen Tentoriumarme sind unterhalb des gerunzelten Integuments sehr scharf und deutlich zu sehen. Sie verlaufen nicht in der Richtung ihrer vorderen Stummel, sondern folgen der Hypostomalnaht und sind bis etwa zur Linie der hinteren Mandibeln zu verfolgen. Ob sie hier endigen oder noch weiter gehen konnte ich nicht feststellen. Der große Unterschied zwischen den massiv chitinösen vorderen und den feinen, dünnen, hinteren Rudimenten der vorderen Tentoriumarme ist auffallend und ist wahrscheinlich Folge eines Funktionsunterschiedes.

Die hinteren Tentoriumgrübchen liegen bei *Hybophthirus notophallus* auffallend weit vorne, nämlich ein gutes Stück vor der Mitte der Kopflänge. Das ist bei der ursprünglichen Prognathie der Läuse, die ich von primitiven Mallophagen wie etwa die Gliricolidae, ableite, durchaus verständlich, weil damit die Bildung einer langen Gula zusammenhängt. Wir finden ja auch bei den ursprünglichen Mallophagen, eben bei den Gliricoliden, die hinteren Tentoriumgrübchen und den Querbalken in oder dicht hinter der Mitte der Kopflänge, während sie bei höheren Liotheida wie z. B. *Heleonomus* oder *Actornithophilus* im hinteren Viertel liegen und bei Philopterida ganz nach hinten in den mächtig entwickelten Halsring verdrängt worden sind. Bei den Philopterida ist die Mundlage sekundär orthognath geworden. Die Mallophagen liefern uns eine schöne parallele Formenreihe für die Verdrängung der hinteren Tentoriumgrübchen nach hinten durch das nach hinten, von der prognathen in die orthognathe Lage, wandernde Mundfeld.

Mandibeln und Pleurostoma (Mandibularbogen)

Während bei anderen bisher von mir untersuchten Läusen nur die vordere Hälfte des Mandibularbogens mit dem Gelenkkopf des vorderen Mandibeln erhalten war, ist bei *Hybophthirus notophallus* das ganze Pleurostoma vorhanden. Es hat sogar an Hand von Totalpräparaten den Anschein, als sei das hintere Gelenk in beiden Teilen besser entwickelt als das vordere. Man muß dabei allerdings bedenken, daß die Pfanne des hinteren Mandibeln frei, der vordere Teil des Mandibularbogens aber, durch die Mandibelnbasis und die mandibulare Mundfeldmembran verdeckt, nur durch diese hindurch zu sehen ist. Die pleurostomale Gelenkpfanne des hinteren Mandibeln ist fast so

¹ Während der Korrektur erhielt ich weitere Exemplare von *Hybophthirus notophallus* aus dem Britischen Museum und fand bei einem Weibchen einen deutlichen, breiten und kräftigen Tentoriumquerbalken.

regelmäßig und scharf ausgeprägt wie bei den Mallophagen, nur ist sie flacher und entbehrt der hohen Ränder. Der vordere pleurostomale Gelenkfortsatz erscheint einfach, gerade, am Ende abgerundet. Mandibelseits ist das hintere Gelenk zu einem großen, glatten Gelenkkopf (Abb. 1—3 und 11) entwickelt. Eine Pfanne des vorderen Mandibeln konnte ich nicht sehen und habe Grund zur Annahme, daß sie nicht vorhanden ist. Die Beschaffenheit der, bei Ventralansicht tiefer gelegenen, optischen Querschnitte der Mandibelnbasis spricht dafür, daß der dorsale Teil der basalen Mandibelnhälfte membranisiert ist und keine Gelenkpfanne enthält. Nach dem Zustand bei anderen Läusen zu schließen, ist dieser membranisierte Teil der Mandibelnbasis fest mit dem pleurostomalen Gelenkkopf verbunden.

Beide Teile des Mandibularbogens entspringen vom Epistomal-knoten. Sie liegen, wie bei den primitiveren Mallophagen (Liotheida) in einer zur Bildebene fast senkrechten Fläche. Näheres über die korrelativen Veränderungen der Lage des Mandibularbogens bei den Mallophagen, habe ich an anderer Stelle (1957) erörtert. Läusen, deren Mundfeld bei der ursprünglichen Prognathie geblieben ist, fehlen natürlich diese Veränderungen.

Die Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* können nicht als Rudimente bezeichnet werden. Sie sind vielmehr im Zuge der Rudimentation für eine andere Funktion abgeändert worden.

Die Beißmandibel der Insekten ist bekanntlich an ihrem dreieckigen Basalrande mit der Mundfeldmembran verwachsen und ihr Hohlraum kommuniziert, wie bei allen segmentalen Gliedmaßen der Arthropoden, durch das Foramen mandibulare mit dem Hohlraum der Kopfkapsel. Die Mundfeldmembran verbindet die Mandibeln mit allen anderen oralen Anhängen, worauf ich, obwohl das selbstverständlich erscheint, mit besonderem Nachdruck hinweisen muß, weil diese Tatsache von den bisherigen Morphologen der Kopfkapsel der Anopluren überhaupt nicht in Erwägung gezogen wurde. Sonst hätte FERRIS (1951, S. 13) nicht gefragt, wieso die Mandibeln ins Innere der Kopfkapsel gelangt sind. Sie sind bei keiner Laus ins Kopfinnere gelangt, nur die Mundfeldmembran wurde bisher auf Schnittserien regelmäßig übersehen. Und es hätte den, sonst hervorragenden, Autoren der anatomischen Arbeiten sehr geholfen die Mundfeldmembran auf Schnittserien zu entdecken, wenn sie diese in ihrem Bewußtsein als einen nicht wegzudenkenden Bestandteil der Kopfkapsel eingepreßt hätten.

Die Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* sind bei der Neanide (Abb. 3 und 8) in horizontaler Projektion schlank spindelförmig, an der Basis breit abgerundet, den großen Gelenkkopf bildend, zur Spitze allmählich verengt. Sie sind in der ganzen Länge, vom Gelenkkopf des hinteren Gelenks bis zur Spitze sanft und gleichmäßig gekrümmt, die

konkave Seite nach unten. Beim Weibchen sind die Mandibeln in ihrer Längsachse gedreht, so daß ihre konkave Seite ventro-lateralwärts

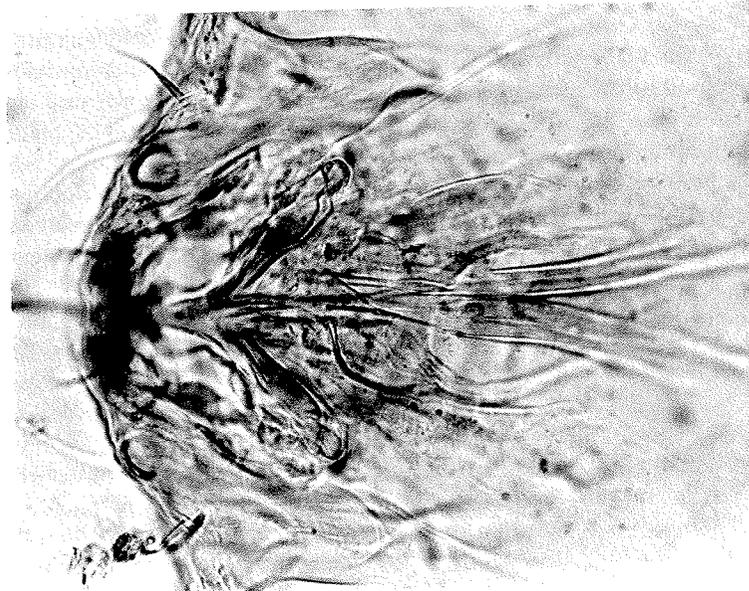


Abb. 9. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Mundregion der Neanide von Abb. 7, optischer Frontalschnitt durch die Mandibeln

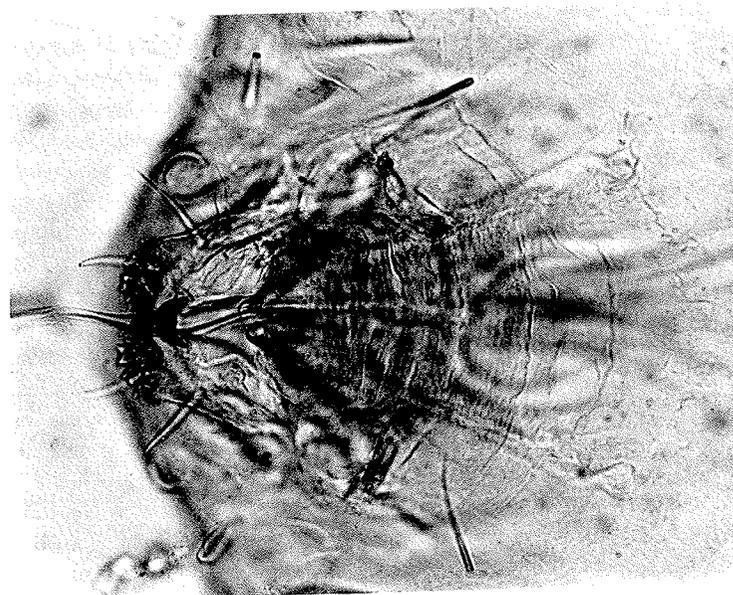


Abb. 8. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Mundregion der Neanide von Abb. 7, Ventralansicht. Scharfeinstellung auf die Hautoberfläche mit deutlich sichtbaren hinteren Tentoriumgrübchen

gerichtet ist. Der nicht mehr, wie bei mandibulaten Insekten, dreieckige, sondern rhombische oder ovale Rand des Foramen mandibulare, liegt

beim Weibchen frei auf der konvexen Seite und ist bei diesem Exemplar sehr gut zu sehen. Die rudimentäre Molarecke der Mandibel mit der schlanken, sehr deutlich und scharf ausgeprägten Sehne des *Musc. craniomandibularis internus*, ist an der linken Mandibel (rechte in der Abb. 2) der Neanide sehr deutlich, etwas winklig vorstehend.

Die bei Corrodentien zur Aufnahme der sackförmigen, zwischen Mandibeln und Hypopharynx eingeklemmten Außenlade (Galea) der Maxille ausgehöhlte mediane Wand der Mandibel stellt bei *Hybophthirus notophallus* eine Rinne im verschmälerten und lang gestreckten *Corpus mandibulae* dar. Die Rinne ist durch leichtes Übereinandergreifen ihrer Ränder geschlossen, was bei der einen Neanide, deren Mandibeln von der Spitze her zu sehen sind, sehr deutlich hervortritt.

Die Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* sind, im Gegensatz zu allen anderen bisher von mir untersuchten Läusearten, mit beiden Gelenken versehen. Das hintere (primäre) Gelenk ist beim Weibchen das einzige sichtbare, weil es frei liegt. Bei der einen der beiden vorliegenden Neaniden sind, dank der unterschiedlichen Stellung der Mandibeln, beide Gelenke und der ganze pleurostomale Rand der Kopfkapsel einwandfrei sichtbar (Abb. 2 und 11). Die Pfanne des hinteren Gelenks ist genau wie bei primitiven Mallophagen gebaut, unterhalb des pleurostomalen Randes ausgehöhlt und außen mit einem vorstehenden Öhrchen versehen. Von der Pfanne nach innen zur Mittellinie übergeht der pleurostomale Rand der Kopfkapsel in den hypostomalen, der sich nach hinten geradlinig bis zu den hinteren Tentoriumgrübchen erstreckt, und das Postmentum (Submentum) beiderseits begrenzt. Verfolgt man den Pleurostomalrand von der Pfanne des hinteren Gelenks nach vorn in die Tiefe (bei Ventralansicht), dann bemerkt man bald die Umrisse des langen, stummelförmigen, vorderen Teils des Mandibularbogens, dessen abgerundetes Ende den pleurostomalen Gelenkfortsatz des vorderen Mandibelgelenks bildet. Dieser, bei Mallophagen vom Mandibularbogen gewöhnlich durch eine zumindest schwache Verengung getrennter, Fortsatz ist bei *Hybophthirus notophallus*, genau wie bei Mallophagen, dadurch einwandfrei gekennzeichnet, daß er in lückenlos scharfer Randlinie in die sehr gut ausgeprägte Epistomalleiste übergeht, welche die Kopfkapsel auf der dorsalen Seite überquert (Abb. 1, 2, 6 und 8). Einwandfrei deutlich ist bei der einen Neanide auch der Anschluß des Clipeolabrum (Haustellum + clipealer Sockel) an den pleurostomalen Fortsatz des vorderen Mandibelgelenks (Abb. 3 und 11) zu sehen.

Eine so kräftig gebaute, scharf zugespitzte Mandibel wie sie *Hybophthirus notophallus* besitzt, kann nicht funktionslos sein, insbesondere, da sie mit zwei kräftigen Muskeln versehen ist. Diese beiden, und auch einige andere Muskeln der Kopfkapsel sind im Kopf des nicht genügend ausgebluteten Männchens gut erhalten. Ich habe sie in der Zeichnung

des Weibchen-Kopfes (Abb. 1) in der, wohl berechtigten Annahme, eingetragen, daß sie nicht geschlechtsdimorph sind. Beim Weibchen und den beiden Neaniden sind nämlich die Muskeln restlos ausgelaugt und nur die Sehnen sind zu sehen. Die beiden Mandibelmuskel entspringen mit je einem Bündel von den Seiten der Kopfkapsel hinter den Augenwarzen. *Musc. craniomandibularis internus* (Nr. 11) inseriert

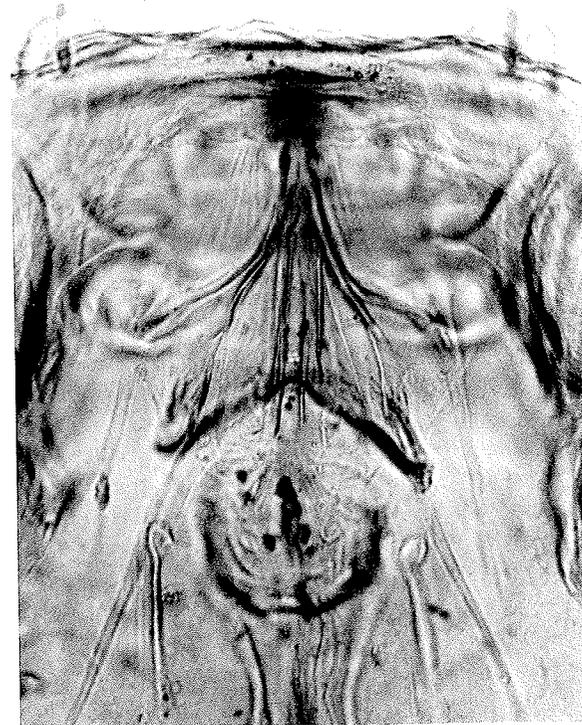


Abb. 10. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Mundregion des Weibchens. Optischer Frontalschnitt durch das Fulkrum und die Galeae

typisch an derjenigen Stelle des Basalrandes der Mandibel, welche topographisch der Molarecke einer Beißmandibel entspricht. Diese Stelle liegt bei *Hybophthirus notophallus* unweit der Mitte der konkaven Seite der krallenförmigen Mandibel, der Muskel muß also bei Kontraktion die Mandibelspitze protrahieren. Sein Antagonist, *M. craniomandibularis externus* (Nr. 12) inseriert außerhalb der Gelenkpfanne des hinteren Mandibलगelenks am äußeren Basalrande der Mandibel, also gleichfalls in einer für mandibulate Insekten normalen Position und muß bei *Hybophthirus notophallus* als Retraktor arbeiten. Die Protraktion kann allerdings nicht mehr als etwa eine Haustellumlänge betragen.

Die Lage der Mandibeln habe ich schon oben beschrieben. Danach sind sie leicht krallenförmig gebogen und ähnlich wie die Mundhaken (Mandibeln) der cyclorrhaphen Dipterenmaden. Ihre injektionsnadel-förmig von innen nach außen steigend zugespitzten Enden liegen im Haustellum. Bei einer der beiden vorliegenden Neaniden sind die Mandibelspitzen aus dem postmortal weit geöffneten Haustellum herausgerutscht und sind frei von der Spitze her (bei Ventralansicht) zu sehen (Abb. 3 und 8). Der Umriß dieser Enden beschreibt eine Ellipse von etwa $12\ \mu$ Länge und $7,5\text{--}8\ \mu$ Breite. Die Ellipsen sind nicht geschlossen, sondern an der der Mittellinie zugewandten Seite unterbrochen, weil, wie ich schon sagte, die Mandibeln längs rinnenförmig ausgehöhlt sind. Hier an der Spitze ist es deutlich zu sehen, wie sich die beiden Ränder der Rinne ein wenig überdecken. Die Mandibelspitzen der anderen Neanide und der beiden Imagines liegen normal im Haustellum und sind, immer bei der Ansicht von unten, gerade noch gut für eine einwandfreie Messung zu erkennen. Sie sind unweit der Spitze höchstens $6\ \mu$ breit. Die normale Lage der Mandibeln ist also die in den Abb. 1, 2 und 10 gezeigte, wobei ihre distalen, röhrenförmigen Teile hochkant liegen und der Rinnenspalt der Mittellinie zugewandt ist. Im Haustellum werden die Mandibeln offenbar etwas zusammengedrückt, wodurch ihr Durchmesser etwas kleiner erscheint. Bei den freien Mandibelspitzen der einen Neanide hat man den Eindruck, sie seien abgebrochen oder abgeschnitten. Das ist aber nicht der Fall. Ihr elliptischer Rand liegt nämlich nicht in einer Ebene, sondern hat einen tiefsten Punkt am medianen Schlitz und einen höchsten Punkt am Außenrande, was durchaus der von innen nach außen abgeschrägten Spitze entspricht. Der Unterschied zwischen den beiden Punkten beträgt nach Mikrometerschraube ($\times 1,5$) $10\text{--}15\ \mu$. Das entspricht sehr genau der Länge der abgeschrägten Spitzen an den flach liegenden Mandibeln.

Die Funktion der Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* scheint zweierlei zu sein. Mit ihren nadelscharfen Spitzen sind sie zweifellos befähigt die Haut zu durchdringen. Ihre distalen Rinnen scheinen keine andere Verwendung zu haben, als die, das doppelrohrförmige, etwa $10\ \mu$ starke Stechborstenbündel im Haustellum fest zu umfassen und dieses in die Stichwunde einzuführen. Ich konnte leider die Stechborsten-spitzen von *Hybophthirus notophallus* nicht genau untersuchen, weil sie bei drei der mir vorliegenden Exemplare im Haustellum verdeckt und beim vierten, der Neanide mit freigewordenen Mandibelspitzen, durch einen Staubklumpen verhüllt sind. Ob sie überhaupt ihrem Bau nach befähigt sind selbständig die Haut anzustechen ist fraglich. Der Einstich erfolgt bei anderen Läusen ja nicht direkt in die Haut sondern durch die Haarkanäle, in deren Hals sich die Haustellarzähne erst verankern.

Maxillen

Die sog. „ventralen Rinnen des Haustellums“ (SIKORA 1916) haben mit dem Haustellum nichts zu tun. Sie sind bei *Hybophthirus notophallus* wie bei allen anderen Läusen gut ausgebildet, scheinen aber nicht ineinander zu greifen, sondern getrennt zu liegen. Es handelt sich dabei um die in Länge gezogenen, rinnenförmigen Chitinplatten der distalen

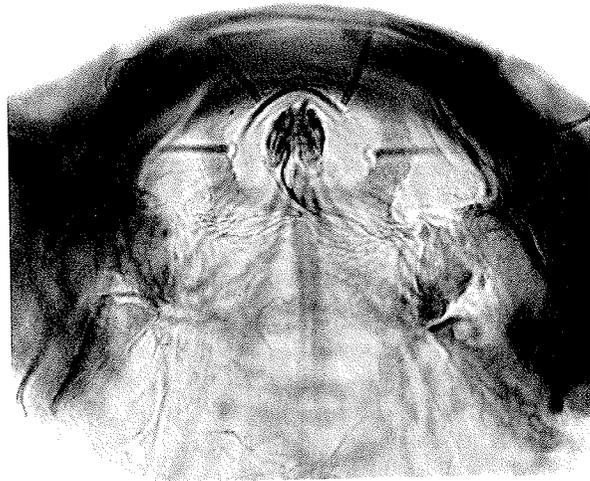


Abb. 11. *Hybophthirus notophallus* NEUMANN. Mundregion der Nymide von Abb. 2. Zweistufenbelichtung mit der Schärfe auf die Pfannen des hinteren und (2. Stufe) auf die vorderen Gelenkfortsätze des Mandibelgelenks, wodurch der ganze Mandibularbogen erfaßt wurde

medianen Wand der im übrigen häutigen Galeae. Eine eingehende Darstellung der Maxillen und ihrer Teile liegt nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit und ich muß mich hier auf die notwendigsten Bemerkungen über diese Teile beschränken. In der Abb. 1 und 2 sind die Umrisse der Galeae eingezeichnet. Ihr Stiel ist im Gegensatz zu anderen Läusen sehr gut erhalten, chitinös, einem Bischofsstab ähnlich (Abb. 1, 2 und 10). Die membranösen Teile der Galeae sind bei *Hybophthirus notophallus* glücklicherweise so deutlich und lückenlos, daß über ihre Gestalt bei dieser Art keine Zweifel bestehen. Bei anderen Läusen sind sie nur an gut durchgeführten Totalpräparaten von isolierten Mundwerkzeugen in ganzer Ausdehnung sichtbar. An Querschnitten sind sie z. B. bei der schon so oft untersuchten Menschenlaus nur nachweisbar, wenn man im voraus weiß, wo sie da sein müssen, d. h. erst nach einem eingehenden Studium von isolierten Mundwerkzeugen.

Unterlippe

Wie bei einigen anderen Läusen, z. B. bei *Pediculus* und *Phthirus*, so findet sich auch bei *Hybophthirus notophallus* unterhalb des Haustellums ein $60\ \mu$ langer und $120\ \mu$ breiter, querrundlicher, den ventralen Längsspalt des Clipeolabrum bedeckender Hautlappen. Ob sein Vorderrand wulstig verdickt ist und in einen Falz des verdickten Basalrandes des Haustellums („Mandibeln“ von SIKORA) einrasten kann, wie es nach SIKORA (1916) bei der Menschenlaus der Fall ist, konnte ich nicht feststellen. Die Basis dieses Lappens liegt, wie bei allen Mallophagen die des Prämentums, direkt zwischen den Gelenkpfannen des hinteren Mandibelgelenks.

Nach den bei Mallophagen, Corrodentien und einigen Läusegattungen (z. B. Menschenlaus, Schamlaus) herrschenden Verhältnissen stellt der unpaarige Lappen der Unterlippe von *Hybophthirus notophallus* das Prämentum dar. Bei Mallophagen und Corrodentien sind Lippentaster vorhanden, welche das Prämentum eindeutig kennzeichnen. Bei Läusen fehlt dieses Kriterium, und, da man sich auf Muskeln nicht verlassen kann, hintere Tentoriumgrübchen aber bei keiner Laus außer *Hybophthirus notophallus* bekannt sind, wurde an dem Prämentallappen willkürlich herumgedeutet. Die Entdeckung der hinteren Tentoriumgrübchen bei *Hybophthirus notophallus* beseitigt diese Zweifel. Diese Grübchen begrenzen eindeutig den Hinterrand des Submentums, welches also nicht wie FERRIS (1951, S. 12—13) annahm, als „limes labialis“ in das Salivarium gerutscht, sondern genau wie bei Mallophagen draußen an der für alle Insekten gewohnten Stelle geblieben ist. Aus den bei *Hybophthirus notophallus* gefundenen Verhältnissen ergeben sich recht weitgehende Konsequenzen für die Umdeutung der bisher zum labialen Komplex gezählten Muskeln und Stechborsten. Das ventrale Stechborstenpaar kann nun nicht mehr, wie seit ENDERLEIN (1905, S. 633) bis FERRIS (1951, S. 12) angenommen wurde, für modifizierte Lobi interni (Innenladen) der Unterlippe gehalten werden, eine Annahme, die übrigens schon durch genaue Kenntnis der von ENDERLEIN sog. „Lobi interni“ der Unterlippe von Corrodentien fraglich erscheinen muß. Aus der Tatsache, daß sich FERRIS (l. c.) in seiner, oder von ihm akzeptierter, Deutung des Maxillo-labial-Komplexes stark auf periphere Nerven stützt, geht hervor, daß entweder diese Nerven irrtümlich gedeutet wurden oder, daß auch Nerven ihre Effektoren wechseln können. Über weitere Konsequenzen, die sich aus der neuen Konfiguration der Unterlippe von Anopluren ergeben, werde ich an anderer Stelle eingehend berichten.

Für die Zusammengehörigkeit des ganzen Hautbezirks zwischen den hinteren Tentoriumgrübchen, der Halsnaht und dem Vorderrand des

Prämentallappens spricht auch noch seine gleichartig querrunzlige Oberflächenskulptur, durch welche sich die Haut des ganzen Labiums bei *Hybophthirus notophallus* von der umgebenden Cuticula der Kopfkapsel unterscheidet.

Auf den ersten Blick macht es einen befremdenden Eindruck, die Seitenränder der Prämentums von *Hybophthirus notophallus* seien mittels einer faltigen Membran mit dem Mandibularbogen (Hypostoma) verbunden. Bei näherer Betrachtung erwies sich das als eine Täuschung. Die Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* haben weder eine perfekt orthognathe Lage wie die der Philopterida, noch sind sie schräg nach vorn unten, ventroprognath, wie bei den Liotheida, gerichtet. Ihre Lage ist vielmehr dorsoprognath, d. h. sie liegen mit den Spitzen nach vorn oben, zur Basis des Haustellums geneigt. Der äußere Basalrand der Mandibel ist durch diese Lage weiter als bei Mallophagen vom Mandibularbogen entfernt, und die, diese beiden Ränder miteinander verbindende Mundfeldmembran, ist infolgedessen stark gedehnt. Beim toten Tier zieht sie sich in Falten zusammen, welche, etwas gebauscht, die Lücke zwischen den Seitenrändern des Prämentums und dem Mandibularbogen ausfüllen, was einen seitlichen Verschluss des Präoralraumes vortäuschen kann. Das Beispiel zeigt, wie leicht man bei einseitiger Untersuchung von Läuseköpfen (hier nur an Totalpräparaten) in eine Sackgasse und zu falschen Theorien verleitet werden kann.

Die durch das Prämentum an einigen Stellen durchscheinende, in den Abb. 11 sichtbare schuppige Skulptur gehört zur Cuticula des Clipeus.

Einige Schlußfolgerungen

Infolge des Besitzes von funktionellen bikondylen Mandibeln und von Rudimenten eines Tentoriums kommt *Hybophthirus notophallus* eine isolierte Stellung unter den Läusen zu. Ohne Zweifel handelt es sich bei diesen beiden Körperteilen um primitive, bei allen anderen Läusen längst ausgemerzte Zustände ihrer phylogenetischen Entwicklung, die der Art einen relikttären Charakter verliehen haben. Es ist nicht das ganze Tier als ein Relikt zu betrachten, denn z. B. in der Bildung seiner Beine, ausgenommen die archaischen paarigen Krallen der Vordertarsen, ist *Hybophthirus notophallus* fortgeschrittener als z. B. die in gewissen anderen Körperteilen primitive Menschenlaus. Ein Tier als Ganzes ist stets eine Summe erworbener Eigenschaften verschiedensten phylogenetischen Alters. Ein total relikttäres Tier kann es überhaupt nicht geben, denn dann müßte es auf einer früheren geologischen Stufe einen völligen Stillstand der Entwicklung erlitten haben. Ein archaisches, relikttäres Tier ist ein solches mit einem oder mehreren Eigenschaften, die es von seinen Vorfahren übernommen und bis zum

heutigen Tag vor der Ausmerze bewahrt hat. Die Primitivität eines Organzustandes ist in der Regel nicht beweisbar, sie ist nur indirekt, durch morphologischen Vergleich mit dem Zustand dieses Organs bei verwandten Tieren erschließbar. Die Erhaltung eines jeden archaischen Körperteils oder einer Eigenschaft kann nur Folge ihrer positiven oder neutralen Selektionswerte sein. Ein Körperteil mit negativem Selektionswert ist als adaptionshinderlich im Organismus untragbar und muß restlos verschwinden, wenn das Tier erhalten bleiben soll. Ob es völlig neutrale Rudimente gibt, läßt sich schwerlich mit voller Objektivität entscheiden, denn die Beurteilung der Funktion von Rudimenten ist häufig mehr oder weniger stark von anthropomorphistischer Subjektivität beeinflußt. So haben sich die vorderen Stummel der vorderen Tentoriumarme wahrscheinlich unter dem Einfluß der von ihnen entspringenden Muskeln (vermutlich Fühlermuskeln) nicht nur erhalten, sondern darüber hinaus zu massiven Chitinfortsätzen des Epistomalnodus entwickelt. Die hinteren Rudimente derselben Tentoriumarme sind bei *Hybophthirus notophallus* nicht stärker als bei amblyceren Mallophagen. Den Mandibeln von *Hybophthirus notophallus* habe ich eine Stützfunktion der Stechborsten zugeordnet, ob mit Recht, kann vielleicht durch künftige Untersuchungen gezeigt werden.

Für die Erhaltung der beiden archaischen Körperteile bei *Hybophthirus notophallus* sind zweifellos ganz bestimmte, in der Umwelt und im Organismus dieser Art zu suchende Gründe vorhanden, worüber ich, nach Vertiefung meiner vergleichend-syngenischen Studien, vielleicht später noch etwas mitteilen können. Der Fall liegt im Sinne der von EICHLER (1942) aufgestellten „Regel der parallelen Organisationshöhe“ des ökologischen Wirt-Parasit-Verhältnisses, welche besagt, daß im allgemeinen auf „relativ primitiven Wirten relativ primitive Parasiten“ leben. Ich habe an anderer Stelle (1957) gezeigt, daß diese Regel für die Mallophagen keine allgemeine Geltung hat. Sie hat auch bei Läusen keine allgemeine Geltung, denn die Hominiden z. B., die ja für höchststehende Säuger gelten, sind gar nicht von höchstentwickelten, sondern im Gegenteil, von in vieler Hinsicht primitiv gebauten Läusen bewohnt. Die Regel scheint auf Würmer gute Anwendung zu haben, ist aber bei Läusen und Mallophagen auf zerstreute Einzelfälle beschränkt. Es ist zweifellos verdienstvoll, biologische Gesetzmäßigkeiten zu erspähen und in Regeln zu erfassen, weil sie zur Nachprüfung und Kritik anregen, die vielfach neue und unerwartete, wertvolle Erkenntnisse bringen. Daß im Fall von *Hybophthirus notophallus* der Ursachenkomplex für die Erhaltung seiner primitiven Körperteile gerade beim archaischen Wirt realisiert worden ist, muß ja nicht direkt mit den archaischen Eigenschaften des *Orycteropus afer* (tubulidentate Zähne) zusammenhängen, vielmehr werden diese

Ursachen in Eigenschaften der Haut, der Schweißdrüsen, der Borsten usw. zu suchen sein, die sich vielleicht von denjenigen höherer Säugetiere nicht oder nur unwesentlich unterscheiden.

Wenn ich auch keine ursächliche Parallele zwischen den Eigenschaften des *Hybophthirus notophallus* und denjenigen seines Wirtes *Orycteropus afer* zu ziehen vermag, muß ich doch dieser Laus eine ebenso isolierte Stellung innerhalb der Läuse zuteilen, wie sie ihr Wirt innerhalb der Säugetiere innehat. Ich teile die Läuse in zwei Unterordnungen, die monotypische

Unterordnung *Tentoriata*, subordo nova

mit der bisher einzigen Art *Hybophthirus notophallus* NEUMANN, und die

Unterordnung *Atentoria*, subordo nova

mit allen übrigen Läusen.

Zu den *Tentoriata* sind künftig alle Läusearten zu stellen, welche 1. Rudimente eines Tentoriums besitzen, 2. funktionsfähige, mono- oder bikondyle Mandibeln und 3. eine rudimentäre zweite Kralle an Vordertarsen besitzen. Das zuletzt genannte Merkmal muß nicht unbedingt ein Kennzeichen der neuen Unterordnung sein, denn es findet sich auch bei verschiedenen Gattungen der Anoplura *Atentoria*.

Der Zustand des Tentoriums von *Hybophthirus notophallus* scheint mir in einem bestimmten entwicklungs-mechanischen Verhältnis zu dem Zustand der Mandibeln zu stehen. Es kann nämlich sein, daß die geänderte Funktion der Mandibeln eine stärkere Stütze ihrer hinteren Gelenkpfanne erforderlich machte, was wieder eine Stärkung der hinteren Gabelzinke des Pleurostoma und des Epistomalknotens als mechanische Stütze des Mandibularbogens nach sich zog. Daß sich dann einige Muskeln an die am kräftigen Nodus kräftig gebliebenen Stummeln der vorderen Tentoriumarme festgesetzt haben, wäre dann eine weitere, sekundäre Folge des Umpassungsprozesses.

Was nun die von mir bereits früher (1957) angedeutete Abstammung der Anopluren von primitiven Mallophagen unweit ihres eigenen Ursprungs vom Corrodentienstamm anbelangt, so bin ich in dieser Ansicht durch die Untersuchung von *Hybophthirus notophallus* bestärkt. Denn diese Laus zeigt uns Mandibeln von einer Form, wie sie bei primitiven Mallophagen noch heute vorkommen. Die schlanke Form der konischen Mandibel von *Gliricola*, deren schneidende oder stechende Funktion auf der Hand liegt, eine zangenförmig festhaltende Funktion aber völlig ausgeschlossen ist, könnte durchaus die Ausgangsform der Mandibel von *Hybophthirus notophallus* sein. Dazu kommt noch die Prognathie der *Gliricolen* und die damit zusammenhängenden Baueigenarten der Kopfkapsel, die gleichfalls eine homologe Ähnlichkeit mit den Zuständen in der Kopfkapsel von *Hybophthirus notophallus* an den Tag legen.

Literatur

- EICHLER, W.D.: Die Entfaltungsregel und andere Gesetzmäßigkeiten in den parasito-genetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten. Zool. Anz. **137**, 77—83 (1942).
- ENDERLEIN, G.: Läusestudien. I. Über die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren nebst Bemerkungen zur Systematik der Insektenordnungen. Zool. Anz. **28**, 121—147 (1904).
- Läusestudien. III. Zur Morphologie des Läusekopfes. Zool. Anz. **28**, 626—638 (1905).
- Anopluren (Siphunculaten) und Mallophagen. In L. SCHULTZE, Zool. und anthropol. Ergebnisse einer Forschungsreise in Südafrika, 2. Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena **14**, 79—81, Taf. 8 (1909).
- ERICHSON, W.: Bericht über die Leistungen im Gebiete der Zoologie während des Jahres 1838. IX. Insekten. Arch. Naturgeschichte **2**, 281—375 (1939).
- FERRIS, G. F.: Contributions toward a monograph of the sucking lice. Stanf. Univ. Publ. biol. Sci. **2**, No 3, 175—178 (1922).
- The sucking lice. Mem. Pacif. Coast Ent. Soc. **1**, 148—151, Abb. 65 und 66 (1951).
- KÉLER, ST. V.: Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. Z. Parasitenk. **18**, 55—160 (1957).
- Mandibelrudimente der Anopluren und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Beitr. Entom. (Berlin) **11**, 930—942 (1961).
- Entomologisches Wörterbuch. Anhang: Versuch einer einheitlichen morphologischen Terminologie der wichtigsten Muskeln des Insektenkörpers, 3. Aufl. Berlin: Akademie-Verlag 1962.
- LANDOIS, L.: Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculiden. I. Anatomie des *Phthirus inguinalis*. Z. wiss. Zool. **14**, 1—26, 5 Taf. (1864).
- Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculiden. III. Anatomie des *Pediculus vestimenti*. Z. wiss. Zool. **15**, 32—55, Taf. 2—4 (1865).
- Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculiden. IV. a) Zur Anatomie des *Pediculus capitis*. b) Nachträgliche Bemerkungen zur Anatomie des *Phthirus inguinalis*. c) Über die eigentümliche Verschlussvorrichtung an den Tracheen der Läuse. d) Zur Geschichte der Läusesucht. Z. wiss. Zool. **15**, 495—504, Taf. 38 (1865).
- NEUMANN, L. G.: Le pou d' *Orycteropus afer*. Jb. nass. Ver. Naturk. Wiesbaden **62**, 1—6, 1 Taf. (1909).
- SIKORA, H.: Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Biologie der Kleiderlaus. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. **20**, Beih. 1, 76 S., 3 Taf. (1916).

Dr. ST. VON KÉLER, 1 Berlin-Zehlendorf, Beerenstr. 51