

**DIE MANDIBEL VON *HYBOPHTHIRUS NOTOPHALLUS* (Neumann)  
(Psocodea, Phthiraptera, Anoplura) UND IHR BEITRAG ZUM VERSTÄNDNIS  
DER EVOLUTION DER STECHBORSTEN DER ANOPLURA**

**Gert Tröster**

Forschungsinstitut Senckenberg

**Abstract:** The mandible of *Hybophthirus notophallus* (Neumann) (Psocodea, Phthiraptera, Anoplura) and its contribution to the understanding of the evolution of the piercing bristles of the Anoplura.

The mandible of *Hybophthirus notophallus* is arranged into a dorsal and a ventral section. The ventral section can be derived from the base between the two articulations of the primitive mandible of the Phthiraptera. It carries both articulations and its mediad wall is fused to a membranous bulb of the labium. The dorsal section of the mandible projects in the preoral cavity. It is fixed by the "Mundfeldmembran" to the other mouthparts. Towards the tip of the head the dorsal part of the mandible gets narrow and forms a half-tube. Together with the mandible of the other side it builds up a tube around the tips of the galeae.

The mandible and piercing bristles of *Hybophthirus* are primitive in Anoplura. Following hypothesis on the evolution of the piercing bristles of the Anoplura is put forward: The piercing bristles, built from the ventral hypopharynx and the prementum are the secondary piercing tools of the Anoplura. Primarily they served as salivary duct of the supposed first piercing mouthpart, the mandible.

**Key words:** Anoplura, *Hybophthirus notophallus*, mandible, piercing bristles.

Dr. G. Tröster, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25,  
D-6000 Frankfurt/M.

Die Homologie der Stechborsten der Anoplura konnte von RAMCKE (1965) zufriedenstellend geklärt werden. Demnach entsprechen sie dem Praementum und dem ventralen Abschnitt des Hypopharynx des Insektengrundplanes. Über Art und Ursache Ihrer Entstehung war bislang wenig bekannt. Zum Grundplan der Psocodea gehört der Mörser-Pistill-Apparat zusammen mit den ovalen Skleriten und den Chitinfäden. Sie sind innerhalb dieser bei allen Gruppen außer den Anoplura im Grundplan vorhanden. Neuere Untersuchungen von RUDOLPH (1982a, b, 1983) haben gezeigt, daß diese Strukturen der Wasseraufnahme dienen. Die dorsale Stechborste der Anoplura ging durch starke Umformung aus dem ventralen Bereich des Hypopharynx hervor, in welchem im Grundplan der Psocodea die ovalen Sklerite liegen. Diese konnten deshalb vermutlich schon zu Beginn der Stechborstenentwicklung nicht mehr ihrer ursprünglichen Funktion ausüben. Es wird angenommen, daß die Anoplura bereits vor der Ausbildung der Stechborsten zu einer flüssigen Ernährungsform übergegangen sind. Eine solche Vermutung fordert ein primäres Stechwerkzeug der Anoplura, welches die Tiere in die Lage versetzte, die Haut ihrer Wirte zu verletzen.

Der ursprüngliche Erhalt der Mandibel bei *Hybophthirus* wurde erstmals von v. KÉLER (1962) erkannt. Die jetzt vorgenommene weitergehendere Untersuchung und der Vergleich mit den Mandibeln anderer Phthiraptera erlaubt es, für den Grundplan der Anoplura eine Mandibel mit stechend-saugender Funktion anzunehmen. Bei der Grundplanrekonstruktion der Mandibel wurde nach der Methode der konsequent-phylogenetischen Systematik vorgegangen, wie sie von HENNIG (1950) vorgeschlagen wurde. Die Evolution der Stechborsten wird unter Berücksichtigung der obigen Gesichtspunkte gesehen und der Tatsache, daß bei rezenten Anoplura die Speichelausleitung eine ihrer Hauptaufgaben ist. Da evolutive Veränderungen von Organismen nur in kleinen Schritten stattfinden können, wird die Entwicklung der Stechborsten auf die sukzessive Verlängerung eines speichelleitenden Systems aus Praementum und Hypopharynx zurückgeführt.

### Material und Technik

Die Läuse für die vorliegende Untersuchung konnte ich 1984 in Kenia von einem Erdferkel (*Orycteropus afer*) absammeln. Der Aufenthalt dort wurde mir durch ein DAAD-Stipendium ermöglicht. Die Rekonstruktion der Mandibel erfolgte anhand von Schnittserien in verschiedenen Ebenen. Zusätzlich wurde ein Styropor-Modell nach Art der Wachsplattentechnik angefertigt.

### Ergebnisse

Die Mandibel von *Hybophthirus* wurde bereits in groben Zügen von v. KÉLER (1962, 1966) und RISLER (1965) beschrieben. Sie liegt größtenteils in der Praeoralhöhle, deren Seitenwände sie teilweise bildet. Lediglich in der Ventralansicht der Kopfkapsel ist ein Teil ihrer Basis sichtbar. Dieser von außen sichtbare Teil der Mandibelbasis ist die Ventralseite eines massiven Skleritblockes, der in den ventralen Verschluss der Praeoralhöhle eingelassen ist. Er trägt beide Mandibelgelenke (Abb. 1). Lateral grenzt er an die Gelenkmembran, die den pleurostomalen Kopfrand mit dem Mandibelrand zwischen den beiden Mandibelgelenken verbindet. Die Dorsalseite des ventralen Mandibelkörpers ist die seitliche Bodenplatte der distalen ventralen Praeoralhöhle (TRÖSTER 1990). Seine Medianseite ist mit den Lateralseiten des ventralen Membranwulstes der Kopfkapsel verschmolzen, so daß ventraler Mandibelkörper und Medianwulst gemeinsam den Boden der distalen, ventralen Praeoralhöhle bilden.

Beide Mandibelgelenke sind von außen nicht sichtbar. Durch die starke Umwandlung der Kopfkapsel der Anoplura werden sie von Teilen des Peristoma verdeckt. Das sekundäre Mandibelgelenk liegt unmittelbar median der vorderen Tentorialgruben. Es wird von einem nach mediad vorragenden Zapfen der Pleurostomalleiste und dem dorsalen Seitenrand des ventralen Mandibelkörpers gebildet. Eine Gelenkpfanne ist an der Mandibel nicht ausgebildet. Statt dessen verbindet die beiden Gelenkteile eine starke Membran. Zur Kopfspitze hin wird das Gelenk durch den Zinken des Clypeus und durch das Labrum verdeckt. Die straffe Membran des Gelenkes setzt sich nach vorne in die weniger straffe Membran zwischen dem Mandibelkörper und der Pleurostomalleiste fort. Diese Membran tritt aus der Praeoralhöhle heraus, biegt nach ventral und danach nach caudal um und endet am primären Mandibelgelenk, welches ventral und etwas nach hinten verschoben vom sekundären Mandibelgelenk liegt (Abb. 1). Das primäre Mandibelgelenk besteht bei *Hybophthirus* aus einem Condylus am ventralen Hinterende des ventralen Mandibelkörpers und aus einer Pfanne am Vorderende einer nach innen vorstehenden Leiste der ventralen Kopfkapsel. Das primäre Mandibelgelenk ist ventral von einer Verbindung zwischen dem pleuralen Kopfrand und dem ventralen Membranwulst überwachsen. Dadurch liegt das Gelenk scheinbar im Lumen der Kopfkapsel. Es ist jedoch ein deutlicher Gelenkspalt vorhanden, der die Gelenkfläche mit der Außenwelt verbindet. Aus der Anordnung der beiden Mandibelgelenke ergibt sich eine senkrechte, leicht nach vorne geneigte Lage der Schwenkachse der Mandibel.

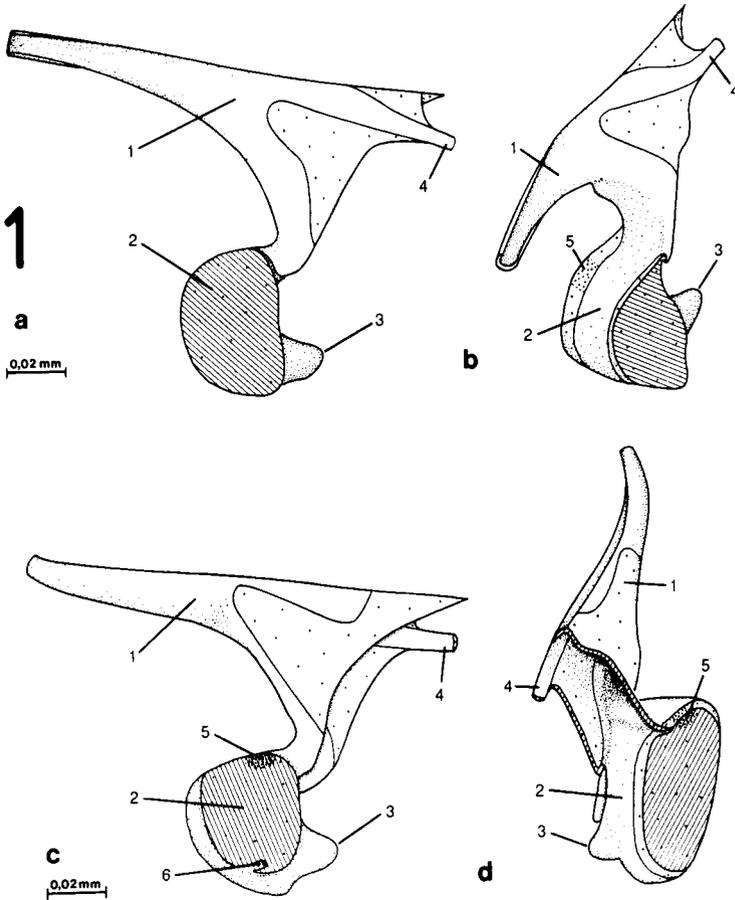


Abb. 1: Die Mandibel von *Hybophthirus notophallus*. a: von medial, b: von dorso-rostro-medial, c: von lateral, d: von dorso-caudo-lateral (1 = dorsaler Mandibelkörper, 2 = ventraler Mandibelkörper, 3 = Condylus des primären Mandibelgelenkes, 4 = Sehne des M. cranio-mandibularis internus, 5 = sekundäres Mandibelgelenk, 6 = Sehne des M. cranio-mandibularis externus).

Über dem primären Mandibelgelenk geht der ventrale Mandibelkörper in den dorsalen Mandibelkörper über (Abb. 1). Nach hinten, zum Kopflumen hin, ist dieser offen (Foramen mandibulae) (Abb. 1d). Die Seitenränder der Öffnung sind über die Mundfeldmembran mit dem Epipharynx, dem Hypopharynx und der Maxille verbunden. Der dorsale Mandibelkörper steigt zunächst steil in die Praeoralhöhle auf, biegt dann nach rostral ab und zieht mediorostrad ins Haustellum. Dabei verringert sich sein Umfang, während gleichzeitig die Sklerotisation seiner Wand zunimmt. Schließlich hat er die Form einer Halbröhre, welche sich rostral im Haustellum mit der Mandibelspitze der anderen Kopfhälfte zu einem Rohr um die distalen Sklerite der Galea zusammenlegt. Die Mandibel wird durch zwei Muskeln bewegt: M. cranio-mandibularis internus (v. KÉLER 11) (v. KÉLER 1966; RISLER 1965: M. cranio-mandibularis internus). Seine beiden Züge setzen an einer stark sklerotisierten Sehne an (Abb. 1), welche vom Dorsalrand des Foramen mandibulae nach hinten in die Kopfkapsel hineinragt. Sein Ursprung liegt mit je einem Zug auf der dorsalen und lateralen Kopfkapsel. Bei seiner Kontraktion werden die Mandibelspitzen in die dorsale Praeoralhöhle zurückgezogen. Sein Gegenspieler ist der M. cranio-mandibularis externus (v. KÉLER 12) (v. KÉLER 1966; RISLER 1965: M. cranio-mandibularis externus). Er inseriert mit 4 Zügen an einer langen Sehne (Abb. 1c), die

vor dem hinteren Mandibeln Gelenk aus der ventralen Gelenkmembran der Mandibel unmittelbar am Rande des ventralen Mandibelkörpers eingestülpt wird. Er entspringt mit zwei Zügen unmittelbar neben den Zügen von *M. cranio-mandibularis internus* und mit zwei weiteren am lateralen Kopfdach mediad vom Hinterrand der Antennenbasis. Er bewirkt das Vorstoßen der Mandibelspitze aus der Praeoralhöhle und gleichzeitig ein Anheben des Bodens der ventralen Praeoralhöhle. Bei *Haematopinus* (RAMCKE 1965), *Phthirus* (HIRSCH 1986), den Amblycera (BUCKUP 1959; HAUB 1967, 1983; RISLER & GEISINGER 1965; STÖWE 1942; SYMMONS 1952) und den Ischnocera der Säuger (RISLER 1951; SYMMONS 1952) tritt ein weiterer Mandibelmuskel (*M. hypopharyngomandibularis*) auf, der vom lateralen Hinterrand der Mandibel zu den Hinterräumen des Cibariumsklerites zieht. Er fehlt bei *Hybophthirus* und den Ischnocera der Vögel (HAUB 1971; SYMMONS 1952).

### Diskussion

Die Mandibel von *Hybophthirus* gliedert sich in zwei morphologisch verschiedene Teile, den ventralen Mandibelkörper und den dorsalen Mandibelkörper. Wie aus obiger Beschreibung jedoch hervorgeht, handelt es sich bei den beiden Mandibelkörpern nicht um räumlich getrennte Teile der Mandibel. Die begriffliche Trennung wurde von mir nur vorgenommen, um die verschiedenen Funktionen der beiden Mandibelabschnitte zu verdeutlichen. Der ventrale Mandibelkörper wird aus dem basalen Abschnitt zwischen den beiden Gelenken der ursprünglichen Phthiraptera-Mandibel gebildet. Dieser hat sich nach vorne ausgebuchtet und ist an seinen zueinander liegenden Innenflächen verschmolzen. Dadurch ist ein massiver Skleritblock entstanden. Die zur Kopfmittle gelegene Außenseite des Skleritblockes ist mit der Lateralseite des medianen Membranwulstes der ventralen Kopfkapsel verschmolzen (TRÖSTER 1990). Durch diese neu gebildete Verbindung wird der ventrale Verschluß der distalen Praeoralhöhle ermöglicht. Der ventrale Mandibelkörper von *Hybophthirus* ist nicht mit dem Ventralteil der Mandibel der Amblycera und Ischnocera vergleichbar.

Der dorsale Mandibelkörper von *Hybophthirus* entspricht dem gesamten Rest der Mandibel. Beide Mandibeln Gelenke der prognath gehaltenen Mandibel von *Hybophthirus* sind wie im Grundplan der Phthiraptera übereinander angeordnet und die Mandibelspitzen weisen nach rostral. Dieselbe Mandibelhaltung haben auch noch die Amblycera beibehalten, während die Ischnocera durch die Verlagerung des sekundären Gelenkes auf die ventrale Kopfkapsel zu einer sekundär orthognathen Mandibelhaltung übergegangen sind. Bei den Anoplura, außer *Hybophthirus*, ist nach Lage der Mandibelrudimente ebenfalls von einer prognathen Mandibelhaltung zu sprechen (RAMCKE 1965; HIRSCH 1986; v. KÉLER 1961).

Die Blutnahrung scheint bei den Anoplura (außer *Hybophthirus*) von der Mandibel durch die vordere Praeoralhöhle ins Cibarium transportiert zu werden. Diese Funktion erfüllt bei *Hybophthirus* die Galea. Dafür hat sich die Mandibel von *Hybophthirus* noch einen gewissen Grad an Eigenbeweglichkeit erhalten, während die Blutüberleitsklerite der übrigen Anoplura fest mit dem Hypopharynx verschmolzen sind und nur gemeinsam mit dem Proboscis-Palatum-Cibarium-Trakt (RAMCKE 1965) bewegt werden können.

Zum Grundplan der Mandibel der Anoplura gehören wahrscheinlich folgende Merkmale. Die Mandibel besitzt zwei übereinanderliegende Gelenke. Der Vorderrand der Mandibel zwischen den beiden Gelenken ist mit dem ventralen Membranwulst der Kopfkapsel verwachsen und verschließt ventral die Praeoralhöhle. Vom Dorsalteil und Ventralteil der Mandibel, wie sie für den Grundplan der Phthiraptera angenommen werden kann, ist der Ventralteil größtenteils reduziert oder membranös. Der Dorsalteil ist nach vorne zu einem Stechwerkzeug ausgezogen, das einen sichelförmigen Querschnitt zeigt. Der *M. cranio-mandibularis internus*, der *M. cranio-mandibularis externus* und der *M. hypopharyngo-mandibularis* gehören ebenfalls zum Grundplan der Anoplura.

### Die Evolution der Stechborsten.

Das Labium bildet bei *Hybophthirus* die ventrale Stechborste, den Boden der Stechborstenscheide, den ventromedianen Membranwulst des Vorderkopfes, der die Praeoralhöhle von unten verschließt und den mittleren Kopfboden zwischen dem Membranwulst und den hinteren Tentorialgruben (TRÖSTER 1990). Wie bei den Ischnocera liegen die hinteren Tentorialgruben im hinteren Teil der Kopfkapsel. Davor liegt das Postmentum (Abb. 4), das wie bei den Amblycera und Ischnocera mit der Kopfkapsel verwachsen ist. Der Hinterrand des ventromedianen Membranwulstes markiert das Vorderende des Postmentum. Alle folgenden Teile werden vom Praementum gebildet, welches durch die Stechborstenentwicklung stark verlängert wurde (Abb. 4). Um diese enorme Streckung des Praementum zu verdeutlichen, sollen im folgenden die vermuteten Abläufe in der Stammlinie der Anoplura, die zur Entstehung und Entwicklung der Stechborsten geführt haben, dargestellt werden (Abb. 2-4).

Ausgangspunkt ist die prognathe Kopfkapsel, so wie sie im Grundplan der Phthiraptera (KÖNIGSMANN 1960) vorliegt (Abb. 2). Das Postmentum ist mit der Kopfkapsel verschmolzen, das Praementum ist frei und beweglich. Mit dem Beginn der stechend-saugenden Ernährungsweise, bei der zunächst vermutlich noch die Mandibel als Stechwerkzeug eine Rolle spielte, wurde das Praementum angehoben und eng an die Unterseite des Hypopharynx angelegt. Dadurch kam ein Speichelkanal zustande, der die Sekrete der Labialdrüsen aus der Speicheltasche gezielt weitertransportieren konnte. Durch die Verlängerung der rostralen Enden von Hypopharynx und Praementum gelangte die Mündung des Speichelkanals an die Kopfspitze in unmittelbarer Nähe der Spitzen der primären Stechwerkzeuge (Abb. 3). Dieser Zustand liegt im Prinzip heute noch bei *Hybophthirus* bei zurückgezogenem Stechborstenbündel vor. Die weitere Verlängerung des Speichelkanals, die zunächst wahrscheinlich nur dazu diente, die Sekrete der Speicheldrüsen noch tiefer in die von der Mandibel erzeugten Wunden einzubringen, erforderte nun gleichzeitig die Fähigkeit zur Pro- und Retraktion des Praemento-Hypopharyngal-Traktes, um eine Behinderung der primären Stechwerkzeuge zu verhindern. Diese Beweglichkeit erhielt das Praementum durch die Verlängerung der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum (Abb. 3). Damit war die Verschiebung der ventralen Basis des Praementum gegenüber dem starr mit der Kopfkapsel verwachsenen Postmentum in einem größeren Umfang möglich. Wurde nun das Praementum zurückgezogen, so lag sein Hinterrand über dem Postmentum. Die verbindende Gelenkmembran spannte sich vom ventralen Hinterrand des Praementum zwischen Post- und Praementum nach vorne zum Vorderrand des starren Postmentum. Die Außenfläche der Membran bildete jetzt bereits die erste Vorstufe des Stechborstenscheidenbodens. Mit zunehmender Verlängerung des Speichelkanals mußte die Gelenkmembran im gleichen Maße folgen, um eine vollständige Retraktion zu gewährleisten. Damit streckt sich auch die Verbindungsmembran (Stipesrudiment) des Praementum mit der Galea, die ortsfest bleibt (TRÖSTER 1990). Die Membran bildet dadurch die Seitenwand der Stechborstenscheide. Bei weiterer Verlängerung des Speichelkanals wird die Praeoralhöhle ventral verschlossen. Wiederum ist daran hauptsächlich die Gelenkhaut zwischen Post- und Praementum beteiligt. Vom Vorderrand des Postmentum schiebt sich die Membran doppelagig, zungenförmig zwischen die peristomalen Kopfränder und die ventralen Mandibelbasen nach vorne und bildet den ventromedianen Membranwulst der vorderen Kopfkapsel (Abb. 4). Zunächst wurde dieser zungenförmige Lappen durch eine bogenförmige Skleritleiste gestützt, die bei *Hybophthirus* als ventrale Apodeme des "Limes labialis" und parabelförmige Stützleiste im Boden der vorderen Stechborstenscheide (Praeoralhöhle) erhalten ist (TRÖSTER 1990). Schließlich verwachsen die Seitenränder der Membranzunge mit den hypostomalen Randlappen und den ventralen Mandibelkörpern und bilden den ventromedianen Verschluss der Praeoralhöhle. Die aufgelösten Seitenwände des ventralen Membranwulstes und des hypostomalen Randlappens entlang ihrer Verwachsungszonen sind bei *Hybophthirus* und *Haematopinus* (RAMCKE 1965) teilweise noch als vertikale Ligamente erhalten.

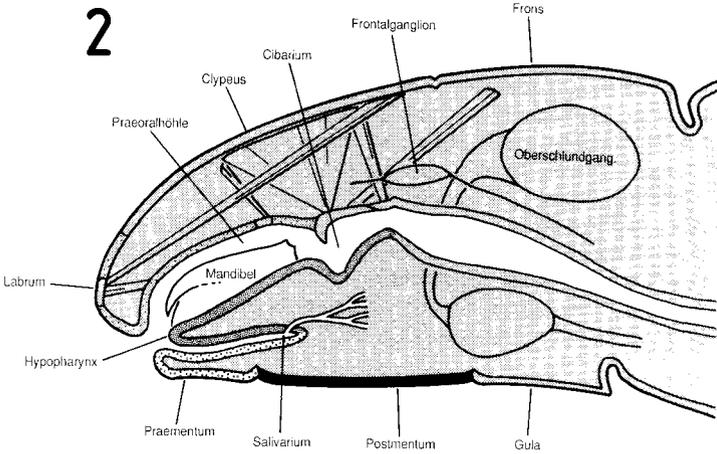


Abb. 2: Phthiraptera; medianer Längsschnitt (schematisch nach STÖWE 1942 und SYMMONS 1952).

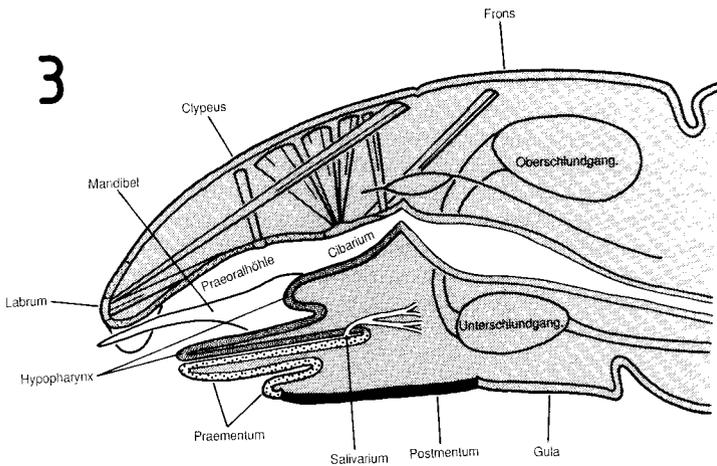


Abb. 3: Medianer Längsschnitt, der den hypothetischen Zustand zu Beginn der Steichborstenentwicklung der Anoplura zeigt.

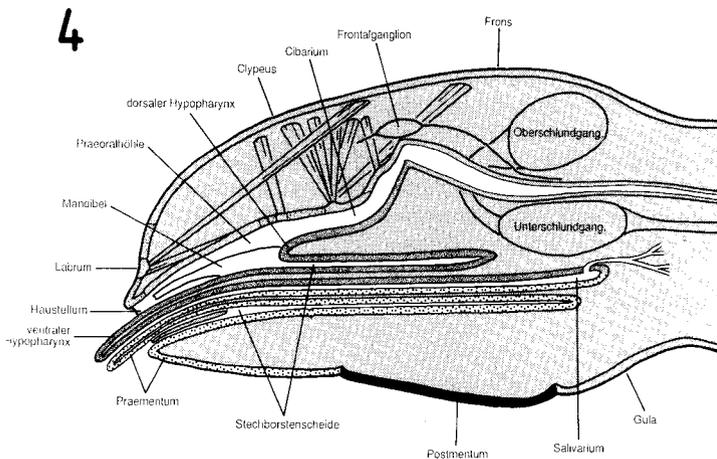


Abb. 4: Anoplura; medianer Längsschnitt (schematisch nach TRÖSTER 1990 und WEBER 1969).

Durch den Einbau eines Teiles der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum in den ventralen Verschuß der Praeoralhöhle, besteht ein funktioneller Unterschied zwischen dem beweglichen Abschnitt (Stechborstenscheidenboden) und dem erzwungenermaßen ortsfesten Abschnitt (ventromedianer Membranwulst) der ehemaligen Gelenkmembran. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten liegt bei *Hybophthirus* über dem Vorderende des Postmentum und ist als tiefe Querrinne ("Limes labialis") im Boden der Stechborstenscheide gegeben. Dieser ist nicht, wie vielfach vermutet (FERRIS 1951; RAMCKE 1965; RISLER 1965; STOJANOVICH 1945), der Hinterrand des Labium, sondern die Grenze zwischen zwei funktionell verschiedenen Abschnitten der Postmentum-Praementum Verbindung. Die Entstehung der ventralen Stechborste ist somit vermutlich auf die sukzessive Verlängerung des Speichelkanales zurückzuführen, zu der das Labium durch Verlängerung und Verlagerung des Praementum und Streckung der Gelenkmembran zwischen Post- und Praementum beitrug. Die Entwicklung der dorsalen Stechborste erfolgte parallel zur Entstehung der ventralen Stechborste. Die Trennung des ventralen Abschnittes des Hypopharynx von seinem dorsalen Abschnitt durch eine tiefe, horizontale Längsfalte läßt sich auf die gleichen Ursachen zurückführen, die oben für die Entstehung der ventralen Stechborste angeführt wurden.

### Literatur

- BUCKUP, L. (1959): Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (Mallophaga, Amblycera). - Zool. Jb. Anat. Jena 77: 241-288.
- FERRIS, G. F. (1951): The sucking lice. - Mem. Pacif. Coast ent. Soc. San Francisco 1: 1-320.
- HAUB, F. (1967): Der Kopf von *Pseudomenopon pilosum* (Mallophaga, Amblycera). - Zool. Jb. Anat. Jena 84: 493-558.
- HAUB, F. (1971): Der Kopf von *Ornithobius cygni* (Denny) (Mallophaga, Ischnocera). - Zool. Jb. Anat. Jena 88: 450-504.
- HAUB, F. (1983): Untersuchungen zum Bau des Kopfes bei blutsaugenden Mallophagen der Gattung Trochilocetes Paine und Mann, 1913. - Zool. Jb. Anat. Jena 109: 237-275.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. - Deutscher Zentralverlag Berlin: 370 S.
- HIRSCH, F. (1986): Die Mundwerkzeuge von *Phthirus pubis* L. (Anoplura). - Zool. Jb. Anat. Jena 114: 167-204.
- KÉLER, ST., v. (1961): Mandibelrudimente der Anopluren und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. - Beitr. Ent. Berlin. 11: 930-942.
- KÉLER, ST., v. (1962): Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung. II. Vollwertige Mandibeln bei *Hybophthirus notophallus* Neumann. - Z. Parasitenkunde Berlin 22: 151-175.
- KÉLER, ST. v. (1963): Entomologisches Wörterbuch. - 3. Aufl., Berlin: 679 S.
- KÉLER, ST. v. (1966): Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung. III. Bau des Stachels und seine Funktion. - Z. Parasitenkunde Berlin 27: 287-316.
- KÖNIGSMANN, E. (1960): Zur Phylogenie der Parametabola. - Beitr. Entomol. Berlin 10: 705-744.
- RAMCKE, J. (1965): Kopf der Schweinelaus (*Haematopinus suis* L., Anoplura). - Zool. Jb. Anat. Jena 82: 547-663.
- RISLER, H. (1951): Der Kopf von *Bovicola caprae* (Gurtl) (Mallophaga). - Zool. Jb. Anat. Jena 71: 325-374.
- RISLER, H. (1965): Die Mundgliedmaßen der Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus* und ihr Beitrag zur Morphologie der Tierläuse. - Z. Naturf. Tübingen 20b: 359 - 365.
- RISLER, H. & GEISINGER, K. (1965): Die Mundwerkzeuge von *Gliricola gracilis* N. (Mallophaga - Amblycera), ein Beitrag zur Kopfmorphologie der Tierläuse (Phthiraptera). - Zool. Jb. Anat. Jena 82: 532-546.

- ✓ RUDOLPH, D. (1982a): Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. - J. Ins. Phys. Oxford 28: 111 - 121.
- ✓ RUDOLPH, D. (1982b): Site, process and mechanism of active uptake of water vapour from the atmosphere in the Psocoptera. - J. Ins. Phys. Oxford 28: 205-212.
- ✓ RUDOLPH, D. (1983): The water vapour uptake system of the Phthiraptera. - J. Ins. Phys. Oxford 29: 15-25.
- ✓ STÖWE, E. (1942): Der Kopf von *Trimenopon jenningsi* Kellog und Paine (Mallophaga). - Zool. Jb. Anat. Jena 68: 176-226.
- ✓ STOJANOVICH, C. J. (1945): The head and mouthparts of the sucking lice (Insecta, Anoplura). - Microent. Stanford 10: 1-46.
- ✓ SYMMONS, S. (1952): Comparative anatomy of the Mallophaga head. - Trans. zool. Soc. Lond. B 27: 349-436; London.
- ✓ TRÖSTER, G. (1990): Der Kopf von *Hybophthirus notophallus* (Neumann) (Phthiraptera: Anoplura). Eine funktionsmorphologische und konsequent-phylogenetische Analyse. - Stutt. Beitr. Naturk. (7) 442: 1-89.
- ✓ WEBER, H. (1969): Die Elefantenlaus *Haematomyzus elephantis* Piaget. Versuch einer konstruktionsmorphologischen Analyse. In: P. Wenk (Hrsg.). - Zoologica Stuttgart 116: 1-155.