

Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi* MCLACHLAN, 1873

(Insecta: Ephemeroptera: Oniscigastridae)

**Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie
der Eintagsfliegen**

D i s s e r t a t i o n

der Fakultät für Biologie

der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

vorgelegt von

Arnold H. Staniczek

aus Heidenheim/Brenz

2001

Tag der mündlichen Prüfung: 5.11.2001

Dekan: Prof. Dr. H.-U. Schnitzler

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Maier

2. Berichterstatter: Prof. Dr. R. Willmann

De animalibus, quae Ephemera dicuntur.

Animalia ephemera appellantur, utpote nomen ex vitae mensura sortita; generantur autem in vino, et vase aperto evolant, et, simulac lucem adspexerint, moriuntur. Concessit itaque illis natura, ut in vitam progredierentur; sed malis, quibus vita referta est, eos cito liberat, nec suas calamitates sentientes, neque aliorum calamitatis testes.

Claudius Aelianus: De natura animalium, Lib. II, Cap. IV

Von den Tagthieren (Ephemeren).

Es gibt Geschöpfe, Tagthiere genannt, die den Namen von dem Maße ihres Lebens erhalten haben. Sie werden im Wein erzeugt. Bei Oeffnung des Gefäßes fliegen sie heraus, erblicken das Licht und sterben. Die Natur verleiht ihnen also in das Leben zu treten, entreißt sie aber den Uebeln desselben auf das Schnellste, ohne weder selbst etwas von eigenem Unglück zu fühlen, noch Zeugen fremden Unglücks zu seyn.

Claudius Aelianus: Thiergeschichten, übersetzt von Friedrich Jacobs, Zweites Buch, Capitel 4, Stuttgart, J.B. Metzler, 1839.

Inhalt

Zusammenfassung	3
Summary	3
1. Einleitung	4
2. Material, Methoden, Terminologie und Abkürzungen	6
2.1 Material	6
2.2 Methoden	8
2.3 Terminologie	9
2.4 Abkürzungen	10
3. Danksagung	12
4. Ergebnisse	13
4. 1 Die Kopfkapsel	13
4.1.1 Das Außenskelet	13
4.1.2 Das Innenskelet	15
4.1.2.1 Das Tentorium	15
4.1.2.2 Der Processus paratentorialis	16
4.2 Die Antenne	17
4.2.1 Muskulatur der Antenne	17
4.2.2 Johnstonsches Organ	18
4.2.3 Diskussion Antenne	18
4.3 Labrum, Epipharynx und Pharynx	19
4.3.1 Labrum	19
4.3.2 Muskulatur des Labrum	19
4.3.3 Epipharynx	19
4.3.4 Muskulatur des Epipharynx	21
4.3.5 Pharynx	21
4.3.6. Muskulatur des Pharynx	21
4.3.7 Diskussion des Labrum, Epipharynx und Pharynx	23
4.4 Die Mandibel von <i>O. wakefieldi</i>	24
4.4.1 Äußere Morphologie der Mandibel	24
4.4.2 Artikulationspunkte der Mandibel	26
4.4.3 Muskulatur der Mandibel	28
4.5 Vergleich mit der Mandibel und dem Tentorium weiterer Taxa	30
4.5.1 <i>Nesameletus spec.</i>	30
4.5.2 <i>Ameletopsis perscitus</i>	32
4.5.3 <i>Tricholepidion gertschi</i>	35
4.5.4 <i>Lepisma saccharinum</i>	37
4.6 Diskussion Mandibel und Tentorium	38
4.6.1 Funktionelle Aspekte der Mandibelbewegung	38
4.6.1.1 Funktion und Bewegung der Mandibel bei <i>O. wakefieldi</i>	38
4.6.1.2 Funktion und Bewegung der Mandibel bei <i>Nesameletus spec.</i>	39
4.6.1.3 Funktion und Bewegung der Mandibel bei <i>A. perscitus</i>	39
4.6.1.4 Funktion und Bewegung der Mandibel bei <i>T. gertschi</i>	42
4.6.2 Das sekundäre Mandibelgelenk der Zygentoma und Ephemeroptera	42
4.6.3 Die Homologie der Mandibelgelenke innerhalb der Dicondylia	44
4.6.4 Die Prosthoka der Ephemeroptera	45
4.6.5 Das Postocciput der Dicondylia	46

4.6.6 Die vorderen Tentorialarme der Dicondylia.....	47
4.6.7 Die Homologie der Mandibelmuskeln innerhalb der Dicondylia.....	48
4.6.8 Die Transformation von der monocondylen zur dicondylen Mandibel und die basalen Verzweigungen der Dicondylia	50
4.6.9 Die Monophylie der Zygentoma.....	54
4.6.10 Die Mandibel im Grundplan der Mandibulata.....	55
4.7 Der Hypopharynx	57
4.7.1 Äußere Morphologie des Hypopharynx	57
4.7.2 Muskulatur des Hypopharynx.....	57
4.7.3 Diskussion Hypopharynx.....	58
4.7.3.1 Funktionelle Aspekte des Hypopharynx	58
4.7.3.2 M. lingualis	58
4.7.3.3 Suspensorium.....	59
4.7.3.4 Superlinguae	60
4.8 Die Maxille	61
4.8.1 Äußere Morphologie der Maxille	61
4.8.2 Muskulatur der Maxille	63
4.8.3 Vergleich mit der Maxille von <i>Nesameletus spec.</i>	65
4.8.4 Diskussion der Maxille	67
4.9 Das Labium.....	71
4.9.1 Äußere Morphologie des Labium	71
4.9.2 Muskulatur des Labium	72
4.9.3 Vergleich mit dem Labium von <i>Nesameletus spec.</i>	74
4.9.4 Diskussion des Labium.....	75
5. Diskussion.....	77
5.1 Die Schwestergruppe der Ephemeroptera.....	77
5.1.1 Odonata + (Ephemeroptera + Neoptera): Die Chiasmomyaria-Hypothese	77
5.1.2 (Odonata + Ephemeroptera) + Neoptera: Die Palaeoptera-Hypothese.....	78
5.1.3 Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera): Die Metapterygota-Hypothese	85
5.2 Phylogenetische Argumentationsschemata.....	86
5.3 Ausblick.....	88
6. Literatur	89
7. Tabelle der Muskelhomologisierungen	100
8. Abbildungen.....	104

ZUSAMMENFASSUNG

Der Larvenkopf der in vieler Hinsicht plesiomorphen neuseeländischen Eintagsfliege *Oniscigaster wakefieldi* wird beschrieben. Davon ausgehend wird auf der Grundlage eines breiten Vergleiches mit anderen Eintagsfliegenarten zum ersten Mal der Versuch unternommen, im Sinne der konsequent-phylogenetischen Systematik nach HENNIG Aussagen über den Bau des Larvenkopfes im Grundplan der Ephemeroptera zu treffen. Besonderes Gewicht liegt dabei auf der Anatomie und funktionellen Morphologie der larvalen Mundwerkzeuge und der Homologisierung ihrer Muskulatur. Im Mittelpunkt steht hierbei die Mandibel, an der ein vorderer Artikulationskomplex aus zwei Gelenkpunkten im Grundplan der Ephemeroptera nachgewiesen wird. Zur Bewertung der gewonnenen Ergebnisse werden diese insbesondere mit der Mandibel des relikttärenden nordamerikanischen Silberfischchens *Tricholepidion gertschi* und anderer Zygentoma verglichen. Die Zygentoma weisen an der Mandibel ebenfalls einen anterioren Artikulationskomplex aus zwei Gelenkpunkten auf. Diese Übereinstimmung zwischen Zygentomen und Ephemeropteren wird als Grundplanmerkmal der Dicondylia gewertet. Darauf beruhend wird die Merkmalstransformation von der monocondylen Mandibel der Ectognatha bis zur dicondylen Mandibel der Odonata und Neoptera dargelegt und in ihrem funktionellen und phylogenetischen Kontext interpretiert. Dieser Umbau der Mandibel und ihrer Muskulatur ist korreliert mit Veränderungen im Bau und der Lage der vorderen Tentorialarme und der Kopfseitenwand. Keine der untersuchten Mandibeln weist Spuren einer Segmentierung auf. Die Hypothese einer primär dreigliedrigen, telognathen Mandibel im Grundplan der Insekten wird daher zurückgewiesen. Die verschmolzenen Laden der larvalen Eintagsfliegenmaxille werden mit denen der Libellen verglichen und unterschiedliche Interpretationsmöglichkeiten der Befunde aufgezeigt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden zusammen mit allen bisher diskutierten Merkmalen für eine phylogenetische Analyse der umstrittenen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den basalen Gruppen der Pterygota (Ephemeroptera, Odonata, Neoptera) herangezogen. Aus diesen Daten ergibt sich als schlüssigste Verwandtschaftshypothese ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ephemeroptera und allen anderen geflügelten Insekten, den Metapterygota.

SUMMARY

The larval head of the New Zealand mayfly *Oniscigaster wakefieldi* is investigated, a mayfly which is thought of as plesiomorphic in many respects. Based on a broad comparison with other mayfly species, it is aimed to reconstruct the groundplan of the larval head of mayflies. Emphasis is laid on the anatomy and functional morphology of the larval mouthparts and the homologization of their muscles. The results indicate the presence of an anterior articulation complex of the mandible that is made up of two points of mandibular attachment to the cranium in the groundplan of Ephemeroptera. These attachment points are compared with the condition in the relic silverfish *Tricholepidion gertschi* and other Zygentoma. It is shown that in the Zygentoma there is a similar articulation complex present. This correspondence is regarded as a groundplan character of Dicondylia. The character transformation from the monocondylous mandibles of Ectognatha to the dicondylous mandible of Odonata and Neoptera is interpreted in its functional and phylogenetic context. The alterations of the mandible and its muscles are correlated with changes in the construction and position of the anterior tentorial arms and the lateral cranium. None of the investigated mandibles show traces of segmentation. Thus the hypothesis of a tripartite telognathic mandible in the groundplan of insects is rejected. The fused galeolacinia of mayfly larvae is compared to the ones of the Odonata. The different ways of interpretation of these results are discussed. The findings of this study, together with all previously discussed characters, are used for a phylogenetic analysis to unravel the phylogenetic affinities between the three basal groups of the Pterygota (Ephemeroptera, Odonata, Neoptera). The data point to a sistergroup relationship between the Ephemeroptera and all other pterygote insects, the Metapterygota.

1. EINLEITUNG

Eintagsfliegen stehen an der Basis der geflügelten Insekten, aber ihre genauen Verwandtschaftsbeziehungen sind nach wie vor Gegenstand einer lebhaften Kontroverse: Von paläontologischer Seite wird oftmals ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Eintagsfliegen und Libellen angenommen (KUKALOVÁ-PECK 1978, 1991, 1998; WILLMANN 1999), andere Autoren halten dagegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Eintagsfliegen und allen anderen geflügelten Insekten für wahrscheinlich (KRISTENSEN 1975, 1981).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist zum einen, durch die Bearbeitung des Larvenkopfes einer ursprünglichen Eintagsfliege neue Argumente für eine Beurteilung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Ephemeroptera zu liefern. Zum anderen soll der Grundplan des larvalen Ephemeropterenkopfes im Sinne der von HENNIG (1950) formulierten konsequent-phylogenetischen Systematik präzisiert werden, denn in krassem Gegensatz zu dem gegenwärtigen Interesse an der phylogenetischen Stellung der Ephemeroptera im System der Insekten steht die mangelnde Kenntnis ihrer Anatomie und Morphologie. Zwar wurde bisher an verschiedensten Taxa die äußere Anatomie der Mundwerkzeuge untersucht sowie vergleichende Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme angestellt (ARENS 1989, 1990, 1994; ELPERS & TOMKA 1992, 1994a, 1994b, MCSHAFFREY & MCCAFFERTY 1986, 1988, 1990, SCHWEDER 1985), abgesehen von taxonomischen oder ernährungsökologischen Fragestellungen waren es jedoch lediglich die Untersuchungen von STRENGER (1953, 1970, 1973, 1975, 1977, 1979) und anschließend von SCHÖNMANN (1979, 1981) zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven, die bis heute den wesentlichen Grundstock unseres Wissens über die vergleichende Anatomie und Funktionsmorphologie des Ephemeropterenkopfes bilden. Erstmals fand durch diese Autoren das Skelet-Muskel-System des gesamten Kopfes verschiedener Taxa eingehendere Aufmerksamkeit. Ergänzt wurden diese Befunde durch die Untersuchungen von BROWN (1961) an den Mundwerkzeugen und deren Muskulatur bei *Baetis* und *Cloeon*.

Das Tracheensystem des Kopfes einiger europäischer Arten wurde in jüngerer Zeit durch LANDA (1948) bearbeitet.

ARVY & GABE (1950, 1952a-c, 1953a-c), KAISER (1978, 1979a,b, 1980a,b) sowie SAFTOIU (1993, 1994) untersuchten an verschiedenen Taxa das imaginale retrocerebrale System. Weitergehende Untersuchungen des cerebralen Nervensystems durch HANSTRÖM (1940) erstrecken sich auf das Supraoesophagealganglion. Lediglich bei HENRY (1948) ist eine Abbildung des gesamten Kopf-Nervensystems von *Siphonurus* zu finden.

Die vorliegende Arbeit schließt mit der Bearbeitung von *Oniscigaster wakefieldi* ("Siphonuroidea": Oniscigastridae) an all diese bisherigen Untersuchungen an. Zwar ist das konsequent-phylogenetische System der Ephemeroptera in wesentlichen Zügen noch ungeklärt sowie im Detail umstritten, dennoch lassen sich zumindest einige größere Monophyla benennen (EDMUNDS 1973, KLUGE 1989; KLUGE *et al.* 1995; LANDA & SOLDAN 1985; MCCAFFERTY & EDMUNDS 1979; MCCAFFERTY 1991a, 1991b; STANICZEK 1997, TOMKA & ELPERS 1991). Des weiteren besteht generelles Einvernehmen darüber, daß die "Siphonuroidea" (sensu KLUGE *et al.* 1995) ein mutmaßlich paraphyletisches Sammeltaxon darstellen, dessen Vertreter sich durch zahlreiche Plesiomorphien auszeichnen und sich nach dem derzeitigen Kenntnisstand noch an kein bereits identifiziertes Monophylum innerhalb der Ephemeroptera anschließen lassen.

Innerhalb der "Siphonuroidea" wurde bisher lediglich *Siphonurus aestivalis* aus der holarktisch verbreiteten Familie Siphonuridae einer genaueren Bearbeitung unterzogen (SCHÖNMANN 1981). So lag es auf der Hand, mit der neuseeländischen Eintagsfliege *Oniscigaster wakefieldi* erstmals den Vertreter einer ausschließlich auf der Südhemisphäre beheimateten Familie zu bearbeiten. *Oniscigaster wakefieldi* galt bald nach ihrer Erstbeschreibung durch MCLACHLAN (1873) als ausgestorben, bis PENNIKET (1962) diese Art erneut nachweisen konnte. Die Oniscigastridae repräsentieren mit insgesamt sieben validen Arten ein kleines Monophylum, das mit je einer Gattung in Chile (*Siphonella*, zwei Arten), Südost-Australien (*Tasmanophlebia*, drei Arten) und Neuseeland (*Oniscigaster*, zwei Arten) einen amphinotischen Vikariantypus aufweist (DOMINGUEZ *et al.* 1992, EDMUNDS 1975, 1981; PENNIKET 1962).

Bereits HENNIG (1960) wies darauf hin, daß amphinotisch verbreitete Monophyla in vielen Fällen plesiomorphe Merkmalszustände aufweisen. Innerhalb der Insekten trug die Untersuchung solcher Taxa wiederholt zur Präzisierung derer Grundpläne und letztlich zur Klärung derer phylogenetischen Beziehungen bei (BRUNDIN 1966, MICKOLEIT 1978, WILLMANN 1981, ZWICK 1973).

Die genaue phylogenetische Stellung der Oniscigastridae muß derzeit als ungeklärt betrachtet werden. Zwar werden sie vereinzelt als Schwestergruppe der an sich problematischen Lanceolata (MCCAFFERTY 1991b) angesehen oder aber gemeinsam mit den Ameletopsidae, Nesameletidae und Rallidentidae zu einem Monophylum zusammengefaßt (KLUGE *et al.* 1995), doch erscheinen solche Hypothesen bislang als zu schwach begründet (STANICZEK 1997).

Andererseits werden die Oniscigastridae unter anderem wegen ihres plesiomorphen Flügelgeäders, ihrer breiten abdominalen Lateralloben, Fehlen der Subanalplatte bei der ♀ Imago, getrennter Gonocoxen der ♂ Imagines und ursprünglich anmutenden larvalen Mundwerkzeuge von mehreren Autoren als „ursprünglichste“ rezente Eintagsfliegen (EDMUNDS 1957, PENNIKET 1962, PHILLIPS 1930, TILLYARD 1921, 1932) betrachtet.

So lag es daher nahe, mit *Oniscigaster wakefieldi* eine mutmaßlich ursprüngliche Ephemeropterenlarve zur Bearbeitung heranzuziehen, um durch einen anschließenden Vergleich mit den bisher bearbeiteten Taxa die cranialen Grundplanmerkmale der Ephemeroptera herauszuarbeiten. Erst dies ermöglicht letztlich die Klärung der umstrittenen verwandtschaftlichen Beziehungen der Eintagsfliegen innerhalb der Pterygota. Bei der Bearbeitung von *Oniscigaster wakefieldi* zeigte es sich rasch, daß eine erschöpfende vergleichende Betrachtung und phylogenetische Bewertung verschiedener Merkmalskomplexe nicht ohne ergänzende Nachpräparation anderer, bereits bearbeiteter Taxa oder auch eine Bearbeitung neuer Taxa zu bewerkstelligen war. Daher werden jeweils im Anschluß an *Oniscigaster* unter Umständen auch die entsprechenden Merkmalskomplexe bei weiteren Taxa beschrieben (s. nächstes Kapitel), um danach den entsprechenden Merkmalskomplex vergleichend diskutieren zu können.

2. MATERIAL, METHODEN, TERMINOLOGIE UND ABKÜRZUNGEN

2.1 Material

Oniscigaster wakefieldi ist nach MCLEAN (1967) auf der Nord- und Südinsel Neuseelands zwar weit verbreitet, jedoch selten und nur von wenigen Fundorten nachgewiesen (HITCHINGS 2001, PHILLIPS 1930). Die Art ist dabei auf Regionen mit paläozoischen oder mesozoischen Sedimenten oder vulkanischen Gesteinen beschränkt. Dort kommt die Larve in Waldbächen mit geringem Schlickeintrag und kiesigem Bett vor (PENNIKET 1962; WINTERBOURN & GREGSON 1989). *O. wakefieldi* besitzt einen univoltinen Lebenszyklus mit einer retardierten Schlupfperiode der Eigelege, so daß Larven das ganze Jahr über anzutreffen sind (MCLEAN 1967). Die Larven halten sich nach PHILLIPS (1930) und PENNIKET (1962) bevorzugt am Grunde von Stillwasserbereichen auf. Als Nahrung werden Algenaufwuchs (PENNIKET 1962) oder Detritus (MCLEAN 1967) angegeben. Jüngere Larven bedecken sich oft mit feinerem Sand oder Kies, ältere Larven sollen sich vornehmlich auf groberem Kiesgrund aufhalten (MCLEAN 1976, PHILLIPS 1930). Diese Angaben stehen allerdings im Widerspruch zu eigenen Beobachtungen: Tiere verschiedenster Altersklassen wurden stets von der in das Wasser ragenden Uferandvegetation abgestreift. Larven von *O. wakefieldi* wurden nie auf dem Gewässergrund gefunden, obwohl auch dieser stets nach Larven abgesucht wurde. Die in dieser Arbeit untersuchten Exemplare von *Oniscigaster wakefieldi* stammen alle von einer einzigen Lokalität auf der Südinsel Neuseelands (für die verwendeten geographischen Kürzel s. CROSBY *et al.* 1976):

-BR, GRIDE 23752, GRIDN 58541, Maori Gully Creek, Surr. Greymouth, NZ.
95 m, 20. März 1994, leg. Staniczek

Zu Vergleichszwecken wurden Larven weiterer neuseeländischer Eintagsfliegen untersucht:

Oniscigaster distans (Oniscigastridae):

-BR, GRIDE 24448, GRIDN 58978, Mitchell Stm., Maruia, NZ.
14 December 1994, leg. Terry R. Hitchings

Nesameletus sp. (Nesameletidae):

-SI, GRIDE 21375, GRIDN 53570, Mill Creek, NZ.
5 m, 25. März 1994
leg. Staniczek

Nesameletus ornatus (Nesameletidae):

-CL, GRIDE 27453, GRIDN 64542, Whangaeterenga Stream, NZ.
170 m, 6. April 1994
leg. Staniczek

Ameletopsis perscitus (Ameletopsidae):

-SI, GRIDE 21113, GRIDN 53782, unnamed stream East Long Harry, NZ.
5 m, 30. März 1994
leg. Staniczek

Als europäisches Vergleichsmaterial wurde verwendet:

Siphonurus croaticus (Siphonuroidea, Siphonuridae):

Königsbrunn, Ba.-Wü., Brenz, D.

23.6.1996

leg. Staniczek

Baetis rhodani (Baetoidea, Baetidae)

Tübingen-Bebenhausen, Ba.-Wü., Goldersbach, D.

III. 1995

leg. Staniczek

Schließlich wurden auch einzelne Taxa der Zygentoma und Odonata zu Vergleichszwecken herangezogen:

Tricholepidion gertschi (Zygentoma, Lepidothrichidae):

Calif. 17. - 19. III. 1995

gef. - Zucht

Fixiert nach Quetschg Alk. / For.

7. VII. 1995

Coll. Sturm

Cubacubana sp. (Zygentoma, Nicoletiidae):

XI. + XII. 1967

Kol., ca. 10km N. Bogotá: Tibabita

2600-2700m, Boden unter Steinen.

Coll. Sturm

Lepisma saccharinum (Zygentoma, Lepismatidae):

Tübingen, feuchte Kellerwohnung,

Sept. 1995, unter Matraze.

leg. Bernstein

Epiophlebia superstes (Odonata, Anisozygoptera, Epiophlebiidae)

Coll. Ando, Japan.

Aeshna cyanea (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae)

Tübingen, Schönbuch

IX. 1995

leg. Staniczek

2.2 Methoden

Die Larven von *Oniscigaster* wurden durch Abstreifen der in das Wasser ragenden Uferstrandvegetation mittels eines handelsüblichen, aus Metall gefertigten Haushaltssiebes erbeutet. Alle anderen verwendeten Eintagsfliegenlarven wurden entweder ebenso gefangen oder aber mit einer Haushaltsbürste vom Gewässergrund abgebürstet. Die driftenden Tiere wurden mit einem Haushaltssieb aufgefangen. Das Material wurde in der Regel direkt nach dem Fang in einer Mischung aus 95%igem Alkohol, Formaldehyd und Essigsäure (66:33:10) fixiert und nach mindestens 24 Stunden in 80%igen Alkohol überführt.

Zur Darstellung der Cuticula und des Tentorium wurden einzelne Köpfe für mehrere Tage bei Raumtemperatur in 7%iger Kalilauge mazeriert, anschließend für ca. 10-30sec mit Chlorazol Black E (Chroma-Gesellschaft, Köngen/N.) angefärbt (s.a. CANNON 1937, DARROW 1940) und danach in Glycerin überführt.

Die Präparation einzelner Köpfe erfolgte unter einem Zeiss-Binokular (Greenough) mittels angeschliffener Minutien unter 80%igem Alkohol in einer Petrischale, die mit einer dunkelgefärbten Paraffinschicht ausgegossen war. Die Objekte wurden zur besseren Darstellung der inneren Organe von Zeit zu Zeit mit basischem Fuchsin angefärbt.

Einzeln herauspräparierte Mundwerkzeuge wurden in Euparal oder nach KRAUS (1984) in HOYERS Gemisch auf Objektträgern eingebettet und mit einem Zeiss-Mikroskop untersucht.

Für die rasterelektronenoptische Untersuchung wurden ganze Tiere oder einzeln herauspräparierte Mundwerkzeuge über eine steigende Alkoholreihe und Aceton dehydratisiert und kritisch-punkt-getrocknet. Das Material wurde entweder direkt auf einen Probenhalter montiert oder nach WICHARD *et al.* (1995) an das Ende einer Minutie geklebt und sodann in das Fenster eines Präparatopfes montiert. Die Präparate wurden schließlich mit einer 20nm dicken Au/Pd-Schicht bedampft und unter einem Cambridge Stereoscan 250 MK 2 - Elektronenmikroskop untersucht und photographiert. Die entwickelten Photographien wurden eingescannt und mittels Adobe Photoshop am Computer nachbearbeitet (Kontrastierung, Bildtonwert, Bildausschnitt, Schärfe, Retusche des Hintergrundes, Beschriftung).

Zur Anfertigung von histologischen Schnittserien wurden einzelne Köpfe über eine steigende Alkoholreihe dehydratisiert und danach bei 50°C dreimal für jeweils 24h in Propan-2-ol belassen. Anschließend wurde das Material stufenweise in Paraffin (50°C) und schließlich Paraplast Plus (60°C) überführt. Die Präparate wurden dann 24h im Vakuum belassen, um eine optimale Infiltration des Paraplast Plus zu gewährleisten. Schließlich wurde das Material in Paraplast Plus eingebettet. Mit einem Rotationsmikrotom (Fa. Leitz) wurden Schnittserien von 5-7µm Dicke in den drei Hauptebenen zur Kopflängsachse hergestellt. Die Schnittserien wurden mit DELAFIELDS Hämatoxylin gefärbt, als Gegenfärbung wurde Erythrosin verwendet (ROMEIS 1989). Die gefärbten Schnitte wurden mit Euparal eingedeckt und unter einem Zeiss-Mikroskop, zumeist im Phasenkontrast, lichtmikroskopisch untersucht.

Die Zeichnungen der histologischen Schnitte habe ich mit Hilfe eines Zeichenspiegels (Fa. Olympus) gefertigt, als Hilfsmittel für die Zeichnungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge diente ein Okular-Netzmikrometer in einem Zeiss-Binokular.

Um die Bewegungsmöglichkeiten der Mandibelgelenke zu prüfen, wurde ein Modell der Mandibel aus Knetmasse geformt. Ebenso wurden fixierte Köpfe von lateral aufpräpariert und die Mandibelmuskeln an deren Ursprüngen vom Cranium bzw. Tentorium

abgetrennt. Sodann wurde mittels einer Dumontpinzette leicht an selektiven Muskeln gezogen. Zusätzlich wurden mit der Dumontpinzette Manipulationen an der Mandibelspitze selbst durch Zug in verschiedene Richtungen ausgeübt, um alle Bewegungsmöglichkeiten der Mandibel auszuloten.

2.3 Terminologie

Die Benennung der Kopfmuskeln wird innerhalb der Insecta uneinheitlich gehandhabt und erfolgt entweder nach funktionellen Gesichtspunkten oder typologischen Kriterien (KÉLER 1963, MATSUDA 1965). Aus diesen Gründen werden in dieser Arbeit die einzelnen Muskeln durchnummeriert und, soweit die Homologie gesichert erschien, die Muskelbezeichnungen nach KÉLER (1963) verwendet.

Die in dieser Arbeit verwendeten Termini der phylogenetischen Systematik werden im Sinne HENNIGS gebraucht (HENNIG 1950, KÖNIGSMANN 1975).

2.4 Abkürzungen

aAK	anteriorer Artikulationskomplex der Mandibel	Hf	epipharyngelaes Haarfeld
Acl	Anteclypeus	hMdG	hinteres (primäres) Mandibelgelenk
ALG	Anterolaterales vorderes Mandibelgelenk	Hr	epipharyngeale Haarreihe
Ant	Antenne	hTA	hinterer Tentorialarm
Ao	Aorta	hTG	hintere Tentorialgrube
Ap	Apodem	Hw	epipharyngealer Haarwulst
Ar	Antennenring	Hyp	Hypopharynx
Au	Komplexauge	Inc	Incisivus der Mandibel
BfL	aborales proximales Borstenfeld der Lacinia	IncG1	adoraler Incisivus der Galea
C	Cardo	IncG2	aboraler Incisivus der Galea
CA	Corpus allatum	IncL	Incisivus der Lacinia
CC	Corpus cardiacum	KA	Komplexauge
Cib	Cibarium	KN	umlaufende Kopfnadt
CLN	Clypeolabralnaht	Ksr	Kopfseitenrand
CN	Coronalnaht	Lb	Labium
Conn	Konnektivnerv	Lbr	Labrum
Cr	Cranium	Lc	Lacinialer Anteil der maxillaren Lade
CrI	laterale Carina	Lf	Lateral falte
Crm	mediane Carina	Lg	Lamina ganglionaris
Ct	Corpotentorium	Li	Lingua
Cut	Kutikula	M1	M. tentorio-scapalis mediodorsalis
Dc	Deutocerebrum	M2	M. tentorio-scapalis laterodorsalis
Ds	Dentiseta	M3	M. tentorio-scapalis ventralis
DstC	Disticardo	M4	M. tentorio-pedicellaris ventralis
dTA	dorsaler Tentorialarm	M5	M. fronto-labralis
Epd	Epidermis	M6	M. fronto-epipharyngealis
Eph	Epipharynx	M7	M. labro-epipharyngealis 1
Eph _C	clypealer Epipharynx	M8	M. labro-epipharyngealis 2
Eph _L	labraler Epipharynx	M9	Mm. longitudinales stomodaei
EpSkI	Epipharyngealsklerit	M10	Mm. annulares stomodaei
Fg	Frontalganglion	M11	M. postclypeo-epipharyngealis
FK	Frontalkonnektiv	M12	M. postclypeo-cibarialis dorsalis 1
Fkö	Fettkörper	M13	M. postclypeo-cibarialis dorsalis 2
For	Hinterhauptsloch	M14	M. postclypeo-cibarialis dorsalis 3
FN	Frontalnaht	M15	M. postclypeo-pharyngealis dorsalis 1
Fr	Frons	M16	M. postclypeo-pharyngealis dorsalis 2
Ga	Galealer Anteil der maxillaren Lade	M17	M. vertico-pharyngealis
GaLc	Galeolacinia	M18	M. retractor anguli oris
Ge	Gena	M19	M. geno-pharyngealis
Ge _i	nach innen umgeschlagener Kopfseitenrand	M20	M. tentorio-pharyngealis lateralis
Gf	Frontalganglion	M21	Mm. tentorio-pharyngeales ventrales
Gl	Glossa	M22	M. cranio-tentorialis
Gmd	Ganglion mandibularis	M23	M. intertentorialis
Gmx	Ganglion maxillaris	M24	M. lingualis hypopharyngii
hC	Condylus des hinteren (primären) Mandibelgelenkes	M25	M. cranio-mandibularis internus
		M26	M. cranio-mandibularis externus anterior
		M27	M. cranio-mandibularis externus posterior
		M28	M. tentorio-mandibularis externus dorsalis
		M29	M. tentorio-mandibularis externus ventralis
		M30	M. tentorio-mandibularis internus dorsalis

Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi*

M31	M. tentorio-mandibularis internus ventralis	Osc	Ocularsklerit
M32	M. mandibulo-hypopharyngealis	Osg	Oberschlundganglion
M33	M. tentorio-cardinalis		
M34	M. cranio-cardinalis	Pcl	Postclypeus
M35	M. cranio-lacinialis	Ped	Pedicellus
M36	M. tentorio-stipitalis primus	Pgl	Paraglossa
M37	M. tentorio-stipitalis secundus	Ph	Pharynx
M38	M. tentorio-stipitalis tertius	Plb	Palpus labialis
M39	M. stipito-lacinialis	Pmx	Palpus maxillaris
M40	M. stipito-palpalis externus	Pm	Postmentum
M41	M. stipito-palpalis internus	PO	Palmensches Organ
M42	M. palpo-palpalis maxillae primus lateralis	Pocc	Postocciput
M43	M. palpo-palpalis maxillae primus medialis	PoccN	Postoccipitalnaht
M44	M. palpo-palpalis maxillae secundus	PoccPh	Postoccipitales Phragma
M45	M. tentorio-hypopharyngealis	Pp	Proc. paratentorialis
M46	M. tentorio-praementalis inferior	Prm	Praementum
M47	M. tentorio-praementalis superior	PrC	Proxicardo
M48	M. submento-praementalis	Pst	Prostheka
M49	M. praemento-praementalis	PTG	craniomandibuläres Paratentorialgelenk
M50	M. praemento-palpalis		
M51	M. palpopalpalis labii primus medialis	RG	craniomandibuläres Rinnengelenk
M52	M. palpopalpalis labii primus lateralis		
M53	M. palpopalpalis labii primus anterior		
M54	M. palpopalpalis labii secundus	Sabl	aborale Haarreihe der Lacinia
M55	M. praemento-glossalis	Sadl	adorale Haarreihe der Lacinia
M56	M. praemento-paraglossalis	Sbf	lange Seta des proximalen lacinialen Borstenfeldes
Md	Mandibel	Sca	Scapus
MdD	Mandibeldrüse	Sg	Subgena
Me	Medulla externa	Sga	apicale Haarreihe der Galea
Mes	Mesenteron	SGN	Subgenalnaht
MG	Mandibelgrube	Sinc	Seta zwischen Apices der Galea
Mi	Medulla interna	skKr	sklerotisierter Kopfrand
ML	Mandibelleiste	skMdr	sklerotisierter Mandibelrand
Mö	Mundöffnung	Spl	Sehnenplatte
Mo	Mola	SLi	Superlingua
MR	Mandibelrinne	Sti	Stipes
Mx	Maxille	Stom	Stomodaeum
MxGg	Gelenkgrube des Maxillengelenkes	Sus	Suspensorium des Hypopharynx
Nant	Nervus antennalis	Th1	Prothorax
Nlb	Nervus labialis	To	Torma
Nlbr	Nervus labralis	Tr	Trachee
Nmd	Nervus mandibularis	Tt	Trabecula tentorii
Nmx	Nervus maxillaris		
Nopt	Nervus opticus	Usg	Unterschlundganglion
Nproc	Nervus procurrens		
Npst	Nervus prosthekalis	vC	Condylus des vorderen Mandibelgelenkes
Nrec	Nervus recurrens	VC	Valvula cardiaca
Occ	Occiput	vTA	vorderer Tentorialarm
Ocl	lateraler Ocellus	vTG	vordere Tentorialgrube
Ocm	medianer Ocellus	Vtx	Vertex
Omm	Ommatidium		

3. DANKSAGUNG

Prof. Dr. W. Maier, Dr. G. Mickoleit und Dr. E. Weber danke ich für die vielfältige Unterstützung und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Dr. G. Bechly (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Dipl.-Biol. P. Bernstein (Universität Tübingen), Dipl.-Biol. A. Grau (Ammerbuch), Mr Terry R. Hitchings (Canterbury Museum Christchurch, Neuseeland), Dr. N. Ju. Kluge (Universität St. Petersburg, Rußland), Prof. Dr. N. P. Kristensen (Universität Kopenhagen, Dänemark), Prof. Dr. H. Sturm (Universität Hildesheim) und Dipl.-Biol. E. Wunsch (Tübingen) stellten großzügig Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Herrn Dipl.-Biol. T. Meyer (Kirchentellinsfurt) danke ich für das leihweise Überlassen eines Okularpaares samt Netzmikrometer. Herrn H. Schoppmann (Universität Tübingen) danke ich für die sorgfältige Anfertigung der rasterelektronenoptischen Aufnahmen. Ich danke auch der Landesgraduiertenförderung (Baden-Württemberg) für die mir gewährte finanzielle Unterstützung. Mein größter Dank gilt jedoch meinen Eltern und meiner Familie für ihr Verständnis, Geduld und Förderung.

4. ERGEBNISSE

4.1 Die Kopfkapsel

4.1.1 Das Außenskelet

Die gesamte Kopfkapsel (Cr) von *Oniscigaster* ist, verglichen mit anderen Ephemeropterenlarven, außergewöhnlich stark sklerotisiert. Der Kopf wird orthognath getragen. Von vorne betrachtet erscheint der Kopf verhältnismäßig breit, im Umriß wirkt der massige Kopf dadurch fast quadratisch (Abb.1, 3). Seine größte Breite besitzt er jedoch auf Höhe der hinteren Mandibelgelenke, da die hinteren Winkel der Gena (Ge) lateral verbreitert erscheinen. Die aus der Wölbung der Kopfkapsel prominent vorragenden, hochovalen Komplexaugen (Au) sind gut ausgebildet. Sie liegen in der oberen Hälfte der Kopfseiten und sind dorsomedian gut voneinander getrennt. Umgeben werden die Komplexaugen von einem sklerotisierten Versteifungsring, dem Ocularsklerit (Osc). In der Frontalregion (Fr) liegt oberhalb der Antennenbasen jeweils ein lateraler Ocellus (Ocl) vor dem Komplexauge. Ventrocranial der lateralen Ocelli und etwas unterhalb der Antennen liegt ein unpaarer Ocellus (Ocm) in der Medianen. Die drei Ocellen bilden so annähernd die Ecken eines gedachten gleichseitigen Dreiecks (Abb.3). Die lateralen Ocellen und die Antennen werden durch zwei prominente Carinae laterales (Crl), die sich bogenförmig vom Vertex (Vtx) bis zur Frons erstrecken, von medial her überdacht. Am Vertex liegen beide Carinae eng aneinandergerückt zwischen den Komplexaugen in der Medianen. Von dort divergieren sie rasch ventrolateral bis auf Antennenhöhe, um im weiteren Verlauf nach ventral wieder leicht zu konvergieren (Abb.1, 3). Dabei stellen die Carinae laterales die seitliche Randbegrenzung einer gegenüber dem umgebenden Bereich des Cranium tafelförmigen Erhebung der zentralen Frons-Partie dar. Dadurch sind die lateralen Ocellen von vorne betrachtet nur partiell sichtbar, die Antennenbasen von vorne sogar völlig verdeckt. Die Basis der Antennen wird jeweils von einem ringförmigen Antennalsklerit umgeben.

Das Cranium ist arm an Nähten, so daß eine scharfe Abgrenzung der Kopfregionen oft nicht möglich ist. Im Gegensatz zu den prominenten Carinae laterales ist die Epicranialnaht unauffällig und nur im Mazerat deutlich zu erkennen (Abb.3). Sie ist unpigmentiert und führt als Coronalnaht (CN) in der Medianen über den Vertex. Sie verläuft dabei zwischen den Carinae laterales. Unmittelbar ventral der Stelle, an der die Carinae laterales divergieren, gabelt sich die Coronalnaht mit einem Winkel von ca. 100° in die beiden kurzen Frontalnähte (FN), welche die Grenze zwischen Vertex und Frons markieren. Die Frontalnähte laufen ventrolateral auf die lateralen Ocellen zu und überkreuzen dabei die Carinae laterales.

Von der Seite betrachtet (Abb.2, 4) fällt zunächst der für die Art charakteristische, aufgeworfene Postclypeus (Pcl) auf, der zusätzlich in der Medianen durch eine dorsoventral verlaufende Carina medialis (Crm) gekielt ist ("clypeal beak" *sensu* MCLEAN 1967). Die Carina medialis liegt mit ihrem dorsalen Ende in etwa auf der Höhe des Frontalganglion und markiert dadurch von außen die sonst nicht gesondert durch eine Naht gekennzeichnete Grenze zwischen Frons und Postclypeus.

Mit ihrem ventralen Ende trifft die Carina medialis im rechten Winkel auf eine umlaufende Kopfnaht (KN), welche frontal die Grenze zwischen Post- und Anteclypeus (Acl) markiert (Abb.4). Distal dieser Kopfnaht knickt das Cranium an den Kopfseiten nach innen um. Die umlaufende Kopfnaht markiert so gleichzeitig den ventralen Kopfseiten-

rand (Abb.2). Sie ist innen jedoch nicht zu einer Leiste verstärkt, sondern markiert lediglich die ventrale Knickung des Cranium. Letzteres bildet frontad einen breit rechteckigen Anteclypeus aus. Der Anteclypeus fluchtet caudad in einem Winkel von ca. 45° zur Senkrechten.

Distal des Anteclypeus schließt sich das Labrum (Lbr) an, dessen Vorderrand an den Seiten abgerundet und medial leicht eingebuchtet ist. Der Labralsklerit biegt sich hier bis auf die Unterseite des Labrumvorderrandes um. Der Rand des Labrum ist umlaufend von einer Reihe derber, leicht abgeplatteter Haare besetzt (Abb.5).

Caudal des Clypeus steigt der laterale Kopftrand in den vorderen zwei Dritteln der Kopfseite in einem Winkel von etwa 50° an. Im letzten Drittel der Kopfseite biegt die umlaufende Kopfnahrt wieder um und verläuft bis zum Kopfhinterrand parallel zur Körperlängsachse. Die umlaufende Kopfnahrt bildet so den äußerlich sichtbaren ventralen Abschluß der Kopfseite. Doch das Cranium ist in den vorderen beiden Dritteln der Kopfseiten distal der umlaufenden Kopfnahrt lediglich nach innen eingeschlagen und bildet dort einen von außen nicht einsehbaren, wohl sklerotisierten Streifen (Ge_i) aus. Dieser ist anterior breit angelegt, verliert sich jedoch im hinteren Drittel der Kopfseite. Medial geht der umgeschlagene Kopfseitenrand in die vorderen Tentorialarme über (Abb.6, 7). In der Außenansicht ist also weder die vordere Tentorialgrube noch ein in der Nähe befindliches vorderes Mandibelgelenk zu sehen.

Die Mundwerkzeuge liegen in orthognather Haltung und nehmen fast die Hälfte der Gesamthöhe des Kopfes an Raum ein. Den äußerlich sichtbaren hinteren Abschluß der Kopfkapsel bildet die Occipitalnaht (OccN), die sich quer über den Kopf bis an dessen Ventralrand erstreckt (Abb.7). Der Kopf ist sehr eng an das Pronotum angeschlossen, so daß eine weitergehende Ansicht von caudal nur bei exartikuliertem Kopf erfolgen kann: Das Occiput (Occ) geht lateroventral nahtlos in die Postgena (Pg) über, welche gegenüber dem Occiput leicht erweitert ist. Das Occiput ("occipital arch" *sensu* SNODGRASS 1935) gleicht einem schräg nach innen gestellten, halbkreisförmigen Streifen, dessen äußerer hinterer Rand durch die Occipitalnaht und dessen innerer vorderer Rand durch die Postoccipitalnaht (PoccN) markiert wird. Das Pronotum legt sich teleskopartig von medial dem Occiput eng an, so daß der Vorderrand des Pronotum cranial der Occipitalleiste zu liegen kommt. Von caudal betrachtet wird deutlich, daß die Occipitalleiste das Pronotum deutlich überwölbt.

Das Foramen magnum (For) wird dorsal und lateral durch die Postoccipitalleiste begrenzt. Das Postocciput ist nur schwach ausgeprägt und wird, abgesehen von der Postoccipitalleiste selbst, lediglich durch zwei laterodorsale, sklerotisierte Sehnenplatten repräsentiert, die in natürlicher Lage umgeschlagen dem Occiput von posterior aufliegen und in die membranöse Nackenhaut übergehen (Abb.7). Das ventrolaterale Ende der Postoccipitalleiste wird durch die hintere Tentorialgrube (hTg) markiert, die Einstülpungsstelle für die hinteren Tentorialarme. Diese begrenzen das pantotreme Foramen magnum von ventral. Dorsal der hinteren Tentorialgrube ist in die Membran der Nackenhaut ein Laterocervicale eingelagert, an welchem cervicocraniale Muskeln entspringen.

Die Postgena ist an ihrem ventralen Rand zweifach eingebuchtet. An der lateralen Einbuchtung findet sich die Gelenkgrube des primären Mandibelgelenkes (hMdGg), medial davon gelenkt die Postgena durch eine weitere Einbuchtung (MxGg), die sich etwa unterhalb der hinteren Tentorialgrube befindet, mit dem Proxicardo der Maxille (Abb.7). Ventromedial der Postgena ist die Kopfkapsel nicht sklerotisiert, ein Hypostom ist also nicht ausgebildet. Das Labium (Lb) ist ventral der hinteren Tentorialarme lediglich

membranös aufgehängt (vgl. auch Abb.114). Die Kopfkapsel ist bei vielen der untersuchten Exemplare mit Diatomeen besiedelt, die sich an der Cuticula festgeheftet haben.

4.1.2 Innenskelet

4.1.2.1 Tentorium

Das Tentorium ist bei *Oniscigaster* das wichtigste innere Verstärkungselement der Kopfkapsel und bietet zugleich Ursprungsfläche für verschiedene Muskeln der Kopfgliedmaßen sowie des Darmes. Die vorderen Tentorialgruben (VTG) sind äußerlich nicht sichtbar. Sie befinden sich am distalen Rand der nach innen umgeschlagenen Kopfseitenwand (Ge_i) und sind erst nach dem Entfernen der Mundwerkzeuge einer Betrachtung von caudal zugänglich (Abb.7, 8). Vom Clypeus deutlich nach caudal abgerückt setzt sich der mittlere Teil der nach innen umgeschlagene Kopfseitenrand in die vorderen Tentorialarme (VTA) fort (Abb.6, 7). Zumindest in ihrer jeweiligen lateralen Hälfte liegen die vorderen Tentorialarme wie auch der nach innen umgeschlagene Kopfseitenrand in einem Winkel von ca. 50° zur Frontalebene geneigt. Dadurch kommt die Vorderkante des vorderen Tentorialarmes ventral der Hinterkante zu liegen. In ihrer medialen Hälfte sind die vorderen Tentorialarme allerdings leicht verdreht, so daß dort beide Kanten ungefähr übereinander zu liegen kommen. Zusätzlich sind die vorderen Tentorialarme an ihrer Vorderseite u-förmig gerinnt, so daß von vorne betrachtet der Eindruck zweier nach vorne offener Tröge bzw. Halbröhren entsteht, die mediad verflacht und miteinander verschmolzen sind (Abb.6, 12, 15, 29). So besitzen die vorderen Tentorialarme jeweils eine konvexe und eine konkave Seite. Der trogförmige Hohlraum der konkaven Seite ist gänzlich mit eingelagertem Fettgewebe ausgefüllt. Schließlich konvergieren die beiden vorderen Tentorialarme noch jeweils zur Mitte hin, so daß sie nach medial zu schlanker werden.

Zur Mitte hin verbreitern sich die vorderen Tentorialarme wieder und geben jeweils einen schmalen dorsalen Tentorialarm (dTA) ab (Abb.6, 7), der dorsolaterad nach vorne zieht und sich dabei plattenartig verbreitert (Abb.12). Der dorsale Tentorialarm ist lateral der Antennalnaht mittels Tonofibrillen am Cranium befestigt. Äußerlich läßt sich am Mazerat die Anheftungsstelle als Macula tentorii feststellen. An dem dorsalen Tentorialarm nehmen manche Antennenmuskeln sowie ein ventraler Mandibelabduktor ihren Ursprung (Abb.12, 13).

Schließlich ist fast auf der gesamten Breite der vorderen Tentorialarme deren ventrocaudale Wand auf halber Höhe zu einer dünnen Sehnenplatte (Spl) ausgezogen. Beide Seiten dieser Sehnenplatte bieten den ventralen Mandibeladduktoren eine geräumige Ursprungsfläche (Abb.6, 7, 13).

Im histologischen Schnittbild wird deutlich, daß der vordere Tentorialarm nicht gleichmäßig sklerotisiert ist, sondern daß der gesamte sklerotisierte Teil lediglich von der anterioren, konkaven Seite des Tentorialarmes gestellt wird (Abb.13, 15). Die posteriore, konvexe Seite des Tentorialarmes ist einzig durch eine dünne Membran gekennzeichnet. Das dazwischenliegende Lumen des Tentorialarmes ist dünn, aber dennoch deutlich erkennbar. Am seitlichen Übergang des vorderen Tentorialarmes zur nach innen umgeschlagenen Kopfseitenwand ist die schlitzförmige vordere Tentorialgrube daher nur schwer auszumachen, weil deren hintere Begrenzung ebenfalls nur durch eine Membran

gekennzeichnet ist. Die vordere Tentorialgrube liegt also am ventromedialen Ende des nach innen eingeschlagenen Cranium (Abb.8).

Die vorderen Tentorialarme setzen sich in ein aufgebogenes, v-förmiges Corporotentorium (Ct) fort, das in der Medianen nach caudal verläuft und schließlich etwa im rechten Winkel auf die hinteren Tentorialarme trifft (Abb.6, 7). Das Corporotentorium ist fest an die hinteren Tentorialarme angeschmolzen. Die hinteren Tentorialarme (hTA) erstrecken sich als massive, leistenförmige Querverstrebung zwischen den Postgenae. Die hinteren Tentorialgruben (hTG) befinden sich an den ventralen Enden der Postoccipitalnaht (PoccN, Abb.7). Ähnlich wie bei den vorderen Tentorialgruben wird auch hier deren hintere Begrenzung lediglich durch eine Membran gekennzeichnet und ist daher unauffällig. Unmittelbar medial der hinteren Tentorialgrube ist der hintere Tentorialarm jederseits ventral zu einem langen, distal immer dünner werdenden Zapfen, der Trabecula tentorii (Tt), ausgezogen (Abb.6, 7). Hier nehmen vor allem Muskeln des Labium ihren Ursprung.

4.1.2.2 Processus paratentorialis

Unmittelbar ventrolateral der Tentorialgrube ist das Cranium etwa auf Höhe des Vorderrandes des vorderen Tentorialarmes ventrad zu einem flächigen Fortsatz ausgezogen, dessen ventrale Kante eine stark sklerotisierte, walzenförmige Leiste bildet (Abb.7, 8, 28, 29, 40). Dieser Fortsatz wird im folgenden als *Processus paratentorialis* (Pp) bezeichnet, da er sich zwar am Rande der Tentorialgrube befindet, jedoch nicht wie das eigentliche Tentorium zum invaginierten Teil des Exoskelet zählt (Abb.8). Der Processus paratentorialis sitzt der basalen, an dieser Stelle leicht eingebuchteten und sklerotisierten Außenkante der Mandibel (skMdR) auf bzw. lagert sich dieser von dorsomedial an und bildet eine im folgenden als Paratentorialgelenk (PTG) bezeichnete craniomandibuläre Gelenkung (Abb.28-30, 32, 33, 40).

Der ventrale Rand des Processus paratentorialis steht leicht schräg zur Parasagittalen und zur Horizontalen, so daß sich sein Vorderende laterodorsal des hinteren Endes befindet. Der Proc. paratentorialis schlägt nach anterior um und geht in die sklerotisierte, wulstig verstärkte Kante der nach innen umgeschlagenen Kopfseitenwand über (Abb.8). Der verstärkte Rand der Kopfseitenwand (skKr) verläuft anterior der Umschlagstelle winkelig nach lateral und senkt sich gleichzeitig nach vorne ab (Abb.7). Die Kante kommt in einer von der Mandibel gebildeten Hohlkehle (MR) zu liegen und bildet dort eine weitere Artikulation mit der Mandibel, das Rinnengelenk (RG, Abb.30).

Beide Gelenkzonen liegen räumlich eng benachbart, stellen eine funktionelle Einheit dar und werden im folgenden als *anteriorer Artikulationskomplex der Mandibel* (aAK) bezeichnet (Abb.30). Die Funktionsweise des anterioren Artikulationskomplexes soll im Zusammenhang mit der Mandibel besprochen werden.

4.2 Die Antenne

Die relativ kurzen Antennen (Ant) werden für gewöhnlich nach ventral und leicht nach vorne gestreckt getragen (Abb.1, 2). Die basale Hälfte der Antennen wird dadurch von vorne durch die clypeofrontale Ausbuchtung verdeckt, welche die Antenne leicht überwölbt. Die mir vorliegenden Exuvien des letzten Larvenstadiums besitzen Antennen mit maximal 11 Gliedern. Die einzelnen Antennenglieder besitzen eine zylindrische Form und sind distad leicht erweitert. Die einzelnen Fühlerglieder sind weder behaart noch beborstet. Der Scapus (Sca) ist sehr kurz. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, daß der Scapus etwa zur Hälfte seiner Länge in die Membran des Antennenringes eingelassen ist. Eine spezifische Gelenkung zwischen Scapus und Cranium ist nicht vorhanden, eine solche fehlt ebenso zwischen Scapus und Pedicellus (Ped). Der Pedicellus besitzt etwa den selben Durchmesser wie der Scapus, ist aber etwa doppelt so lang. Die sich anschließende Fühlergeißel ist merklich dünner als die beiden ersten Fühlerglieder und verjüngt sich gleichmäßig nach distal. Eine Antennalampulle oder ein Diaphragma konnte nicht nachgewiesen werden.

4.2.1 Muskulatur der Antenne

Die Antenne wird durch vier Muskeln rotiert, die von ihren Ursprüngen am hinteren Tentorialarm bzw. am oberen Tentorialarm eng benachbart gemeinsam zur Antenne ziehen (Abb.12, 13, 35-43):

M1 (*M. tentorio-scapalis mediodorsalis*):

Dieser schwache Muskel entspringt kurz vor dem dorsalen Ende des dorsalen Tentorialarmes auf dessen medialer Seite. Von dort zieht er dorsal des M 4 mediocraniad zu seiner Insertion am mediodorsalen proximalen Scapusrand. M 1 wirkt als Adduktor und gemeinsam mit M 2 als Levator der Antenne.

M2 (*M. tentorio-scapalis laterodorsalis*):

Von seinem gemeinsamen Ursprung mit M 3 an der medialen Vorderseite der hinteren Tentorialbrücke zieht dieser Muskel laterocraniad, bis er sich dorsal der Insertio des tentorialen Mandibelabduktor von lateral dem oberen Tentorialarm anlegt. Im weiteren Verlauf nach cranial umläuft M 2 den unteren Rand des dorsalen Tentorialarmes, bis er dieselbe Höhe auf der medialen Seite erreicht hat. Ab dieser Umlenkung verläuft der Muskel medial des oberen Tentorialarmes und lateral der übrigen Antennenmuskeln in mediocranialer Richtung bis zu seiner Insertio am laterodorsalen proximalen Scapusrand. M 2 wirkt als Abduktor und gemeinsam mit M 1 als Levator der Antenne.

M3 (*M. tentorio-scapalis ventralis*):

Der kräftige Depressor der Antenne entspringt in der Medianen, unmittelbar medial des M 2, an der Vorderseite der hinteren Tentorialbrücke und zieht von dort laterocraniad. Dabei verläuft er an der medialen Seite des dorsalen Tentorialarmes bis zu seiner brei-

ten Insertion am basalen unteren Rand des Scapus. Der Muskel bleibt in seinem Verlauf stets medial von M 2 und M 4.

M4 (M. tentorio-pedicellaris ventralis):

Der Ursprung dieses Muskels liegt ventrocaudal der Origo von M 1 an der medialen Seite des dorsalen Tentorialarmes. Er zieht lateral von M 3 und medial von M 2 zwischen diesen Muskeln in anteromedialer Richtung. Im Bereich des basalen unteren Scapusrandes liegt er dem M 3 auf und durchzieht die Unterseite des Pedicellus längs bis zu seiner Insertion am ventralen Rand des ersten Geißelgliedes. Er wirkt als Depressor der Fühlergeißel.

4.2.2 Johnstonsches Organ

Das Johnstonsche Organ durchzieht den Pedicellus in Form zahlreicher, lateral angeordneter mononematischer Skolopidien, die ringförmig zwischen der Pedicellusbasis einerseits und der Membran zwischen Pedicellus und Basis des ersten Geißelgliedes andererseits ausgespannt sind.

4.2.3 Diskussion der Antenne

BITSCH (1963) beschreibt bei den Geißelantennen der Archaeognathen eine Vielzahl von Antennenmuskeln, die sich verschiedenen funktionellen Gruppen zuordnen lassen: Die Muskeln des Scapus entspringen alle am vorderen Tentorialarm: Die Mm. depressores scapi inserieren am proximalen ventralen Rand des Scapus, die Mm. flexores scapi inserieren an der lateralen Basis des Scapus, und die Mm. levatores scapi inserieren am dorsalen Rand des basalen Scapus-Rand. Die Muskelgruppen des Pedicellus entspringen alle am proximalen Rand des Pedicellus und inserieren am proximalen Rand des folgenden Gliedes, hierbei können ebenfalls je nach Ansatzstelle Mm. depressores, Mm. flexores, Mm. extensores und Mm. levatores antennae unterschieden werden. Bei Zygentomen bietet sich ein ähnliches Bild: CHAUDONNERET (1950) beschreibt fünf Rotatoren des Scapus bei *Thermobia*, die vornehmlich am proximalen lateralen und ventralen Rand des Scapus inserieren. Ihr Ursprung liegt entweder am vorderen oder oberen Tentorialarm.

Im Vergleich mit diesen basalen Vertretern der ectognathen Insekten erscheint die Antennalmuskulatur der Ephemeridenlarven reduziert: STRENGER (1970, 1975, 1979) beschreibt bei Vertetern der Ephemeroidea lediglich zwei Rotatoren der Antenne, die am vorderen oder oberen Tentorialarm entspringen und am medialen bzw. lateralen proximalen Scapus-Rand inserieren. Auch die von SCHÖNMANN (1981) untersuchte Lepthoplebiide *Lepeorus goyi* weist lediglich zwei Rotatoren des Scapus auf, die ebenfalls am vorderen Tentorialarm entspringen. Die Befunde von SCHÖNMANN (1981) an *Siphonurus* weisen jedoch darauf hin, daß im Grundplan der Ephemeroptera noch mehr Antennenmuskeln vorhanden sind. Wie *Oniscigaster* besitzt auch *Siphonurus* zusätzlich zu den beiden am vorderen Tentorium entspringenden Rotatoren einen dritten Muskel, der am hinteren Tentorialarm entspringt und von dort an den ventralen Scapus zieht. Auch die innere Muskulatur des Scapus ist nicht vollständig verloren gegangen:

bei *Oniscigaster* zieht M4 bis an den proximalen Rand des Pedicellus; ein guter Teil der Muskelfasern ist jedoch auch am proximalen Rand des Scapus verankert. Es kann also vermutet werden, daß auch bei M4 Teile eines inneren Scapasmuskels eingegangen sind. Ähnliche Verhältnisse berichtet STRENGER (1953) von *Ecdyonurus*, bei dem beide Rotatoren der Antenne am proximalen Ende des Pedicellus inserieren. Dies könnte ebenfalls das Resultat einer Verschmelzung der tentorio-scapalen Muskel mit innerer Scapus-Muskulatur sein. Denkbar wäre allerdings auch eine sekundäre Ausdehnung der tentorio-scapalen Muskulatur nach vorhergegangenem Verlust der inneren Scapasmuskulatur.

Insgesamt gesehen weist *Oniscigaster wakefieldi* bezüglich der Antennenmuskulatur relativ ursprüngliche Verhältnisse im Vergleich zu anderen bisher untersuchten Eintagsfliegen auf.

4.3 Labrum, Epipharynx und Pharynx

4.3.1 Labrum

Das breit rechteckig erscheinende Labrum (Lbr) dichtet das Cibarium (Cib) von anteroventral ab und ist beweglich mit dem Anteclypeus verbunden (Abb.1-6). Das Labrum ist auf der aboralen Seite durch die Cypeolabralnaht (CLN) vom Clypeus abgesetzt (Abb.6), auf der oralen Seite geht der labrale Epipharynx (Eph_L) nahtlos in den clypealen Epipharynx (Eph_C) über (Abb.9, 11). Lediglich die ventralen Tormaäste des Epipharynx kennzeichnen den Übergang. An den proximalen Seitenrändern des Labrum befinden sich die Einstülpungen der Tormae (To), die als endoskeletale Bildungen den clypealen Epipharynx versteifen und gleichzeitig als Muskelansatzstellen dienen (Abb.9, 11). Der Labralsklerit schlägt medial an der distalen Kante nach innen um und versteift so auch den distalen Rand des Epipharynx. Die distale und laterale Labrumkante ist mit einer Reihe derber Haare besetzt, deren Streichrichtung jeweils medioventral verläuft.

4.3.2. Muskulatur des Labrum

M5 (M. fronto-labralis):

Im unteren Drittel der Clypeofrontalplatte entspringt dieser paarige Muskel unmittelbar neben der Medianen ventral des mittleren Ocellus. Von dort zieht er medial an M9 vorbei ventrad und inseriert in der Mitte des basalen Labrumvorderrandes (Abb.12, 14, 35-41, 84). Der Muskel wirkt als Abduktor bzw. Levator des Labrum und gemeinsam mit M 6 als Labrumretraktor.

4.3.3 Epipharynx

Vom Seitenrand des Labrum ziehen die Tormae in etwa waagerechter Richtung quer über den clypealen Epipharynx mediad. Zwar gabeln sich beide Tormae in jeweils einen dorsalen und ventralen Ast auf, jedoch verlaufen die einzelnen Äste der beiden Kopfseiten jeweils asymmetrisch, so daß sich die Torma der rechten Kopfseite nicht mit der Torma der linken Kopfseite zur Deckung bringen läßt.

Der dorsale Ast der linken Torma läuft unverzweigt und leicht nach medial geneigt dorsad. An seinem dorsalen Ende inseriert der laterale Labrumretraktor M 6 der linken Kopfseite (Abb.11).

Der ventrale Ast der linken Torma zieht etwa waagrecht mediad, bis er sich unmittelbar vor der Medianen erneut in zwei kurze Äste gabelt, die bis zur Mitte ziehen und dort obliterieren.

Der dorsale Ast der rechten Torma verläuft etwa parallel zum contralateralen Ast leicht nach lateral geneigt dorsad. In seinem weiteren Verlauf teilt sich der dorsale Ast: der äußere Teil der Gabel setzt sich in derselben Richtung ein kurzes Stück weit fort. An seinem dorsalen Ende inseriert der laterale Labrumretraktor M 6 der rechten Kopfseite. Der innere Teil der Gabel läuft leicht nach ventral geneigt zur Mitte hin. Kurz vor dem asymmetrischen epipharyngealen Haarwulst läuft er unter Bildung einer weiteren, kurzen Verzweigung aus.

Der ventrale Ast der rechten Torma verläuft leicht nach dorsal geneigt zur Medianen hin und läuft kurz vor dem Ende in einer weiteren, kurzen Gabel aus.

Abgesehen von der Randbehaarung des Labrum ist auch der Epipharynx mit mehreren Haarfeldern und -reihen besetzt (Abb.9-11): am mediodistalen labralen Epipharynx findet sich auf jeder Seite ein quadratisches Haarfeld (Hf), das sich jeweils in einen paramedianen, nach dorsal verlaufenden Haarsaum fortsetzt. Die einzelnen Haare der beiden quadratischen Haarfelder sind jeweils in mediodorsaler Richtung ausgerichtet, die einzelnen Haare des sich dorsal anschließenden Streifens weisen dorsad.

Zwischen den Enden der beiden ventralen Tormaäste konvergieren die beiden Haarstreifen und laufen dorsal zusammen. In diesem Abschnitt sind die Haare zu derben, stärker sklerotisierten Borsten modifiziert. Auf der linken Seite des clypealen Epipharynx zieht eine Reihe langer Setae (Hr) dorsolateral bis auf die Höhe der Mundöffnung.

Räumlich separiert schließt sich dorsolateral auf der rechten Körperseite ein epipharyngealer Wulst (Hw) an, der mit zahlreichen feinen Haaren besetzt ist (Abb.9, 10, 11, 15, 40, 41). Dieser epipharyngeale Haarwulst zieht sich auf der rechten Seite des Epipharynx bis auf die Höhe der morphologischen Mundöffnung nach dorsal fort. Bei allen untersuchten Exemplaren ist dieser epipharyngeale Wulst passgenau zwischen die medialen Vorderränder der Molae eingeschoben (Abb.15). Am oberen Ende des Haarwulstes inseriert leicht aus der Parasagittalen nach rechts versetzt das asymmetrische Muskelpaar M11 an der Innenwand des Epipharynx (Abb.11, 12). Eine Kontraktion des rechten M11 führt wahrscheinlich zu einem Auftransport der zwischen den Molaren befindlichen Nahrung in Richtung Mundöffnung. Am ventralen Ende des Haarwulstes inseriert mit M8 ein weiterer Muskel. Eine Kontraktion des linken M11 gemeinsam mit M8 führt zum Einschleusen des epipharyngealen Haarwulstes zwischen die Molaren und damit dem Abdichten des Cibariums nach vorne. Dies mag einen eventuellen Verlust von Nahrungspartikeln verhindern (Abb.15).

Der gesamte clypeale Epipharynx ist -abgesehen von den Tormae- nur als dünne Membran ausgebildet. Diese legt sich von anterior und dorsal über die Partes molares der Mandibeln und verengt sich über diesen zur morphologischen Mundöffnung, die den Übergang zum geschlossenen Pharynx markiert, der von einer Muskelschicht, der Muscularis, umschlossen ist. Im parasagittalen Schnittbild wird deutlich, daß die Mundöffnung (MÖ) vor allem durch einen zungenförmigen Wulst der hinteren basalen Pharynxwand verengt wird (Abb.14, 40, 41). Von anterior liegt das Frontalganglion dem Verdauungskanal in Höhe der Mundöffnung auf und kennzeichnet so die äußerlich nicht scharf gekennzeichnete Grenze zwischen Clypeus und Frons (Abb.12, 14, 84).

Caudal der Mundöffnung senkt sich der Mundboden hinter den Partes molares der Mandibeln wieder und geht in den Hypopharynx über. Zu den Seiten hin setzt sich die epipharyngeale Membran anterior des vorderen Tentorialarmes bis in die umgeschlagene Kopfseitenwand fort und überdeckt so auch das Rinnengelenk der Mandibel (Abb.12, 30).

4.3.4 Muskulatur des Epipharynx

M6 (M. fronto-epipharyngealis):

Der paarige Muskel (Abb.11, 12, 35-39) entspringt ventrolateral des medianen Ocellus auf der Höhe des Frontalganglion, also etwa an der gedachten Grenze zwischen Frons und Postclypeus. Der Muskel erscheint im Querschnitt doppelt so stark wie M5 und zieht ventrad und leicht caudad zum proximalen Labrumhinterrand. Er inseriert dort mit einer längeren Sehne am labralen Epipharynx, und zwar medial der Epipharynx-Seitenkante am dorsalen Ende des dorsalen Torma-Astes. M6 adduziert das Labrum und wirkt gemeinsam mit M5 als Labrumretraktor.

M7 (M. labro-epipharyngealis 1):

Direkt ventral der Insertion von M5 entspringt der als Kompressor des Labrum wirkende, unpaare M7 (Abb.3). Er zieht leicht ansteigend caudad zu seiner medialen Insertion an der Membran des postclypealen Epipharynx (Abb.11, 15).

M8 (M. labro-epipharyngealis 2):

Ein weiterer unpaarer Muskel findet seinen Ursprung unterhalb des medialen basalen Labrumrandes direkt ventral des Ursprungs von M7 (Abb.3). Von dort zieht M8 laterad zum ventralen Ende des epipharyngealen Haarwulstes (Abb.11).

4.3.5 Pharynx

Das Stomodaeum (Stom) ist in einen Prae- und Postpharynx differenziert, ein Proventriculus ist nicht ausgebildet. Der Vorderpharynx erstreckt sich als schmaler Schlauch von der Mundöffnung bis etwa auf die Höhe der Schlundkonnective. Caudad des Schlundringes erweitert sich der Nahrungskanal moderat zum Hinterpharynx und geht bereits auf Höhe der hinteren Tentorialarme unter Ausbildung einer deutlichen Valvula cardiaca (VC) am Kopfe in das noch voluminösere Mesenteron über, welches fast das gesamte Foramen magnum ausfüllt (Abb.14, 35-43, 84, 87, 88, 98, 99).

4.3.6 Muskulatur des Pharynx

M9 (Mm. longitudinales stomodaei):

Die anteriore Seite des Vorderpharynx ist median etwas eingesenkt. In dieser Rinne verläuft eine dorsale Längsmuskelschicht (M9, Mm. longitudinales stomodaei) etwa von der Mundöffnung bis zu dem Beginn der Erweiterung des Nahrungskanals zum Hinterpharynx (Abb.37).

M10 (mm. anulares stomodaei):

Der gesamte Pharynx ist auf seiner ganzen Länge außerdem von einer Ringmuskelschicht (M10, Mm. anulares stomodaei) umgeben. Im Bereich des Vorderpharynx legt diese sich als äußere Muskellage über M9 (Abb.10, 37).

Das Stomodaeum ist weiterhin durch eine Reihe von Mm. suspensores, die gleichzeitig als Dilatatoren wirken, am Exoskelet aufgehängt (Abb.12, 31, 35-43):

M 11 (M. postclypeo-epipharyngealis):

Dieses Muskelpaar ist das vorderste, modifizierte Paar einer Reihe von dorsomedialen Dilatatoren des Cibarium (Mm. dilatatores cibarii) bzw. des Pharynx (Mm. dilatatores pharyngii). Zwar ist dieser Muskel paarig angelegt, jedoch ist M 11 der linken Kopfseite deutlich stärker als der entsprechende Muskel der contralateralen Seite ausgebildet (Abb.3, 12, 35-38). Weiterhin ist die gemeinsame epipharyngeale Insertio aus der Medianebene nach rechts verschoben. Beide Muskeln sitzen dadurch von anterior dem ebenfalls asymmetrisch liegenden epipharyngealen Haarwulst auf. Dieser wird dementsprechend bei einer beidseitigen Kontraktion von M 11 (wohl im Zusammenspiel mit M8) neben einer levatorischen Komponente insgesamt auch einen stärkeren Zug nach medial erfahren. Dadurch wird die epipharyngeale Falte zwischen die Kanten des rechten und linken Molars gedrückt und trägt so zu einer optimalen Abdichtung des Cibarium nach anterior bei.

Das Anheben des epipharyngealen Haarwulstes führt wahrscheinlich auch zu einem Weitertransport der zwischen den Molarflächen befindlichen Nahrung in Richtung der Mundöffnung.

M 12 – 14 (M. postclypeo-epipharyngealis 1-3):

Zwischen der Insertion von M 11 und dem Frontalganglion befinden sich die Insertionen dreier weiterer Muskelpaare, die als dorsale Dilatatoren des Cibarium wirken (Abb.3, 12, 35-37). Sie sind nur schwach ausgebildet und entspringen in einer paramedialen Längsreihe am Postclypeus.

M 15-16 (M. postclypeo-pharyngealis 1-2):

Dorsocaudal des Frontalganglion setzt sich die dorsale Dilatatorenreihe mit zwei weiteren Dilatatoren des Pharynx fort, die ebenfalls nur schwach ausgebildet sind. Auch diese entspringen am medialen Postclypeus (Abb.3, 12).

M 17 (M. vertico-pharyngealis):

Caudal des Supraoesophagealganglion und unmittelbar anterior der Mandibeladduktoren Mm 22 ist der Pharynx an einem etwas stärker ausgebildeten dorsalen Dilatatorenpaar aufgehängt, das von seinem Ursprung am Vertex ventromedial zur Insertion am dorsomedialen Pharynx zieht (Abb.31, 39).

M 18 (M. retractor anguli oris):

Am Übergang zwischen Epipharynx und Pharynx setzen lateral mit M18 und M19 zwei Muskelpaare an, von denen jeweils der Muskel der linken Kopfseite erheblich stärker als der entsprechende Muskel der rechten Seite ausgebildet ist (Abb. 11, 12, 35-39). M 18 hat seinen Ursprung dorsolateral der Origo von M 6 am Postclypeus und wirkt als Mundwinkelretraktor.

M 19 (M. geno-pharyngealis):

Dieser kräftige Muskel entspringt ventral der Antenne auf der Seite des Kopfes und zieht ebenfalls an den anterolateralen Mundwinkel (Abb.11, 12). Wie M 18 setzt auch dieser Muskel wohl getrennt von der sklerotisierten Basis des Hypopharynx an.

M 20 (M. tentorio-pharyngealis lateralis):

Dieser Muskel entspringt ventral der Antennenmuskeln am dorsalen Tentorialarm. Von dort zieht er medial und inseriert hinter dem Schlundkonnektiv lateral am Pharynx. Er wirkt als lateraler Pharynxdilator (Abb.31).

M 21 (Mm. tentorio-pharyngeales laterales):

Auf der dorsalen Seite des Corporotentorium entspringt hintereinander eine Reihe von mehr oder weniger gut abgrenzbaren, dünnen Muskelbündeln, die als ventrale Dilatoren des Pharynx wirken (Abb.14, 42). Vom Corporotentorium aus laufen diese Muskelstränge übereinander nach anterior zum Vorderpharynx und inserieren in einer Längsreihe an dessen Hinterseite. Das unterste dieser Muskelbündel inseriert auf der Höhe der Mundöffnung und wirkt als Dilator der Mundöffnung.

4.3.7 Diskussion des Labrum, Epipharynx und Pharynx

Das Labrum von *O. wakefieldi* dichtet das Cibarium von anterior ab und ist gleichzeitig auch aktiv am Weitertransport der Nahrung beteiligt. Der Strich der epipharyngealen Haarfelder, welche sich an der Rückwand des Labrum befinden, weist nach mediodorsal. Bei einer Retraktion des Labrum durch M5 oder besonders M6 unterstützt dies sicherlich einen Weitertransport der sich im Cibarium befindlichen Nahrung in den Pharynx.

Besonderer Bedeutung beim Abdichten des Mundraumes nach anterior kommt den beiden epipharyngealen Haarsäumen zu, die sich am clypealen Epipharynx in Höhe der Molaren befinden. Diese beiden epipharyngealen Borstenreihen sind unterschiedlich stark ausgebildet und asymmetrisch zueinander gebaut. Der Haarsaum der linken Seite legt sich bei Mandibelschluß von anterior an die anteriore Kante der molaren Chitinreihen an und streift unter Umständen bei Retraktion des Labium anhängende Nahrungspartikel nach oben ab. Der Haarsaum der linken Seite ist jedoch nicht aktiv durch einen gesonderten Muskel beweglich, so daß seine primäre Aufgabe wohl in der Abdichtung des linken Molaren nach anterior zu sehen ist.

Der Haarsaum der rechten Seite ist ungleich größer und bedeckt eine Falte des Epipharynx, welche sich bei leicht geöffneten Mandibeln passgenau zwischen die schräg ver-

laufenden anterioren Kanten der Molae legt. Er minimiert auf diese Weise den Verlust der auf den Molaren befindlichen Nahrung und kann durch den vergrößerten M11 sowie M8 aktiv und vom übrigen Labrum gesondert bewegt werden. Durch Zug des linken, vergrößerten M11 im Verbund mit M8 kann die epipharyngeale Falte zungenartig zwischen die Molaren geschoben werden und so aktiv die Verteilung der akkumulierten Nahrung beeinflussen bzw. für deren Weitertransport nach dorsal sorgen. Der M11 der rechten Seite wirkt entsprechend als Antagonist und bewirkt den Rückzug der epipharyngealen Falte aus dem molaren Zwischenraum.

Die beiden Retraktorenpaare des Mundwinkels, M18 und M19, sind bei manchen der untersuchten Exemplare ebenfalls unterschiedlich dick ausgebildet. Beim Retrahieren der Mundwinkel wird bei diesen Tieren wohl ein verstärkter Zug auf den linken Mundwinkel ausgeübt. Dies mag mit der asymmetrischen Ausbildung und Lage der Mandibel-Molaren zusammenhängen: Die Molarflächen liegen nicht in der Sagittalebene, sondern verlaufen schräg von rechts vorne nach links hinten. Die posterioren Kanten der Molaren sind also etwas auf die linke Kopfseite hin versetzt, so daß der Nahrungsfluß unter Umständen auch vornehmlich auf die linke Seite des Pharynx gerichtet ist.

Die muskuläre Ausstattung des Cibarium und der damit assoziierten Strukturen entspricht ansonsten weitestgehend den Verhältnissen bei pterygoten Insekten.

4.4 Die Mandibel von *Oniscigaster wakefieldi*

4.4.1 Äußere Morphologie der Mandibel

Die Mandibel (Md) von *O. wakefieldi* ist stark sklerotisiert und voluminös, so daß sie unter allen Mundgliedmaßen den größten Raum einnimmt. Auf den ersten Blick ähnelt sie einer Orthopteren-Mandibel, bei genauerer Betrachtung jedoch fällt von außen die von caudal nach frontal abfallende basale Seitenkante auf (Abb.2, 4). Weiterhin ist die vordere Mandibelgelenkung gar nicht sichtbar, das hintere Mandibelgelenk ist nur teilweise von lateral einsehbar (Abb.4). Die Mandibel ist an ihrer frontolateralen Kante scharf nach medial eingeknickt, und ihre Vorderseite verläuft parallel zum Epipharynx. An ihrem frontomedialen Ende trägt jede der beiden Mandibeln -von ventrocaudal nach dorsofrontal verlaufend- jeweils zwei mehrspitzige Incisivi (Inc), eine tief gespaltene Prostheta (Pst) sowie eine Pars molaris (Mo) (Abb.16-18). Da wie erwähnt die Mandibelvorderseite dem ventrocaudad geneigten Clypeolabalkomplex parallel aufliegt, befinden sich also die Partes molares anterior der Incisivi. Die Mandibeln der beiden Kopfseiten sind nicht bilateralsymmetrisch zueinander gebaut, insbesondere die Molaranteile sind unterschiedlich ausgebildet (Abb.19, 20). Die Mandibel ist auf ihrer basalen Innenseite ausgeschnitten, so daß ihre innerere Basalkante tiefer als die äußere verläuft. Hinter der Mola liegt der tiefste Punkt des Basalrandes, an dem sich die Einstülpungsstelle für das craniale Adduktor-Apodem (Ap25) befindet.

Der untere Incisivus der linken Mandibel (Abb.16-18, 22) ragt in horizontaler Richtung nach medial. Seine Vorderkante liegt etwas höher als seine Hinterkante, dazwischen ist er leicht konkav eingebuchtet und mit Längsrinnen versehen. Er mündet in eine subapikale und drei apikale, gerundete Spitzen, die dunkel gefärbt und sehr stark sklerotisiert sind. Die beiden innersten Spitzen sind zugleich die längsten Spitzen des unteren Incisivus. Etwas proximal der innersten Spitze befindet sich an der Innenkante eine kurze Längsreihe von Macrotrichien.

Der obere Incisivus der linken Mandibel ist leicht schräg nach mediodorsal geneigt. Er läuft ebenfalls in eine subapikale und drei etwa gleichlange apikale Spitzen aus. Die subapikale Spitze markiert gleichzeitig einen dorsalen Einschnitt im oberen Incisivus. Eine Längsrinne, wie sie beim unteren Incisivus vorhanden ist, läßt sich jedoch nicht ausmachen. Allerdings sind sowohl Vorder- als auch Rückseite des oberen Incisivus mit einer subapikalen Längsreihe aus Macrotrichien besetzt.

Die Incisivi der rechten Mandibel sind ähnlich gebaut, jedoch fehlt beiden Incisivi die subapikale Spitze. Der obere Incisivus läuft lediglich in zwei apikale Spitzen aus. Die subapikalen Macrotrichien-Längsreihen entsprechen denen der contralateralen Seite. Bei maximalem Schluß der Mandibeln greifen die drei apikalen Spitzen des rechten unteren Incisivus in die dorsale Längsrinne des linken unteren Incisivus. Entsprechend kommt auch der obere Incisivus der rechten Mandibel dorsal des oberen Incisivus der linken Mandibel zu liegen. Dabei enden die Spitzen der rechten Incisivi medial jeweils an der durch die subapikale Spitze des entsprechenden linken Incisivus gebildeten Kante. Der obere Incisivus beider Mandibeln besitzt wie die Prostheken jeweils an der Basis eine elastische Zone der Kutikula, so daß er sich passiv nach dorsal bewegen läßt (Abb.22, s. Pfeile).

Die Prostheka (Pst), gelegentlich auch als *Lacinia mobilis* bezeichnet, ist ein borstenartiger, zweigeteilter Anhang der Mandibel, der sich dorsal der Basis des oberen Incisivus befindet. Wie der dorsale Incisivus ist auch die Prostheka gegenüber dem Rest der Mandibel passiv beweglich (Abb.22). Die Prostheka ist nicht mit Muskeln versehen.

Die kurze gemeinsame Basis der Prostheka entspringt nach ventromedial gerichtet, biegt alsbald nach dorsal um und läuft dann in zwei besenartige Fortsätze aus. Diese distalen Abschnitte weisen nach dorsomedial und sind aus zahlreichen langen Borsten zusammengesetzt, die in dem gemeinsamen basalen Abschnitt zusammenlaufen.

Im rasterelektronenoptischen Bild scheint die Prostheka der medialen Mandibelkante anzuliegen, dies ist jedoch ein durch die zuvor erfolgte Trocknung bedingtes Artefakt. In den feucht konservierten Exemplaren wird deutlich, daß die Prostheka in geschwungenem Bogen und deutlich von der medialen Mandibelkante abgesetzt nach dorsal gerichtet ist.

Die rechte Prostheka ist ähnlich wie die linke strukturiert, lediglich deren ventraler Teil ist etwas kürzer als bei ihrem linken Pendant.

Im histologischen Schnittbild (Abb.25) wird kenntlich, daß jede einzelne Borste der Prostheka eine eigene sensorische Ableitung besitzt, die sich zu einem voluminösen Nerven vereinigen, welcher sich dem N. mandibularis anschließt. Es handelt sich also bei der Prostheka um ein Zusammenschluß aus zahlreichen, aus echten Setae abzuleitenden Sinneshaaren. Die Prosthekae legen sich bei adduzierten Mandibeln von ventral eng an die ventralen Kanten der Superlinguae des Hypopharynx an (Abb.24, 87, 88).

Die Molarfläche der linken Mandibel (Abb.20) ist mediocaudad gerichtet, leicht eingebuchtet und besitzt in der Aufsicht einen etwa quadratischen Umriß. Die Molarfläche wird an ihrem ventralen wie auch medialen inneren Rand von einem breiten Bürstensaum begrenzt. Die Molarfläche selbst ist in mehrere von dorsomedial nach ventrolateral verlaufende Leisten untergliedert. Die äußere Leiste, welche die Molarfläche nach dorsolateral begrenzt, erscheint als massive kutikuläre Erhebung von ca. 20 µm Breite, die nicht besonders konturiert ist. Nach medial folgen elf weitere kutikuläre Leisten, die zunehmend schmaler werden. Die Leisten sind auf ihrer lateralen Längsseite jeweils mit

einer Reihe kammartiger Zinken versehen. Im histologischen Schnittbild (Abb.15) wie auch in der rasterelektronenoptischen Frontalansicht (Abb.21) ist deutlich zu erkennen, daß die Zinken nur an der Oberfläche der Leisten ausgebildet sind. Darunter weiten sich die Abstände zwischen den einzelnen Leisten, so daß es zur Bildung von u-förmigen Längsrinnen kommt. Zum dorsalen Rand hin werden die kammartigen Strukturen immer undeutlicher und schließlich obsolet, da die Molarleisten dort insgesamt zu Borstenbüschel aufgelöst sind. Im mikroskopischen Schnitt erweist sich, daß die Molarleisten nicht wie die sonstige Kutikula rötlich angefärbt sind, sondern einen gelblichen Farbton besitzen (Abb.15). Die Vermutung, daß es sich bei den Molarleisten um elastische Strukturen handelt, kann durch vorsichtiges Bestreichen der Molarleisten mit einer Pinzette, bei dem sich die Leisten als sehr nachgiebig erweisen, bestätigt werden. Die Molarfläche der rechten Mandibel (Abb.19) weist nach frontomedial. Sie ist von kahnförmigem Umriß, ebenfalls leicht eingebuchtet und läuft nach dorsomedial in einer beborsteten Spitze aus. Wie die Molarfläche der contralateralen Seite weist sie dreizehn Leisten auf, die an ihren nach medial gerichteten Seitenkanten ebenfalls durch kammartige Zinken skulpturiert sind. Lediglich die äußerste Leiste, welche die Molarfläche nach ventrolateral begrenzt, ist ähnlich wie die begrenzende dorsolaterale Leiste der linken Mandibel glatt, nicht konturiert und doppelt so breit wie jeweils eine der übrigen Leisten. Zum medialen Rand der Molarfläche wird die zinkenförmige Konturierung der Leistenoberfläche obsolet. Die gesamte Breite der Molarleisten erscheint dort zu kutikulären Büscheln aufgelöst. Zusätzlich wird die mediale Längsseite des rechten Molaren von einem Haarsaum begrenzt, der besonders nach ventral zu augenfällig wird. Deutlich getrennt hiervon verläuft in ventraler Verlängerung des lateralen Molarrandes ein weiteres Borstenfeld, welches aus relativ kurzen und derben Macrotrichien gebildet wird. Beide Borstenfelder laufen ventral aufeinander zu, ohne jedoch an ihren ventralen Rändern zusammenzustoßen.

Ein drittes Borstenfeld befindet sich etwas lateral der Molarfläche auf dem Rücken des Mandibelkörpers. Es besteht aus großen, borstenförmigen Setae, die locker verteilt und wie die beborstete Molarenspitze schräg nach dorsomedial gerichtet sind.

In natürlicher Stellung ragt bei adduzierten Mandibeln die rechte dorsale Molarenspitze dorsal über die linke Molarfläche hinaus und weist schräg dorsad in Richtung der Mundöffnung (Abb.31). Im histologischen Querschnitt ist deutlich zu erkennen, daß die nach ventral weisenden Zinken der Mandibelleisten der rechten Molarfläche denen der nach dorsal weisenden Zinken der linken Mandibelleisten gegenläufig sind (Abb.15). Ebenso gegenläufig verhalten sich die verdickten Randleisten der Molarflächen beider Seiten, so daß diese die aufeinandergepressten Mandibelflächen von dorsal bzw. ventral begrenzen.

Eine Mandibeldrüse konnte nicht festgestellt werden.

4.4.2 Artikulationspunkte der Mandibel

Das hintere Mandibelgelenk (hMdG) wird wie bei allen dicondylen Insekten zwischen einem mandibulären Condylus und einer cranialen Gelenkpfanne gebildet, bei *O. wakefieldi* zwischen dem basalen lateroposterioren Mandibelwinkel einerseits und der Postgena andererseits (Abb.3, 7, 87). Die Mandibel ist an ihrer Rückwand seitlich sokkelartig erhöht und weist proximal einen langen walzenförmigen Condylus (hC) auf, der etwa in einem Winkel von ungefähr 55° schräg zur Transversalebene liegt (Abb.17, 34).

Die Walze liegt auch etwas schräg zur Horizontalebene und steigt mediad leicht an, so daß ihr mediales Ende nicht nur anterior, sondern auch etwas dorsal des lateralen Endes zu liegen kommt. Die mediale Oberseite des Condylus ist auf ihrer gesamten Länge dunkel gefärbt, was auf eine starke Sklerotisierung dieser Region hinweist.

Die craniale Gelenkgrube (hMdGg) liegt in der Transversalebene und wird von der ventralen Kante der Postgena gebildet (Abb.7). Diese ist mediodorsad eingekerbt, so daß die Gelenkfläche nach innen zu ansteigt. Die mediale und laterale Begrenzung der Einkerbung ist noch stärker sklerotisiert als die Gelenkgrube selbst.

Der walzenförmige Condylus der Mandibel liegt also nicht in der gleichen Ebene wie die craniale Gelenkgrube, sondern liegt ihr unter Bildung eines spitzen Winkels auf, so daß sich lediglich der zentrale Teil der Gelenkwalze in der cranialen Einkerbung der Postgena befindet. Im fixierten Tier liegt das laterale Ende der Gelenkwalze hinter, das mediale Ende dagegen vor der cranialen Gelenkgrube. Da der Prothorax auf ganzer Breite in die Kopfkapsel eingelassen ist, läßt sich am artikulierten Kopf lediglich das laterale Ende der Gelenkwalze beobachten.

Gar nicht einsehbar von außen ist der aus zwei distinkten Artikulationszonen bestehende Komplex der vorderen Mandibelgelenkung. Dieser vordere Artikulationskomplex (aAK) wird durch die Kopfseitenwand verdeckt, die sich von dorsolateral über die vordere Hälfte der lateralen Mandibelbasis legt (Abb.6, 30). An der exartikulierten Mandibel fällt in dieser Region ein länglicher, rinnenförmiger Einschnitt im Mandibelkörper auf, der leicht schräg nach dorsomedial weist (Abb.16, 17, 26, 27, 37). Der Einschnitt wird dorsal von einer sehr stark sklerotisierten Randleiste begrenzt, die in ihrer Mitte nach caudolateral ausgezogen ist. Auf diese Weise überragt eine überhängende Ecke die Mandibelrinne (MR) dachartig von dorsomedial. Die so geformte Hohlkehle befindet sich distal des basalen Mandibelrandes und ist von diesem deutlich getrennt. Dem Einschnitt in der Mandibel ist von lateral der wulstig verdickte, stark sklerotisierte Rand (skKr) der nach innen umgeschlagenen Kopfseitenwand (Abb.7, 30-32,) angelegt, welcher dorsal auf gleicher Höhe mit der sklerotisierten Randleiste des Mandibeleinschnitts liegt. Dabei folgt die leicht überhängende Mandibelleiste in ihrer Kontur der Stelle des Cranium, an dem der Vorderrand des vorderen Tentorialarmes in scharfem Winkel auf die umgeschlagene Kopfseitenwand trifft. Der dorsomediale Randwulst der linken Mandibel ist dabei etwas kräftiger ausgebildet als der Randwulst der rechten Mandibel, bei deren Randwulst der Winkel eher gerundet erscheint (Abb.26, 27). Trotz der Ausbildung einer Hohlkehle besitzt die Gelenkung auf beiden Kopfseiten jeweils viel Spiel, so daß diese am ehesten wohl als loses Scharniergelenk bezeichnet werden kann, bei der sich eine Hohlkehle der Mandibel an die nach innen umgeschlagene ventrale Kante der Kopfseitenwand anlegt. Dieses lose Scharniergelenk stellt den anterioren Teil der vorderen Mandibelartikulation dar und wird im fortlaufenden Text auch als Rinnengelenk (RG) bezeichnet.

Eine weitere stark sklerotisierte Kontaktstelle zwischen Mandibel und Cranium befindet sich unmittelbar caudal des Rinnengelenkes. In diesem Bereich ist die proximale Außenwand der Mandibel nach innen geneigt und bildet einen schmalen Absatz, an dessen medialem Ende der dadurch nach innen versetzte Basalrand der Mandibel verläuft. Dieser ist direkt hinter der Hohlkehle stark sklerotisiert und etwas eingebuchtet, so daß er eine sattelförmige Gelenkpfanne (skMdR) bildet (Abb.26-29). Das Cranium schlägt etwa unterhalb der Vorderkante des vorderen Tentorialarmes, und zwar unterhalb des Vorderrandes der länglichen vorderen Tentorialgrube, nach ventral um und bildet dort

einen flächigen Fortsatz, den Processus paratentorialis (Pp), aus (Abb.7, 8, 28-30, 40). Dessen ventrale, besonders stark sklerotisierte Kante verläuft von dorsolateral schräg caudad nach ventromedial hinter den basalen Mandibelrand und lagert sich dabei an die genannte, vom basalen Außenrand der Mandibel gebildete sattelförmige Mulde an. Diese Gelenkung wird im weiteren Verlauf als Paratentorialgelenk (PTG) bezeichnet. Beide Kontaktzonen zusammen bilden den vorderen Artikulationskomplex der Mandibel (Abb.30). Da die ventralen Ränder der Kopfseiten rostralwärts abfallen und leicht konvergieren, ist die Achse zwischen vorderem Artikulationskomplex und hinterer Gelenkung nach vorne zu ebenfalls abgesenkt und etwas nach medial geneigt. Der gesamte vordere Artikulationskomplex und teilweise das hintere Gelenk sind zwar nicht von außen sichtbar, jedoch wie alle Gelenke der Arthropoden Teile des Integumentes und der Außenseite zugewandt. Die membranöse Verbindung zwischen sklerotisiertem Mandibelrand und dem Cranium verläuft daher stets medial der Mandibelgelenke. Auf der gesamten Innenseite der Mandibel verläuft der Übergang zur Membran des Mundfeldes entlang des Basalrandes der Mandibel. Am hinteren Gelenk jedoch befindet sich der Ansatz der Membran unterhalb des erhöhten Gelenksockels. Im hinteren Drittel der Kopfseite ist die membranöse Verbindung zwischen lateralem Basalrand der Mandibel und dem Cranium auch äußerlich sichtbar. Davor verläuft sie zwischen Mandibelrand und dem eingeschlagenen Kopfseitenrand. Im Bereich des Paratentorialgelenkes verläuft der membranöse Ansatz an der Mandibel ventral um das mandibuläre Sattelgelenk am Basalrand herum (Abb.8). Auf cranialer Seite setzt die Membran an der medialen Seite des Proc. paratentorialis an und geht frontad in die Unterseite des vorderen Tentorialarmes über. Anterior des vorderen Tentorialarmes biegt der membranöse Ansatz an der Kopfkapsel auf die Innenseite der umgeschlagenen Kopfseite um, so daß die Membran über das Rinnengelenk hinwegzieht und mediad in den Epipharynx übergeht (Abb.12, 30).

4.4.3 Muskulatur der Mandibel

Die Muskulatur der Mandibel umfaßt im wesentlichen eine dorsale (craniale) und eine ventrale (tentoriale) Muskelgruppe. Die dorsalen Muskeln entspringen auf der Innenseite des Cranium und inserieren an der Basalkante der Mandibel. Die ventralen Muskeln entspringen am Tentorium und inserieren entweder an der Basalkante der Mandibel oder am Mandibelkörper. Ein weiterer Muskel zieht von der Mandibel zum Hypopharynx.

Dorsale Muskeln:

M25 (M. cranio-mandibularis internus, cranialer Mandibeladduktor):

Der M. cranio-mandibularis internus (Abb.12, 14, 31-35, 41-43) ist der stärkste Mandibelmuskel und besteht aus verschiedenen Anteilen. Seine kräftige kutikuläre Sehne stülpt sich zwischen der Molarregion und dem hinteren Mandibelgelenk im vorderen ventralen Winkel des Innenrandes der Mandibelbasis ein. Von dort zieht sie hinter dem vorderen Tentorialarm nach dorsal und verbreitert sich plattenartig. Zugleich spaltet das Apodem caudad einen zweiten Ast ab, der apikal ebenfalls flächig verbreitert ist. Auf beiden Seiten des großen Apodem inserieren insgesamt vier Portionen des M25, deren

Ursprung sich auf der ganzen Länge des ipsilateralen Vertex befindet. Darunter finden sich auch kleinere Anteile, deren Ursprung auf der contralateralen Seite des Vertex zu finden ist. Am kleineren Apodem inserieren die beiden Portionen des M25, welche ihren Ursprung am Postocciput bzw. an der Postoccipitalleiste haben. M25 wirkt im wesentlichen als Adduktor der Mandibel, die hinteren Muskelpartien der kleinen apodemalen Platte besitzen auch eine retrahierende Komponente.

M26 (M. cranio-mandibularis externus anterior, anteriorer cranialer Mandibelabduktor):

Dieser relativ kurze Muskel (Abb.12, 31, 32, 41) entspringt ventral des Facettenauges an der Gena und verjüngt sich in seinem schrägen Verlauf nach ventrofrontal. Er inseriert mit einem kurzen Apodem unmittelbar hinter dem posterioren Teil des vorderen Artikulationskomplexes am Basalrand der Mandibel.

Dieser Muskel festigt den Kontakt zwischen den Elementen des Paratentorialgelenkes durch Levation der Mandibel, wodurch diese an den Proc. paratentorialis angepresst wird. Darüber hinaus unterstützt er die Abduktion der Mandibel.

M27 (M. cranio-mandibularis externus posterior, posteriorer cranialer Mandibelabduktor):

M27 (Abb.12, 31, 32, 43) entspringt ventral der caudalen Partie des M25 am ventrolateralen Teil der Postoccipitalnaht. Von seinem breiten Ursprung läuft der Muskel schräg ventrolateral nach vorne. Er inseriert dorsal von M27 beidseitig auf einem mäßig großen, plattenartigen Apodem, das ungefähr in der Mitte zwischen dem Paratentorialgelenk und der hinteren Gelenkung am Basalrand der Mandibel festmacht. M27 wirkt als stärkster Abduktor der Mandibel.

Ventrale Muskeln:

M28 (M. tentorio-mandibularis externus dorsalis):

Dieser Muskel besteht aus zwei übereinanderliegenden Portionen, die beide direkt am bzw. direkt unterhalb des äußeren Basalrandes der Mandibel inserieren (Abb.28, 31, 32, 42, 43) etwa in der Mitte zwischen vorderem Artikulationskomplex und hinterem Gelenk sowie ventral der Insertion von M27. Die dorsale Portion des M28 entspringt auf dem dorsalen Tentorialarm, die ventrale Portion auf dem vorderen Tentorialarm. Dieser Muskel wirkt möglicherweise als Abduktor der Mandibel. Wahrscheinlich ist er auch an der Protraktion der gesamten Mandibel beteiligt.

M29 (M. tentorio-mandibularis externus ventralis):

Dieser vergleichsweise kleine Muskel (Abb.32, 33, 42) entspringt medial des Proc. paratentorialis am lateralen Ende des vorderen Tentorialarmes. Von dort zieht er schräg nach ventrolateral zu seiner Insertion in der distalen Hälfte der lateralen Seite des Mandibelkörpers. Dabei überkreuzt er von dorsal den M31. Der Muskel unterstützt die Abduktion der Mandibel und könnte wie M26 an der Fixierung des hinteren Teils des vorderen Artikulationskomplexes beteiligt sein.

M30 (M. tentorio-mandibularis internus dorsalis):

Die ausgedehnte Ansatzfläche von M30 befindet sich ventromedial der Ansätze von M28 und M31 und reicht vom dorsalen Tentorialarm bis herunter zum vorderen Tentorialarm (Abb.31-34). Der seitlich abgeflachte Muskel zieht nach caudal bis zum hinteren inneren Basalrand der Mandibel, an dessen nach dorsal abgesetztem Teil er auf ganzer Länge bis dicht unter dem medialen Rand des hinteren Condylus inseriert. Wird dieser Muskel kontrahiert, so wird der walzenförmige Condylus des hinteren Mandibulgelenkes in Richtung seiner Längsachse nach frontomedial verschoben.

M31 (M. tentorio-mandibularis internus ventralis):

Dieser recht kräftige Muskel (Abb.31, 33, 34) entspringt ventral der Ursprungsfläche von M28 auf der Unterseite des vorderen Tentorialarmes. Von dort läuft er parallel des M 28 ventrocaudad zur Innenseite des Mandibelkörpers, wo er vom inneren Basalrand abgesetzt zwischen M30 und der Sehne von M25 inseriert.

M32 (M. mandibulo-hypopharyngalis):

Der schwächste Muskel der Mandibel entspringt etwa ventral des Rinnengelenkes an der lateralen Seite der Mandibel (Abb.32, 33). Von dort aus konvergiert er mediocaudad und inseriert mit einer langen Sehne an der basalen lateralen Ecke des Hypopharynx. Obwohl dieser Muskel oft als hypopharyngealer Adduktor der Mandibel beschrieben wird, dürfte er eher als Protraktor des Hypopharynx agieren.

4.5 Vergleich mit der Mandibel und dem Tentorium weiterer Taxa

Um die bei *Oniscigaster* vorliegenden Verhältnisse morphologisch und phylogenetisch werten zu können, sollen im folgenden zwei weitere Taxa der Siphonuroidea (Ephemeroptera) sowie der Zygentoma untersucht werden:

4.5.1 *Nesameletus spec.*

Der Kopf von *Nesameletus* wird opisthognath getragen (Abb.44). Das Tentorium weist gegenüber den Verhältnissen bei *Oniscigaster* keine wesentlichen Unterschiede auf. Die Mandibel (Abb.45) ist im Vergleich zu *Oniscigaster* erheblich schmaler. Die Pars incisivi ist zu einer hohlmeißelförmigen Rinne umgestaltet. Die Prosthema ist bis zu ihrem Grunde gespalten und in ihrem ventralen Teil an der linken Mandibel zu einem, an der rechten zu zwei dünnen Chitinstäben reduziert. Lediglich das dorsale Borstenbüschel ist ausgeprägt vorhanden. Die Molaren sind ähnlich wie bei *Oniscigaster* mit Leisten versehen. Ein auffälliger Unterschied ist die veränderte Lage und das Aussehen des Paratentorialgelenkes. Während Lage und Aussehen des Rinnengelenkes in etwa gleich bleibt (Abb.46-49), so ist das Paratentorialgelenk im Vergleich zu *Oniscigaster* weit nach dorsocaudal gerückt und somit deutlich vom anterioren Teil getrennt (Abb.45, 48-49). Diese Konfiguration soll im folgenden als *posterocondylat* bezeichnet werden. Der

Basalrand der Mandibel ist bei *Nesameletus* an dieser Stelle plateauartig erhoben und bildet eine ebene Kontaktfläche mit dem Proc. paratentorialis aus (Abb.45). Dieser befindet sich als bohnenförmige, flache Sklerotisation am caudalen Ende des vorderen Tentorialarmes (Abb.47).

M25 (M. cranio-mandibularis internus):

Der craniale Adduktor ist auch bei *Nesameletus* der stärkste Mandibelmuskel (Abb.46, 48-49). Vier distinkte Muskelbündel entspringen an der ipsilateralen Frons und am Vertex. Von dort ziehen sie übereinander caudad und inserieren alle ausschließlich an der Vorderseite des langgezogenen Adduktorapodem. An dessen Rückseite setzt das Muskelbündel an, welches seinen Ursprung an der lateralen Postoccipitalnaht hat. M25 wirkt im wesentlichen als Adduktor der Mandibel.

M26 (M. cranio-mandibularis externus anterior):

Der vordere craniale Mandibelabduktor ist bei *Nesameletus* nur relativ schwach ausgeprägt und besteht nur aus wenigen Fasern, die an einem winzigen Apodem unmittelbar hinter dem Paratentorialgelenk an der basalen Außenkante der Mandibel inserieren (Abb.46, 48, 49). Der Muskel entspringt ventral des Komplexauges an der Gena und fungiert wie bei *Oniscigaster* außer als Abduktor wohl vornehmlich als Levator der Mandibel.

M27 (M. cranio-mandibularis externus posterior):

Das kurze, kelchförmige Apodem des hinteren cranialen Abduktor setzt etwa in der Mitte zwischen Paratentorialgelenk und dem hinteren Mandibelgelenk an der basalen Außenkante der Mandibel an (Abb.46-49). M27 entspringt am ventralen Occiput und der Postoccipitalleiste und abduziert die gesamte Mandibel.

M28 (M. tentorio-mandibularis externus dorsalis):

Dieser Muskel ist etwas schwächer als bei *Oniscigaster* ausgebildet, zeigt aber ebenfalls die Aufteilung in zwei separate Muskellagen, die auch den entsprechenden Verlauf besitzen (Abb.48). Wahrscheinlich wirkt M 28 als Abduktor der Mandibel.

M 29 (M. tentorio-mandibularis externus ventralis):

M 29 zeigt einen ähnlichen Verlauf wie bei *Oniscigaster*, ist aber bei *Nesameletus* deutlich stärker ausgebildet (Abb.48, 49).

M30 (M. tentorio-mandibularis internus dorsalis),

M31 (M. tentorio-mandibularis internus ventralis),

M32 (M. mandibulo-hypopharyngalis):

Diese Muskeln (Abb.48, 49) entsprechen in Stärke und Verlauf denjenigen bei *Oniscigaster*.

4.5.2 *Ameletopsis perscitus* (EATON, 1899)

Die Larven der Eintagsfliegenfamilie Ameletopsidae zeichnen sich durch einen gegenüber dem Grundplan der Ephemeroptera in vielen Merkmalen abgewandelten Kopf aus. Dies steht vor allem mit der für Eintagsfliegenlarven ungewöhnlichen carnivoren Lebensweise im Zusammenhang. So wird von *Mirawara aapta*, einem australischen Vertreter der Familie, das Verschlingen verschiedenster Wasserinsekten gemeldet (CAMPBELL, 1985). Untersuchungen des Kropfinhaltes wiesen hier vor allem Leptophlebiidenlarven als größten Beuteanteil aus. Daneben wurden aber auch Larven anderer Ephemeropteren, Chironomiden- wie auch Köcherfliegenlarven im Verdauungstrakt nachgewiesen. Laut CAMPBELL (1985) werden die Beutetiere in einem Stück verschlungen. Für *Ameletopsis* wiesen LANDA & SOLDÁN (1985) ebenfalls kleinere Plecopterenlarven sowie Chironomidenlarven im Verdauungstrakt nach. PHILLIPS (1930) erwähnt kleinere Leptophlebiidenlarven als Nahrung von *A. perscitus*.

Eigene Sektionen des Kropfes an *Ameletopsis*-Larven verschiedener Größenklassen zeigten ein unterschiedliches Beutespektrum: bei jüngeren Larven fanden sich Wassermilben sowie kleinere Plecopterenlarven, dagegen dominierten im Beutespektrum größerer Larven vor allem andere Ephemeropterenlarven. Es konnten in erster Linie nicht näher bestimmte Leptophlebiiden-Larven, aber auch Larven von *Nesameletus sp.* anhand unverdauter Mandibelreste nachgewiesen werden (eigene Beobachtung).

Die Kopfkapsel:

Die Kopfkapsel von *A. perscitus* ist um einiges breiter als der Thorax des Tieres (Abb.50). Der Kopf erscheint dorsoventral abgeflacht und wird vom lebenden Tier prognath getragen. Im fixierten Zustand ist der Kopf jedoch meist vollständig an das Sternum des Prothorax angezogen. Dies macht bereits den erheblichen Bewegungsspielraum des Kopfes in der Dorsoventralebene deutlich, der dem Tier offensichtlich zur Verfügung steht.

Wie bei den bisher untersuchten Eintagsfliegenlarven ist auch der Kopf von *Ameletopsis* arm an Nähten, so daß eine scharfe Abgrenzung der Kopfareale schlecht möglich ist. Auffällig ist jedoch die Clypeolabralnaht, die sich fast über die ganze Breite des Kopfes hinwegzieht und das ebenso breite Labrum vom Clypeus abgrenzt. Oberhalb der Clypeolabralnaht befindet sich an beiden Seiten angedeutet kurze Reste einer Clypeofrontalnaht, die sich zur Mitte hin bald verliert.

Die Antennen erscheinen sehr weit nach distal gerückt, so daß sie fast an das Labrum grenzen. Die Antennen selbst sind sehr lang und fadenförmig, die Antennengeißel ist in zahlreiche Glieder unterteilt. Bei ausgewachsenen Larven sind bis zu 40 Geißelglieder an einer Antenne die Regel.

Tentorium:

Der vordere Tentorialarm (Abb.53, 54) ist spangenartig und sehr dünn, hat aber das für Ephemeropteren charakteristische U-förmige Aussehen. Er läuft medial in einen stark verbreiteten, flächigen oberen Tentorialarm aus, der hinter den nach frontal verschobenen Antennen am Cranium befestigt ist. Das Corporotentorium ist aufgelöst, so daß die vorderen Tentorialarme getrennt als hauchdünne Chitinlamelle nach caudal laufen und jeweils getrennt mit dem sehr kurzen hinteren Tentorialarm zusammentreffen. Sicher-

lich hängt die Reduktion des Corporotentorium mit dem Platzbedarf für den Pharynx zusammen, der zur Aufnahme der Beute extrem geweitet wird.

Mandibel:

Die Mandibel von *Ameletopsis* ist im Querschnitt rundlich, stark in die Länge gezogen und in ihrem vorderen Drittel einwärts gebogen. Die Molae sind vollständig reduziert, die Incisivi sind zu langen, dolchartigen Fortsätzen ausgezogen (Abb.51, 52). In der Adduktionsstellung überlappen sich die Incisivi beider Mandibeln, wobei die Incisivi der linken Mandibel anterior der rechten Incisivi zu liegen kommen. Beide Mandibeln sind im wesentlichen symmetrisch zueinander gebaut. Der äußere (untere) Incisivus mündet in drei Spitzen, die in Querschnittsebene liegen und mediad gerichtet sind. Die mittlere der drei Spitzen ist gleichzeitig die längste. Abgesetzt davon befindet sich dahinter der innere (obere) Incisivus. Er ist insgesamt etwas kürzer als der äußere Incisivus und weist mit seinem einspitzigen Ende leicht nach caudal in Richtung der Mundöffnung.

Die Kutikula an der Basis beider Incisivi ist desklerotisiert, so daß sich die Incisivi an dieser Stelle bereits durch leichten Druck auf die Vorderseite nach innen klappen lassen. Die Prostheka liegt dem inneren Incisivus von caudal eng an und verläuft parallel zu diesem. Sie ist zu einem massiven Fortsatz umgebildet, dessen Spitze allerdings abgerundet und mit wenigen, locker verteilten Haaren ausgestattet ist.

An der Mandibel ist das Rinnengelenk nur als nach dorsal ausgezogenes, verflachtes Dreieck kenntlich (Abb.51, 53, 54). Die bei detritivoren Formen ausgebildete Mandibellarinne fehlt, lediglich eine etwas stärker sklerotisierte Längsleiste an der entsprechenden Stelle ist angedeutet. Dementsprechend ist auch der korrespondierende craniale Ventralrand nur leicht verstärkt.

Das Paratentorialgelenk ist vom anterioren Teil weit abgerückt und stellt die funktionelle vordere Mandibelgelenkung dar. Der basale Mandibelrand ist in diesem Bereich eingebuchtet und bildet dort einen langgestreckten, wulstig verdickten und stark sklerotisierten Streifen aus. Im voll adduzierten Zustand liegt der stiftförmige Proc. paratentoralis dem caudalen Ende der mandibulären Gelenkfläche von medial an. Da der Seitenrand des Cranium an dieser Stelle nicht den Basalrand der Mandibel überlappt, ist das Paratentorialgelenk von außen sichtbar.

Das hintere Mandibelgelenk (Abb.53, 54) dagegen ist durch eine Duplikatur der ventrocaudalen cranialen Seitenwand verdeckt und dementsprechend von lateral nicht zu sehen. Die Mandibel läuft an ihrem hinteren Ende in einen länglichen, zum Ende zu nach außen gebogenen Zipfel aus, der dem walzenförmigen Condylus bei *Oniscigaster* entspricht (Abb.51). Dieser zipfelförmige Gelenkkopf verläuft im Gegensatz zu *Oniscigaster* nahezu in der Parasagittalen und ist von medial und lateral in die rinnenförmige Gelenkgrube der Postgena eingebettet, die nach dorsocaudal hin offen ist. Die mediale Begrenzung der Gelenkgrube wird durch eine stärker sklerotisierte, aufgeworfene Leiste des Postocciput gebildet.

Mandibelmuskulatur:

M25: M. cranio-mandibularis internus:

Der craniale Mandibeladduktor (Abb.52-54) inseriert einseitig an dem kurzen Adduktorapodem, das sich am frontomedialen Basalrand der Mandibel einstülpt. M25 besteht aus zwei großen Anteilen, die jeweils mit einer einzelnen Portion am ipsilateralen Vertex bzw. an der Postoccipitalleiste entspringen.

M26: M. cranio-mandibularis externus anterior:

Der vordere craniale Mandibelabduktor (Abb.52, 53) ist etwa doppelt so groß wie der entsprechende Muskel bei *Oniscigaster*. Auch Ursprung und Ansatz dieses Muskels sind verschieden:

Die vorderen Anteile des Muskels entspringen lateral des M19 an der Rückseite des flächig verbreiterten oberen Tentorialarmes und ziehen von dort schräg nach laterocaudal. Bei einem Teil der untersuchten Exemplare umläuft ein kleiner Anteil auch den lateralen Rand des oberen Tentorialarmes und greift auf dessen Vorderseite über.

Der größere, caudale Anteil des Muskels entspringt dicht hinter dem oberen Tentorialarm und frontolateral des lateralen Ocellus an der Frons. Beide Anteile inserieren gemeinsam und ohne Ausbildung einer cutikulären Sehne am lateralen Basalrand der Mandibel. Sein Ansatz liegt dabei im hinteren Drittel des lateralen Basalrandes, etwa in der Mitte zwischen dem Proc. paratentorialis und dem Condylus des hinteren Mandibelgelenkes (Abb.53). M26 wirkt als Abduktor und Protraktor der Mandibel.

M27: M. cranio-mandibularis externus posterior:

Der hintere craniale Mandibelabduktor (Abb.52, 53) ist bei *Ameletopsis* ein sehr großer, flacher Muskel, dessen Ursprungsfläche sich als langer Streifen ventral und parallel zur Occipitalnaht über den gesamten Occiput erstreckt. Er zieht von dort ventrocraniad und überkreuzt dabei in seinem distalen Drittel von lateral M26. Er inseriert ohne Ausbildung einer cutikulären Sehne anterior des Ansatzes von M26 und unmittelbar hinter dem posterioren Teil des vorderen Artikulationskomplexes am lateralen Basalrand der Mandibel. M27 wirkt als Abduktor und Retraktor der Mandibel.

M31: M. tentorio-mandibularis internus ventralis

Der einzige ventrale Muskel der Mandibel (Abb.54) umwölbt den vorderen Tentorialarm von ventral. Sein Ursprung liegt im ventralen Bereich der lateralen sowie der medialen Seite des oberen Tentorialarmes. M31 zieht von dort schräg nach laterocaudal und inseriert breitflächig im hinteren Drittel des Mandibelkörpers an dessen Innenseite. Bis auf M31 sind alle weiteren tentorio-mandibularen Muskeln (Mm.28-30) sowie der mandibulo-hypopharyngeale Muskel M32 nicht vorhanden.

4.5.3 *Tricholepidion gertschi*

Kopfkapsel

Der rundliche Kopf von *Tricholepidion* (Abb.55) trägt zwei laterale sowie einen medialen Ocellus und zwei laterale Komplexaugen mit locker stehenden, wenigen Ommatidien. Ebenfalls markant sind die voluminösen Antennbasen sowie eine querverlaufende Kopfnah auf der Höhe des hinteren Mandibelgelenkes. Diese Suture ist nach innen zu einem großen Phragma ausgezogen (Abb.55 Kreis, Abb. 63, 64) welches als geräumige Muskelansatzstelle für M25 und prothothorakale Längsmuskeln dient. Diese Naht wird hier als Postoccipitalnaht (PoccN) interpretiert. Der caudal dieser Naht abgegliederte, große Kopfbereich wird dementsprechend als Postocciput bezeichnet (s. Diskussion 4.6.5).

Tentorium

Die vordere Tentorialgrube befindet sich ventral der Antenne und überdeckt von letzterer am eingeschlagenen ventralen Rand des anterolateralen Cranium (Abb.56). Der vordere Tentorialarm ist dünn und von etwa kommaförmigem Querschnitt. Medial zweigt der dorsale Tentorialarm ab, der an seinem oberen Ende mittels Tonofibrillen am Cranium befestigt ist. Unmittelbar medial der Basis des oberen Tentorialarmes gliedert sich eine lange kutikuläre Sehne ab, die sich dorsad leicht erweitert. An diesem Apodem setzt ein Suspensormuskel des Tentorium an (M22, M. cranio-tentorialis) an, über welchen das Tentorium am Cranium befestigt ist (Abb.75). Die vorderen Tentorialarme konvergieren nach posterior und gehen in eine gemeinsame Tentorialplatte über, welche die hinteren Tentorialarme von anterior überlappen (Abb.64, s. auch Abb.67). Hierbei bleiben die hinteren Tentorialarme stets von der Tentorialplatte getrennt. Lediglich ein M. intertentorialis (M23), eine dünne konnektive Muskelschicht, vermittelt zwischen den beiden tentorialen Formationen (Abb.63, 64). Die hintere Tentorialgrube ist von außen ebenfalls nicht sichtbar und wird als unauffälliger, langgezogener Schlitz in lateraler Verlängerung des hinteren Tentorialarmes erst sichtbar, wenn das Postocciput abgetragen wird (Abb.63, 64).

Mandibel

Die Mandibel von *T. gertschi* (Abb.55-65) ist langgezogen und trägt eine gut entwickelte Pars incisiva sowie eine Pars molaris (Abb.60-62). Der Mandibelkörper besitzt einen ungefähr kreisförmigen Querschnitt, die Öffnung des Mandibelkörpers ist dorso-medial gerichtet. Die basale äußere Mandibelkante fällt nach anterior zu ab und ist außerdem leicht nach innen geneigt (Abb.55, 56). Die hintere Gelenkung befindet sich am caudobasalen Ende der Mandibel. Ihr Condylus ist leistenförmig und stark sklerotisiert (Abb.59). Der laterale Hinterrand des Cranium ist leicht eingebuchtet und bildet eine Vertiefung, die den leistenförmigen mandibulären Gelenkkopf aufnimmt. Im basalen frontolateralen Winkel der Mandibel befindet sich der anteriore Artikulationskomplex (Abb.56, 70, 73).

Dessen anterolateralen Teil wird durch eine langgezogene kutikuläre Leiste der Mandibel (ML) gebildet, die mit einer Knickstelle des ventrolateralen Clypeusrand artikuliert. Diese laterale Mandibelleiste befindet sich wohl getrennt vom laterobasalen Rand der Mandibel. Medial dieser sklerotisierten Mandibelleiste liegt der Clypeusrand dem in seinem basalen Bereich horizontal verflachten Mandibelkörper auf. Letzterer weist an dieser Stelle eine seichte Einbuchtung (MG) auf, die jedoch sonst durch keine auffällige Sklerotisierung gekennzeichnet ist (Abb.58, 70).

Weiter medial fällt dagegen am äußeren basalen Mandibelrand ein stärker sklerotisierter Bereich (skMdR) auf. Dieser bildet zusammen mit einem großen Processus paratentorialis den posteromedialen Teil des anterioren Artikulationskomplexes. Der Processus paratentorialis legt sich dem sklerotisierten Basalrand der Mandibel von medial an. Auf diese Weise bildet der laterale Rand des Clypeus in Verbindung mit dem Processus paratentorialis einen jochartigen kutikulären Verspannungsrahmen des Cranium, welcher die laterobasale Mandibelkante umschließt. Hierbei befindet sich der Processus paratentorialis stets medial der laterobasalen Mandibelkante (Abb.56, 73).

Abgesehen von der lateralen Mandibelleiste ist fast der gesamte vordere Artikulationskomplex von außen nicht einsehbar, da er sich am medialen eingewölbten Ende des Cranium bzw. der Mandibel befindet und zusätzlich von der vorgewölbten Basis der Antenne überlappt wird. Erst das Abpräparieren der Antenne ermöglicht einen Blick auf den gesamten anterioren Artikulationskomplex sowie auf die vordere Tentorialgrube. Trotz seiner verdeckten Lage ist der Processus paratentorialis eine äußere Struktur: Die zwischen der basalen Mandibelkante und Cranium ausgespannte Membran befindet sich stets medial des Processus paratentorialis.

Muskulatur der Mandibel

M25 (M. cranio-mandibularis internus):

Der craniale Adduktormuskel ist der weitaus größte Muskel der Mandibel (Abb.56, 57, 60, 63, 65, 75). Die mediale Seite des Mandibelkörpers ist zu einem stumpfwinkligen Dreieck (Spl, Abb.60) ausgezogen, welches direkt in das Apodem des Adduktormuskels übergeht. Die kutikuläre Sehne bildet gemeinsam mit dem gesamten medialen Basalrand der Mandibel den Ansatz für diejenigen Portionen des M. craniomandibularis internus, die ihren Ursprung am ipsilateralen Vertex nehmen. Eine separate kleinere Portion entspringt caudad des querverlaufenden Phragma und zieht bis zur medialen Seite des Mandibelapodems.

M26 (M. cranio-mandibularis externus anterior):

Dieser relativ kleine und kurze Abduktormuskel (Abb.56, 57, 60, 65,74, 75) entspringt unmittelbar anterodorsal des Facettenauges am lateralen Cranium. Er zieht anteroven-trad und inseriert unmittelbar hinter dem posteromedialen Teil des anterioren Artikulationskomplex an einem langen und zarten Apodem.

(M27) M. cranio-mandibularis externus posterior:

Dieser Muskel besteht aus zwei Portionen, die beide mit einer gemeinsamen Sehne auf der Höhe des Facettenauges am laterobasalen Mandibelrand inserieren (Abb.56, 57, 65). Die posteriore Portion entspringt im lateralen Bereich des postoccipitalen Phragma.

(M28) M. tentorio-mandibularis externus dorsalis:

Dieser im Querschnitt flache Muskel entspringt an der lateralen Kante der vorderen Tentorialplatte und inseriert zwischen anteriorer und posteriorer Gelenkung an dem lateralen Basalrand der Mandibel (Abb.56-58, 64-65, 74-75).

(M29) M. tentorio-mandibularis externus ventralis:

Fast der gesamte Mandibelkörper wird durch diesen voluminösen Muskel ausgefüllt, der von innen an der lateralen und ventralen Mandibelwand inseriert (Abb.56, 63-65, 71-75). Er entspringt in mehreren Portionen an einem breiten Ligament (Lig), das die Muskeln der beiden Kopfhälften untereinander verbindet. Das transversale Ligament liegt dem Tentorium von posteroventral an, und im histologischen Querschnitt werden sogar mehrere Ansatzstellen des Ligamentes am Tentorium deutlich (Abb.75).

(M30) M. tentorio-mandibularis internus dorsalis:

Dieser kleine und unauffällige Muskel erstreckt sich vom unteren Drittel des dorsalen Tentorialarmes bis zu seiner Insertion im basalen posterolateralen Winkel der Mandibel (Abb.63).

(M31) M. tentorio-mandibularis internus ventralis:

M31 ist ein im Querschnitt flacher Muskel, der von der ventralen Seite des Tentorium entspringt, etwa an der Stelle, an welcher der vordere Tentorialarm von der Tentorialplatte abzweigt (Abb.63). Er inseriert ventral der Insertion von M25 an der Innenseite des Mandibelkörpers. Er verläuft damit hinter allen anderen Mandibelmuskeln.

(M32) M. mandibulo-hypopharyngealis:

Ein mandibulo-hypopharyngealer Muskel konnte weder in präparierten Exemplaren noch im histologischen Querschnitt nachgewiesen werden.

4.5.4 *Lepisma saccharinum*

Im Bau von Cranium, Mandibel und Tentorium ähnelt *Lepisma* sehr stark den Verhältnissen bei *Tricholepidion*. Unterschiede im Bau des Cranium betreffen vor allem die Reduktion der Ocellen, der Lateralfalten und des Postocciput (Abb.66). Das Tentorium (Abb.67) zeigt keine besonderen Unterschiede. Im Bau der Mandibel sind neben der reduzierten Mola folgende unterschiedliche Muskelzustände auffällig:

M29 der rechten und linken Mandibel sind nicht ligamentös miteinander verbunden, sondern entspringen jeweils am vorderen Tentorialarm. Des weiteren ist ein separater mandibulo-hypopharyngealer Muskel M32 vorhanden (Abb.68).

4.6 Diskussion der Mandibel und des Tentorium

4.6.1 Funktionelle Aspekte der Mandibelbewegung

4.6.1.1 Funktion und Bewegung der Mandibel bei *O. wakefieldi*

Zunächst sollen die theoretisch möglichen Bewegungen der einzelnen Gelenke für sich betrachtet werden, um danach die Bewegungsmöglichkeiten der gesamten Mandibel zu diskutieren:

Im posterioren Mandibulgelenk läßt die Form und Lage der mandibulären Walze im wesentlichen auf zwei vorherrschende Bewegungsweisen schließen. Zum einen ist eine Drehbewegung des walzenförmigen Condylus um seine Längsachse möglich, zum anderen wäre aber an der cranialen Gelenkpfanne auch ein Gleiten des Condylus entlang seiner Längsachse denkbar. Schließlich wäre auch eine begrenzte horizontale Drehbewegung der mandibulären Walze um ihren Mittelpunkt möglich, die jedoch durch die mediale und laterale Begrenzung der cranialen Gelenkgrube limitiert würde. Eine vertikale Drehbewegung der Walze um ihren Mittelpunkt wäre gleichfalls möglich. Insgesamt besitzt das hintere Mandibulgelenk also vier Freiheitsgrade.

Das Paratentorialgelenk besitzt drei Freiheitsgrade. Die vom lateralen Mandibelrand gebildete sattelförmige Gelenkpfanne kann längs an der ventralen Kante des Proc. paratentorialis entlanggleiten. Denkbar wären aber auch Drehbewegungen der Gelenkpfanne in der Horizontalen oder Vertikalen um den Proc. paratentorialis.

Beim Rinnengelenk ist eine Rotationsbewegung der mandibulären Hohlkehle um die ventrale Kante des Cranium möglich. Eine Gleitbewegung der Hohlkehle am Basalrand des Cranium entlang in frontocaudaler Richtung ist eingeschränkt möglich. Sie wird caudal durch den Proc. paratentorialis, frontal durch die quer verlaufende Kante des nach vorne außen umgebogenen Clypeus limitiert. Möglich ist ebenfalls eine begrenzte Scherbewegung, bei welcher die dorsale Leiste über der Mandibelrinne gegen die Kante des Cranium abgeschert wird. Das Rinnengelenk besitzt also drei Freiheitsgrade.

Die Mandibeln alkoholkonservierter Exemplare sind in drei unterschiedlichen Stellungen fixiert, die sich durch Manipulation leicht ineinander überführen lassen (Ruhstellung, Adduktionsstellung, Abduktionsstellung). Die dabei entstehenden Bewegungsmuster dienen zusammen mit der an Präparaten und histologischen Schnittserien beobachteten Anatomie des Exoskelets und der Muskulatur als Grundlage für die angenommene tatsächliche Bewegungsweise der Mandibel.

Ruhstellung: Hier haben die Molaren zwar miteinander Kontakt, die Incisivi sind jedoch voneinander getrennt. Diese Stellung ist stets verknüpft mit einer Lockerung des anterioren Artikulationskomplexes, wodurch die gesamte Mandibel vorne leicht abgesenkt erscheint. Beim Rinnengelenk ist dabei der dorsale Rand der Hohlkehle gegenüber der cranialen Innenkante nach ventrocaudal abgeschert, im Paratentorialgelenk ist die Mandibelpfanne an den ventrocaudalen Teil des Proc. paratentorialis gerutscht, welcher der mandibulären Gelenkpfanne aufsitzt. Diese Stellung ist nur bei einer Erschlaffung von M26 möglich, die Adduktoren sind wohl ebenfalls nicht angespannt. Mit der Absenkung des vorderen Mandibelbereiches ist im hinteren Gelenk eine Drehung des Condylus um seine Längsachse verbunden.

Aus der Ruhestellung werden die Mandibeln anterior durch Kontraktion von M26 angehoben, wodurch die Mandibel eine Protraktion erfährt, die im Prinzip der entsprechenden Bewegungsweise einer monocondylen Mandibel gleicht. Erst wenn der feste Kontakt der Gelenkstellen im vorderen Artikulationskomplex hergestellt ist, kann der Übergang zu einer im wesentlichen transversal gerichteten Abduktions- bzw. Adduktionsbewegung erfolgen.

Bei einer Adduktion der Mandibel bewirkt vornehmlich der Zug des cranialen Adduktors M25 das Einschwenken der Mandibel. Dabei bewegt sich im vorderen Artikulationskomplex die Mandibelrinne um den eingeschlagenen Rand der Kopfkapsel sowie der sattelförmig eingebuchtete Basalrand der Mandibel um die Ventralkante des Proc. paratentorialis. Im hinteren Gelenk erfährt der walzenförmige Condylus neben einer Drehbewegung um seinen Mittelpunkt auch noch eine einwärts- und vorwärtsgerichtete Bewegungskomponente entlang seiner Längsachse, die durch den Zug von M29 bewirkt wird. Im anterioren Artikulationskomplex entspricht diese Bewegung einem Vorgeiten der sattelförmigen mandibulären Gelenkpfanne des Paratentorialgelenkes entlang der Ventralkante des Proc. paratentorialis.

Adduktionsstellung: In maximal adduzierter Stellung der Mandibeln greifen die Incisivi ineinander, die Molaren sind fest aufeinandergepresst. Der Anpressdruck wird sowohl vom cranialen Adduktor M25 wie auch den ventralen Adduktoren M29 - M31 bewerkstelligt. Im Rinnengelenk ist der dorsale Rand der Mandibelrinne überhängend und überragt in dieser Stellung die Kante der umgeschlagenen Kopfkapsel von medial. Im Paratentorialgelenk wird die mandibuläre Gelenkpfanne durch Kontraktion von M26 an die craniale Umschlagstelle zwischen Kopfseitenkante und vorderer Ventralkante des Proc. paratentorialis gedrückt. In dieser Stellung befindet sich das Hinterende des Proc. paratentorialis ventral der basalen Mandibelkante und limitiert gleichzeitig die Adduktion von medial. Der walzenförmige Condylus des hinteren Mandibelgelenkes ist nur mit seinem lateralen Ende von außen sichtbar, sein mediales Ende liegt anterior des cranialen Wulstes, der die Gelenkpfanne von medial begrenzt.

Abduktionsstellung: Wird die Mandibel durch M27 und M28 abduziert, so wirkt neben der abduzierenden auch eine retrahierende Komponente. Dies hat zur Folge, daß die Mandibel nicht nur nach lateral ausschwingt, sondern sich durch den Zug von M27 auch insgesamt leicht nach posterior bewegt. Im vorderen Artikulationskomplex bewegt sich dabei am Rinnengelenk die mandibuläre Hohlkehle nach ventrolateral um den Rand der eingeschlagenen Kopfseitenwand herum. Gleichzeitig erfolgt auch ein leichtes Verschieben der Hohlkehle entlang der cranialen Seitenkante nach medial und posterior. Am Paratentorialgelenk bewegt sich die mandibulare Gelenkfurche zum einen um den Proc. tentorialis nach außen, zum anderen gleitet sie entlang dessen Ventralkante leicht nach posterior. Dabei sorgt die Tätigkeit des M26 für ständigen Kontakt zwischen den Gelenkstellen. Im hinteren Mandibelgelenk verschiebt sich der walzenförmige Condylus entlang seiner Längsachse nach laterocaudal. Gleichzeitig findet eine Drehbewegung um den Kontaktpunkt zwischen Condylus und Gelenkpfanne statt, so daß das äußere Ende des Condylus angehoben und dessen inneres Ende abgesenkt wird.

So beschreibt die Mandibel während eines Kauzyklus eine komplizierte Bahn, die bei einer Adduktion auch stets eine protrahierende Komponente, bei Abduktion entsprechend eine retrahierende Komponente beinhaltet. Der vordere Artikulationskomplex ist

ohne Muskeleinwirkung nur eine lose Gelenkung, so daß man die Verhältnisse bei *Oniscigaster* am treffendsten mit dem Terminus *fakultative Dicondylie* belegen kann.

4.6.1.2 Funktion und Bewegung der Mandibel bei *Nesameletus spec.*

Die gesamte Anatomie und Funktion der Mandibelgelenkung ist sehr ähnlich derjenigen von *Oniscigaster wakefieldi*. Die wesentlichen Unterschiede betreffen Form und Lage des Paratentorialgelenkes. Bei *Nesameletus* liegen beide Gelenke des anterioren Artikulationskomplexes weit getrennt voneinander, denn das Paratentorialgelenk befindet sich am **posterioren** Ende des vorderen Tentorialarmes. Daraus resultiert eine mehr dorsale Lage des Paratentorialgelenkes, was auch eine etwas veränderte Rotationsachse der Mandibel zur Folge hat. Verändert ist auch Struktur des Paratentorialgelenkes: Die Basalkante der Mandibel ist an dieser Stelle erhaben und bildet ein flaches Plateau, auf welchem der ebenfalls verflachte Proc. paratentoralis von dorsal aufsitzt. Eine mögliche Folge dieser veränderten Strukturen könnte eine verbesserte Rotationsmöglichkeit des Gelenkes sein.

4.6.1.3 Funktion und Bewegung der Mandibel bei *Ameletopsis perscitus*

Die anatomischen Befunde legen nahe, daß die Bewegungsweise und Funktion der Mandibel im Vergleich zu *Oniscigaster* abgewandelt ist:

Die Reduktion der Pars molaris und der tentorio-mandibularen Muskulatur, aber auch das Fehlen der Mandibelrinne im anterioren Artikulationskomplex ist im Zusammenhang mit der carnivoren Lebensweise zu sehen. Bei *Oniscigaster* liegen die Partes molares ventral der morphologischen Mundöffnung. Sie verdichten den durch Maxillen und Mandibelspitzen akkumulierten Detritus. Bei einem Übergang zu einer carnivoren Ernährungsweise, bei der die Beute in toto verschlungen wird, werden derart raumfordernde und voluminöse Molae nicht nur überflüssig, sondern geradezu hinderlich, da die Beute möglichst ohne Widerstand das Cibarium passieren soll. Ebenso muß bei einem Schlinger eine große Exkursionsweite für diejenigen Mundwerkzeuge gefordert werden, welche die Beute packen, festhalten und in den Pharynx stopfen. Diese ist jedoch nur bei einer gleichzeitigen Reduktion der tentorio-mandibularen Muskulatur zu erreichen, welche die Abduktion der Mandibel limitiert. Der Verlust der Mm. 28 - 30 ist in Anbetracht dessen erklärbar.

Bei *Oniscigaster* stabilisiert die Mandibelrinne die Lage der Mandibel während des Kauzyklus und ermöglicht die Übertragung des dabei entstehenden Kaudrucks auf den durch Tentorium und umgeschlagenen Kopfseitenrand gebildeten Verspannungsrahmen des Cranium (s.a. SCHÖNMANN 1981). Da bei *Ameletopsis* kein Kaudruck der Partes molares mehr wirkt, ist auch der Verlust der Mandibelrinne verständlich. In diese Hypothese fügt sich auch gut die Reduktion des vorderen Tentorialarmes ein, der nur mehr als Ursprungsstelle des M 31 dient. Die Auflösung des Corporotentorium und der membranöse, getrennte Übergang der beiden vorderen Tentorialarme zum hinteren Tentorialarm stehen in Zusammenhang mit dem erweiterten Platzbedarf für den stark dehnbaren Pharynx.

Die cutikularen Sehnen aller drei cranio-mandibularen Muskeln sind sehr stark verkürzt bzw. weggefallen, so daß diese jeweils direkt an einem sehr kurzen Apodem inserieren.

Dadurch werden die Muskeln im relativen Vergleich zu den entsprechenden Verhältnissen bei *Oniscigaster* um bis zu ein Viertel länger. Das Resultat ist eine entsprechend schnellere Ad- bzw. Abduktion der Mandibel, was für ein effektives Beutegreifen unzweifelhaft einen selektiven Vorteil darstellt.

Darüber hinaus fällt auf, daß Ursprung und Ansatz des vorderen cranialen Abduktors M26 gegenüber den Verhältnissen bei *Oniscigaster* verändert sind. Durch die Verlagerung des Ursprunges nach vorne sowie des Ansatzes nach hinten entsteht eine veränderte Zugrichtung des Muskels, wobei dessen protrahierende Komponente erheblich verstärkt wird.

Entsprechend dazu findet sich der Ansatz des hinteren cranialen Abduktors M27 nun anterior des Ansatzes von M26, so daß dessen retrahierende Komponente verstärkt wird. Das verstärkte Vor- und Rückgleiten der Mandibel wird auch im Bau der hinteren Gelenkwalze deutlich, deren Längsachse bei *Ameletopsis* in der Parasagittalen liegt.

Die Abduktion der Mandibel ist also mit einer verstärkten gleichzeitigen Retraktion, die Adduktion mit einer Protraktion der gesamten Mandibel verbunden, wobei M26 wahrscheinlich als Protraktor der Mandibel wirkt. Hierbei kommt es jeweils zu einem Verschieben der gesamten Mandibel entlang der Parasagittalen, was auch anhand entsprechender, in den jeweiligen Extremstellungen fixierter Exemplare plausibel gemacht werden kann:

In der Adduktionsstellung überlappen sich die Incisivi beider Mandibeln derart, daß die linken Incisivi anterior der rechten Incisivi zu liegen kommen. Der Proc. paratentorialis legt sich von medial dem posterioren Ende der mandibularen Gelenkleiste an.

In der Abduktionsstellung sind die Incisivi bis zum lateralen Rand des Labrum abg gespreizt. Der Proc. paratentorialis befindet sich am anterioren Ende der mandibularen Gelenkleiste, die ganze Mandibel ist also auch leicht nach posterior verschoben.

Zwar liegen bei *Ameletopsis* bisher noch keine detaillierten Studien über das Zusammenspiel der Mundwerkzeuge beim Freßakt vor, jedoch legt deren Bau ein Ergreifen der Beute mittels der enorm vergrößerten und zu einem Fangkorb umgebildeten Maxillen nahe. Die Laden der Maxille sind in insgesamt fünf passiv bewegliche Einzelstrahlen aufgelöst, mit der die Beute gegriffen und in das Cibarium geschoben wird.

Der Mandibel kommt wohl die Funktion eines Stopfers zu. Bei ihrer Adduktion drücken die Mandibeln alternierend zu den Maxillen die Beute in den erweiterten Pharynx. Werden die Mandibeln im Anschluß daran wieder abduziert, so müssen sie gegen den Widerstand der Beute wieder zurückgezogen werden. In diesem Zusammenhang könnte die desklerotisierte Zone an der Basis der Incisivi von Bedeutung sein, die ein passives Einklappen der Incisivi und damit eine leichtere Abduktion der Mandibel an der Beute vorbei ermöglicht, ohne gleichzeitig die Beute damit wieder aus dem Cibarium zu befördern.

Der Verlust des M32 hängt wohl mit dem Umbau des Hypopharynx zusammen. Die Aufgabe der detritivoren Ernährungsweise bringt den Verlust des proximalen Bürstensaumes auf der Oralseite des Hypopharynx sowie die Reduktion der Superlinguae mit sich, an deren Rändern nun kein Detritus mehr abgestreift wird. Damit entfällt auch die Notwendigkeit, den Hypopharynx in engen Kontakt mit der Mandibel zu bringen, so daß der hypopharyngo-mandibulare Muskel entbehrlich wird.

Die Beobachtungen an *Ameletopsis* stützen die an *Oniscigaster* gewonnenen Funktions-hypothesen: das Rinnengelenk fängt den molaren Kaudruck auf, schränkt aber gleichzeitig die Exkursionsweite der Mandibel ein. Es steht daher in direktem Zusammenhang zur detritivoren Ernährungsweise und wird beim Übergang zur Carnivorie reduziert.

4.6.1.4 Funktion und Bewegung der Mandibel bei *Tricholepidion gertschi*

Die Anatomie der hinteren Mandibelgelenkung erlaubt im wesentlichen zwei mögliche Arten der Mandibelbewegung: Zum einen kann die Mandibel entlang der Longitudinalachse des hinteren Condylus gleiten, was einer schrägen Gleitbewegung der gesamten Mandibel in anteromedialer bzw. posterolateraler Richtung entspräche. Diese Bewegung würde im wesentlichen durch die tentorialen Mandibelmuskeln bewerkstelligt. In diesem Fall dient der anteriore Articulationskomplex einzig als Leitstruktur für die Mandibel. Besonders der Processus paratentoralis verhindert hierbei als medialer Führungsstab eine Einwärtsneigung der Mandibel. Zum zweiten resultiert eine Rotation um die Längsachse des hinteren Condylus der Mandibel in einer begrenzten Ab- bzw. Adduktion der gesamten Mandibel. In diesem Fall rotierte die Mandibel um eine Achse zwischen vorderem und hinterem Condylus. Diese Bewegung würde im wesentlichen durch die cranialen Mandibelmuskeln bewerkstelligt. M27 würde als Abduktor der Mandibel fungieren und M25 entsprechend als Adduktor.

Der anteriore Artikulationskomplex stellt lediglich eine lose Verbindung zwischen Cranium und Mandibel dar und benötigt zusätzliche Straffung. Dies mag die Insertion von M26 nahe des Paratentorialgelenkes erklären.

Die Bewegungsweise der Mandibel von *Tricholepidion* ähnelt so in vielen Zügen derjenigen von *Oniscigaster* – bei beiden Taxa läßt sich neben einer ad- und abduzierenden Bewegungskomponente auch eine pro- und retraktionelle Gleitbewegung nachweisen. Bei den Zygentoma scheint dies nach neueren Untersuchungen (FÜRST VON LIEVEN 2000) sogar die vorherrschende Bewegungsweise zu sein. Unterschiede in der Bewegungsweise sind vor allem auf die Unterschiede im Bau des vorderen Artikulationskomplexes zurückzuführen: während bei den Zygentoma der vordere Artikulationskomplex vor allem eine Leit- und Führungsstruktur für die gerichtete Gleitbewegung der Mandibel darstellt, ermöglicht der auf die Mandibelkante verlagerte Proc. paratentoralis eine verbesserte Ad- und Abduktionsbewegung der Mandibel.

4.6.2 Das sekundäre Mandibelgelenk der Zygentoma und Ephemeroptera

HENNIG (1953) erkannte als erster die phylogenetische Bedeutung der dicondylen Zygentomen-Mandibel und benannte dementsprechend das monophyletische Taxon Dicondylia. Ein detaillierter Vergleich der Mandibeln, insbesondere ihrer Gelenkungen und Muskulatur, war bisher lückenhaft, da keine bezüglich dieses Merkmalskomplexes grundplannahen Vertreter der einzelnen Gruppen herangezogen wurden. Es war BÖRNER (1909), der als erster die Ähnlichkeiten zwischen der „thysanuroiden“ Mandibel der Zygentoma und Ephemeroptera auf der einen Seite sowie der „orthopteroiden“ Mandibel der übrigen pterygoten Insekten auf der anderen Seite beschrieb. Letztere fasste er dementsprechend als Metapterygota zusammen. Darüber hinaus kamen verschiedene Bearbeiter der Zygentomen-Mandibel zu unterschiedlichen Ergebnissen:

Während sich alle Autoren über das Vorhandensein einer vorderen Mandibelartikulation einig sind, stehen sich deren Beobachtungen im Detail konträr gegenüber. SNODGRASS (1950, 1952, 1960) beschreibt die Position des vorderen Condylus bei *Lepisma* und *Ctenolepisma* wiederholt "on the ventrally inflected angle of the gena,...a short distance behind the clypeus". CHAUDONNERET (1950) dagegen beobachtet bei *Thermobia* einen anterioren Condylus im posterolateralen Winkel des Clypeus: "Les angles exter-

nes.....présentent chacun un condyle pour la glène antérieure de la mandibule". Die Beobachtungen beider Autoren sind richtig, aber unvollständig: CHAUDONNERET (1950) beschreibt bei *Thermobia* lediglich den anterolateralen Teil des anterioren Artikulationskomplexes, während SNODGRASS (1950, 1952, 1960) den Processus paratentorialis für den anterioren Condylus hält. SMITH (1988) erwähnt kurz ein „semipermanentes“ anteriores Mandibelgelenk bei *Zygentoma*. Etwas detaillierter beschreibt KUKALOVÁ-PECK (1991) die anteriore Artikulation bei Silberfischen als aus zwei mandibulären Mulden bestehend, welche sich in ein "clypeotentoriales Joch" einfügen. KUKALOVÁ-PECK (1985, 1991) erkennt jedoch nicht dessen Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Eintagsfliegenlarven, insbesondere das Vorhandensein des Paratentorialgelenkes. SNODGRASS (1950) beschreibt dagegen überhaupt nur ein primäres, hinteres Mandibelgelenk bei Eintagsfliegenlarven und nimmt konsequenterweise eine konvergente Entwicklung des sekundären Mandibelgelenkes bei *Zygentoma* und *Metapterygota* an. STRENGER (1953, 1970, 1975, 1977, 1979) and BROWN (1961) hingegen beobachten immer jeweils einen vorderen, mittleren und hinteren cranio-mandibulären Gelenkpunkt bei verschiedenen Eintagsfliegenlarven in verschiedenen Familien. Beide Autoren unterließen jedoch Homologisierungsversuche im Hinblick auf die primären und sekundären Mandibelgelenke der anderen Dicondylia. SCHÖNMANN (1981) kann jedoch bei *Siphonurus aestivalis* (Siphonuridae), einer in vieler Hinsicht als grundplannah zu geltender Eintagsfliege, das Vorhandensein der mittleren Gelenkung nicht bestätigen. SCHÖNMANN (1981) betrachtet die mittlere Gelenkung als dem sekundären Mandibelgelenk der übrigen Dicondylia homolog und vermutet deren Reduktion bei *Siphonurus*. Die vorliegende Untersuchung bestätigt eindeutig die Ergebnisse von STRENGER und BROWN. Der vordere Gelenkpunkt dieser Autoren entspricht dem Rinnengelenk und der mittlere Gelenkpunkt dem Paratentorialgelenk. Der vordere Artikulationskomplex aller von BROWN und STRENGER untersuchten Arten weist den posterocondylaten Zustand auf: Hierbei befindet sich das Paratentorialgelenk wohl getrennt vom Rinnengelenk und wird daher leicht als separater Gelenkpunkt kenntlich. Bei einer genaueren Untersuchung von *Siphonurus aestivalis*, der von SCHÖNMANN (1981) untersuchten Art, erweist sich, daß diese Art wie *Oniscigaster wakefieldi* eine anterocondylate Mandibel besitzt. SCHÖNMANN (1981) erkannte möglicherweise das Paratentorialgelenk nicht, da es sich unmittelbar hinter dem Rinnengelenk befindet und somit nicht wie bei den von STRENGER und BROWN untersuchten Arten als separate Gelenkung deutlich wird. Der Vergleich verschiedener Eintagsfliegenlarven aus unterschiedlichen Familien führt so zu der Schlußfolgerung, daß außer der primären Mandibelgelenkung auch ein anteriorer Artikulationskomplex mit zwei weiteren craniomandibulären Gelenkpunkten dem Grundplan der Ephemeroptera zugerechnet werden kann. Mehr noch, ein Vergleich der zwei bei Ephemeropteren auftretenden Merkmalszustände mit den Verhältnissen bei *Zygentoma* weist eindeutig auf eine anterocondylate Mandibel im Grundplan der Ephemeropterenlarve hin. Außer bei *O.wakefieldi* läßt sich eine anterocondylate Mandibel bei den Ametropodidae, Siphonuridae, Ameletidae, Coloburiscidae und Siphlaenigmatidae feststellen, wohingegen bei allen anderen untersuchten Gruppen eine posterocondylate Mandibel verbreitet ist (Nesameletidae, Baetidae, Heptageniidae, Oligoneuriidae, Leptophlebiidae, Ephemeroidea, Pannota). Der Übergang vom anterocondylaten zum posterocondylaten Zustand muß innerhalb der Ephemeroptera zwingend mehrmals erfolgt sein, da innerhalb verschiedener gut begründeter Monophyla (z.B. Baetoidea, siehe STANICZEK 1996, oder Setisura, siehe MCCAFFERTY 1991a) jeweils sowohl ein Taxon mit anterocondylater Mandibel (Siphlaenigmatidae bzw. Coloburisci-

dae) als auch ein Taxon mit posterocondylater Mandibel (Baetidae bzw. Heptageniidae + Oligoneuriidae) auftritt.

4.6.3 Die Homologie der Mandibelgelenke innerhalb der Dicondylia

Der Bau und insbesondere die Gelenkung der Mandibel bei Silberfischen und Eintagsfliegenlarven zeigt bemerkenswerte Ähnlichkeiten. Die Mandibel beider Taxa besitzt einen anterioren Artikulationskomplex, dessen posteriorer Teil durch einen Processus paratentorialis gebildet wird, welcher sich unmittelbar ventral der vorderen Tentorialgrube befindet. Diese Processus repräsentieren homologe Strukturen und können für den Grundplan der Dicondylia angenommen werden - eine zweimal unabhängig entstandene Entwicklung dieser ungewöhnlichen Anordnung bei *Zygentoma* und *Ephemeroptera* erscheint unwahrscheinlich. Der anterolaterale Teil des anterioren Artikulationskomplexes ist jedoch bei Silberfischen und Eintagsfliegenlarven unterschiedlich gebaut: Bei *Zygentoma*, einschließlich *Tricholepidion*, bildet der laterale Rand des Clypeus eine cuticuläre Versteifung, die der Mandibelgrube aufliegt. Bei Eintagsfliegenlarven dagegen ist diese Mandibelgrube tief ausgehöhlt, umschließt den eingeschlagenen lateroventralen Rand des Cranium und bildet so ein Rinnengelenk. Die Umbildung der vorderen Mandibelgrube zu einer Kerbe bzw. Hohlkehle und die Verlagerung des clypealen Gelenkanteiles auf den Rand der Gena sind am schlüssigsten als autapomorphe Merkmale der *Ephemeroptera* zu interpretieren, die im Zusammenhang mit der detritivoren Ernährungsweise stehen.

Die Homologie des hinteren (primären) Mandibelgelenkes innerhalb der Insekten ist offensichtlich und bedarf keiner weiteren Worte. Schwieriger zu beantworten ist die Frage nach der Vorläuferstruktur der typischen sekundären Mandibelartikulation, die bei den Odonata und im Grundplan der Neoptera als Kugelgelenk ausgebildet ist. Der craniale Condylus der anterioren Artikulation befindet sich bei Vertretern der Odonata (ASAHINA 1954; HAKIM 1964) sowie bei orthopteroiden (SNODGRASS 1935; STRENGER 1952; WALKER 1931, 1933) und anderen hemimetabolen Ordnungen mit beißend-kauenden Mundwerkzeugen (CRAMPTON 1932; MOULINS 1968) am basalen Rand des Clypeus. Es kann davon ausgegangen werden, daß dies dem Grundplanzustand der Neoptera entspricht. Auch bei den *Zygentoma* ist es der Rand des Clypeus, der am anterolateralen Teil des anterioren Artikulationskomplexes beteiligt ist. So mag es auf den ersten Blick als plausibel erscheinen, den anterolateralen Teil des anterioren Artikulationskomplexes mit dem sekundären Mandibelgelenk der Odonata und Neoptera zu homologisieren. Dies würde aber eine zweifach unabhängige Entwicklung des funktionalen vorderen Mandibelgelenkes bei *Ephemeroptera* und *Metapterygota* erfordern. Es gibt weitere Argumente, die gegen diese Hypothese sprechen: Die Mandibelgrube des vorderen, sekundären Mandibelgelenkes der *Metapterygota* befindet sich am Basalrand der Mandibel, aber sowohl bei *Zygentomen* wie *Ephemeropteren* ist die mit dem Clypeus artikulierende Gelenkgrube weit vom Basalrand der Mandibel entfernt. Tatsächlich ist es der Processus paratentorialis, der mit dem Basalrand der Mandibel artikuliert. Weiterhin ist es das Paratentorialgelenk, welches als funktionelle anteriore Gelenkung arbeitet. Es ist wahrscheinlich, daß bereits im Grundplan der *Pterygota* eine ähnliche Struktur als funktioneller Condylus vorhanden ist, von der sich die Verhältnisse bei *Ephemeroptera* und *Metapterygota* ableiten lassen. Sonst müßte eine unabhängige Entwicklung verschiedener Strukturen als vorderes Mandibelgelenk bei *Ephemeroptera*

und Metapterygota angenommen werden. Schließlich ist der vordere Condylus der Metapterygota immer mit der Position des vorderen Tentorialarmes assoziiert (SNODGRASS 1935), was wiederum auf das Paratentorialgelenk als homologe Struktur zum anterioren Mandibelgelenk der Metapterygota hindeutet. Dementsprechend muß also der dem Rinnengelenk der Ephemeroptera entsprechende anterolaterale Teil der vorderen Artikulation bei Odonata und Neoptera vollständig verlorengegangen sein (s. auch Abb. 69).

4.6.4 Die Prostheka der Ephemeroptera

Gelegentlich wurde die Prostheka von manchen Autoren als Homologon der bei manchen Krebsen auftretenden *Lacinia mobilis* betrachtet (KUKALOVÀ-PECK 1991, MURPHY 1922) oder gar als Rudiment des Endopoditen der Mandibulaten-Mandibel gedeutet (ILLIES 1968). Beides ist jedoch leicht zu widerlegen: Es besteht generelles Einvernehmen darüber, daß der Palpus der Mandibel bei Crustaceen Reste des Endopoditen des ursprünglichen Spaltbeines der Mandibulata darstellt (LAUTERBACH 1972a). Dieser inseriert bei Crustaceen niemals wie die Prostheka an der medialen Kante der Mandibel zwischen Molarteil und Incisivus, sondern stets lateral am Mandibelkörper. Zudem finden sich innerhalb der Peracarida (z.B. Isopoda) zahlreiche Formen, die sowohl eine Prostheka als auch einen Palpus der Mandibel aufweisen (GRUNER 1993). Aus diesen Gründen läßt sich die Deutung der Prostheka bei Ephemeropteren als Rudiment eines solchen Endopoditen nicht aufrechterhalten. Auch sei darauf hingewiesen, daß eine *Lacinia mobilis* nicht für den Grundplan der Crustacea angenommen werden kann, da dieses Merkmal lediglich innerhalb der Malacostraca bei den Pancarida + Peracarida auftritt und dementsprechend meist als Autapomorphie dieses Taxon gewertet wird (SIEG 1984). Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch die strukturellen Unterschiede zwischen *Lacinia mobilis* und Prostheka nicht die Annahme einer Homologie beider Organe unterstützen. Bei der *Lacinia mobilis* der Pancarida + Peracarida handelt es sich wohl um einen sekundär abgegliederten Zahn des Incisivus (GORDON 1964; aber s.a. DAHL & HESSLER 1982), welcher als kutikuläre mechanische Leitstruktur für einen exakten Mandibelschluß dient (ARENS 1989). Die Prostheka der Ephemeroptera ist nach vorliegender Untersuchung aber als ein aus echten Setae abgeleitetes Organ zu deuten. Neben sensorischen Funktionen übernimmt die Prostheka bei Eintagsfliegenlarven sicherlich auch die Aufgabe, für einen Weitertransport der von den Maxillen auf die ad-orale Hypopharynxseite verbrachten Nahrungspartikel in Richtung der Molae zu sorgen (ARENS 1994).

In jüngster Zeit postulierte KLUGE (1998) schließlich eine Homologie der *Lacinia mobilis* der Pancarida + Peracarida mit dem subapicalen Incisivus der Ephemeropteren-Mandibel. Auf den ersten Blick ist die Ähnlichkeit beider Strukturen nicht von der Hand zu weisen. Der subapicale Incisivus der Ephemeroptera weist ähnlich wie die *Lacinia mobilis* eine basale desklerotisierte Zone auf und ist passiv beweglich. Auch dürfte der subapicale Caninus ähnlich wie die *Lacinia mobilis* eine Rolle beim exakten Schluß der Mandibeln spielen. Trotz aller Ähnlichkeit in Struktur und Funktion macht die Merkmalsverteilung innerhalb der Krebse und Tracheaten aber eine Homologie beider Organe unwahrscheinlich. Wie erwähnt kommt eine *Lacinia mobilis* lediglich innerhalb der Malacostraca bei den Pancarida + Peracarida vor, so daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach nicht dem Grundplan der Malacostraca oder gar dem Grundplan der Crustacea zuzuschreiben ist.

Die Prostheka ist mit Sicherheit ein larvales Grundplanmerkmal der Ephemeroptera, da alle bisher untersuchten Taxa diese Struktur aufweisen. Ähnliche, ebenfalls als Prostheka bezeichnete Anhänge kommen vereinzelt auch bei anderen Insektenordnungen vor. Ursprünglich wurde dieser Begriff allerdings für einen sklerotisierten Anhang der postmolaren Ecke der Mandibel mancher Staphylinidae geprägt (fide WEIDNER 1982) und dann auf ähnliche Anhänge bei Mallophagen angewendet (KÉLER 1963). Diese Bildungen sind auf Grund der unterschiedlichen Lagebeziehungen sicherlich unabhängig von der Prostheka der Ephemeroptera entstanden. Eine Prostheka, welche wie bei Ephemeropteren an der medialen Mandibelkante zwischen Incisivi und Mola ausgebildet ist, findet sich aber an der Mandibel der Diplura (FRANÇOIS 1970, PACLT 1957). Eine genaue histologische Untersuchung der Prostheka bei den verschiedenen Familien der Diplura steht allerdings noch aus. Bei allen anderen primär flügellosen Insekten - insbesondere Archaeognatha und Zygentoma - ist keine Prostheka vorhanden, so daß vermutet werden kann, daß deren Auftreten bei beiden Taxa voneinander unabhängig entstanden sein muß. Dementsprechend wäre die Prostheka eine Autapomorphie im Grundplan der Ephemeropterenlarve.

4.6.5 Das Postocciput der Dicondylia

Bei Archaeognathen zieht sich auf der Höhe der Mandibel eine prominente dorsolaterale Sutura quer über den Kopf. Die lateralen Enden der Sutura befinden sich dort etwas vor dem primären Mandibeln Gelenk. Bei den Pterygota findet sich, falls ausgebildet, oft die Occipitalnaht an vergleichbarer Stelle. Daher nahm BITSCH (1963) für die Archaeognatha eine Homologie beider Nähte an und nannte sie bei Archaeognathen ebenfalls Occipitalnaht. Auf der Innenseite des Kopfes ist die Naht in zwei großflächige dorsolaterale Apodeme ausgezogen, die dementsprechend von BITSCH (1963) als occipitale Phragmata benannt wurden. An der caudalen Seite dieser Apodeme inserieren vornehmlich die dorsalen Längsmuskeln des Prothorax. Medial der Phragmata inserieren die cranialen Remotoren der Mandibel (*crm1*, BITSCH 1963) an der umlaufenden Leiste. LAUTERBACH (1972b) erkannte, daß bei den Pterygota die prothorakalen Muskeln und die Nackenmuskulatur stets an der Postoccipitalleiste inserieren und homologisierte konsequenterweise die bei Archaeognathen ausgebildete Sutura mit der Postoccipitalnaht bei pterygoten Insekten. Weiterhin interpretierte LAUTERBACH (1972b) die bei Archaeognathen an den Kopfseiten auftretenden lateralen Kopfduplikaturen als Reste der bereits im Grundplan der Mandibulata vorhandenen Kopfduplikatur. Diese Pleuralfalten kommen auch noch bei *Tricholepidion gertschi* vor und werden von Lauterbach (1972b) als ein aus dem Grundplan der Ectognatha übernommenes plesiomorphes Grundplanmerkmal der Dicondylia gewertet.

Die vorliegende Arbeit stützt diese Homologisierungen und das darauf fußende evolutionäre Szenario LAUTERBACHS zur Entwicklung der Postoccipitalnaht. Hierbei werden insbesondere die bei *Tricholepidion gertschi* vorliegenden Verhältnisse präzisiert, die für die Evolution der Postoccipitalnaht bei ectognathen Insekten von entscheidender Bedeutung sind:

Bei *Tricholepidion* ist -ähnlich wie bei Archaeognatha- auf Höhe des primären Mandibeln Gelenkes eine transversal verlaufende Kopffalte vorhanden, welche auf der Innenseite in ein Phragma ausgezogen ist. Im Unterschied zu den Verhältnissen bei Archaeognathen ist dieses Phragma nicht nur im lateralen Teil des Cranium ausgebildet,

sondern es erstreckt sich als durchgängiges Apodem quer über das gesamte dorsale Cranium. Wie bei Archaeognatha dient das Phragma als Insertionsfläche für die prothorakalen Muskeln. Weiterhin ist bei *Tricholepidion* und allen anderen bisher untersuchten Zygentoma auch eine Portion des cranialen Adduktormuskels (M25) an der caudalen Seite des Phragma befestigt. Bei allen untersuchten Ephemeroptera sowie generell bei den Pterygota ist eine kleine Portion des M25 an der Postoccipitalnaht befestigt. Die auffallende Übereinstimmungen in Lage und Gestalt der Phragmata bei den Archaeognatha und Zygentoma sowie die Entsprechung bei den ansetzenden Muskeln bis hin zu den Pterygota sind gewichtige Indizien für eine Deutung der fraglichen Naht bei Archaeognathen als Postoccipitalnaht, die demnach bereits im Grundplan der Ectognatha angenommen werden muß.

Frühere Deutungen der hinteren Region des Cranium bei *Tricholepidion* müssen daher revidiert werden: WYGODZINSKY (1961, fig. 6) interpretierte die Postoccipitalnaht als "membranösen Bezirk", und SHAROV (1966, fig. 47B) folgte ihm diesbezüglich. Ein Teil des Postocciput ist unregelmäßig pigmentiert und stark aufgegefaltet, so daß WYGODZINSKY (1961) eine dieser hinteren Falten als Postoccipitalnaht interpretierte. LAUTERBACH (1972b, fig. 7) folgte ihm diesbezüglich. BOUDREAUX (1979a, fig. 52) interpretierte die Postoccipitalnaht als Occipitalnaht und die Querfalte des Postocciput als Postoccipitalnaht.

Nichtdestotrotz war es LAUTERBACH (1972b), der zum ersten Mal auf die auffällige Verschmälerung des Postocciput sowie auf die Reduktion der cranialen Pleuralfalten bei den übrigen Dicondylia hinwies. Beide Merkmale könnten in der Tat auch als mögliche synapomorphe Merkmale der (Lepismatidae + Nicoletiidae) + Pterygota aufgefaßt werden.

4.6.6 Die vorderen Tentorialarme der Dicondylia

SNODGRASS (1950, 1952) verglich die Lage der vorderen Tentorialgruben bei Zygentoma und Ephemeroptera mit der verschiedener Dicondylia und bemerkte deren unterschiedliche relative Lage bezüglich der Kopfseitenwand. Wie auch die vorliegende Untersuchung bestätigen konnte, ist bei diesen beiden Taxa die vordere Tentorialgrube äußerlich nicht sichtbar, da sie am basalen sklerotisierten Ende der nach innen eingeschlagenen lateralen Kopfswand liegt. Aber SNODGRASS' (1950) Beschreibung ihrer Lage „...mesad of the mandibles“ ist nicht zutreffend. Tatsächlich liegt die vordere Tentorialgrube zusammen mit dem Processus paratentorialis unmittelbar dorsal der Mandibelkante, da sich die basale Außenwand des Mandibelkörpers bei Ephemeroptera und Zygentoma ebenso einwärtsgebogen darstellt.

In den basalen orthopteroiden Ordnungen sind die vorderen Tentorialgruben für gewöhnlich langgezogene Schlitze, die sowohl in der Epistomal- als auch Subgenalnaht verlaufen. Der Condylus des anterioren Mandibelgelenkes befindet sich dabei am Übergang vom lateralen Clypeusrand zur Pleurostoma. Bei Odonata verlaufen die anterioren Tentorialgruben ebenfalls in der Subgenalleiste (SNODGRASS 1928).

Diese Unterschiede in der relativen Lage der vorderen Tentorialgrube und des mit ihr assoziierten cranialen Condylus veranlaßten TUXEN (1970, *fide* KRISTENSEN 1975) zu der Annahme einer zweifach unabhängigen Entwicklung der anterioren Mandibelartikulation. Tatsächlich ist es jedoch sparsamer, bei den Metapterygota eine einfache Verschiebung der vorderen Tentorialgruben nach lateral anzunehmen. Mit dieser

Verschiebung einher geht die Verstärkung des ventralen Randes des Cranium, was schließlich zur Ausbildung einer Subgenalleiste führt. LAUTERBACH (1972b) nimmt die Ausbildung einer Subgenalleiste bereits für den Grundplan der Dicondylia an. Die vorliegende Untersuchung ergab hierfür jedoch keinen Anhaltspunkt: Bei allen untersuchten Species der Zygentoma und Ephemeroptera ist (*contra* CHAUDONNERET 1950, STRENGER 1952) keine echte Subgenalleiste ausgebildet, wie sie zum Beispiel bei orthopteroiden Insekten zu finden ist. Das Cranium ist lateral lediglich nach innen umgeschlagen und setzt so einen basalen Streifen ab, der aber nicht einer Subgena entspricht. Die Ausbildung einer echten Subgenalleiste geht offensichtlich mit der Lateralverschiebung des anterioren Tentorialarmes einher und ist ein Merkmal, das erst ab den Metapterygota auftritt. Zwar ist dieses Merkmal bei den Odonata noch wenig vergleichend untersucht, doch die bisherigen Befunde lassen darauf schließen, daß die Abgliederung einer echten Subgena durch die Entwicklung einer Subgenalleiste als synapomorphes Merkmal der Metapterygota gewertet werden kann.

Bei Ephemeroptera erfolgt zusätzlich eine Verbreiterung der vorderen Tentorialarme, wodurch dem erhöhten Kaudruck entgegnet werden kann. Schließlich ist die Mündung der vorderen Tentorialarme bei Ephemeropteren, verglichen mit denen der Zygentoma, Odonata und orthopteroiden Insektenordnungen (HUDSON 1945, 1946), nach posterior verlagert. Anterior des vorderen Tentorialarmes befindet sich der raumgreifende anterolaterale Teil des anterioren Artikulationskomplexes, dessen massive, den sklerotisierten Rand des Cranium umschließende Hohlkehle wahrscheinlich für die Verlagerung des vorderen Tentorialarmes verantwortlich ist. Diese posteriore Lage des anterioren Tentorialarmes wird als Autapomorphie der Ephemeroptera betrachtet (STANICZEK 1997), bei den Odonata scheint ebenso wie bei den basalen Ordnungen der Neoptera (SHORT 1955; SNODGRASS 1928, 1955) der plesiomorphe Zustand vorzuliegen.

4.6.7 Die Homologie der Mandibelmuskeln innerhalb der Dicondylia

SNODGRASS (1935, 1950) unterschied lediglich ein Paar dorsaler und zwei Paar ventraler Muskeln bei ektognathen Insekten. Nach SNODGRASS wäre das anteriore Paar der ventralen Muskeln homolog dem mandibulo-hypopharyngealen Muskel der höheren pterygoten Insekten. Tatsächlich ist die Situation etwas komplexer, obwohl es überraschend einfach ist, die einzelnen Muskeln der Mandibel bei den Archaeognatha (siehe BITSCH 1963), Zygentoma und Ephemeroptera zu vergleichen und ihr Schicksal bis zu den Metapterygota zu verfolgen:

Bei den Archaeognatha erstreckt sich ein großer Remotor (crm1, BITSCH 1963) vom Occiput bis zu einem langen Apodem, welches am Hinterrand der Mandibel inseriert. Dieser Muskel kann mit M25 homologisiert werden, dem cranialen Adduktor der Mandibel. Weiterhin sind bei Archaeognathen zwei craniale Promotoren der Mandibel vorhanden (crm1, crm2, BITSCH 1963), die beide am Vorderrand der Mandibel inserieren. Sie entsprechen M26 und M27, dem anterioren und posterioren cranialen Abduktor. Beide Muskeln sind in allen untersuchten Zygentoma und einigen Vertretern der Ephemeroptera zu finden und können daher dem Grundplan der Ectognatha zugerechnet werden. M26 ist sicherlich im Grundplan der Ephemeroptera anzunehmen, ging aber in vielen Familien verloren. Der Verlust des M26 bei den Ephemeridae, Palingeniidae, Euthyplociidae, und Heptageniidae (STRENGER 1953, 1970, 1975, 1977) ist durch die Verzahnung des Rinnengelenkes und einer damit einhergehenden teilweisen Immobili-

sierung der Mandibel verbunden (ARENS 1989). In allen anderen pterygoten Ordnungen ist ebenfalls nur ein cranialer Abduktor präsent, welcher für gewöhnlich an der Postoccipitalleiste entspringt. Aus diesem Grund wird er hier mit M27 homologisiert. M26 ist sowohl bei Odonata und Neoptera verlorengegangen, was vermutlich mit der als Kugelgelenk ausgebildeten, festen anterioren Mandibelartikulation zusammenhängt. BÖRNER (1909) vermutet eine Verschmelzung von M26 und M27 bei *Locusta* (Caelifera), da der craniale Abduktormuskel bei *Locusta* aus zwei Portionen zusammengesetzt ist, die an der Gena bzw. der Postoccipitalleiste entspringen. Wie hier gezeigt besitzt jedoch M27 im Grundplan der Dicondylia ebenfalls zwei Portionen mit Ursprüngen an Gena und Postocciput, und diese Verhältnisse sind bei allen Vertretern der Zygentoma sowie auch im Grundplan der Ephemeroptera erhalten geblieben. Daher erscheint es wahrscheinlicher, daß der zweiteilige craniale Abduktor der Caelifera lediglich M27 der Zygentoma und Ephemeroptera homolog ist und kein Verschmelzungsprodukt von M26 mit M27 darstellt.

Bei den Archaeognatha ist ein großer ventraler Adduktormuskel (adm1-adm5) ausgebildet, der sich von der Mandibel zum Transversalligament erstreckt (BITSCH 1963). Obwohl BITSCH fünf verschiedene ventrale Mandibeladduktoren beschreibt, konnte bei der Nachuntersuchung von *Petrobius brevistylis* im Rahmen dieser Arbeit weder im histologischen Schnitt noch bei aufpräparierten Tieren getrennte Muskeln oder Muskelportionen nachgewiesen werden. Das Transversalligament und der damit assoziierte Muskel (M29) ist bei *T. gertschi* identisch ausgebildet. Bei den übrigen Zygentoma auf der einen Hand und den Pterygota auf der anderen Hand fehlt das Transversalligament, und der Ursprung des M29 ist auf den vorderen Tentorialarm verlagert. Zusätzlich ist bei diesen Taxa ein kleiner mandibulo-hypopharyngealer Muskel (M32) ausgebildet. Frühere Bearbeiter (z.B. SNODGRASS 1935) homologisierten M32 der Pterygota mit dem ventralen Adduktormuskel adm der Archaeognatha, aber der Vergleich von *T. gertschi* mit anderen Zygentoma weist eher auf den Ursprung des M32 als Abspaltung von M29 hin. Nach den Ergebnissen dieser Untersuchung zu urteilen fehlt ein separater mandibulo-hypopharyngealer Muskel M32 primär im Grundplan der Ectognatha und Dicondylia, und die Merkmalsverteilung weist auf den Erwerb eines mandibulo-hypopharyngealen Muskels als apomorphes Merkmal der (Lepismatidae + Nicoletiidae) + Pterygota hin. Schließlich wird die Tendenz zur Reduktion der Muskeln M29 und M32 oft als mögliche Autapomorphie der Metapterygota betrachtet (Kristensen 1998), obgleich in den Larven und Imagines der Libellen beide Muskeln noch gut entwickelt sind (SHORT 1955, SNODGRASS 1955).

Bei Archaeognathen sind drei tentoriale Muskeln zu finden, die sich von der anterioren (ttm2, ttm3) und posterioren (ttm1) Mandibelkante zum anterioren Tentorialarm erstrecken (BITSCH 1963). Der letztere Muskel läßt sich zwanglos mit M31 bei *T. gertschi* homologisieren, aber wegen der enormen Vergrößerung der Insertionsfläche des M29 an der medialen Seite der Mandibelkante ist die Insertion des M31 ventrad in den Mandibelkörper hinein verlagert. Dies spiegelt sicherlich die Verhältnisse im Grundplan der Dicondylia wieder.

Die Ableitung des M30 ist nicht offensichtlich. M30 inseriert bei allen untersuchten Zygentoma und Ephemeroptera am medialen Mandibelrand. Es könnte sich bei diesem Muskel um eine Abspaltung von ttm1 handeln, aber sparsamer wäre die Annahme einer Homologie mit ttm3 der Archaeognatha. Diese Annahme würde allerdings eine Verschiebung seiner Insertion an die mediale Seite des Mandibelrandes im Grundplan der Dicondylia implizieren. Unter Voraussetzung dieser Annahmen ließe sich ttm2 als mög-

licher homologer Muskel zu M28 interpretieren, welcher stets als distinkte Muskelschicht mit identischem Verlauf in allen untersuchten Zygentoma und Ephemeroptera gefunden wurde.

Abgesehen von diesen wenigen Unsicherheiten in der Interpretation wird deutlich, daß im Grundplan der Dicondylia eine oberflächliche Muskelschicht vorhanden ist, die sich vom anterioren Tentorialarm zum laterobasalen Mandibelrand erstreckt. Dieser Muskel M28 ist bei Odonata und Neoptera vollständig verlorengegangen, was als weitere mögliche Autapomorphie der Metapterygota gewertet werden könnte.

4.6.8 Die Transformation von der monocondylen zur dicondylen Mandibel und die basalen Verzweigungen der Dicondylia

Die monocondyle Mandibel der Archaeognatha besitzt mehr als zwei Freiheitsgrade der Bewegung und ist mit mehreren Gruppen von Muskeln ausgestattet: zwei craniale Promotoren, ein cranialer Remotor, zwei tentoriale Adduktoren und ein transversal durch Bindegewebe verbundener Adduktor bewegen die Mandibel. Im Hinblick auf die Merkmalsverteilung in entognathen Insekten (TUXEN 1959) wird dieser Zustand auch für den Grundplan der Insekten angenommen.

Im Grundplan der Dicondylia ist –da noch bei Tricholepidion vorhanden– die transversale bindegewebige Verbindung zwischen den ventralen tentorialen Adduktoren, oft als transversales Ligament bezeichnet (BOUDREAUX 1979b, KRISTENSEN 1998, STANICZEK 2000), anzunehmen. Alle weiteren Mandibelmuskeln der Ectognatha werden ebenfalls in den Grundplan der Dicondylia übernommen. Das Fehlen des mandibulo-hypopharyngealen Muskels wird hier ebenfalls als ein plesiomorphes Merkmal interpretiert, welches auch bei den Archaeognatha noch nicht ausgebildet ist. Im Unterschied zu letzteren ist für den Grundplan der Dicondylia der Erwerb eines zusätzlichen Artikulationskomplexes anzunehmen, welcher sich anterior des primären Gelenkes befindet. Dieser anteriore Artikulationskomplex dient der Mandibel als Leitstruktur, die sowohl eine anteromedial bzw. posterolateral gerichtete pro- und retraktionale Gleitbewegung der gesamten Mandibel als auch deren Ab- und Adduktion ermöglicht. Dies wird durch den verlängerten hinteren Condylus wie auch den anterioren Artikulationskomplex ermöglicht. Der anteriore Promotor der Mandibel stabilisiert den anterioren Artikulationskomplex. Der craniale Adductor ist gegenüber den Verhältnissen im Grundplan der Ectognatha signifikant vergrößert. Die vorderen Tentorialarme sind im Grundplan der Dicondylia verschmolzen. Dies wirkt möglicherweise den bei der Kaubewegung erhöhten transversal wirkenden Kräften entgegen.

Lepismatidae + Nicoletiidae (und Pterygota) sind durch den möglicherweise synapomorphen Erwerb des hypopharyngo-mandibularen Muskels gekennzeichnet, der wahrscheinlich als Protractor des Hypopharynx wirkt. Das Postocciput ist signifikant reduziert. Das mandibuläre Transversalligament ist vollständig geschwunden und die ventralen Adduktoren entspringen stattdessen am vorderen Tentorialarm. Dies ermöglicht eine voneinander unabhängige Bewegungsweise der Mandibeln. In allen anderen Aspekten der Mandibel und ihrer Bewegungsweise bleibt der Grundplan der Lepismatidae + Nicoletiidae unverändert.

Im Grundplan der Pterygota erstreckt sich der Processus paratentorialis bis auf die Basalkante der Mandibel und fungiert als Condylus der Mandibel. Der anterolaterale Teil des anterioren Artikulationskomplexes wird beibehalten. Ein pro- und retraktionales Gleiten der gesamten Mandibel findet weiterhin statt, aber die ab- und adduzierende Komponente der Mandibelbewegung gewinnt an Bedeutung. Dies zeigt sich in der beginnenden Reduktion des M28 und einer weiteren Vergrößerung des cranialen Adduktors. Die damit einhergehende Erhöhung der transversal gerichteten Kräfte führen zu einer weiteren Verstärkung des inneren skeletalen Verspannungsrahmens: vordere und hintere Tentorialarme fusionieren und bilden das charakteristische Tentorium der Pterygota. Damit einher geht der Verlust des Suspensormuskels der vorderen Tentorialarme (M23) und möglicherweise auch der Verlust von M24.

Im Grundplan der Ephemeroptera wird die pro- und retraktionale Bewegung durch die Umgestaltung des anterolateralen Teils des anterioren Artikulationskomplexes als tiefe Mandibelrinne, die mit dem Rand der Gena artikuliert, eingeschränkt. Die vorderen Tentorialarme sind nach posterior verlagert, da das Rinnengelenk entsprechenden Raumbedarf erfordert. Die beiden kutikulären Kontaktzonen des anterioren Artikulationskomplexes befinden sich räumlich eng benachbart in anterocondylater Konstellation. Der anteriore craniale Abduktor wird beibehalten.

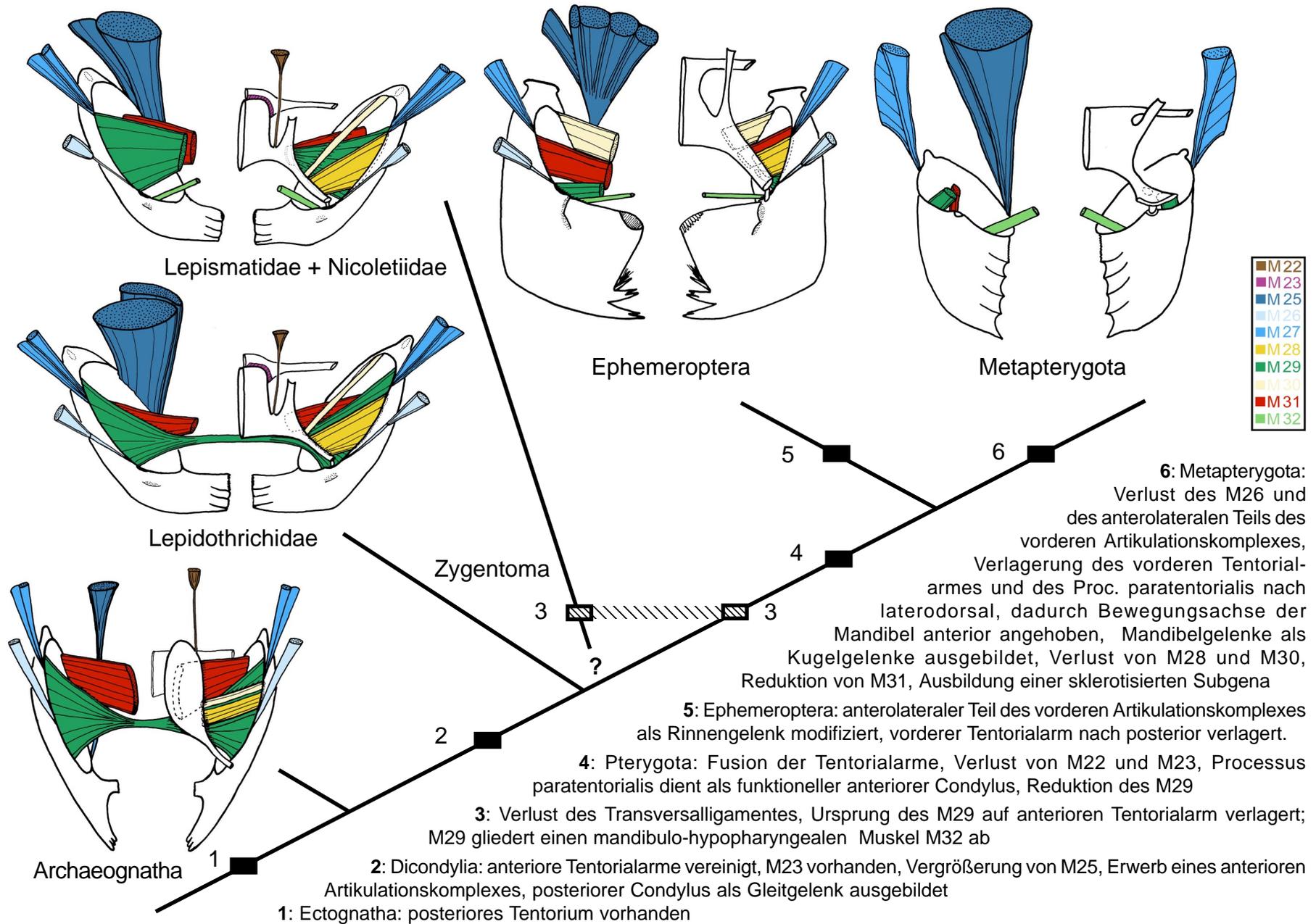
Im Grundplan der Metapterygota ist der anterolaterale Teil des anterioren Artikulationskomplexes verlorengegangen. Das Paratentorialgelenk ist mit dem vorderen Tentorialarm nach außen gerückt und bildet ein festes Kugelgelenk mit dem umgewandelten Proc. paratentorialis als Condylus. Die vordere Tentorialgrube ist von außen sichtbar und wird durch eine Subgenalnaht verstärkt, welche den verstärkten Kaudruck auffängt (s. Abb.69). Das primäre Mandibelgelenk ist ebenfalls als fixes Kugelgelenk ausgebildet, so daß die Bewegung der Mandibel nur noch einen Freiheitsgrad besitzt. Die Achse der Mandibelgelenkung verläuft ungefähr in horizontaler Richtung. Der vordere craniale Abduktor und die tentorialen Abduktoren M28, M30 und M31 sind verlorengegangen. Die Umwandlung zu einer *obligatorischen dicondylen Bewegung* der Mandibel hat stattgefunden.

Alle untersuchten Merkmale der Mandibel unterstreichen den in vieler Hinsicht plesiomorphen Merkmalszustand bei Zygentoma und Ephemeroptera und weisen andererseits auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Odonata und Neoptera hin mit mehreren möglichen synapomorphen Merkmalen:

- Vorderes und hinteres Mandibelgelenk mit festen Kugelgelenken. Damit einhergehend Verlust der Pro- und Retraktionsfähigkeit der Mandibel.
- Verlust des anterolateralen Teils des anterioren Artikulationskomplexes der Mandibel.
- Verlagerung der vorderen Artikulation nach dorsal, was in einer schräg nach anterior ansteigenden Bewegungsachse der Mandibel resultiert.
- Verlust des vorderen cranialen Abductors, der dorsalen tentorialen Adduktoren und des tentorialen Abduktors.
- Verbreiterung der vorderen Tentorialarme, Verschiebung des Proc. paratentorialis und der vorderen Tentorialarme (und -gruben) nach lateral und damit einhergehend die Ausbildung einer Subgenalnaht.

Dieser gesamte Merkmalskomplex kann dementsprechend zu den bisher vorgeschlagenen Autapomorphien der Metapterygota wie Unterdrückung der Imaginalhäutungen, das Vorkommen von Occlusormuskeln bei abdominalen Stigmata sowie die spezifischen Tracheenmuster der Flügel und Beine (wiederholt zusammengefaßt von KRISTENSEN 1975, 1981, 1991, 1995), hinzugefügt werden. Auch molekulare Daten unterstützen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Ephemeroptera und Metapterygota (WHEELER et al. 1993, MISOF, pers. Mitt.).

Gegenargumente für diese Verwandtschaftshypothese wurden in jüngerer Zeit vor allem von KUKALOVÁ-PECK (1985, 1991, 1998) formuliert. Eine ausführliche Diskussion dieser Argumente erfolgt im Anschluß an die Besprechung der Mundwerkzeuge.



4.6.9 Die Monophylie der Zygentoma

WYGODZINSKY beschrieb 1961 die nearktische Reliktart *Tricholepidion gertschi* als Zygentomon. *Tricholepidion* weist jedoch keiner der Merkmale auf, welche als Synapomorphien der Zygentoma gewertet werden (siehe KRISTENSEN 1991). Dies würde zu dem Schluß führen, daß es sich bei *T. gertschi* um die Schwestergruppe aller anderen Dicondylia handelt. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bestätigen in der Tat die Befunde von BOUDREAUX (1979a) and KRISTENSEN (1998) bezüglich der Präsenz einer bindegewebigen Verbindung zwischen den ventralen Adduktoren der Mandibel M25, was im Hinblick auf die Merkmalsverteilung bei den übrigen Mandibulata konsequenterweise auch für den Grundplan der Dicondylia angenommen werden muß. Im Unterschied zu allen anderen dicondylen Insekten fehlt bei *T. gertschi* ein eigenständiger mandibulo-hypopharyngealer Muskel. Dieser Muskel fehlt ebenso allen entognathen Insekten sowie den Myriapoden, und meiner Ansicht nach fehlt den Archaeognathen ein eigenständiger mandibulo-hypopharyngealer Muskel ebenso (contra BITSCH 1963). Dementsprechend könnte die Abspaltung eines separaten mandibulo-hypopharyngealen Muskels M32 von dem ventralen tentorialen Adduktor M29 sowie die Verlagerung von dessen Ursprung auf den anterioren Tentorialarm als Argument für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Lepismatidae+Nicoletiidae und den Pterygota gelten. Die Reduktion des Postocciput sowie der cranialen Pleurfalten bei diesen Taxa könnten ebenfalls als mögliche synapomorphe Merkmale hinzugefügt werden. Auf der anderen Seite diskutiert KRISTENSEN (1998) neben der Reduktion der hypopharyngealen Superlinguae mit der eigentümlichen Konjugation der Spermien sowie der verbreiterten Form des letzten Labialpalpensegmentes zwei weitere Merkmale als mögliche Synapomorphien der Zygentoma. Nun können verbreiterte Labialpalpen in einer ganzen Reihe von Insektenordnungen beobachtet werden. Auch bei Ephemeropterenlarven sind sie gelegentlich zu finden, so daß ich dieses Merkmal nicht als besonders aussagekräftig ansehe. Doch eine weitere Besonderheit des Labialpalpus der Zygentoma, nämlich dessen Viergliedrigkeit (CHAUDONNERET 1950; PACLT 1963, 1967), wurde bisher nicht in phylogenetischer Hinsicht diskutiert. Abgesehen vom distalen Glied sind alle Segmente des Palpus mit inneren Muskeln versehen (CHAUDONNERET 1950), also auch das proximale Glied. Im Grundplan der Pterygota ist der Labialpalpus nur dreigliedrig. Sowohl bei Felsenspringern als auch bei allen entognathen Ordnungen kommen niemals Labialpalpen mit mehr als drei Gliedern vor. So könnte man a priori den viergliedrigen Labialpalpus der Zygentoma als ein autapomorphes Merkmal dieses Taxon bewerten, allerdings zeigt das Labium der Chilopoda ebenfalls einen viergliedrigen Palpus. Der viergliedrige Palpus labialis der Silberfischchen könnte also ebenso als ein plesiomorphes, aus dem Grundplan der Tracheata übernommenes Merkmal gewertet werden.

Entognatha und Archaeognatha setzen in der Regel gestielte Spermatophoren ab (STURM 1987a). STURM (1997) untersuchte das Paarungsverhalten von *T. gertschi*, dessen ♂♂ -wie auch die ♂♂ anderer Zygentomenarten (STURM 1987b)- die stiellose Spermatophore an ein selbstgesponnenes Netz absetzen. Dieses Verhalten könnte ebenso als autapomorphes Merkmal der Zygentoma gewertet wie auch dem Grundplan der Dicondylia zugeschrieben werden. In ähnlicher Weise kann auch die Präsenz des tentorialen Konnektivmuskels M23 entweder als Autapomorphie der Zygentoma gewertet werden oder als ein Merkmal gedeutet werden, welches in der Stammlinie der Dicondy-

lia erworben wurde und bei den Pterygoten durch die Fusion der vorderen und hinteren Tentorialarme wieder verlorenging.

So erscheint die Monophylie der Zygentoma zum gegenwärtigen Zeitpunkt zwar die sparsamste Annahme, jedoch benötigte es nur wenige weitere widersprechende Merkmale, um ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *T. gertschi* und allen anderen Di-condylia anzunehmen. Offensichtlich müssen zuvor erst weitere Merkmalskomplexe analysiert werden, bevor mit einem genügenden Maß an Sicherheit über die Monophylie der Zygentoma entschieden werden kann.

4.6.10 Die Mandibel im Grundplan der Mandibulata

Die Transformation des ersten postantennalen Gliedmaßenpaares zu Mandibeln bei Crustacea, Myriapoda und Insecta war stets ein gewichtiges Argument für einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung dieser Gruppen, was konsequenterweise zu ihrer Zusammenfassung als monophyletisches Taxon Mandibulata führte (SNODGRASS 1950; LAUTERBACH 1980). Allerdings postulierte MANTON (1964) eine unabhängige Entwicklung der Mandibel bei Crustacea und Tracheata. Im Gegensatz zur offensichtlich gnathobasischen Mandibel der Crustacea nahm Manton im Grundplan der Tracheata eine aus dem gesamten Telopoditen bestehende, sogenannte Ganzbein-Mandibel an.

Während außer der Mandibel noch weitere Argumente für ein monophyletisches Taxon Mandibulata sprechen (für eine umfassende Zusammenfassung siehe WÄGELE 1993), gibt es weiterhin unterschiedliche Auffassungen über den Aufbau der Mandibel im Grundplan der Mandibulata und den Grundplänen ihrer subordinierten Taxa.

Einige Bearbeiter nehmen im Grundplan der Tracheata eine dreiteilige Mandibel an, die entweder als gesamter Telopodit (KRAUS & KRAUS 1994, 1996) oder als ein aus drei Segmenten zusammensetzter Coxopodit (KRAUS 1998; KUKALOVÁ-PECK 1998) aufgefaßt wird. Diese Autoren beschreiben auch die Mandibeln der Archaeognatha, Zygentoma, oder sogar die der larvalen Ephemeroptera (KUKALOVÁ-PECK 1998) als segmentiert oder wenigstens Reste einer Segmentierung aufweisend. Die Ergebnisse der hier vorliegenden Untersuchung können diese Schlußfolgerungen nicht unterstützen. Die Existenz vermeintlicher Suturen und Sulci, die nach KUKALOVÁ-PECK (1998) bei den Mandibeln von Eintagsfliegenlarven auftreten sollen, konnten nicht bestätigt werden. Es scheint, daß KUKALOVÁ-PECK die anterolateralen und ventrolateralen Ecken und Winkel der Eintagsfliegenmandibel oder sogar die äußerlich sichtbaren Grenzen der Muskelansatzstellen als Überbleibsel von Segmentgrenzen überinterpretiert. Die tatsächlich vorliegenden anatomischen Gegebenheiten erlauben in keiner Weise derartige Deutungen.

Ebenso konnte in keiner der vergleichend untersuchten Arten der Zygentoma, einschließlich des relikitären *T. gertschi*, Spuren oder Überbleibsel einer etwaigen Segmentierung der Mandibel demonstriert werden. Dies steht im Widerspruch zu der wiederholt von KRAUS & KRAUS (1994) und KRAUS (1998) postulierten rudimentären Segmentierung der Zygentomen-Mandibel. CHAUDONNERET (1950) dagegen konnte in seiner detaillierten Studie des Ofenfischchens *Thermobia domestica* keine äußere Segmentierung bei dessen Mandibel nachweisen, schlug aber dennoch für Zygentoma eine aus drei Segmenten zusammengesetzte Mandibel vor. Seine einzige Grundlage hierfür war die Aufspaltung des Nervus mandibularis in drei motorische Äste. Ob dies tatsächlich den Nachweis einer früher vorhandenen Segmentierung darstellt erscheint zweifelhaft, zu-

mal sich für gewöhnlich alle Hauptnerven aufspalten, wenn sie verschiedene Muskeln zu versorgen haben.

KRAUS & KRAUS (1994, 1996) beobachteten bei dem Archaeognathen *Trigoniophthalmus alternatus* Silvestri, 1904 "vestiges of original articulations between composing segments". KUKALOVÁ-PECK (1998) interpretierte äußerlich sichtbare Suturen in den Mandibeln bei Archaeognatha als Überbleibsel von Segmentgrenzen. Betrachtet man die Mandibel von *Petrobius brevistylis* im histologischen Querschnitt, wird deutlich, daß diese äußerlich sichtbaren Suturen stark sklerotisierten Sulci entsprechen. Dies wurde auch von MANTON (1964) bei *Petrobius maritimus* und von Bitsch (1963) in verschiedenen anderen Machiliden nachgewiesen. Diese Sulci markieren die proximalen und distalen Grenzen der Insertionsflächen der ventralen Muskulatur. Offensichtlich dienen diese inneren Leisten als Verstärkungsleisten, die sekundär entwickelt wurden, um die gesamte Mandibel gegen die bei der Nahrungsaufnahme einwirkenden Kräfte zu stabilisieren. Es scheint sich also nicht um rudimentäre Grenzen von Beinsegmenten zu handeln. Schließlich wurde auch die vorgeblich dreiteilige Mandibel bei den Diplura (MARCUS 1951) nie von anderen Bearbeitern dieser Gruppe bestätigt.

Bei einer abschließenden Bewertung aller vorliegenden morphologischen Daten kann die Annahme einer telognathen Mandibel im Grundplan der Insekten keinen Bestand haben. Zusätzlich sprechen auch molekulare Befunde, insbesondere die Expression des Homeobox-Gens *distalless* (*dll*), für eine gnathobasische Mandibel im Grundplan der Insekten (POPADIC *et al.* 1996), und neuere Untersuchungen von SCHOLTZ *et al.* (1998) weisen auf eine gnathobasische Mandibel im Grundplan der Mandibulata hin.

KUKALOVÁ-PECKS (1998) Hypothese einer dreiteiligen Mandibel im Grundplan der Crustacea wird weder durch Erkenntnisse an rezemem noch an fossilem Material gestützt: LAUTERBACH (1972a) leitet den Ursprung der Krebsmandibel überzeugend vom basalen Teil des Protopoditen ab, also dem Coxopoditen und seinem Enditen. Dies läßt sich heute noch in der Larvalentwicklung vieler basaler Krebse beobachten. Die Kauladen werden dabei stets von dem Enditen des vergrößerten Coxopoditen gebildet (SNODGRASS 1952).

WALOSSEK & MÜLLER (1990, 1998) diskutieren die Anhänge mehrerer kambrischer Fossilien aus der *Orsten*-Fauna, welche die Autoren der Stammlinie der Crustacea zurechnen. Bei diesen Fossilien weisen WALOSSEK & MÜLLER (1990, 1998) auf einen separaten Enditen proximal der ungeteilten Extremitätenbasis hin, die einen Exopoditen und einen Endopoditen trägt. Gemäß seiner Lage wird dieses proximale Element im ersten postantennalen Segment mit dem Coxopoditen homologisiert und entspricht also der Mandibel. WALOSSEK & MÜLLER (1990, 1998) beurteilen den Erwerb eines Coxopoditen aber lediglich als Autapomorphie der Crustacea und ignorieren die Konsequenzen ihrer Befunde bezüglich der Mandibulata. Wenn wir die Mandibel der Insekten und Krebse als homolog erkennen, und dafür spricht deren identische Lage sowie deren strukturelle Ähnlichkeit als modifizierte Anhänge des ersten postantennalen Segmentes, dann könnte es sich bei den von WALOSSEK & MÜLLER (1990, 1998) beschriebenen Fossilien tatsächlich um Stammgruppenvertreter der Mandibulata handeln. In der Tat wurde dies bereits von LAUTERBACH (1988) vermutet.

Wenn alle derzeit bekannten Argumente in Betracht gezogen werden besteht wenig Zweifel an einer gnathobasischen Mandibel im Grundplan der Mandibulata. Diese wird von einem vergrößerten Coxopoditen zusammen mit seinem Enditen gebildet. Im Grundplan der Tracheata ist der Telopodit vollständig geschwunden. Diese Betrachtungsweise impliziert allerdings eine sekundäre Gliederung der Mandibel bei den My-

riapoda, was von manchen Autoren wiederum als ein konstitutives Merkmal dieses Taxon gewertet wird (BOUDREAUX 1979a).

4.7 Der Hypopharynx

4.7.1 Äußere Morphologie des Hypopharynx

Der Hypopharynx (Hyp) von *O. wakefieldi* schließt sich posteroventral an die Mundöffnung an und begrenzt so das Cibarium nach caudal (Abb.14, 24, 43, 84). In der aboralen Ansicht wird kenntlich, daß sich der Hypopharynx etwa zu gleichen Teilen in eine posteromediale Lingua (Li) und zwei anterolaterale Loben, die Superlinguae (Sli), gliedert (Abb.24, 43, 76). Lingua und Superlingua besitzen eine gemeinsame Basis (Abb.84, 88). Die im Umriss rechteckige Lingua wird von anterior durch die Superlinguae vollständig verdeckt (Abb.77). Die Superlinguae weiten sich ventrad und erinnern mit ihren gerundeten Enden an flache Löffel. Sie sind auf adoraler Seite an ihrem medialen Rand jeweils mit einem dichten, sich in dorsoventraler Richtung erstreckendem Borstenkamm ausgestattet (Abb.83). Letzterer weitet sich auf halber Höhe des Hypopharynx sowie apikal jeweils zu einem größeren Borstenfeld. An ihren lateralen und ventralen Rändern sind die Superlinguae in ihren apikalen Hälften in lockeren Abständen mit langen randständigen Borsten versehen. Die Randborsten stehen nach medioventral dichter und sind nach medial gerichtet. Die Superlinguae insgesamt sind leicht nach innen geneigt, so daß die Außenränder sich etwas weiter anterior als die Innenränder befinden, und die Superlinguae sich etwa in einem Winkel von 25 Grad zu der in der Querschnittsebene verlaufenden Lingua befinden (Abb.80). Dadurch entsteht zwischen Lingua und Superlinguae beiderseits, etwa auf gleicher Höhe mit den Laden der Maxille, ein keilförmiger Raum (Abb.78, 80, 84, 92, 99). Die den Superlinguae zugewandte orale Seite der Lingua ist auf ihrer gesamten Breite mit einem dichten Saum aus langen Haaren ausgestattet, die in diesen keilförmigen Raum hineinragen und auf diese Weise einen nach anteroventral gerichteten Reusenkamm bilden (Abb.79). Die Lingua ist auf ihrer aboralen Seite lateroapikal lediglich mit locker stehenden kleinen Borsten besetzt, die sich zum Rand hin etwas verdichten. Apikal findet sich in der Medianen ein kleineres Feld mit einem dichteren Besatz aus längeren Haaren (Abb.80). Die Lingua wird von caudal vollständig vom Labium überdeckt (Abb.81).

Der gesamte Hypopharynx ist weitestgehend weichhäutig. Die Cutikula der Superlinguae ist bis auf eine schmale laterale Spange von anterior nur wenig sklerotisiert. Dieser laterale Sklerit verkleinert sich nach posterior und setzt sich als kutikulärer, in Längsrichtung nach posterior verlaufender Stab jeweils bis zur lateralen Basis der Lingua fort. Er bildet so das Suspensorium (Sus) des Hypopharynx (Abb.43, 87, 88).

4.7.2 Muskulatur des Hypopharynx

M24 (M. lingualis): Im histologischen Querschnitt (Abb. 85, 98) wird kenntlich, daß sich auf der Höhe der Lingua ein Muskel zwischen der Hypopharynxbasis in der Querschnittsebene erstreckt (Abb.84). Dieser Muskel führt bei seiner Kontraktion zu einer Kompression des basalen Hypopharynx und könnte somit eine Erhöhung des Turgors in

der Lingua bewirken. Der M24 ist bei allen von mir untersuchten Taxa der Ephemeroptera vorhanden (s. a. Abb. 86).

M32 (M. mandibulo-hypopharyngealis): s. unter 4.4.3

M45 (M. tentorio-hypopharyngealis): s. unter 4.9.2

4.7.3 Diskussion des Hypopharynx

4.7.3.1 Funktionelle Aspekte

Der Hypopharynx bei Ephemeropteren ist entsprechend der diversifizierten Nahrungsaufnahme innerhalb der unterschiedlichen Familien unterschiedlich gestaltet. Er erfüllt bei *O. wakefieldi* und bei anderen in dieser Hinsicht nahe am Grundplan der Ephemeroptera stehenden Taxa bei der Weitergabe der durch die Maxillen akkumulierten Nahrung die Funktion eines Reusenapparates. Die morphologischen Befunde an *O. wakefieldi* und *Siphonurus lacustris* (ARENS 1989, SCHÖNMANN 1981) sowie Beobachtungen an lebenden Larven von *Siphonurus lacustris* (ARENS 1989, SCHÖNMANN 1979) und *Ephemerella needhami* (McShaffrey & McCafferty 1990) machen wahrscheinlich, daß die durch die Maxillen aufgenommene Nahrung in die intrahypopharyngealen Arbeitsräume zwischen Lingua und Superlinguae verbracht werden. Dort wird der Detritus an den vorhandenen Reusenkämmen der Innenkanten der Superlinguae abgestreift. Der Weitertransport auf die adorale Seite der Lingua erfolgt wahrscheinlich passiv durch ständiges Nachführen der Maxillen mit weiterer Nahrung, was ein Weiterschieben des Detritus nach vorne bewirkt.

Selbst bei Familien mit abgewandelter Nahrungsaufnahme erfolgt ein Abstreifen der Nahrung am Hypopharynx: bei den filtrierenden Familien der Coloburiscidae, Isonychidae und Oligoneuriidae wird die Nahrung zwar über Haarreihen der Vorderbeine ausfiltriert, danach aber von den Labial- und Maxillarpalpen ausgekämmt, an die Laden der Maxille weitergegeben und als letzten Schritt in gewohnter Weise am Hypopharynx abgestreift (ELPERS & TOMKA 1992; WALLACE & O'Hop 1979, WISELY 1962). Auch bei den Familien, welche als Weidegänger mit den Palpen des Labium oder den Maxillarpalpen Nahrung abweiden, wird diese über die Maxillen am Hypopharynx abgestreift (MC SHAFFREY & MCCAFFERTY 1986, 1988; STRENGER 1953). Demgegenüber sind die Superlinguae bei den Prosopistomatidae (LANDA 1969) und Ameletopsidae (eigene Beobachtung) ebenso wie bei *Raptobaetopus*, einer Gattung der Baetidae, reduziert (MÜLLER-LIEBENAU 1978). Dies sind Taxa, welche zu einer carnivoren Ernährungsweise übergegangen sind.

4.7.3.2 M. lingualis

Bemerkenswert an dem Hypopharynx von *O. wakefieldi* ist der Nachweis eines M. lingualis, welcher sich in Transversalebene an der Basis des Hypopharynx erstreckt. Bei Archaeognathen findet sich eine bindegewebige Verbindung, die sich in Transversalebene zwischen den sklerotisierten Fulcren an der Basis des Hypopharynx erstreckt

(*ligament transverse*, BITSCH 1963). Eine weitere, vom transversalen Ligament in Längsrichtung abzweigende bindegewebige Verbindung ist ebenfalls vorhanden.

Bei den Zygentoma (inkl. *Tricholepidion*) findet sich an der Basis des Hypopharynx an entsprechender Stelle wiederum ein transversaler Muskel, der bei *Lepisma saccharina* sogar einen zurückgebildeten Anteil an Muskelfasern aufweist. Dieser *M. lingualis* ist nicht nur bei *Oniscigaster* vorhanden, sondern wurde auch bei *Nesameletus* und *Ameletopsis* nachgewiesen. Bisherige Autoren haben diesen Muskel allerdings bei keiner anderen Ephemeropterenlarve gefunden (BROWN 1961, SCHÖNMANN 1981, STRENGER 1953, 1975). Dies mag jedoch methodische Gründe haben, da diese Autoren keine histologischen Untersuchungen durchführten, sondern deren Beschreibungen lediglich auf makroskopischen Präparationen der Tiere fußten. Eigene Nachuntersuchungen an den von BROWN (1961), STRENGER (1975) und SCHÖNMANN (1981) untersuchten Arten bestätigten diese Vermutung, da im histologischen Schnittpräparat dieser Muskel auch bei *Siphonurus croaticus*, *Baetis rhodani* und *Ephemerella danica* zu finden war. So liegt der Schluß nahe, daß der *M. lingualis* bisher lediglich übersehen worden war, jedoch im Grundplan der Ephemeroptera anzunehmen ist.

Bei allen anderen pterygoten Ordnungen konnte ein *M. lingualis* an der Basis des Hypopharynx bisher nicht nachgewiesen werden (MATSUDA 1965). Dies könnte unter dem Vorbehalt, daß die Anwendung histologischer Schnitttechniken möglicherweise zu einer Entdeckung dieses Muskels bei Vertretern der Metapterygota führt, für den Verlust dieses Muskels als eine weitere mögliche Synapomorphie der Odonata und Neoptera sprechen.

4.7.3.3 Suspensorium

Der gesamte Hypopharynx wird bei Insekten in der Regel von einem mehr oder weniger ausgeprägten Stützsystem aus zusammenhängenden Skleriten bzw. skeletalen Spangen eingefaßt, welches oft in der Gesamtheit als Suspensorium bezeichnet wird (SNODGRASS 1935). So ist bei Archaeognathen die Lingua basal stark sklerotisiert. Dieser Sklerit setzt sich nach dorsolateral jeweils in ein stabförmiges Fulcrum fort. Auch der laterale Rand der Superlinguae ist auf deren adoraler Seite durch jeweils einen Sklerit versteift. Die adorale Basis des Hypopharynx ist ebenfalls sklerotisiert und bietet Insertionsflächen für die Retraktoren des Mundwinkels (BITSCH 1963).

Auch Zygentoma besitzen ein ausgedehntes sklerotisiertes Spangenwerk, welches den Hypopharynx stützt (CHAUDONNERET 1950) und die Ansatzstelle für mehrere Muskeln darstellt. Basal inserieren wie bei den Archaeognathen die beiden Paare der Mundwinkelretraktoren am oralen Arm des Suspensorium. Auf halber Höhe inseriert lateral an einem kleinen, isolierten Sklerit der *M. mandibulo-hypopharyngealis*. Weitere Muskeln enden in der distalen Hälfte des Hypopharynx, so ein *M. depressor linguae*, *M. hypopharyngosalivarialis*, *M. fulcropostmentalis* und *M. craniofulcralis* (CHAUDONNERET 1950).

Im Gegensatz hierzu erscheint das hypopharyngeale Skelet von *O. wakefieldi* und *Nesameletus sp.* reduziert. Lediglich die lateralen Ränder der Superlinguae und die kurze gemeinsame Basis des Hypopharynx sind stärker sklerotisiert. Während sich bei Archaeognatha, Zygentoma, Odonata und Neoptera das hypopharyngeale Stützskelet bis weit nach dorsal in die Mundwinkel hinzieht, bleiben letztere bei *O. wakefieldi* membranös. Dementsprechend setzen die Retraktoren der Mundwinkel wohl getrennt vom

Suspensorium an. Dieselben Verhältnisse sind auch bei *Siphonurus lacustris* (Ephemeroptera: Siphonuridae) zu verzeichnen (SCHÖNMANN 1981). Bei anderen untersuchten Ephemeropteren - so bei *Baetis rhodani* und *Cloeon dipterum* (Baetidae) - dagegen ziehen die Mundwinkelretraktoren bis zur Basis des Suspensorium (BROWN 1961). Ähnliches trifft auch für die untersuchten Vertreter der Setisura und Ephemeroidea zu (STRENGER 1953, 1970, 1975, 1977). Da auch bei Archaeognatha (BITSCH 1963) und Zygentoma (CHAUDONNERET 1950) die Mundwinkelretraktoren bis zur Basis des Suspensorium ziehen, ist bei *O. wakefieldi* und *Siphonurus lacustris* eine Reduktion des basalen Suspensorium anzunehmen. Im Grundplan der Ephemeroptera können also diesbezüglich ähnliche Verhältnisse wie bei den übrigen ectognathen Insekten angenommen werden.

4.7.3.4 Superlinguae

Der Hyphopharynx der Eintagsfliegen ist vor allem durch die Präsenz der anterolateralen Superlinguae bemerkenswert. Superlinguae sind bei allen bisher untersuchten Ephemeropteren nachgewiesen (BROWN 1961, SCHÖNMANN 1981; SNODGRASS 1935; STRENGER 1953, 1970, 1975) und mit Sicherheit deren Grundplan zuzuweisen. Superlinguae sind auch bei Archaeognathen wohl ausgebildet (BITSCH 1963). Zwar fehlen den Zygentoma Superlinguae (CHAUDONNERET 1950), doch sind auch innerhalb der entognathen Ordnungen bei Diplura (EVANS 1921) und Collembola (WOLTER 1963) vergleichbare Strukturen zu finden, so daß an der Existenz von Superlinguae im Grundplan auch der Hexapoda nicht gezweifelt werden kann. Die Superlinguae sind bei den metapterygoten Insekten in der Regel völlig weggefallen oder zumindest stark reduziert (MATSUDA 1965, KRISTENSEN 1991), so daß dort lediglich die mediale Lingua ausgebildet ist. Letztere wird dann als Hypopharynx im engeren Sinne bezeichnet. Die Reduktion der Superlinguae kann daher als Synapomorphie der Odonata und Neoptera gewertet werden.

Das regelmäßige Auftreten der Superlinguae bei Diplura, Collembola, Archaeognatha und Ephemeroptera legt den Schluß nahe, daß Superlinguae auch im Grundplan der Insekten vorhanden sind. Paarige Superlinguae finden sich aber auch innerhalb der Myriapoda bei den Progoneata. Da den ausschließlich räuberischen Chilopoden Superlinguae stets fehlen, werden Superlinguae daher bisweilen als synapomorphes Merkmal der Insecta + Progoneata (Labiophora) diskutiert (DOHLE 1980, KRAUS & KRAUS 1994). Zieht man jedoch die Überlegung in Betracht, daß auch bei carnivoren Insekten die Superlinguae oft reduziert werden (s.auch 4.7.3.1), läßt sich auch die Annahme von Superlinguae im Grundplan der Tracheata zumindest in Erwägung ziehen. Zudem zeigt der Außengruppenvergleich, daß auch bei Krebsen ein oft zweilappiger Auswuchs des ventralen Mundrandes auftreten kann, der den Mundraum nach posterior abgrenzt und als Paragnathen oder zuweilen als „Labium“ bezeichnet wird (GRUNER 1993). Die äußere Ähnlichkeit und die identische Lage von Paragnathen und Superlinguae sind für manche Autoren daher Anlaß, Superlinguae als Grundplanmerkmal der Mandibulata anzunehmen (KLUGE 1998). Allerdings sind lappenartige, den Superlinguae der Insekten ähnelnde Paragnathen lediglich innerhalb der Malacostraca ausgebildet. Bei ursprünglichen Crustacea, die eine filtrierende Lebensweise in Verbindung mit einer ventralen Nahrungsrinne besitzen, würde solch eine caudale Begrenzung des Mundraumes in einer ventralen Nahrungsrinne einem ungehinderten Nahrungszufluß zur Mund-

öffnung ja auch im Wege stehen. Es finden sich aber auf der Ventralseite zwischen Mandibel und 1. Maxille zwei laterale kleine Höcker, so z.B. bei den Cephalocarida (SANDERS 1963). Laterale Paragnathenhöcker können auch bei den Phosphatocopina aus der oberkambrischen Orsten-Fauna nachgewiesen werden (WALOSSEK 1999), die von WALOSSEK zu den Stammgruppenvertretern der Crustacea gerechnet werden. Es besteht daher wohl kein Zweifel daran, daß solche Paragnathenhöcker auch für den Grundplan der Crustacea angenommen werden müssen. Fraglich ist jedoch, ob Paragnathenhöcker wie von WALOSSEK (1999) vorgeschlagen als autapomorphes Merkmal von Phosphatocopina + Eucrustacea gewertet werden können, da es durchaus im Bereich des Möglichen erscheint, daß bereits im Grundplan der Mandibulata Paragnathenhöcker vorhanden waren, aus denen sich auch die Superlinguae der Tracheata ableiten. Unter der Annahme, daß die Tracheaten die Schwestergruppe der Krebse darstellen, muß aber die spezifische zweilappige Ausprägung der Paragnathen bei den Malacostraca einerseits und der Superlinguae der Tracheaten andererseits als Parallelentwicklung betrachtet werden.

4.8 Die Maxille

4.8.1 Äußere Morphologie der Maxille

Die schlanke Maxille (Mx) ist bei *O. wakefieldi* deutlich in Cardo (Ca), Stipes (Sti) und Lade (GaLc) getrennt (Abb.89). Am Stipes inseriert ein dreigliedriger Maxillarpalpus (Pmx). Die Maxille artikuliert über ein am proximalen Ende des Cardo befindliches Kugelgelenk mit der Kopfkapsel. Der cardinale Gelenkkopf artikuliert dabei mit einer cranialen Gelenkpfanne, die sich unmittelbar ventral der hinteren Tentorialöffnung an der Postgena befindet (Abb.7). Der Cardo selbst ist dorsal und auf der aboralen Seite gut sklerotisiert. In der Aufsicht besitzt der Cardo die Form eines mit seiner Spitze nach mediad gerichteten Dreiecks. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, daß die distale Hälfte des Cardo ausgebeult ist und dadurch von der proximalen Hälfte abgesetzt und etwas prominenter erscheint. Da außerdem die Grenze zwischen distaler Hälfte und proximaler Hälfte des Cardo durch eine querverlaufende Einfaltung der Cutikula und auf der adoralen Seite auch durch die Insertion des M. cranio-cardinalis markiert ist, erscheint eine Unterteilung des Cardo in einen Disti- und Proxicardo gerechtfertigt.

Der Disticardo artikuliert ventrolateral auf seiner ganzen Außenseite mit dem Stipes. Besonders an den beiden Eckpunkten der jeweiligen Gelenkkanten sind Cardo und Stipes stärker sklerotisiert. Somit ist ein Scharniergelenk ausgebildet, welches die Gelenkachse in der Parasagittalen fixiert und so lediglich eine Aus- und Einklappbewegung des Stipes gegenüber dem Cardo zuläßt. Der Cardo ist gänzlich unbehaart.

Der Stipes-Sklerit umfaßt von lateral die gesamte aborale und orale Seite (Abb.89, 94), lediglich die mediale Seite des Stipes ist membranös. Der Stipes ist auf seiner aboralen und medialen Seite gänzlich unbehaart, lediglich auf seiner oralen und lateralen Seite findet sich eine spärliche Behaarung aus wenigen kurzen Setae, die sehr locker verteilt sind. Auf der aboralen Seite ist der Stipes in seiner lateralen unteren Hälfte durch eine lange, schlitzförmige Grube gekennzeichnet (Abb.89). Eine kleinere, unauffälligere Grube befindet sich dorsal der letzteren. Diese Gruben markieren die inneren skeletalen Leisten, an denen die Mm. tentorio-stipitales inserieren.

Auf der lateralen Seite des Stipes ist in der ventrolateralen Ecke ein dreigliedriger Palpus maxillaris eingelenkt. Dieser weist anteroventrad und leicht laterad. Die drei länglichen Glieder des Maxillarpalpus sind zylindrisch und spärlich behaart. Lediglich am distalen Ende des dritten Palpusgliedes befindet sich eine Anzahl kräftiger und langer, nach mediocaudal gebogener Dornen. Das Grundglied des Palpus ist ohne besondere Gelenkung in die Membran der Maxille eingelassen, ein Palpifer ist nicht ausgebildet (Abb.89, 90, 94).

Die längliche Lade der Maxille ist leicht mediad geneigt und schließt sich distal breitflächig an den Stipes an. Galea (Ga) und Lacinia (Lc) sind medial zwar membranös auf ganzer Länge miteinander verbunden, jedoch sonst als separate Sklerite gut kenntlich (Abb.89-90, 93-94). Beide Laden münden distal in ein gemeinsam geformtes apicales Schabewerkzeug aus, das aus drei stark sklerotisierten und einwärts gebogenen Zacken gebildet wird (Abb.92, 93, 95). Die anteriore und mediale Zacke wird hierbei von der Spitze der Galea, die posteriore Zacke von der Spitze der Lacinia gestellt (Abb.91). Die Laden sind in ihrer distalen Hälfte an ihren Rändern jeweils mit Kämmen aus Haarreihen besetzt (s.u.).

Die Galea ist lediglich laterobasal mit dem Stipes nahtlos verschmolzen, auf anteriorer und posteriorer Seite ist der Sklerit der Galea sowohl vom Stipes als auch von der Lacinia durch einen membranösen Streifen abgesetzt (Abb.90). Die Außenlade ist insgesamt wohl sklerotisiert, wenngleich die stärkste Sklerotisierung am dunkelbraun gefärbten Apex kenntlich wird.

Die Galea ist unbehaart bis auf eine einzeilige Längsreihe aus zwölf bis fünfzehn langen, einseitig gefiederten Setae (Sga), die sich lateral und subapical auf der Aboralseite der Galea befinden (Abb.91-93, 95). Die Haare sind nach ventral gerichtet, ihre Spitzen caudalwärts leicht eingebogen. Die einseitigen Kämmen der einzelnen Haare weisen dabei jeweils nach medial.

Die Galea ist an ihrem apicalen Ende leicht einwärts gekrümmt und läuft in eine zweigespaltene sklerotisierte Spitze (IncG1, IncG2) aus, die einen Teil des apicalen Schabewerkzeuges bildet (Abb.92). Von medial betrachtet wird eine lange Seta (Sinc) sichtbar, die sich auf der Innenseite zwischen den beiden eng aneinanderliegenden Zinken der Galeaspitze befindet. Die beiden Spitzen sind dergestalt gekrümmt, daß sie zusammen mit der Spitze der Lacinia ein nach medial gerichtetes Schabewerkzeug bilden. Die beiden Zinken der Galea sind dabei jeweils etwa halb so breit wie der Zinken der Lacinia.

Die Lacinia ist auf ganzer Länge der aboralen Seite medial von der Galea abgesetzt. Ihre laterale Seite ist an der Spitze nach hinten umgeschlagen und die Spitze (IncL) insgesamt nach medial eingebogen. Auf diese Weise legt sich die Spitze der Lacinia von posterior an die Spitze der Galea und bildet die posteriore Zinke des apikalen Schabers.

An ihrem medialen Rand ist die Lacinia in ihrer distalen Hälfte mit zwei parallel verlaufenden Längsreihen von Haaren besetzt, welche unmittelbar nebeneinander verlaufen (Abb.90, 92, 93, 95, 96). Die aborale Haarreihe (SabL) besteht aus zwölf (bis sechzehn) langen und doppelseitig schwach gefiederten Setae, die nach medial gerichtet sind (Abb.95). Die adorale Reihe (SadL) besteht aus einer gleichen Anzahl von stärker sklerotisierten Borsten, die meist einseitig gefiedert sind (Abb.95, 96). Weitere Unterschiede der beiden Haarreihen betreffen vor allem die basale Einlenkung der Haare: die Haare der aboralen Reihe weisen einen typischen Basalring auf, wie er im Regelfall von einer für echte Setae kennzeichnenden tormogenen Zelle gebildet wird (Abb.93, 95). Die adorale Borstenreihe hingegen geht nahtlos in den Sklerit der Lacinia über, so daß es sich bei dieser Borstenreihe auch um Trichome (Microtrichia) handeln könnte

(Abb.96). In der apicalen Hälfte der adoralen Borstenreihe sind weiterhin drei besonders vergrößerte Borsten (*Dentisetae sensu* KLUGE *et al.* 1995) auffallend, welche die apicalen Ladenspitzen zu einer Längsreihe von Zinken verlängern (Abb.92, 95).

Im mediobasalen Winkel der Lacinia befindet sich ein weiteres, umlaufendes Borstenfeld (BfL) aus etwa zehn bis zwanzig locker stehenden, mittellangen Setae (Abb.90, 93). Von diesem Borstenfeld etwas abgesetzt inseriert auf der aboralen Seite der Lacinia mediobasal ein einzelnes dünnes Haar (Sbf), welches bis zur doppelten Länge der anderen Haare betragen kann. Diese Seta weist in direkter Verlängerung der Laciniaspitze nach ventral.

4.8.2 Die Muskulatur der Maxille

M33 (*M. tentorio-cardinalis*):

Der tentoriale Adduktor des Cardo entspringt unmittelbar vor dem hinteren Tentorium an der lateroventralen Seite des Corpotentorium. Er zieht von dort in etwa waagerechter Richtung zur Maxille und inseriert auf der gesamten Innenseite des Disticardo (Abb.88, 97-101).

M34 (*M. cranio-cardinalis*):

Auf der adoralen Seite des Cardo inseriert dieser schlanke, im Querschnitt runde Muskel an einem kurzen Apodem (Abb.87, 88, 97). Er verläuft direkt medial und parallel zu M35 und entspringt unmittelbar medial des letzteren an der dorsolateralen Postoccipitalnaht. M34 wirkt als Abduktor des Cardo.

M35 (*M. cranio-lacinalis*):

Dieser lange und sehr dünne Muskel entspringt unmittelbar lateral des M34 an der lateralen Postoccipitalnaht und läuft von dort senkrecht zu seiner Insertion am proximalen Ende der medialen Seitenkante der Lacinia (87-88, 97-101). In seiner basalen Hälfte verläuft dieser Muskel dabei direkt neben M34. Der *M. cranio-lacinalis* wirkt als Adduktor der gesamten Lade.

M36 (*M. tentorio-stipitalis primus*):

M36 ist der dünnste der drei Muskeln, die vom Tentorium zum Stipesklerit ziehen (Abb.97, 100-101, 113). Dieser Muskel entspringt medial auf der anterioren Seite des hinteren Tentorialarmes und zieht von dort etwa parallel zum *M. tentorio-cardinalis* zu seiner Insertion am kleineren der beiden aboralen Stipesapodeme. Der Muskel wirkt als Adduktor der Maxille.

M37 (*M. tentorio-stipitalis secundus*):

Dieser Muskel (Abb. 42-43, 87-88, 97-101) ist zusammen mit dem folgenden der stärkste Muskel der Maxille. Er entspringt unmittelbar vor M38 am Corpotentorium und läuft schräg nach anterior (Abb. 42-43, 87-88, 97-101). Er inseriert in der distalen Häl-

te des Stipes breitflächig am größeren der beiden aboralen Apodeme. Dabei nimmt er fast den gesamten Raum der distalen Hälfte des Stipeskörpers ein.

M38 (*M. tentorio-stipitalis tertius*):

M38 entspringt unmittelbar vor M33 und hinter M37 lateroventral am Corpotentorium, zieht von dort in leicht schräger Richtung laterocaudal und inseriert an der lateralen und aboralen Innenwand des Stipes. Dabei füllt der Muskel nahezu die gesamte proximale Hälfte des Stipeskörpers aus. M36 - M38 wirken als Adduktoren des Stipes.

M39 (*M. stipito-lacinalis*):

Dieser mittelgroße Muskel entspringt anterior des M37 und zieht von der lateralen Seitenkante des Stipes zum mediobasalen Winkel der Lacinia (Abb.97, 99-101). Seine Insertion befindet sich unmittelbar unter der des M35. Der Adduktor der Lacinia wirkt gleichzeitig auch als Adduktor beider Laden.

M40 (*M. stipito-palpalis externus*):

Der zarte Muskel entspringt auf der aboralen Seite des Stipes am größeren der beiden Stipesapodeme und zieht von dort schräg nach unten und vorne zu seiner Insertion am laterobasalen Rand des Tastergrundgliedes (Abb.97, 113). M40 wirkt als Abduktor und Levator des Palpus maxillaris.

M41 (*M. stipito-palpalis internus*):

Der Antagonist des M40 entspringt unmittelbar medioventral des letzteren am großen Stipesapodem und zieht parallel zu M40 zu seiner Insertion am mediobasalen Rand des Tastergrundgliedes (Abb.97, 99-101). M41 wirkt als Adduktor und Depressor des gesamten Maxillartasters.

M42 (*M. palpo-palpalis maxillae primus lateralis*):

Der Extensor des zweiten Tastergliedes zieht vom lateralen Basalrand des Tastergrundgliedes zum lateralen Basalrand des zweiten Tastergliedes (Abb.97).

M43 (*M. palpo-palpalis maxillae primus medialis*):

Der Flexor des zweiten Tastergliedes zieht vom medialen Basalrand des ersten zum medialen Basalrand des zweiten Tastergliedes (Abb.97).

M44 (*M. palpo-palpalis maxillae secundus*):

Ein Flexor des dritten Tastergliedes ist nicht vorhanden.

4.8.3 Die Maxille von *Nesameletus spec.*

Die Maxille von *Nesameletus sp.* ist der von *O. wakefieldi* ähnlich gebaut, jedoch bestehen vor allem Unterschiede in den Proportionen der einzelnen Elemente der Maxille zueinander:

Der Cardo ist in seiner distalen Hälfte auffallend bauchig gewölbt (Abb.102, 106). Der sklerotisierte Teil des Cardo ist in seiner medialen Hälfte in zwei sklerotisierte Spangen ausgezogen, die den M. craniocardinalis von anterior und posterior umlaufen (Abb.106). Am medialen Ende der posterioren Spange befindet sich die craniale Gelenkung des Cardo, am medialen Ende der anterioren Spange inseriert der M. craniocardinalis. Auf der aboralen Seite der Maxille ist die Membran im lateralen Winkel zwischen Cardo und Stipes zu einem fingerartigen tubulären Auswuchs (MK) ausgestülpt (Abb.102, 106). Diese tubuläre, membranöse Ausstülpung weist nach anterodorsal und ist an ihrem apicalen Ende rechtwinklig nach lateral gebogen. Der Cardo ist gänzlich unbehaart.

Der massive Stipes ist auf seiner lateralen Seite vor allem in seiner basalen Hälfte leicht nach außen gewölbt, verjüngt sich aber nach distal (Abb.102, 106). Mediobasal ist der Stipes zu einem markanten Dreieck ausgezogen. Laterobasal inseriert ein langer, dreigliedriger Palpus. Letzterer weist nach ventral und wird zur Spitze hin leicht nach caudal eingekrümmt getragen. Der Palpus ist außer mit einer lockeren Behaarung auf seiner Außenseite lediglich am distalen Rand des zweiten Palpusgliedes sowie am Apex des dritten Gliedes mit einem stärkeren Besatz an Haaren versehen. Der Stipes selbst ist gänzlich unbehaart.

Die Galeolacinia hat insgesamt einen keilförmigen Umriß und besitzt an ihrem distalen Ende ein vierzinkiges Schabewerkzeug (Abb.102-106). Sie ist an ihrem basalen Ende verjüngt, so daß zwischen Stipes und Laden eine Einschnürung vorhanden ist. Die Sklerite von Galea und Lacinia sind medial auf beiden Seiten auf ganzer Länge durch eine breite membranöse Zwischenzone wohl getrennt (Abb.106). Die Galea ist auf ihrer lateralen Seite nach außen gewölbt und wird nach distal zu schmaler. Sie ist etwa doppelt so groß wie die Lacinia und auf ihrer ab- und adoralen Seite von letzterer jeweils durch eine keilförmige Membran getrennt.

An dem Apex der Galea sind zwei stark sklerotisierte Spitzen vom Rest des Galeasklerit abgegliedert (IncG1, IncG2, Abb.104). Die beiden Spitzen besitzen in der Aufsicht etwa die Form eines spitzwinkligen, gleichschenkligen Dreiecks. Sie sind medial auf ganzer Länge voneinander getrennt, liegen aber eng beieinander und bilden dabei die beiden mittleren Zinken eines nach medial offenen Kratzwerkzeuges. Zwischen den Basen der beiden medialen Zinken entspringt auf deren medialer Seite ein einzelnes Haar (Sinc), welches apical gespalten ist (Abb.104). Am lateralen subapicalen Rand der ansonsten gänzlich unbehaarten Galea findet sich eine einzeilige Haarreihe aus vier bis acht einfach gefiederten Setae.

Die Lacinia bei *Nesameletus sp.* nimmt als dünner medialer Sklerit nur ein Drittel der gesamten Breite der Maxille ein (Abb.103, 105). In ihrer mediobasalen Ecke befindet sich auf der aboralen Seite ein Haarfeld mit einem Besatz von etwa zehn Setae (Abb.103). Medioventral abgerückt von diesem Haarfeld befindet sich ein weiteres, einzeln stehendes Haar, welches der Lacinia eng anliegt und nach ventral gerichtet ist. Die Lacinia ist in ihrer distalen Hälfte rauchbraun gefärbt. Auf der aboralen Seite ist ihre Spitze apical umgeschlagen und bildet den posterioren Zinken des vierteiligen Schabeapparates (Abb.104, 105). An der medialen Kante der Lacinia finden sich sub-

apical zwei deutlich voneinander abgesetzte, parallel zueinander verlaufende Haarreihen. Die Haare der aboralen Reihe erscheinen nach submedial versetzt (Abb.104) und sind in der Aufsicht der Maxille von anterior daher nicht sichtbar (Abb.105). Diese ungefederte Haarreihe wird aus drei bis neun einfachen Setae gebildet.

Die adorale Haarreihe aus ungefähr 18 Haaren sitzt am medialen Ende einer membranösen, zu einer Lamina lacinalis ausgezogenen flächigen Erweiterung der Lacinia (Abb.104, 105). In dieser Haarreihe fallen zwei Dentisetae (Ds1, Ds2, Abb.104, 105) auf, die sich nahe des proximalen bzw. distalen Endes der Haarreihe befinden. Alle Haare der adoralen Reihe gehen ohne spezifische basale Gelenkung direkt aus der Lamina lacinalis hervor.

Von der adoralen Haarreihe deutlich abgesetzt befindet sich in Verlängerung nach apical ein zweiter von der Lacinia gebildeter Zinken, welcher den adoralen Abschluß des vierteiligen Schabeapparates bildet (Abb.104, 105). Dieser vierzinkige Schabeapparat wird also aus zwei mittleren Zinken der Galea und einem vorderen und hinteren Zinken der Lacinia gebildet. Alle vier Zinken sind stark sklerotisiert und an ihrer Basis vom Rest der Galeolacinia durch Syndesen deutlich abgesetzt.

Muskulatur (Abb.106):

M33 (M. tentorio-cardinalis): Der tentoriale Adduktor des Cardo entspringt medial an der massiven ventrolateralen Wand des Corpotentorium. Er zieht von dort in leicht schräger Richtung dorsolateral und caudad zur Maxille und inseriert auf der gesamten Innenseite des bauchig aufgewölbten Disticardo.

M34 (M. cranio-cardinalis): Der craniale Abductor des Cardo ist bei *Nesameletus* nur sehr schwach ausgeprägt. Auf der adoralen Seite des Cardo inseriert dieser dünne Muskel am medialen Ende der anterioren Cardo-Spange. Er verläuft gemeinsam mit M35 und entspringt unmittelbar lateral des letzteren und medial des M27 an der dorsolateralen Postoccipitalnaht.

M35 (M. cranio-lacinalis): M35 ist ein massiver, dicker Muskel mit rundem Querschnitt, der unmittelbar medial des M34 an der dorsolateralen Postoccipitalnaht entspringt. Er läuft von dort senkrecht zwischen der skeletalen Spange des Disticardo hindurch zu seiner Insertion am proximalen Ende der medialen Seitenkante des Lacinia-Sklerits. Dort inseriert der Muskel an einem großen Apodem. In seiner basalen Hälfte verläuft M35 dabei zusammen mit M34. Der M. cranio-lacinalis wirkt als Adduktor der gesamten Lade.

M36 (M. tentorio-stipitalis primus): Der Muskel entspringt auf der lateralen Seite der langen Trabecula tentorii etwa auf deren halber Höhe. Er ist relativ dünn und zieht als schmales Muskelbündel zu seiner Insertion am kleinen aboralen Stipesapodem. Der Muskel wirkt als Adduktor der Maxille.

M37 (M. tentorio-stipitalis secundus): Dieser wohlausgebildete Muskel zieht vom ventralen Corpotentorium zum großen aboralen Stipesapodem.

M38 (*M. tentorio-stipitalis tertius*): Von seinem Ursprung am Corpotentorium zieht M38 schräg nach lateral und inseriert dorsal des M37 an der lateralen Hinterwand des Stipes.

M39 (*M. stipito-lacinialis*): M39 ist ein wohl ausgebildeter Muskel, welcher in der basalen Hälfte des Stipes breitflächig an der lateralen und aboralen Seite des Stipes entspringt und schräg nach distal zum medioidistalen Winkel des Stipes zieht. Dort inseriert er an einem kurzen breiten Apodem der Lacinia. Dieses flächige Apodem geht in eine dünne Sehne über, die ihren Ursprung am mediobasalen Winkel der Lacinia nimmt. Der Adduktor der Lacinia wirkt gleichzeitig auch als Adduktor beider Laden.

M40 (*M. stipito-palpalis externus*): Der zarte Muskel ist - wie auch sein Antagonist M 39 - sehr kurz. Er entspringt auf der aboralen Seite des Stipes am ventralen Rand des langen Stipesapodem und zieht von dort schräg nach unten und vorne zu seiner Insertion am laterobasalen Rand des Tastergrundgliedes. M38 wirkt als Abduktor und Levator des Palpus maxillaris.

M41 (*M. stipito-palpalis internus*): Der Antagonist des M40 entspringt unmittelbar medioventral des letzteren am großen Stipesapodem und zieht parallel zu M38 zu seiner Insertion am mediobasalen Rand des Tastergrundgliedes. M41 wirkt als Adduktor und Depressor des gesamten Maxillartasters.

M42 (*M. palpo-palpalis maxillae primus lateralis*): Ein Levator des zweiten Tastergliedes zieht vom lateralen Basalrand des Tastergrundgliedes zum vorderen Basalrand des zweiten Tastergliedes.

Weder ein Flexor des zweiten (M43) noch ein Flexor des dritten Tastergliedes (M44) ist vorhanden.

4.8.4 Diskussion der Maxille

Der Vergleich der Maxillen von *O. wakefieldi* und *Nesameletus sp.* mit der Maxille der bisher bearbeiteten Ephemeropteren *Siphonurus aestivalis* (SCHÖNMANN 1981), *Baetis rhodani* und *Cloeon dipterum* (BROWN 1961), *Lepeorus goyi goyi* (SCHÖNMANN 1981), *Palingenia longicauda* (STRENGER 1970), *Proboscidoplocia skorai* (STRENGER 1977) und *Ephemera danica* (STRENGER 1975) macht zum einen deutlich, daß bei allen Unterschieden in den Proportionen der einzelnen Teile der Maxille eine erstaunliche Übereinstimmung und Uniformität im Bau vorhanden ist. So ist die Maxille bei allen untersuchten Arten in Cardo, Stipes und eine aus Galea und Lacinia verschmolzene Lade versehen. Der Cardo ist bei allen Arten mit dem *M. cranio-cardinalis* (M34) sowie dem *M. tentorio-cardinalis* versehen, die einheitlich verlaufen und sich bei den verschiedenen Arten lediglich in ihren Proportionen unterscheiden. Ähnliches gilt für die Muskulatur des Stipes, bei welcher die drei *Mm. tentorio-stipitales* (M36-38) einen weitestgehend einheitlichen Verlauf aufweisen und lediglich Proportionsunterschiede zu beobachten sind.

Die meisten untersuchten Arten besitzen einen dreigliedrigen Palpus. Lediglich bei den carnivoren Ameletopsidae ist mit einem Palpus aus mehr als 10 Palpengliedern (PHIL-

LIPS 1930, KLUGE et al. 1995) eine sekundäre Vielgliedrigkeit erreicht, die wohl im Zusammenhang mit der Ernährungsweise zu sehen ist und eine Autapomorphie der Ameletopsidae darstellt. Im Grundplan der Ephemeroptera muß jedoch ein dreigliedriger Palpus maxillaris angenommen werden. Die Reduktion des Maxillartasters von fünf Gliedern im Grundplan der Dicondylia bzw. Pterygota auf drei Glieder ist demnach ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Ephemeroptera. Das letzte Palpenglied ist nie bemuskelt. Bei den meisten Taxa, so auch innerhalb der Ephemeroidea oder bei den Baetidae, bildet das zweite Tasterglied mit dem dritten eine funktionelle Einheit und ist teilweise oder völlig mit letzterem verschmolzen (BROWN 1961, STRENGER 1970, 1975, 1977) und daher ebenso unbemuskelt. Im Extremfall können wie bei den Ephemerellidae alle inneren Muskeln des Palpus maxillaris reduziert sein (KLUGE 1998). Von den bisher untersuchten Arten besitzt lediglich *Siphonurus* auch im zweiten Palpusglied einen Muskel, der als Flexor des dritten Tastergliedes fungiert. Dieser Zustand kann auch für den Grundplan der Ephemeroptera angenommen werden. Die Bemuskelung des basalen Palpusgliedes ist bei allen untersuchten Arten mit einem Flexor und einem Extensor des zweiten Tastergliedes identisch. Schließlich ist auch mit einem jeweils am Basalrand des ersten Tastergliedes ansetzenden Flexor und Extensor des gesamten Palpus die basale Bemuskelung des Palpus bei allen Arten identisch und somit für den Grundplan der Ephemeroptera anzunehmen.

Die Laden der Maxille sind bei allen von anderen Autoren untersuchten Arten vollständig verschmolzen. Dies entspricht jedoch nicht dem Grundplanzustand der Ephemeroptera: Sowohl bei *O. wakefieldi* als auch bei *Nesameletus sp.* lassen sich anhand einer deutlichen Längsnaht die ursprünglichen Anteile der Galea und der Lacinia ausmachen. Es besteht kein Grund zu der Annahme, daß es sich bei der vorhandenen Längsnaht um eine sekundäre Erscheinung handeln könnte, wie vereinzelt vermutet wird (KLUGE 1998). Ein *M. stipito-galealis*, wie er etwa bei *Zygentoma* (CHAUDONNERET 1950) oder Neoptera (SNODGRASS 1935) vorhanden ist, konnte aber bei keiner der untersuchten Arten nachgewiesen werden. Es muß also davon ausgegangen werden, daß dieser Muskel bei Eintagsfliegen vollständig geschwunden ist. Am lacinialen Anteil der Lade inserieren dagegen bei allen bisher untersuchten Arten an der mediobasalen Ecke ein *M. stipito-lacinalis* (M39) sowie der *M. cranio-lacinalis* (M35). Diese Verhältnisse können daher auch für den Grundplan der Ephemeroptera als gesichert angenommen werden.

Besonders erwähnenswert ist die Tatsache, daß auch die Ladenspitze sowie die Beborstung der Lade bei aller Vielfalt in den verschiedenen Gruppen der Ephemeroptera relativ konstant bleibt und auf einen gemeinsamen Grundplan zurückgeführt werden kann: Der Apex der Lade wird bei relativ unspezialisierten Formen für gewöhnlich aus 3 Spitzen gebildet (KLUGE 1998), von denen die anteriore und mediale Zacke von der Galea, die posteriore Zacke von der Lacinia gestellt wird. Auch bei *O. wakefieldi* ist dieser charakteristische dreispitzige Apex vorhanden.

Ebenfalls für den Grundplan der Ephemeroptera anzunehmen sind die drei Haarreihen, welche sich in der distalen Hälfte der Laden an deren Außen- und Innenkante befinden. In der Regel bestehen diese Haarreihen aus gefiederten Haaren, mit denen Detritus eingefahren und auf den Hypopharynx verbracht wird. Eine dieser Haarreihen befindet sich auf der Außenkante der Galea, die beiden anderen stehen parallel zueinander an der Innenkante der Lacinia. Die adorale Borstenreihe trägt bei *O. wakefieldi* drei besonders vergrößerte Borsten, die KLUGE et al. (1995) als Dentisetae bezeichnen. Über die Funktion der Dentisetae bestehen derzeit keine gesicherten Erkenntnisse, doch kann vermutet

werden, daß sich durch den Einsatz dieser Strukturen festere Nahrungspartikel vom Substrat ablösen lassen. *Nesameletus sp.* weist diesbezüglich autapomorphe Verhältnisse auf: die distale Dentisetä ist stark vergrößert und gliedert sich den drei apikalen Spitzen als vierte Spitze an. Dadurch wird ein baggerschaukelartiges Greiforgan geformt, welches wohl zum Abschaben festsitzender Nahrungspartikel eingesetzt wird.

Die Anzahl an Dentisetäe im Grundplan der Ephemeroptera ist nicht gesichert. KLUGE *et al.* (1995) nehmen drei Dentisetäe im Grundplan der Ephemeroptera an, da die Vertreter der als relativ ursprünglich angesehenen Siphonuridea in der Regel drei solcher Dentisetäe aufweisen. Laut KLUGE *et al.* (1995) sind bei den Setisura + Furcatergalia die Dentisetäe auf zwei reduziert. Nach KLUGE (2000) besitzen die Maxillen der Baetiscidae dagegen sechs Dentisetäe. KLUGE (2000) wertet dies als Autapomorphie der Baetiscidae oder möglicherweise sogar der Prosopistomatoidea (Baetiscidae + Prosopistomatidae), doch die Maxille der Prosopistomatidae wurde diesbezüglich noch nicht untersucht.

Die Beurteilung der Dentisetäe bei den Prosopistomatoidea hängt eng mit der Beurteilung ihrer systematischen Stellung innerhalb der Ephemeroptera zusammen. KLUGE (2000) stellt die Prosopistomatoidea als Posteritorna allen anderen Ephemeropteren (als Anteritorna) gegenüber. Sollte diese Hypothese zutreffen, könnten die Verhältnisse bei den Baetiscidae meiner Ansicht nach möglicherweise auch den Verhältnissen im Grundplan der Ephemeroptera entsprechen, wenn man die Maxille der Zygentoma zur Merkmalspolarisation heranzieht. Es fällt eine frappierende Übereinstimmung der maxillaren Beborstung bei Zygentoma mit den Haarreihen der Eintagsfliegenlarven auf: die Galea von *Thermobia domestica* weist an ihrer Außenkante eine ähnliche Haarreihe wie die Maxille der Ephemeroptera auf (CHAUDONNERET 1950). Auch die distale Hälfte der Außenkante der Lacinia ist mit einer Haarreihe besetzt. Interessanterweise befinden sich an der Spitze sechs deutlich verdickte Haare. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hier um homologe Strukturen zu den Dentisetäe der Ephemeropterenmaxille handeln könnte. Es erforderte lediglich eine Verdoppelung der dünnen Haarreihe auf der Zygentomenmaxille, um einen Zustand zu erreichen, welcher der Maxille der Ephemeroptera entspräche.

Allerdings halte ich ein von KLUGE *et al.* (1995) und KLUGE (1998, 2000) vorgeschlagenes Schwestergruppenverhältnis zwischen Prosopistomatoidea und allen anderen Ephemeroptera zum derzeitigen Zeitpunkt für schlecht begründet: KLUGE (2000) weist lediglich auf die Unterschiede im Flügeltornus beider Gruppen hin und hält beide Merkmalszustände für abgeleitet, da die überlieferten Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera wie z.B. die Protereismatidae keinen Flügeltornus aufweisen. Daraus folgert KLUGE (1998, 2000) eine zweimal unabhängige Entstehung des Flügeltornus bei den Anteritorna und Posteritorna. Auch MCCAFFERTY & WANG (2000) folgen den Vorstellungen von KLUGE *et al.* (1995) und KLUGE (1998, 2000) und stellen ebenfalls die Prosopistomatoidea allen anderen Eintagsfliegen als Carapacea gegenüber. MCCAFFERTY & WANG (2000) führen zur Begründung aber lediglich die „spezialisierte Morphologie der Larve“ und den posteritornen Flügel der Prosopistomatoidea an. Der mesonotale Carapax der Larven (s.u.) ist jedoch ein abgeleitetes Merkmal der Prosopistomatoidea und kann damit nicht zur Begründung eines Monophylums Anteritorna bzw. als Argument gegen eine Verwandtschaft mit den übrigen Taxa der Pannota herangezogen werden. Im Gegensatz zu KLUGE (2000) halten MCCAFFERTY & WANG (2000) den posteritornen Flügel ohne weitere Begründung für plesiomorph. Insgesamt betrachtet erscheint mir die Annahme einer Schwestergruppenbeziehung zwischen Prosopistoma-

toidea und dem Rest der Ephemeroptera als schlecht begründet, zumal dieser Vorstellung die von MCCAFFERTY & EDMUNDS (1979) vorgeschlagene Systematisierung der Prosopistomatoidea als Teilgruppe der Pannota gegenübersteht. Letztere zeichnen sich laut MCCAFFERTY & EDMUNDS (1979) im Larvenstadium durch eine mediane Fusion der Vorderflügelanlagen entlang des Mesonotum sowie im Imaginalstadium durch ein sich nach posterior verjüngendes Mesoscutellum aus. Zwar sind bei den Larven der Prosopistomatoidea die Flügelanlagen nahtlos mit dem nach hinten ausgewachsenen Pro- und Mesonotum zu einem das Abdomen bedeckenden Schild ausgewachsen (DEGRANGE 1955, LAFON 1952), doch läßt sich dieser Zustand zwanglos als eine fortgeschrittene Fusion des pannoten Zustandes interpretieren. Folgt man also der Interpretation von MCCAFFERTY & EDMUNDS (1979), so stellen die Prosopistomatoidea ein relativ untergeordnetes Taxon innerhalb der Ephemeroptera dar. In diesem Falle müßte bei einer Annahme von sechs Dentisetae im Grundplan der Ephemeroptera eine mehrfach konvergente Reduktion auf drei bzw. zwei Dentisetae innerhalb der Ephemeroptera erfolgt sein. Demgegenüber erscheint die Annahme einer sekundären Vermehrung der Dentisetae auf sechs sparsamer. Dies wird daher hier als abgeleitetes Merkmal der Prosopistomatoidea interpretiert.

Vergleicht man die Muskulatur der Ephemeropterenmaxille mit den Verhältnissen bei *Zygentoma* einerseits und der Odonata und Neoptera andererseits, so lassen sich als abgeleitete Merkmale der Pterygota feststellen: Verlust des *M. tergo-stipitalis*, des *M. tentorio-lacinialis* und die Reduktion der Anzahl an Palpusmuskeln. Auf keinen Fall haltbar ist dagegen die Annahme des Verlustes des *M. tentorio-lacinialis* als synapomorphes Merkmal der Odonata und Neoptera durch KRISTENSEN (1991), da dieser Muskel auch bereits bei Eintagsfliegen und Silberfischchen nicht mehr vorhanden ist. Dieses Reduktionsmerkmal muß also als Autapomorphie der Dicondylia aufgefaßt werden.

Bei der Bewertung des stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsverhältnisses der Eintagsfliegen wird von den Befürwortern der Palaeoptera-Hypothese zumeist die mediane Verschmelzung der Laden der Maxille bei Eintagsfliegen und Libellen als gewichtiges Argument für ein Schwestergruppenverhältnis beider Taxa ins Feld geführt.

Während die Deutung der Maxille bei Eintagsfliegen keine Probleme bereitet, gibt es theoretisch mehrere Möglichkeiten, die beiden distalen Anhänge an der Maxille der Odonata zu interpretieren, und jede der theoretisch denkbaren Möglichkeiten fand ihre Anhänger (MATSUDA 1965): entweder handelt es sich bei dem inneren Lobus um die Lacinia und bei dem äußeren Lobus um die Galea bei gleichzeitigem Verlust des Palpus (TILLYARD 1917), oder der innere Lobus entspricht einer verschmolzenen Galeolacinia und der äußere Lobus einem nach ventral gerückten Palpus der Maxille (BÖRNER 1909, STRENGER 1953, WEBER 1954). ASAHINA (1954), SNODGRASS (1955) und SHORT (1955) interpretierten dagegen den inneren Lobus als Lacinia und den äußeren als Palpus.

Am äußeren Lobus der Odonatenmaxille inserieren stets zwei Muskeln (ASAHINA 1954, SNODGRASS 1955, SHORT 1955). An der Galea inseriert bei ursprünglichen Neoptera, *Zygentoma* und *Archaeognatha* aber nur der einteilige *M. stipito-galealis*. Dies spricht gegen eine Bewertung des äußeren Lobus als Galea. Da bei *Archaeognatha* und *Zygentoma* der Palpus stets mit drei und bei Ephemeroptera und Neoptera stets mit zwei Muskeln ausgestattet ist, liegt es nahe, den äußeren Lobus bei Odonata als eingliedrigem

Palpus maxillaris zu deuten. Dies läßt die Frage nach der Natur des inneren Lobus offen: An der adoralen Basis des inneren Lobus inserieren zwei Muskeln gemeinsam, von denen der eine am Cranium und der andere am Stipes entspringt. Es handelt sich zweifellos um den *M. cranio-lacinialis* und den *M. stipito-lacinialis*, so daß davon ausgegangen werden kann, daß zumindest die Lacinia in den inneren Lobus eingegangen ist. Da ansonsten kein weiterer Muskel (*M. stipito-galealis*!) mit dem inneren Lobus assoziiert ist, interpretierten ASAHINA (1954), SNODGRASS (1955) und SHORT (1955) diesen allein als Lacinia. Nach Auffassung dieser Autoren ist die Galea samt dem zugehörigen *M. stipito-galealis* bei Libellen reduziert.

Die Interpretation des inneren Lobus als Verschmelzungsprodukt von Galea und Lacinia bei gleichzeitigem Verlust des *M. stipito-galealis* wird lediglich durch die Beobachtung ANDOS (1962) gestützt, nach der während der embryonalen Ontogenese der innere Lobus stets ungeteilt bleibt und nicht wie etwa bei Eintagsfliegen im Laufe der embryonalen Entwicklung aus zwei Loben verschmilzt. Denkbar wäre aber auch, daß die Galea während der embryonalen Ontogenese bei Odonaten gar nicht mehr angelegt wird, so daß der innere Lobus auch der Lacinia allein entsprechen könnte. Einzig der Verlust des *M. stipito-galealis* kann also als Reduktionsmerkmal als mögliches synapomorphes Merkmal der Odonata und Ephemeroptera angenommen werden. Es sei weiterhin darauf hingewiesen, daß es sich bei der Verschmelzung der Laden um ein relativ triviales Merkmal handelt, welches innerhalb der Insekten mehrfach unabhängig voneinander auftritt. So finden sich Reduktionserscheinungen der Maxille ebenso bei den Micropterygidae (Lepidoptera) und bei den Strepsiptera. Tendenzen zu Verwachsungen der Laden zeigen auch die Larven der holometabolen Insekten (WEIDNER 1982). Dies sollte bei der Bewertung der verschmolzenen Laden als möglicher Autapomorphie eines Taxon Palaeoptera stets im Auge behalten werden.

4.9 Das Labium

4.9.1 Die äußere Morphologie des Labium

Die gut sklerotisierte zweite Maxille (Lb) ist lediglich in ein Postmentum (Pm) und Praementum (Prm) gegliedert (Abb.107, 108, 116). Letzteres trägt die dreigliedrigen Labialpalpen sowie distal die paarigen Glossae (Gl) und Paraglossae (Pgl). Die gesamte Oberfläche des Praementum und der ersten beiden Glieder der Labialpalpen ist auf aboraler Seite -ähnlich wie an Mandibel und Maxille- durch kleine exokutikuläre Schuppen gekennzeichnet, die der Cuticula ein charakteristisches aufgerauhtes Aussehen verleiht (Abb.107).

Das proximale Postmentum ist als eine einheitliche, sklerotisierte Platte ausgebildet, die das Foramen magnum von ventral umschließt. Das Postmentum ist proximal zu beiden Seiten nach dorsad ausgezogen, so daß es insgesamt eine sichelförmige Form aufweist. Die lateralen Enden des Postmentum sind auf der Höhe der hinteren Tentorialgruben am Postocciput aufgehängt.

Auf seiner aboralen Seite ist das Postmentum besonders an seinen Seiten locker behaart. Weiterhin sind über seine gesamte aborale Oberfläche hinweg kleine, in Gruben stehende kugelförmige Sinnesrezeptoren verteilt (Abb.108, 111).

Im rechten Winkel zum Postmentum setzt mediobasal ein schmales Praementum an ersterem an. Das Praementum ist gegenüber dem Postmentum beweglich: auf breiter

Fläche läßt sich die Basis des Praementum horizontal gegenüber dem Postmentum verschieben.

Das Praementum ist in seiner basalen Hälfte an den Insertionsstellen der Labialpalpen (Plb) lateral eingebuchtet. Auf der aboralen Seite ist hier in der Medianen eine längliche Grube ausgebildet (Abb.108). Sie kennzeichnet ein ausgeprägtes Apodem, an welchem mehrere Muskeln des Labium ansetzen. Das gesamte Praementum ist aboral locker behaart und mit einigen wenigen, in Gruben stehenden Sinnesrezeptoren durchsetzt.

Die gedrunghenen Labialpalpen (Abb.107-109, 116) sind dreigliedrig und besitzen einen querovalen Querschnitt. Das erste Palpenglied ist dick und in der Mitte bauchig aufgetrieben. Proximad verjüngt sich das basale Palpenglied und inseriert mit einem stärker sklerotisierten Condylus am Praementum. Die zweiten und dritten Palpenglieder sind etwa halb so lang und dick wie das erste Palpenglied. Das zweite Palpenglied gelenkt mit dem lateralen distalen Ende des ersten Gliedes, das distale Palpenglied gelenkt auf ganzer Länge mit dem zweiten. Der gesamte Palpus labialis ist sehr locker mit verstreuten Haaren besetzt; an den Seitenrändern finden sich vereinzelt auch dickere Borsten. Das distale Palpenglied ist in seiner distalen Hälfte mit mehreren dichter stehenden, langen und kräftigen Borsten versehen.

An seinem distalen Ende trägt das Praementum auf seiner ganzen Breite die paarigen Glossae und Paraglossae (Abb.108-111). Beide stehen leicht abgewinkelt zum Praementum. Es sind kurze und relativ plump gebaute, einfache Anhänge, die nach apical einwärtsgebogen sind, so daß zusammen mit dem Praementum ein herzförmiger Gesamteindruck entsteht. Die Glossae sind in ihrer basalen Hälfte miteinander verwachsen und lediglich in ihrer distalen Hälfte medial getrennt. Sie sind auf aboraler Seite weitestgehend unbehaart, die Paraglossae hingegen sind vor allem in ihrer distalen Hälfte durch eine nach apical immer dichter werdende Behaarung aus langen kräftigen Borsten gekennzeichnet (Abb.108). Diese Behaarung setzt sich in der distalen Hälfte der Paraglossae auch auf adoraler Seite fort (Abb.109, 110). Die Glossae sind auf adoraler Seite subapical jeweils mit einer parallel zu ihren Außenrändern verlaufenden kurzen Borstenreihe besetzt, die sich nach proximal den Außenrändern der Glossae annähert (Abb.110). Distal dieser Haarreihe aus kurzen, kräftigen Borsten finden sich subapical mehrere in Gruben stehende, kurze Sinneshaare verstreut (Abb.111).

Labialdrüsen oder deren Ausführgänge sind nicht vorhanden.

4.9.2 Die Muskulatur des Labium

M45 (*M. tentorio-hypopharyngealis*): Der paarige Muskel (Abb.100-101, 116) entspringt am ventralen adoralen Ende der Trabecula tentorii und zieht ventromedial zu seiner Insertion an der basalen Umschlagkante zwischen aboraler Membran des Hypopharynx und adoralen Basalrand des Praementum. Er inseriert dabei direkt dorsal der Insertio von M49. Der Muskel wirkt als Adduktor bzw. Protraktor des Labium und möglicherweise als Levator des Hypopharynx.

M46 (*M. tentorio-praementalis superior*): Der dünne, paarige Muskel entspringt unmittelbar lateral des M45 am distalen Ende der Trabecula tentorii (Abb.113-116). Er zieht von dort bis unter das Unterschlundganglion gemeinsam mit M45 medioventrad. Ventral des Suboesophagalganglion wendet der Muskel sich wieder nach lateral und inse-

riert vor dem anteroventralen Winkel des basalen Palpengliedes am adoralen Praementum.

M47 (*M. tentorio-praementalis inferior*): Dieses kräftige Muskelpaar (Abb.114-116) entspringt jeweils auf der posterioren Seite der Trabecula tentorii an deren distalem Ende und zieht von dort ventromediad. Das Muskelpaar inseriert gemeinsam am dorsalen Ende des aboralen Praementum-Apodem. Der Muskel wirkt als Abduktor bzw. Retraktor des Labium.

M48 (*M. submento-praementalis*): Dieser Muskel ist bei *O. wakefieldi* nicht vorhanden.

M49 (*M. praemento-praementalis*): Der kräftige Muskel, dessen beide Hälften eng beieinander verlaufen, zieht in der Medianen vom medialen Bereich des aboralen Praementum-Apodem in horizontaler Richtung zum medialen adoralen Rand des Praementum (Abb.100, 101, 113, 114, 116).

M50 (*M. praemento-palpalis*): Dieser dünne paarige Muskel entspringt unmittelbar lateral des M47 am basalen aboralen Rand des Praementum und zieht von dort ventrolateral zum ventralen adoralen Rand des basalen Palpusgliedes (Abb.113, 116).

M51 (*M. palpopalpalis labii primus medialis*): Dieser kräftige Muskel erstreckt sich jeweils vom mediobasalen Ende des ersten zum mediobasalen Ende des zweiten Tastergliedes. Der Muskel wirkt als Adduktor des zweiten Palpengliedes (Abb.115-116).

M52 (*M. palpopalpalis labii primus lateralis*): Dieser Muskel (Abb.115-116) ist im Querschnitt halb so dick wie der vorige und zieht vom laterobasalen Ende des ersten zum laterobasalen Ende des zweiten Tastergliedes. Der Muskel wirkt als Abduktor des zweiten Palpengliedes.

M53 (*M. palpopalpalis labii primus anterior*): Dieser Muskel liegt vor den beiden anderen Muskeln in der anterioren Hälfte des ersten Palpusgliedes (Abb.116). Er entspringt breitflächig auf der Vorderseite des basalen Palpusgliedes und zieht zum anterioren Basalrand des zweiten Palpusgliedes.

M54 (*M. palpopalpalis labii secundus*): Der Muskel (Abb.115-116) entspringt breitflächig auf der Außenseite des Basalrandes des zweiten Palpusgliedes und zieht schräg in Längsrichtung zu seiner Insertion am medialen Basalrand des dritten Palpusgliedes. Er wirkt als Adduktor des dritten Palpusgliedes. Dieser Muskel besitzt keinen Antagonisten.

M55 (*M. praemento-glossalis*): Dieses kräftige Muskelpaar (Abb.113-114, 115) entspringt in einer gemeinsamen Origo am distalen Ende des länglichen Apodem auf der aboralen Seite des Praementum. Von dort ziehen die beide Muskeln getrennt zu ihren Insertionen an die oralen Basen der Glossae. Der Muskel wirkt als Flexor der Glossa.

M56 (*M. praemento-paraglossalis*): Dieser paarige Muskel entspringt gemeinsam mit M55 am distalen Ende des aboralen Praementum-Apodem und zieht von dort ventrolateral

terad zu seiner Insertion am basalen aboralen Rand der Paraglossa (Abb.114-116). Er wirkt als Flexor der Paraglossa und besitzt wie M55 keinen Antagonisten.

4.9.3 Vergleich mit dem Labium von *Nesameletus spec.*

Auch bei *Nesameletus sp.* ist die zweite Maxille gut sklerotisiert und in ein Post- und Praementum gegliedert (Abb.117-118). Das gesamte Labium ist verglichen mit dem Labium von *O. wakefieldi* insgesamt in die Länge gezogen, was durch die hypognathe Stellung der Mundwerkzeuge bedingt ist. Das Postmentum ist laterobasal zu langen Flügeln ausgezogen, welche am Postocciput aufgehängt sind. Wie bei *Oniscigaster* ist das Postmentum nur auf seiner aboralen Seite gut sklerotisiert. Bis auf eine unregelmäßige Bedornung an der laterobasalen Schulter ist das Postmentum unbehaart. An der aboralen Seite des Praementum inseriert laterobasal jeweils ein dreigliedriger Palpus (Abb.119). Dorsomedial der Insertionsstelle ist das Praementum mit mehreren Dornen und feineren Haaren durchsetzt. Der Labialpalpus ist relativ breit und kräftig gebaut. Das Basalglied des Labialpalpus ist bauchig aufgetrieben und wie das folgende Glied auf der aboralen Seite nur spärlich behaart. Das zweite Palpusglied ist distad geweitet. Die distale Hälfte und besonders der Apex des kurzen dritten Palpusgliedes ist auf der aboralen Seite dicht behaart. Zusätzlich ist der Apex des distalen Tastergliedes mit sehr eng stehenden, massiven Dornen besetzt (Abb.119).

Die aborale Seite des Praementum weist auf Höhe des ersten Palpusgliedes medial eine längsverlaufende Kerbe auf, welche das aborale Apodem des Labium von außen markiert (Abb.119). Weder an Postmentum noch Praementum ließen sich Sinnesrezeptoren nachweisen, wie sie etwa bei *O. wakefieldi* gefunden wurden. Distal des Praementum schließen sich die stabförmig verlängerten Glossae und Paraglossae an, die beide parallel zueinander stehen.

Glossae und Paraglossae sind auch in ihrer basalen Hälfte voneinander getrennt. Sie sind in ihrer distalen Hälfte auf aboraler Seite jeweils mit mittellangen, unregelmäßig verteilten Haaren in mäßiger Dichte besetzt (Abb.119). Auf adoraler Seite sind die Glossae lediglich an ihren lateralen und medialen Rändern mit einer umlaufenden Behaarung aus dichter stehenden, kürzeren Haaren versehen. (Abb.120, 122) Diese Behaarung findet sich auch am Apex der Glossae in großer Dichte auf deren aboraler Seite (Abb.121). Die Paraglossae hingegen sind auf ihrer adoralen Seite vor allem in ihrer distalen Hälfte durch eine nach apical immer dichter werdende Behaarung aus sehr langen kräftigen Haaren gekennzeichnet (Abb.120).

Auch bei *Nesameletus* lassen sich keine Labialdrüsen feststellen.

Muskulatur des Labium (Abb.117)

M45 (M. tentorio-hypopharyngealis): Der paarige Muskel entspringt am distalen Ende der Trabecula tentorii auf deren adoraler Seite und zieht ventromedial zu seiner Insertion an der starz sklerotisierten basalen Umschlagkante zwischen aboraler Membran des Hypopharynx und adoralen Basalrand des Praementum (Abb.123). M45 inseriert dabei direkt dorsal von M49 und lateral von M48. Der Muskel wirkt als Adduktor bzw. Protraktor des Labium und möglicherweise als Levator des Hypopharynx.

M46 (M. tentorio-praementalis superior): Der dünne, paarige Muskel entspringt unmittelbar seitlich und hinter dem M45 am distalen Ende der Trabecula tentorii. Er zieht von dort bis vor den anteroventralen Winkel des basalen Palpengliedes am Praementum. M46 wirkt als Adduktor des Labialpalpus und wohl auch als Retraktor des gesamten Labium.

M47 (M. tentorio-praementalis inferior): Dieses kräftige Muskelpaar entspringt jeweils subapical auf der posterioren Seite der Trabecula tentorii und zieht von dort ventromedial. Das Muskelpaar inseriert gemeinsam am dorsalen Ende des aboralen Praementum-Apodem. Der Muskel wirkt als Abduktor bzw. Retraktor des Labium.

M48 (M. submento-praementalis): Der unpaare Muskel zieht in der Medianen in der Senkrechten von der aboralen Seite des Postmentum nach unten zum dorsalen Ende des aboralen Praementumapodem. Er wirkt als Levator des Praementum.

M49 (M. praemento-praementalis): M49 ist der stärkste Muskel des Labium. Der kräftige, paarige Muskel, dessen beide Hälften eng beieinander verlaufen, zieht in der Medianen vom medialen Bereich des aboralen Praementum-Apodem in horizontaler Richtung zum medialen aboralen Rand des Praementum.

M50 (M. praemento-palpalis): Dieser Muskel ist bei *Nesameletus* nur schwach ausgebildet und zieht vom aboralen Apodem des Praementum an den hinteren unteren Winkel des Labialpalpus.

M51 (M. palpopalpalis labii primus medialis): Dieser kräftige Muskel erstreckt sich von seinem breitflächigen Ursprung an der Hinterseite des ersten Palpusgliedes zum medio-basalen Ende des zweiten Tastergliedes. Der Muskel wirkt als Adduktor des zweiten Palpengliedes.

M52 (M. palpopalpalis labii primus lateralis): Dieser Muskel ist im Querschnitt halb so dick wie der vorige und zieht vom laterobasalen Ende des ersten zum laterobasalen Ende des zweiten Tastergliedes. Er wirkt als Abduktor des zweiten Palpengliedes.

M53 (M. palpopalpalis labii primus anterior): Der Muskel ist hier nicht vorhanden.

M54 (M. palpopalpalis labii secundus): M54 ist nur schwach ausgebildet und kurz. Er zieht vom laterobasalen Rand des zweiten Tastergliedes schräg nach innen und inseriert auf halber Höhe des zweiten Tastergliedes an dessen medialer Seite.

M55 (M. praemento-glossalis): Dieses kräftige, unpaare Muskel entspringt am distalen Ende des Praementumapodems. Von dort zieht der Muskeln an die oralen Basen der Glossae. Der Muskel wirkt als Flexor der Glossa.

M56 (M. praemento-paraglossalis): Dieser paarige Muskel entspringt dorsal des M55 am distalen Ende des aboralen Praementum-Apodem und zieht von dort ventrolateral zu seiner Insertion am basalen aboralen Rand der Paraglossa. Er wirkt als Flexor der Paraglossa und besitzt wie M55 keinen Antagonisten.

4.9.4 Diskussion des Labium

Das Labium bildet bei den Insekten die hintere Begrenzung des Salivarium, in welches in der Regel die Labial- oder Speicheldrüsen zwischen Hypopharynx und Labium münden. Bei keiner der bisher untersuchten Ephemeropterenlarven konnten jedoch Speicheldrüsen oder deren Ausführgänge festgestellt werden, so daß wir von einem völligen Verlust der Labialdrüsen bei Eintagsfliegen ausgehen müssen. Speicheldrüsen kommen bei fast allen Insekten vor (WEIDNER 1982) und sind lediglich bei manchen Käfern mit extraintestinaler Verdauung verlorengegangen. Nach WEIDNER (1982) sollen die Labialdrüsen auch bei den Larven der Odonata weggefallen sein, doch beschreibt SNODGRASS (1950) bei der Larve von *Anax junius* wohlentwickelte Labialdrüsen mit Ausführgängen. Auch bei adulten Odonaten sind Labialdrüsen nachgewiesen (MATSUDA 1965), so daß der Verlust der Labialdrüsen bei Eintagsfliegen wohl mit Sicherheit nur eine Autapomorphie dieser Gruppe darstellt.

Durch den Verlust der Labialdrüsen bei den Eintagsfliegen ergeben sich für die Homologisierung der Labialmuskulatur einige Unsicherheiten, da bei den übrigen Pterygota mit der Labialdrüse auch bis zu drei Dilatatoren assoziiert sein können, welche ihren Ursprung am Praementum bzw. Postmentum haben. Es läßt sich aufgrund der Muskeltopologie nicht eindeutig bestimmen, ob die Dilatatoren des Salivarium ebenfalls weggefallen sind oder –wie von MATSUDA (1965) vermutet– ihren Ansatz auf die Umschlagkante zum Hypopharynx hin verlagert haben. In diesem Falle würde M49 einem Dilator des Salivarium entsprechen. MATSUDA (1965) kommt zu diesem Schluß, da ein Muskel mit diesem Verlauf weder bei Libellen noch bei anderen hemimetabolen Ordnungen mit orthopteroiden Mundwerkzeugen zu finden ist. Auch ich halte dies für wahrscheinlich.

Bei zahlreichen der bisher untersuchten Eintagsfliegenarten ist jedenfalls eine Reduktion der Palpenmuskulatur zu beobachten. Abgesehen von *Oniscigaster* und *Nesameletus* lassen sich lediglich innerhalb der Baetidae (BROWN 1963), Siphonuridae (SCHÖNMANN 1981) und Euthyplociidae (STRENGER 1979) Muskeln im zweiten Segment des Labialpalpus feststellen. Alle anderen untersuchten Taxa sind des M54 verlustig gegangen. Diese Reduktionserscheinungen sind mit Sicherheit mehrfach konvergent (z.B. innerhalb der Ephemeroidea und Leptophlebiidae) erfolgt. Reduktionstendenzen lassen sich auch bei M48, dem M. postmento-praementalis, beobachten, welcher sowohl *Oniscigaster* als auch den bisher untersuchten Heptageniidae fehlt.

Abgesehen von diesen autapomorphen Reduktionsmerkmalen ist die Bemuskulung des Labiums der Eintagsfliegenlarven derjenigen der hemimetabolen pterygoten Ordnungen mit orthopteroiden Mundwerkzeugen sehr ähnlich. Aus dem Grundplan der Pterygota unverändert übernommen finden sich bei *Oniscigaster* und allen anderen untersuchten Eintagsfliegenlarven ein Flexor der Glossa (M55) und Paraglossa (M56) sowie ein proximaler (M47) und distaler Labiumretraktor (M46). Der M46 zieht bei den Ephemeropteren von der Trabecula tentorii zum adoralen lateralen Praementumrand. Letzterer Muskel wird zuweilen auch als M. postoccipito-paraglossalis beschrieben (MATSUDA 1965, WEIDNER 1982) und mit dem gleichnamigen Muskel der *Zygentoma* homologisiert. Dies beruht jedoch auf einer falschen Deutung der Trabecula tentorii als Teil des Postocciput (STRENGER 1953, 1970, 1975, SCHÖNMANN 1981). Tatsächlich sind die Trabecula tentorii aber nach ventral ausgezogene Fortsätze des Tentorium (s. Kap. 4.1), so daß der daran entspringende Muskel M46 eher dem M. tentorio-praementalis der *Zygentoma* zuzuordnen ist.

Ein detaillierterer Vergleich des Ephemeropterenlabium mit dem Labium der Odonaten ist derzeit noch nicht möglich, da letzteres bisher nicht ausreichend vergleichend untersucht wurde. Weitergehende Schlüsse werden sich daher erst nach einer eingehenderen Bearbeitung der Libellen ziehen lassen.

5. DISKUSSION

5.1 Die Schwestergruppe der Ephemeroptera

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Eintagsfliegen zu den übrigen Gruppen der geflügelten Insekten sind nach wie vor umstritten und werden bis heute kontrovers diskutiert. Einigkeit besteht lediglich in der Auffassung, daß sich mit den Ephemeroptera, Odonata und Neoptera drei monophyletische Teilgruppen innerhalb der Pterygota begründen lassen (HENNIG 1969). Die wohl als gesichert anzunehmende Monophylie der drei genannten Gruppen und die unstrittige Monophylie der Pterygota läßt genau drei theoretisch denkbare Möglichkeiten der Verwandtschaft dieser Gruppen untereinander zu, von denen natürlich nur eine den historischen Ablauf der Phylogenese richtig wiedergeben kann. Alle drei dieser Möglichkeiten fanden in den letzten hundert Jahren ihre Befürworter.

5.1.1 Odonata + (Ephemeroptera + Neoptera): Die Chiasmomyaria (Opisthoptera)- Hypothese

Die Vorstellung, daß die Odonata als Schwestergruppe der Ephemeroptera + Neoptera anzusehen seien, wurde zuerst von LEMCHE (1940) geäußert, der die Odonata als Plagioptera den Opisthoptera gegenüberstellte. Ein Merkmal, welches diese Verwandtschaftshypothese stützen sollte, glaubte LEMCHE (1940) in der unterschiedlichen ontogenetischen Entwicklung der Flügelscheiden gefunden zu haben: Laut LEMCHE (1940) sollen bei den Plagioptera die Flügelscheiden seitlich, bei den Opisthoptera jedoch nach hinten auswachsen. HENNIG (1969) wies bereits auf die Inkonsistenz der Merkmalsverteilung innerhalb der Neoptera hin. So wachsen zum Beispiel auch bei den Saltatoria die Flügelscheiden nach der Seite aus. Zudem weisen bei zahlreichen jüngeren fossilen Larvenfunden von permischen Stammgruppenvertretern der Ephemeroptera die Flügelscheiden ebenfalls laterad (KUKALOVÁ-PECK 1978). Die eigentümlichen Verhältnisse bei rezenten Odonaten lassen sich daher nur als autapomorphes Merkmal dieser Gruppe deuten (KRISTENSEN 1981) und nicht für einen Nachweis eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Odonata und allen anderen pterygoten Taxa heranziehen.

Wenig später vertrat SCHWANWITSCH (1943) unabhängig von LEMCHE (1940) dieselbe Auffassung, indem er innerhalb der Pterygota die Odonata als Orthomyaria von den Ephemeroptera + Neoptera als Chiasmomyaria unterschied. SCHWANWITSCH (1943) und nach ihm BOUDREAUX (1979a) führten zur Stützung dieser Hypothese die unterschiedlichen Mechanismen bei der Bewegung der Flügel an: Bei allen geflügelten Insekten außer den Odonata wird das Heben und Senken der Flügel vornehmlich durch die indirekte Flugmuskulatur bewerkstelligt, welche über Aufwölbung und Abflachung des Notum einen Auf- und Abschlag des Flügels bewirkt. Hierbei wirken die Dorsoven-

tralmuskeln des Thorax als Levatoren des Flügels und die dorsalen Längsmuskeln entsprechend als Depressoren. Der pleurale Flügelgelenkkopf ist bei dieser Bewegungsweise einfach gebaut.

Libellen besitzen dagegen einen Flügelschlagmechanismus, bei dem der Abschlag ausschließlich durch den Basalar- und Subalarmuskel bewerkstelligt wird, welche lateral des zweigeteilten pleuralen Flügelgelenkkopfes ansetzen. Die dorsale Längsmuskulatur des Thorax ist bei Odonaten entsprechend schwach ausgebildet oder fast gar nicht nachzuweisen (PFAU 1986, SNODGRASS 1935). PFAU (1986) konnte wahrscheinlich machen, daß der zweigeteilte Flügelgelenkkopf sowie der ausschließliche Einsatz des Basalar- und Subalarmuskels als direkte Flügelsenker bei den Odonata wohl autapomorphe Merkmale darstellen. Auch KRISTENSEN (1981) weist darauf hin, daß apterygote Insekten in der Regel eine gut entwickelte thorakale Dorsoventralmuskulatur besitzen und daher der ähnliche Zustand bei Ephemeroptera und Neoptera eher als symplesiomorphes Merkmal dieser beider Gruppen zu gelten hat. Demnach kann dieses Merkmal nicht als ein Argument für eine nähere Verwandtschaft von Ephemeroptera und Neoptera herangezogen werden.

BRINK (1957) interpretierte den einzigartigen Modus der Spermaübertragung bei Odonaten als eine abgewandelte Form der indirekten Befruchtung, die sich aus der indirekten Spermatophorenübertragung entwickelt hat, wie sie auch bei apterygoten Insekten die Regel ist. Auch BECHLY *et al.* (2001) machen anhand von Befunden an fossilen Stammgruppenvertretern der Odonaten wahrscheinlich, daß sich der sekundäre Kopulationsapparat der Odonata nicht aus einer direkten Befruchtung wie bei Ephemeroptera und Neoptera vorhanden ableiten läßt. Im Umkehrschluß heißt dies, daß die innere Befruchtung bei Ephemeroptera und Neoptera eine mögliche Synapomorphie der Ephemeroptera + Neoptera darstellen könnte. Dies ist allerdings das einzige Merkmal, welches für ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Gruppen spricht. Für die beiden anderen Verwandtschaftshypothesen lassen sich hingegen eine ganze Reihe von möglichen synapomorphen Übereinstimmungen finden, so daß ein Schwestergruppenverhältnis der Odonata mit allen anderen pterygoten Insekten derzeit als die am schlechtesten begründete Verwandtschaftshypothese gilt und nicht mehr ernsthaft in Erwägung gezogen wird. Dies heißt aber mit anderen Worten, daß von den Befürwortern der beiden anderen Verwandtschaftshypothesen angenommen wird, daß sich die innere Befruchtung mindestens zweimal innerhalb der Pterygota entwickelt haben muss.

5.1.2 (Odonata + Ephemeroptera) + Neoptera : Die Palaeoptera-Hypothese

Die Imagines der Eintagsfliegen und Odonaten sind nicht dazu in der Lage, ihre Flügel in der Waagrechten über dem Abdomen zusammenzulegen. Im Gegensatz hierzu sind die Neoptera dazu fähig. Die Starrflügeligkeit der Ephemeroptera und Odonata (sowie der meisten Ordnungen der palaeozoischen Palaeodictyopteroidea) veranlaßte MARTYNOV (1925), diese Gruppen als Palaeoptera zusammenzufassen und den Neoptera gegenüberzustellen. Es bestand seit MARTYNOV (1925) unter den meisten Autoren lange Zeit Einvernehmen darüber, daß die Starrflügeligkeit der Palaeoptera ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Ephemeroptera und Odonata darstellt und die charakteristische Flügelbasis mit drei Pteralia und der Fähigkeit zum horizontalen Einklappen der Flügel entsprechend als abgeleitetes Merkmal der Neoptera gewertet wird (HENNIG 1969; KUKALOVÁ-PECK 1978, 1983; WOOTTON 1979,). In jüngerer Zeit wird dagegen öfter die

Annahme vertreten, daß das horizontale Einklappen der Flügel dem Grundplan der Pterygota zuzurechnen sei (BRODSKY 1970, 1974, 1994; RASNITSYN 1981). Auch nach KUKALOVÀ-PECK (1991, 1998) seien die Flügel im Grundplan der Pterygota in der Lage gewesen, über dem Rücken zusammengefaltet zu werden. Von besonderem Interesse für diese Hypothese sind hier die palaeozoischen Diaphanopteroidea, die wegen ihrer haustellaten Mundwerkzeuge zwar den Palaeodictyopteroidea zugeordnet werden, aber dennoch Flügel besaßen, welche offensichtlich horizontal über dem Abdomen zusammengelegt werden konnten (CARPENTER 1963, KUKALOVÀ-PECK 1974, KUKALOVÀ-PECK & BRAUCKMANN 1990). Da die Vertreter der Diaphanopteroidea jedoch an den Flügelbasen nicht die typischen Verhältnisse aufweisen sollen, wie wir sie bei den Neoptera vorfinden, wurde die Neopterie von den meisten Autoren meist als zweimal unabhängig voneinander entstanden interpretiert (CARPENTER 1963, HENNIG 1969, KUKALOVÀ-PECK 1978, 1983; WOOTTON 1976, 1979; WOOTTON & KUKALOVÀ-PECK 2000). Im Gegensatz dazu vertreten BRODSKY (1970, 1974, 1994) und RASNITSYN (1981) die Ansicht, daß keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Flügelbasen der Diaphanopteroidea und Neoptera vorhanden seien. Die Unterschiede in den verschiedenen Auffassungen begründen sich auf unterschiedliche Interpretationen der Flügelgelenkstücke bei den verschiedenen Gruppen und den daraus resultierenden unterschiedlichen Grundplänen. Einigkeit besteht lediglich in der Interpretation der Axillaria bei den Neoptera, die ein charakteristisches Muster aus drei Axillaria (Pteralia) besitzen, von den das Pterale 1 und Pterale 3 mit pleurotergalen direkten Flugstellmuskeln versehen sind. Der tergopleurale Muskel des Pterale 3 ist bei den Neoptera dabei als Rückstellmuskel für das horizontale Einfalten der Flügel zuständig (BRODSKY 1994). Darüber hinaus besteht weder Einigkeit in der Interpretation der Flügelgelenkstücke rezenter Ephemeroptera und Odonata geschweige denn der Interpretation bei deren Stammgruppenvertretern und bei den Palaeodictyoptera.

In den letzten Jahren versuchten zahlreiche Autoren, anhand von vergleichend morphologischen Untersuchungen die Flügelgelenkung der Ephemeroptera mit jener der Neoptera zu homologisieren (BEKKER 1954; BRODSKY 1970, 1974, 1994; GRANDI 1947; KNOX 1935; MATSUDA 1956). KLUGE (1994) weist darauf hin, daß alle Autoren zu unterschiedlichen Interpretationen der Flügelgelenkstücke bei Eintagsfliegen gelangten.

Nach Untersuchungen von BRODSKY (1994) an *Siphonurus immanis* besitzen Eintagsfliegen lediglich an Pterale 1 und 3 direkte Flugmuskeln, während MATSUDA (1956) an *Siphonurus columbianus* bei allen Pteralia einen direkten Flugmuskel feststellt. Als gemeinsam abgeleitete Merkmale an der Flügelbasis von Ephemeroptera und Odonata wertet BRODSKY (1994) die verstärkte Entwicklung von Subalarmuskeln und die Flügelgelenkung über den hinteren Notalprocessus, während die Flügel der Neoptera nach BRODSKY sich durch eine verstärkte Entwicklung des Basalarmuskels und die Flügelgelenkung über den vorderen und mittleren Notalprocessus auszeichnen sollen. Dem muß aber entgegengehalten werden, daß bei allen drei Taxa sowohl sternopleurale und coxopleurale Basalar- als auch coxopleurale Subalarmuskel vorhanden sind und diese daher für den Grundplan der Pterygota angenommen werden können. Darüberhinaus findet sich bei Ephemeroptera aber auch ein großer Sternosubalarmuskel, der aber weder bei Odonata noch bei Neoptera vorkommt und von den meisten anderen Autoren als plesiomorph gedeutet wird (KLUGE 1994, MATSUDA 1956). Weiterhin deutet BRODSKY (1994) einen Vorsprung am Episternum von *Ephemerula vulgata* als Teil eines zweigeteilten Flügelgelenkkopfes, welcher ja auch bei den Libellen ausgebildet ist. Andere Autoren können dies aber an *Ephemerella ignita* (GRANDI 1947), *Siphonurus colum-*

bianus (MATSUDA 1956), *Siphonurus aestivalis* (KLUGE 1994) und mehreren Arten der Leptophlebiidae (TSUI & PETERS 1972) nicht bestätigen, so daß dieser Zustand wahrscheinlich nicht als Grundplanmerkmal der Ephemeroptera zu gelten hat. Zudem besitzt der von BRODSKY (1994) bei *Ephemera vulgata* als vorderer Teil des pleuralen Gelenkpfes gedeutete Sklerit keine ausgeprägte Gelenkung mit dem Basalare.

Im Grundplan der Pterygota nimmt BRODSKY (1994) einen Flügel mit drei Pteralia an. Völlig konträr dazu sind nach der Auffassung KUKALOVÁ-PECKS (1998) im Grundplan der Pterygota Flügel vorhanden, die durch acht übereinanderliegende Reihen basaler Sklerite gekennzeichnet sind, welche in Säulen angeordnet sind. Insgesamt sollen 32 (!) solcher Sklerite im Grundplan der Pterygota vorhanden sein (KUKALOVÁ-PECK 1991, 1998). BRODSKY (1994) dagegen hält zahlreiche Sklerite an der Flügelbasis, wie sie vor allem bei den Palaeodictyopteren auftreten, für abgeleitet. Auch WILLMANN (1998, 1999) weist zu Recht darauf hin, daß KUKALOVÁ-PECKS Interpretationen zumeist auf karbonischen Riesenformen fußen, deren Flügelbasen und Geäder unter Umständen in dieser Hinsicht nicht die Grundplanverhältnisse der Pterygota aufweisen, sondern durch ihre Größe bedingt eine sekundäre Ader- und Flügelgelenkvermehrung erfahren haben könnten. WILLMANN (1998) nimmt für ursprüngliche Pterygoten eine weit geringere Körpergröße an und kommt bei einer Nachuntersuchung der von KUKALOVÁ-PECK (1985) an *Lithoneura lameeri* geschilderten Verhältnisse bezüglich der Pteralia zu anderen Ergebnissen, die auf eine geringere Anzahl von Pteralia schließen lassen (WILLMANN 1999).

WILLMANN (1998) deutet an, daß die Neopterie bereits im Grundplan der Pterygota vorhanden gewesen sein könnte. Unter der Annahme, daß die haustellaten Mundwerkzeuge ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal aller palaeodictyopteroiden Ordnungen darstellen, hieße dies jedoch, daß die Starrflügeligkeit in diesem Falle mindestens zweimal unabhängig voneinander, nämlich innerhalb der Palaeodictyopteroidea und bei Ephemeroptera und Odonata entstanden wäre.

Sämtliche Überlegungen in Bezug auf die Flügelbasis erscheinen bei näherer Betrachtung als unzureichend von überzeugenden Merkmalen untermauert. Bedingt durch schlechte Erhaltung der Flügelbasen an den entsprechenden Fossilien (BRODSKY 1994) lassen sich weder überzeugende spezifische strukturelle Übereinstimmungen zwischen der Flügelbasis der Diaphanopteroidea und der Neoptera aufweisen, welche auf einen gemeinsamen Ursprung der Neopterie hindeuten, noch lassen sich meiner Ansicht nach synapomorphe Merkmale für die Flügelgelenkungen der Ephemeroptera und Odonata nachweisen. Zunächst müßten erst einmal die Unsicherheiten bezüglich der unterschiedlichen Deutung der Flügelgelenkstücke bei Ephemeroptera und Odonata ausgeräumt werden. Erst wenn dies durch weitergehende morphologische Studien -möglichst unter Einbezug der muskulären Anteile des Flugapparates- und Vergleichen an grundplannahen Vertretern der Ephemeroptera, Odonata und Neoptera geleistet ist, kann meiner Ansicht nach an eine weitergehende Interpretation der Flügelbasis palaeozoischer Insekten gedacht werden.

KUKALOVÁ-PECK (1983, 1985, 1987, 1991, 1998), KUKALOVÁ-PECK & BRAUCKMANN (1990), KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON (1983) und RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) listen eine ganze Reihe von Flügeladermerkmalen als mögliche Synapomorphien zwischen allen palaeopteren Ordnungen einerseits und zwischen Ephemeroptera und Odonata andererseits auf. Diese Merkmale sind nach diesen Autoren nur bei den palaeozoischen, sich phänetisch in mancher Hinsicht ähnlich sehenden Stammgruppenvertretern der Eintagsfliegen († Bojophlebiidae, † Prottereismatidae) und Libellen (†

Eugeropteridae, † Erasipteridae) vorhanden, jedoch an deren rezenten Vertretern nicht mehr erhalten geblieben.

Für ein Monophylum Palaeoptera unter Einbeziehung der Palaeodictyopteroidea werten diese Autoren, daß bei diesen Gruppen die Sklerotisation der positiven Adern vornehmlich in der dorsalen, die Sklerotisation der negativen Adern dagegen in der ventralen Flügelmembran erfolgt. Eine Verifizierung dieses Merkmals an Abdrücken von fossilen Arten erscheint mir jedoch problematisch. Als weitere synapomorphe Merkmale werden der gemeinsame Stamm der Flügeladern Media anterior und Media posterior sowie ein gemeinsamer Stamm der Adern Cubitus anterior und Cubitus posterior angegeben. Ebenfalls soll der parallele Verlauf der Adern Radius anterior und Radius posterior im proximalen Teil des Flügels eine Synapomorphie aller palaeopteren Ordnungen darstellen. Der getrennte Verlauf dieser beiden Adern auch an der Flügelbasis könnte ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal der Ephemeroptera + Odonata darstellen (WILLMANN 1999). Schließlich wird auch die Präsenz von Interkalaradern als mögliches abgeleitetes Merkmal der Eintagsfliegen und Libellen gewertet.

Dies erscheint auf den ersten Blick eine überwältigende Anzahl an abgeleiteten Flügelmerkmalen zu sein, die für die Palaeopteren-Hypothese sprechen. All diesen Flügelmerkmalen, welche für ein Monophylum Palaeoptera angeführt werden, ist aber gemeinsam, daß keine Polarisierung der Leserichtung durch einen Außengruppengruppenvergleich möglich ist - Zygentoma und Archaeognatha besitzen keine Flügel. Es sind auch keine fossil erhaltenen Stammgruppenvertreter der Pterygota bekannt, an denen die Leserichtung dieser Flügelmerkmale festgemacht werden könnte. So lassen alle diese Merkmale auch eine andere Deutungsmöglichkeit zu: Diese Merkmale könnten auch dem Grundplan der Pterygota zuzurechnen sein. Gleiches gilt für die Mikroskulptur der Flügel, welche von WAGNER *et al.* (1996) im Rahmen von Untersuchungen zur Benetzbarkeit der Flügel vergleichend an Pterygoten untersucht wurde. Nach WAGNER *et al.* zeichnen sich die Flügel von imaginalen Eintagsfliegen und Libellen durch eine typische, einem Frotteehandtuch ähnliche Mikroskulptur aus. GORB *et al.* (2000) weisen bei verschiedenen Libellenarten nach, daß diese Strukturen auf epikutikuläre Wachsauflagerungen zurückzuführen sind. Allerdings wurden identische Verhältnisse auch bei Netzflüglern aufgefunden, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß diese spezifische Mikroskulptur der Flügel mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist.

Weitere Adermerkmale, welche für ein Schwestergruppenverhältnis der Palaeoptera i.e.S. (Ephemeroptera + Odonata) sprechen sollen, stellen nach Ansicht von KUKALOVÁ-PECK (1985, 1991, 1998) Queradern oder Anastomosen zwischen Adern nahe der Flügelbasis dar, die als Verspannungen ("braces") der Flügelbasis dienen sollen: eine Anastomose der ersten Analvene mit dem Cubitus posterior ("anal brace"), eine basale Querader zwischen dem Stamm der Media und Cubitus anterior ("m+cua brace") sowie eine basale Querader zwischen der Media anterior und dem Radius posterior ("ma+ rp brace"). Abgesehen von der auffälligen und einzigartig erscheinenden Anastomose der ersten Analvene mit dem Cubitus posterior handelt es sich zum einen um relativ triviale Merkmale, so die Präsenz von Queradern zwischen genäherten Längsadern in frühen Stammgruppenvertretern beider Gruppen. Wenn aber bei Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera und Odonata diese Verspannungen nur als Queradern auftreten (z.B. m-cua brace und ma-rp brace bei *Bojobhlebja*) bzw. fehlen (m-cua brace und ma-rp brace nicht ausgebildet bei *Eugeropteron*), heißt dies mit anderen Worten, daß diese Längsadern erst im jeweiligen weiteren Verlauf der Stammesgeschichte und jeweils unabhän-

gig voneinander fusioniert sind und daher diese Fusionen nicht als gemeinsame abgeleitete Merkmale eines Monophylums Palaeoptera herangezogen werden dürfen.

Der schräg geneigte Verlauf eines Zweigs der "Subcosta anterior" (sensu KUKALOVÁ-PECK) zur Subcosta (Subcosta posterior sensu KUKALOVÁ-PECK) hin und dessen Einmündung in dieselbe wird als ein weiteres abgeleitetes Merkmal der Palaeoptera (KUKALOVÁ-PECK 1998) gewertet. Bei rezenten Ephemeropteren und auch bereits bei deren Stammgruppenvertretern (Syntonopteridae, Protoreismatidae) verschmilzt diese Ader mit einer Querader des Subcostalfeldes und bildet den für die rezenten Vertreter der Ordnung charakteristischen "costal brace". Bei manchen Stammgruppenvertretern der Odonata ist an dieser Stelle eine normale Querader ausgebildet (RIEK & KUKALOVÁ-PECK 1984), laut WILLMANN (1999) ist bei der von KUKALOVÁ-PECK (1985) als Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera (Syntonopteridae) gedeuteten *Lithoneura lameeri* keine solche Ader vorhanden.

Schließlich zeichnet KUKALOVÁ-PECK (1991) auch keine zur Subcosta posterior geneigte Ader bei der Protodonate *Eugeropteron* und führt so dieses Argument selbst ad absurdum: die "costal brace" (in der spezifischen Ausprägung als Verschmelzungsprodukt von ScP und einer Sc-R1-Querader) ist möglicherweise eine Autapomorphie der Ephemeroptera (WILLMANN 1999).

Abgesehen von all den erwähnten Flügelmerkmalen, bei denen die Leserichtung äußerst problematisch erscheint, wurden von früheren Autoren auch oft die kurzen pfriemförmigen Antennen bei den Imagines der Ephemeroptera und Odonata als gemeinsames abgeleitetes Merkmal gedeutet (HENNIG 1969). Zwar stellten sich die von KUKALOVÁ-PECK (1985) bei *Lithoneura lameerei* (Syntonopteridae) beschriebenen langen Antennen als Algenfäden heraus (WILLMANN 1998, 1999), doch weisen die langen Antennen von *Namurotypus sippeli* (BECHLY *et al.* 2001, BRAUCKMANN & ZESSIN 1989), einem frühen Stammgruppenvertreter der Odonata, darauf hin, daß dieses Merkmal zweimal unabhängig voneinander in den jeweiligen Stammlinien der Gruppen entstanden sein muß.

Die paarigen Penes der Ephemeroptera und die zu Klammerorganen umgewandelten Gonopoden des IX. Abdominalsegmentes werden ebenfalls als Argument zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse herangezogen. Die mesodermalen Vasa deferentia und die ectodermalen Ductus ejaculatorii werden bei den Eintagsfliegen stets paarig angelegt, bleiben meist auf ganzer Länge getrennt und münden an der Spitze der Penes in zwei getrennten Gonoporen (GRIMM 1985). Unter anderem bei Vertretern der in mancher Hinsicht grundplannahen "Siphonuroidea" finden sich lateral der Penes paarige, sklerotisierte Fortsätze, welche in der taxonomischen Literatur meist als "äußere Penisloben" beschrieben werden (MALZACHER 1981). WALKER (1922) und IMMS (1951) homologisieren diese äußeren Penisloben mit Parameren. Diese Deutung halte ich ebenfalls für wahrscheinlich, wenngleich auch BRINK (1957) dies mit dem Hinweis ablehnt, daß die Bildung der äußeren Penisloben erst sehr spät in der Ontogenese vollzogen wird. SNODGRASS (1935, 1957) hält die paarigen Penes der Ephemeroptera für ein primitives Pterygoten-Merkmal. Auf Grund der Merkmalsverteilung halte auch ich es für möglich, daß zumindest paarige männliche Gonodukte im Grundplan der Insekten vorhanden sind. Diese wurden bisher bei Protura (TUXEN 1964), manchen Zygentoma (MATSUDA 1976), Ephemeroptera (GRIMM 1985) und manchen Dermaptera (SNODGRASS 1935) nachgewiesen. Noch schwieriger ist die Beurteilung der Frage, ob auch paarige Penes im Grundplan der Insecta anzunehmen sind. Von besonderem Interesse sind hier die Protura, deren äußere männliche Genitalien mehrteilig gebaut sind und

distal in einen paarigen, zweiteiligen Stylus auslaufen (TUXEN 1964). An den distalen Acrostyli mündet subapical jeweils ein Gonoduct. Lateral der Styli befindet sich am Acroperiphallus jeweils ein Fortsatz, der als Seitenplatte bezeichnet wird (PRELL 1913). CRAMPTON (1918) homologisierte die paarigen Seitenplatten wegen ihrer Lage mit den Parameren, eine Deutung, die aber von MATSUDA (1976) ohne nähere Begründung nicht geteilt wird. Unsicher ist auch die Homologisierung der Gonostyli: Obwohl die Zweiteilung der Styli eine Homologisierung mit Gonopoden nahelegt, weist MATSUDA (1976) dies zurück. In diesem Falle wäre eine sekundäre Verlagerung der Ductus ejaculatorii auf die Gonopoden erfolgt. WEBER (1933) hält diese Styli dagegen für Cerci, da sie sich am XI. Abdominalsegment befinden. Nach WEBERS (1933) Deutung wäre also eine sekundäre Verlagerung der Geschlechtsöffnungen auf die Cerci erfolgt. Eine wiederum andere Deutungsmöglichkeit wäre aber, daß es sich bei den Styli der Protura um sekundär untergliederte, paarige Penes handelt. Ontogenetische Studien, die eine Entscheidung herbeiführen könnten, existieren nicht. Ebenso ist die Paarung der Proturen unbekannt. Es bleibt daher im Rahmen des Möglichen, daß es sich bei den äußeren männlichen Genitalien der Protura um paarige Penes handeln könnte.

Paarige Penes kommen außer bei den Ephemeroptera noch bei Dermaptera und Notoptera (dort allerdings mit unpaarem Ductus ejaculatorius, welcher an der Basis der Phallogomeren mündet) vor (MATSUDA 1976). Den tief gespaltenen Penis bei Nicoletiidae deutet MATSUDA (1976) ebenfalls als Überbleibsel von paarigen Penes. Als gesichert muß das Vorkommen paariger Penes und als Haltezangen ausgebildete Gonopoden bei den Palaeodictyopteroidea gelten (CARPENTER 1939, KUKALOVÁ-PECK 1985, 1991), wengleich über deren spezifische Struktur keine Einigkeit herrscht. Nach KUKALOVÁ-PECK (1991, 1992) besitzen Vertreter der Diaphanopteroidea segmentierte Styli mit paarigen Krallen, ein Paar medialer Penes, ein Paar lateraler Parameren (Gonapophysen), an welchen jeweils apical die Gonoducte münden sollen sowie ein "Mesocoxit" (Coxopodit), welcher ein Verschmelzungsprodukt aus drei Segmenten darstellen soll. WILLMANN (1998) weist darauf hin, daß eine solche Unterteilung des Coxopoditen am Fossil nicht nachgewiesen ist. Im Hinblick auf die Gonopoden der Archaeognatha, Zygentoma und Ephemeroptera verdeutlicht WILLMANN (1998), daß die Annahme von Krallen an den Gonostyli, (primärer) Segmentierung des Gonocoxit sowie der Gonopoden im Grundplan der Ectognatha eine mehrfach konvergente Entstehung des Zustandes bei Archaeognatha, Zygentoma und innerhalb der Pterygota erfordert. WILLMANN (1998) schließt daraus auf eine Fehlinterpretation des Materials durch KUKALOVÁ-PECK (1991, 1992). BECHLY (pers. Mitteilung) konnte in der Tat keine Klauen an dem gesichteten Material nachweisen.

BRAUCKMANN & ZESSIN (1989) beschreiben auch bei dem fossilen Stammgruppenvertreter der Odonoptera *Namurotypus sippeli* paarige Penes. BECHLY *et al.* (2001) präzisieren diese Befunde, nach denen *Namurotypus* mit segmentierten Gonopoden und paarigen Penes sowie Parameren ausgestattet ist. BECHLY *et al.* (2001) folgern daraus, daß primär segmentierte Gonopoden im Grundplan der Insekten vorhanden gewesen sein müssen (contra WILLMANN 1998) und eine Symplesiomorphie im Grundplan der Pterygota darstellen. Meiner Ansicht nach ist diese Schlußfolgerung nicht zwingend: gegen eine primäre Segmentierung der Gonopoden bei Ephemeropteren spricht die Tatsache, daß lediglich die Gonobasen mit einem Muskel versehen ist. Die einzelnen Glieder des Gonostylus sind nicht bemuskelt. Wenn man die Untergliederung der Gonopoden bei Stammgruppenvertretern der Odonata, bei Ephemeroptera und Palaeodictyoptera aber als sekundär auffaßt, so ist dieses Merkmal entweder als Autapo-

morphie im Grundplan der Pterygota oder als Autapomorphie der Palaeoptera anzunehmen. Die letztgenannte Möglichkeit ist die sparsamste. Es liegt ebenfalls nahe, die paarigen Penes bei Odonoptera, Ephemeroptera und Palaeodictyoptera als synapomorphes Merkmal der Palaeoptera i.w.S. aufzufassen (BECHLY *et al.* 2001). Die Möglichkeit, daß dieses Merkmal aber auch schon im Grundplan der Insecta vorhanden gewesen sein könnte, darf aber nicht aus den Augen gelassen werden. Laut KUKALOVÁ-PECK (1991, 1992) sind die Gonobasen der Palaeodictyoptera verschmolzen. Dies trifft ebenso auf die Gonobasen der meisten Ephemeroptera zu (BERNER & PESCADOR 1988). Da bei *Namurotypus* die Basen der Gonopoden wie bei *Zygentoma* und *Archaeognatha* getrennt zu sein scheinen, muß die Verschmelzung der Gonobasen unter der Annahme eines Monophylum Palaeoptera mindestens zweimal erfolgt sein.

Auf die Unsicherheiten bezüglich der Interpretation des inneren Lobus der Odonaten-Maxille wurde bereits bei der Diskussion der Maxille hingewiesen. Bei einer kritischen Betrachtung des Sachverhaltes muß bis zu einer weiteren Klärung darauf verzichtet werden, dieses Merkmal zur Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen heranzuziehen.

BOUDREAUX (1979a) wertet den Trochantinus als eine Autapomorphie der Neoptera und bestreitet eine Homologie zu dem als Trochantinus bezeichneten Sklerit bei apterygoten Insekten. BARLET (1967, 1981, 1988) und MATSUDA (1970) teilen diese Ansicht nicht. Tatsächlich lassen sich identische Muskelverläufe z.B. des für den Trochantinus charakteristischen tergo-trochantinalen Promotor der Coxa auch bei *Zygentomen* beobachten. Daher muß der Trochantinus auch im Grundplan der Pterygota gefordert werden. Dies ist deshalb von Belang, da laut BOUDREAUX (1979a) der Trochantinus bei Ephemeroptera und Odonata nicht ausgebildet ist. Demgegenüber interpretiert KNOX (1935) bei Eintagsfliegen das von anderen Autoren (KLUGE 1994, MATSUDA 1956) als Katepisternum betrachtete Sklerit als Verschmelzungsprodukt von Katepisternum und Trochantinus. Am entsprechenden Sklerit läßt sich aber kein tergaler Muskel nachweisen, so daß in der Tat davon ausgegangen werden muß, daß der Trochantinus bei Ephemeropteren (und Odonaten) weggefallen ist.

HENNIG (1969) weist darauf hin, daß die aquatische Lebensweise im Hinblick auf die Lebensweise der Entognatha, *Archaeognatha* und *Zygentoma* auf jeden Fall ein abgeleitetes Merkmal darstellt und deutet dies als weitere Synapomorphie für die Palaeoptera i.e.S. KUKALOVÁ-PECK (1978, 1983, 1991, 1998) nimmt sogar die aquatische Lebensweise bereits im Grundplan der Pterygota an. Begründet wird dies von KUKALOVÁ-PECK durch theoretische Erwägungen zur Entstehung der Flügel aus thorakalen Kiemen, die den abdominalen Tracheenkiemen der Ephemeropteren homolog sein sollen. Aus diesen Gründen ist es zwingend erforderlich, eine aquatische Larve im Grundplan der Pterygota anzunehmen. Wenn aber die Larve im Grundplan der Pterygota wie gefordert solche abdominalen, blattförmigen Tracheenkiemen als Respirationsorgan gehabt haben soll, so ist es schwer nachzuvollziehen, daß im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte der Pterygota bei Odonaten (und eventuell Plecoptera als basale Neoptera) diese Atmungsweise aufgegeben und bei den verschiedenen Taxa völlig unterschiedliche, neue Respirationsmethoden entwickelt wurden. Odonaten besitzen Rectalkiemen, Plecopteren thorakale Kiemen. Die verschiedenen, offensichtlich unabhängig voneinander entwickelten Atmungsweisen der Larven in den verschiedenen Taxa lassen meiner Ansicht darauf schließen, daß das Wasser als Lebensraum der Larven mehrfach unabhängig voneinander erobert wurde (PRITCHARD *et al.* 1993).

5.1.3 Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera): Die Metapterygota - Hypothese

BÖRNER (1909) postulierte ein Verwandtschaftsverhältnis zwischen den Eintagsfliegen (Archipterygota) und allen anderen pterygoten Insekten, die er als Metapterygota bezeichnete. Es war die unterschiedliche Neigung der Bewegungsachsen zwischen den Mandibeln der Zygentoma und Ephemeropterenlarven einerseits und den Mandibel der Metapterygota andererseits, die Börner auffiel und die er als erster in seiner phylogenetischen Relevanz erkannte. Auch die unterschiedlichen Verhältnisse bei den cranialen Abduktormuskeln der Mandibeln in den verschiedenen Gruppen wurden zuerst von BÖRNER bemerkt und entsprechend gedeutet. In der Folgezeit wurden noch weitere potentielle Synapomorphien der Metapterygota aufgedeckt, die nun nochmals zusammengefaßt werden sollen:

Eintagsfliegen sind die einzigen Fluginsekten, bei denen sich ein geflügeltes Stadium, die Subimago, nochmals häutet. Bei allen anderen Vertretern der Pterygota ist dieser gemeinhin als Überbleibsel der Imaginalhäutung gedeutete Vorgang nicht anzutreffen. Dementsprechend wird der Verlust der Imaginalhäutung als Autapomorphie der Metapterygota gewertet. Zwar wird die Imaginalhäutung von manchen Autoren auch als eine sekundäre Spezialisierung interpretiert (BOUDREAUX 1979a, MAIORANA 1979), aber die Merkmalsverteilung läßt keinen Zweifel daran zu, daß es sich hier um ein Merkmal handelt, welches aus dem Grundplan der Dicondylia und Pterygota übernommen und einzig bei Ephemeropteren erhalten geblieben ist. Allerdings sind KUKALOVÀ-PECK (1978, 1991) und SHAROV (1966) der Ansicht, daß dieses Merkmal konvergent bei Neoptera und Odonata reduziert wurde und "...older nymphs very probably could fly, and there were several flying subimaginal instars" (KUKALOVÀ-PECK 1991).

Ebenfalls verlorengegangen ist den Metapterygota ein langes Terminalfilum, welches die Ephemeropteren als einzige pterygote Ordnung aus dem Grundplan der pterygota beibehalten haben.

Die unterschiedliche Tracheenversorgung der Flügel bei Eintagsfliegen und Metapterygota kann als weiteres synapomorphes Merkmal der Metapterygota aufgefaßt werden, bedarf aber weiterer Untersuchungen. Während bei Ephemeroptera nur eine, aus einer Beintrachee entspringende Flügeltrachee vorhanden ist (WEBER 1949), sind bei den Metapterygota derer zwei vorhanden (HENNIG 1969). Nach FORBES (1943) ist die zweite Flügeltrachee jedoch bei Eintagsfliegen rudimentär vorhanden, doch KLUGE (pers. Mitt.) konnte bei Nachuntersuchungen nichts dergleichen auffinden.

Bei Odonaten (POONAWALLA 1966) und Neopteren (KRISTENSEN 1991) findet man direkte Schließmuskeln, die an den abdominalen Stigmen inserieren. Diese Muskeln konnten bisher weder bei Eintagsfliegen noch bei primär flügellosen Insekten nachgewiesen werden. Deren Präsenz gilt daher ebenfalls als potentielles autapomorphes Merkmal der Metapterygota.

Im Bereich der imaginalen Flugmuskulatur können wahrscheinlich weitere Merkmale als Reduktionen der Metapterygota gewertet werden: Ephemeropteren sind die einzigen Fluginsekten, bei denen ein sterno-subalarer Muskel vorkommt (Brodsky 1994). Dies wird gemeinhin ebenfalls als plesiomorphes Merkmal gedeutet. Falls die Homologisierung der Axillaria durch MATSUDA (1956) korrekt ist, so kommt der Muskel zwischen Furcasternum und Pterale 1 ebenfalls nur bei Eintagsfliegen vor. Falls dieser Muskel dem Grundplan der Pterygota zuzuschreiben ist, so wäre sein Verlust bei Odonata und Neoptera eine weitere Synapomorphie dieser Taxa.

An den Mundwerkzeugen der Larve ist es der Verlust der hypopharyngealen Superlinguae, welcher ebenfalls als ein potentielles abgeleitetes Merkmal der Metapterygota gilt. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß der Verlust der Superlinguae auch bei den Zygentoma eingetreten ist. Während aber Zygentoma und Ephemeroptera einen *M. lingualis* des Hypopharynx beibehalten haben, konnte dieser noch nicht bei Vertretern der Metapterygota nachgewiesen werden und muß daher als weiteres Verlustmerkmal zu den Autapomorphien der Metapterygota hinzugefügt werden.

KRISTENSEN (1991) erwähnt als weiteres gemeinsames Verlustmerkmal den *M. tentorio-lacinialis*. Dieses Merkmal kann aber nicht als Indiz für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Libellen und Neopteren herangezogen werden, denn meine Befunde sprechen dafür, daß dieser Muskel bereits im Grundplan der Dicondylia nicht mehr vorhanden ist. Auch MATSUDA (1965) verzeichnet diesen Muskel weder bei den Zygentoma, Ephemeroptera, Odonata noch Neoptera.

Die stärksten Argumente für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Ephemeroptera und Metapterygota liefert sicherlich die Umgestaltung der Mandibel und ihrer Bewegungsweise bei den Metapterygota:

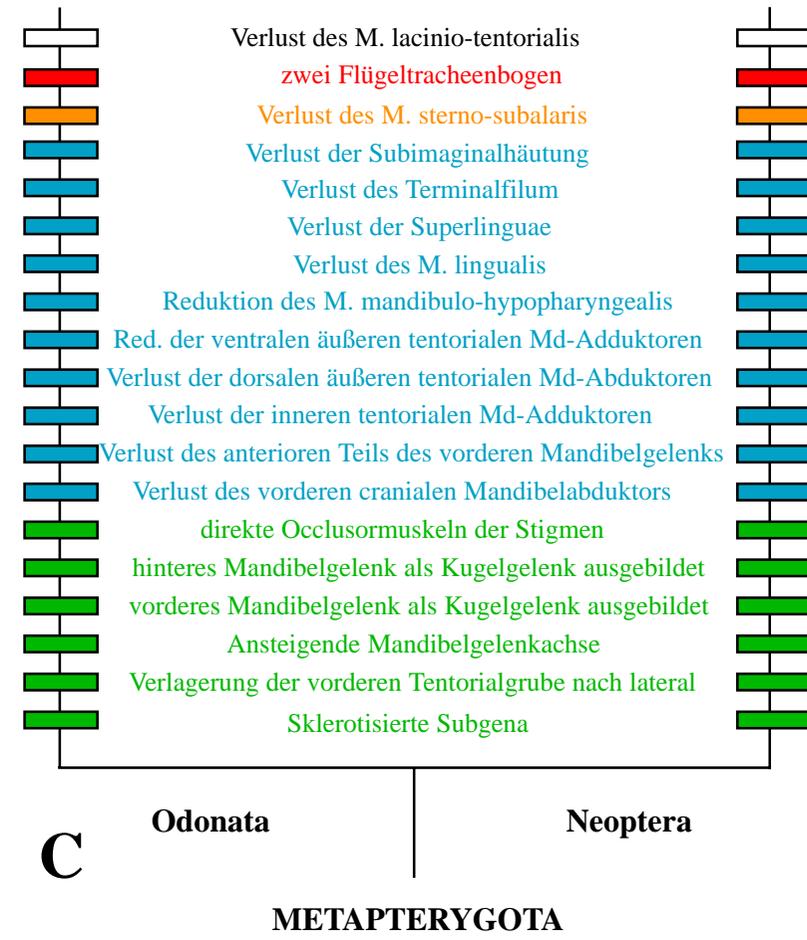
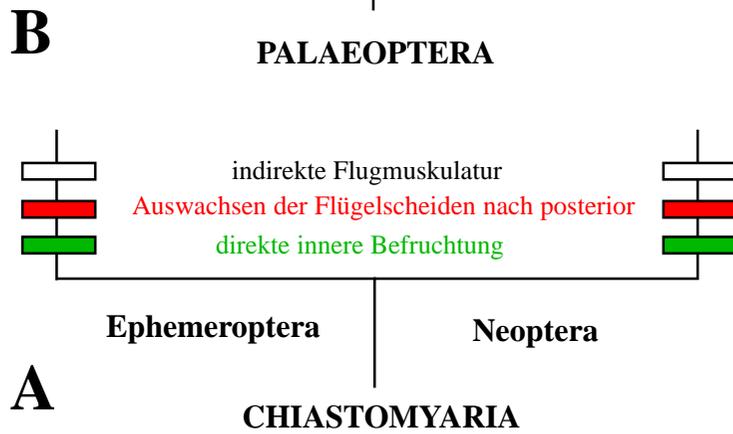
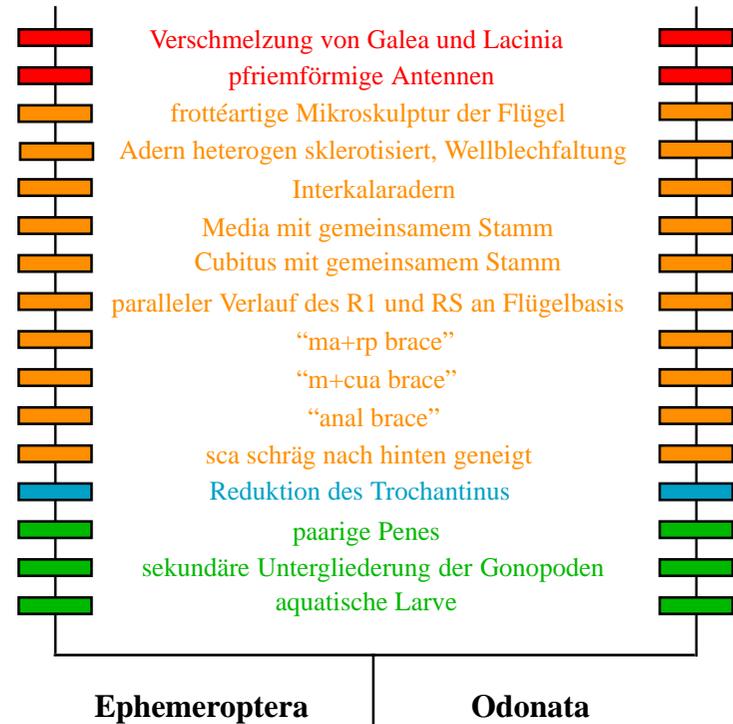
So kann die Ausbildung eines permanenten vorderen Mandibelgelenkes in Form eines Kugelgelenkes als Synapomorphie zwischen Odonata und Neoptera gelten. Ebenso muß die Ausbildung des hinteren Mandibelgelenkes als festes Kugelgelenk sowie der Verlust des anterolateralen Teils des vorderen Mandibelkomplexes als Autapomorphie der Metapterygota angesehen werden. Die Achse der Mandibelbewegung wird nach vorne angehoben. Damit einhergehend kommt es bei den Metapterygota zu dem Verlust einer Reihe von Muskeln: der vordere craniale Abductor sowie die oberflächliche Muskelschicht der tentorio-mandibularen Abduktoren bzw. Protraktoren geht bei den Metapterygota vollständig verloren. Ebenso verloren gehen die an dem basalen Innenrand und dem inneren Mandibelkorpus ansetzenden tentorialen Adduktoren. Der hypopharyngo-mandibulare Muskel sowie die äußeren ventralen tentorialen Adduktoren der Mandibel werden bei den Metapterygota signifikant reduziert.

Schließlich ist die Verlagerung der vorderen Tentorialgrube nach lateral ein weiteres synapomorphes Merkmal der Odonata und Neoptera. Damit einhergehend kommt es bei den Metapterygota zu einer Sklerotisierung des Bezirkes unterhalb der Tentorialgrube und zur Ausbildung einer echten Subgenalnaht.

5.2 Phylogenetische Argumentationsschemata

Zusammenfassend werden die konkurrierenden Verwandtschaftshypothesen als Argumentationsschemata nochmals dargestellt. Es zeigt sich, daß die vor allem von Paläontologen favorisierte Palaeoptera-Hypothese im wesentlichen auf Flügelgeädermerkmalen beruht, die aus theoretischen Erwägungen heraus nur mit größter Vorsicht zur Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden sollten, da eine Ermittlung der Leserichtung der Merkmale durch einen Außengruppenvergleich nicht durchführbar ist.

Im Gegensatz hierzu fällt bei der Metapterygota-Hypothese auf, daß zahlreiche Reduktionsmerkmale für eine Begründung der Verwandtschaft zwischen Eintagsfliegen und allen anderen Pterygota verwandt werden. Dies zeigt, daß sich die Ephemeroptera in zahlreichen der untersuchten Merkmale nur wenig vom Grundplan der Pterygota entfernt haben. Gelten Reduktionsmerkmale in der phylogenetischen Systematik zwar als



Güte der Merkmale von oben nach unten zunehmend

- symplesiomorphes Merkmal
- Homologie falsch oder Merkmalsverteilung unklar
- Merkmalspolarisierung unklar
- Reduktionsmerkmal
- Merkmal ohne Einschränkung verwendbar

Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi*

Phylogenetische Argumentationsschemata zu den verschiedenen Verwandtschaftshypothesen der Ephemeroptera, Erläuterungen siehe Text.

relativ schwache Argumente zur Begründung von Schwestergruppenverhältnissen, so ist meiner Ansicht nach doch die Summe aller Reduktionen bemerkenswert und aussagekräftig. Darüber hinaus weisen auch die Untersuchungen dieser Arbeit am Kopfskelet und dessen Muskulatur auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Ephemeropteren und den Metapterygota hin.

Zwar ergeben sich bei einer Entscheidung für eine der beiden konkurrierenden Hypothesen in jedem Falle störende Homoplasien, jedoch wiegen meiner Ansicht nach die Merkmale der Metapterygota-Hypothese schwerer als die Merkmale, die für eine Monophylie der Ephemeroptera + Odonata sprechen, da deren Leserichtung eindeutig ist und der Merkmalskomplex der Mandibel und des Tentorium insgesamt eindeutig in eine Richtung weist: Beim derzeitigen Kenntnisstand erscheint mir ein Schwestergruppenverhältnis von Ephemeroptera und Metapterygota als am besten begründet.

5.3 Ausblick

Die in dieser Arbeit untersuchten Merkmalskomplexe sprechen eindeutig für ein Schwestergruppenverhältnis der Eintagsfliegen mit allen anderen Fluginsekten und stehen der Palaeoptera-Hypothese konträr gegenüber. Zur weiteren Überprüfung der in dieser Arbeit formulierten Hypothese zur Verwandtschaftsbeziehung der Eintagsfliegen müssen an den Ephemeroptera, Odonata und Neoptera weitere Merkmalskomplexe bearbeitet werden, die durch einen Außengruppenvergleich eindeutig polarisierbar sind. Hierbei könnten möglicherweise vergleichende Untersuchungen des bisher nur unzureichend bearbeiteten Thorax verschiedener Eintagsfliegen neue Erkenntnisse zur Phylogenie der pterygoten Insekten liefern.

6. LITERATUR

- ANDO, H.** (1962): The comparative embryology of Odonata with special reference to a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys. 205 pp., The Japan Society for the promotion of science, Tokyo.
- ARENS, W.** (1989): Comparative Functional Morphology of the Mouthparts of Stream Animals Feeding on Epilithic Algae. Arch. Hydrobiol. Suppl. **83**: 253-354.
- ARENS, W.** (1990): Wear and tear of mouthparts: a critical problem in stream animals feeding on epilithic algae. Can. J. Zool. **68**: 1896-1914.
- ARENS, W.** (1994): Striking Convergence in the Mouthpart Evolution of Stream-living Algae Grazers. J. Zoo. Syst. Evol. Research **32**: 319-343.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1950): Données histophysiologique sur les formations endocrines rétro-cerebrales chez les Ecdyonuridae (Ephéméroptères). Bull. Soc. Zool. Fr. **75**: 267-285.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1952a): Particularités morphologiques des corpora allata chez les Leptophlebiidae (Ephemeroptera). Experientia **8**(1): 12-14.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1952b): Données histophysiologiques sur la neuro-sécrétion chez quelques Éphéméroptères. Cellule **55**: 203-224.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1952c): Particularités morphologiques des formations endocrines rétro-cérébrales chez *Ecdyonurus dispar* (Curt.) et chez *Ecdyonurus torrentis* Kimmins. Bull. Soc. Zool. Fr. **77**: 229-230.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1953a): Données histophysiologique sur la neurosécrétion chez les paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie, Berlin [u. a.] **38**: 591-610.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1953b): Contribution a l'histologie des glandes endocrines céphaliques chez la larve de *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy. Bull. Soc. Zool. Fr. **78** (5-6): 451-462.
- ARVY, L. & GABE, M.** (1953c): Polymorphisme des corpora allata chez les Ephéméroptères. Bull. Soc. Zool. Fr. **78**: 335-336.
- ASAHINA, S.** (1954): A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera). 153 pp., The Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- BARLET, J.** (1967): Squelette et musculature thoracique de *Lepismachilis y-signata* Kratochvil (Thysanoures). Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belge **103**: 110-157.
- BARLET, J.** (1981): Remarques concernant le thorax de *Tricholepidion gertschi* Wyg. (Aptérygotes Thysanoures). Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol. **116**: 215-232.
- BARLET, J.** (1988): Considérations sur le squelette thoracique des insectes Aptérygotes. Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol. **124**: 171-187.
- BECHLY, G., BRAUCKMANN, C., ZESSIN, W. & GRÖNING, E.** (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). J. Zool. Syst. Evol. Research **39**: 1-18.
- BEKKER, E. G.** (1954): K voprosu o proiskhozhdenii i razvitiyi kryla nasekomykh. Vestnik Moskovskij Universitet **5**: 119-130.
- BERNER, L. & PESCADOR, M. L.** (1988): The mayflies of Florida. 416 pp., University Presses of Florida, Tallahassee and Gainesville, Fla.

- BITSCH, J.** (1963): Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanura). Ann. Sci. Nat. **12**(5): 501-706.
- BOUDREAUX, H. B.** (1979a): Arthropod phylogeny, with special reference to insects. 320 pp., John Wiley & Sons, New York.
- BOUDREAUX, H. B.** (1979b): 9. Significance of Intersegmental Tendon System in Arthropod Phylogeny and a Monophyletic Classification of Arthropoda. Pp. 551-586 in: GUPTA, A. P. (ed.) Arthropod phylogeny. Van Nostrand Reinhold Company, London u.a.
- BÖRNER, C.** (1909): Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. Zool. Anz. **34**: 100-125.
- BRAUCKMANN, C. & ZESSIN, W.** (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). Dtsch. ent. Z., N. F. **36**: 177-215.
- BRINCK, P.** (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. Opusc. Entomol. **22**: 1-37.
- BRODSKY, A. K.** (1970): Organization of the flight system of *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). Entomol. Rev. **49**: 184-188.
- BRODSKY, A. K.** (1974): Evolution of the Wing Apparatus in the Ephemeroptera. Entomol. Rev. **53**: 35-43.
- BRODSKY, A. K.** (1994): The Evolution of Insect Flight. 229 pp., Oxford University Press, Oxford.
- BROWN, D. S.** (1961): The morphology and functioning of the mouthparts of *Chloeon dipterum* L. and *Baetis rhodani* Pictet (Insecta, Ephemeroptera). Proc. Zool. Soc. Lond. **136**(2): 147-176.
- BRUNDIN, L. Z.** (1966): Transantarctic Relationships and Their Significance, as Evidenced by Chironomid Midges. K. Sven. Vetenskapsakad. Handl. **11**: 1-472.
- CAMPBELL, I. C.** (1985): Dietary habits of Australian siphonurid and oligoneuriid ephemeropteran nymphs. Verh. Internat. Verein. Limnol. **22**(2): 3250-3259.
- CANNON, H. G.** (1937): A New Biological Stain for General Purposes. Nature **139**(1): 549-549.
- CARPENTER, F. M.** (1939): The Lower Permian insects of Kansas. 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera, and Protoperlaria. Proc. amer. Acad. Arts Sci. **73**: 29-70.
- CARPENTER, F. M.** (1963): Studies of Carboniferous insects from Commeny, France. Part V. The genus Diaphanoptera and the order Diaphanopteroidea. Psyche **70**: 240-256.
- CHAUDONNERET, J.** (1947): Le labium des Thysanoures. C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. **224**: 1125-1127.
- CHAUDONNERET, J.** (1948): Le labium des Thysanoures (Insectes Aptérygotes). Ann. Sci. Nat. **10** (11): 1-27.
- CHAUDONNERET, J.** (1950): La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). Ann. Sci. Nat. **11**(12): 145-302.
- CRAMPTON, G. C.** (1918): A phylogenetic study of the terminal abdominal structures and genitalia of male Apterygota, ephemerids, Odonata, Plecoptera, Neuroptera, Orthoptera, and their allies. Bull. Brooklyn Entomol. Soc. **13**: 49-68.
- CRAMPTON, G. C.** (1932): A phylogenetic study of the head capsule in certain orthopteroid, Psocoid, Hemipteroid and holometabolous insects. Bull. Brooklyn Entomol. Soc. **27**: 19-55.

- CROSBY, T. K., DUGDALE, J. S. & WATT, J. C.** (1976): Recording Specimen Localities in New Zealand: An Arbitrary System of Areas and Codes Defined. *N. Z. J. Zool.* **3**: 69-69.
- DAHL, E. & HESSLER, R. R.** (1982): The Crustacean lacinia mobilis: a Reconsideration of its Origin, Function and Phylogenetic Implications. *Zool. J. Linn. Soc.* **74**: 133-146.
- DARROW, M. A.** (1940): A Simple Staining Method For Histology and Cytology. *Stain Technol.* **15**: 67-68.
- DEGRANGE, C.** (1955): Sur la morphologie de *Prosopistoma foliaceum* Fourc. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.* **240**:1668-1669.
- DOHLE, W.** (1980): Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg* **23**: 45-104.
- DOMINGUEZ, E., HUBBARD, M. D. & PETERS, W. L.** (1992): Clave para ninfas y adultos de las familias y generos de Ephemeroptera (Insecta) Sudamericanos. *Biologia Acuatica* **16**: 1-38.
- EATON, A. E.** (1899): An Annotated List of the Ephemeridae of New Zealand. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **47**: 285-293.
- EDMUNDS, G. F.** (1957): The Systematic Relationships of the Paleantarctic Siphonuridae (Including Isonychiidae) (Ephemeroptera). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **39(5)**: 245-246.
- EDMUNDS, G. F.** (1973): Some critical problems of family relationships in the Ephemeroptera. Pp. 145-154 in: PETERS, W. L. & PETERS, J. G. (eds.) *Proceedings of the first international conference on Ephemeroptera*, Tallahassee, Fla., 1970. E.J.Brill, Leiden.
- EDMUNDS, G. F.** (1975): Phylogenetic biogeography of mayflies. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **62(2)**: 251-263.
- EDMUNDS, G. F.** (1981): 6. Discussion. Pp. 287-297 in: NELSON, G. & ROSEN, D. E. (eds.) *Vicariance Biogeography*. Columbia Press, New York.
- ELPERS, C. & TOMKA, I.** (1992): Struktur der Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme bei den Larven von *Oligoneuriella rhenana* Imhoff (Ephemeroptera: Oligoneuriidae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* **65**: 119-139.
- ELPERS, C. & TOMKA, I.** (1994): Mouthparts of the Predaceous Larvae of the Behningiidae (Insecta: Ephemeroptera). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **99(4)**: 381-413.
- ELPERS, C. & TOMKA, I.** (1994): Structure of Mouthparts and Feeding Habits of *Potamanthus luteus* (Linné) (Ephemeroptera: Potamanthidae). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **99**: 73-96.
- EVANS, A. M.** (1921): On the structure and occurrence of maxillulae in the orders of insects. *J. Linn. Soc. London* **34**: 429-456.
- FORBES, W. T. M.** (1943): The Origin of Wings and Venational Types in Insects. *Am. Midl. Nat.* **29**: 381-405.
- FRANÇOIS, J.** (1970): Squelette et musculature céphaliques de *Campodea chardardi* Condé (Diplura: Campodeidae). *Zool. Jb. Anat.* **87**: 331-376.
- GORB, S. N., KESEL, A., BERGER, J.** (2000): Microsculpture of the wing surface in Odonata: evidence for cuticular wax covering. *Arthropod Structure & Development* **29**: 129-135.
- GORDON, I.** (1964): On the mandible of the Stygocaridae (Anaspidacea) and some other Eumalacostraca, with special reference to the lacinia mobilis. *Crustaceana* **7**: 150-157.
- GRANDI, M.** (1947): Contributi allo studio degli "Efemeroidei" italiani.VIII.Gli scleriti ascellari (pseudopteralia) degli Efemeroidei, loro morfologia e miologia comparate. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Studi Bologna* **16**: 85-114.

- GRIMM, R.** (1985): Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur und der Gonoducte männlicher Ephemeroptera-Imagines (Insecta). Stuttg. Beitr. Naturkd. Ser. A (Biol.) **384**: 1-59.
- GRUNER, H.-E.** (1993): 1. Crustacea. Pp. 448-1030 in: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta), GRUNER, H.-E., MORITZ, M. & GRUNER, H.-E. (eds.), Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, New York.
- HAKIM, Z. M.** (1964): Comparative anatomy of the head capsules of adult Odonata. Ann. Entomol. Soc. Am. **57**(3): 267-278.
- HANSTRÖM, B.** (1940): Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. K. Sven. Vetenskapsakad. Handl. **18**(8): 1-266.
- HENNIG, W.** (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 pp., Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W.** (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Ent. **3**: 1-85.
- HENNIG, W.** (1960): Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. Beitr. Entomol. **10**: 222-329.
- HENNIG, W.** (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp., Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- HENRY, L. M.** (1948): The nervous system and the segmentation of the head in the Anulata. Microentomology **13**(2): 27-48.
- HITCHINGS, T.** (2001): The Canterbury Museum Ephemeroptera (Mayfly) collection and database. Rec. Canterbury Mus., *in press*.
- HUDSON, G. B.** (1945): A study of the tentorium in some orthopteroid Hexapoda. J. Entomol. Soc. South. Afr. **7**: 71-90.
- HUDSON, G. B.** (1946): Studies in the comparative anatomy and systematic importance of the hexapod tentorium. II. Dermaptera, Embioptera and Isoptera. J. Entomol. Soc. South. Afr. **8**: 99-110.
- HUDSON, G. B.** (1948): Studies in the comparative anatomy and systematic importance of the hexapod tentorium. III. Odonata and Plecoptera. J. Entomol. Soc. South. Afr. **11**: 38-49.
- HUDSON, G. B.** (1951): Studies in the comparative anatomy and systematic importance of the hexapod tentorium IV. Ephemeroptera. J. Entomol. Soc. South. Afr. **14**(1): 3-23.
- ILLIES, J.** (1968): 5. Ephemeroptera (Eintagsfliegen). Pp. 1-63 in: HELMCKE, J.-G., STARCK, D. & WERMUTH, H. (eds.) Handbuch der Zoologie, IV. Band: Arthropoda - 2. Hälfte: Insecta, 2. Teil: Spezielles. Beier, M., Berlin.
- IMMS, A. D.** (1951): A general textbook of entomology. 8th ed., 727 pp., 624 figs. Chapman & Hall, London.
- KAISER, H.** (1978): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der Ventraldrüsen von *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. **7**: 377-385.
- KAISER, H.** (1979): Nachweis von Sekretspeichern bei der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae). Eur. J. Cell Biol. **19**: 145-148.
- KAISER, H.** (1979): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung von neurosekretorischen Zellen im Gehirn der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae). Acta Zool. **60**: 93-104.

- KAISER, H.** (1980): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung des Corpus cardiacum der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. *Acta Zool.* **61**: 93-103.
- KAISER, H.** (1980): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der Corpora allata der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **9**: 395-403.
- KÉLER, S. VON** (1963): Entomologisches Wörterbuch. 774 pp., Akademie-Verlag, Berlin.
- KLUGE, N. JU.** (1989): A Question of the Homology of the Tracheal Gills and Paranotal Processi of the Mayflies Larvae and Wings of the Insects with Reference to the Taxonomy and Phylogeny of the Order Ephemeroptera. 76 pp., Nauka Press, Leningrad.
- KLUGE, N. JU.** (1994): Pterothorax Structure of Mayflies (Ephemeroptera) and Its Use In Systematics. *Bull. Soc. Entomol. France* **99**(1): 41-61.
- KLUGE, N. JU., STUDEMANN, D., LANDOLT, P. & GONSER, T.** (1995): A reclassification of Siphonuroidea (Ephemeroptera). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* **68**: 103-132.
- KLUGE, N. JU.** (1998): Draft Revision of supraspecies taxa of Ephemeroptera (without Atalophlebiinae). [web page, besucht am 01.04.2001] URL: <http://www.famu.edu/acad/research/mayfly/kluge/index.html>
- KLUGE, N. JU.** (2000): Sowremennaja sistematika nasekomych. 336 pp., Lan-Verlag, St. Petersburg.
- KNOX, V.** (1935): The body-wall and musculature of the thorax. Pp. 135-178 in: NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. & HSU, Y.-C. (1935): *The Biology of Mayflies*. 759 pp., Comstock Publishing Co., Ithaca & New York.
- KÖNIGSMANN, E.** (1975): Termini der phylogenetischen Systematik. *Biol. Rdsch.* **13**: 99-113.
- KRAUS, O.** (1984): Hoyers Gemisch statt Polyvinyl-Lactophenol. *Mikrokosmos* **73**: 54-55.
- KRAUS, O.** (1998): 22. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. Pp. 295-303 in: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London.
- KRAUS, O. & KRAUS, M.** (1994): Phylogenetic system of the Tracheata (Mandibulata): On "Myriapoda": Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* **34**: 5-31.
- KRAUS, O. & KRAUS, M.** (1996): On Myriapod / Insect Interrelationships. *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat.* **169**: 283-290.
- KRISTENSEN, N. P.** (1975): The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.* **13**: 1-44.
- KRISTENSEN, N. P.** (1981): Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Entomol.* **26**: 135-157.
- KRISTENSEN, N. P.** (1991): 5. Phylogeny of Extant Hexapods. Pp. 125-140 in: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (Division of Entomology) (ed.) *The Insects of Australia*. Melbourne University Press, Melbourne.
- KRISTENSEN, N. P.** (1995): Forty Years Insect Phylogenetic Systematics. *Zool. Beitr. N. F.* **36**(1): 83-124.
- KRISTENSEN, N. P.** (1998): 21. The groundplan and basal diversification of the hexapods. Pp. 281-293 in: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London.

- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1974): Pteralia of the Paleozoic insect orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopteodea (Paleoptera). *Psyche* (Camb. Mass.) **81(3-4)**: 416-430.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1978): Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *J. Morphol.* **156(1)**: 53-125.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1983): Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can. J. Zool.* **61(7)**: 1618-1669.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1985): Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). *Can. J. Zool.* **63**: 933-955.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1987): New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.* **65(10)**: 2327-2345.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1991): 6. Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures. Pp. 141-179 in: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (Division of Entomology) (ed.) *The Insects of Australia*. Melbourne University Press, Melbourne.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1992): The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.* **70**: 236-255.
- KUKALOVÁ-PECK, J.** (1998): 19. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. Pp. 249-268 in: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & BRAUCKMANN, C.** (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. *Can. J. Zool.* **68**: 1104-1111.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & RICHARDSON, E. S.** (1983): New Homiopteridae (Insecta: Palaeodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. *Can. J. Zool.* **61(7)**: 1670-1687.
- LAFON, J.** (1952): Note sur *Prosopistoma foliaceum* FOURCROY (Ephemeroptera). *Bull. Soc. Zool. Fr* **77**: 425-436.
- LANDA, V.** (1948): Contributions to the anatomy of Ephemeroïd larvae. I. Topography and Anatomy of tracheal system. *Vest. Česk. Spol. Zool.* **12(3)**: 25-82.
- LANDA, V.** (1969): *Jepice - Ephemeroptera*. 347 pp., Československá Akademie Věd, Praha.
- LANDA, V. & SOLDÁN, T.** (1985): Phylogeny and higher classification of the order Ephemeroptera: a discussion from the comparative anatomical point of view. 121 pp., Československá Akademie Věd, Praha.
- LAUTERBACH, K. E.** (1972a): Über die sogenannte Ganzbein-Mandibel der Tracheata, insbesondere der Myriapoda. *Zool. Anz.* **188(3/4)**: 145-154.
- LAUTERBACH, K. E.** (1972b): Die morphologischen Grundlagen für die Entstehung der Entognathie bei den apterygoten Insekten in phylogenetischer Sicht. *Zool. Beitr. N. F.* **18**: 25-69.
- LAUTERBACH, K. E.** (1980): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda). *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* **23**: 105-161.
- LAUTERBACH, K. E.** (1988): Zur Position angeblicher Crustacea aus dem Ober-Kambrium im Phylogenetischen System der Mandibulata (Arthropoda). *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* **30**: 409-467.

- LEMICHE, H.** (1940): The origin of winged insects. Vidensk. Meddel. Dansk naturhist. Foren. **104**: 127-168.
- MAIORANA, V. C.** (1979): Why do adult insects not moult? Biol. J. Linn. Soc. **11**: 253-258.
- MALZACHER, P.** (1981): Beitrag zur Taxonomie europäischer Siphonurus-Larven (Ephemeroptera, Insecta). Stuttg. Beitr. Naturkd. Ser. A (Biol.) **345**: 1-11.
- MANTON, S. M.** (1964): Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B, London **247**: 1-183.
- MARCUS, H.** (1951): Observaciones morfológicas en *Dinjapyx marcusii*. Folia Universitaria, Cochabamba **5**: 83-106.
- MARTYNOV, A. V.** (1925): Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insecten und ihre Evolution. Z. Morph. Ökol. Tiere **4**: 465-501.
- MATSUDA, R.** (1956): Morphology of the Thoracic Exoskeleton and Musculature of a Mayfly *Siphonurus columbianus* MCDUNNOUGH (Siphonuridae, Ephemeroptera), a Contribution to the Subcoxal Theory of the Insect Thorax. J. Kans. Entomol. Soc. **29**: 92-113.
- MATSUDA, R.** (1965): Morphology and Evolution of the Insect Head. The American Entomological Institute, Ann Arbor, Michigan.
- MATSUDA, R.** (1970): Morphology and Evolution of the Insect Thorax. 435 pp., The Entomological Society of Canada, Ottawa.
- MATSUDA, R.** (1976): Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. 534 pp., Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt.
- MCCAFFERTY, W. P. & EDMUNDS, G. F.** (1979): The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. Ann. Entomol. Soc. Am. **72(1)**: 5-12.
- MCCAFFERTY, W. P.** (1991a): The Cladistics, Classification, and Evolution of the Heptagenioidea (Ephemeroptera). Pp. 87-102 in: ALBA-TERCEDOR, J. & SANCHEZ-ORTEGA, A. (eds.) Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. The Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville, Fla.
- MCCAFFERTY, W. P.** (1991b): Toward a phylogenetic classification of the Ephemeroptera (Insecta): a commentary on systematics. Ann. Entomol. Soc. Am. **84**: 343-360.
- MCCAFFERTY, W. P. & WANG, T. Q.** (2000): Phylogenetic systematics of the major lineages of pannota mayflies (Ephemeroptera : Pannota). *Trans. Am. Entomol. Soc.* **126(1)**: 9-101.
- MCLACHLAN, R.** (1873): *Oniscigaster wakefieldi*, a New Genus and Species of Ephemeridae from New Zealand. Entomol. Mon. Mag. **10**: 108-110.
- MCLEAN, J. A.** (1967): Studies of Ephemeroptera in the Auckland area. Tane **13**: 99-105.
- MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P.** (1986): Feeding Behaviour of *Stenacron interpunctatum* (Ephemeroptera: Heptageniidae). J. N. Am. Benthol. Soc. **5(3)**: 200-210.
- MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P.** (1988): Feeding Behaviour of *Rhitrogena pellucida* (Ephemeroptera: Heptageniidae). J. N. Am. Benthol. Soc. **7**: 87-99.
- MCSHAFFREY, D. & MCCAFFERTY, W. P.** (1990): Feeding Behaviour and Related Functional Morphology of the Mayfly *Ephemerella needhami* (Ephemeroptera: Ephemerellidae). J. Insect Behav. **3**: 673-688.
- MICKOLEIT, G.** (1978): Die phylogenetischen Beziehungen der Schnabelfliegen-Familien aufgrund morphologischer Ausprägungen der weiblichen Genital- und Postgenitalsegmente (Mecoptera). Ent. Germ. **4**: 258-271.

- MOULINS, M.** (1968): Contribution a la connaissance anatomique des Plécoptères: la région céphalique de la larve de *Nemoura cinerea* (Nemouridae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.) **4**(1): 91-143.
- MURPHY, H. E.** (1922): Notes on the biology of some of our North American species of May-Flies. Bull. LLOYD Library **22**(2): 1-46.
- MÜLLER-LIEBENAU, I.** (1978): *Raptobaetopus*, eine neue carnivore Ephemeropteren-Gattung aus Malaysia (Insecta, Ephemeroptera: Baetidae). Arch. Hydrobiol. **82**: 465-481.
- PACLT, J.** (1957): Diplura. Pp 1-122. Genera Insectorum. **212**, Wytsman, P. (ed.), Crainhem, Belgique.
- PENNIKET, J. G.** (1962): Notes on New Zealand Ephemeroptera. III. A new family, genus and species. Rec. Canterbury Mus. **7**(5): 389-398.
- PFAU, H. K.** (1986): Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugapparates der Libellen (Insecta, Odonata). Tijdschr. Ent. **129**: 35-123.
- PHILLIPS, J. S.** (1930): A revision of New Zealand Ephemeroptera. Part 1. Trans. N. Z. Inst. **61**: 271-334.
- POONAWALLA, Z. T.** (1966): The respiratory system of adult Odonata. Part 1: the spiracles. Ann. Entomol. Soc. Am. **59**: 807-809.
- POPADIC, A., RUSCH, D., PETERSON, M., ROGERS, B. T. & KAUFMAN, T. C.** (1996): Origin of the arthropod mandible. Nature **380**: 395-395.
- PRELL, H.** (1913): Das Chitinskelett von *Eosentomon*. Zoologica **25**: 1-58.
- PRITCHARD, G., MCKEE, M. H., PIKE, E. M., SCRIMGEOUR, G. & ZLOTY, J.** (1993): Did the First Insects Live in Water or in Air? Biol.J.Linn.Soc., London **49**:31-44.
- RASNITSYN, A. P.** (1981): A modified paranotal theory of insect wing origin. J. Morphol. **168**: 331-338.
- RIEK, E. F. & KUKALOVÁ-PECK, J.** (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. Can. J. Zool. **62**: 1150-1166.
- ROMEIS, B.** (1989): Mikroskopische Technik. 697 pp., Urban u. Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore.
- SAFTOIU, A.** (1993): The morphology of endocrine retrocerebral glands with [sic!] *Palingenia longicauda* (Olivier), Insecta Ephemeroptera, Fam. Palingeniidae. Rev. Roum. Biol. -Biol. Anim. **38**(2): 123-132.
- SAFTOIU, A.** (1994): Occurrence of Corpora allata in *Cloeon dipterum* (Insecta, Ephemeroptera, Baetoidea) imago, under normal and experimental conditions. Rev. Roum. Biol. -Biol. Anim. **39**(1): 25-31.
- SANDERS, H. L.** (1963): The Cephalocarida. Functional anatomy, larval development, comparative external anatomy. Mem. Conn. Acad. Arts Sci. **15**: 1-81.
- SCHOLTZ, G., MITTMANN, B. & GERBERDING, M.** (1998): The pattern of distal-less expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. Int. J. Dev. Biol. **42**: 801-810.
- SCHÖNMANN, H.** (1979): Die Nahrungsaufnahme der Larven von *Siphonurus aestivalis* EATON. Pp. 293-298 in: PASTERNAK, K. & SOWA, R. (eds.) Proceedings of the Second International Conference on Ephemeroptera 1975. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Krakow.
- SCHÖNMANN, H.** (1981): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Siphonurus aestivalis* EATON und *Lepeorus goyi goyi* PETERS. Zoologica **45**(131): 1-51.

- SCHWANWITSCH, B. N.** (1943): Subdivision of Insecta Pterygota into Subordinate Groups. *Nature* **527(3868)**: 727-728.
- SCHWEDER, H.** (1985): Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie der Larve von *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera: Heptageniidae). 164 pp., Unveröffentlichte Dissertation, Universität Freiburg/Breisgau.
- SHAROV, A. G.** (1966): Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects. 271 pp., Pergamon Press, Oxford etc.
- SHORT, J. R. T.** (1955): The morphology of the head of *Aeshna cyanea* (Müller) (Odonata: Anisoptera). *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **106(4)**: 197-211.
- SIEG, J.** (1984): *Zoologica* **136**: 1-32.
- SMITH, E. L.** (1988): Morphology and evolution of the hexapod head. *Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, B. C.*: p. 81.
- SNODGRASS, R. E.** (1928): Morphology and evolution of the insect head and its appendages. *Smithsonian Misc. Coll.* **81(3)**: 1-158.
- SNODGRASS, R. E.** (1935): Principles of insect morphology. 667 pp., McGraw-Hill, New York & London.
- SNODGRASS, R. E.** (1950): Comparative studies on the jaws of mandibulate arthropods. *Smithsonian Misc. Coll.* **116(1)**: 1-85.
- SNODGRASS, R. E.** (1952): A textbook of arthropod anatomy. 363 pp., Comstock, Cornell, Ithaca, NY.
- SNODGRASS, R. E.** (1955): The Dragonfly Larva. *Smithsonian Misc. Coll.* **123(2)**: 1-38.
- SNODGRASS, R. E.** (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smithsonian Misc. Coll.* **135(6)(6)**: 1-60.
- SNODGRASS, R. E.** (1960): Facts and theories concerning the insect head. *Smithsonian Misc. Coll.* **142(1)**: 1-60.
- STANICZEK, A. H.** (1996): The mandibular articulation of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) and its implications for the phylogeny of the lower Pterygote lineages. *Proc. XX Int. Congr. Entomol., Firenze*: p. 2.
- STANICZEK, A. H.** (1997): The morphology of *Siphlaenigma janae* Penniket (Ephemeroptera, Siphlaenigmatidae), and its significance for the ground plan of the Baetoidea. Pp. 536-549 in: LANDOLT, P. & SARTORI, M. (eds.) *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. Mauron+Tinguely & Lachat SA, Fribourg, Switzerland.
- STANICZEK, A. H.** (2000): The mandible of Silverfish (Insecta: Zygentoma) and Mayflies (Ephemeroptera): Its Morphology and Phylogenetic Significance. *Zool. Anz.* **239**: 147-178.
- STRENGER, A.** (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. *Zool. Jb. Anat.* **72**: 467-521.
- STRENGER, A.** (1953): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. Erster Teil: *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. *Öst. Zool. Z.* **4**: 191-228.
- STRENGER, A.** (1970): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. *Palingenia longicauda*. *Zoologica* **117**: 1-26.
- STRENGER, A.** (1973): Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **66**: 75-79.
- STRENGER, A.** (1975): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. *Ephemera danica*. *Zoologica* **123**: 1-22.
- STRENGER, A.** (1977): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. *Proboscidiplocia skorai*. *Zoologica* **127**: 1-18.

- STRENGER, A.** (1979): Die Ernährung der Ephemeropterenlarven als funktionsmorphologisches Problem. Pp. 299-306 in: PASTERNAK, K. & SOWA, R. (eds.) Proceedings of the Second International Conference on Ephemeroptera 1975. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Krakow.
- STURM, H.** (1987a): Zur Evolution des Paarungsverhaltens bei den Machiloidea (Archaeognatha, Insecta). Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **5**: 104-107.
- STURM, H.** (1987b): Das Paarungsverhalten von *Thermobia domestica* (Packard) (Lepismatidae, Zygentoma, Insecta). Braunsch. Naturk. Schr. **2**(4): 693-711.
- STURM, H.** (1997): The mating behaviour of *Tricholepidion gertschi* Wygod, 1961 (Lepidotrichidae, Zygentoma) and its comparison with the behaviour of other Apterygota. Pedobiologia **41**(1-3): 44-49.
- TILLYARD, R. J.** (1917): The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). 396 pp., Cambridge.
- TILLYARD, R. J.** (1921): A new Genus and Species of May-Fly (Order Plecoptera) from Tasmania, Belonging to the Family Siphuridae. Proc. Linn. Soc. N. S. W. **46**: 409-412.
- TILLYARD, R. J.** (1932): Kansas Permian Insects. Part 15. The Order Plecoptera. Am. J. Sci. **23**: 97-134, 237-272.
- TOMKA, I. & ELPERS, C.** (1991): Problems in the Phylogeny of the Ephemeroptera. Pp. 115-134 in: ALBA-TERCEDOR, J. & SANCHEZ-ORTEGA, A. (eds.) Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. The Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville, Fla.
- TSUI, P. T. P. & PETERS, W. L.** (1972): The Comparative Morphology of the Thorax of Selected Genera of the Leptophlebiidae (Ephemeroptera). J. Zool. Lond. **168**: 309-367.
- TUXEN, S. L.** (1959): The phylogenetic significance of entognathy in entognatheous apterygotes. Smithsonian Misc. Coll. **137**: 379-416.
- TUXEN, S. L.** (1964): The Protura. 360pp., Hermann, Paris.
- TUXEN, S. L.** (1970): The systematic position of entognatheous apterygotes. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx. **17**: 65-79.
- WÄGELE, J. W.** (1993): Rejection of the "Uniramia" Hypothesis and Implications of the Mandibulata Concept. Zool. Jb. Syst. **120**: 253-288.
- WAGNER, O. T., NEINHUIS, C. & BARTHLOTT, W.** (1996): Wettability and Contaminability of Insect Wings as a Function of Their Surface Sculptures. Acta Zool. **77** (3): 213-225.
- WALKER, E. M.** (1922): The terminal structures of orthopteroid insects: phylogenetic study. Ann. Entomol. Soc. Am. **15**: 1-76.
- WALKER, E. M.** (1931): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. 1. Exoskeleton and musculature of the head. Ann. Entomol. Soc. Am. **24**: 519-531.
- WALKER, E. M.** (1933): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. 2. Comparisons of head with those of other orthopteroid insects. Ann. Entomol. Soc. Am. **26**: 309-344.
- WALLACE, J. B. & O'HOP, J.** (1979): Fine Particle Suspension-Feeding Capabilities of *Isonychia* spp. (Ephemeroptera: Siphonuridae). Ann. Entomol. Soc. Am. **72**(3): 353-357.
- WALOSSEK, D.** (1999): On the Cambrian diversity of Crustacea. Pp. 3-27 in: SCHRAM, F.R. & VON VAUPEL KLEIN, J.C. (eds.) Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Proceedings of the 4th International Crustacean Congress, Amsterdam, 1999. Brill Academic Publishers, Leiden.

- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J.** (1990): Upper Cambrian Stem-lineage Crustaceans and Their Bearing Upon the Monophyletic Origin of Crustacea and the Position of *Agnostus*. *Lethaia* **23**: 409-427.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J.** (1998): 5. Early Arthropod Phylogeny in Light of the Cambrian "Orsten" Fossils. Pp. 185-231 in: EDGECOMBE, G. D. (ed.) *Arthropod Fossils And Phylogeny*. Columbia University Press, New York.
- WEBER, H.** (1933): *Lehrbuch der Entomologie*. 726 pp., Gustav Fischer, Stuttgart.
- WEBER, H.** (1954): *Grundriß der Insektenkunde*. 428pp., 3. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart.
- WEIDNER, H.** (1982): 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. Pp. 1-531 in: HELMCKE, J.-G., STARCK, D. & WERMUTH, H. (eds.) *Handbuch der Zoologie, IV. Band: Arthropoda - 2. Hälfte: Insecta, 1. Teil Allgemeines*. Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- WHEELER, W. C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C. Y.** (1993): Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics* **9**: 1-39.
- WICHARD, W., ARENS, W. & EISENBEIS, G.** (1995): *Atlas zur Biologie der Wasserinsekten*. 338 pp., Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- WILLMANN, R.** (1981): Das Exoskelett der männlichen Genitalien der Mecoptera (Insecta) II. Die phylogenetischen Beziehungen der Schnabelfliegen-Familien. *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.* **19**: 153-174.
- WILLMANN, R.** (1998): 20. Advances and problems in insect phylogeny. Pp. 269-279 in: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London.
- WILLMANN, R.** (1999): The Upper Carboniferous *Lithoneura lameerei* (Insecta, Ephemeroptera?). *Paläont. Z.* **73**(3/4): 289-302.
- WINTERBOURN, M. J. & GREGSON, K. L. D.** (1989): Guide to the Aquatic Insects of New Zealand. *Bull. Entomol. Soc. N. Z.* **9**: 1-95.
- WISELY, B.** (1962): Studies on Ephemeroptera II.-*Coloburiscus humeralis* (Walker); ecology and distribution of the nymphs. *Trans. R. Soc. N. Z. Zool.* **2**(25): 209-220.
- WOLTER, H.** (1963): Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsanatomie der stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Collembolen. *Zool. Jb. Anat.* **81**: 27-100.
- WOOTTON, R. J.** (1976): 11. The fossil record and insect flight. Pp. 235-254 in: RAINEY, R. C. (ed.) *Symposia of the Royal Entomological Society of London: Number 7: Insect Flight*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- WOOTTON, R. J.** (1979): Function, homology and terminology in insect wings. *Syst. Entomol.* **4**: 81-93.
- WOOTTON, R. J. & KUKALOVÁ-PECK, J.** (2000): Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **75**(1): 129-167.
- WYGODZINSKY, P.** (1961): On a Surviving Representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **54**: 621-627.
- ZWICK, P.** (1973): Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog. *Das Tierreich* **94**: 1-465.

7. TABELLE DER MUSKELHOMOLOGISIERUNGEN

<i>O. wakefieldi</i>	BITSCH (1963) Archaeognatha	CHAUDONNET (1950) Zygentoma: <i>Thermobia domestica</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Ecdyonurus sp.</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Rhitrogena sp.</i>	BROWN (1963) Ephemeroptera: <i>Baetis rhodani</i> , <i>Cloeon dipterum</i>	STRENGER (1970) Ephemeroptera: <i>Palingenia longicauda</i>	STRENGER (1975) Ephemeroptera: <i>Ephemera danica</i>	STRENGER (1979) Ephemeroptera: <i>Proboscidioplocia skorai</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Siphonurus lacustris</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Lepeorus goyi</i>	ASAHINA (1954) Odonata: <i>Epiophlebia superstes</i>	SHORT (1955) Odonata: <i>Aeshna cyanea</i>
M1	muscles levateurs du scape (mls) (in partim)	Muscle protracteurs du scape (pps)	5	?	nicht bearbeitet	5	„Partie der Scapus-Muskulatur“	4b	5	5	antennal muscle	Depressor of antenna (5)
M2	muscles levateurs du scape (mls) (in partim)	Muscle rétracteur du scape (rps)	4	?	nicht bearbeitet	4	„Partie der Scapus-Muskulatur“	4a	4	4	antennal muscle	Levator of antenna (4)
M3	Mm. fléchisseurs du scape (mfs)	M. rétracteur accessoire ventral du scape (ravs)	-	?	nicht bearbeitet	-	-	5	5a	-	-	-
-	Mm. dépresseurs du pédicelle (ttm2)	„moteurs du pédicelle“	-	?	nicht bearbeitet	-	-	-	-	-	-	Extensor of flagellum (6)
M4	Mm. fléchisseur du pédicelle (mfj)	„moteurs du pédicelle“	?	?	nicht bearbeitet	-	-	-	-	-	-	Flexor of flagellum (7)
M5	muscle labral antérieur 2 (mlra2)	muscle labral antérieur (mLa)?	dorsaler Labrum-muskel (1)	dorsaler Labrum-muskel (1)	Labrum protractor (2)	vorderer, medianer Labrummuskel (1)	vorderer medianer Labrummuskel (1)	vorderer medianer Labrummuskel (1)	Labrumabduktor (1)	Labrumabduktor (1)	dorsal labral retractor (mlva)	Anterior retractor of labrum (2)
M6	muscle labral ventral (mlrv)	muscle clypeal postérieur du labre (mCpL)? muscle labral postérieur (mLp)?	ventraler Labrum-muskel (2)	ventraler Labrum-muskel (2)	Labrum retractor (1)	hinterer, lateraler Labrummuskel (2)	hinterer lateraler Labrummuskel (2)	hinterer lateraler Labrummuskel (2)	Labrumadduktor (2)	Labrumadduktor (2)	tormal muscle (mlvp)	Posterior retractor of labrum (3)
M7	muscle labral antérieur 1 (mlra1?)	muscle compresseur du labre (cpL)? muscle réducteur du labre (rdl)?	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	(30b)?	(33')	(33')	(33')	Labrumkompressor (33')	Labrumkompressor (33')	labral compressor (cplr)	Compressor of labrum (1)
M8	muscle labral antérieur 1 (mlra1?)	muscle compresseur du labre (cpL)? muscle réducteur du labre (rdl)?	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	(30c)?	(33)	(33)	(33)	Labrumkompressor (33)	Labrumkompressor (33)	-	-
M9	Mm. longitudinaux dorsaux du pharynx (mldp)	Musculature longitudinale-circulaire	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet
M10	Mm. annulaires du stomodéum (mann)	Musculature circulaire et semi-circulaire	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet
M11	muscle rétracteur postérieur du lobe épipharyngien (mrpl)	dilatateurs dorsaux du cibarium (dc)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	(30d)?	asymmetrischer Muskel des Epipharynx (unpaar) (32)	asymmetrischer Muskel des Epipharynx (unpaar) (32)	asymmetrischer Muskel des Epipharynx (32)	asymmetrischer Pharynxmuskel (a)	asymmetrischer Pharynxmuskel (a)	-	-
M12	muscle dilateur dorsal du cibarium (ddcb)	dilatateurs dorsaux du cibarium (dc)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	(30d)?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (b)	Pharynxmuskel (b)	cibarial muscles (dlbc)	Anterior dilators of cibarium and buccal cavity (33, 34)

<i>O. wakefieldi</i>	BITSCH (1963) Archaeognatha	CHAUDONNERET (1950) Zygentoma: <i>Thermobia domestica</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Ecdyonurus sp.</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Rhitrogena sp.</i>	BROWN (1963) Ephemeroptera: <i>Baetis rhodani</i> , <i>Cloeon dipterum</i>	STRENGER (1970) Ephemeroptera: <i>Palingenia longicauda</i>	STRENGER (1975) Ephemeroptera: <i>Ephemerella danica</i>	STRENGER (1979) Ephemeroptera: <i>Proboscipalpia skorai</i>	SCHÖNEMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Siphonurus lacustris</i>	SCHÖNEMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Lepeorus goyi</i>	ASAHINA (1954) Odonata: <i>Epiophlebia superstes</i>	SHORT (1955) Odonata: <i>Aeshna cyanea</i>
M13	muscle dilateur dorsal du cibarium (ddeb)	dilatateurs dorsaux du cibarium (dc)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	(30d)?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (b)	Pharynxmuskel (b)	cibarial muscles (dlbc)	Anterior dilators of cibarium and buccal cavity (33, 34)
M14	muscle dilateur dorsal du cibarium (ddeb)	dilatateurs dorsaux du cibarium (dc)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	(30d)?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (b)	Pharynxmuskel (b)		
M15	muscle dilateur dorsal du pharynx (ddph)	premier dilateur dorsal du pharynx (ddph1)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (c)	Pharynxmuskel (c)	(1 dlphy)	Anterior dilators of pharynx or precerebral muscles
M16	muscle dilateur dorsal du pharynx (ddph)	second dilateur dorsal du pharynx (ddph2)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (d)	Pharynxmuskel (d)		(35, 36, 39)
M17	muscle dilateur dorsal du pharynx (ddph) (in partim)	second dilateur dorsal du pharynx (ddph2)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	(29a)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	nicht bearbeitet	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (g)	Pharynxmuskel (g)	?	Dorsal dilator of postpharynx (37)
M18	muscle rétracteur de l'angle oral 2 (mrao2)	muscle rétracteur de l'angle oral (rao)	dorsaler Hypopharynxmuskel (3)	dorsaler Hypopharynxmuskel (3)	(29b)	Frons-Hypopharynxmuskel (3)	Frons-Hypopharynxmuskel (3)	Frons-Hypopharynxmuskel (3)	geteilter Pharynxmuskel (in partim) (f)	Frons-Hypopharynxmuskel (3)	?	Dorsal hypopharyngeal muscle (38)
M19	muscle rétracteur de l'angle oral 1 (mrao1)	muscle suspenseur latéral de la bouche (slb)	?	?	(30a)?	?	?	?	geteilter Pharynxmuskel (in partim) (f)	„Pharynxmuskel“ (e)?	-	-
M20	dilatateur latéral du pharynx (dlph)	-	?	?	(30a)?	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (e)	Pharynxmuskel (e)	-	-
M21	dilatateur ventral du pharynx (dvp1, dvp2)	dilatateurs ventraux du pharynx (dvp1, dvp2)	?	?	(31)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	„Pharynxmuskel“ (PhM)	Pharynxmuskel (h)	Pharynxmuskel (h)	?	Ventral dilators of buccal cavity, pharynx, and postpharynx (41-44)
-	suspenseur postérieur du tentorium antérieur (SpTA)	muscle suspenseur postérieur du tentorium (spot)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	Muscles tentorio-tentoriaux longs (ttl)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M24	ligament transverse hypopharyngienne (lgt, lht)	Muscle hypopharyngien transverse (ht)	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	?	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet		-
M25	muscle craniomandibulaire 1 (crm1)	muscle adducteur + abducteur cranién médial (adcm) + (abcmd)	Muskel d. Adduktor (MA)	Muskel d. Adduktor (MA)	dorsal adductors of mandible (6a-c)	dorsaler Mandibelladduktor (MA)	cranialer Mandibelladduktor (MA)	cranialer Adduktor der Mandibel (MA)	cranialer Mandibelladduktor (MAa-d)	cranialer Mandibelladduktor (MAa-d)	dorsal adductor	Adductor of mandible (9)
M26	muscle craniomandibulaire 2 (crm 2)	muscle adducteur cranién latéral (adcl)	-	-	cranial abductor of mandible (3a)	-	-	-	cranialer Abduktor der Mandibel (25a)	-	-	-
M27	muscle craniomandibulaire 3 (crm3)	muscle abducteur cranién antérieur (abca)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	cranial abductor of mandible (3b)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	cranialer Abduktor der Mandibel (25b)	cranialer Abduktor der Mandibel (25)	dorsal abductor	Abductor of mandible (8)
M28	muscle tentorio-mandibulaire 2 (ttm2)	muscle abducteur tentorial latéral (abl)	zweite Partie des Abduktors (25')	zweite Partie des Abduktors (25')	tentorial abductor of mandible (4) (in partim)	tentorialer Mandibelabduktor (25')	tentorialer Abduktor der Mandibel (25')	tentorialer Mandibelabduktor (26b?)	tentorialer Mandibelabduktor (25')	tentorialer Mandibelabduktor (25')	-	-

<i>O. wakefieldi</i>	BITSCH (1963) Archaeognatha	CHAUDONNERET (1950) Zygentoma: <i>Thermobia domestica</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Ecdyonurus sp.</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Rhitrogena sp.</i>	BROWN (1963) Ephemeroptera: <i>Baetis rhodani</i> , <i>Cloeon dipterum</i>	STRENGER (1970) Ephemeroptera: <i>Palingenia longicauda</i>	STRENGER (1975) Ephemeroptera: <i>Ephemera danica</i>	STRENGER (1979) Ephemeroptera: <i>Probosciplocia skorai</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Siphonurus lacustris</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Lepeorus goyi</i>	ASAHINA (1954) Odonata: <i>Epiophlebia superstes</i>	SHORT (1955) Odonata: <i>Aeshna cyanea</i>
M29	adducteur mandibulaire 1 (adm1)	muscle adducteur tentorial principal (adt)	Adduktor tentoricus (26d)	Adduktor tentoricus 26d	tentorial adductor of mandible (5) (in partim)	Adduktor tentoricus der Mandibel 26	Adduktor tentoricus 26	tentorialer Adduktor der Mandibel (26a), (26b?)	tentorialer Mandibeladduktor (26a)	tentorialer Mandibeladduktor (26a)	ventral adductor	Tentorial adductor of mandible (admdt)
M30	muscle tentorio-mandibulaire 3 (ttm3)	muscle abducteur tentorial postérieur (abtp)	Adduktor tentoricus (26a, b)	Adduktor tentoricus (26a, b)	tentorial abductor of mandible (4) (in partim)	-	-	-	tentorialer Mandibeladduktor (26b)	tentorialer Mandibeladduktor (26b)	-	-
M31	muscle tentorio-mandibulaire 1 (ttm1)	muscle adducteur tentorial accessoire (adt')	Adduktor tentoricus (26c)	Adduktor tentoricus (26c)	tentorial adductor of mandible (5) (in partim)	Adduktor tentoricus der Mandibel (26')	Adduktor tentoricus der Mandibel (26')	tentorialer Adduktor der Mandibel (26')	tentorialer Mandibeladduktor (26c)	tentorialer Mandibeladduktor (26c)	-	-
M32	adducteur mandibulaire 2 (adm2)?	adducteur hypopharyngien (adh)	distaler Teil des ventralen Mandibeladduktors (29)	distaler Teil des ventralen Mandibeladduktors (29)	hypopharyngeal-mandibular (7)	(29)	(29)	(29)	(29)	(29)	?	Hypopharyngeal adductor of mandible (admdh)
M33	adducteurs tentoriaux du cardo (adca)	Muscle protracteur du cardo (prc)	Cardoadduktor (7)	Cardoadduktor (7)	Cardo adductor (9)	Cardoadduktor (7)	Cardoadduktor (7)	Cardoadduktor (7)	Cardoadduktor (7)	Cardoadduktor (7)	(aded)	Adductor of cardo (11a,b)
M34	rétracteur crânial du cardo (rccd)	Muscles rétracteurs latéral et médial du cardo (rl, rm)	cranialer Muskel des Cardo (6)	cranialer Muskel des Cardo (6)	Cardinal-cranial (10a-b)	cranialer Muskel des Cardo (6)	cranialer Muskel des Cardo (6)	cranialer Muskel des Cardo (6)	Cardoabduktor (6)	Cardoabduktor (6)	(rtmx)	Promotor of cardo (10)
M35	flechisseur crânial de la lacinia (fcla)	Muscle flexeur cranién de la lacinia (fcl)	cranialer Muskel der Lade (9)	cranialer Muskel der Lade (9)	Cranial-lacinial (11)	cranialer Muskel der Lade (9)	cranialer Muskel der Lade (9)	cranialer Muskel der Lade (9)	cranialer Ladenadduktor (9)	cranialer Ladenadduktor (9)	(flec)	Cranial flexor of lacinia (14)
M36	Adducteurs ventraux du stipes (advst1-3)	Muscles adducteurs postérieurs du stipes (atp1, atp2)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipes adductor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8c)	Stipesadduktor (8c)	(adst)	Distal adductor of stipes arising on anterior arm of tentorium (13b)
M37	Adducteurs antérieurs du stipes (adast1,2,4)	Muscles adducteurs antérieurs du stipes (ata2, ata3)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)		Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8b)	Stipesadduktor (8b)		Distal adductor of stipes arising on body of tentorium (13a)
M38	Adducteur antérieur du stipes (adast3)	Muscle adducteur antérieur du stipes (ata1)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)		-	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8)	Stipesadduktor (8a)	Stipesadduktor (8a)		Proximal adductor of stipes (12)
M39	Flechisseurs stipitiaux de la lacinia (fsla1,2)	Muscle flexeur stipital de la lacinia (fsl, fsl')	Stipesmuskel der Lade (10)	Stipesmuskel der Lade (10)	Stipital-lacinial (12)	Stipesmuskel der Lade (10)	Stipesmuskel der Lade (10)	Stipesmuskel der Lade (10)	stipitaler Ladenadduktor (10)	stipitaler Ladenadduktor (10)	(fles)	Stipital flexor of lacinia (15)
-	Flechisseurs stipitiaux de la galea (fsga)	Muscle flexeur de la galea (fg)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	Adducteur tentorial de la lacinia (adla)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M40	moteur du palpe maxillaire (mpm1,2)	Muscle lévateur du trochanter (ltr)	Muskel des Palpus Mx1 (12)	Muskel des Palpus Mx1 (12)	Abductor of 1st segment of maxillary palp (14)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (12)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (12)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (12)	Abduktor des Maxillarpalpus (12)	-	(lplp)	Levator of maxillary palp (17)
M41	moteur du palpe maxillaire (mpm3)	Muscle déresseur du trochanter (dtrm)	Muskel des Palpus Mx1 (13)	Muskel des Palpus Mx1 (13)	Adductor of 1st segment of maxillary palp (13)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (13)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (12)	Muskel des Palpus der ersten Maxille (12)	Adduktor des Maxillarpalpus (13)	Adduktor des Maxillarpalpus (13)	(dplp)	Depressor of maxillary palp (18)
M42	nicht bearbeitet	Protracteur du fémur (pf)	Strecker des distalen Palpusglied (28)	Strecker des distalen Palpusglied (28)	Abductor of 2nd segment of maxillary palp (16)	Strecker des distalen Palpusglied (28)	Strecker des distalen Palpusglied (28)	Strecker des distalen Palpusglied (28)	Abduktor des 2. Maxillartasterglied (28)	Abduktor des 2. Maxillartasterglied (28)	-	-

<i>O. wakefieldi</i>	CHAUDONNERET (1948) BITSCH (1963) Archaeognatha	CHAUDONNERET (1948) Zygentoma: <i>Thermobia domestica</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Ecdyonurus sp.</i>	STRENGER (1953) Ephemeroptera: <i>Rhitrogena sp.</i>	BROWN (1963) Ephemeroptera: <i>Baetis rhodani</i> , <i>Cloeon dipterum</i>	STRENGER (1970) Ephemeroptera: <i>Palingenia longicauda</i>	STRENGER (1975) Ephemeroptera: <i>Ephemera danica</i>	STRENGER (1979) Ephemeroptera: <i>Probosciplocia skorai</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Siphonurus lacustris</i>	SCHÖNMANN (1981) Ephemeroptera: <i>Lepeorus goyi</i>	ASAHINA (1954) Odonata: <i>Epiophlebia superstes</i>	SHORT (1955) Odonata: <i>Aeshna cyanea</i>
M43	nicht bearbeitet	Retracteur du fémur (rf)	Beuger des distalen Palpusgliedes (28)	Beuger des distalen Palpusgliedes (28)	Adductor of 2nd segment of maxillary palp (15)	Beuger des distalen Palpusgliedes (28)	Beuger des distalen Palpusgliedes (28)	Beuger des distalen Palpusgliedes (28)	Adduktor des 2. Maxillartastergliedes (27)	Adduktor des 2. Maxillartastergliedes (27)	-	-
-	nicht bearbeitet	Flexeur du tibia (fti)	-	-	-	-	-	-	Adduktor des 3. Tastergliedes (34)	-	-	-
M45	(dl)?	cranio-fuleral (cf)? tentorio-glandulaire (tg)?	ventraler Hypopharynx-muskel (24)	ventraler Hypopharynx-muskel (24)	dorsal retractor of hypopharynx (28)	cranialer Muskel der 2. Maxille (15)	cranialer Muskel der 2. Maxille (15)	cranialer Muskel der 2. Maxille (15)	Adduktor des Praementums (15)	Adduktor des Praementums (15)	?	?
M46	tentorio-préméntal (tprm)	tentorio-préméntal (tprm)	dorsaler Muskel des Mentum (14)	dorsaler Muskel des Mentum (14)	anterior retractor of prementum (18)	Muskel des Palpus der 2. Maxille (17)	Muskel des Palpus der 2. Maxille (17)	Muskel des Palpus der 2. Maxille (17)	Abduktor des Labialpalpus (17)	-	?	?
M47	abaisseur du lobe externe (able)?	abaisseur du lobe externe (able)?	ventraler Muskel des Mentum (15)	ventraler Muskel des Mentum (15)	posterior retractor of prementum (17)	cranialer Muskel der 2. Maxille (14)	cranialer Muskel der 2. Maxille (14)	cranialer Muskel der 2. Maxille (14)	Abduktor des Praementum (14)	Abduktor des Praementum (14)	(fxp)?	flexor of labium (f)? -
-	muscle rétracteur médial du prementum (rmpm)	rétracteur du prémentum (tprm)	-	-	<i>B. rhodani</i> : protractor of the prementum (27)	Muskel Praementum-Postmentum (20a)	Muskel Praementum-Postmentum (20a)	Muskel Praementum-Postmentum (20a)	unpaarer medianer Abduktor des Praementum (16)	unpaarer medianer Abduktor des Praementum (16)	-	-
M49	(adcx)?	fulcro-postmental (fpm)?	dorsaler Palpusrand-Hypopharynxkörper (17)	dorsaler Palpusrand-Hypopharynxkörper (17)	Dorsal posterior retractor of hypopharynx (19)	-	-	Palpusmuskel, dorsale Partie (18) (in partim)	-	-	(fxp)?	flexor of labium (f)?
-	muscle dépresseur du trochanter (dtr)	dépresseur du trochanter (dtr)	Palpusmuskel (18)	Palpusmuskel (18)	?	Palpusmuskel, dorsale Partie (18) (in partim)	Palpusmuskel, dorsale Partie (18) (in partim)	Palpusmuskel, mediale Partie (18) (in partim)	Abduktor des Labialpalpus (17)	Abduktor des Labialpalpus (17)	-	Levator of labial palp (28)
M50	muscle lévateur du trochanter (ltr)	lévateur ventral (lvtr) et lévateur dorsal (ldtr) du trochanter	Palpusmuskel (18)	Palpusmuskel (18)	Ventral posterior retractor of hypopharynx (20)?	Palpusmuskel, ventrale Partie (18) (in partim)	Palpusmuskel, ventrale Partie (18) (in partim)	Palpusmuskel, ventrale Partie (18) (in partim)	Adduktor des Labialpalpus (18)	Adduktor des Labialpalpus (18)	(adl)	Depressor of labial palp (29)
M51	muscle dépresseur du fémur (dfe)	nicht bearbeitet	Beuger des distalen Palpusgliedes (21)	Beuger des distalen Palpusgliedes (21)	Adductor 2nd segment labial palp (25)	Beuger des distalen Palpusgliedes (21)	Beuger des distalen Palpusgliedes (21)	Beuger des distalen Palpusgliedes (21)	Beuger des 2. Palpusgliedes (21)	Beuger des 2. Palpusgliedes (21)	-	-
M52	muscle lévateur du fémur (lfe)	nicht bearbeitet	Strecker des distalen Palpusgliedes (22)	Strecker des distalen Palpusgliedes (22)	Abductor 2nd segment labial palp (23)	Strecker des distalen Palpusgliedes (22)	Strecker des distalen Palpusgliedes (22)	Strecker des distalen Palpusgliedes (22)	Strecker des 2. Palpusgliedes (22)	Strecker des 2. Palpusgliedes (22)	-	-
M53	muscle lévateur du fémur (lf2fe)?	nicht bearbeitet	Entfalter des Borstenfeldes des Palpus Mx2 (23)	Entfalter des Borstenfeldes des Palpus Mx2 (23)	Abductor 1st segment labial palp (24)	Muskel im proximalen Palpusglied (23)	Muskel im proximalen Palpusglied (23)	Muskel im proximalen Palpusglied (23)	Muskel im proximalen Palpusglied (23)	Muskel im proximalen Palpusglied (23)	-	-
M54	nicht bearbeitet	nicht bearbeitet	-	-	Abductor 3rd segment labial palp (26)	-	-	Beugemuskel des 3. Palpusgliedes (34)	Adduktor des 3. Palpusgliedes (34)	-	-	-
M55	abaisseur du lobe interne (abli ₁)	abaisseur du lobe interne (abli)	Muskel der Glossae (20)	Muskel der Glossae (20)	protractor of glossa (22)	Muskel der Glossae (20)	Muskel der Glossae (20)	Muskel der Glossae (20)	Adduktor der Glossae (20)	Adduktor der Glossae (20)	-	-
M56	réducteur du prémentum (rdprm)?	réducteur du prémentum (rdprm)?	Muskel der Paraglossae (19)	Muskel der Paraglossae (19)	Extensor of paraglossa (21)	Muskel der Paraglossae (19)	Muskel der Paraglossae (19)	Muskel der Paraglossae (19)	Adduktor der Paraglossae (19)	Adduktor der Paraglossae (19)	-	-

8. ABBILDUNGEN

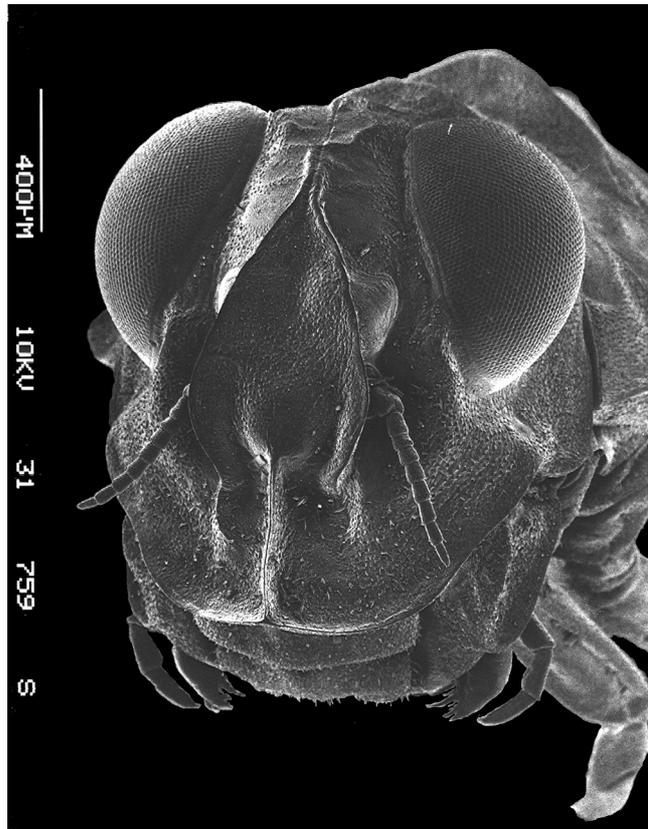


Abb.1: *Oniscigaster wakefieldi*,
Larvenkopf in Frontal-
ansicht, REM



Abb. 2: *Oniscigaster wakefieldi*,
Kopf von lateral, REM

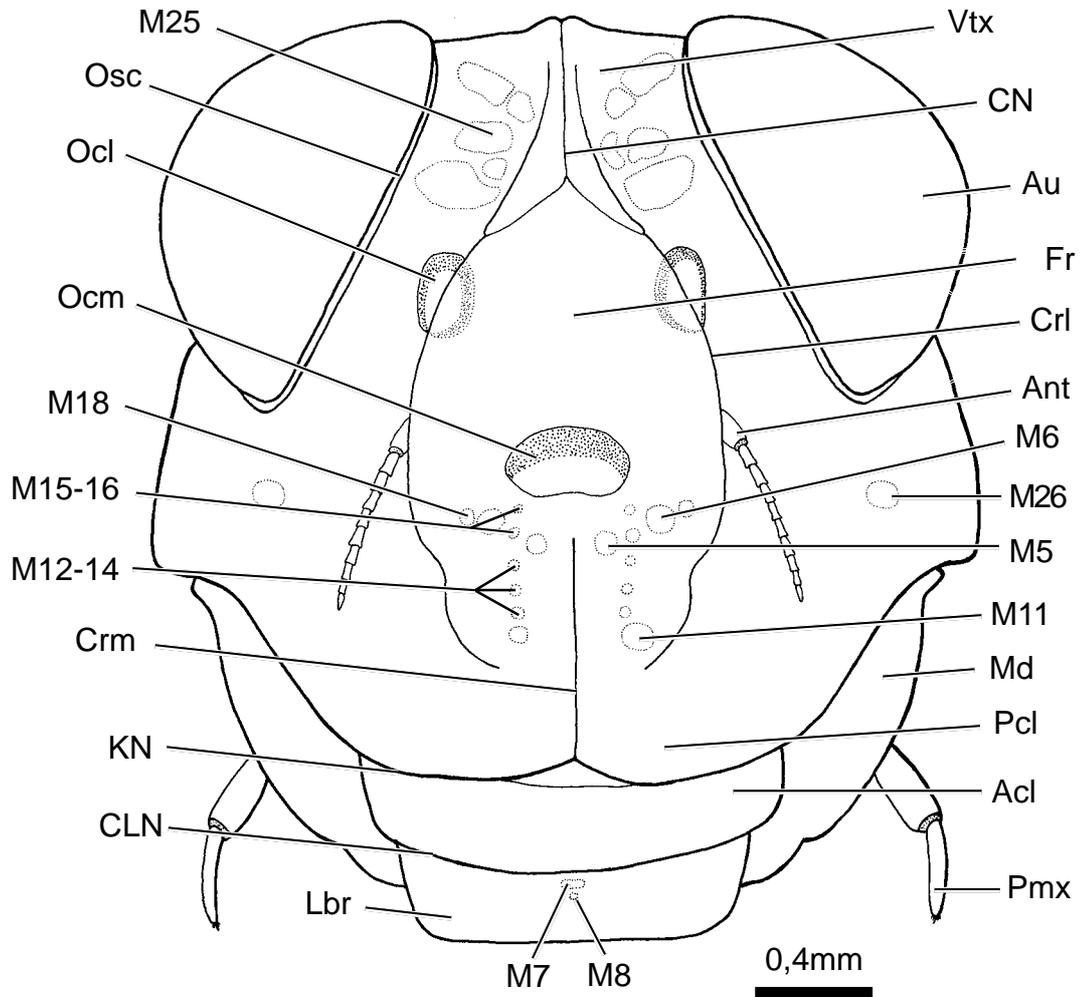


Abb. 3: *Oniscigaster wakefieldi*, Larvenkopf in Frontalansicht



Abb. 4: *Oniscigaster wakefieldi*,
Mandibel von lateral

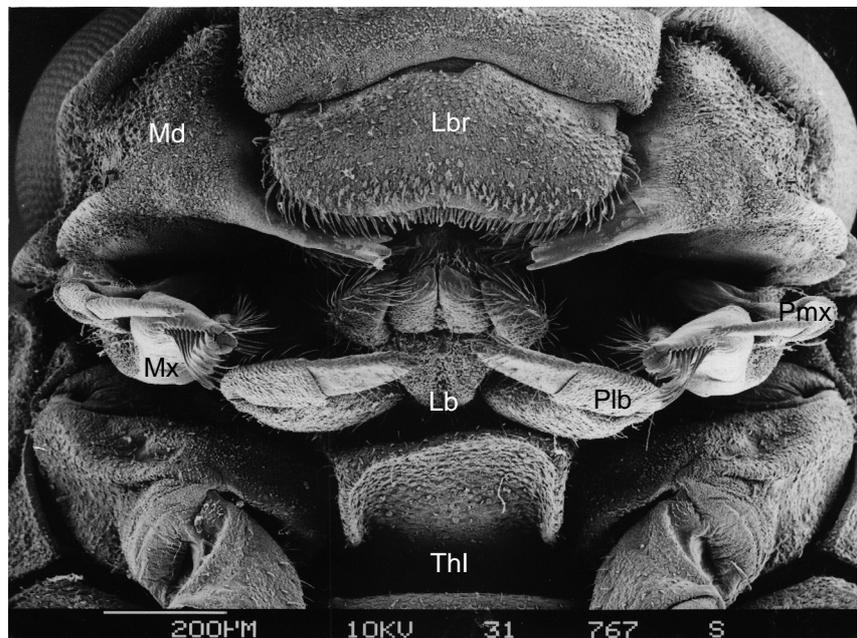


Abb. 5: *Oniscigaster wakefieldi*, Kopf mit Mundwerkzeugen und Prothorax von ventral

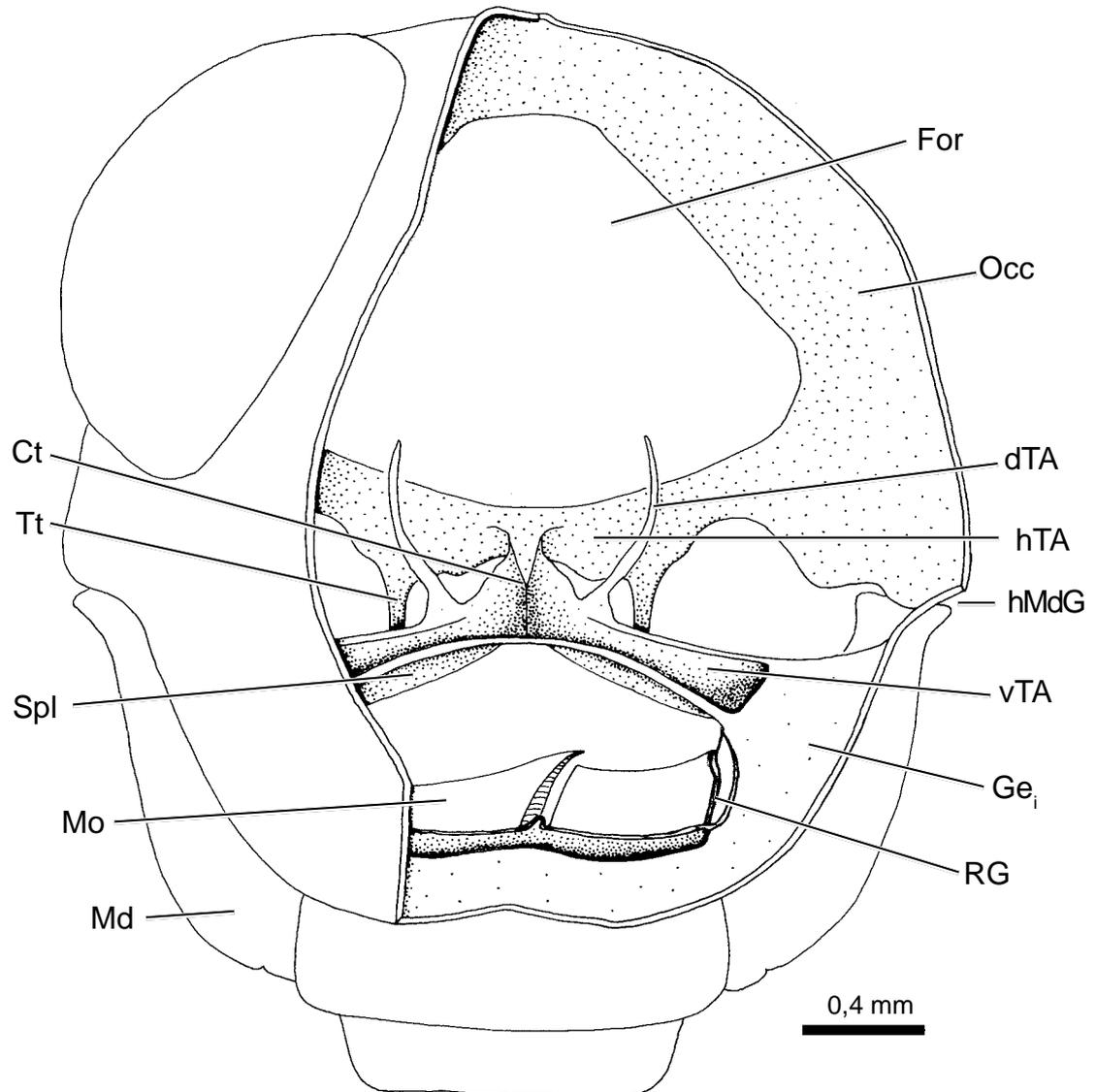


Abb. 6: *Oniscigaster wakefieldi*, Kopf mit Tentorium von frontal: alle inneren Organe und Mundwerkzeuge außer Mandibel entfernt, Zeichnung nach Mazerat.

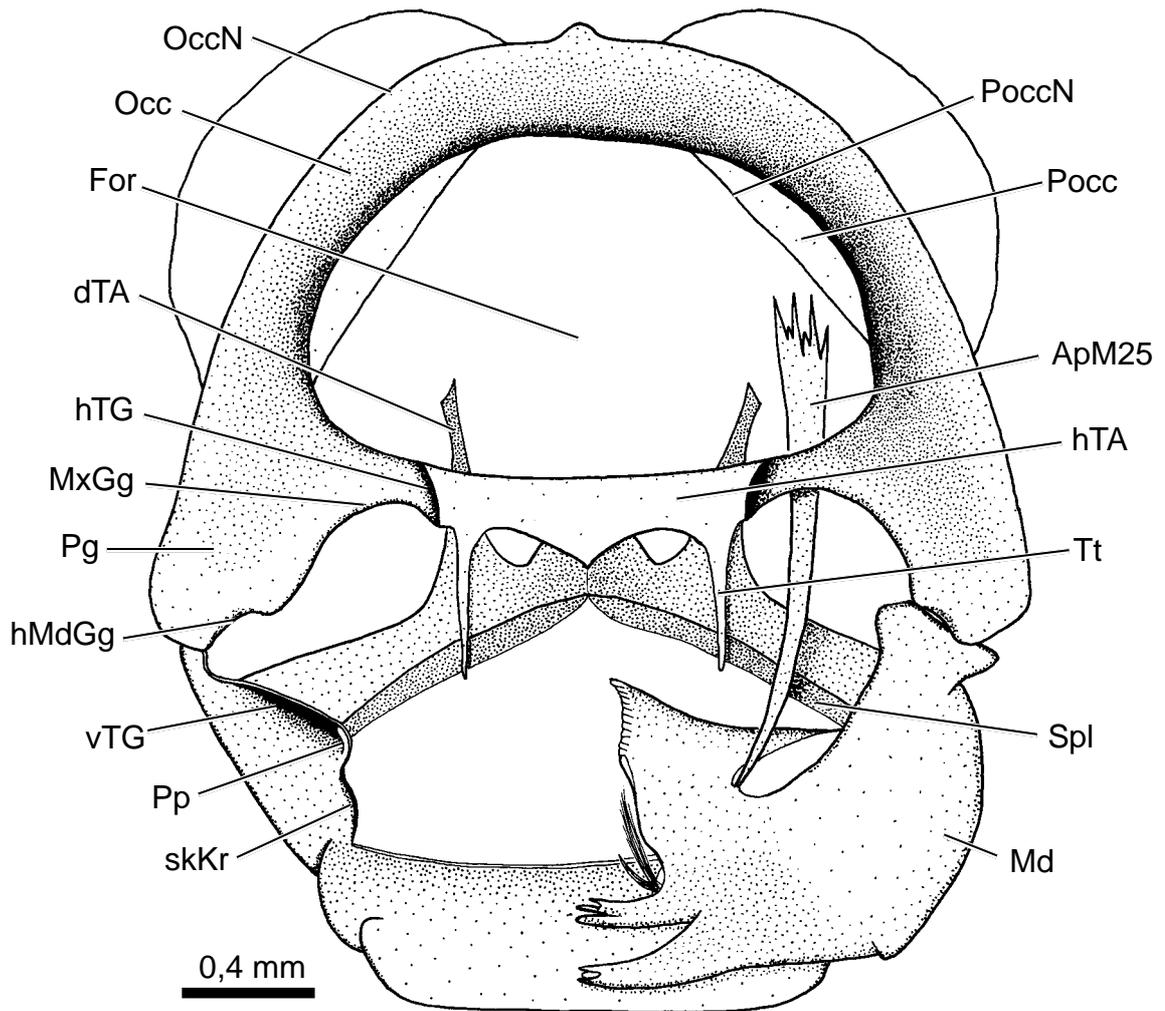


Abb. 7: *Oniscigaster wakefieldi*, Kopf mit Tentorium von frontal: alle inneren Organe und Mundwerkzeuge außer Mandibel entfernt, Zeichnung nach Mazerat.

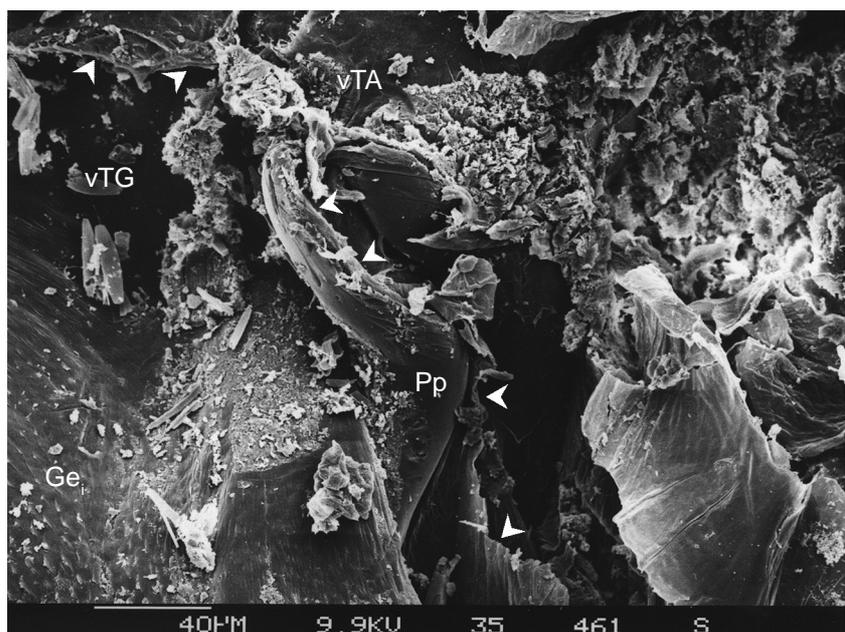


Abb. 8: *O. wakefieldi*, Processus paratenorialis und vordere Tentorialgrube, REM. Pfeile markieren den Verlauf der cranio-mandibulären Membran.

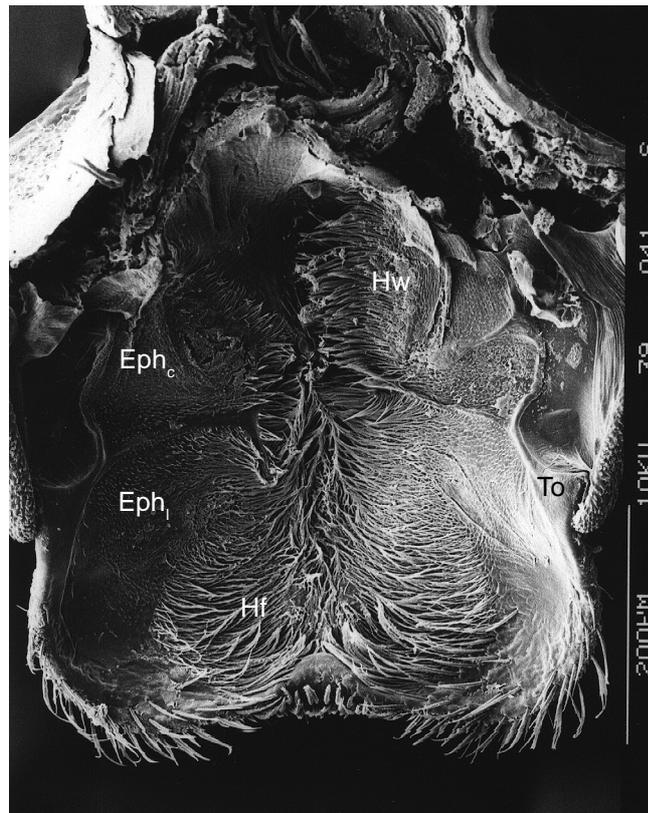


Abb. 9: *Oniscigaster wakefieldi*, Epipharynx, REM

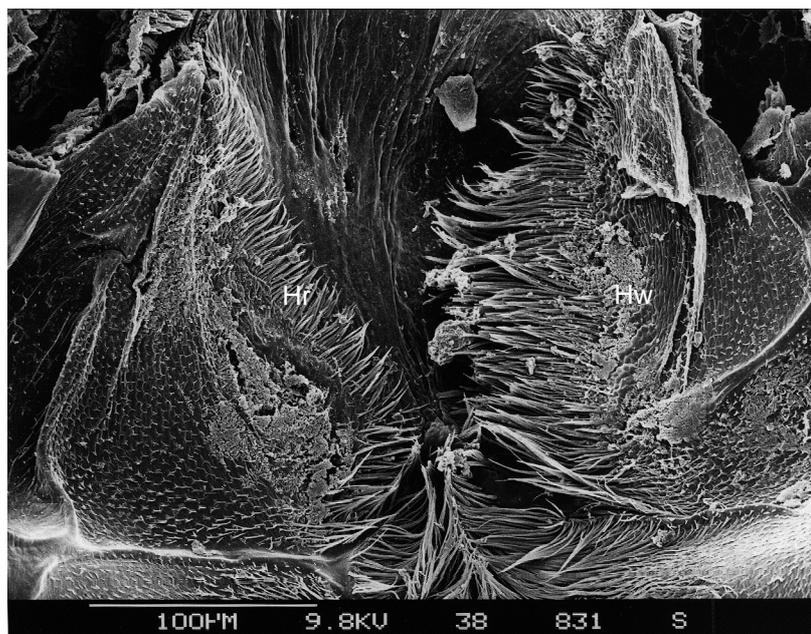


Abb. 10: *O. wakefieldi*, epipharyngeale Behaarung, REM

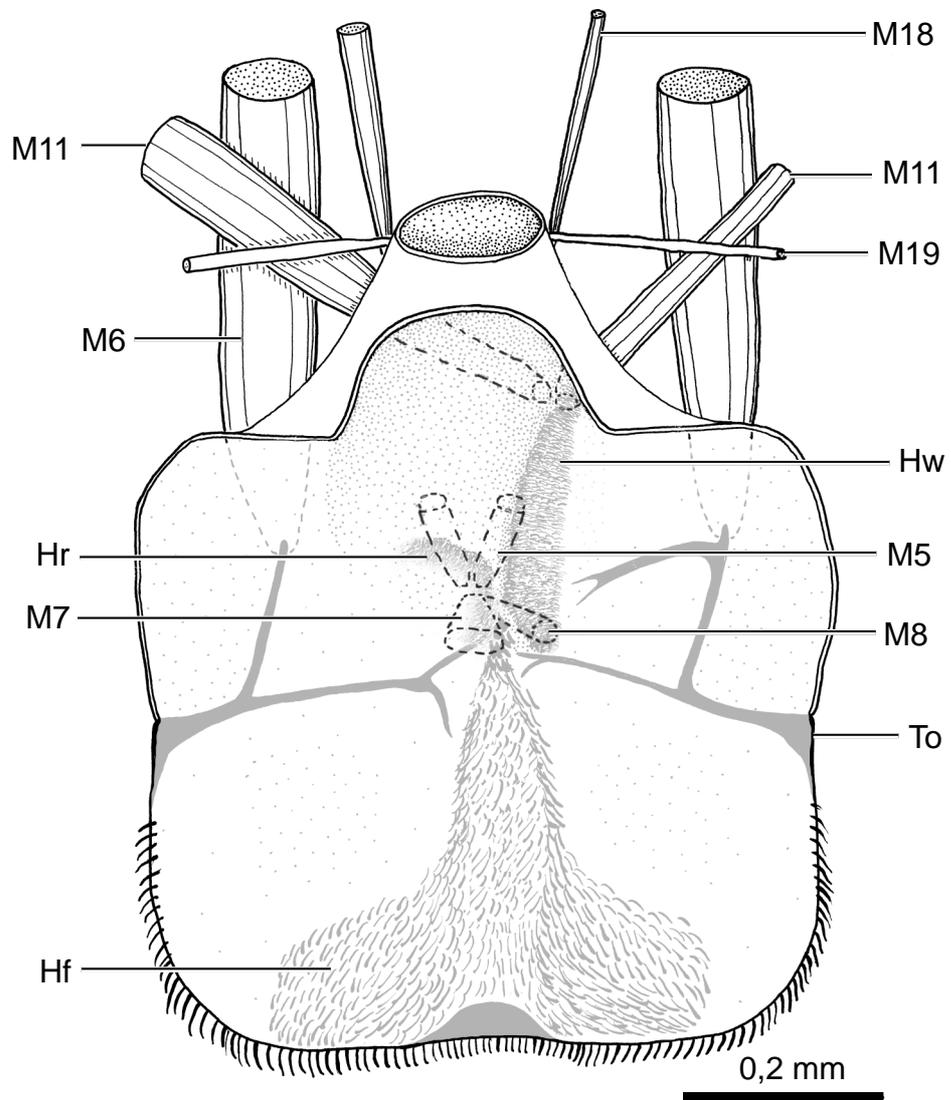


Abb. 11: *Oniscigaster wakefieldi*, Epipharynx, durchscheinend gezeichnet zur Veranschaulichung der Muskelverläufe im Labrum. Zeichnung kombiniert nach Präparat und histologischen Schnitten.

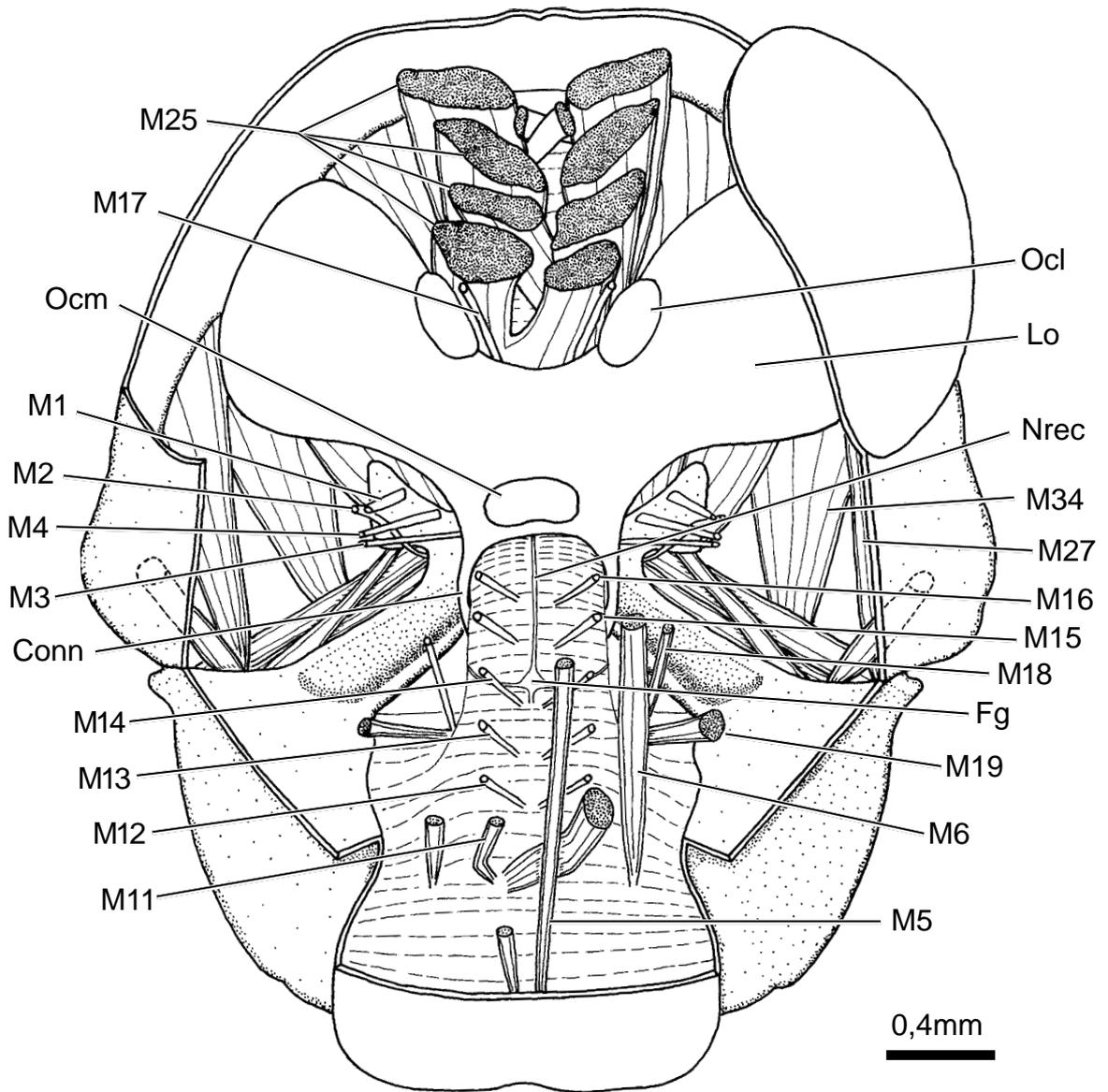


Abb. 12: *Oniscigaster wakefieldi*, Kopf von frontal: Kopfskelet im Bereich von Clypeus, Frons und Vertex sowie rechtes Komplexauge entfernt. Zeichnung nach Präparat.

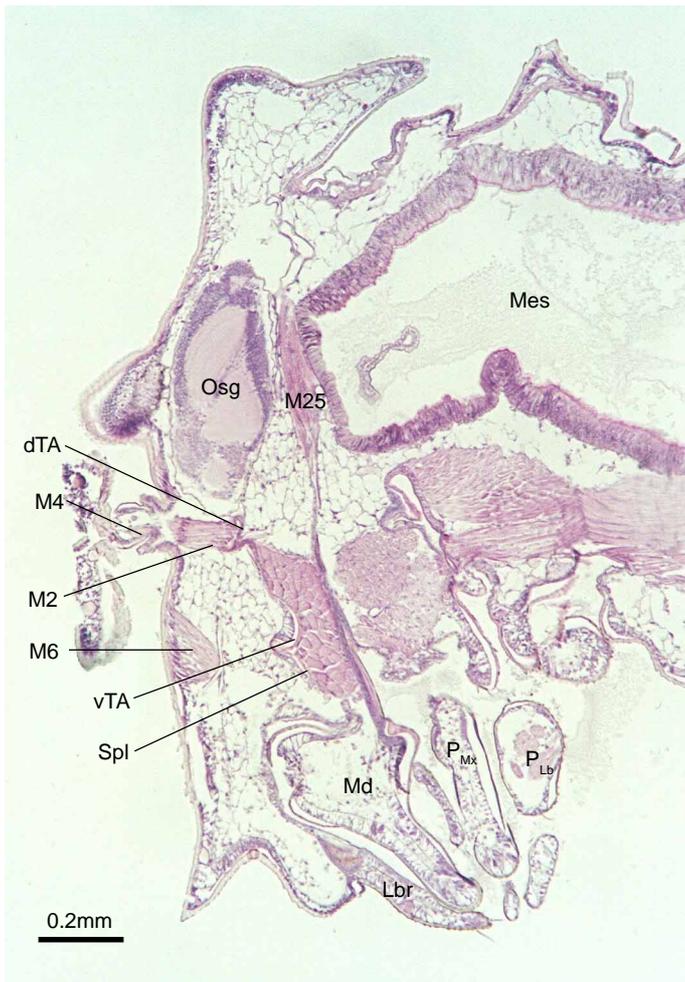


Abb. 13: *O. wakefieldi*, Kopf im Parasagittalschnitt

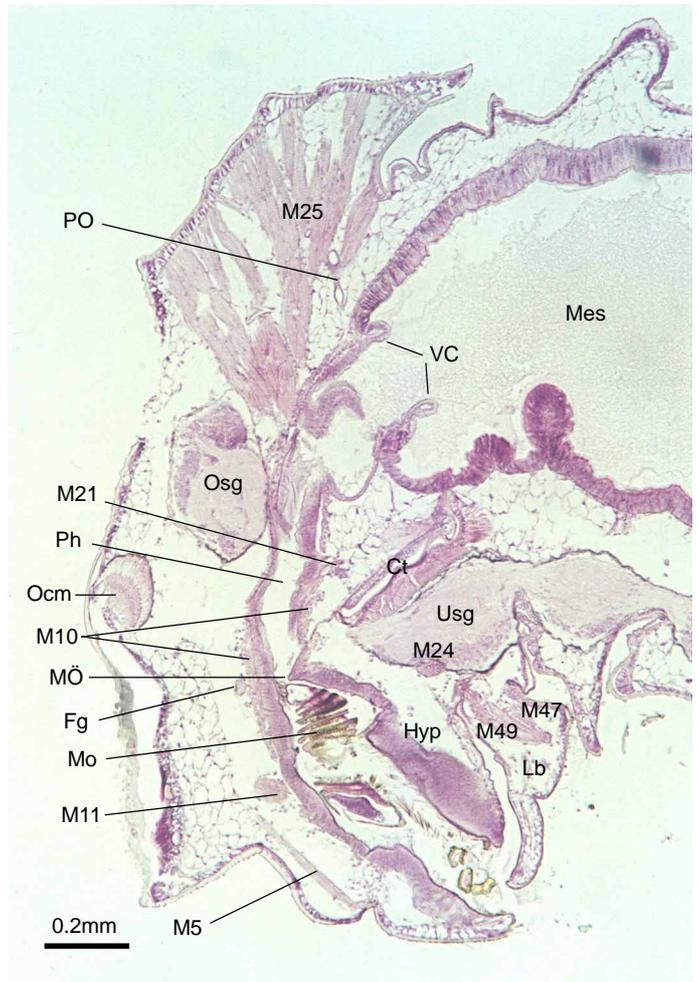


Abb. 14: *O. wakefieldi*, Kopf im Sagittalschnitt



Abb. 15: Mandibel, vorderer Tentorialarm und Clypeolabrum im Querschnitt

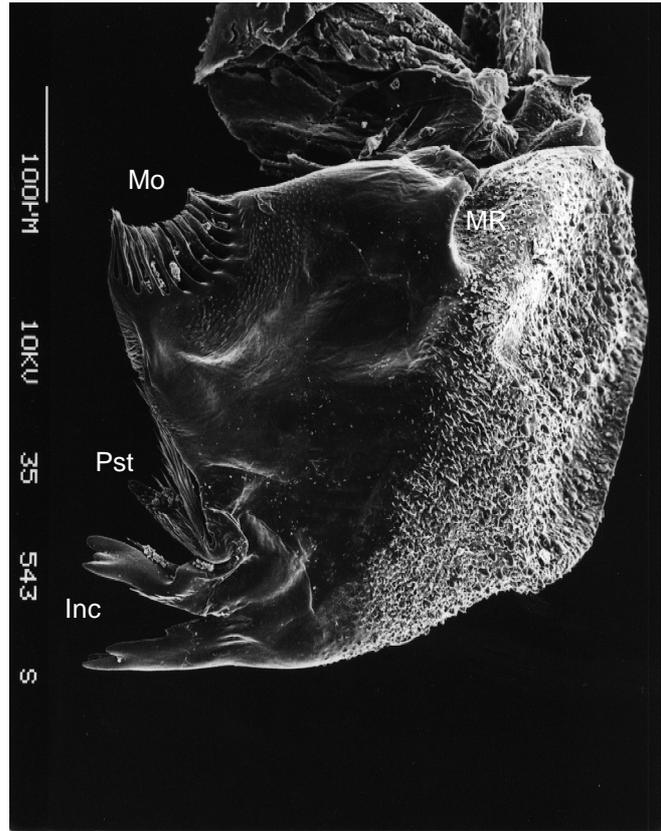


Abb. 16: *O. wakefieldi*, linke Mandibel von anterior. REM.

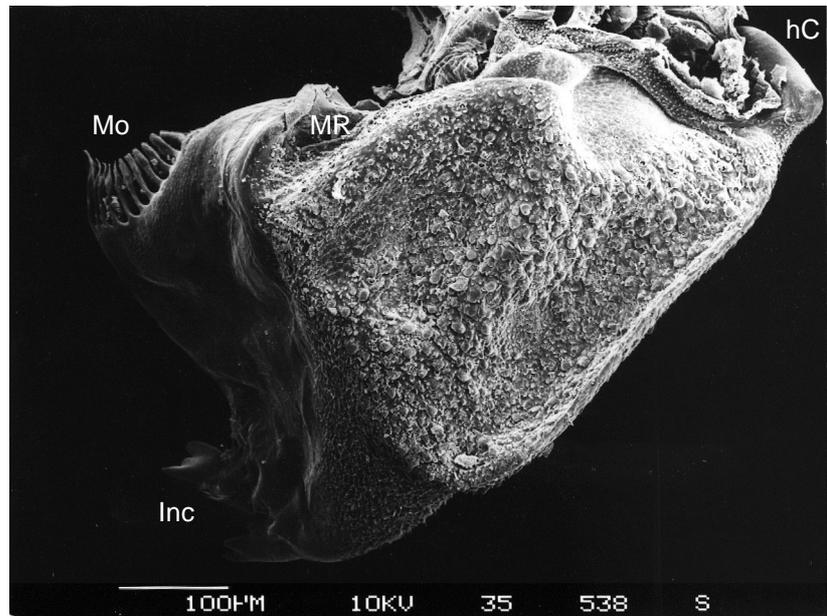


Abb. 17: *O. wakefieldi*, linke Mandibel von lateral. REM.

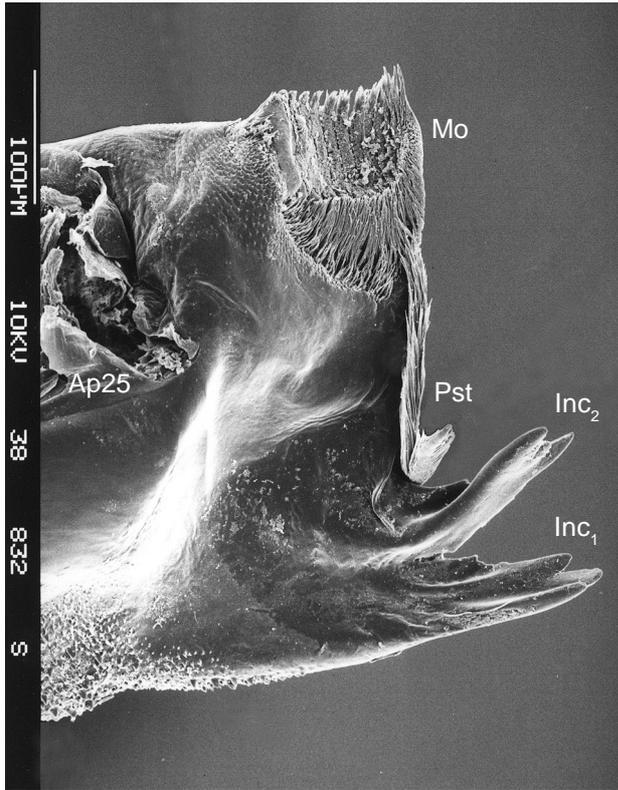


Abb. 18: *O. wakefieldi*, linke Mandibel von posterior



Abb. 19: *O. wakefieldi*, Mola der rechten Mandibel

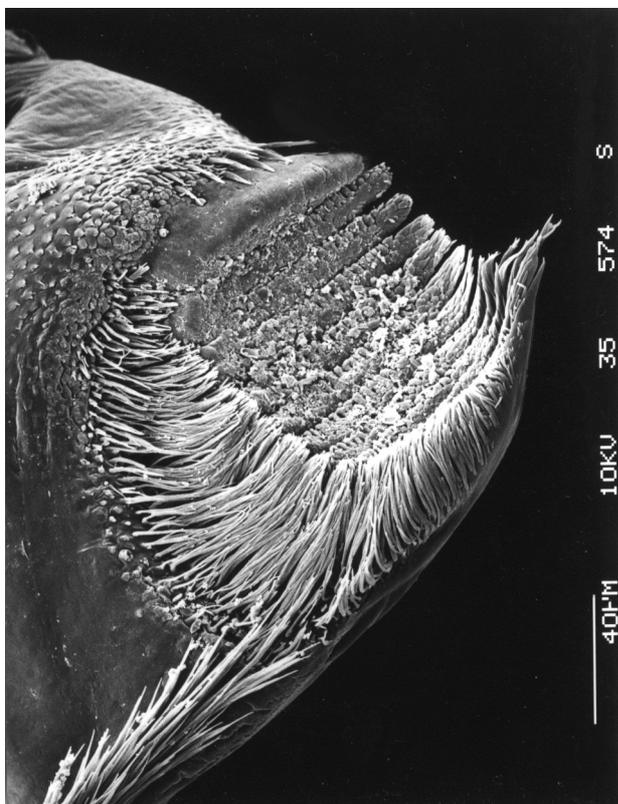


Abb. 20: *O. wakefieldi*, Mola der linken Mandibel

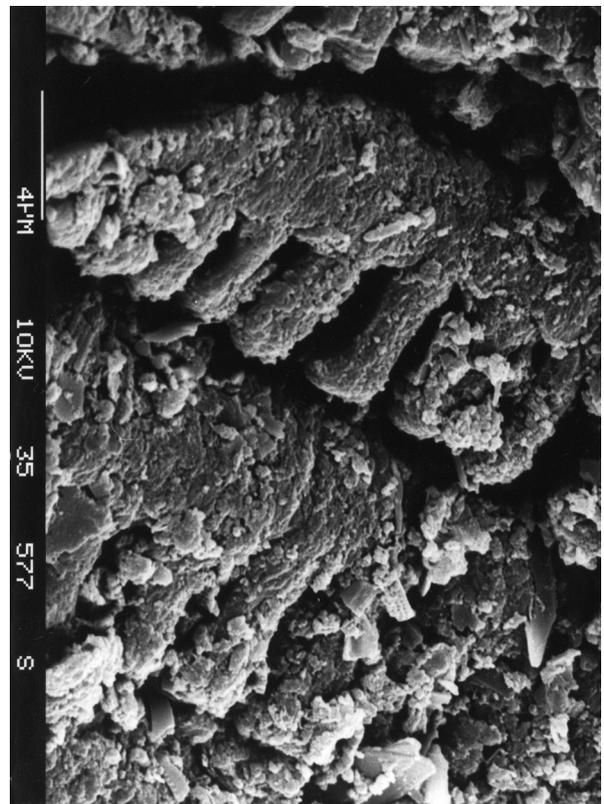


Abb. 21: *O. wakefieldi*, Molarfläche

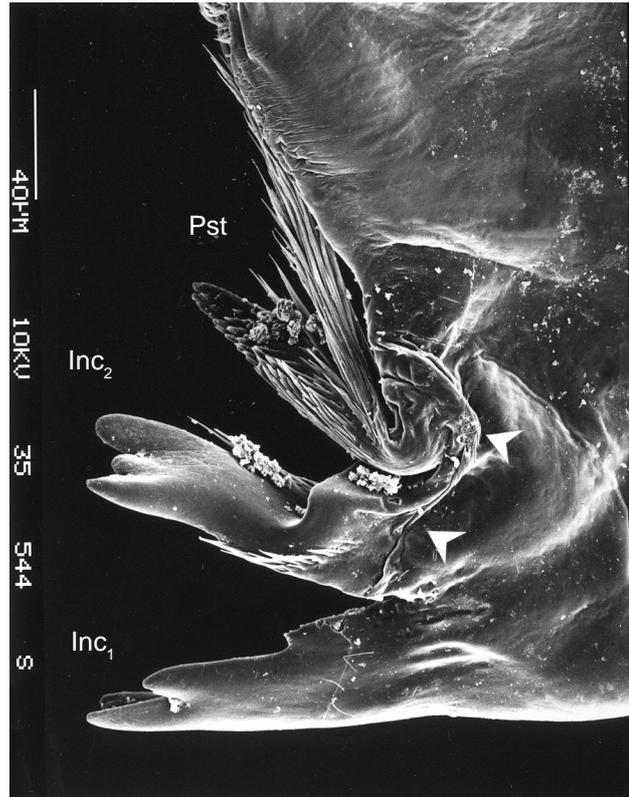


Abb. 22: *O. wakefieldi*, Spitze der linken Mandibel von frontal. Pfeile markieren desklerotisierte Zonen der Kutikula.



Abb. 23: *O. wakefieldi*, linke Prostheka von frontal



Abb. 24: *O. wakefieldi*, Hypopharynx, Mandibeln und Labrum im Querschnitt.

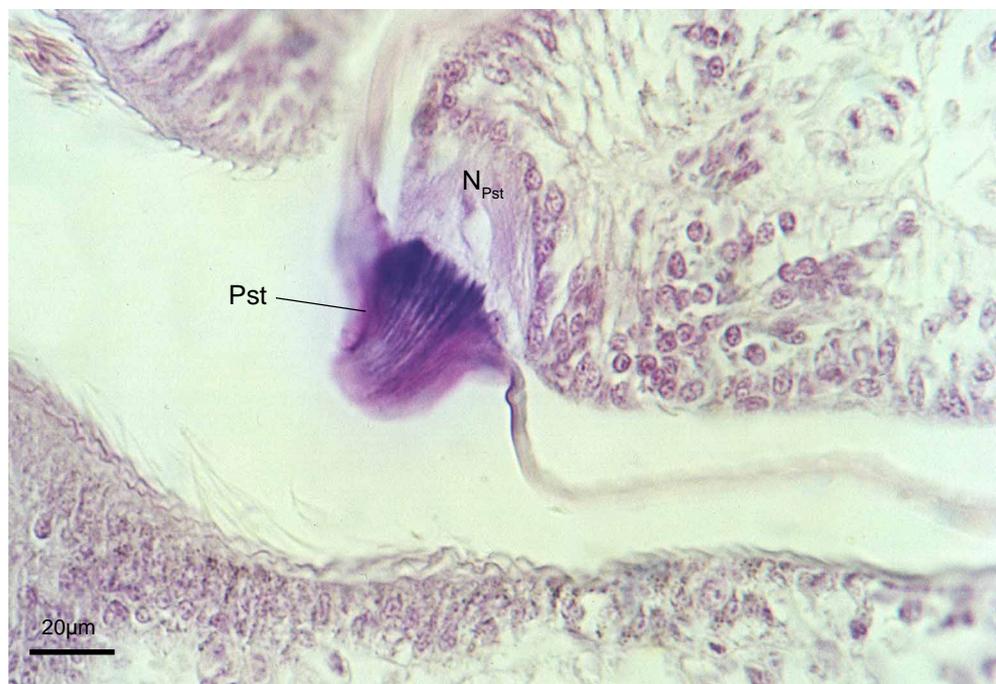


Abb. 25: *O. wakefieldi*, Basis der Prostheka im Querschnitt.

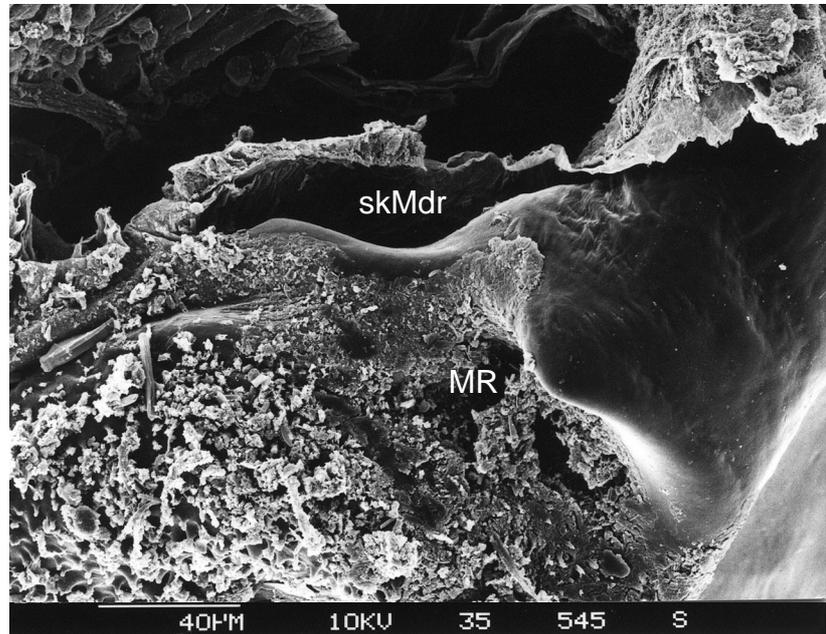


Abb. 26: *O. wakefieldi*, vorderer Artikulationskomplex der linken Mandibel, REM.

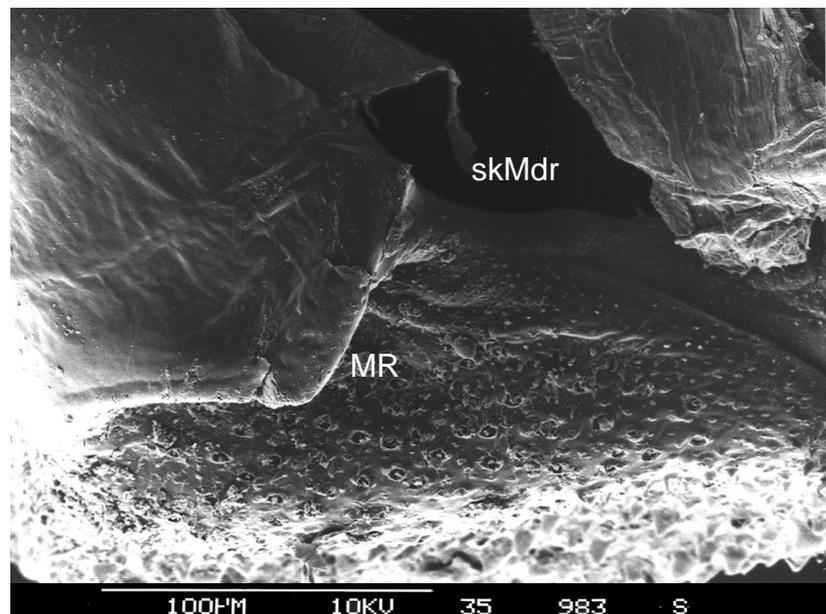


Abb. 27: *O. wakefieldi*, vorderer Artikulationskomplex der rechten Mandibel, REM.

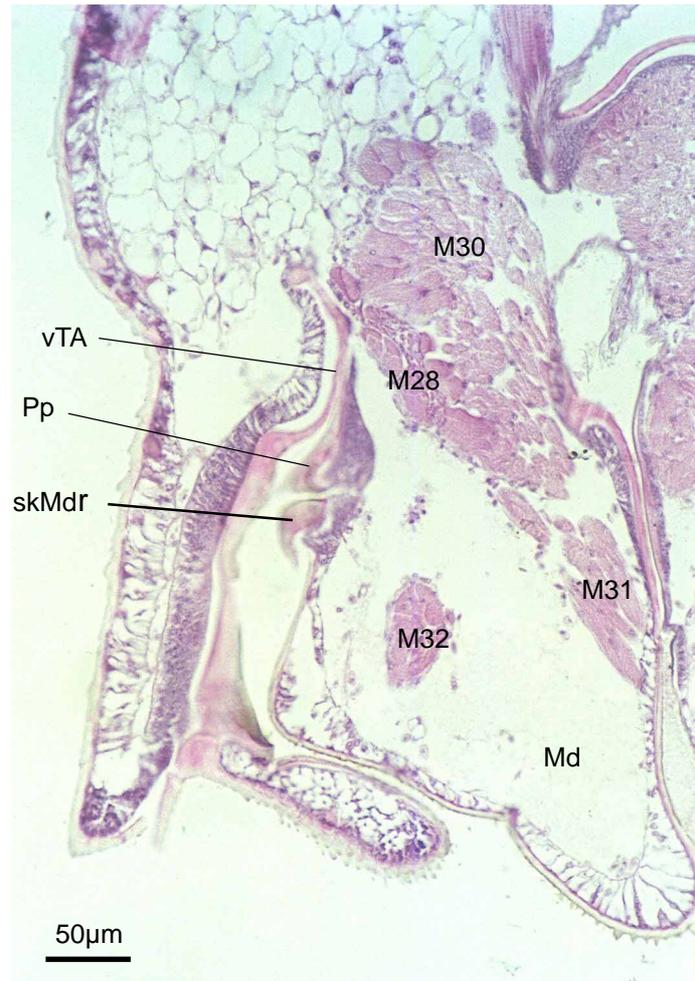


Abb. 28: *O. wakefieldi*, Mandibel auf Höhe des Paratentorialgelenkes im Parasagittalschnitt

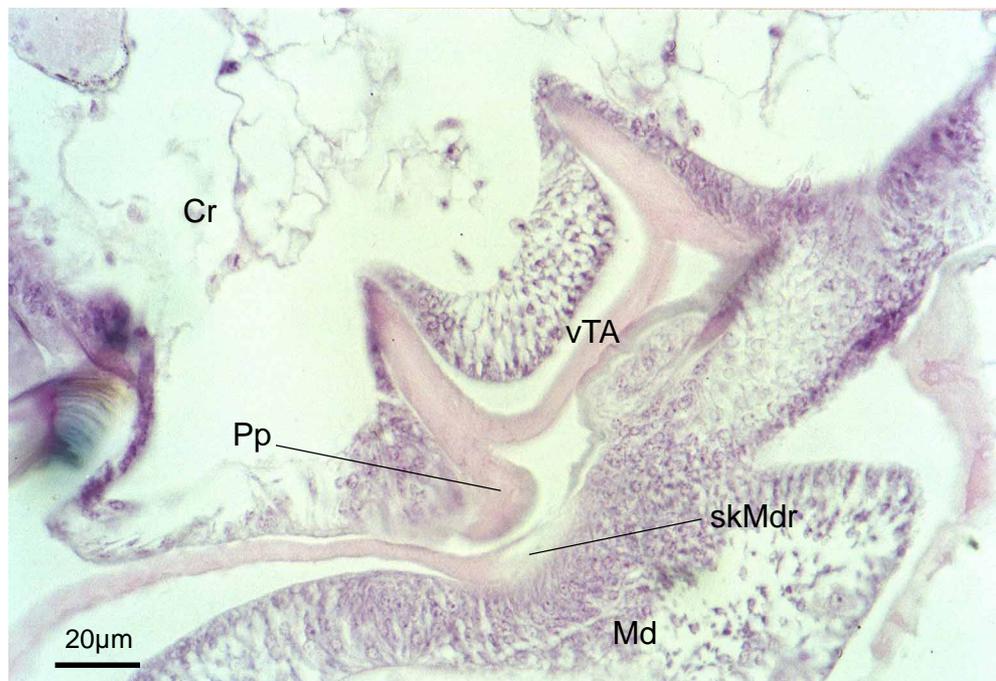


Abb. 29: *O. wakefieldi*, vorderer Tentorialarm auf Höhe des Paratentorialgelenkes im Querschnitt

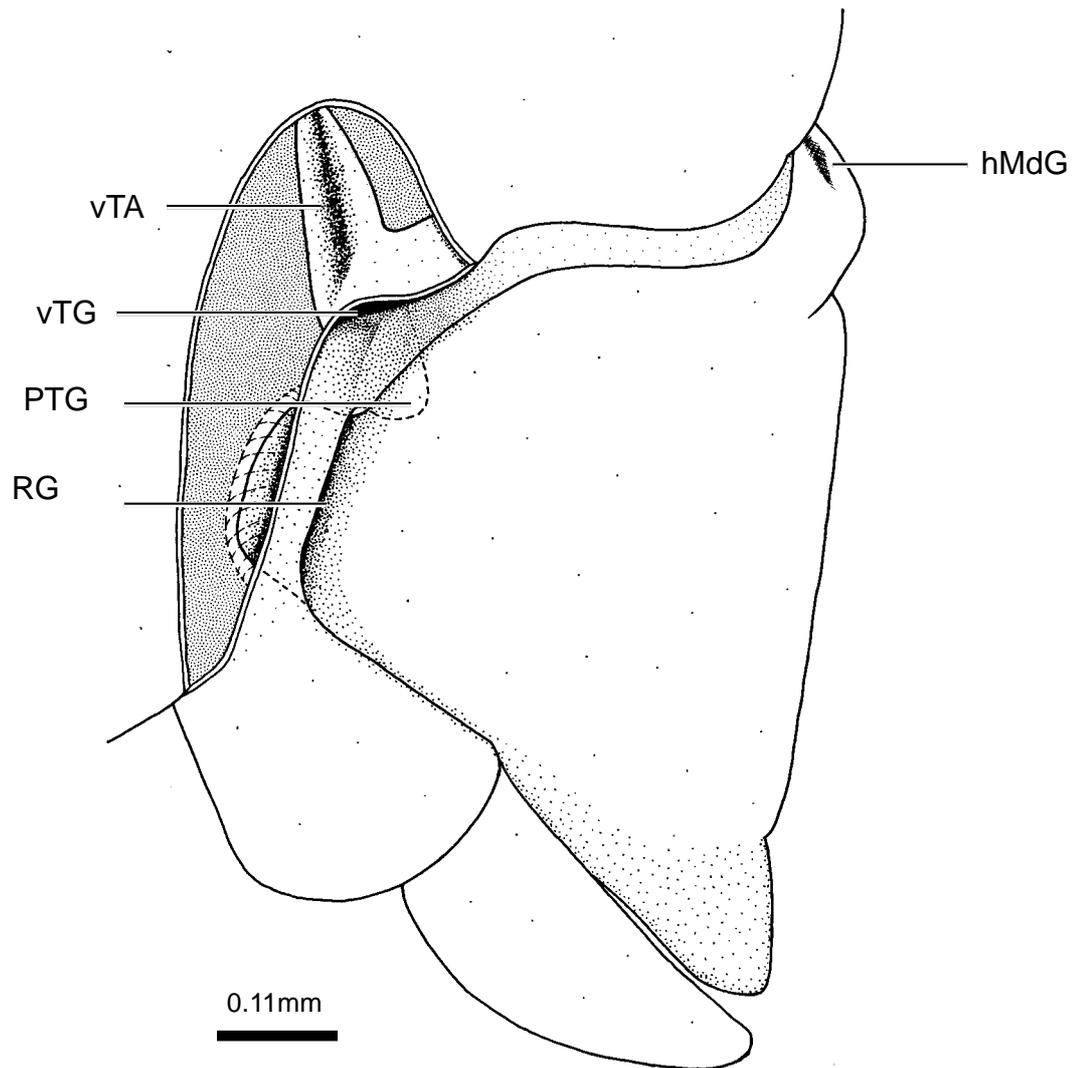


Abb. 30: *O. wakefieldi*, Mandibelgelenke. Kopfkapsel zur Demonstration des vorderen Gelenkkomplexes seitlich aufgeschnitten. Zeichnung nach Präparat.

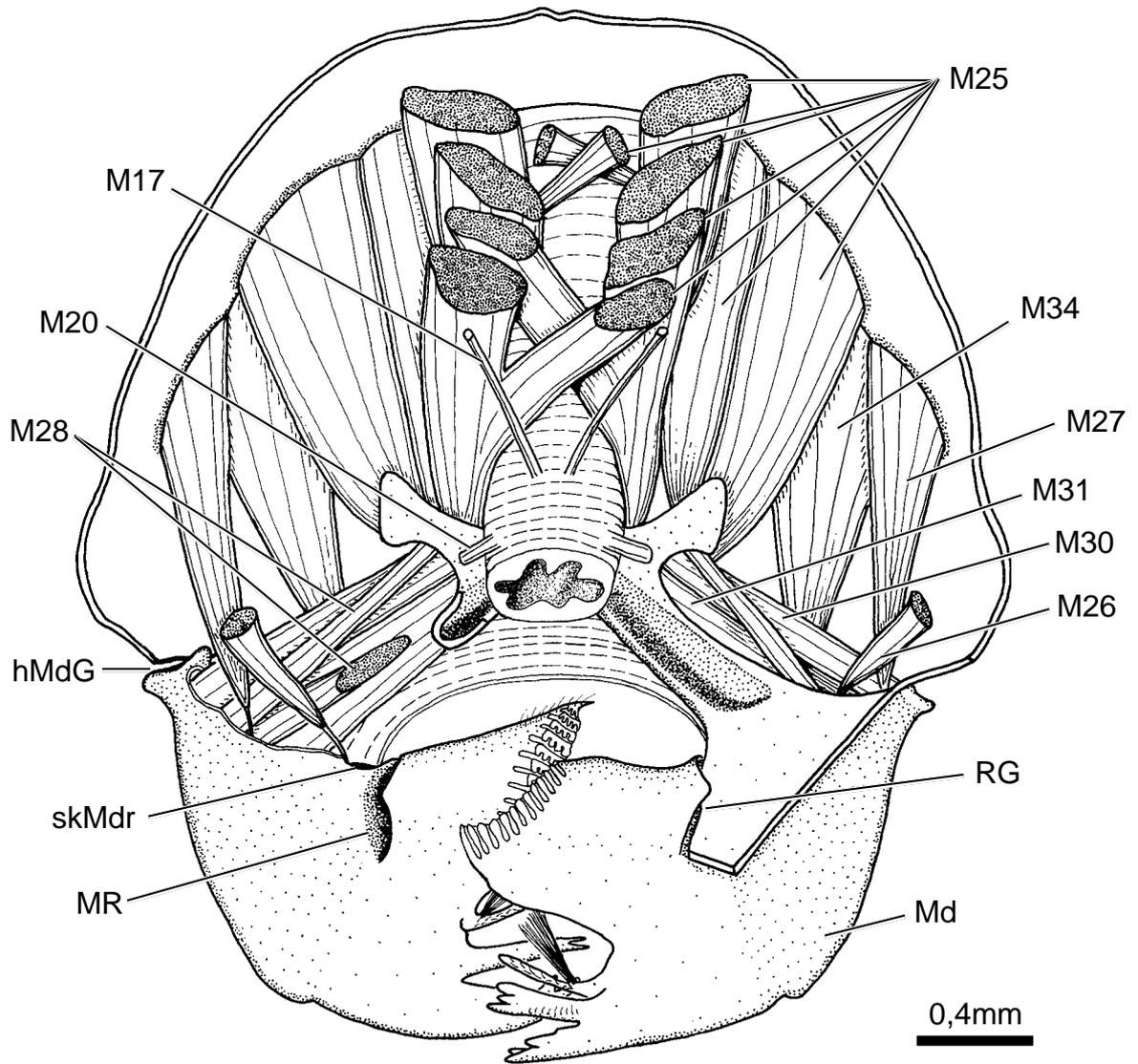


Abb. 31: *O. wakefieldi*, aufgeschnittene Kopfkapsel von anterior mit Blick auf die vorderen Tentorialarme, Mandibel und deren Muskulatur. Vorderer Kopf samt Labrum, Komplexaugen, Oberschlundganglion und Vorderpharynx entfernt. Zeichnung nach Präparat.

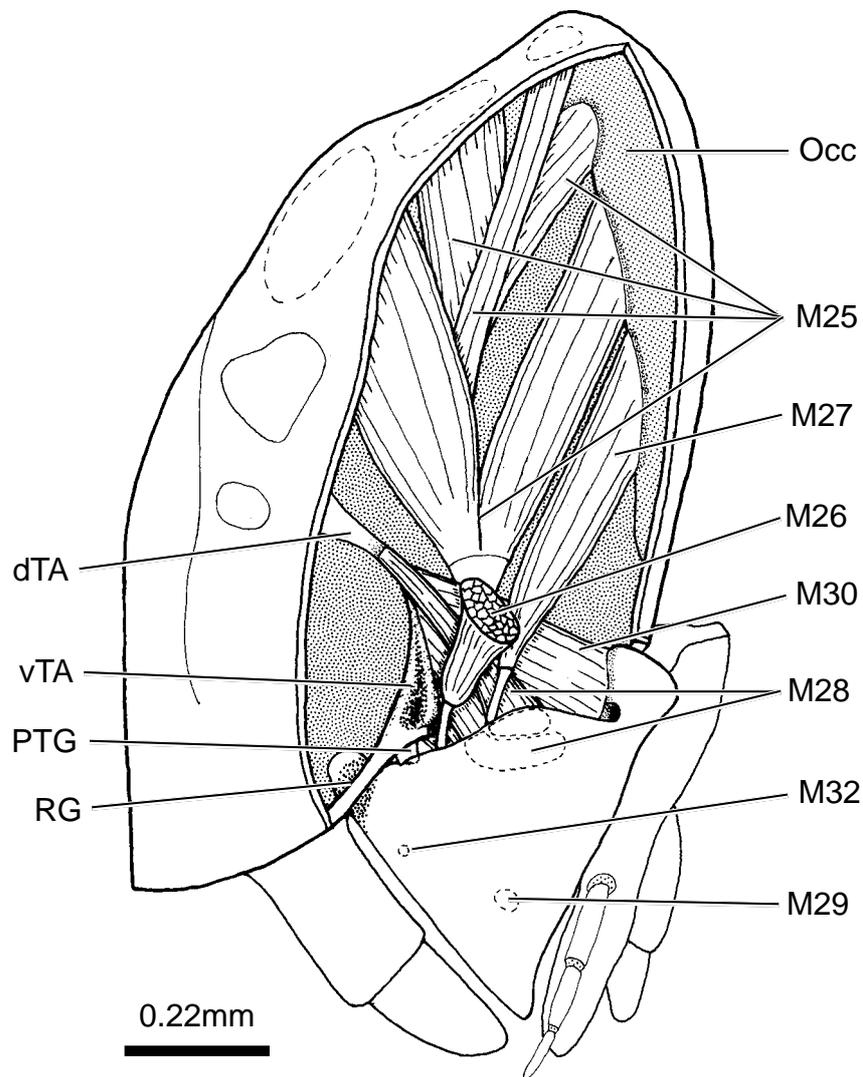


Abb. 32: *O. wakefieldi*, aufgeschnittener Kopf in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

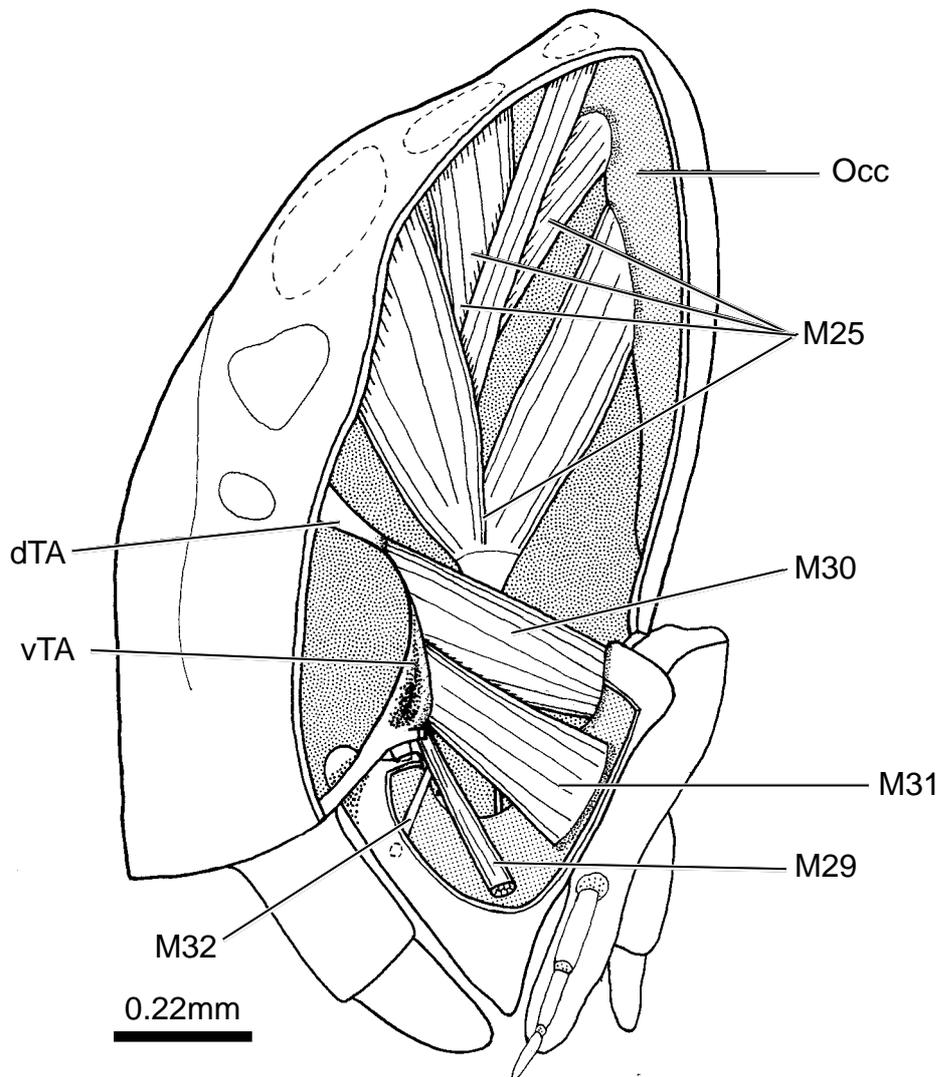


Abb. 33: *O. wakefieldi*, aufgeschnittener Kopf und Mandibel in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

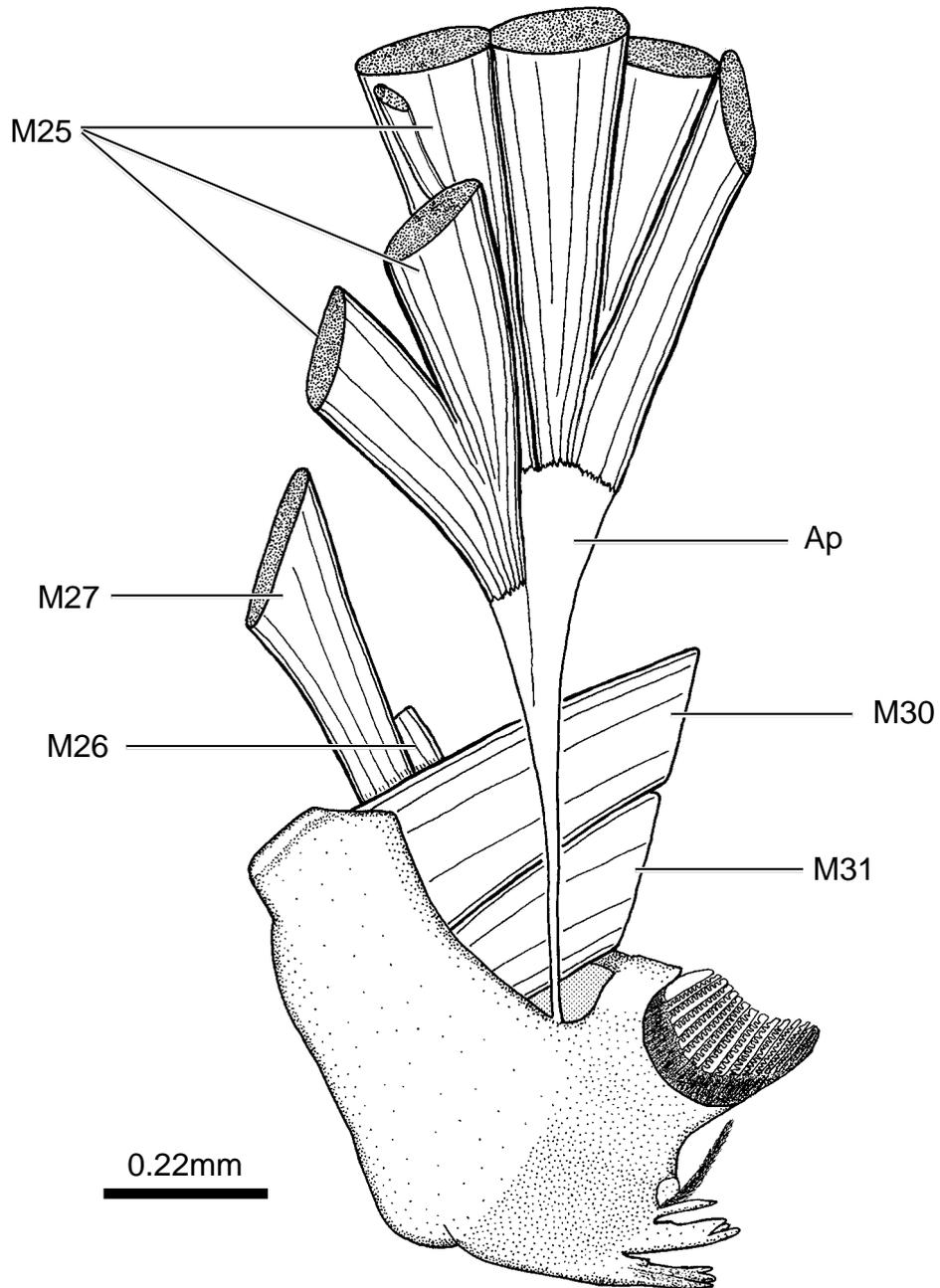


Abb. 34: *O. wakefieldi*, linke Mandibel mit Muskulatur von posterior. M32 ist nicht gezeichnet.

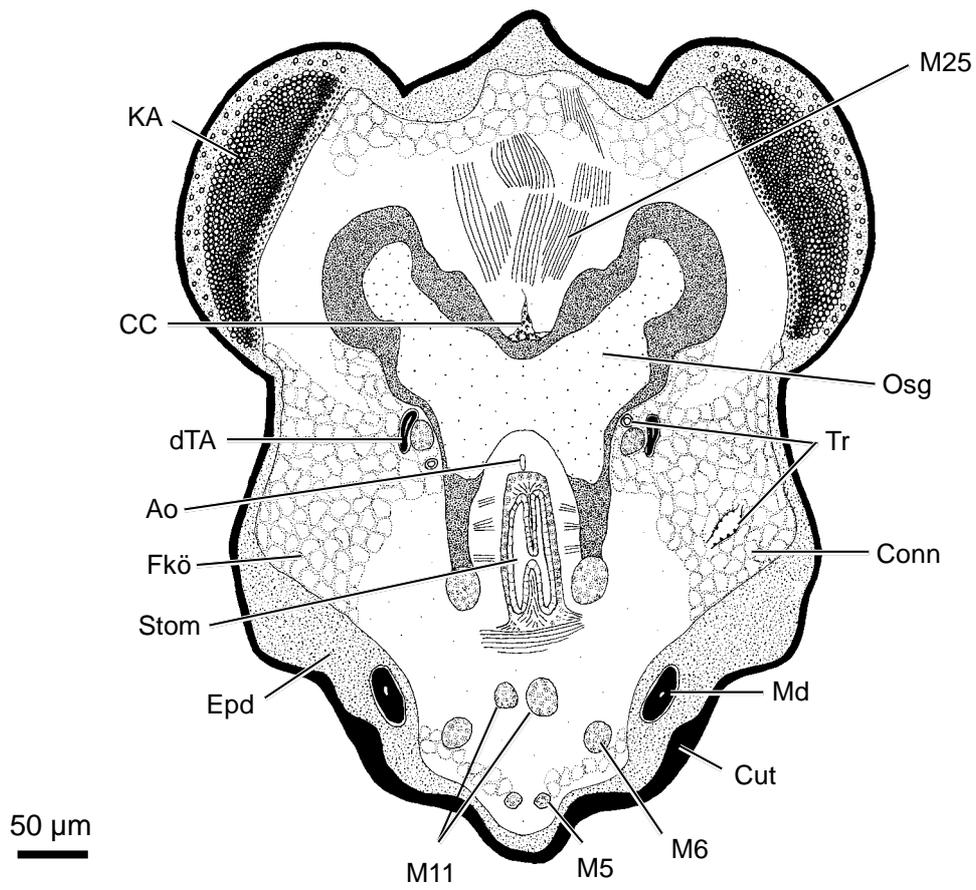


Abb. 35: *O. wakefieldi*, Kopfquerschnitt auf Höhe des rostralen Mandibelendes

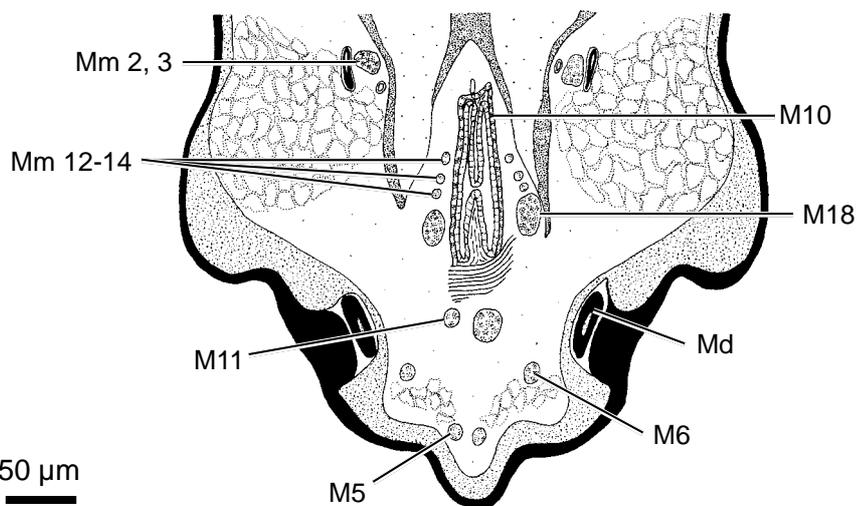


Abb. 36: *O. wakefieldi*, 1. Kopfquerschnitt auf Höhe des mandibularen Rinnengelenkes

Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi*

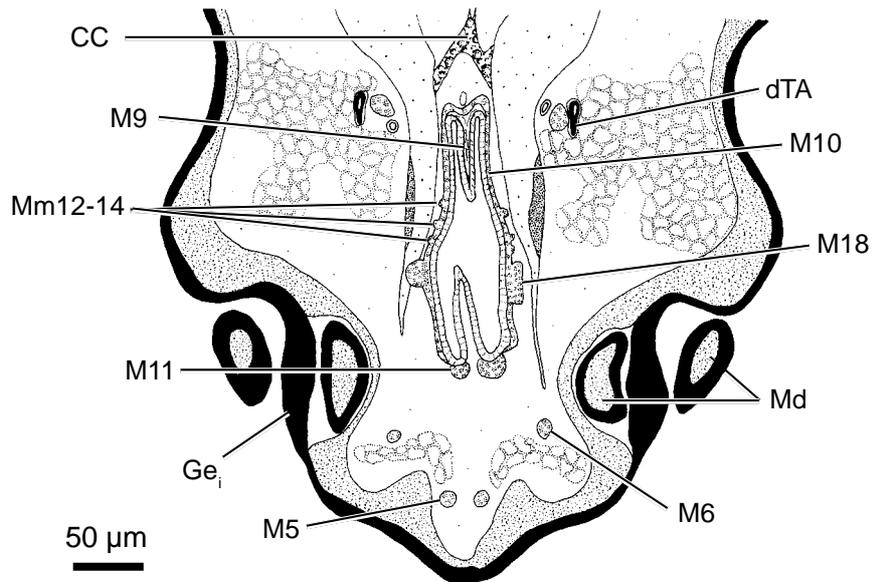


Abb. 37: *O. wakefieldi*, 2. Kopfquerschnitt auf Höhe des mandibularen Rinnengelenkes

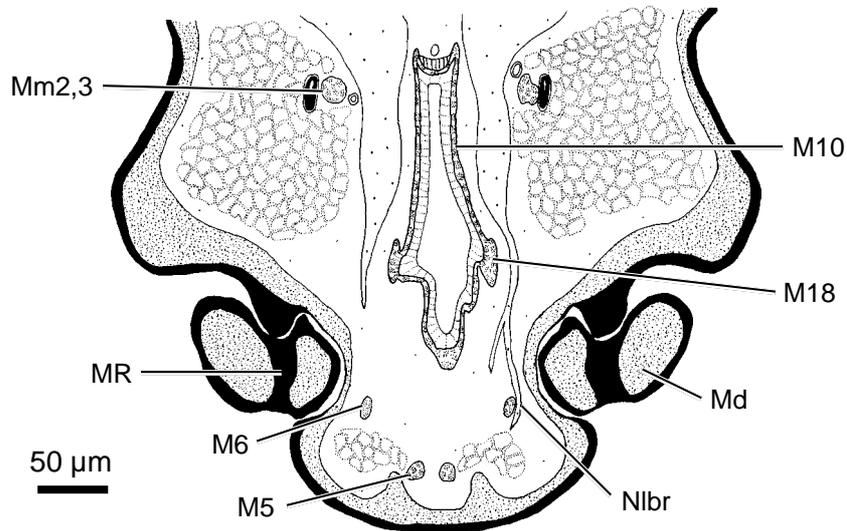


Abb. 38: *O. wakefieldi*, 3. Kopfquerschnitt auf Höhe des mandibularen Rinnengelenkes

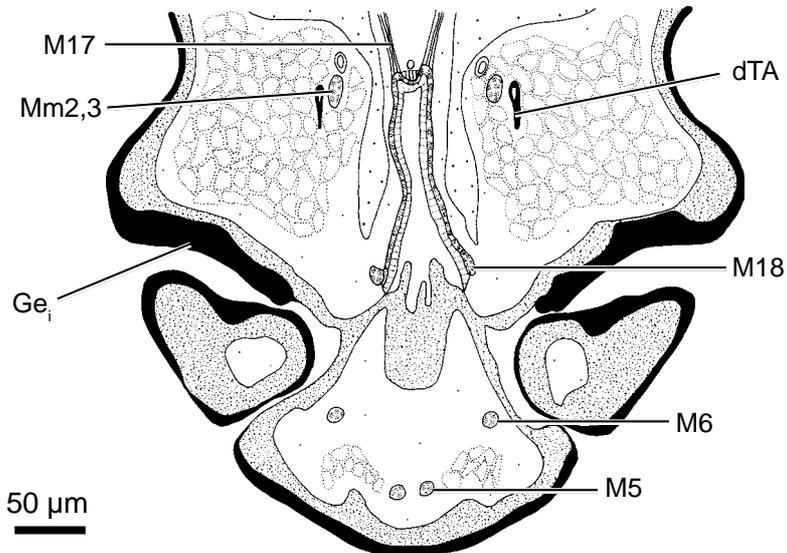


Abb. 39: *O. wakefieldi*, Querschnitt hinter Rinnen- und vor Parantennalgelenk

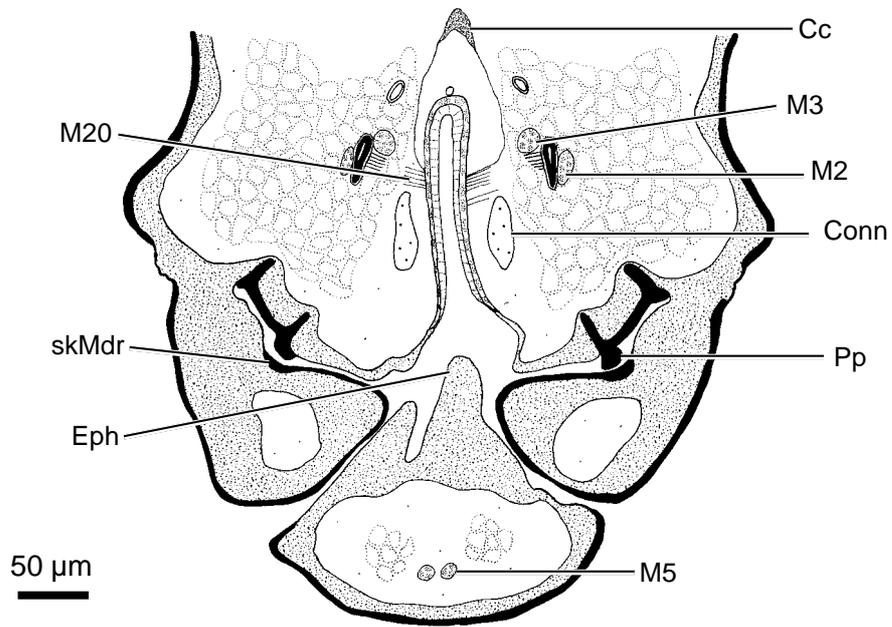


Abb. 40: *O. wakefieldi*, Querschnitt auf Höhe des Parantennalgelenkes

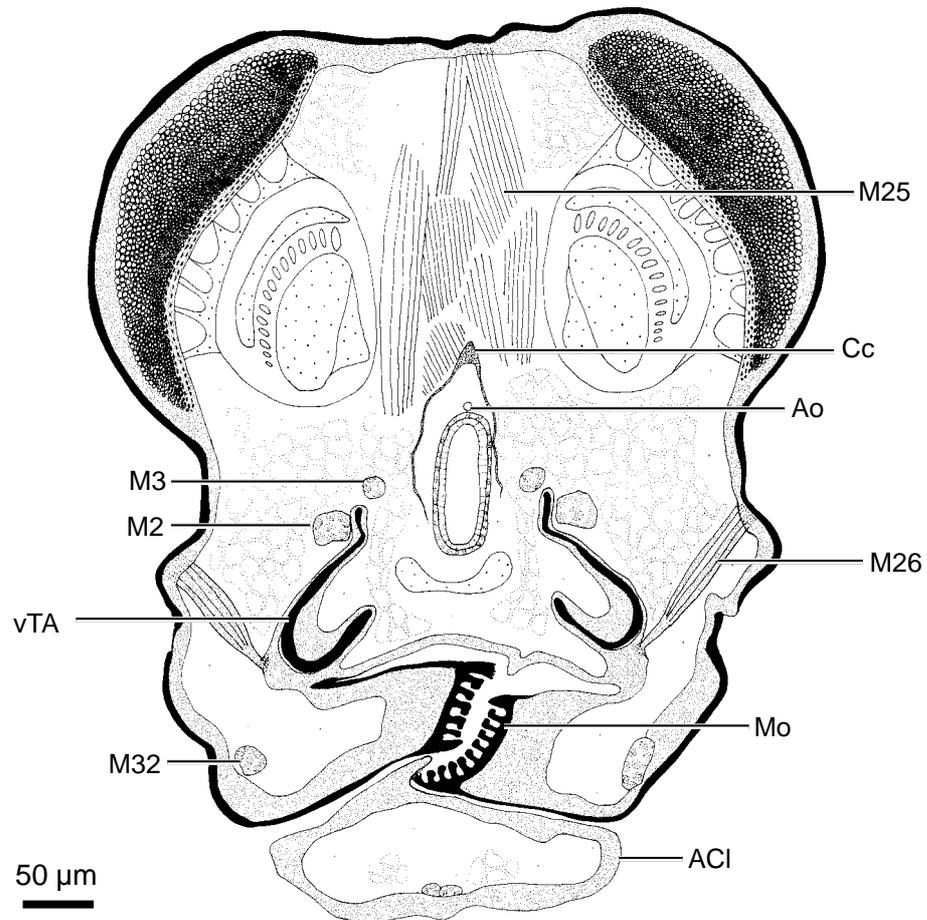


Abb.41: *O. wakefieldi*, Querschnitt auf Höhe der Partes molares

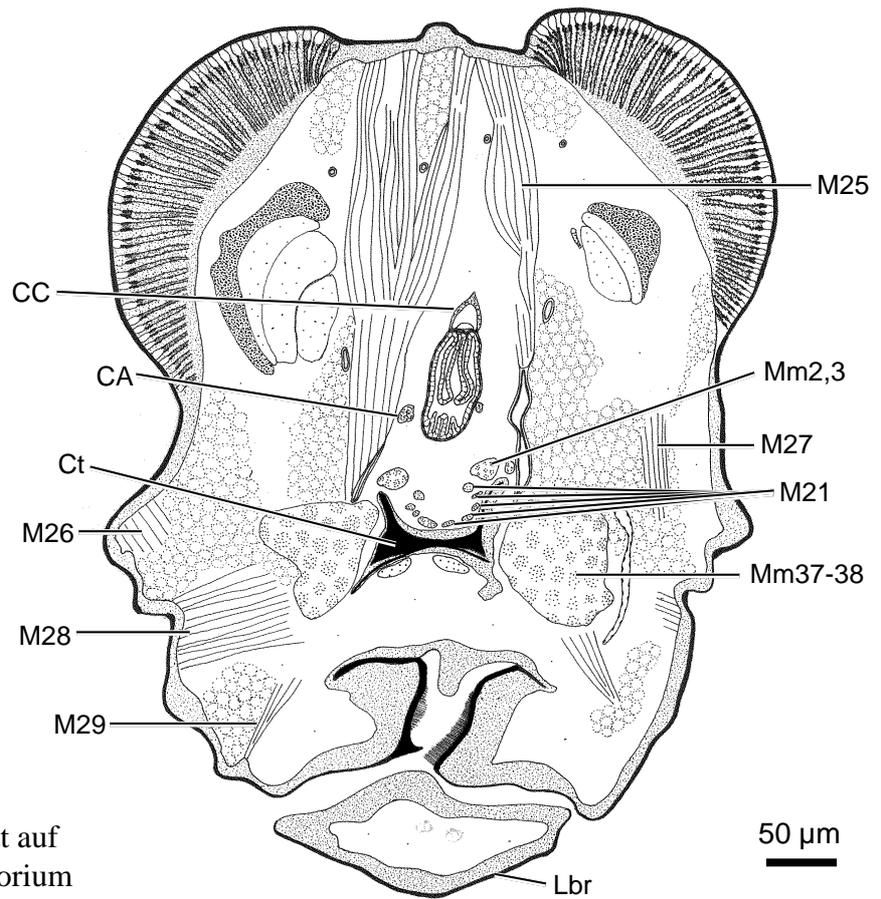


Abb. 42: Querschnitt auf Höhe des Corpotentorium

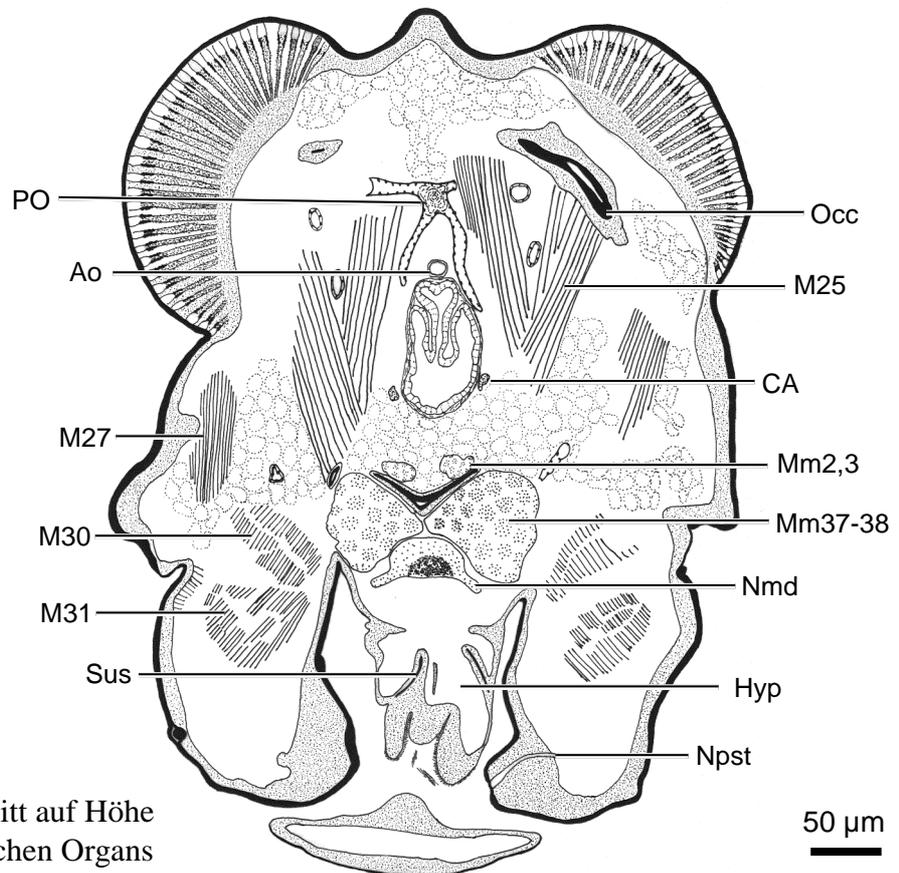


Abb. 43: Querschnitt auf Höhe des Palmenschen Organs

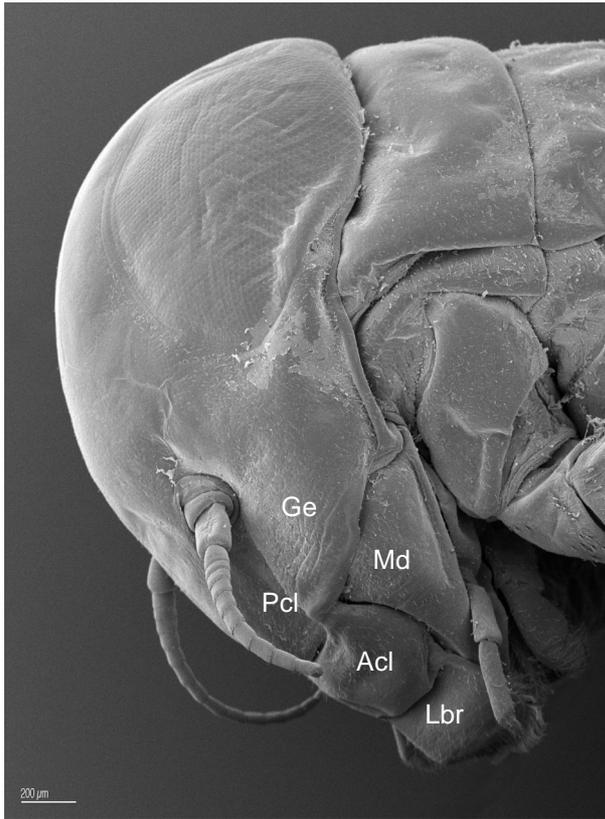


Abb. 44: *Nesameletus sp.*, Kopf lateral, REM.

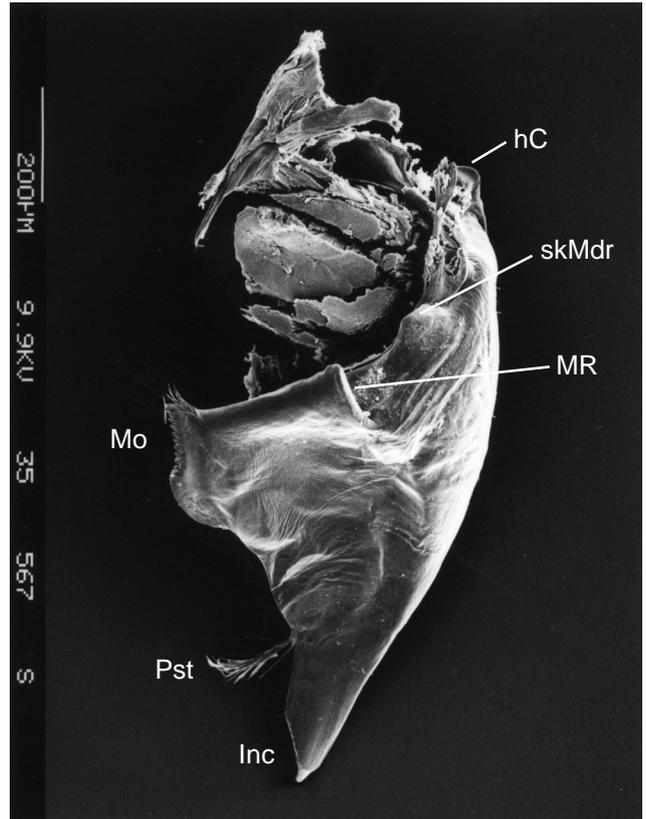


Abb. 45: *Nesameletus sp.*, Mandibel frontal, REM.

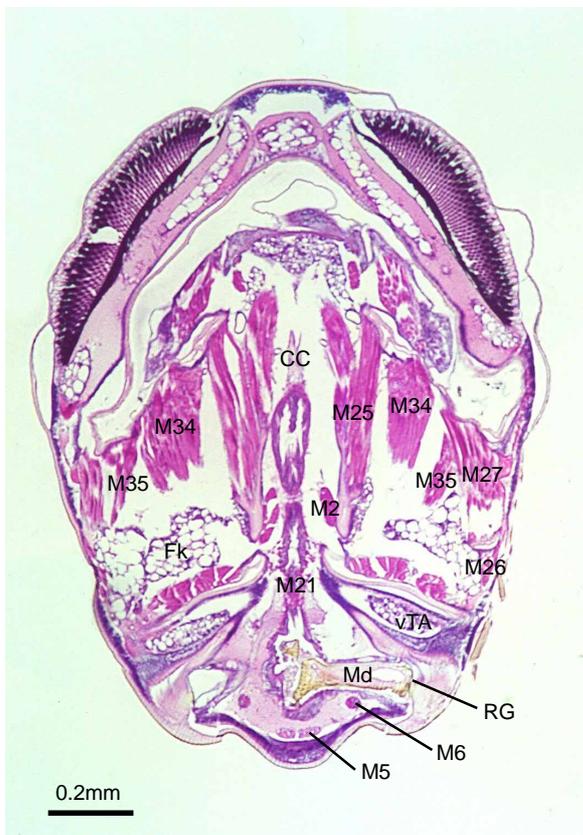


Abb. 46: *Nesameletus sp.*, Kopfquerschnitt auf Höhe des mandibulären Rinnengelenkes.

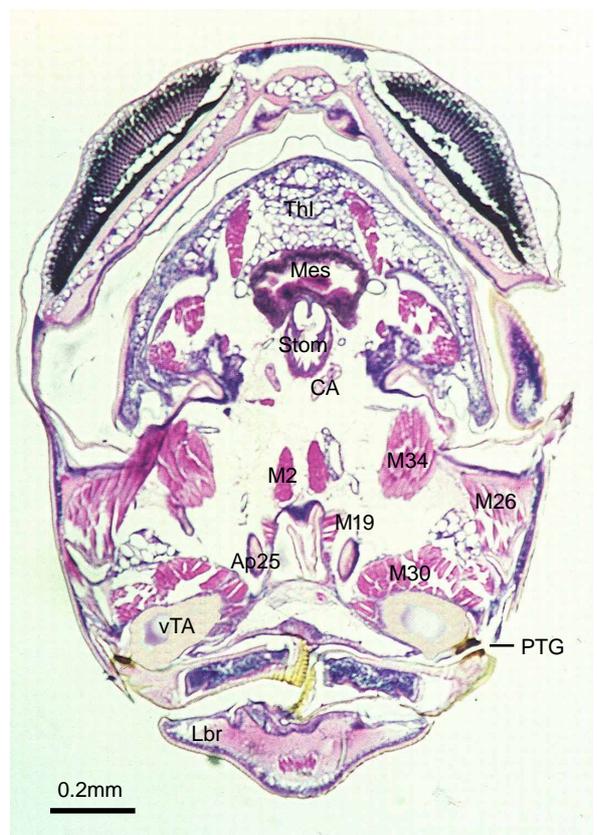


Abb. 47: *Nesameletus sp.*, Querschnitt auf Höhe des mandibulären Paratentorialgelenkes.

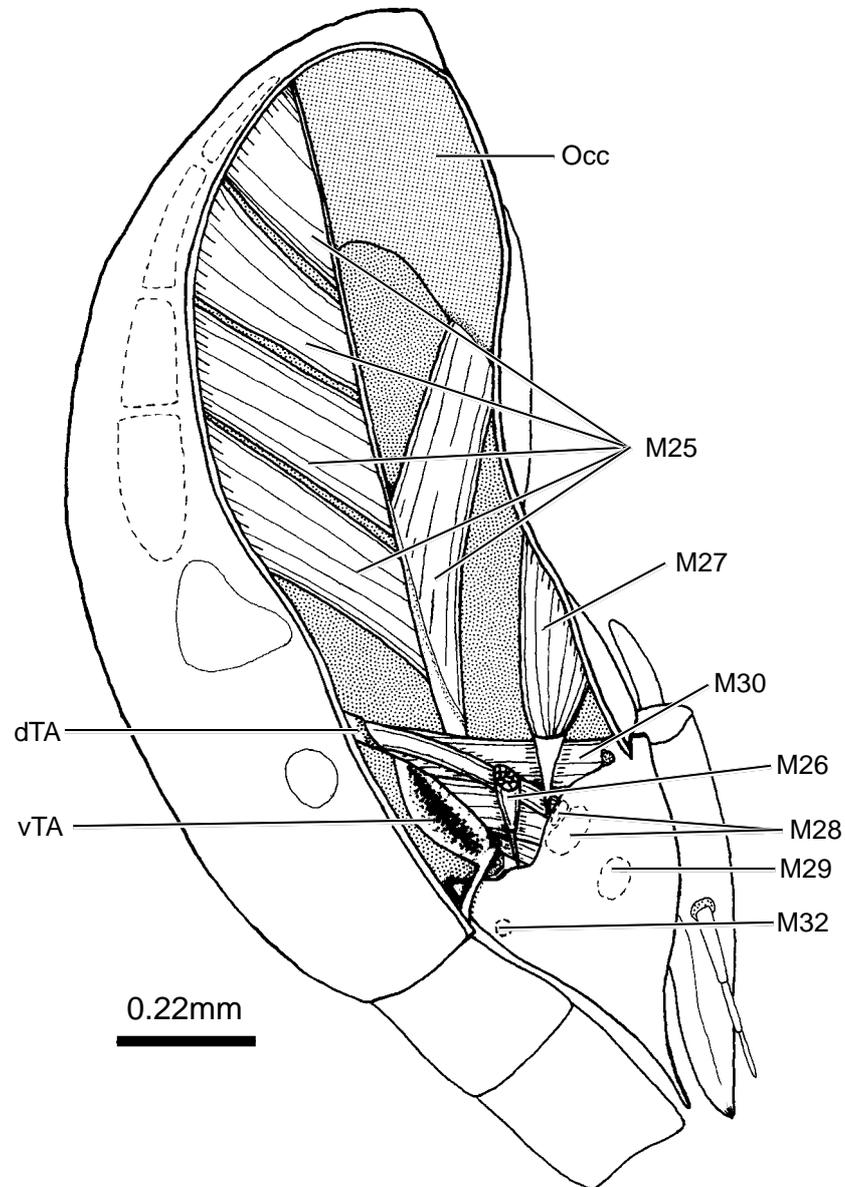


Abb. 48: *Nesameletus sp.*, aufgeschnittener Kopf und Mandibel in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

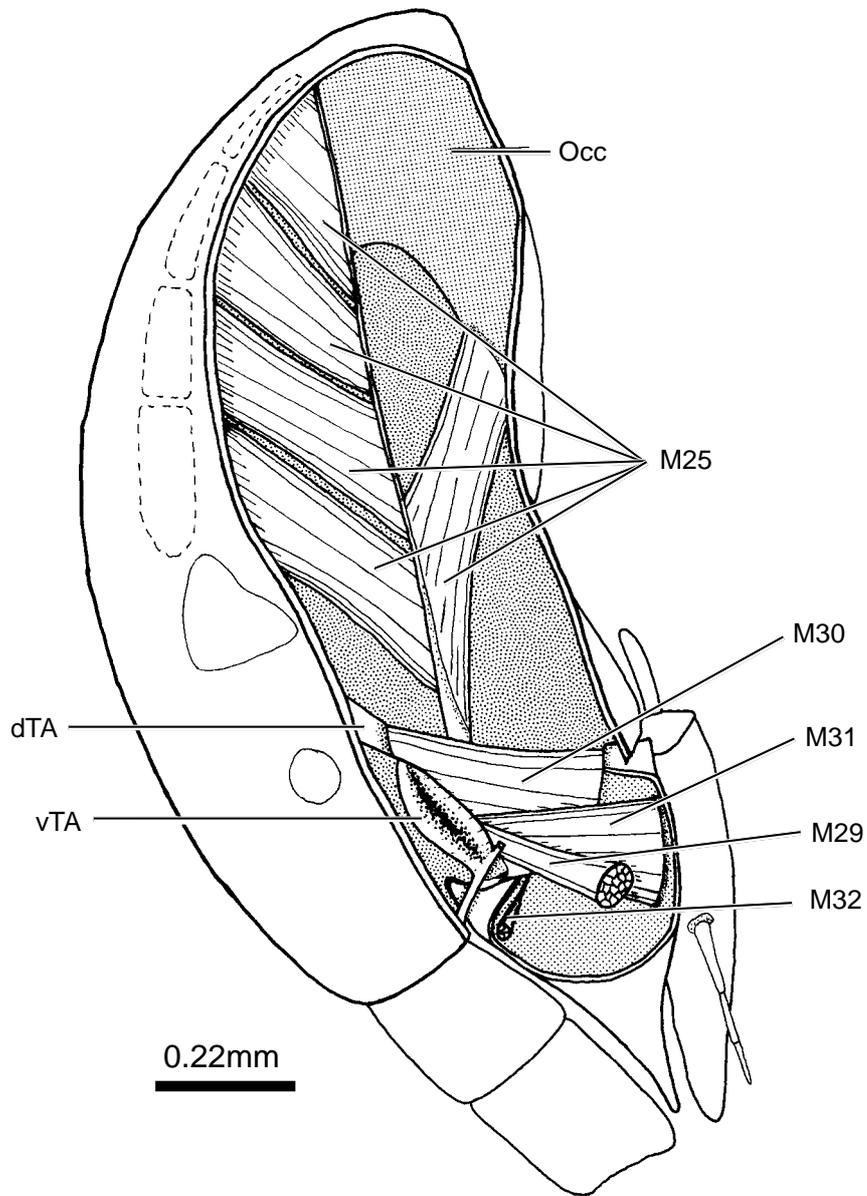


Abb. 49: *Nesameletus spec.*, aufgeschnittener Kopf und Mandibel in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

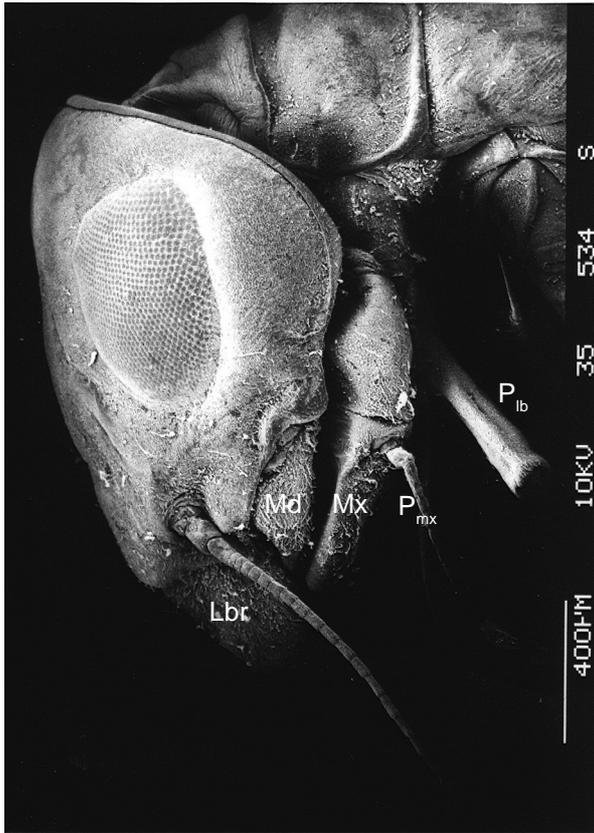


Abb. 50: *Ameletopsis perscitus*, REM.

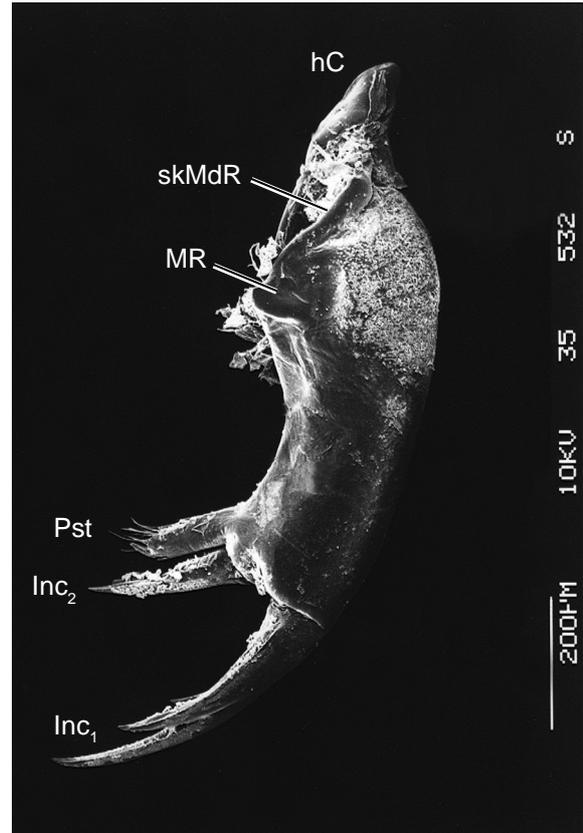


Abb. 51: *A. perscitus*, linke Mandibel, REM.

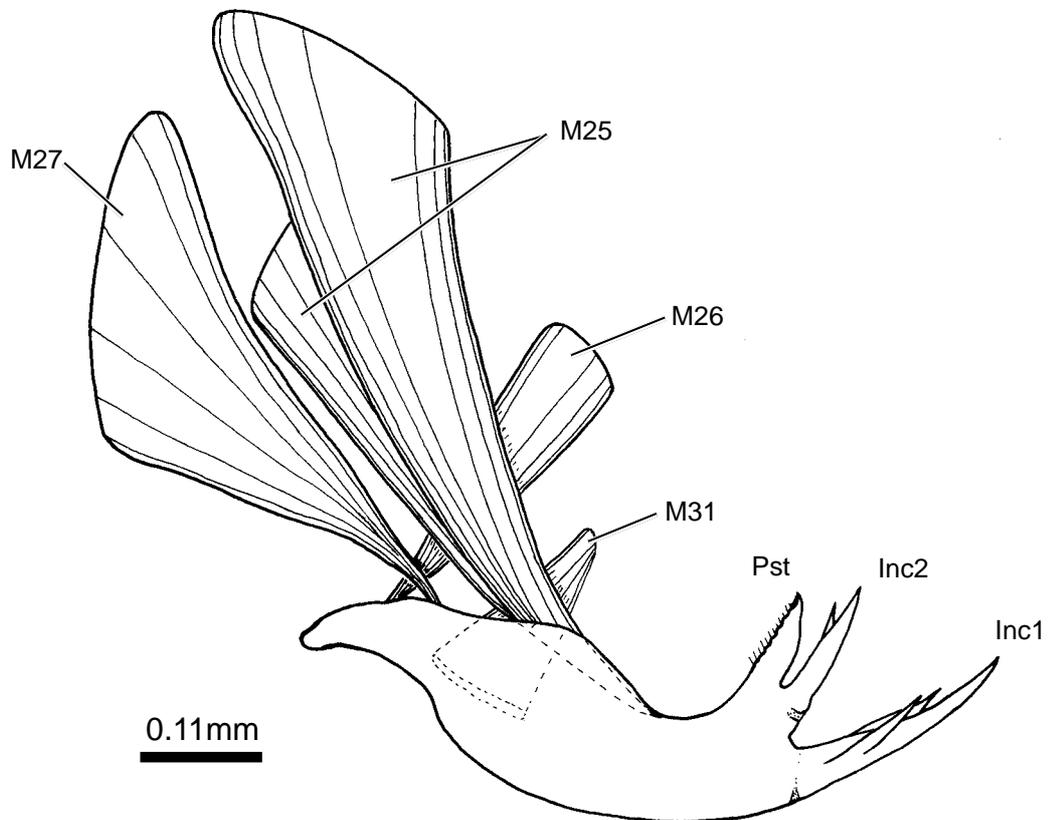


Abb. 52: *Ameletopsis perscitus*, linke Mandibel von posterior, Zeichnung nach Präparat.

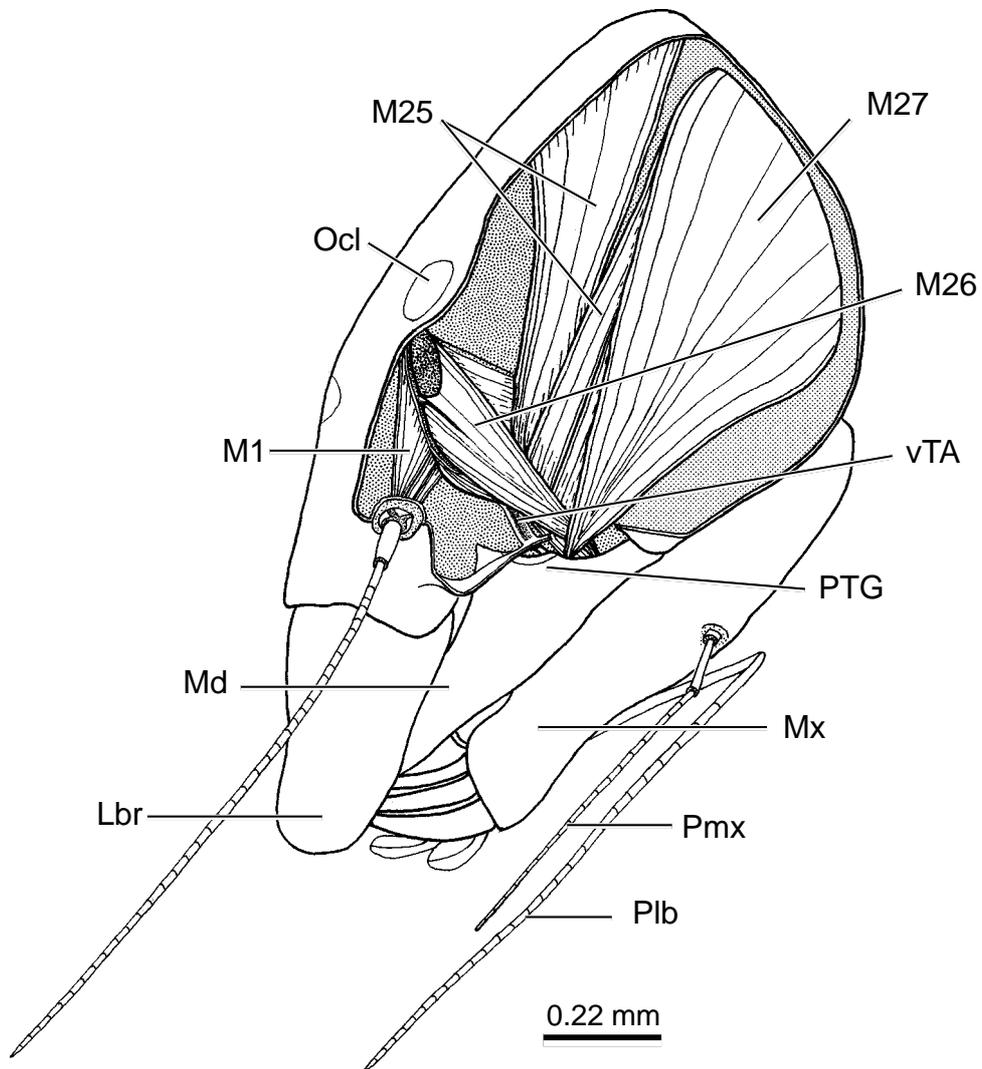


Abb. 53: *A. perscitus*, aufgeschnittener Kopf und Mandibel in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

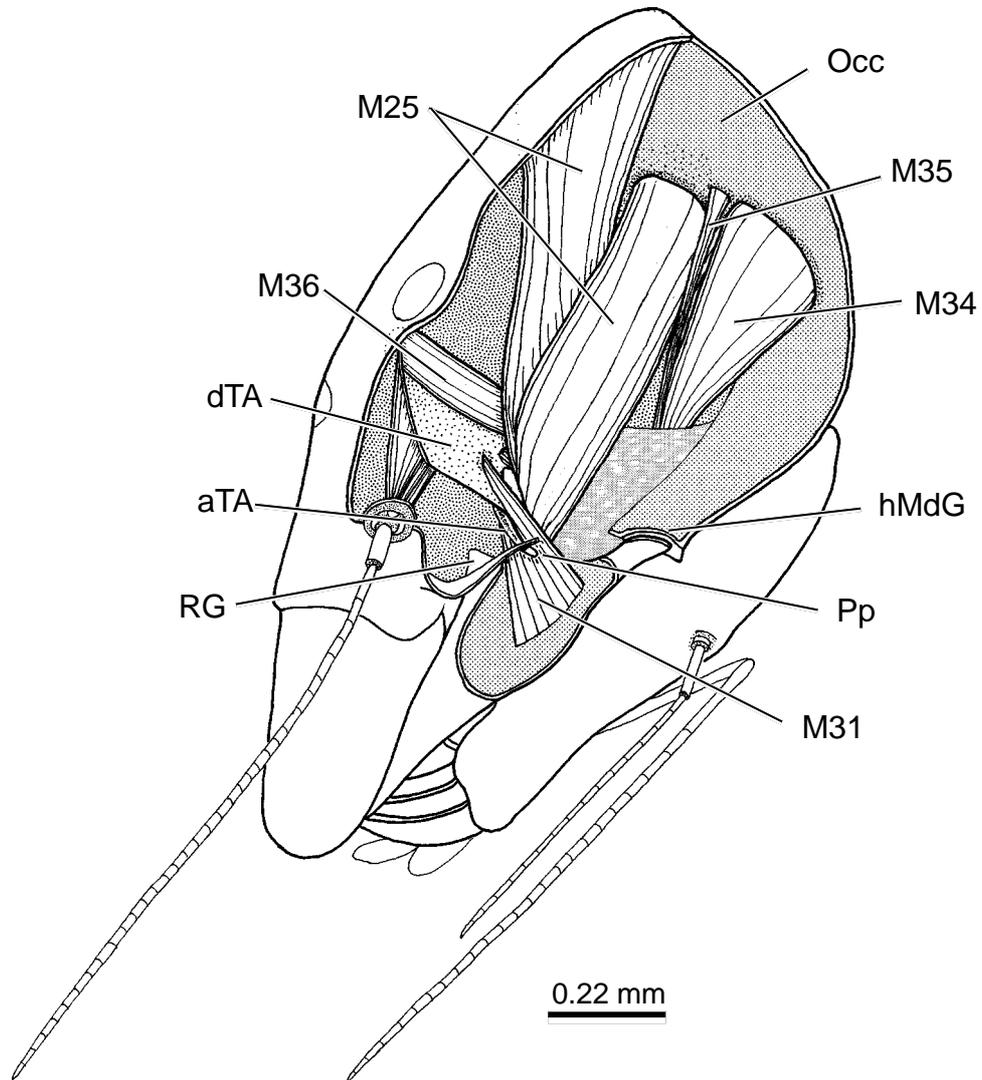


Abb. 54: *A. perscitus*, aufgeschnittener Kopf und Mandibel in Lateralansicht mit Blick auf die Mandibelmuskulatur und den vorderen Tentorialarm. Zeichnung nach Präparat.

Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi*

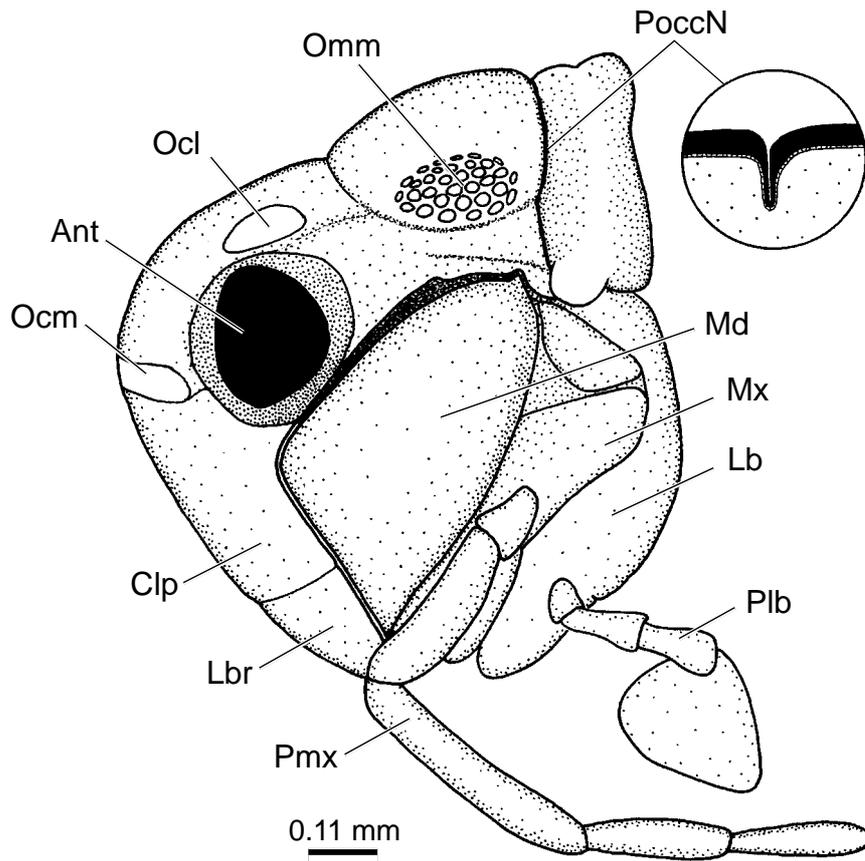


Abb. 55: *Tricholepidion gertschi*, Kopf von lateral, Antenne exartikuliert.

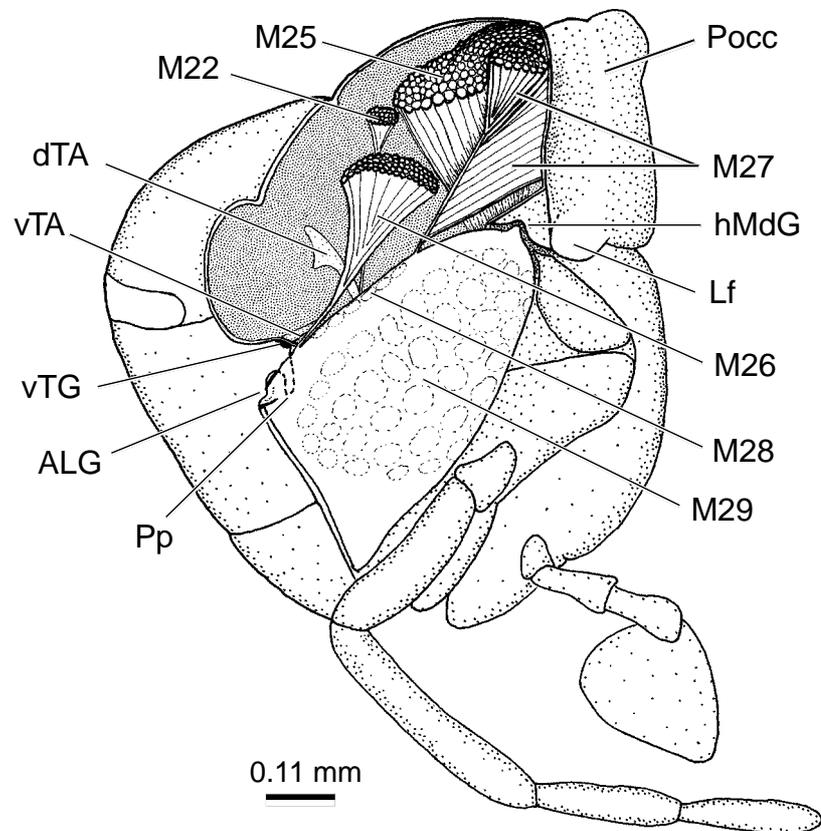


Abb. 56: *T. gertschi*, Kopf von lateral, Kopfseite zur Demonstration der Mandibelmuskeln entfernt

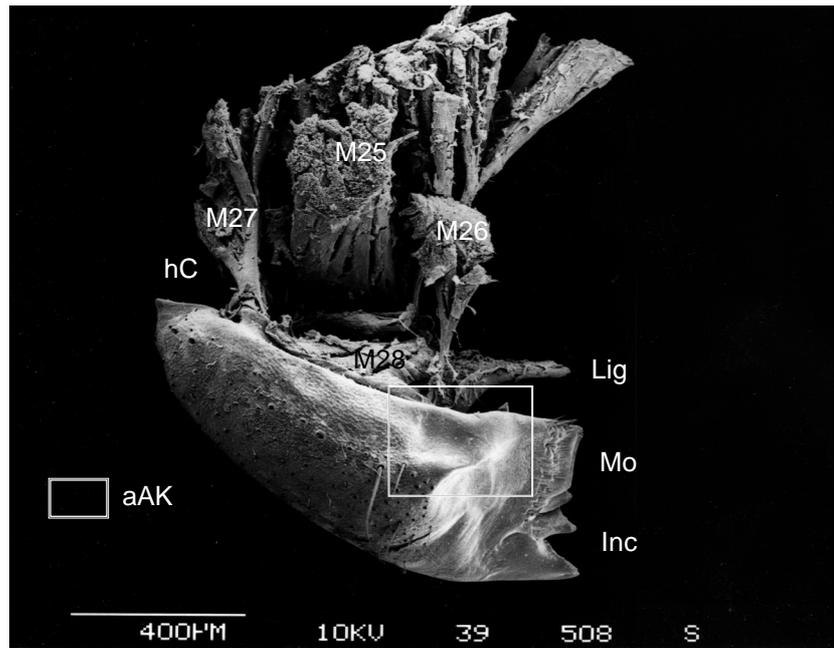


Abb.57: *T. gertschi*,
rechte Mandibel von
anterior, REM.

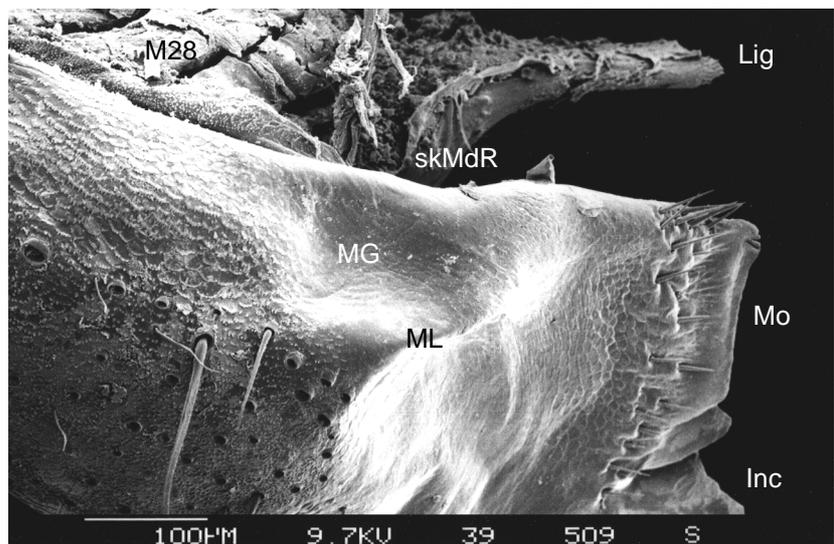


Abb.58: *T. gertschi*,
vorderer Gelenk-
komplex der Mandibel,
REM.

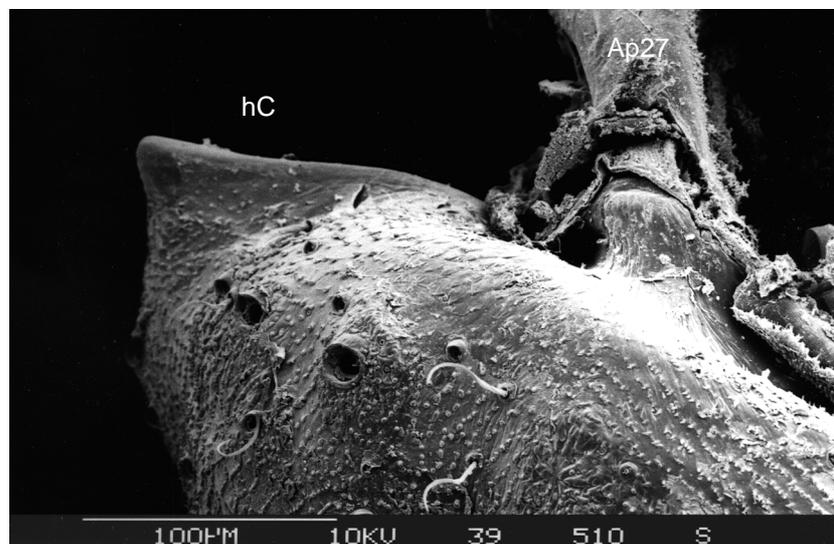


Abb.59: *T. gertschi*,
Gelenkwalze des
primären Mandibel-
gelenkes, REM.

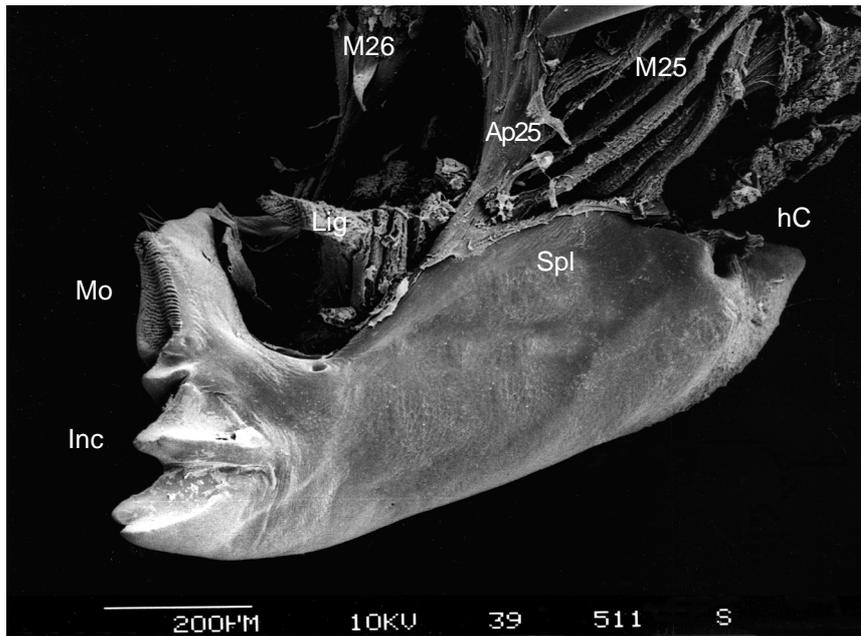


Abb. 60: *T. gertschi*, rechte Mandibel von posterior, REM.



Abb. 61: *T. gertschi*, Mola, REM.

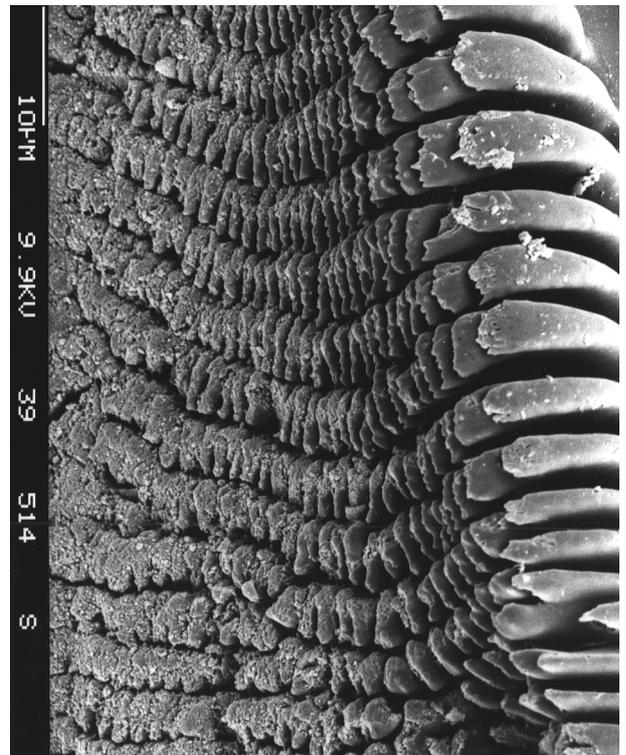


Abb. 62: *T. gertschi*, Molarfläche, REM.

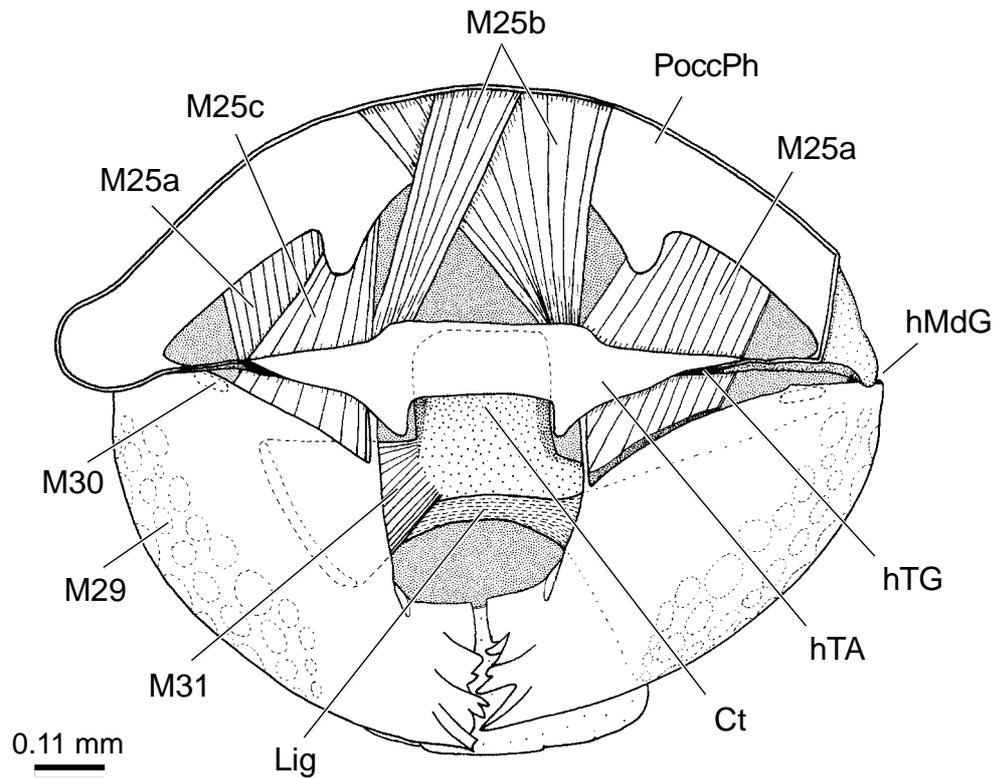


Abb.63: *T. gertschi*, Kopf von posterior. Labium, Maxille, Hypopharynx samt hinterer Kopfregion zur Darstellung der Mandibeln und des Tentorium entfernt. Zeichnung nach Präparat.

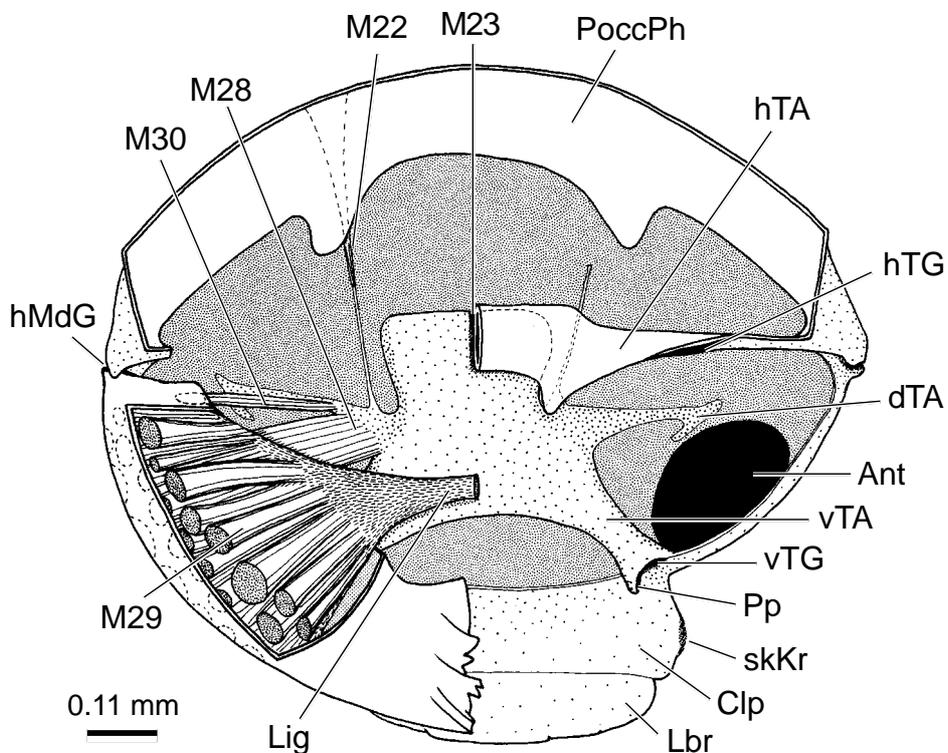


Abb.64: *T. gertschi*, Kopf von posterior. Hintere Kopfregion sowie Labium, Maxille, Hypopharynx und rechte Mandibel zur Darstellung des Tentorium und des vorderen Gelenkkomplex der Mandibel entfernt. Zeichnung nach Präparat.

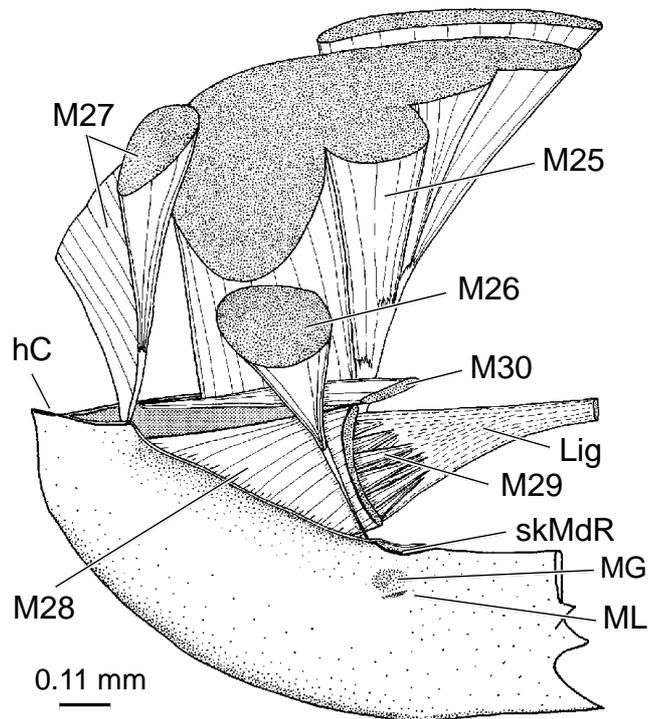


Abb. 65: *T. gertschi*, rechte Mandibel mit Muskulatur von anterior.
Zeichnung nach Präparat.



Abb. 66: *Lepisma saccharinum*,
Kopf von lateral. REM.

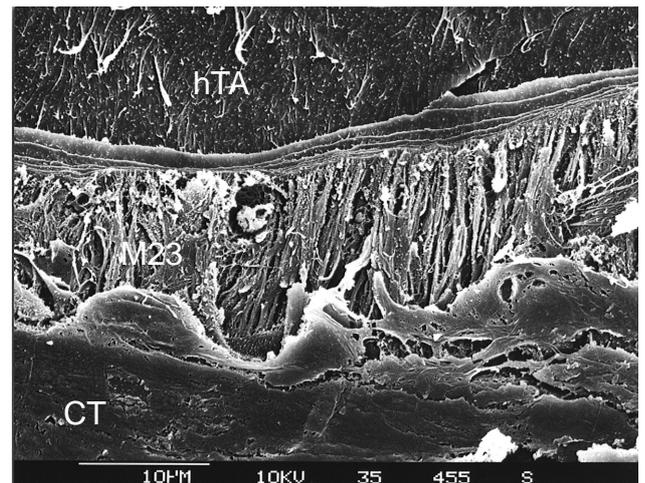


Abb. 67: *Lepisma saccharinum*,
M. intertentorialis (M23). REM.

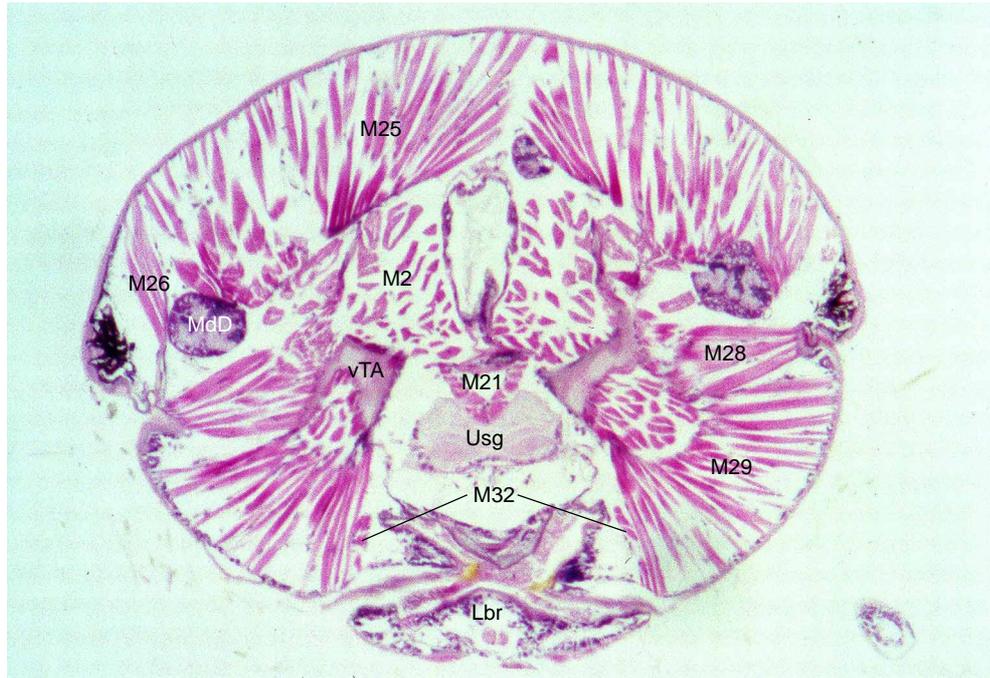


Abb. 68: *Lepisma saccharinum*, Kopfquerschnitt auf Augenhöhe.

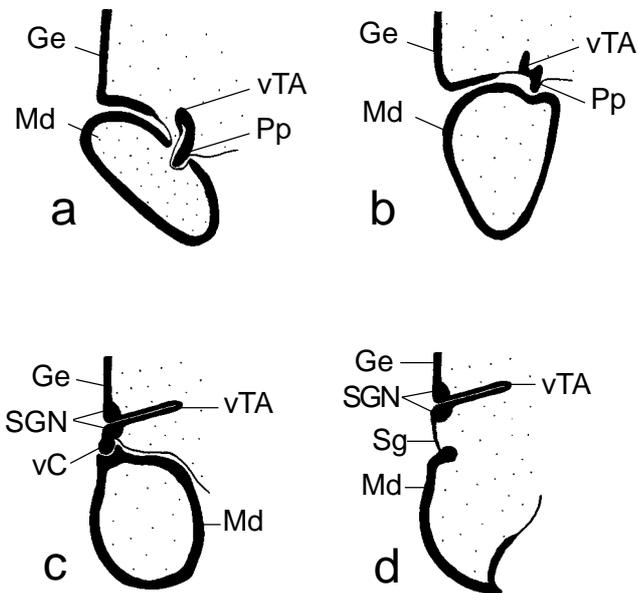
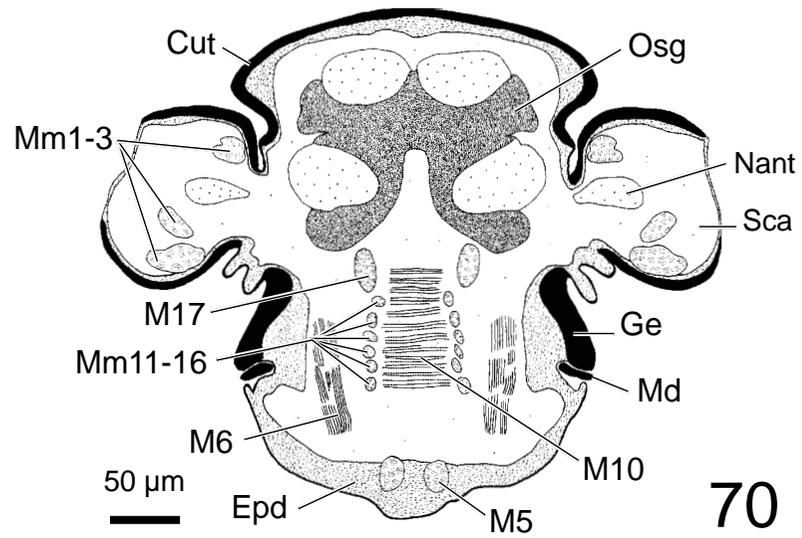
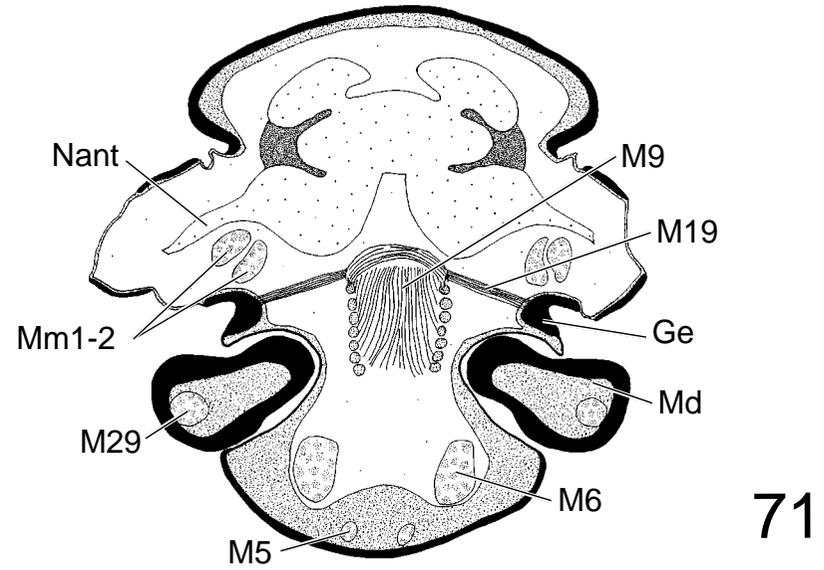


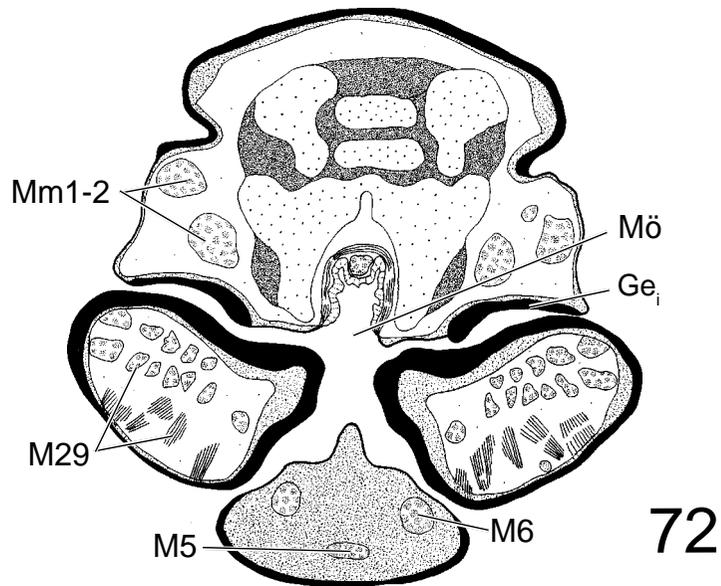
Abb. 69: Die Entstehung des vorderen Mandibelcondylus und der Subgenalnaht bei den Dicondylia: Schematisierte Querschnitte durch die rechte Mandibel und Cranium bei a.) Zygentoma (*Tricholepidion gertschi*) b.) Ephemeroptera (*Siphonurus croaticus*) c.) Metapterygota (*Acheta domesticus*) d.) Querschnitt auf halber Höhe zwischen vorderem und hinterem Mandibelgelenk zur Veranschaulichung der Subgena bei den Metapterygota (*Acheta domesticus*). Weitere Erläuterungen siehe Text.



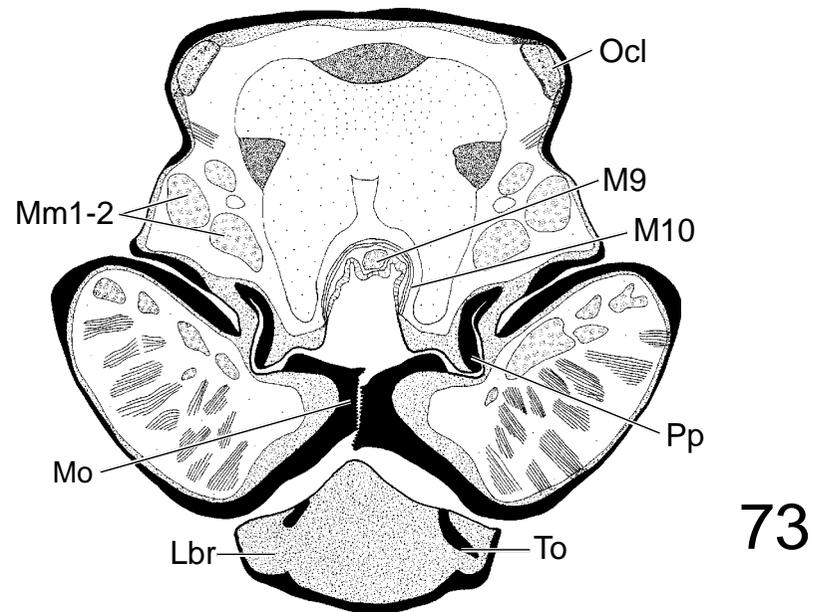
70



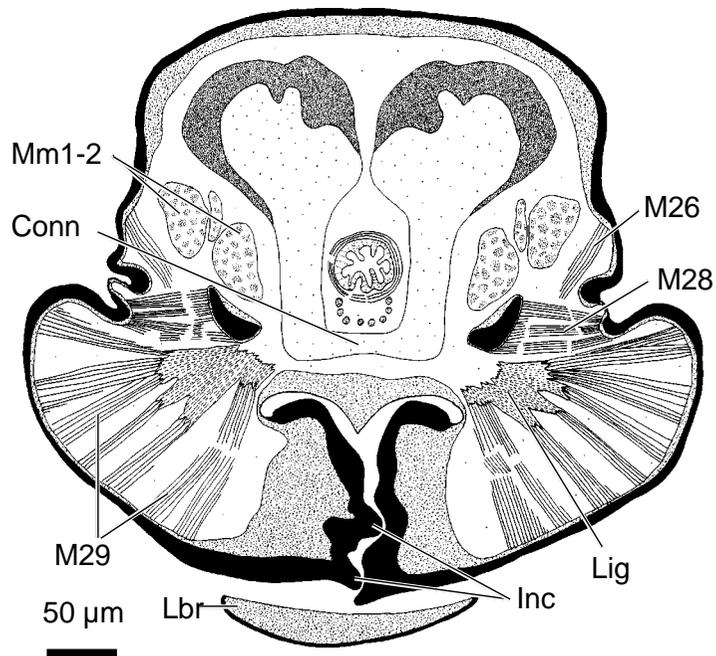
71



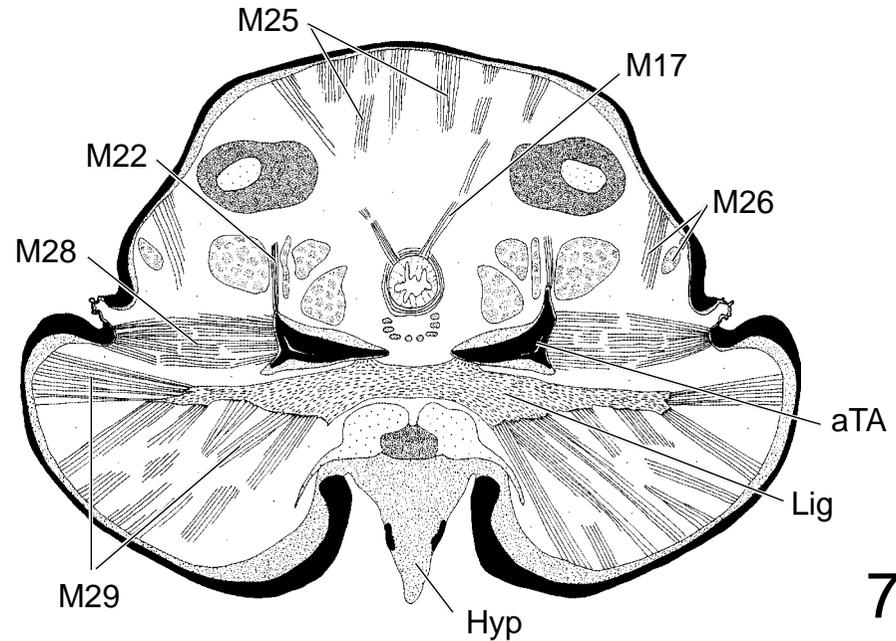
72



73



74



75

Abb. 70-75: *Tricholepidion gertschi*, Kopfquerschnitte von anterior nach posterior 70) auf der Höhe des vorderen Teiles des anterioren Artikulationskomplexes 71) auf Antennenhöhe 72) auf Höhe der morphologischen Mundöffnung 73) auf Höhe des hinteren Teiles des anterioren Artikulationskomplexes 74) auf Höhe der Incisivi 75) auf Höhe des ventralen Mandibelligamentes

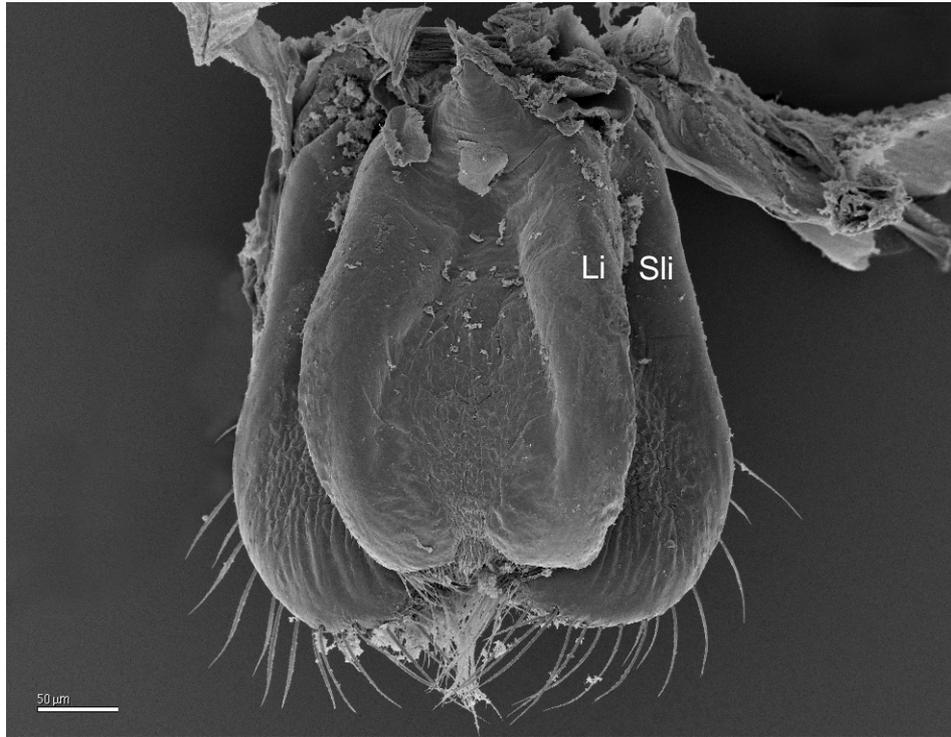


Abb. 76: *O. wakefieldi*, Hypopharynx von aboral. REM.

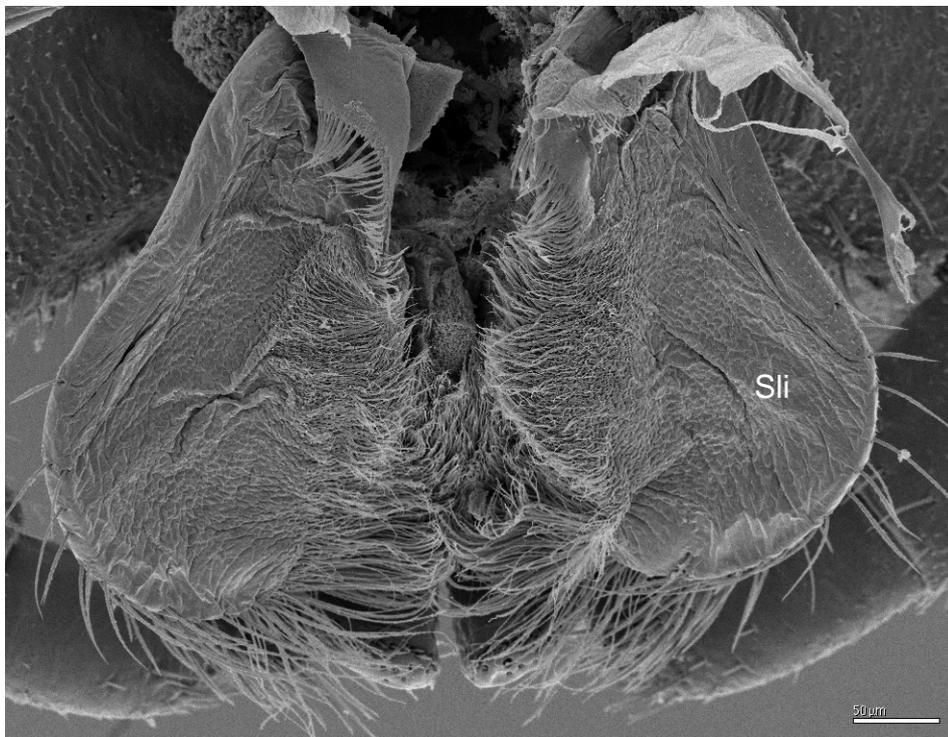


Abb. 77: *O. wakefieldi*, Hypopharynx von adoral. REM.

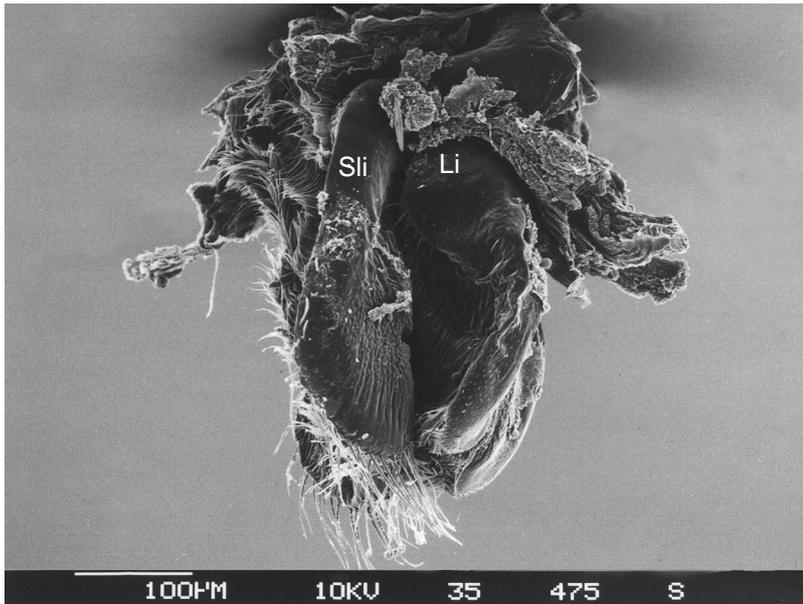


Abb. 78: *O. wakefieldi*, Hypopharynx von lateral, REM.

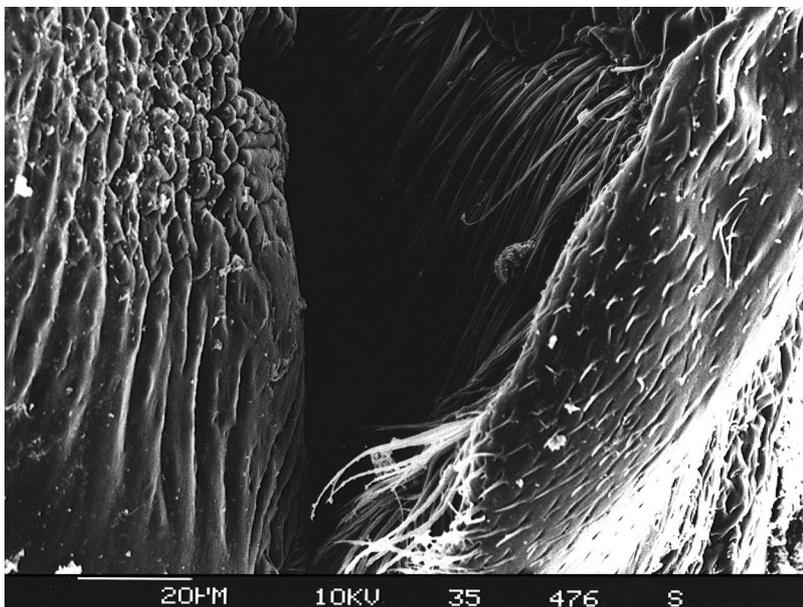


Abb. 79: *O. wakefieldi*, Lingua, Haarreusen der adoralen Seite, REM.

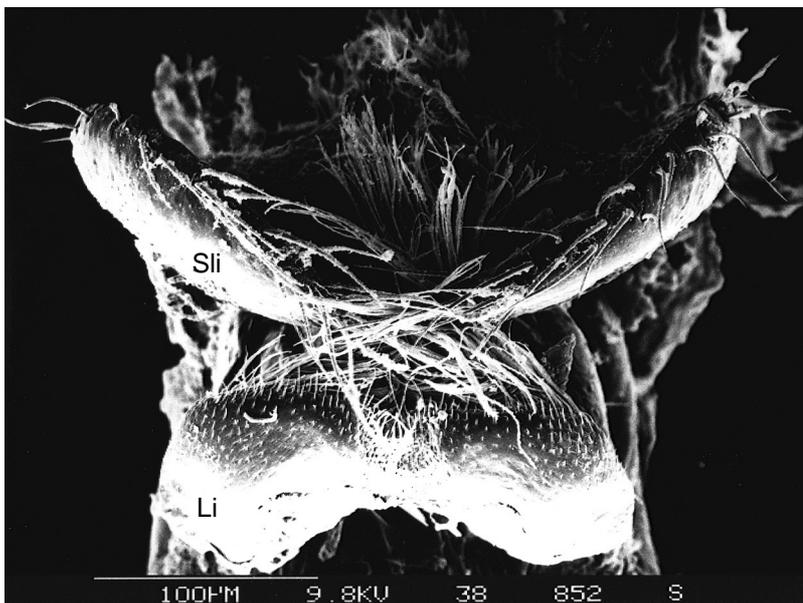


Abb. 80: *O. wakefieldi*, Hypopharynx von ventral, REM.

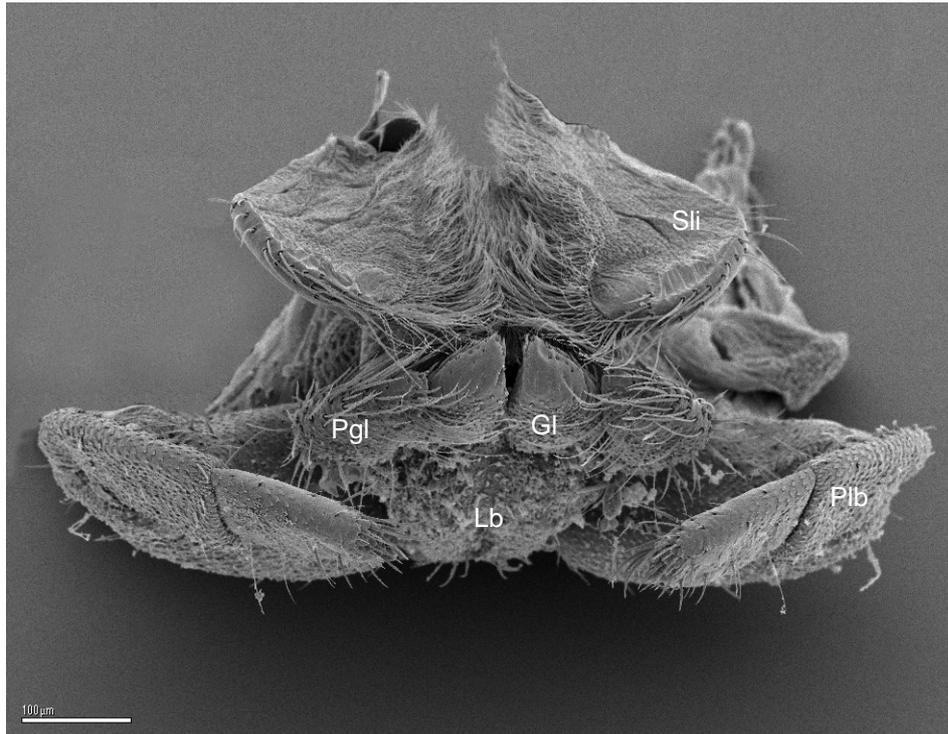


Abb.81: *O. wakefieldi*, Hypopharynx und Labium von ventral, REM.

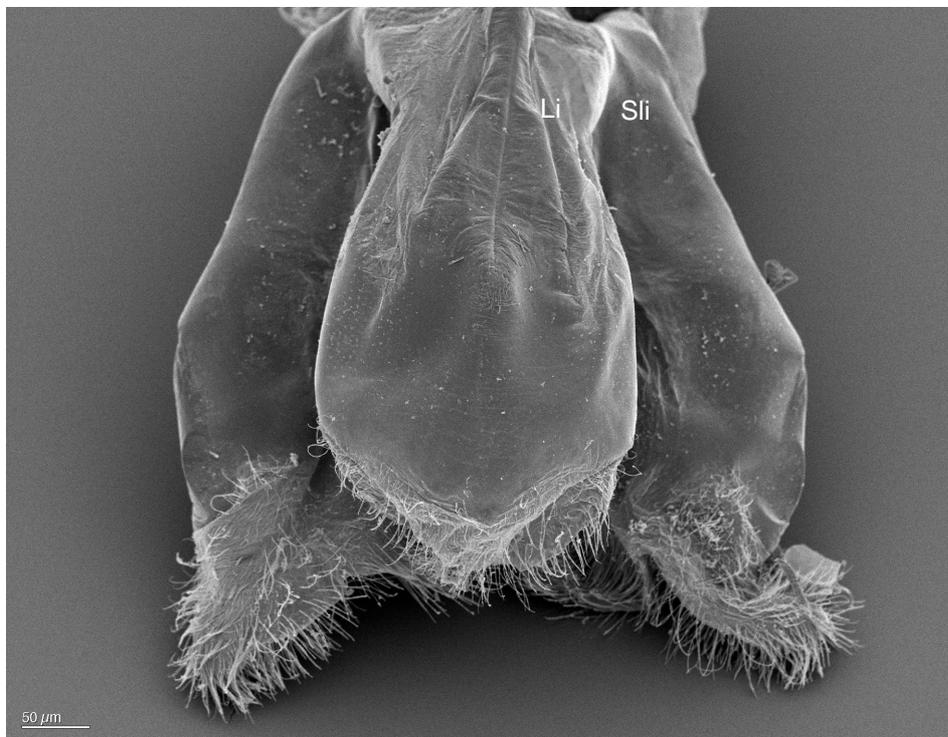


Abb.82: *Nesameletus* sp., Hypopharynx von aboral, REM.



Abb. 83: *O. wakefieldi*, proximaler medianer Reusenbesatz auf der adoralen Seite der Superlinguae



Abb. 84: *O. wakefieldi*, Parasagittalschnitt mit Darstellung des intrahypopharyngealen Arbeitsraumes

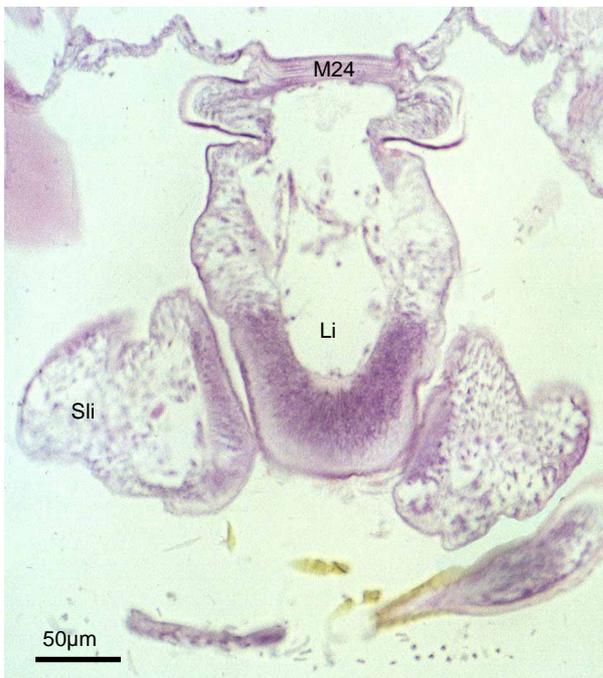


Abb. 85: *O. wakefieldi*, Querschnitt durch den Hypopharynx

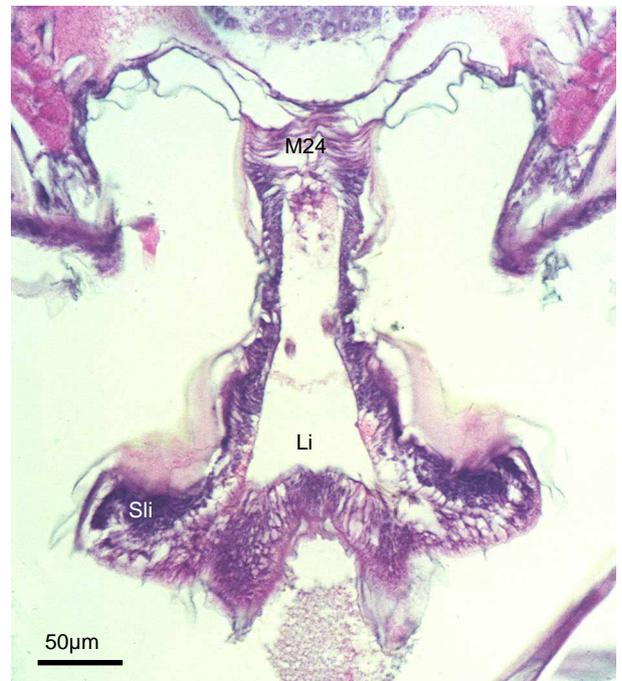


Abb. 86: *Nesameletus* sp., Querschnitt durch den Hypopharynx

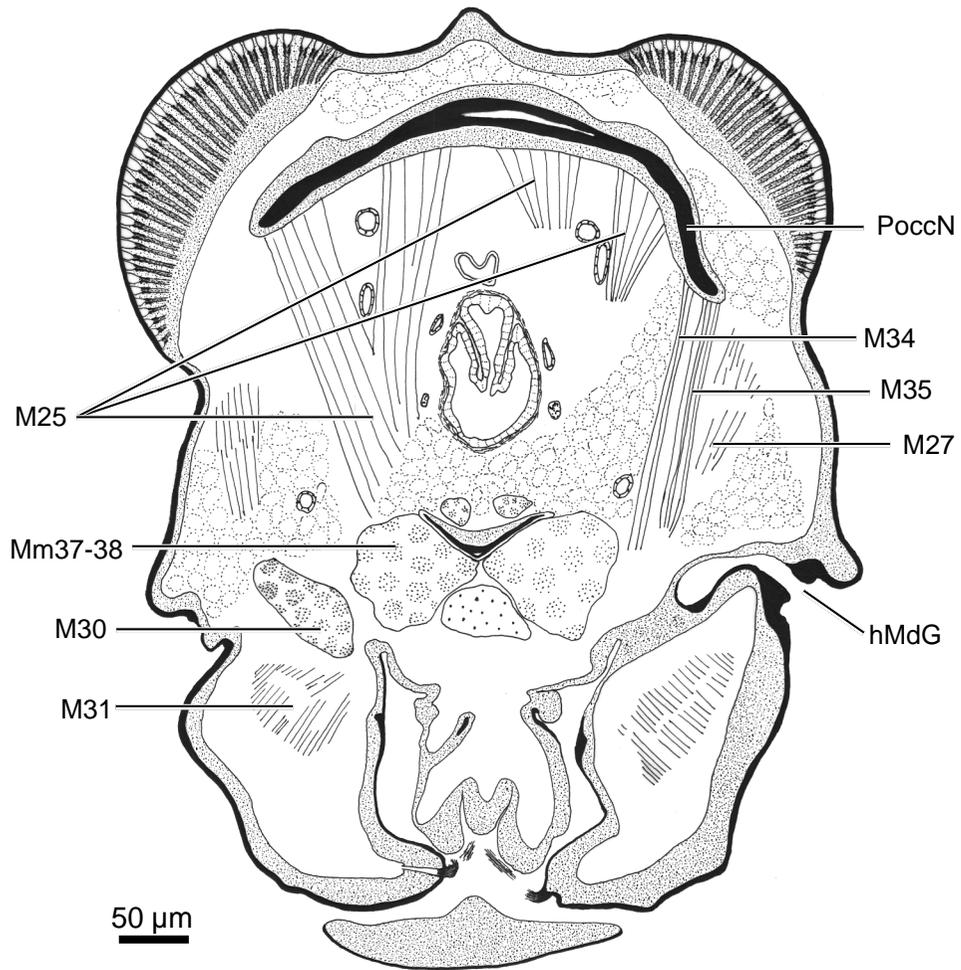


Abb. 87: *O. wakefieldi*, Kopfquerschnitt auf der Höhe des hinteren Mandibelgelenkes

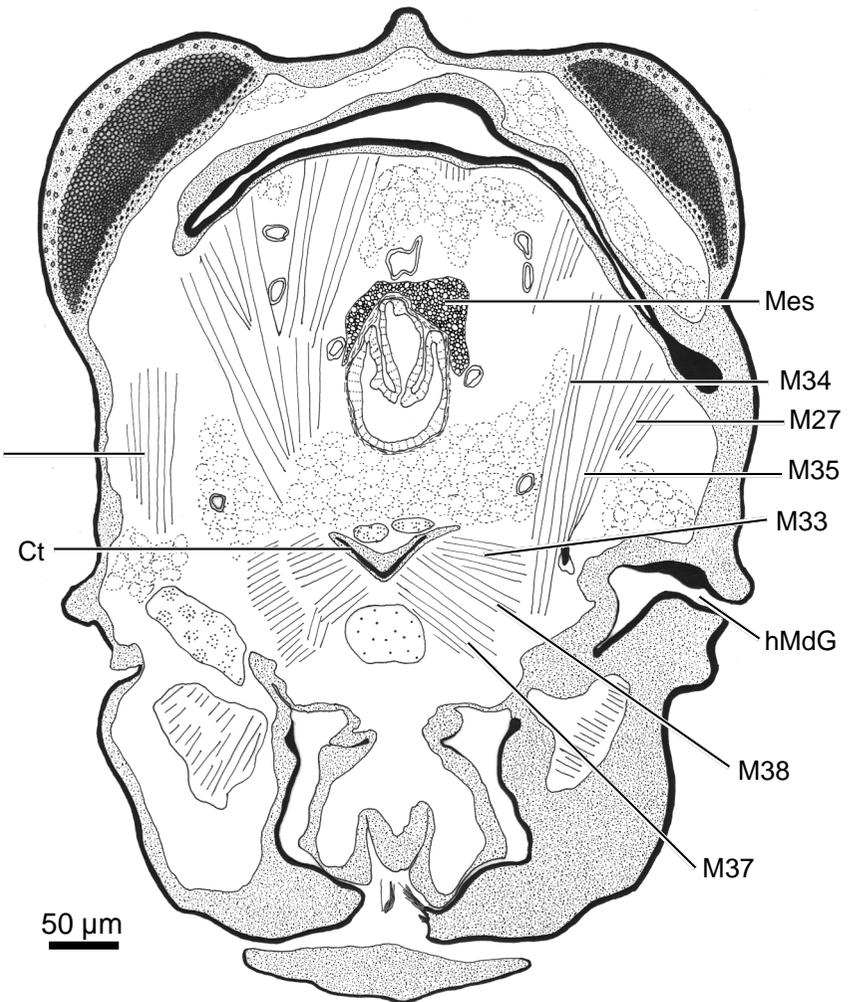


Abb. 88: *O. wakefieldi*, Kopfquerschnitt auf der Höhe der Superlinguae

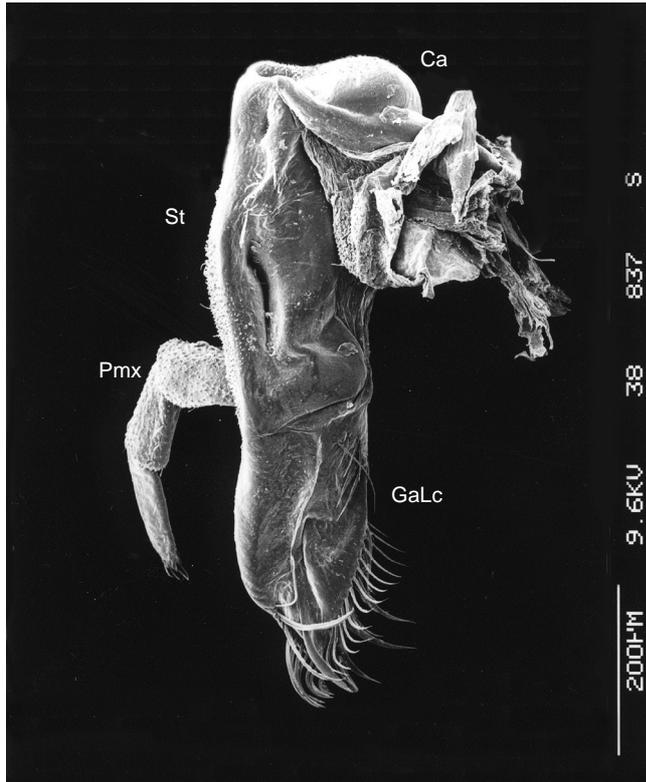


Abb. 89: *O. wakefieldi*, linke Maxille von aboral, REM.

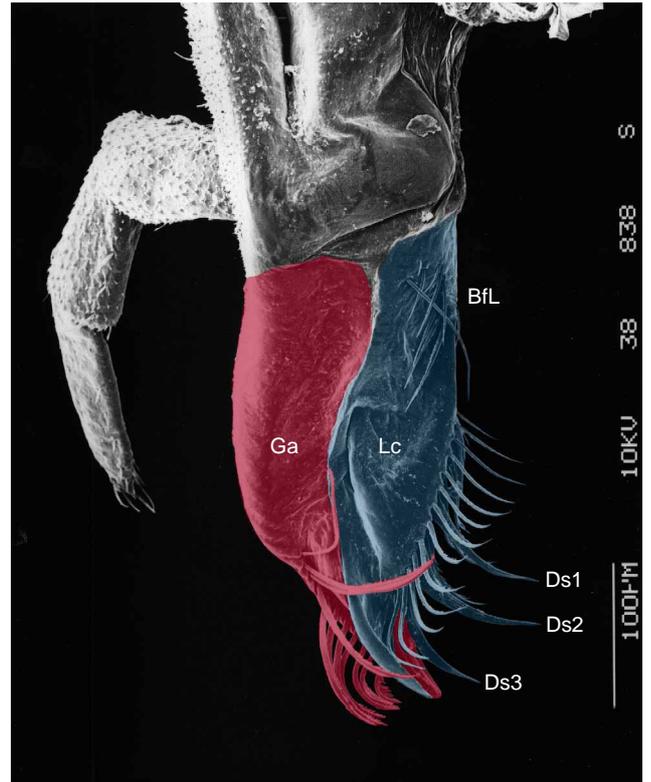


Abb.90: *O. wakefieldi*, linke Maxillenlade von aboral. Anteil der Galea rot, Anteil der Lacinia blau koloriert. REM.

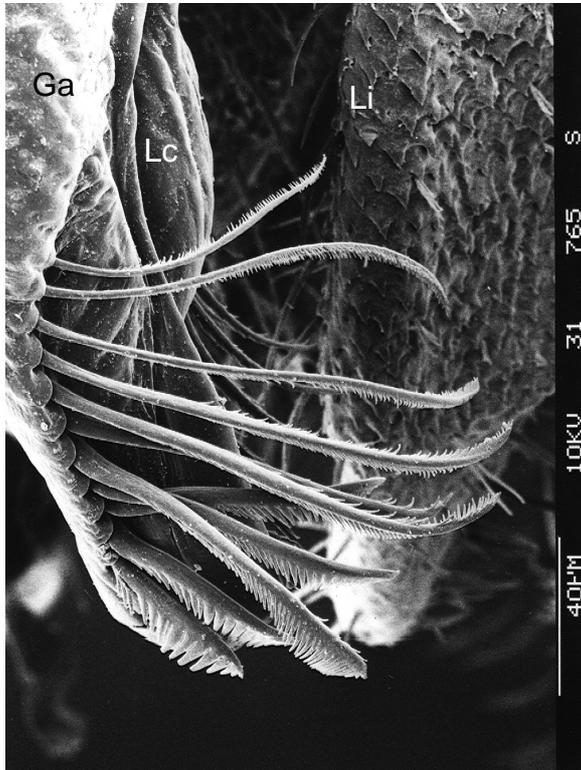


Abb.91: *O. wakefieldi*, Apex der linken Maxille und Hypopharynx von posterolateral. REM.

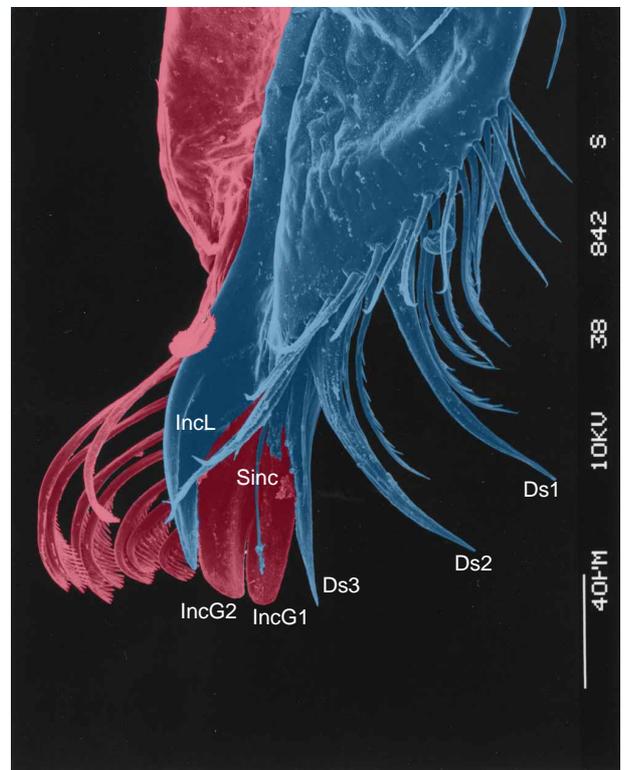


Abb.92: *O. wakefieldi*, Apex der linken Maxille von posteromedial. Anteil der Galea rot, Anteil der Lacinia blau koloriert. REM.

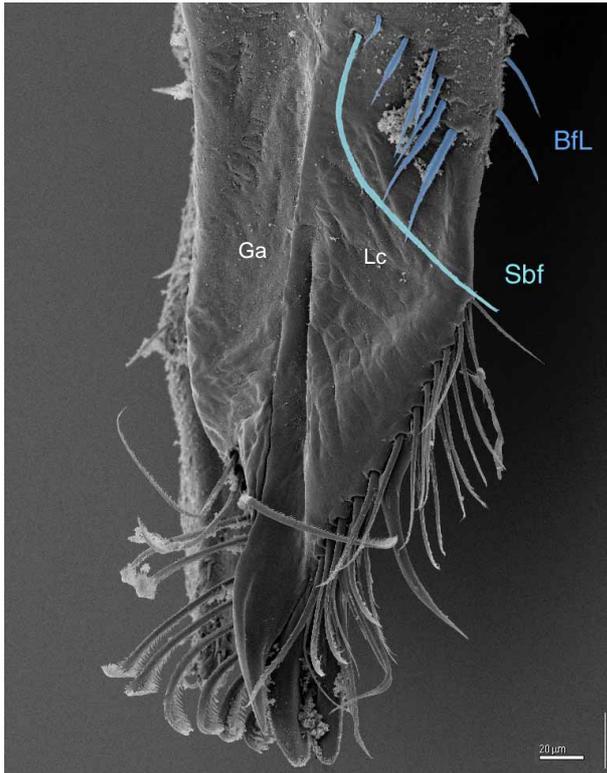


Abb.93: *O. wakefieldi*, Apex der linken Maxille von posteromedial. Borstenfeld koloriert. REM.



Abb.94: *O. wakefieldi*, linke Maxille von adoral. REM.

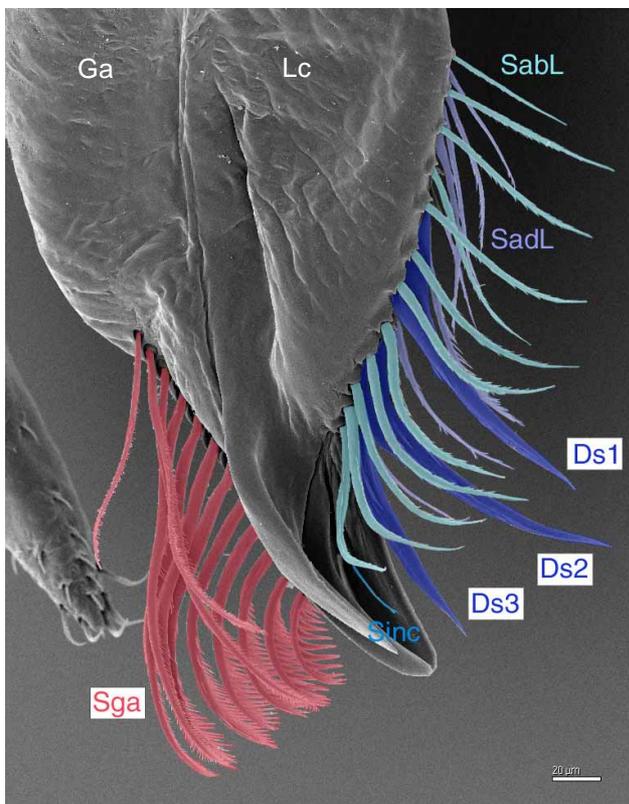


Abb.95: *O. wakefieldi*, Apex der linken Maxille von aboral. Haarreihen koloriert. REM.

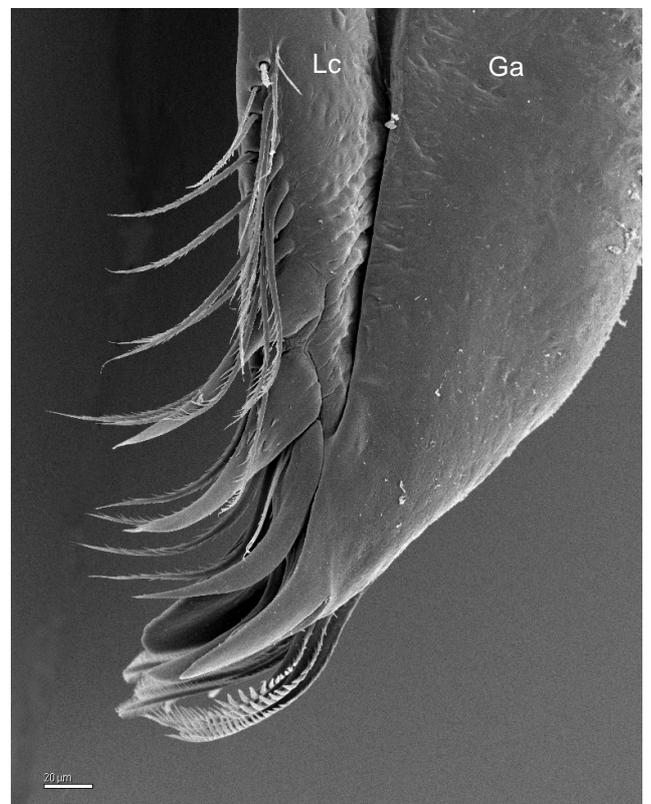


Abb.96: *O. wakefieldi*, Apex der linken Maxille mit adoraler Haarreihe und Dentisetae der Lacinia. Ansicht von adoral. REM.

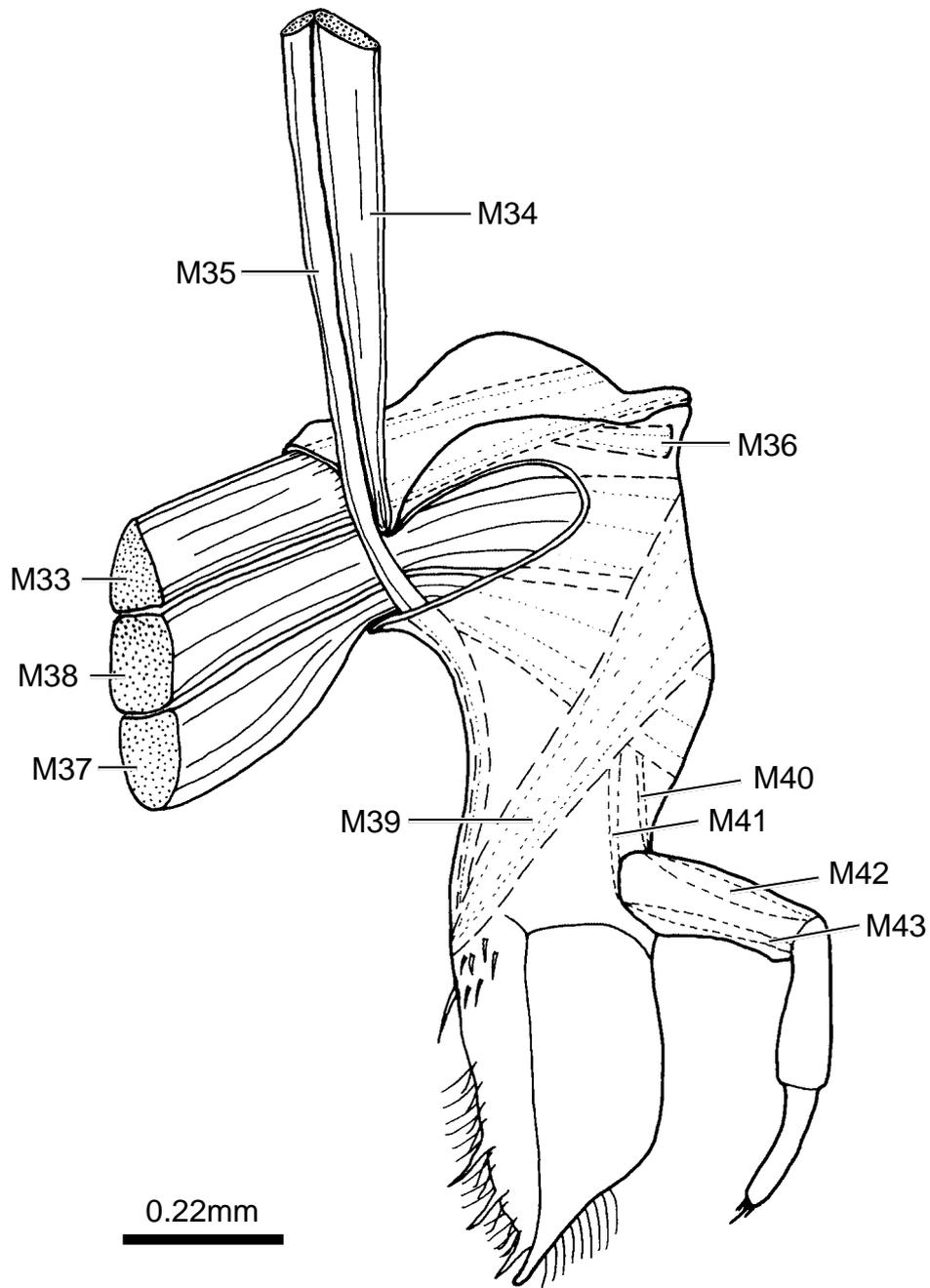


Abb.97: *O. wakefieldi*, linke Maxille von adoral. Zeichnung kombiniert nach Präparat und Schnittbild.

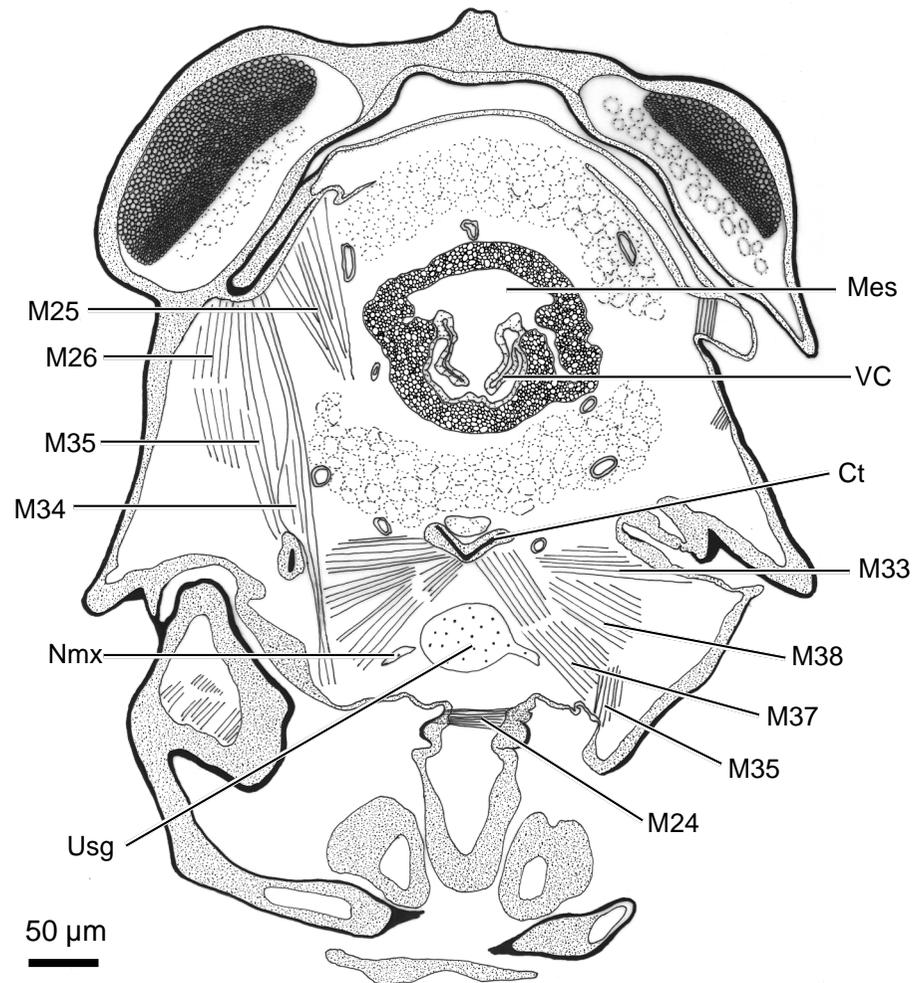


Abb. 98: *O. wakefieldi*, Kopfquerschnitt auf der Höhe der Lingua

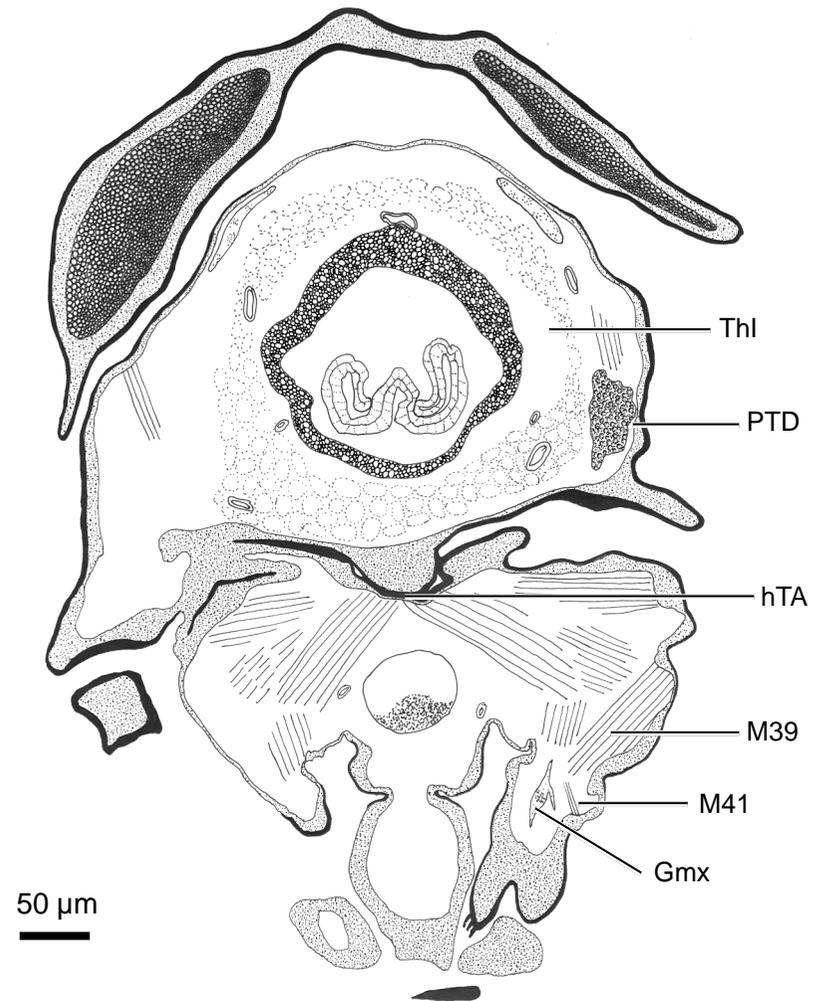


Abb. 99: *O. wakefieldi*, 1. Kopfquerschnitt auf der Höhe der Maxillen

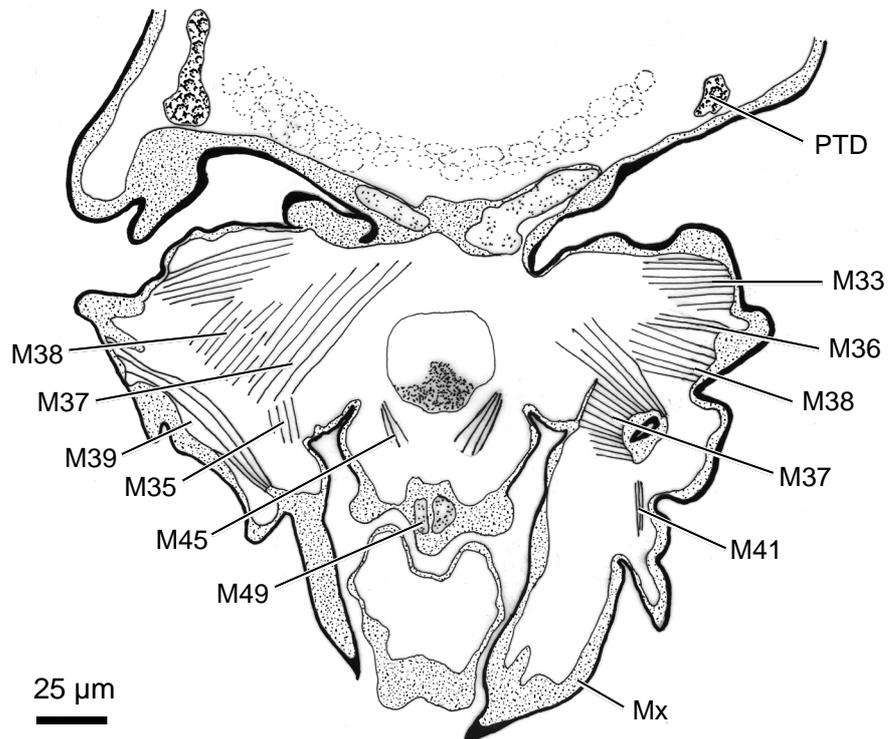


Abb. 100: *O. wakefieldi*, 2. Kopfquerschnitt auf der Höhe der Maxillen

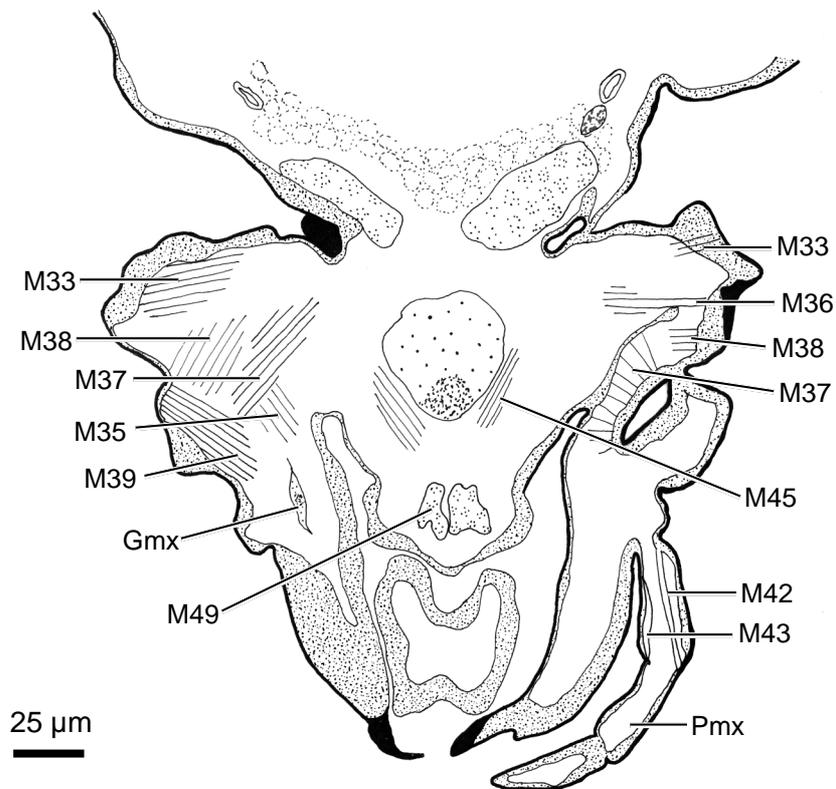


Abb. 101: *O. wakefieldi*, 3. Kopfquerschnitt auf der Höhe der Maxillen

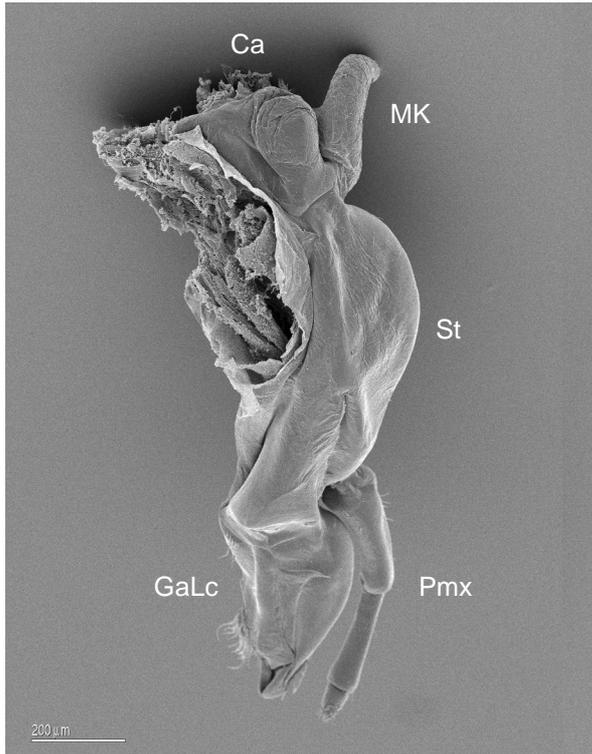


Abb.102: *Nesameletus* sp., rechte Maxille von aboral. REM.

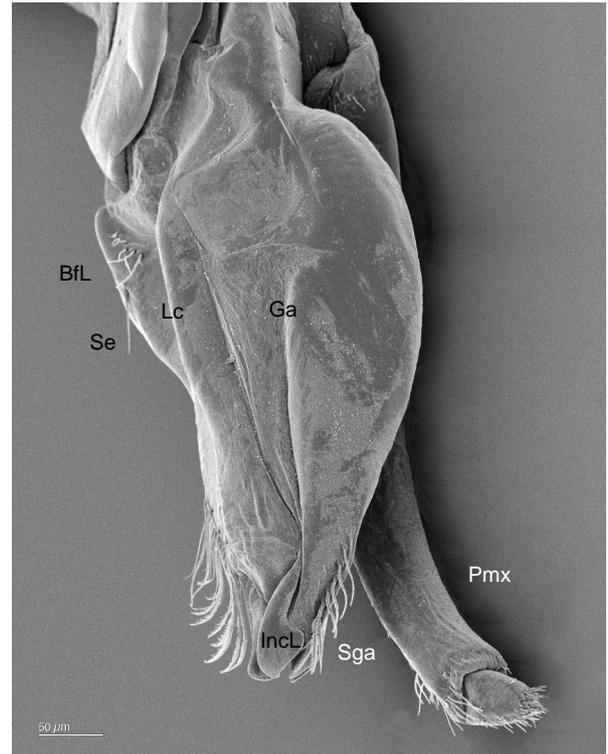


Abb.103: *Nesameletus* sp., Lade der rechten Maxille von aboral. REM.

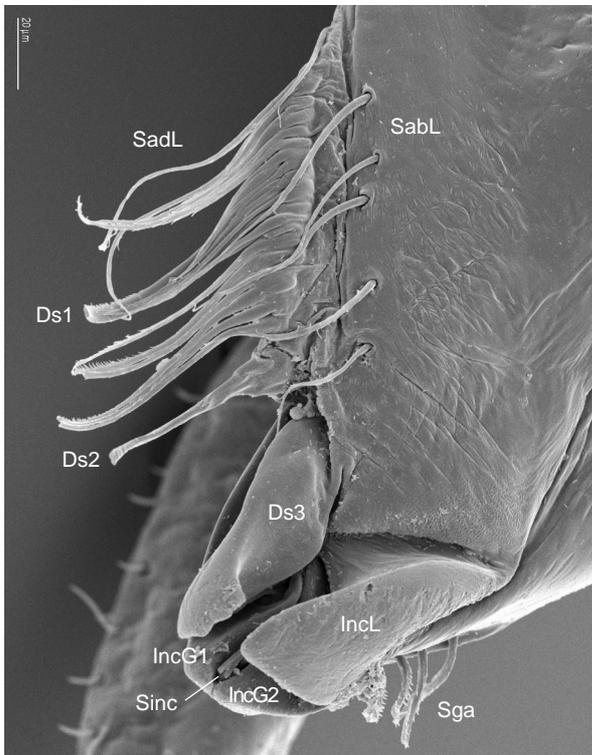


Abb.104: *Nesameletus* sp., Apex der rechten Maxille von posteromedial. REM.

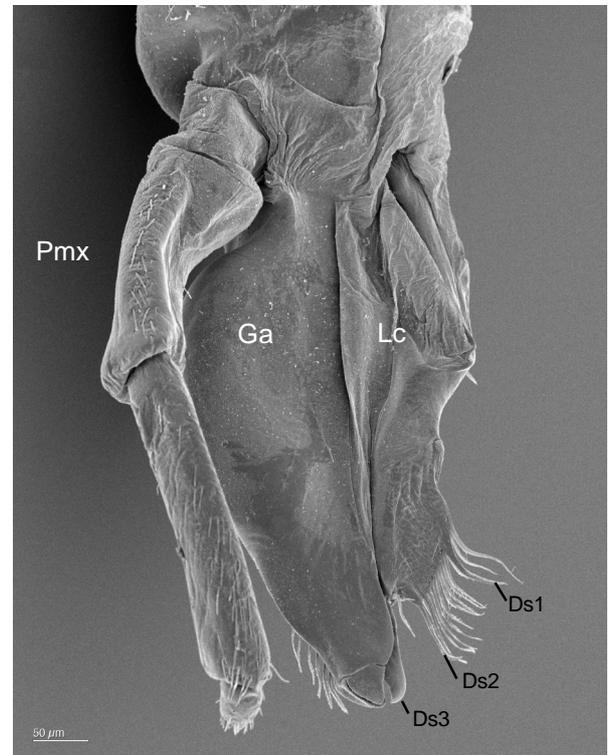


Abb.105: *Nesameletus* sp., Lade der rechten Maxille von adoral. REM.

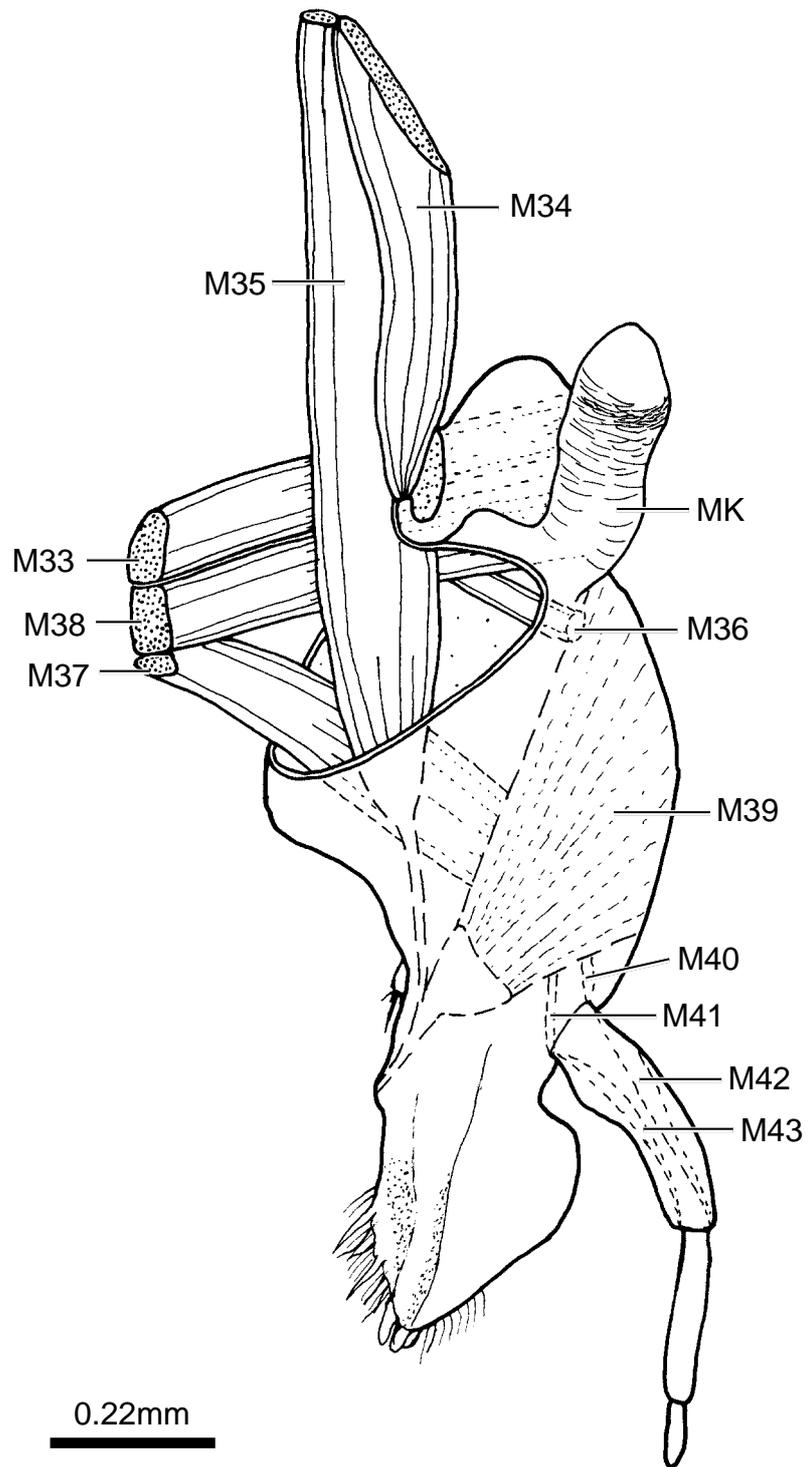


Abb.106: *Nesameletus* sp., linke Maxille von adoral. Zeichnung kombiniert nach Präparat und Schnittbild.



Abb.107: *O. wakefieldi*, Labium von aboral. REM.

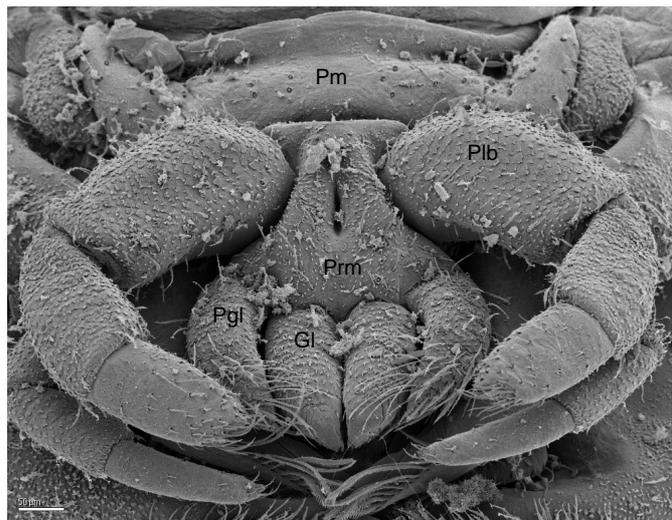


Abb.108: *O. wakefieldi*, Praementum von aboral. REM.

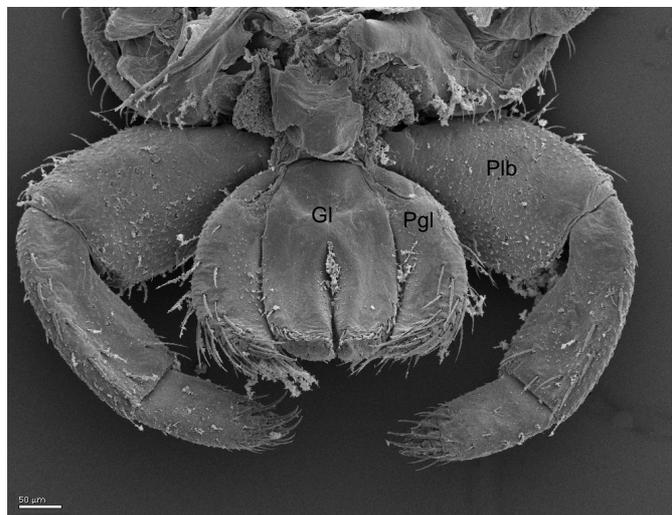


Abb.109: *O. wakefieldi*, Praementum von adoral. REM.

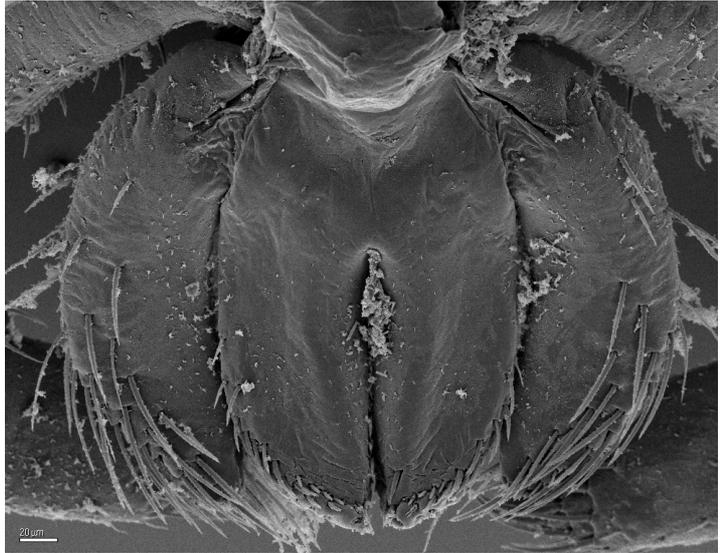


Abb.110: *O. wakefieldi*, Glossae und Paraglossae von aboral. REM.

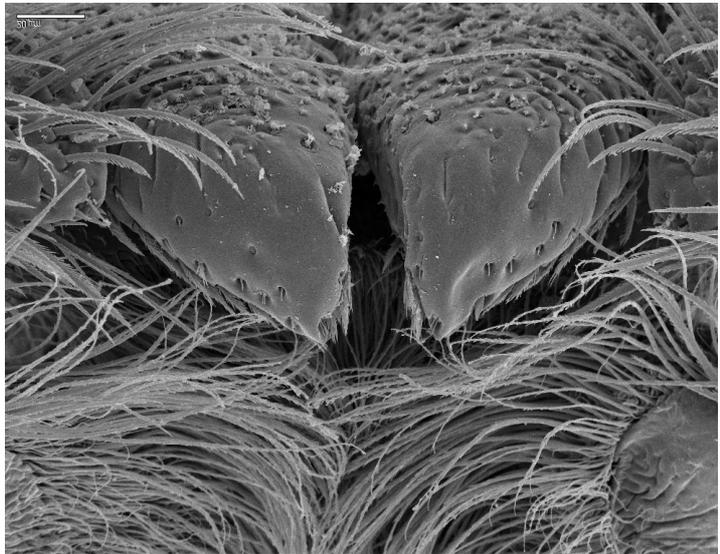


Abb.111: *O. wakefieldi*, Apex der Glossae von aboral. REM.

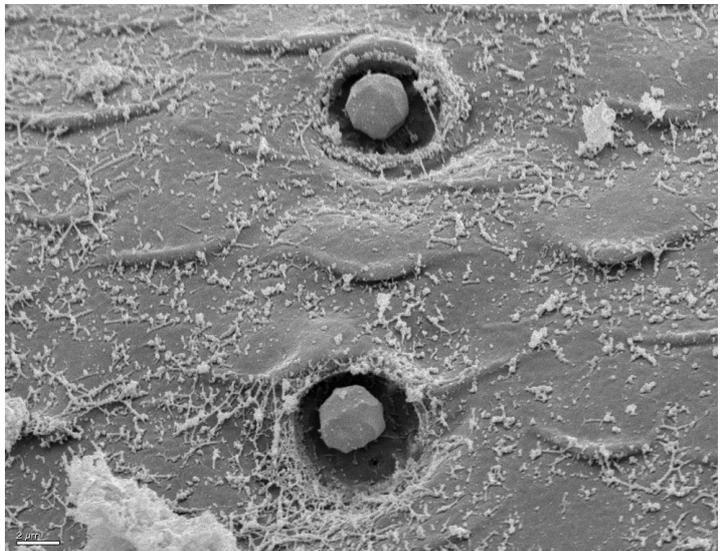


Abb.112: *O. wakefieldi*, Sensillen des Postmentum. REM.

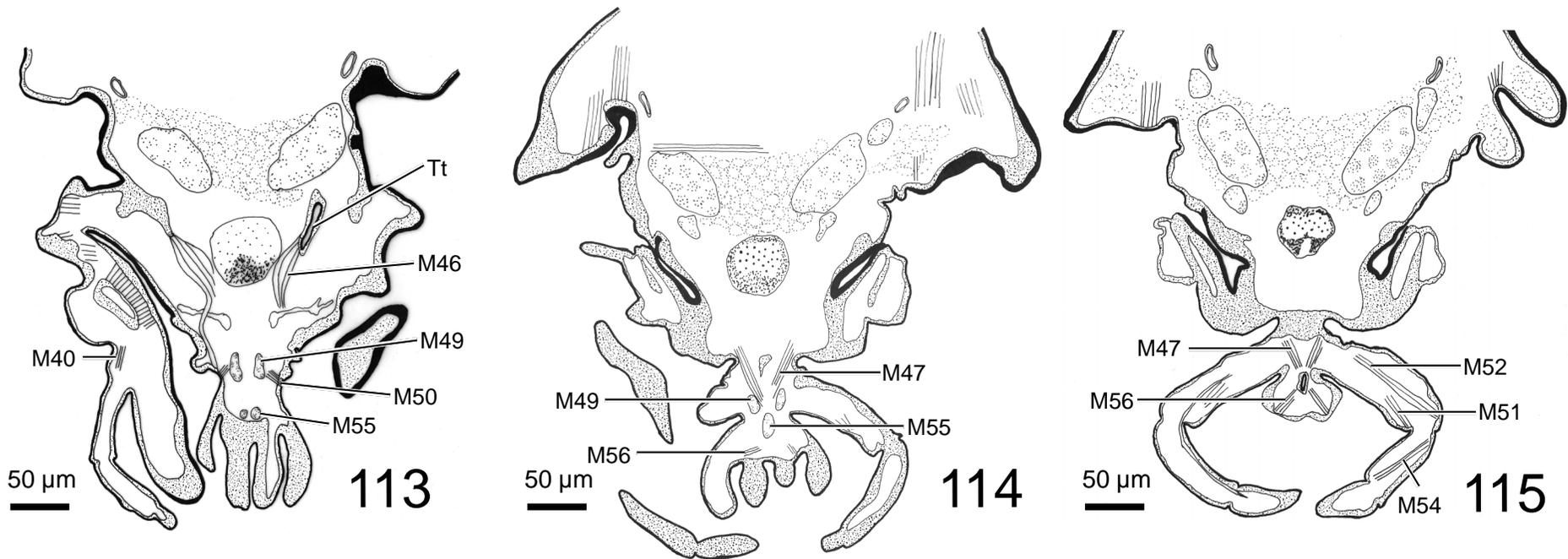


Abb. 113-115: *Oniscigaster wakefieldi*, Querschnitte von anterior nach posterior auf verschiedenen Ebenen des Labium.

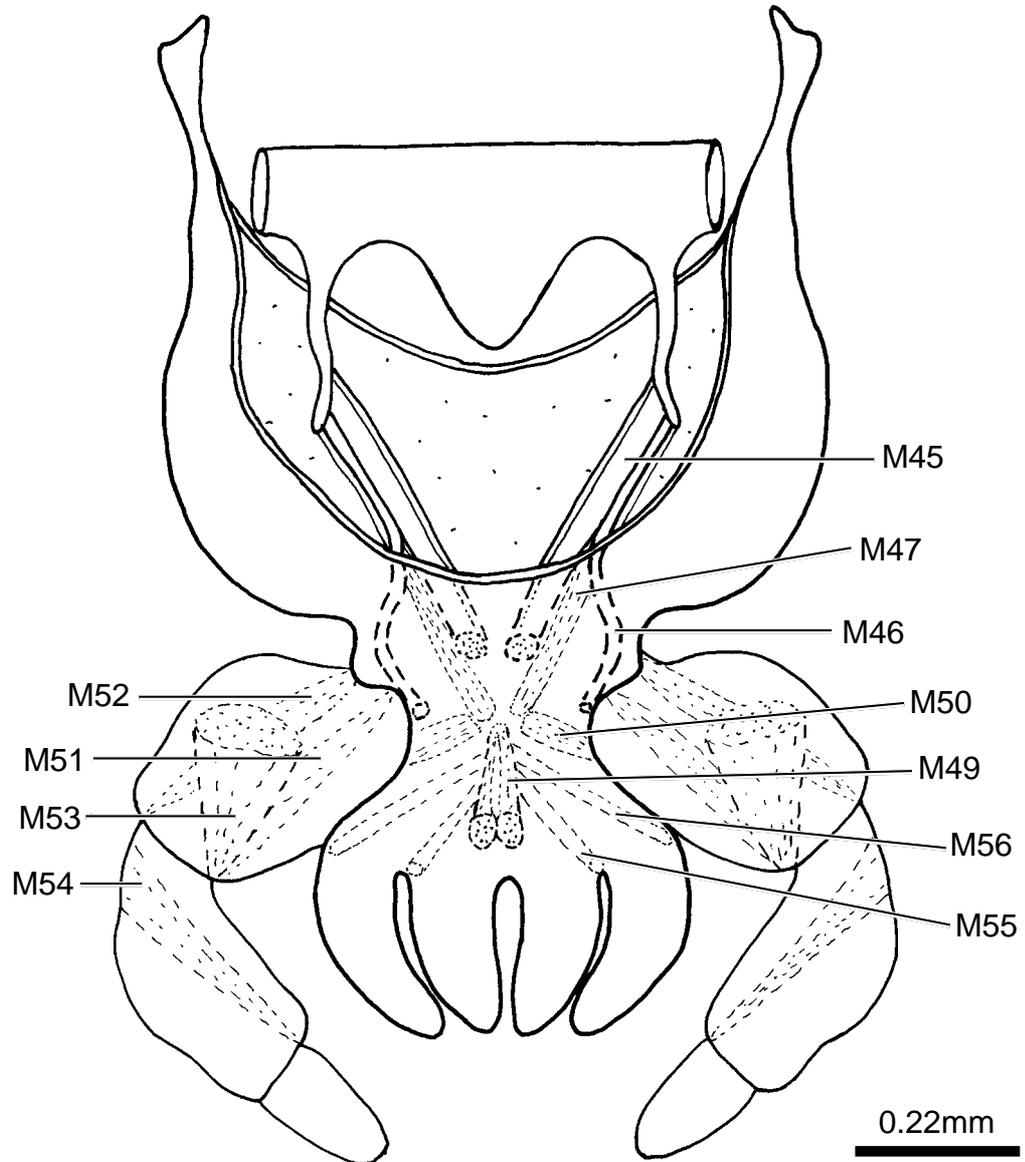


Abb.116: *O. wakefieldi*., Labium von adoral. Zeichnung kombiniert nach Präparat und Schnittbild.

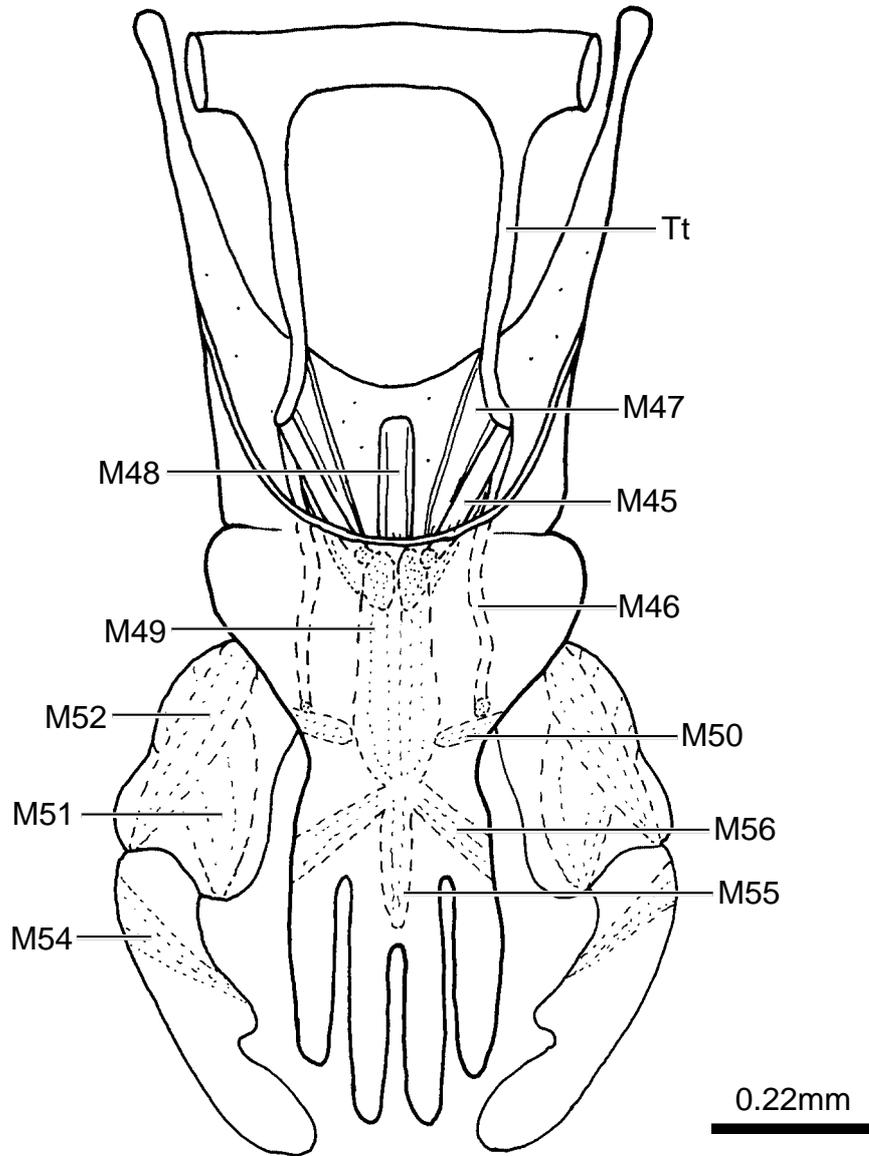


Abb.117: *Nesameletus* sp., Labium von adoral. Zeichnung kombiniert nach Präparat und Schnittbild.

Abb.118: *Nesameletus sp.*,
Labium von aboral. REM.

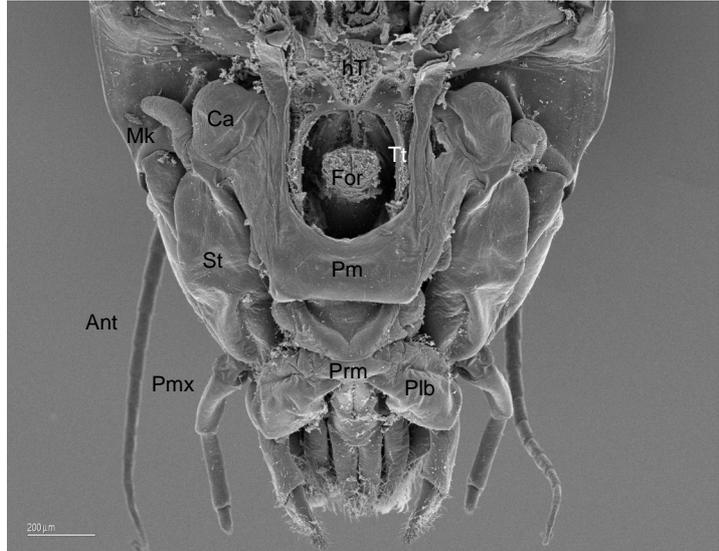


Abb.119: *Nesameletus sp.*,
Praementum von aboral. REM.

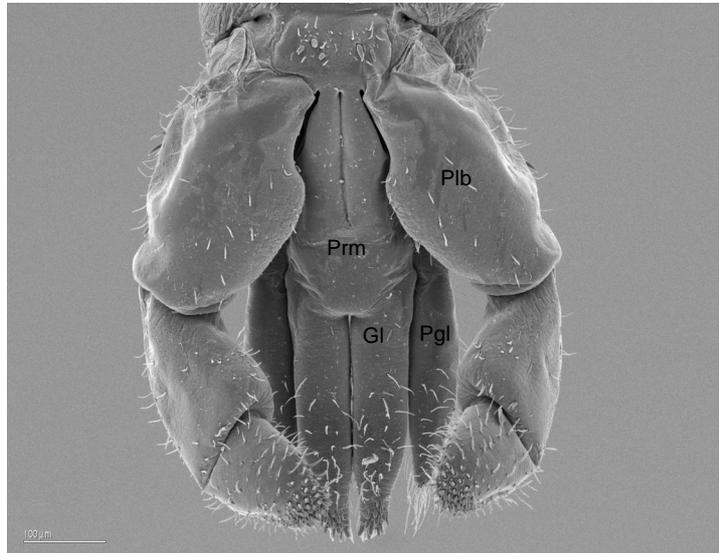
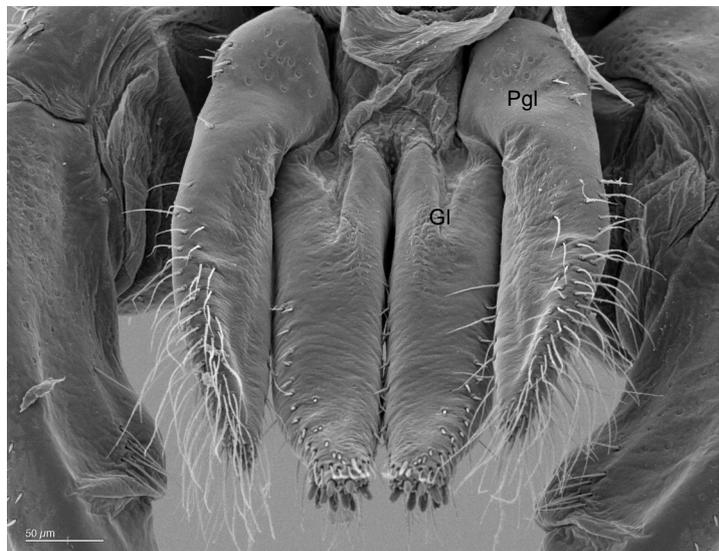


Abb.120: *Nesameletus sp.*, Glossae
und Paraglossae von adoral. REM.



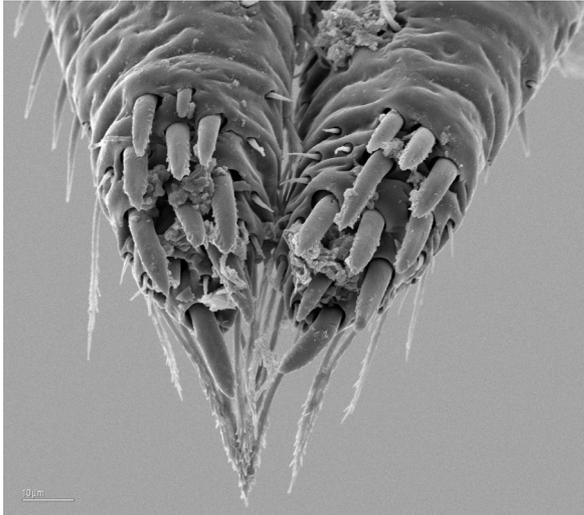


Abb.121: *Nesameletus sp.*, Apices der Glossae von aboral. REM.

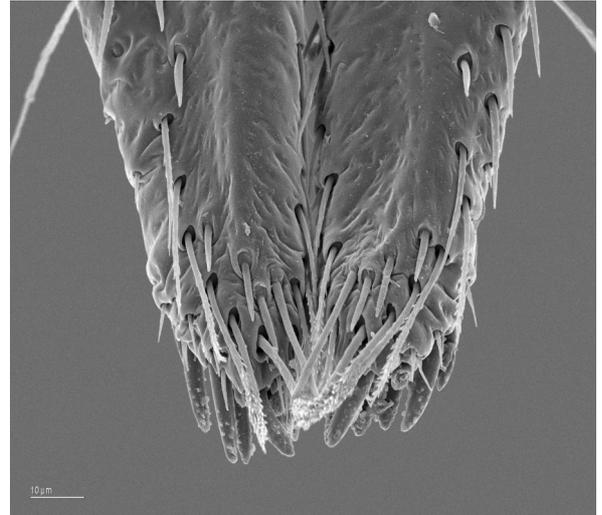


Abb.122: *Nesameletus sp.*, Apices der Glossae von adoral. REM.

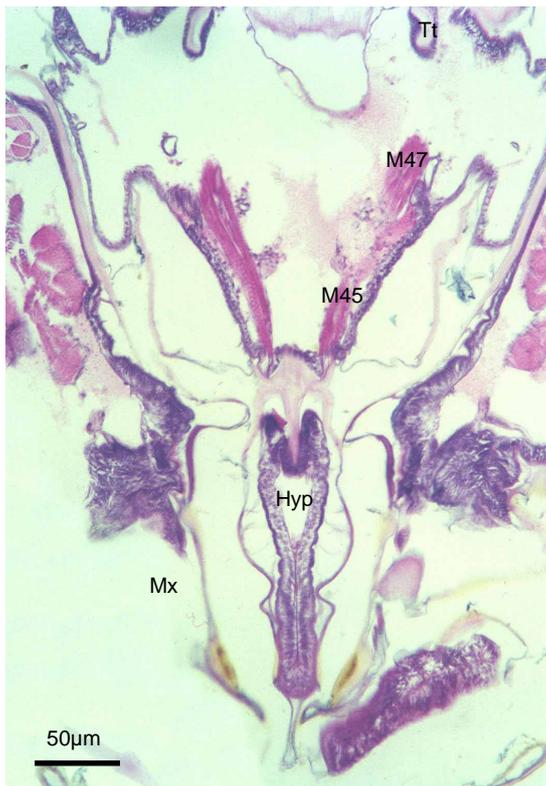


Abb.123: *Nesameletus sp.*, Querschnitt auf Höhe der Grenze zwischen Hypopharynx und Labium.

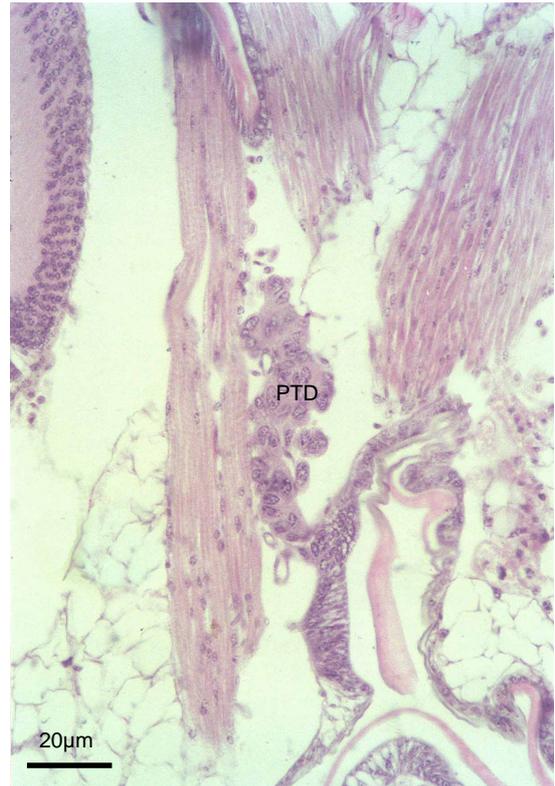


Abb.124: *O. wakefieldi*, Prothorakaldrüse. Histologischer Querschnitt.