

# Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuroptera und Mecoptera (Insecta, Holometabola)

GERHARD MICKOLEIT

Zoologisches Institut der Universität Tübingen  
(Direktor: Prof. Dr. K. G. GRELL)

Eingegangen am 25. Oktober 1968

## *Comparative Anatomical Investigations of the Pterothoracic Pleurotergal Musculature of the Neuroptera and Mecoptera (Insecta, Holometabola)*

*Abstract.* A survey of comparative morphology of the pterothoracic pleurotergal musculature is presented, which is based upon dissections of representatives of 93 families of the Megaloptera, Planipennia, Hymenoptera, Protomecoptera, Eumecoptera, Diptera, Zeugloptera, Trichoptera and Glossata. This survey furnishes additional evidence for the evaluation of phylogenetic relationships between the orders of the Mecoptera.

### A. Einleitung

Obwohl wir eine stattliche Anzahl von Arbeiten besitzen, die sich mit dem Skelettmuskelsystem des imaginalen Insektenthorax beschäftigen, sind unsere Kenntnisse von einigen Muskelgruppen wie z. B. den Pleurotergalmuskeln des Pterothorax ausgesprochen unzureichend. Der Grund für die mangelhafte Kenntnis der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur, welcher die vorliegende Untersuchung gewidmet ist, dürfte nicht nur in den präparatorischen Schwierigkeiten zu erblicken sein, die sich der Untersuchung dieser meist winzigen Muskeln entgegenstellen, sondern auch darin, daß man fast immer nur einige wenige typische Vertreter der Ordnungen behandelte und auf Reihenuntersuchungen ganz verzichtete. So ist es zu verstehen, daß man infolge der großen Unterschiede in der Pleurotergalregion der typischen Ordnungsvertreter falsch homologisierte oder auf eine Homologisierung ganz verzichtete.

Eine vergleichende Untersuchung, die sich das Ziel setzt, ein detailliertes Bild von der Pleurotergalmuskulatur der Ordnungen durch Berücksichtigung möglichst zahlreicher, verschiedenartiger Formen zu geben und die die große Kluft zwischen den typischen Vertretern der Ordnungen durch Übergangsformen überbrücken möchte, muß sich verständlicherweise zunächst auf eine Teilgruppe der Insekten beschränken.

Für die vorliegende Untersuchung wurden die Mecoptera gewählt. Es erwies sich als günstig, die Neuroptera in die Untersuchung mit einzubeziehen. Dadurch wurde es erst möglich, ein sicheres Bild vom Grundbauplan der Mecoptera zu gewinnen.

Über das vergleichend-anatomische Ziel hinaus möchte ich mit dieser Abhandlung die Voraussetzung für eine bessere Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Mecoptera-Ordnungen schaffen. Es schien mir berechtigt, die für die Verwandtschaftsforschung wichtigen Befunde in einem besonderen Kapitel zusammenzustellen und die sich aus diesen Befunden ergebenden phylogenetischen Folgerungen mit den Stammbaumentwürfen anderer Autoren zu vergleichen.

Für die Überlassung des zum Teil äußerst seltenen Tiermaterials möchte ich an dieser Stelle den Herren Dr. G. F. BORNEMISSZA, Canberra; Prof. G. W. BYERS, Lawrence; Prof. J. W. EVANS, Sidney; Prof. Dr. J. LILLES, Schlitz; Dr. J. E. H. MARTIN, Ottawa; Dr. P. OHM, Kiel; Prof. R. L. C. PILGRIM, Christchurch; Dr. P. S. RAMAMURTY, Varanasi und Prof. H. H. ROSS, Urbana, meinen aufrichtigen Dank sagen.

## B. Ergebnisse

### I. Neuroptera

Den Ausgangspunkt unserer Betrachtung sollen die Verhältnisse der plesiomorphen Megaloptera bilden. Die Pleurotergalmuskulatur dieser Ordnung wurde bereits von CZIHAK (1953), KELSEY (1954, 1957), MAKI (1936) und MATSUDA (1956) im Rahmen umfangreicher Thoraxarbeiten genau und ausführlich beschrieben. Meine Nachuntersuchungen an *Chauliodes*, *Corydalus*, *Sialis* und *Raphidia* können die Ergebnisse der genannten Autoren in allen Details bestätigen. Sämtliche untersuchten Megaloptera besitzen 7 Pleurotergalmuskeln. 5 dieser Muskeln verbinden die Pleura mit dem Tergum, 2 von ihnen ziehen von der Pleura an das 3. Pterale. Nennenswerte Unterschiede zwischen den untersuchten Formen ließen sich nicht auffinden. Im einzelnen gestalten sich die Verhältnisse wie folgt:

#### 1. Basalare-Praealare-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) Mm. notoepisternales breves. KELSEY (1957) latero-phragmal-basalar muscles.

Ein Muskel, der zwischen dem Praealararm bzw. dessen Resten und dem Oberrande des Episternum bzw. des Basalarapodem ausgespannt ist. Er gliedert sich bei *Sialis* und *Corydalus* in 2 Züge.

#### 2. Basalare-Scutum-Muskel (Abb. 1)

CZIHAK (1953) M. noto-episternalis longus. KELSEY (1957) scutal-basalar muscle.

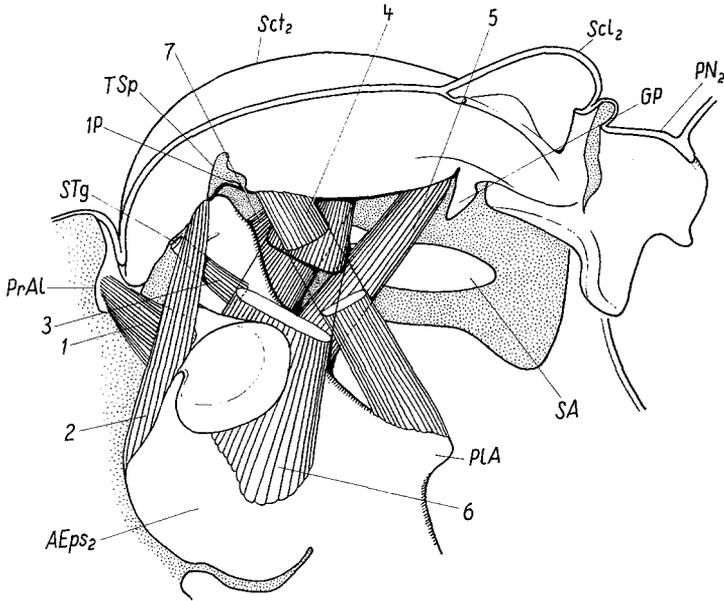


Abb. 1. *Corydalus cornutus* L. (Megaloptera) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

Zieht von der Vorderkante des Basalarapodem an den Seitenrand des Scutum etwa in die Nähe des vorderen Tergalhebels.

### 3. Pleuralleiste-Subtegula-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) *M. pleurocosto-praenotalis*. KELSEY (1957) prealary sclerite muscle.

Entspringt dorsal auf der Cranialfläche der Pleuralleiste und inseriert an der Subtegula, einem kleinen, zum Praescutum gehörenden Sklerit.

### 4. Pleuralarm-Scutum-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) *M. noto-pleurocostalis longus*. KELSEY (1957) tergal-pleuralarm muscle.

Entspringt auf dem Pleuralarm und befestigt sich am Seitenrand des Scutum ein Stück hinter dem Tergalspalt. Verläuft viel steiler als der Pleuralleiste-Scutum-Muskel.

### 5. Pleuralleiste-Scutum-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) *M. noto-pleurocostalis brevis*. KELSEY (1957) scutal-pleural ridge muscle.

Zieht vom dorsalen Drittel der Pleuralleiste an den hinteren Bereich des Scutumseitenrandes.

### 6. Episternum-3. Pterale-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) M. episterno-alaris. KELSEY (1957) episternal-third axillary muscle.

Ein konvergentfaseriger Muskel, der breit auf dem Anepisternum entspringt und an das 3. Axillare zieht.

### 7. Pleuralleiste-3. Pterale-Muskel (Abb. 1, 2)

CZIHAK (1953) M. pleurocosto-alaris. KELSEY (1957) pleural ridge-third axillary muscle.

Kommt von der Rückseite des oberen Abschnittes der Pleuralleiste und geht an das 3. Pterale.

Mit dieser Zusammenstellung wird für die Pleurotergalmuskulatur der *Megaloptera* eine Benennung eingeführt, die in Anlehnung an KELSEY Ursprung und Ansatz zur Kennzeichnung verwendet. Es sei ausdrücklich betont, daß diese „Nomenklatur“ schon wegen der herrschenden Uneinigkeit in der Bezeichnungsweise der Thoraxsklerite nur einen provisorischen Charakter haben kann.

Über die Pleurotergalmuskulatur der *Planipennia* sind wir durch CZIHAK (1956) und KORN (1943) unterrichtet. Nach den Angaben dieser Autoren sind die Pleurotergalmuskeln von *Palpares*, *Myrmeleon* und *Ascalaphus* denjenigen der *Megaloptera* sehr ähnlich. So bereitet denn auch die folgende Homologisierung keinerlei Schwierigkeiten.

Megaloptera	<i>Myrmeleon</i> KORN (1943)	<i>Myrmeleon, Palpares, Ascalaphus</i> CZIHAK (1956)
Ba-PrAL-M	pm <sub>12</sub>	Mm. noto-episternales
Ba-Sct-M	pm <sub>9,10</sub>	Mm. noto-episternales
PIL-STg-M	pm <sub>11</sub>	M. pleurocosto-praenotalis bzw. M. pleurocosto-scutalis
PIA-Sct-M	pm <sub>7</sub>	M. scuto-pleurocostalis longus
PIL-Sct-M	—	—
AEps-3P-M	pm <sub>8</sub>	M. episterno-alaris
PIL-3P-M	pm <sub>13</sub>	M. pleurocosto-alaris

Der einzige bedeutsame Unterschied zu den *Megaloptera* ist bei *Palpares*, *Myrmeleon* und *Ascalaphus* durch das Fehlen des Pleuralleiste-Scutum-Muskels gegeben.

Zu den Ausführungen von CZIHAK und KORN ist noch folgendes zu sagen:

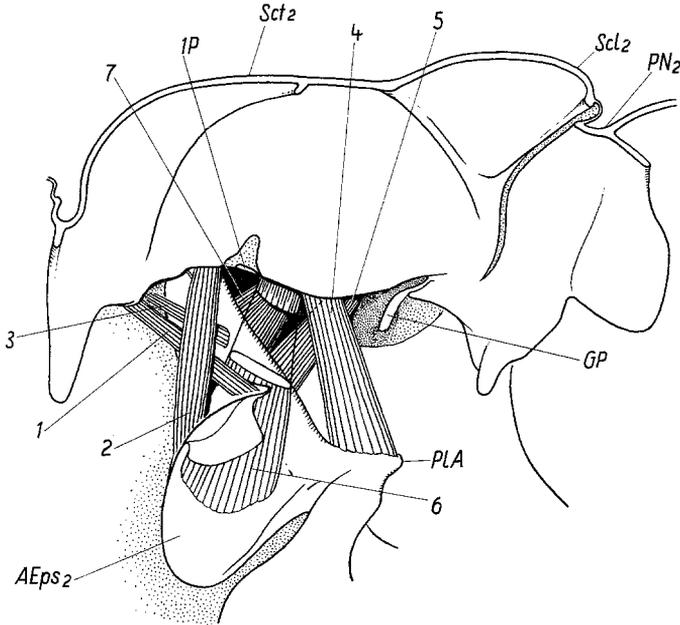


Abb. 2. *Ithone fuscata* Newm. (Planipennia) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

CZIHAK (1956) behandelt den Basalare-Praealare-Muskel und den Basalare-Scutum-Muskel summarisch als Mm. notoepisternales. Das bleibt mir einigermaßen unverständlich, da diese beiden Muskelzüge durch ihre weit auseinanderliegenden Insertionen und durch unterschiedliche Verlaufsrichtungen eindeutig gekennzeichnet sind.

Nach KORN (1943) und CZIHAK (1956) hat der Basalare-Scutum-Muskel 2 deutlich geschiedene Bündel. KORN beschreibt diese unter  $pm_9$  und  $pm_{10}$  sogar als getrennte Muskeln. Ob eine solche Unterteilung erst innerhalb der Planipennia entstanden ist oder ob es sich hier um ein Grundplanmerkmal der Neuroptera handelt, wage ich nicht zu entscheiden. Ich halte es jedenfalls nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse für angebracht, die beiden in Rede stehenden Muskelbündel unter einem Namen zusammenzufassen.

KORN (1943) nennt neben dem  $pm_7$  einen weiteren Pleuralarm-Scutum-Muskel,  $pm_{14}$ . CZIHAK (1956) konnte diesen Muskel nicht wiederfinden und meint, daß KORN möglicherweise eine variable Abspaltung des  $pm_7$  als  $pm_{14}$  beschrieb. Mir gelang es trotz sorgfältiger Präparation genau so wenig wie CZIHAK, den Befund KORNs zu bestätigen.

Wir kommen nun zu einigen Ergänzungen, die sich aus meinen Untersuchungen an einigen weiteren Planipennia-Familien ergeben:

Die von KORN und CZIHAK beschriebene Muskelanordnung konnte ich mit geringfügigen Differenzen, die aus der Reduktion einzelner Muskeln folgern, auch bei Vertretern der Psychopsidae, Osmylidae, Coniopterygidae, Berothidae, Hemerobiidae, Mantispidae und Nemopteridae beobachten. Gegenüber den Verhältnissen bei den Ascalaphidae und Myrmeleonidae fehlt der Pleuralarm-Scutum-Muskel im Mesothorax von *Chrysopa*, *Psychopsis* und *Drepanopteryx* sowie im Metathorax von *Osmylus* und *Psychopsis*. Der Basalare-Praealare-Muskel fehlt in beiden Pterothoraxsegmenten von *Semidalis*, *Boreomyia*, *Drepanopteryx* und einer nicht näher bestimmten Nemopteride. Muskelverlagerungen scheinen in der Pleurotergalregion der Planipennia nicht vorzukommen. Selbst von den ungewöhnlich proportionierten Nemopteridae lassen sich in dieser Hinsicht keine wesentlichen Abweichungen berichten.

Als besonders aufschlußreich für die Rekonstruktion des Grundplanes der Holometabola erwiesen sich die Pleurotergalverhältnisse bei *Sysira* und *Ithone*. Hier gelang es mir, das Homologon des Pleuralleiste-Scutum-Muskels (5) der Megaloptera zu finden, welches bisher für die Planipennia nicht bekannt war (Abb. 2). Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Pleurotergalmuskulatur der australischen Gattung *Ithone*, die von KILLINGTON (1936) als die ursprünglichste rezente Planipennia-Gattung angesehen wird, derjenigen der Megaloptera von allen überprüften Planipenniern am nächsten kommt.

Eine Durchsicht der Thoraxliteratur ergab, daß die vorstehend für die Megaloptera und für die ursprünglichen Familien der Planipennia beschriebenen Muskelverhältnisse auch bei den nicht zu den Holometabola gehörenden Plecoptera und den Blattaria in überraschend ähnlicher Ausbildung beobachtet wurden (WITTIG, 1955; CARBONELL, 1947). Die Übereinstimmungen erstrecken sich selbst auf Einzelheiten des Ursprunges und des Ansatzes. So kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Muskelanordnung der Megaloptera, Plecoptera und Blattaria von einer gemeinsamen Stammform übernommen wurde. Im einzelnen handelt es sich um die folgenden Homologien:

Megaloptera	Plecoptera (WITTIG, 1955)	Blattaria (CARBONELL, 1947)
Ba-PrAL-M	tpm 46 a	108
Ba-Sct-M	tpm 46 b	109
PIL-STg-M	tpm 47	—
PIA-Sct-M	tpm 49	116
PIL-Sct-M	—	114
AEps-3P-M	tpm 48	115
PIL-3P-M	tpm 48	115

Auf Grund dieser Sachlage müssen wir dem Grundplan der Holometabola eine Pleurotergalmuskulatur zuschreiben, wie sie oben für die Megaloptera aufgeführt wurde. Diese Überlegung geht natürlich von der Annahme aus, daß die Holometabola einen monophyletischen Ursprung haben.

## II. Mecoptera

Nachdem im Vorhergegangenen die ursprüngliche Organisationsstufe der Pleurotergalmuskulatur für die Holometabola geschildert wurde, sollen nun die stärker abgeleiteten Mecoptera-Verhältnisse behandelt werden. Zugrunde gelegt werden wichtige Daten der Literatur und die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen an 77 Familienvertretern. Eine Tabelle orientiert über das Vorhandensein bzw. über das Fehlen der Muskeln bei den untersuchten Formen. Die flügellosen und demzufolge in ihrer Pleurotergalmuskulatur nicht vergleichbaren Aphaniptera blieben außer Betracht.

### I. Basalare-Praealare-Muskel (Abb. 4—8)

BONHAG (1949) anterior tergal muscle of the basalare. DIERL (1964) pm<sub>3</sub>. EHRLICH and DAVIDSON (1961) 68. HASKEN (1939) pm<sub>11</sub>. MAKI (1938) *Neopanorpa* 30, 60; *Stenopsyche* 35, 61; *Plutella* 27; *Adoxophyes* 29; *Milionia* 32; *Amata* 33; *Papilio* 34; *Ctenacrosceles* 24; *Ptecticus* 23; *Lathyrrophthalmus* 25; *Calobata* 24; *Orthellia* 25. MICKOLEIT (1962) M. scuto-basalaris cranialis. MICKOLEIT (1968) 44. MILLER (1950) muscle of the prealar apophysis (49). NÜESCH (1953) pd<sub>1</sub>. RITTER (1911) adductor alae secundus. SHARPLIN (1963) I tergo-pleural muscle. SMART (1959) anterior episternal basalar muscle. ZALOKAR (1947) pa<sub>4</sub>.

Der Basalare-Praealare-Muskel ist bei den Mecoptera-Ordnungen weit verbreitet. Er fehlt im Metathorax der Diptera und zahlreicher Glossata-Familien sowie in beiden Pterothorax-Segmenten der Hymenoptera.

Ein gut ausgebildetes Praealare findet sich als bemerkenswerte Plesiomorphie im Pterothorax der Trichoptera, Zeugloptera und Glossata. Das mesothorakale Praealare der Mecoptera und Diptera ist weitgehend zurückgebildet. Hier inseriert der Basalare-Praealare-Muskel an der craniolateralen Ecke des Praescutum, stets lateral der Praescutalleiste. Seine Insertion liegt also dort, wo bei ursprünglichen Insektenformen das Praealare beginnt.

Die Snodgrasssche Angabe über das Vorkommen eines Pleurotergalmuskels (SNODGRASS, 1942, Pleuroalarmuskel; 74), der sich bei der Honigbiene zwischen dem Vorderrand des Mesepisternum und dem Humeralkomplex ausspannen soll und auf Grund dieser Lage dem Basalare-Scutum-Muskel entsprechen könnte, beruht wohl auf einem

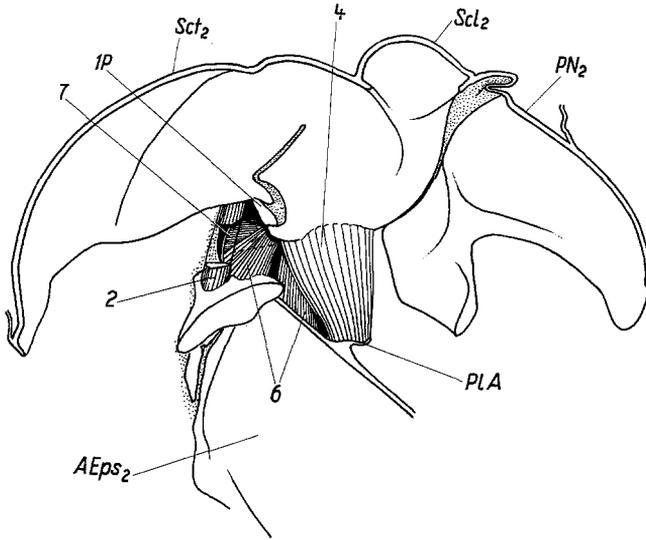


Abb. 3. *Allantus spec.* (Hymenoptera) Pleurotergalmusculatur der rechten Mesothoraxhälfte

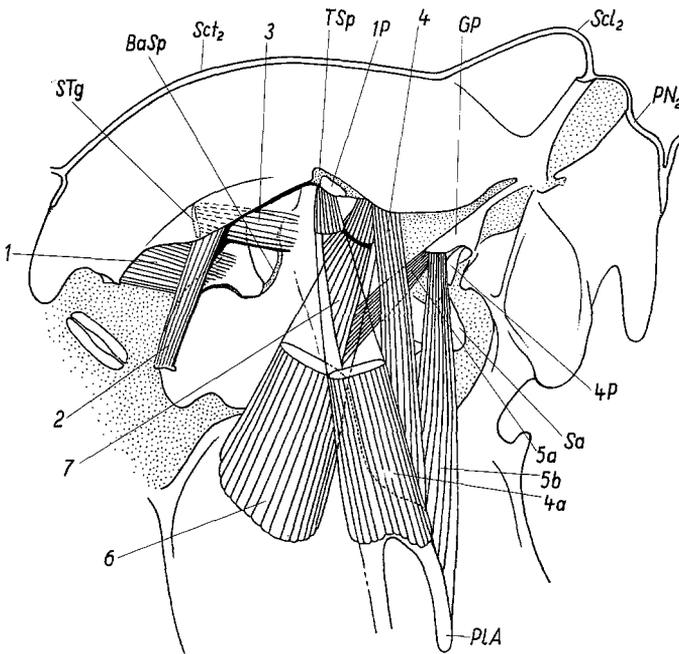


Abb. 4. *Panorpa communis* L. (Eumecoptera) Pleurotergalmusculatur der rechten Mesothoraxhälfte

Beobachtungsfehler. Ich habe nach einem solchen Muskel bei zahlreichen Individuen mehrerer Apidae-Gattungen gesucht, ohne einen Hinweis auf sein Vorhandensein zu finden. Zu demselben negativen Ergebnis kamen DALY (1964) und MARKL (1966).

SMART (1959) vertritt die Ansicht, daß der Basalare-Praealare-Muskel bei den Diptera vollständig geschwunden sei. SMART läßt die Ursprünge des Praeepisternum-Basalare-Muskels um 90° im Uhrzeigersinn vom Praeepisternum bis auf die Scutummitte wandern und homologisiert den von mir auf Grund seines Ursprunges und seines Ansatzes als Basalare-Praealare-Muskel identifizierten Zug mit dem Praeepisternum-Basalare-Muskel. Für eine so komplizierte Interpretation scheint mir kein Anlaß zu bestehen.

Von BERLESE (1909) wurde der mesothorakale Basalare-Praealare-Muskel bei *Sphinx convolvuli* als M. laterale decimo (87) bezeichnet. BERLESE gibt außerdem an, daß der letztere bei den Diptera nicht vorkomme. Dieser Irrtum beruht auf der Tatsache, daß BERLESE den Basalare-Praealare-Muskel der Diptera zusammen mit dem Basalare-Scutum-Muskel als das Homologon des Basalare-Scutum-Muskels von *Sphinx* (bei BERLESE: M. decimoquinto, XCI) betrachtete.

## 2. Basalare-Scutum-Muskel (Abb. 3—8)

BONHAG (1949) posterior tergal muscle of the basalare. DIERL (1964) pm<sub>5</sub>. HASKEN (1939) pm<sub>15</sub>. MAKI (1938) *Eutomostethus* 27, 46; *Neopanorpa* 29, 59; *Stenopsyche* 36, 62; *Plutella* 26; *Adoxophyes* 28; *Milionia* 31; *Amata* 32; *Papilio* ? 59; *Ctenacroscelis* 23; *Ptecticus* 22; *Lathyrrophthalmus* 24; *Calobata* 23; *Orthellia* 24. MICKOLEIT (1962) M. scuto-basalaris caudalis. MICKOLEIT (1968) 45. MILLER (1950) muscle of the prealar apophysis; 50. NÜESCH (1953) pd<sub>5</sub>; p<sub>2</sub>. RITTER (1911) M. gracilis. SHARPLIN (1963) 2 tergopleural muscle. SMART (1959) tergo-basalar muscle. ZALOKAR (1947) pa<sub>5</sub>.

Der Basalare-Scutum-Muskel konnte bei zahlreichen Familien nachgewiesen werden. Er fehlt in beiden Pterothoraxsegmenten einiger Glosata sowie bei den von mir untersuchten Hymenoptera-Familien mit Ausnahme der Tenthredinidae, Cimbicidae und Cephidae. Bei den brachyceren Diptera erfolgt die Insertion am Mesoscutum ganz abweichend mittels einer langen Sehne, die an einem dornartigen Scutumapodem ansetzt. Diese Sonderbildung darf als eine Apomorphie der Brachycera gewertet werden. Der Basalare-Scutum-Muskel wurde von BERLESE (1909) im Mesothorax von *Volucella zonaria* übersehen. MICKOLEIT (1962) übersah ihn im Metathorax von *Tipula vernalis*. Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß NÜESCH (1953) den Basalare-Scutum-Muskel des Metathorax von *Telea polyphemus* als Stigmenmuskel mißdeutete.

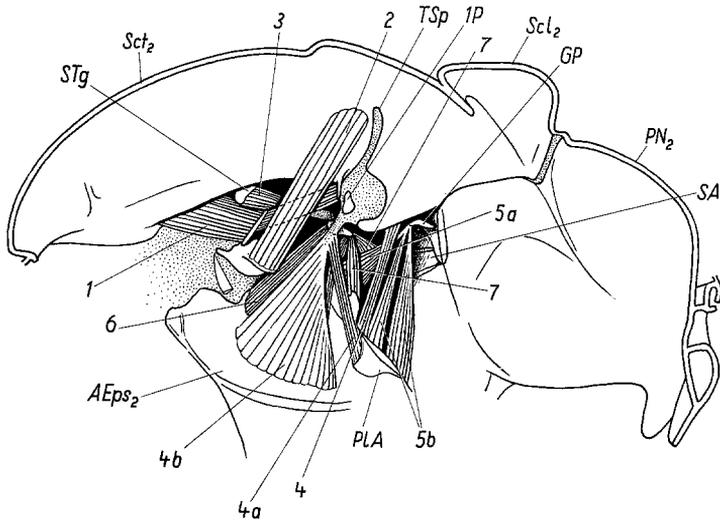


Abb. 5. *Tipula luna* Westw. (Diptera) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

### 3. Pleuralleiste-Subtegula-Muskel (Abb. 4—8)

BERLESE (1909) LXXVI. BONHAG (1949) tergal muscle of the pleural wing process. DIERL (1964) IIpm<sub>4</sub>. EHRLICH (1961) 67, 102. HASKEN (1939) pm<sub>8</sub>. MAKI (1938) *Eutomostethus* 28, 47; *Philopsyche* 41; *Neopanorpa* 31, 61; *Stenopsyche* 37, 63; *Plutella* ? 50; *Papilio* 35, ? 60; *Ctenacroscelis* 25, ? 47; *Ptecticus* 24, ? 46; *Lathyrrophthalmus* 26, ? 47; *Calobata* 25, ? 46; *Orthellia* 26, ? 49. MICKOLEIT (1962) M. pleurotergalis condylaris. MICKOLEIT (1968) 46. NÜESCH (1953) pd<sub>4</sub>; p<sub>2</sub>. SHARPLIN (1963) 3. pleurotergal muscle. SMART (1959) tergopleurosulcal muscle.

Ich beobachtete den Pleuralleiste-Subtegula-Muskel in fast allen von mir untersuchten Mecopteria-Vertretern. Eine Ausnahme bilden lediglich die Hymenoptera, bei welchen er bisher nur in *Eutomostethus*, *Philopsyche* (MAKI, 1938), *Cephus* und *Sirex* nachgewiesen werden konnte. Ansatz und Ursprung des Pleuralleiste-Subtegula-Muskels verhalten sich in der Regel wie bei den Neuroptera. Wird die Subtegula zurückgebildet, so verlagert sich die Insertion auf den Scutum- bzw. auf den Praescutum-Seitenrand. Für die Diptera wäre besonders zu vermerken, daß der dort vorkommende dorsocraniale metathorakale Pleurotergalmuskel auf Grund seines Ansatzes, Ursprunges und Verlaufes mit dem Subtegula-Muskel gleichzusetzen ist. BERLESE (1909) übersah diesen Muskel im Metathorax von *Volucella zonaria*. SHARPLIN (1963, 1964) machte darauf aufmerksam, daß der Pleuralleiste-Subtegula-Muskel bei

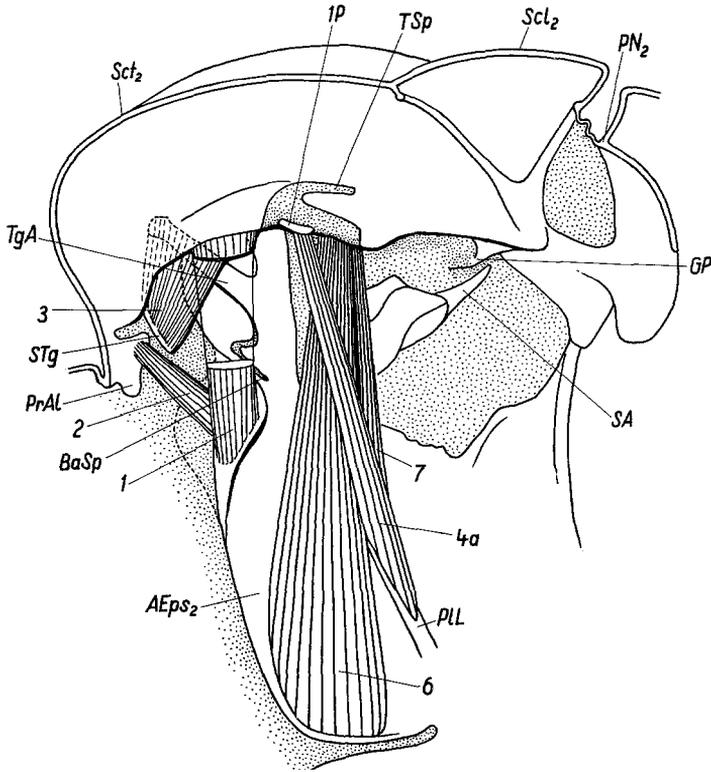


Abb. 6. *Micropterix calthella* L. (Zugloptera) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

den Glossata und bei den Zeugloptera nicht wie üblich mit einer Sehne an der Pleuralleiste, sondern an einem armartigen Apodem der Pleuralleiste (*TgA*) entspringt (Abb. 6, 7). Dieses tergo-pleurale Apodem, das sich craniodorsad bis vor die Subtegula erstreckt und sich bei den höheren Glossata an die Subtegula anlegt, wurde m.W. zum ersten Male von SNODGRASS (1909), und zwar unter der treffenden Bezeichnung Tegulararm beschrieben. Bereits WEBER (1924) wertete den Tegulararm in seiner bekannten Arbeit über das Thoraxskelet der Lepidoptera als ein Charakteristikum des Lepidopteren-thorax. Seine volle Bedeutung für die Verwandtschaftsforschung wurde jedoch erst von SHARPLIN erkannt. SHARPLIN beobachtete den Tegulararm bei 68 Glossata-Familien, die sich auf alle Überfamilien verteilen, und bei den Zeugloptera. Dieser für die Zeugloptera so wichtige Befund konnte durch die vorliegende Untersuchung voll und ganz bestätigt werden. Ich möchte noch darauf hinweisen, daß bei keiner der von mir überprüften Mecoptera-

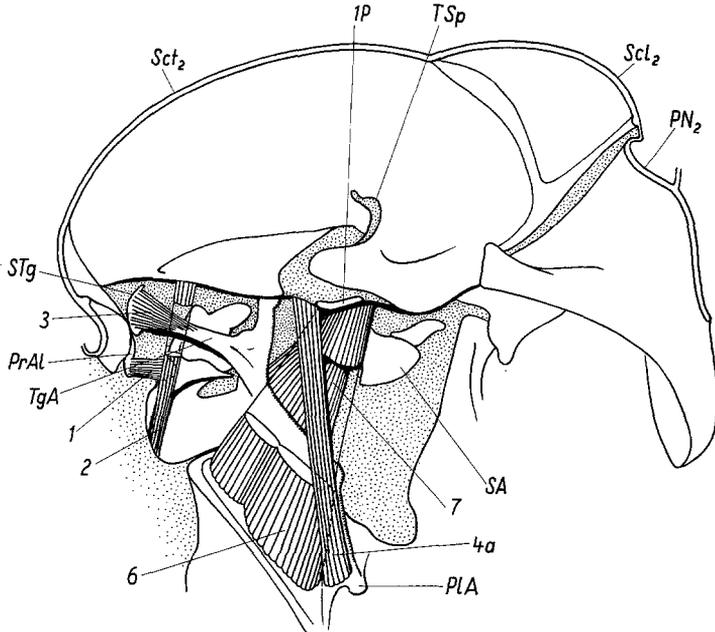


Abb. 7. *Telea polyphemus* Cramer (Glossata) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

Trichoptera- und Diptera-Familien ein Tegulararm aufgefunden werden konnte.

#### 4. Pleuralarm-Scutum-Muskel und Muskel des 1. Pterale (Abb. 3—8)

Pleuralarm-Scutum-Muskel (4).

DALY (1964)  $pl_2-t_{2b}$ ;  $pl_3-t_{3a}$ ;  $pl_3-t_{3b}$ ;  $pl_3-t_{3c}$ . DUNCAN (1939) IIpm<sub>4</sub>; IIIpm<sub>4</sub>. HASKEN (1939) pm<sub>6</sub>. MAKI (1938) *Eutomostethus* 29, 48; *Philopsyche* 26, 42; *Vespa* 28, 41; *Neopanorpa* 32, 62; *Stenopsyche* 38, 64; *Plutella* 28, ? 52; *Adoxophyes* 30, ? 53; *Milionia* 33, ? 59; *Amata* 34, ? 60; *Ctenacroscelis* 48; *Ptecticus* 47; *Lathyrphthalmus* 48; *Calobata* 47; *Orthellia* 50. MICKOLEIT (1962) M. pleuro-tergalis cristae pleuralis. MORISON (1927) rsm; dpm; dms; dmt. SNODGRASS (1942) pleurotergal muscle of the mesothorax; 75; 1., 2., 3. tergosternal muscle of the metathorax; 97; 98, 99. WEBER (1925) IIpm<sub>4</sub>; IIIpm<sub>3</sub>. WILLE (1956) 3.

Muskel des 1. Pterale (4a, b).

BONHAG (1949) pleural muscle of the first axillary sclerite. EHRLICH and DAVIDSON (1961) 102. HASKEN (1939) pm<sub>5</sub>. MAKI (1938) *Plutella* ? 51; *Papilio* ? 61; *Ctenacroscelis* 26, 27; *Ptecticus* 25, 26; *Lathyrphthalmus* 27, 28; *Calobata* 26, 27; *Orthellia* 27, 28. MICKOLEIT (1962)

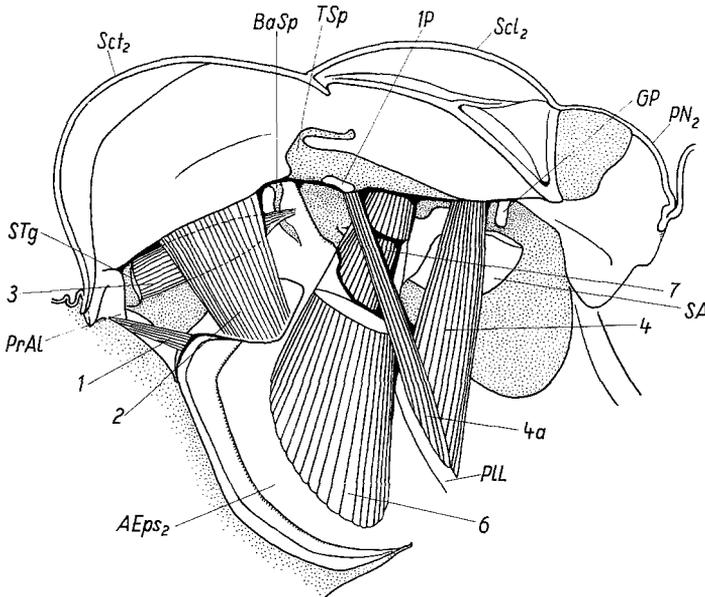


Abb. 8. *Philopotamus ludificatus* McLachlan (Trichoptera) Pleurotergalmuskulatur der rechten Mesothoraxhälfte

Mm. pleuro-propterales. MICKOLETT (1968) 40. MILLER (1950) muscles of 1st sclerite. NÜESCH (1953) pd<sub>3</sub>. SMART (1959) axillary muscle of 1st sclerite.

Der Pleuralarm-Scutum-Muskel ist bei allen untersuchten Hymenoptera im Mesothorax vorhanden. Sein Ursprung liegt bei den Tenthredinidae und Sirecidae auf dem Pleuralarm. Bei den stärker abgeleiteten Hymenoptera-Familien entspringt der Muskel breit auf dem Episternum und inseriert nach einem stark konvergierenden Verlauf mit einer dünnen Sehne am Scutumseitenrand. Recht unübersichtlich liegen die Verhältnisse im Metathorax der aculeaten Hymenoptera. SNODGRASS (1942) gibt für die Biene keinen Pleurotergalmuskel an, beschreibt jedoch drei verschiedene Tergosternalmuskeln, welche vom Pleurofurcalarm zum Notum ziehen. Die Homologisierung dieser Muskeln mit dem Tergosternalmuskel, also mit dem Furca-Phragma-Muskel, ist sicher nicht richtig. Ein Vergleich mit den Symphyta, deren Pleuralarm und Furcalarm noch nicht verlötet sind und die sowohl einen Pleuralarm-Scutum-Muskel als auch einen typischen Furca-Phragma-Muskel besitzen, legt die Vermutung nahe, daß die vorher genannte Muskelgruppe der Biene dem Pleuralarm-Scutum-Muskel entspricht. Bestenfalls könnte noch der am weitesten medial liegende Muskel dieser Gruppe (SNODGRASS, 1942,

Nr. 99) als Furca-Phragma-Muskel gedeutet werden. Mir scheint jedoch die Annahme, daß der Furca-Phragma-Muskel bei den Aculeata ganz zurückgebildet wurde, mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Ganz ähnlich wie bei den Apidae verhält es sich bei den Vespidae und Formicidae.

MICKOLEIT (1966) konnte zeigen, daß der craniale Teil des Pleuralarm-Scutum-Muskels bei den Mecoptera, Diptera, Trichoptera, Zeugloptera und Glossata seinen Ansatz von der Seitenkante des Scutum auf das mediale Apodem des 1. Pterale verlegt hat und so zu einem Muskel des 1. Pterale wurde. Der caudale Teil des Muskels, der seinen Ansatz am Scutumseitenrand beibehielt, wurde bei den meisten Vertretern der genannten Ordnungen vollständig zurückgebildet. Der Muskel des 1. Pterale wurde in beiden Pterothoraxsegmenten der Eumecoptera, Zeugloptera und Glossata, im Metathorax der Trichoptera und einiger zu den Ditrysia gehörenden Glossata, sowie im Mesothorax der Diptera aufgefunden. Da der Muskel des 1. Pterale in beiden Pterothoraxsegmenten der Micropterigidae, der basisnahen Glossata-Familien Hepialidae und Incurvariidae und außerdem bei den Eumecoptera vorkommt und demzufolge auch der gemeinsamen Stammform dieser Gruppe zugeschrieben werden muß, wurde sein Fehlen im Mesothorax der Trichoptera und im Metathorax der Diptera als eine Rückbildung aufgefaßt (MICKOLEIT, 1966). Inzwischen konnte ich den Muskel des 1. Pterale auch im Mesothorax der Trichoptera nachweisen, und zwar bei den Philopotamidae, die nach ROSS (1967) an der Wurzel der Trichoptera-Unterordnung Anulipalpia stehen (Abb. 8), außerdem bei den Meropidae (Protomecoptera) sowie bei den Choristidae und Nannochoristidae (Eumecoptera) (s. Tabelle). Da die Pleurotergalmuskulatur der Megaloptera und der ursprünglichen Planipennia-Familien wegen ihrer homologen Übereinstimmung mit derjenigen einiger nicht zu den Holometabola gehörenden Ordnungen (Plecoptera, Blattaria) als ursprünglich für die Holometabola angesehen werden müssen, wird der Muskel des 1. Pterale als ein abgeleitetes Merkmal gedeutet. Ähnliche Bildungen wie sie bei den Psocoptera vorkommen (BADONNEL, 1934) sind demzufolge als Konvergenzen aufzufassen.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß der Muskel des 1. Pterale bei den Diptera einen zweiten fächerförmigen Kopf (4b) ausgebildet hat, der seinen Ursprung vom Pleuralarm auf das Episternum verlagerte und sich dadurch gegenüber den Verhältnissen der Trichoptera, Zeugloptera, Glossata, Protomecoptera und Eumecoptera apomorph verhält (Abb. 5).

BERLESE (1909) verkannte den Muskel des 1. Pterale und beschrieb ihn unter drei verschiedenen Namen. Zutreffend sind seine topographischen Angaben nur für den Metathorax von *Sphinx convolvuli*, wo er

den Muskel des 1. Pterale M. laterale nono (56) benannte. BERLESE verneinte das Vorkommen eines solchen Muskels für den Dipterenthorax. Wir können aus der Abb. 473 seines Lehrbuches entnehmen, daß der Autor mit seinem M. laterale decimo nono (XCV) und seinem M. laterale vigesimo primo (XCVII), die am 2. Pterale (endoptero) inserieren sollen, die beiden Bäuche des Muskels des 1. Pterale falsch beschrieb und demzufolge auch falsch interpretierte. Tergo-pleurale Muskeln, die an das 2. Pterale ansetzen, scheinen wenigstens bei den Holometabola überhaupt nicht aufzutreten.

Merkwürdigerweise erwähnt MAKI (1938) den Muskel des 1. Pterale weder für die Mecoptera noch für die Trichoptera und Glossata. Da wir kaum damit rechnen können, daß MAKI den Muskel des 1. Pterale ganz übersehen hat, müssen wir wohl annehmen, daß sich MAKI lediglich in der Insertion irrte und den Muskel des 1. Pterale als einen seiner „ordinary tergo-pleurals“ beschrieb. Leider sind die Abbildungen des Autors in der Pleurotergalregion derart verzeichnet, daß es mir nicht möglich war, den Muskel des 1. Pterale zu bestimmen. Nach der Beschreibung MAKIs könnte der Muskel 51 bei *Plutella* und der Muskel 61 bei *Papilio* der Muskel des 1. Pterale sein.

##### 5. Pleuralleiste-Scutum-Muskel und der Muskel des hinteren tergalen Gelenkfortsatzes (Abb. 4, 5)

BONHAG (1949) muscles of the posterior notal wing process. HASKEN (1939) pm<sub>7</sub>. MAKI (1938) *Ctenoacrosceles* 30, 31; *Ptecticus* 29, 30, 31; *Lathyrrophthalmus* 32, 33; *Calobata* 30, 31, 32; *Orthellia* 31, 32, 33, 34. MICKOLEIT (1962) Mm. pleuro-metapleurales. MICKOLEIT (1968) 43. MILLER (1950) muscles of 4th axillary or axillary cord. SMART (1959) axillary muscle of the 4th sclerite, pleurosulcal branch and epimeral branch.

Der Pleuralleiste-Scutum-Muskel scheint bei den Trichoptera, Zeugloptera und Glossata ganz zu fehlen. Diese Aussage darf allerdings nur mit dem nötigen Vorbehalt verstanden werden. Da die Pleuralleiste und der Pleuralarm der Trichoptera, Zeugloptera und Glossata nur undeutlich ausgebildet sind, konnte ich mich beim Homologisieren der hinteren Pleurotergalmuskeln nur nach der Insertion und der Verlaufsrichtung orientieren. So wäre es durchaus denkbar, daß ich in einigen Fällen einen doch vorhandenen Pleuralleiste-Scutum-Muskel als Pleuralarm-Scutum-Muskel falsch angesprochen habe.

Für die wenigen bisher untersuchten Diptera ist seit längerer Zeit ein mesothorakaler Pleuralmuskel bekannt, der proximal am 4. Pterale oder distal am hinteren Tergalarm inseriert und auf Grund seiner Lage zu den übrigen Pleurotergalmuskeln als ein Homologon des Pleuralleiste-

Scutum-Muskels angesehen werden muß (5a, b; Abb. 5). Ein ähnlich gelagerter Muskel befestigt sich nach HASKEN (1939) bei *Panorpa* am hinteren Tergalarm (5a, b; Abb. 4). Beide Muskeln stimmen nicht nur im Ansatz, sondern auch im Ursprung und in ihrer Form in allen Einheiten überein. Sie bestehen aus zwei konvergierenden Portionen, die auf der Rückseite der Pleuralleiste, und zwar an der Basis des Pleuralarmes und ein Stück unterhalb des pleuralen Flügelgelenkkopfes entspringen. Diese weitgehenden Übereinstimmungen stützen die Annahme, daß die Verlagerung des Pleuralleiste-Scutum-Muskels auf die Spitze des hinteren Tergalarmes oder auf das 4. Pterale bei den Diptera und *Panorpa* homolog ist.

Es lag nun nahe, nach weiteren Formen zu suchen, die einen derart verlagerten Pleuralleiste-Scutum-Muskel besitzen. Denn es war zu hoffen, daß mit Hilfe dieser Spezialisierung der Pleuralmuskulatur eine bessere Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Mecopteria-Ordnungen möglich werden könnte. Meine Untersuchungen, die an 77 Familienvertretern aus zahlreichen Teilgruppen der Mecopteria-Ordnungen vorgenommen wurden, ergaben, daß der Muskel des hinteren Gelenkfortsatzes in seinem Vorkommen auf die Protomecoptera, Eumecoptera und Diptera beschränkt ist. Er konnte bei sämtlichen von mir untersuchten Vertretern dieser beiden Ordnungen gesehen werden (s. Tabelle).

#### 6. Episternum-3. Pterale-Muskel (Abb. 3—8)

BONHAG (1949) pleural muscle of the 3rd axillary sclerite. DALY (1964)  $pl_2-3ax_{2b}$ ,  $pl_2-3ax_{2c}$ ;  $pl_3-3ax_{3a,b,c}$ . DIERL (1964) IIpm<sub>6</sub>, IIpm<sub>7</sub> bzw. IIIpm<sub>4</sub>, IIIpm<sub>5</sub>. DUNCAN (1939) IIpm<sub>2</sub>, IIpm<sub>3</sub>; IIIpm<sub>2a,b</sub>. EHRlich and DAVIDSON (1961) 78, 110. HASKEN (1939) IIpm<sub>9</sub>. MAKI (1938) *Eutomostethus* 30, 49; *Philopsyche* 27, 28; *Vespa* 29, 30; *Neopanorpa* 33, 63; *Stenopsyche* 39, 65; *Plutella* 29, 53; *Adoxophyes* 31, 54; *Milionia* 34, 60; *Amata* 35, 61; *Papilio* 36, 62; *Ctenacrosceles* 28; *Ptecticus* 27; *Calobata* 28; *Orthellia* 29; *Lathyrrophthalmus* 29. MICKOLEIT (1962) Mm. pleuro-mesopterales. MICKOLEIT (1968) 41. MILLER (1950) muscles of 3rd axillary. MORISON (1927) raas, raat; rapps. NÜESCH (1953)  $pd_{2a,b}$ . SMART (1959) axillary muscle of the 3rd sclerite. SNODGRASS (1942) 76 b, c; 100. WEBER (1925) IIpm<sub>2,3</sub>; IIIpm<sub>2</sub>. WILLE (1956) 2 b, c.

Dieser Muskel fehlt bei keiner der untersuchten Formen. Auffallend klein im Mesothorax der Tenthredinidae und Sirecidae (Hymenoptera). Bei den Tenthredinidae reicht der Muskel nicht bis zum Episternum hinunter (Abb. 3). Er entsteht hier auf dem Basalarapodem und auf der Pleuralleiste. Im Mesothorax der Apocrita ist er stark entfaltet und entspringt dort mit zwei fächerförmigen Zügen auf dem Episternum. WEBER (1925) gibt für *Vespa* als Ansatzstelle zu Unrecht die Membran

zwischen dem 1., 3. und 4. Axillare an. Die beiden fächerförmigen Züge inserieren hier getrennt am Medialrand des 3. Axillare, jeder mit einer dünnen Sehne. Auch im Metathorax von *Vespa* befestigt sich der dort einheitliche Muskel nicht wie WEBER beschreibt in der Membran zwischen Pterale 1, 2 und 3, sondern am Medialrand des 3. Pterale. Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß auch die Haltere der Diptera mit diesem Muskel ausgerüstet ist.

#### 7. Pleuralleiste-3. Pterale-Muskel (Abb. 3—8)

BONHAG (1949) pleural muscle of the 3rd axillary sclerite (35b). DALY (1964) pl<sub>2</sub>-3ax<sub>2a</sub>. DIERL (1964) IIpm<sub>7</sub> (M. pleuro-alaris). DUNCAN (1939) m3AX. EHRLICH and DAVIDSON (1961) 82, 111. MAKI (1938) *Eutomostethus* 31, 50; *Philopsyche* 29, 43; *Vespa* 42; *Neopanorpa* 34, 64; *Stenopsyche* 40, 66; *Plutella* 30, 54; *Adoxophyes* 32, 55; *Milionia* 35, 61, 62; *Amata* 36, 62; *Papilio* 37, 63; *Ctenacroscelis* 29, 49; *Ptecticus* 28, 48; *Calobata* 29, 48; *Orthellia* 30, 51; *Lathyrrophthalmus* 30, 31, 49. MICKOLEIT (1962) M. pleuro-mesopteralis apodemalis epimeralis. MICKOLEIT (1968) 42. MORISON (1927) raap. NÜESCH (1953) pd<sub>2c</sub>. SMART (1959) axillary muscle of 3rd sclerite, 9bii. SNODGRASS (1942) 76a. WEBER (1925) 29. WILLE (1956) first pleuroaxillary muscle 2a. ZALOKAR (1947) pp<sub>4</sub>.

Entspringt an der Caudalfläche der Pleuralleiste, und zwar oberhalb des Pleuralarmes. Dieser Muskel des 3. Pterale besitzt einen viel flacheren Verlauf als der episternale Muskel des 3. Pterale. Wenn beide Muskeln ausgebildet sind, was bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Familien der Fall ist, kreuzen sich ihre Fasern deutlich. Die Insertion liegt in der Regel auf dem caudalen Ende des 3. Pterale. Im Mesothorax der Apidae entsteht der Muskel in einer Skelettasche unmittelbar unterhalb des pleuralen Flügelgelenkes. Bei den Vespidae fällt der in dieser Familie winzige und kugelförmige Muskelbauch die muschelartige Aufwölbung des 3. Pterale aus und befestigt sich mit einer dünnen Sehne an einem kleinen Apodem der Pleuralleiste. Bei den Vespidae sind demnach Ansatz und Ursprung vertauscht, wenn man eine bandförmige Sehne als Kriterium der Insertion gelten läßt. WEBER (1925) erkannte den Muskel bei *Vespa crabro* nicht als Axillarmuskel, da er offenbar nicht dessen Sehne bemerkte und ihn einfach in der das 3. Pterale umgebenden Membran inserieren läßt. Das kleine Apodem der Pleuralleiste wurde von WEBER fälschlich als ein Teil des Flügelgelenkkopfes (F<sup>''</sup>) interpretiert. Der Pleuralleiste-Scutum-Muskel des Mesothorax der Diptera ist deutlich in 2 Portionen gespalten. Beide inserieren mit einer gemeinsamen Sehne. Bei *Tipula* kommt eine Portion des Pleuralleiste-Scutum-Muskels vom dorsalen Epimerum.

Tabelle. Vorhandensein (+) bzw. Fehlen (-) der Pleurotergalmuskeln in den Pterothoraxsegmenten der Neuroptera und Mecoptera. Bei fehlender Signatur wurde die betreffende Untersuchung nicht ausgeführt

Es bedeuten außerdem: Ba-PrAL-M. = Basalare-Pracalare-M.; Ba-Sct-M. = Basalare-Scutum-M.; PIL-STG-M. = Pleuralleiste-Subtegula-M.; PIA-Sct-M. = Pleuralarm-Scutum-M.; PIA-1. P-M. = Pleuralarm-1. Pterale-M.; APps-1. P-M. = Anepisternum-1. Pterale-M.; PIL-Sct-M. = Pleuralleiste-Scutum-M.; PIL-GP-M. = Pleuralleiste-tergaler Gelenkfortsatz-M.; APps-3. P-M. = Anepisternum-3. Pterale-M.; PIL-3. P-M. = Pleuralleiste-3. Pterale-M.

<i>I. Neuroptera</i>	PIL-GP-M.	PIL-Sct-M.	APps-1. P-M.	PIA-1. P-M.	PIA-Sct-M.	PIL-3. P-M.	APps-3. P-M.	PIL-STG-M.	Ba-Sct-M.	Ba-PrAL-M.	PIL-GP-M.	PIL-Sct-M.	APps-1. P-M.	PIA-1. P-M.	PIA-Sct-M.	PIL-3. P-M.	APps-3. P-M.	PIL-STG-M.	Ba-Sct-M.	Ba-PrAL-M.	
Megaloptera	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Corydalus cornutus</i> L.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chauliodes pectinicornis</i> (L.)	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sialis flavilatera</i> L.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Raphidia flavipes</i> Stein	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Planipennia	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ithone fuscata</i> Newm.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Semidalis aleurodiformis</i> Steph.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Osmylus chrysoptis</i> L.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sisyra fuscata</i> F.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Psychopsis mimica</i> Newm.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Boreomyia subnebulosa</i> Steph.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Drepanopteryx phalaenoides</i> L.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chrysopa septempunctata</i> Westm.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Creoleon lugdunensis</i> Villers.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Palparens libelluloides</i> Dalm.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ascalaphus libelluloides</i> Schaeff.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Nicht näher bestimmt	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+







### C. Phylogenetische Auswertung der Ergebnisse

Nach MICKOLEIT (1966) stimmen die Eumecoptera, Diptera und Amphiesmenoptera synapomorph im Besitz eines Pleurotergalmuskels überein, der an das 1. Pterale zieht. Dieser Muskel des 1. Pterale entspricht einem Teil des im Grundplan der Holometabola vorkommenden Pleuralarm-Scutum-Muskels. Er verlagerte seinen Ansatz vom Scutumseitenrand auf das 1. Pterale. Ein Muskel des 1. Pterale wurde in dieser Arbeit auch für die Protomecoptera beschrieben. Damit wurde wahrscheinlich gemacht, daß die Protomecoptera, Eumecoptera, Diptera und Amphiesmenoptera eine monophyletische Gruppe bilden. Die Hymenoptera, die von MARTYNOVA (1959) ebenfalls zu den Mecopteria gerechnet werden, teilen dieses abgeleitete Merkmal nicht mit den erwähnten Ordnungen. Bei den Hymenoptera verhält sich der Pleuralarm-Scutum-Muskel wie im Grundplan der Holometabola und inseriert als kräftiges Band am Scutumseitenrand. Demnach müßten die Hymenoptera allen anderen Mecopteria-Ordnungen als Schwestergruppe zugeordnet werden, wobei wir natürlich voraussetzen, daß die Hymenoptera eine Teilgruppe der Mecopteria sind.

Ein Vergleich des Pleuralleiste-Scutum-Muskels bei den verschiedenen Ordnungen macht wahrscheinlich, daß zwischen den Trichoptera + Zeugloptera + Glossata und den Protomecoptera + Eumecoptera + Diptera ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Für die Monophylie der Protomecoptera + Eumecoptera + Diptera spricht die Verlagerung des Pleuralleiste-Scutum-Muskels vom hinteren Scutumseitenrand auf die Spitze des Tergalarmes bzw. auf das 4. Pterale. Die Verlagerung des Muskelansatzes führte zu einer spezifischen Umgestaltung des hinteren tergalen Gelenkstückes. Diese Apomorphien fehlen den Trichoptera, Zeugloptera und Glossata, welche nach allgemeiner Auffassung eine begründete Abstammungsgemeinschaft bilden und von KIRIAKOFF (1948) als Amphiesmenoptera zusammengefaßt wurden<sup>1</sup>. Da sich bei den Amphiesmenoptera auch keinerlei Indizien auffinden ließen, die auf eine sekundäre Vereinfachung hinweisen könnten, und da die Monophylie der Amphiesmenoptera unbestritten ist, ergibt sich die unausweichliche Folgerung, daß die Protomecoptera + Eumecoptera + Diptera die Schwestergruppe der Amphiesmenoptera sind. Nach diesen Überlegungen wird die Annahme einer engen Verwandtschaft zwischen den Amphiesmeno-

1. Die Monophylie der Amphiesmenoptera wurde bisher durch zahlreiche Sondermerkmale bewiesen. Nach SUOMALAINEN (1966) stimmen die Trichoptera und Lepidoptera auch weitgehend in der Cytologie überein: Beide Ordnungen besitzen heterogametische Weibchen, holokinetische Chromosomen, apyrene Spermien, eine achiasmatische Oogenese und ungefähr dieselbe Chromosomenzahl. In beiden Ordnungen ist zwischen den Anaphaseplatten der Oogenese eine Eliminationsplatte sichtbar, deren Eliminationschromosomen Feulgen-negativ sind.

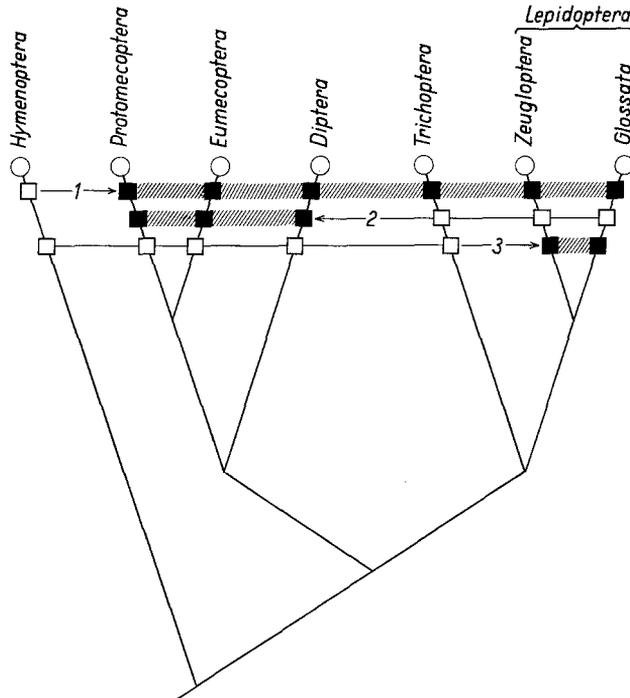


Abb. 9. Darstellung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Mecoptera-Ordnungen, wie sie von HENNIG (1953) angenommen wurden. Das Diagramm ist für einige Teilgruppen unter Heranziehung von Differenzierungsreihen der Pleurotergalmuskulatur als Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik (HENNIG, 1966) angelegt, um zu verdeutlichen, inwieweit die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung diesen Stammbaumentwurf stützen können. Die apomorphe Stufe der Differenzierungsreihen ist schwarz, die plesiomorphe Stufe weiß gekennzeichnet. Es handelt sich im einzelnen um folgende Merkmale: 1. Verlagerung der Insertion des Pleuralarm-Scutum-Muskels auf das 1. Pterale. 2. Verlagerung der Insertion des Pleuralleiste-Scutum-Muskels auf den hinteren tergalen Gelenkfortsatz. 3. Umbildung der Ursprungssehne des Pleuralleiste-Subtegula-Muskels zu einem Tegulararm

ptera und den Protomecoptera oder den Eumecoptera, wie sie von TILLYARD (1935) und MARTYNOVA (1959) vorgebracht wurde, außerordentlich unwahrscheinlich. Beide Autoren betrachten die Mecoptera oder genau genommen die Vorläufer der rezenten Mecoptera als die Stammgruppe der übrigen Mecoptera und leiten deren Ordnungen in verschiedener Weise von Teilgruppen der Mecoptera ab. Während MARTYNOVA die Diptera mit den Eumecoptera und die Amphiesmenoptera mit den Protomecoptera in Zusammenhang bringt, hält TILLYARD eine engere Verwandtschaft mit den Eumecoptera auch für die Amphiesmeno-

ptera für wahrscheinlicher. Nach TILLYARD sind also die Protomecoptera als Schwestergruppe den Eumecoptera + Diptera + Amphiesmenoptera zuzuordnen. Sowohl TILLYARD als auch MARTYNOVA stellen damit die Monophylie der Mecoptera in Frage, was für eine konsequent phylogenetisch ausgerichtete Systematik, zu der sich allerdings weder TILLYARD noch MARTYNOVA bekennen, erhebliche Folgen hätte.

Der Befund SHARPLINs (1964), daß der Subtegulamuskel bei den Zeugloptera und Glossata sich gegenüber dem Subtegulamuskel der Trichoptera durch die Umbildung seiner Sehne zu einem Tegulararm apomorph verhält, wurde in der vorliegenden Arbeit für zahlreiche Familienvertreter bestätigt. Diese Apomorphie bringt die Zeugloptera und Glossata in engen Zusammenhang. Sie spricht gegen die Auffassung HINTONs (1958), nach der die Zeugloptera als Schwestergruppe der Glossata + Trichoptera gedeutet werden.

Wir stellen abschließend fest, daß unsere Folgerungen mit den von HENNIG (1953) angenommenen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Mecoptera-Ordnungen in Einklang stehen. Die Abb. 9 soll verdeutlichen, inwieweit unsere Ergebnisse die Vorstellungen dieses Autors stützen.

### Zusammenfassung

1. Die pterothorakale Pleurotergalmuskulatur der Megaloptera, Planipennia, Hymenoptera, Protomecoptera, Eumecoptera, Diptera und Amphiesmenoptera wurde an 93 Familienvertretern untersucht.

2. Für den Grundbauplan des Holometabola-Pterothorax werden folgende Pleurotergalmuskeln angenommen: 1. Basalare-Praealare-Muskel, 2. Basalare-Scutum-Muskel, 3. Pleuralleiste-Subtegula-Muskel, 4. Pleuralarm-Scutum-Muskel, 5. Pleuralleiste-Scutum-Muskel, 6. Episternum-3. Pterale-Muskel, 7. Pleuralleiste-3. Pterale-Muskel.

3. Der Pleuralleiste-Scutum-Muskel wurde bei *Sysira* und *Ithone* als für die Planipennia neu nachgewiesen.

4. Die Protomecoptere *Merope tuber* besitzt wie die Eumecoptera, Diptera und Amphiesmenoptera einen Pleuralarm-Scutum-Muskel, der seinen Ansatz auf das 1. Pterale verschoben hat.

5. Der Pleuralarm-Scutum-Muskel der Hymenoptera inseriert wie bei den Neuroptera am Scutumseitenrand.

6. Die Protomecoptera, Eumecoptera und Diptera zeichnen sich durch einen Pleuralleistenmuskel aus, der an die distale Spitze des hinteren Tergalarmes zieht. Er entspricht dem Pleuralleiste-Scutum-Muskel des Grundplanes.

7. Der Befund SHARPLINs, daß der Pleuralleiste-Subtegula-Muskel der Zeugloptera und Glossata auf einem sog. Tegulararm der Pleuralleiste entspringt, konnte bestätigt werden. Ein Tegulararm kommt bei

keinem der überprüften Familienvertreter der Trichoptera, Eumecoptera, Protomecoptera, Diptera, Hymenoptera, Planipennia und Megaloptera vor.

8. Aus den anatomischen Befunden ergeben sich folgende phylogenetische Beziehungen: a) Unter der Annahme, daß die Hymenoptera eine Teilgruppe der Mecoptera sind, müßten die Hymenoptera allen anderen Mecoptera-Ordnungen als Schwestergruppe gegenübergestellt werden. b) Es besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Amphiesmenoptera und den Protomecoptera + Eumecoptera + Diptera. c) Die Zeugloptera sind mit den Glossata enger verwandt als mit den Trichoptera.

### Summary

1. The pterothoracic pleurotergal musculature of representatives of 93 families of the Megaloptera, Planipennia, Hymenoptera, Protomecoptera, Eumecoptera, Diptera and Amphiesmenoptera has been investigated.

2. It is postulated that the original pattern of the pterothorax of the Holometabola includes the following muscles: 1. basalare-prealare muscle, 2. basalare-scutum-muscle, 3. pleural ridge-subtegula-muscle, 4. pleuralarm-scutum-muscle, 5. pleural ridge-scutum-muscle, 6. episternum- 3rd axillary muscle, 7. pleural ridge-3rd axillary muscle.

3. *Sysira* and *Ithone* have a pleural ridge-scutum-muscle which has not been described previously for the Planipennia.

4. As in the Eumecoptera, Diptera and Amphiesmenoptera, the Protomecopteran *Merope tuber* possesses a pleural-scutum-muscle which has also shifted its place of attachment to the 1st axillary.

5. The pleuralarm-scutum-muscle of the Hymenoptera is inserted on the lateral margin of the scutum as in the Neuroptera.

6. The Protomecoptera, Eumecoptera and Diptera are characterized by a pleural ridge muscle which is attached to the distal part of the posterior notal wing process. It corresponds to the pleural ridge-scutum-muscle of the original pattern.

7. The findings of SHARPLIN that the pleural ridge-subtegula-muscle of the Zeugloptera and Glossata originates on a so-called tegulararm was confirmed. A tegulararm was not found in any of the representatives of the Trichoptera, Eumecoptera, Protomecoptera, Diptera, Hymenoptera, Planipennia, and Megaloptera.

8. From the observations reported here the following phylogenetic conclusions can be drawn: a. Assuming that the Hymenoptera are a part of the Mecoptera we would have to consider all other orders of the Mecoptera together as a sister-group of the Hymenoptera. b. A sister-group relationship exists between the Amphiesmenoptera and the Proto-

mecoptera + Eumecoptera + Diptera. c. The Zeugloptera are more closely related to the Glossata than to the Trichoptera.

### Abkürzungen

<i>Skelet</i>	<i>Muskulatur</i>
<i>AEps</i> Anepisternum	1 Basalare-Praecalare-M.
<i>BaSp</i> Basalarspalt	2 Basalare-Scutum-M.
<i>GP</i> hinterer Gelenkfortsatz	3 Pleuralleiste-Subtegula-M.
<i>P</i> Pterale	4 Pleuralarm-Scutum-M.
<i>PLA</i> Pleuralarm	4a Pleuralarm-1. Pterale-M.
<i>PL</i> Pleuralleiste	4b Anepisternum-1. Pterale-M.
<i>PN</i> Postnotum	5 Pleuralleiste-Scutum-M.
<i>PrAl</i> Praecalare	5a, b Pleuralleiste-tergaler Gelenkfortsatz-M.
<i>Sa</i> Subalare	
<i>Scl</i> Scutellum	6 Anepisternum-3. Pterale-M.
<i>Sct</i> Scutum	7 Pleuralleiste-3. Pterale-M.
<i>STg</i> Subtegula	
<i>TgA</i> Tegulararm	
<i>TSp</i> Tergalspalt	

### Literatur

- BADONNEL, A.: Recherches sur l'anatomie des Psoques. Suppl. Bull. biol. France Belg. 1—241 (1934).
- BERLESE, A.: Gli Insetti. Milano: Società Editrice Libreria 1909.
- BONHAG, PH.: The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Mem. Cornell agric. exp. Stat. 285, 3—39 (1949).
- CARBONELL, C. S.: The thoracic muscles of the cockroach. Smiths. misc. Coll. 107, 1—23 (1947).
- CZIHAK, G.: Beiträge zur Anatomie des Thorax von *Sialis flavilata* L. Öst. zool. Z. 4, 421—448 (1953).
- Beiträge zur Anatomie des Thorax von *Ascalaphus macaronius* SCOP., *Myrmeleon europaeus* McLACH. und *Palpares libelluloides* DALM. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 75, 401—432 (1956).
- DALY, H. V.: Skeleto-muscular morphogenesis of the thorax and wings of the honey bee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). Univ. Calif. Publ. Entomol. 39, 1—77 (1964).
- DIERL, W.: Cytologie, Morphologie und Anatomie der Sackspinner *Fumea casta* (PALLAS) und *crassiorella* (BRUAND) sowie *Bruandia comitella* (BRUAND) (Lepidoptera: Psychididae) mit Kreuzungsversuchen zur Klärung der Artspezifität. Zool. Jb., Abt. System. Ökol. u. Geogr. 91, 201—271 (1964).
- DUNCAN, C. D.: A contribution to the biology of North American vespine wasps. Stanford Univ. Publ., Ser. Biol. Sci. 8 (1), 1—272 (1939).
- EHRlich, P. R., and S. E. DAVIDSON: The internal anatomy of the monarch butterfly *Danaus plexippus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). Microentomology 24, 87—133 (1961).
- HASKEN, W.: Der Thorax von *Panorpa communis* L. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 65, 295—338 (1939).
- HENNIG, W.: Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entomol. 3, Sonderheft, 1—85 (1953).
- Phylogenetic systematics. Urbana 1966.

- HINTON, H. E.: The phylogeny of the panorpoid orders. *Ann. Rev. Entomol.* **181**—206 (1958).
- KELSEY, L. P.: The skeleto-motor mechanism of the dobsonfly, *Corydalus cornutus*. Part II. Cornell Univ. agric. exp. Stat. Mem. No 346, 1—31 (1957).
- KILLINGTON, F. J.: A monograph of the British Neuroptera. London 1936.
- KIRIAKOFF, S. G.: Classification of the Lepidoptera and related groups with some remarks on taxonomy. *Biol. Jaarb. Kon. Naturw. Genootsch. Dodanaea Gent* **15**, 118—143 (1948).
- KORN, W.: Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und ihre Metamorphose. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **68**, 273—330 (1943).
- MAKI, T.: Studies of the skeletal structure, musculature, and nervous system of the alder fly, *Chauliodes formosanus*. *J. Mem. Fac. Sci. Agric. Formosa* **16**, 117—243 (1936).
- Studies on the thoracic musculature of insects. *Mem. Fac. Sci. Agric. Formosa* **24**, 1—343 (1938).
- MARKL, H.: Peripheres Nervensystem und Muskulatur im Thorax der Arbeiterin von *Apis mellifica* L., *Formica polyctena* FOERSTER und *Vespa vulgaris* L. und der Grundplan der Innervierung des Insektenthorax. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **83**, 107—184 (1966).
- MARTYNOVA, O.: Die phylogenetischen Wechselbeziehungen der Insekten des Mecopteren-Komplexes. [orig. Russ.]. *Trudy inst. morf. schivotnych im. A. N. Severtzova* **27**, 221—229 (1959).
- MATSUDA, R.: The comparative morphology of the thorax of two species of insects. *Microentomology* **21**, 1—65 (1956).
- MICKOLEIT, G.: Die Thoraxmuskulatur von *Tipula vernalis* MEIGEN. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Dipteren thorax. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **80**, 213—244 (1962).
- Zur Kenntnis einer neuen Spezialhomologie (Synapomorphie) der Panorpoidea. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **83**, 483—496 (1966).
- Zur Thoraxmuskulatur der Bittacidae. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **85**, 386—410 (1968).
- MIHALYI, F.: Untersuchungen über die Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege. *Arb. ung. biol. Forsch.-Inst. Tihany* **8**, 106—119 (1935/36).
- MILLER, A.: The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster*. In: M. DEMEREC, *Biology of Drosophila*. New York 1950.
- MORISON, G. D.: The muscles of the adult honey bee (*Apis mellifera* L.). I. The healthy muscles of the adult honey bee. *Somatic musculature. Quart. J. micr. Sci.* **71**, 395—463 (1927).
- NÜESCH, H.: The morphology of the thorax of *Telea polyphemus* (Lepidoptera). I. Skeleton and muscle. *J. Morph.* **93**, 589—609 (1953).
- RITTER, W.: The flying apparatus of the blowfly. *Smiths. misc. Coll.* **56**, 1—76 (1911).
- ROSS, H. H.: The evolution and past dispersal of the Trichoptera. *Ann. Rev. Entomol.* **169**—206 (1967).
- SHARPLIN, J.: Wing base structure in Lepidoptera (I., II. and III.). *Canad. Ent.* **95**, 1024—1050, 1121—1145; **96**, 943—949 (1963—1964).
- SMART, J.: Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. *Smiths. misc. Coll.* **137**, 331—363 (1959).
- SNODGRASS, R. E.: The thorax of the insects and the articulation of the wings. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **36** (1909).
- The skeleto-muscular mechanisms of the honeybee. *Smiths. misc. Coll.* **103**, 1—120 (1942).

- SUOMALAINEN, E.: Achiasmatische Oogenese bei Trichopteren. *Chromosoma* (Berl.) **18**, 201—207 (1966).
- TILLYARD, R. J.: The evolution of the Scorpion flies and their derivatives (Order Mecoptera). *Ann. ent. Soc. Amer. Columbus* **28**, 1—45 (1935).
- WEBER, H.: Das Thoraxskelet der Lepidopteren. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenthorax. *Z. ges. Anat., I. Abt.* **73**, 277—331 (1924).
- Der Thorax der Hornisse. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* 1—100 (1925).
- Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopteren thorax. *Z. wiss. Zool.* **131**, 181—254 (1928).
- WILLE, A.: Comparative studies of the thoracic musculature of bees. *Univ. Kansas Sci. Bull.* **38**, 439—498 (1956).
- WILLIAMS, C. M., and M. V. WILLIAMS: The flight muscles of *Drosophila repleta*. *J. Morph.* **72**, 589—597 (1943).
- WITTIG, G.: Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* Burm. (Larve und Imago) unter besonderer Berücksichtigung des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **74**, 491—570 (1955).
- ZALOKAR, M.: Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse Zool.* **54/2**, 17—53 (1947).

Dr. G. MICKOLEIT  
Zoologisches Institut der Universität Tübingen  
74 Tübingen, Hölderlinstr. 12