Lehrbuch der Speziellen Zoologie

Begründet von Alfred Kaestner

Band I: Wirbellose Tiere

Herausgegeben von Hans-Eckhard Gruner

ИЪ 9702

ДАР

Wirbellose Tiere

5. Teil: Insecta

Herausgegeben von Holger H. Dathe

Zweite Auflage

84691

БИБЛИОТЕКА
Зоологического Ин-та
Российской Академии наук

Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg · Berlin

Anschrift des Herausgebers:

Prof. Dr. Holger H. Dathe
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und
Landnutzungsforschung (ZALF) e. V.
Schicklerstraße 5
16225 Eberswalde

Gedruckt mit Unterstützung des Förderungs- und Beihilfefonds Wissenschaft der VG WORT.

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek
Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.ddb.de abrufbar.

ISBN 3-8274-0930-6

© 2003 Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg · Berlin

Alle Rechte, insbesondere die der Übersetzung in fremde Sprachen, sind vorbehalten. Kein Teil des Buches darf ohne schriftliche Genehmigung des Verlages photokopiert oder in irgendeiner Form reproduziert oder in eine von Maschinen verwendbare Sprache übertragen oder übersetzt werden.

Es konnten nicht sämtliche Rechteinhaber von Abbildungen ermittelt werden. Sollte dem Verlag gegenüber der Nachweis der Rechtsinhaberschaft geführt werden, wird das branchenübliche Honorar nachträglich gezahlt.

Lektorat: Dr. Ulrich G. Moltmann, Jutta Liebau
Produktion: Elke Littmann
Umschlaggestaltung: Kurt Bitsch, Birkenau
Gesamtherstellung: druckhaus köthen GmbH, Köthen

Autoren

Prof. Dr. Joachim U. Adis
(10. Mantophasmatodea part.)
Max-Planck-Institut für Limnologie
Arbeitsgruppe Tropenökologie
Postfach 1 65, 24302 Plön

Univ. Prof. Dr. Horst Aspöck
(Neuropterida, 28. Raphidioptera, 29. Megaloptera, 30. Neuroptera; part.)
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Klinisches Institut für Hygiene und Medizinische Mikrobiologie der Universität, Kinderspitalgasse 15,
A-1095 Wien, Österreich

Univ. Prof. Dr. Ulrike Aspöck
(Neuropterida, 28. Raphidioptera, 29. Megaloptera, 30. Neuroptera; part.)
Naturhistorisches Museum Wien
2. Zoologische Abteilung
Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich

Dr. Ernst Bauernfeind
(6. Ephemeroptera)
Naturhistorisches Museum Wien
1. Zoologische Abteilung
Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich

Privatdozent Dr. Rolf Georg Beutel
(26. Coleoptera ohne UO Polyphaga)
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie
Erbertstraße 1, 07743 Jena

Prof. Dr. Horst Bohn
(Dictyoptera part., 14. Blattoptera, 15. Isoptera)
Ludwig-Maximilians-Universität München, Zoologisches Institut
Luisenstraße 14, 80333 München

Diplom-Biologe Sven Bradler
(16. Phasmatodea)
Universität Göttingen
Institut für Zoologie und Anthropologie
Berliner Str. 28, 37073 Göttingen

Prof. Dr. Holger H. Dathe
(31. Hymenoptera, Zwischentitel part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Dr. Jürgen Deckert
(24. Heteroptera part., 25. Coleorrhyncha part.)
Humboldt-Universität zu Berlin
Museum für Naturkunde
Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Prof. Dr. Wolfram Dunger
(1. Protura, 2. Collembola, 3. Diplura, 4. Archaeognatha, 5. Zygentoma)
Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
Am Museum 1, 02826 Görlitz

Reinhard Ehrmann
(13. Mantodea part.)
Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Abteilung Entomologie
Erbprinzenstr. 13, 76133 Karlsruhe

Dr. Reinhard Gaedike
(33. Lepidoptera part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Dr. Ursula Göllner-Scheiding
(21. Thysanoptera part., 24. Heteroptera part., 25. Coleorrhyncha part.)
Humboldt-Universität zu Berlin
Museum für Naturkunde, Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Dr. Eckhard K. Groll
(17. Saltatoria part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Dr. Kurt K. Günther
(7. Odonata part., 11. Embioptera, 17. Saltatoria part., 18. Zoraptera, 19. Psocoptera)
Humboldt-Universität zu Berlin, Museum für Naturkunde
Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Dr. Fabian Haas
(12. Dermaptera)
Universität Ulm, Sektion Biosystematische Dokumentation
Helmholtzstr. 20, 89081 Ulm

Dr. Christoph L. Häuser
(33. Lepidoptera part.)
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1, 70191 Stuttgart

Prof. Dr. Ragnar K. Kinzelbach
(27. Strepsiptera part., 34. Siphonaptera)
Universität Rostock, Institut für Biodiversitätsforschung, Allgemeine & Spezielle Zoologie
Universitätsplatz 2, 18051 Rostock

Dr. Klaus-Dieter Klass
(Dictyoptera part., 9. Notoptera, 10. Mantophasmatodea part., 13. Mantodea part.)
Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde
Königsbrücker Landstraße 159, 01109 Dresden

Prof. Dr. Bernhard Klausnitzer
(26. Coleoptera UO Polyphaga)
Institut für Ökologie und Entomologie
Postfach 20 27 31, 01193 Dresden

Dr. Eberhard Mey
(20. Phthiraptera)
Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum
Heidecksburg, Schloßbezirk 1, 07407 Rudolstadt

Dr. Wolfram Mey
(32. Trichoptera)
Humboldt-Universität zu Berlin
Museum für Naturkunde
Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Dr. Hans Pohl
(27. Strepsiptera part.)
Universität Rostock, Institut für Biodiversitätsforschung, Allgemeine & Spezielle Zoologie
Universitätsplatz 2, 18051 Rostock

Prof. Dr. Hans Strümpel
(Hemiptera, 22. Auchenorrhyncha, 23. Sternorrhyncha)
Universität Hamburg, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum,
Martin-Luther-King-Platz 3, 20146 Hamburg

Prof. Dr. Rainer Willmann
(System und Phylogenese, 35. Mecoptera, Zwischentitel part.)
Universität Göttingen, Institut für Zoologie und Anthropologie
Berliner Str. 28, 37073 Göttingen

Prof. Dr. Willi E. R. Xylander
(7. Odonata part.)
Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz, Postfach 30 01 54, 02806 Görlitz

Dr. Joachim Ziegler
(36. Diptera)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Diplom-Biologe Oliver Zompro
(10. Mantophasmatodea part.)
Max-Planck-Institut für Limnologie
Arbeitsgruppe Tropenökologie
Postfach 1 65, 24302 Plön

Dr. Richard zur Strassen
(21. Thysanoptera part.)
Forschungsinstitut Senckenberg
Entomologie I, Senckenberg-Anlage 25, 60325 Frankfurt am Main

Prof. Dr. Peter Zwick
(8. Plecoptera)
Max-Planck-Institut für Limnologie
Limnologische Fluss-Station Schlitz
Damenweg 1, 36110 Schlitz

Inhaltsverzeichnis

Vorwort VIII

System der Insecta XII

Danksagung XIII

Phylogenese und System der Insecta 1

Systematischer Teil 66

Ellipura 66
1. Ordnung Protura 66
2. Ordnung Collembola ... 71

Cercophora 87
3. Ordnung Diplura 87

Ectognatha 97
4. Ordnung Archaeognatha 97

Dicondylia 102
5. Ordnung Zygentoma.... 102

Pterygota 108

Archipterygota 108
6. Ordnung Ephemeroptera 108

Metapterygota 121
7. Ordnung Odonata 121

Neoptera 143

Polyneoptera 143
8. Ordnung Plecoptera 144

Pliconeoptera 155
9. Ordnung Notoptera 155
10. Ordnung Mantophasmatodea 161
11. Ordnung Embioptera... 167
12. Ordnung Dermaptera... 173

Dictyoptera 181
13. Ordnung Mantodea..... 182
14. Ordnung Blattoptera ... 197
15. Ordnung Isoptera..... 223

Orthopterida 251
16. Ordnung Phasmatodea . 251
17. Ordnung Saltatoria 261

Eumetabola 291

Paraneoptera 291
18. Ordnung Zoraptera 291

Acercaria 296

Micracercaria 296
19. Ordnung Psocoptera ... 296
20. Ordnung Phthiraptera.. 308
21. Ordnung Thysanoptera. 331

Hemiptera 343
22. Ordnung Auchenorrhyncha 346
23. Ordnung Sternorrhyncha 366
24. Ordnung Heteroptera.. 402
25. Ordnung Coleorrhyncha 423

Holometabola 426

Coleopterida 426
26. Ordnung Coleoptera ... 426
27. Ordnung Strepsiptera .. 526

Neuropterida 540
28. Ordnung Raphidioptera 542
29. Ordnung Megaloptera.. 552
30. Ordnung Neuroptera... 564

Hymenopterida 585
31. Ordnung Hymenoptera 585

Mecopterida 652

Amphiesmenoptera 652
32. Ordnung Trichoptera .. 652
33. Ordnung Lepidoptera.. 672

Antliophora 734
34. Ordnung Siphonaptera. 734
35. Ordnung Mecoptera.... 746
36. Ordnung Diptera 756

Literatur 861

Register der Tiernamen 903

Sachregister 951

Vorwort

Insekten sind ihrer Artenzahl nach und in der Formenvielfalt die mit weitem Abstand umfangreichste Organismengruppe. Rund eine Million rezenter Insektenarten ist beschrieben, jährlich werden circa 3 000 neue gefunden. Schätzungen der noch unbekannten Insekten schwanken je nach Ansatz zwischen 10 und 90 Millionen Arten (GROOMBRIDGE 1992, WILSON 1995). Wir stehen nicht an, hier eine weitere Zählung hinzuzufügen (S. XII). Viele Arten treten in sehr großer Individuenzahl auf. Nach überschlägigen Schätzungen leben 10 Trilliarden (10^{19}) Insekten-Individuen auf der Erde, womit auf jeden Menschen rund 2 Milliarden Exemplare entfallen (KLAUSNITZER 2002). Zu den unvorstellbar vielen Arten gehören entsprechend zahlreiche unterschiedliche Lebensweisen, worauf hoch komplexe ökologische Beziehungen fußen. Insekten haben sich in fast allen Habitaten eingerichtet; mit Ausnahme der Meere besiedeln sie seit hunderten Millionen Jahren alle Lebensräume des Globus. Wenn die Erde durch Unvernunft oder andere planetare Katastrophen für den Menschen unbewohnbar wird – die Insekten bleiben; sie sind Tiere mit großer Vergangenheit und großer Zukunft.

Die Insekten sind die phylogenetisch erfolgreichste Tiergruppe. Ihre Vielfalt ist aber auch die große Unbekannte. Wer sich mit Insekten beschäftigt, hat die entmutigende Erfahrung gemacht, dass der nächstliegende und vermeintlich einfachste Schritt, die Artbestimmung, schnell zum unlösbaren Problem wird – Insekten sind eine besondere Kategorie von Tieren. Klein, aber deswegen nicht unbedeutend, im Gegenteil: Miniaturisierung ist wie in der Technik ein Qualitätsmerkmal. Immerhin ist das allgemeine Bewusstsein dabei, sich zu wandeln. Die Vielfalt in organismischen Systemen, die Biodiversität, wird zunehmend als wesentliche und bestimmende Eigenschaft der Biosphäre erkannt und ihre Bewahrung als Grundbedingung für den Schutz genetischer Ressourcen und die gezielte Beeinflussung von Umweltprozessen akzeptiert. Große internationale Programme haben sich, der Welt-Umwelt-Konferenz von Rio de Janeiro (1992) folgend, der koordinierten Erfassung der globalen Biodiversität zugewandt. Die Mitwirkung erfordert die Ausbildung von Spezialisten für die Inventarisierung, Artbestimmung und das Monitoring. Insekten stellen dabei die größte denkbare Herausforderung an jeglichen Bearbeiter dar, vom Systematiker bis zum Umweltingenieur.

Voraussetzung für alle Maßnahmen ist die Kenntnis der Arten als die natürlichen Elemente in Umweltsystemen. Das heißt auch: das klassische Grundlagenfach Spezielle Zoologie hat heute erneut unmittelbare Praxisrelevanz gewonnen. Nach wie vor aber stehen Forscher wie Praktiker recht hilflos vor dem Ausmaß dieser Aufgabe, die sie meist nicht einmal in der Größenordnung beziffern können. Wenn die Schätzungen über die Anzahl der rezenten Insektenarten in solchen wie den genannten Dimensionen auseinanderliegen, ist das vor allem das Eingeständnis einer unglaublichen Unkenntnis dieser Organismengruppe. Diese Unkenntnis, die offenbar von der Gesellschaft weitgehend billigend in Kauf genommen wird, ist das eigentliche Problem, denn mit übergroßen Zahlen hat es zum Beispiel auch die Astronomie zu tun. Unsere Galaxie zählt etwa 100 Milliarden (10^{11}) Sterne. Dank hoher gesellschaftlicher Aufwendungen ist der Erfassungsstand stellarer Objekte unvergleichlich besser als jener der uns in jeder Weise näher liegenden irdischen Mitbewohner. Sie sind wohl so selbstverständlich wie das Wasser und die Luft. Eigentlich aber sollte klar sein, dass ein quantitativ wie qualitativ so unbestreitbar wichtiger Umweltfaktor nicht ohne ernste Folgen vernachlässigt werden kann. Inso-

fern hat die Bereitstellung von entsprechender aktueller Lehrbuch- und Nachschlageliteratur, zusätzlich zu Faunenwerken und Bestimmungsliteratur, höchste Priorität. Bücher mit allgemeinem Inhalt, zur Physiologie, Ökologie und Genetik von Insekten sowie zur Angewandten Entomologie sind aktuell im Angebot, während eine hinreichend ausführliche Systematische Entomologie fehlt.

Eines der Grundprobleme eines Insektenbuches ist sein Verhältnis zum Detail. Die Artenfülle zwingt entweder zur Beschränkung auf Insektengruppen oder geographische Räume (meist beides) oder zu Übersichtswerken, die im Detail zu knapp bleiben. Beispielhaft ist trotz seines umgrenzten geographischen Rahmens die Bearbeitung der Insekten Australiens (NAUMANN 1991). Man wünscht es sich in einer weltweiten Fassung, aber das wäre wohl auch ein ganz anderes Buch. In diesem Zwiespalt bietet sich das „Kaestner-Format" als Lösung geradezu an. Das *Lehrbuch der Speziellen Zoologie* von ALFRED KAESTNER (1901–1971), zuerst 1954 erschienen, ist gleicherweise zum Standard für die Hochschulausbildung geworden, wie auch zum häufig und gern herangezogenen Referenzwerk für die Wissenschaft. Entscheidend für diesen Erfolg dürfte – neben der Verlässlichkeit des Textes, von einem erfahrenen Hochschullehrer didaktisch aufbereitet, – vor allem die konzeptionelle Ansiedlung zwischen dem verbreiteten mittleren Lehrbuchformat und der zerstreuten Spezialliteratur sein. Dieser Zwischenbereich, in dem eine präzise, vollständige Übersicht über ein prinzipiell unüberschaubares Feld angeboten wird, ist für Lehre und Forschung von größter Bedeutung. KAESTNER selbst hatte noch Empfehlungen eingefügt, welche Kapitel als Lernstoff weggelassen werden können, aber es blieb von grundsätzlicher Wichtigkeit, dass diese Teile nicht fehlen, sondern bei Bedarf die Orientierung über alle existierenden Organismenformen zulassen. Das Buch hört nicht an der Oberfläche auf, sondern hat immer noch etwas mehr anzubieten, bis hin zur wesentlichsten Spezialliteratur. Dieses Konzept eines Lehr- und Nachschlagewerkes von genau angepasster Ausführlichkeit hat seinen hohen fachlichen Nutzungswert erwiesen.

Wir waren daher gut beraten, das Grundkonzept der Reihe beizubehalten. Der Spezielle Teil zum Insektenband des KAESTNER erschien 1973 in erster Auflage, er ist also 30 Jahre alt. Es ist nicht nur die Zahl der Jahre, die Neues fordert, denn eben in diesem Zeitraum hat sich in der praktischen Umsetzung der HENNIGschen Phylogenetischen Systematik (HENNIG 1950, 1953, 1969, 1981) eine tief greifende geistige Revolution vollzogen, die noch immer in vollem Gange ist. Mit dem Bedeutungswandel der Speziellen Zoologie haben sich auch ihre methodischen Möglichkeiten deutlich erweitert und in relativ kurzer Zeit erhebliche Kenntnisfortschritte erbracht. Den größten Anteil am Fortschritt haben nach wie vor vergleichend-morphologische Untersuchungen, die wie physiologische, ethologische und andere Daten nach HENNIG erstmals mit einer reproduzierbaren Methodik auswertbar wurden. Molekularbiologische Analysen haben ganz neue Merkmalsbereiche erschlossen und vor allem bei höheren systematischen Kategorien wesentlich zu besser begründeten Vorstellungen über phylogenetische Beziehungen beigetragen, diese quasi berechenbar gemacht. Sie sind deshalb unentbehrlich geworden, obwohl man dieses Werkzeug auch nicht überschätzen darf. Es wäre nicht einzusehen, dass Informationen über intakte Organismen – überaus komplexe Strukturen, die zudem in ihrer Funktionalität direkt beobachtet werden können – weniger aussagekräftig sein sollen als deren molekulare Bausteine, die einer niedrigeren biologischen Organisationsstufe angehören. Die Fortschritte insgesamt, die auf allen Ebenen vorangehen, sind so grundlegend und vielfältig (mitunter freilich auch schnelllebig und widersprüchlich), dass es kaum moderne zusammenhängende Übersichten gibt.

Die zweite Auflage des Insekten-Bandes konnte so keine einfache Aktualisierung werden. Für eine allgemeine Insektenbiologie liegen neue Bearbeitungen vor, u. a.

von DETTNER & PETERS (1999) im gleichen Verlag, so dass für die Neufassung der systematische Teil Vorrang hatte. Es handelt sich um eine grundlegende Neubearbeitung des ehemaligen Speziellen Teils (B), von dem nur das formale Gerüst der inneren Kapitel-Gliederung beibehalten worden ist. Herausgeber, Autoren und Verlag waren sich einig, dass entsprechend den aktuellen Forschungstrends neben den klassischen morphologischen, ontogenetischen und bionomischen Grundlagen verstärkt phylogenetische Zusammenhänge dargestellt werden sollten, nach Möglichkeit ergänzt durch aktuell diskutierte Kladogramme. Diese sind das dynamischste Moment des Buches. Für die meisten systematischen Gruppen sind in letzter Zeit Kladogramme entworfen worden, die jedoch bisher an keiner anderen Stelle in einer vergleichenden Übersicht nachgeschlagen werden können. Im Text sind deshalb auch Literaturverweise zu phylogenetischen Erörterungen zu finden, auf welche üblicherweise zugunsten der Lesbarkeit verzichtet wird. Eine weitere, uns folgerichtig erscheinende Neuerung ist das Vorschalten eines ausführlicheren Kapitels zur Phylogenese und zum System der Insekten. Damit wird das phylogenetisch-systematische Grundanliegen des Bandes nochmals betont, indem es die Einzelbeiträge gleichsam bündelt und in paläontologischen Aspekten vertieft. Die Einbeziehung paläontologischer Sachverhalte ist auf jeden Fall sinnvoll, denn die Evolution der Insekten ist derzeit eines der großen, international engagiert diskutierten Themen. Andererseits gewinnt der ursprüngliche Teilband dadurch Geschlossenheit und Eigenständigkeit.

Um nun tatsächlich eine moderne Sicht auf das System der Insecta zusammenstellen zu können, bedurfte es vor allem der verständnisvollen Mitwirkung der Schöpfer dieser Erkenntnisse. Als Herausgeber schätze ich mich glücklich, herausragende Spezialisten ihrer Insektengruppen als Autoren für das Gemeinschaftsprojekt gewonnen zu haben. Entomologische Fachleute neigen wohl naturgegeben eher zu besonderem Individualismus, und deswegen finde ich es nicht verwunderlich, dass dies auch in ihren Beiträgen zum Ausdruck kommt. Die Vielfalt ist schließlich das bestimmende Kennzeichen unserer Objekte. Ich habe deswegen manche Eigenheit einzelner Beiträge in Form und Inhalt zugelassen, in der Überzeugung, dass der Leser durchaus die Spezifik des Autors vorfinden möchte, wie auch der Autor sich selbst. Das führt gelegentlich zur Vorstellung völlig konträrer Standpunkte – zum Beispiel über die Berechtigung eines Taxons Ellipura oder die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Neuropterida – aber gerade das dürfte als Hinweis auf offene Fragen und wissenschaftliche Auseinandersetzung darüber von besonderem didaktischen Erkenntniswert für den Studierenden sein. Fest stehen die Argumente, nicht aber ihre Deutung. Gegensätzliche Meinungen sind daher im Buch ungeglättet stehen geblieben, lediglich war für den Querverweis auf die jeweils andere Sicht Sorge zu tragen.

Andererseits erwies sich das Konzept des Lehrbuchs als hilfreich, da es ja – anders als ein Handbuch – eine eher konservative „Lehrmeinung" und bestimmte durchgängige formale Übereinkünfte voraussetzt. Ein Studienbuch ist nicht der Ort für spekulative Hypothesen und sonstige Tests. So konnten sich die Autoren (noch) nicht entschließen, die Ordnungen Blattoptera und Isoptera aufzulösen und entweder die Dictyoptera als Ordnung aufzufassen oder – alternativ – bestimmte „Schaben"-Taxa in diesen Rang zu erheben. Selbst wenn dies sozusagen in der Luft liegt, fehlt es noch an schlüssigen Untersuchungen, die aus der Arbeitshypothese eine Lehrmeinung werden lassen. Wichtig war mir, dass stets die Problematik einer nicht entscheidbaren Argumentationslage deutlich wird, auch wenn sich die Autoren letztlich auf eine Position festlegen mussten. Neuen Erkenntnissen ist jedoch Rechnung getragen worden. Zum Beispiel wurden die Mantophasmatodea, die erst im laufenden Jahre 2002 publiziert worden sind, als Ordnung aufgenommen. Dies erscheint heute redlicher, als sie einer der bestehenden acht Pliconeo-

ptera-Ordnungen zuzuschlagen. Der gewählte Name ist allerdings unglücklich, denn die wenigen bekannten Arten sind eindeutig weder Mantodea noch Phasmatodea und stehen schon gar nicht irgendwie dazwischen. Folglich sollte an dieser Stelle der Forschungsbedarf erkennbar werden, nicht der Eindruck einer geklärten Situation.

Geeinigt haben wir uns auch auf die durchgehende Verwendung bestimmter systematischer Kategorien (Ordnung, Überfamilie, Familie), wohl wissend, dass wir sie dem Studierenden als fragwürdige Klassifikationshilfen gleich wieder ausreden müssen. Immerhin war damit die wichtige Festlegung verbunden, im systematischen Teil grundsätzlich *alle* Familien zu erwähnen, bis zu einer bestimmten Stufe also Vollständigkeit zu erreichen. Vor allem bei den „polyphagen" Coleoptera und den Diptera hat dies umfangreiche zusätzliche Recherchen erfordert, die aber dem Buch in besonderer Weise von Vorteil sein dürften. Ich bin den Autoren außerordentlich dankbar für ihr Verständnis und ihre Konzilianz, mir die nötige Moderation ermöglicht zu haben. Immer wieder ist mir unsere Korrespondenz zu einer überaus erfreulichen, anregenden und erkenntnisreichen Diskussion gediehen, für die ich mich sehr herzlich bedanke.

Nicht unerwähnt bleiben sollen einige Aspekte zur Werkgeschichte. Unter dem bewährten Lektorat von Frau Dr. JOHANNA SCHLÜTER (Jena) waren die Arbeiten an einer Neuausgabe schon recht weit gediehen, als die Fertigstellung durch äußere Umstände, die dann sogar zur Auflösung des Fischer-Verlages führten, ganz in Frage geriet. Das Werk war bis dahin vor allem ein Projekt des Museums für Naturkunde in Berlin, aber auch hier gab es gravierende Veränderungen. Wesentliche Träger des Vorhabens standen nach ihrer Pensionierung nicht mehr zur Verfügung, so dass bei einem neuen Verlag gänzlich neue Wege gesucht werden mussten. Um so mehr darf ich dankbar die zuverlässige Kooperation von Herrn Kollegen Dr. KURT K. GÜNTHER (Berlin) hervorheben. Er hat seine umfangreichen textlichen und graphischen Vorarbeiten kurzfristig weiter überarbeitet, solche auch neu einsteigenden Autoren selbstlos zur Verfügung gestellt und mich in verschiedenen schwierigen Gruppen kollegial unterstützt. Er hat einen hohen Anteil daran, dass das Buch schließlich fertig werden konnte. Herrn Prof. Dr. H.-E. GRUNER danke ich für die Übergabe der editorischen Grundlagen. Dem Andenken an meinen viel zu früh verstorbenen Berliner Kollegen Dr. sc. EBERHARD KÖNIGSMANN (1930–1980), der mich vor Jahren an die Hymenoptera heranführte und von dem mir ein wertvoller Manuskript-Entwurf zu meinem Beitrag vorgelegen hatte, möchte ich diesen Band widmen.

Der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie e. V. danke ich für ihr Engagement bei der Realisation dieses Werkes. Mein Dank gilt auch den Mitarbeitern des Spektrum Verlags (Heidelberg), Frau JUTTA LIEBAU und Herrn Dr. ULRICH G. MOLTMANN, für das gute Zusammenwirken. Für seinen erfahrenen freundschaftlichen Rat, mit dem er das Vorhaben stets verlässlich begleitete, danke ich herzlich Herrn Prof. Dr. BERNHARD KLAUSNITZER (Dresden). Einen besonderen Anteil am Gelingen hat das Deutsche Entomologische Institut in Eberswalde mit seinem überaus wertvollen Potential an kundigen und engagierten Fachleuten, an Büchern, Daten und Sammlungen, ohne die insgesamt das Ziel nicht zu erreichen gewesen wäre. Ich hoffe nun und wünsche, dass dieses Werk am Deutschen Entomologischen Institut eine dauerhafte Heimstatt gefunden hat.

29. Juni 2002 HOLGER HEINRICH DATHE

Im vorliegenden Buch verwendetes System der Insecta und die genannten Artenzahlen (gerundet).

- **Insecta** (962 500)
  - **Ellipura** (7 200)
    - 1. Ordnung Protura (680)
    - 2. Ordnung Collembola (6 500)
  - **Cercophora** (955 300)
    - 3. Ordnung Diplura (850)
    - **Ectognatha** (954 500)
      - 4. Ordnung Archaeognatha (450)
      - **Dicondylia** (954 000)
        - 5. Ordnung Zygentoma (425)
        - **Pterygota** (953 600)
          - **Archipterygota** (2 500)
            - 6. Ordnung Ephemeroptera (2 500)
          - **Metapterygota** (951 100)
            - 7. Ordnung Odonata (5 600)
            - **Neoptera** (945 500)
              - **Polyneoptera** (36 800)
                - 8. Ordnung Plecoptera (2 200)
                - Pliconeoptera (34 600)
                - 9. Ordnung Notoptera (26)
                - 10. Ordnung Mantophasmatodea (2)
                - 11. Ordnung Embioptera (250)
                - 12. Ordnung Dermaptera (2 000)
                - Dictyoptera (9 300)
                - 13. Ordnung Mantodea (2 300)
                - 14. Ordnung Blattoptera (4 000)
                - 15. Ordnung Isoptera (3 000)
                - Orthopterida (23 000)
                - 16. Ordnung Phasmatodea (3 000)
                - 17. Ordnung Saltatoria (20 000)
              - **Eumetabola** (908 700)
                - **Paraneoptera** (113 850)
                - 18. Ordnung Zoraptera (30)
                - Acercaria (113 800)
                - Micracercaria (14 400)
                - Psocodea (9 000)
                - 19. Ordnung Psocoptera (4 000)
                - 20. Ordnung Phthiraptera (5 000)
                - 21. Ordnung Thysanoptera (5 350)
                - Hemiptera (99 500)
                - 22. Ordnung Auchenorrhyncha (42 550)
                - 23. Ordnung Sternorrhyncha (16 400)
                - Heteropterida (40 525)
                - 24. Ordnung Heteroptera (40 500)
                - 25. Ordnung Coleorrhyncha (25)
                - **Holometabola** (794 900)
                - Coleopterida (360 600)
                - 26. Ordnung Coleoptera (360 000)
                - 27. Ordnung Strepsiptera (600)
                - Neuropterida (6 500)
                - 28. Ordnung Raphidioptera (206)
                - 29. Ordnung Megaloptera (270)
                - 30. Ordnung Neuroptera (6 000)
                - Hymenopterida (132 000)
                - 31. Ordnung Hymenoptera (132 000)
                - Mecopterida (295 800)
                - Amphiesmenoptera (159 000)
                - 32. Ordnung Trichoptera (10 500)
                - 33. Ordnung Lepidoptera (148 500)
                - Antliophora (136 800)
                - 34. Ordnung Siphonaptera (2 200)
                - 35. Ordnung Mecoptera (600)
                - 36. Ordnung Diptera (134 000)

Danksagung

Die Autoren danken herzlich den zahlreichen Kolleginnen und Kollegen, die mit ihrem fachlichen Rat, mit Auskünften, Anregungen, Materialien oder genereller Unterstützung der Manuskriptarbeiten zum Werk beigetragen haben. Unser Dank richtet sich namentlich an Dr. M. Asche, Berlin, Dr. G. Bechly, Stuttgart, Prof. Dr. J. Bitsch, Toulouse, Herrn DB S. M. Blank, Eberswalde. Dr. D. Burckhardt, Basel, Prof. Dr. K. Dettner, Bayreuth, Prof. Dr. H.-E. Gruner, Berlin, Prof. Dr. H.-J. Hannemann, Berlin, Dr. Fritz Hieke, Berlin, Herrn J. P. Duffels, Amsterdam, Herrn A. Kaiser, Heidelberg, Dr. E. Königsmann, ehemals Berlin, Frau Dr. M. Kotrba, München, Prof. Dr. N. P. Kristensen, Kopenhagen, Dr. A. Martens, Braunschweig, Prof. Dr. L. F. Mendes, Lisboa, Dr. B. Merz, Genf, Prof. Dr. L. A. Mound, ehemals London, Prof. Dr. C. M. Naumann, Bonn, Dr. J. Pelikán, Brno, Prof. Dr. G. Peters, Zepernick, Prof. Dr. W. L. Peters, ehemals Tallahassee, Prof. Dr. J. Rust, Bonn, Prof. Dr. G. Schliephake, Köthen, Dr. H. Schumann, Berlin, Prof. Dr. U. Sedlag, Eberswalde, Prof. Dr. T. Soldan, České Budějovice, Prof. Dr. A. Szeptycki, Kraków, Dr. A. Taeger, Eberswalde, Prof. Dr. A. Thomas, Toulouse, Dr. G. Tröster, Göttingen, Dr. M. von Tschirnhaus, Bielefeld, Dr. H.-P. Tschorsnig, Stuttgart, Prof. Dr. E. Wachmann, Berlin, Prof. Dr. R. Wagner, Schlitz, Prof. Dr. Dieter Waloszek, Ulm, Dr. L. Zerche, Eberswalde.

Die bibliographischen Verzeichnisse hat mit bewährter Sachkenntnis Herr Dr. R. Gaedike auf der Grundlage des neuen Index Litteraturae Entomologicae (DEI Eberswalde) überarbeitet. Auch ihm sehr herzlichen Dank.

Für technische Unterstützung danken wir stellvertretend Herrn Bernd Baumgart, Göttingen, und den Mitarbeitern des Deutschen Entomologischen Instituts Eberswalde, Herrn Lutz Behne, Frau Birgit Ehwald und Frau Bärbel Köseling. Frau Isolde Dorandt und Frau Vera Heinrich, beide Museum für Naturkunde Berlin, haben die grafische Ausstattung der Kapitel Psosoptera, Zoraptera, Embioptera sowie zahlreicher weiterer Kapitel vorbereitet, wofür ihnen besonders zu danken ist. Ebenso gilt unser Dank für Zeichnungen, Präparationen und vielfältige Mitarbeit an den Kapiteln Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha Frau Ursula Frerichs und Frau Ilona Rehmann, beide Zoologisches Museum Hamburg.

Phylogenese und System der Insecta

RAINER WILLMANN

Gleichbedeutend mit dem Namen Insecta wurde häufig der von LATREILLE 1796 eingeführte Name Hexapoda benutzt, der sich auf ein abgeleitetes Merkmal bezieht (z. B. BÖRNER 1904, HANDLIRSCH 1903, SNODGRASS 1965, KRISTENSEN 1975, 1991). SNODGRASS (1965) lehnte die Bezeichnung „Insecta" ab, weil sie früher für fast alle Arthropoda benutzt wurde: LINNÉ (1758) hatte darunter die Ordines Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera und Aptera zusammengefasst, wobei er zu den Aptera auch Gruppen rechnete, die nicht zu den Hexapoda gehören: Arachnida, Crustacea und die „Myriapoda". KRISTENSEN (1975, 1991) benutzte den Terminus Insecta als Synonym für die Ectognatha, und WHITING et al. (1997) als Synonym für die Pterygota. Hier wird der Begriff im Sinne von SNODGRASS (1935, 1938, als Hexapoda), HENNIG (1953, 1969), IMMS (s. RICHARDS & DAVIES 1977) oder auch KAESTNER (1973) gebraucht. Danach umfassen die Insecta die Collembola, Protura, Diplura, Archaeognatha, Zygentoma und Pterygota (nur rezente Taxa genannt).

Diagnose

Die Insekten (Insecta) sind Tracheata mit in Kopf (Caput aus 6 Segmenten), Brustabschnitt (Thorax aus Pro-, Meso- und Metathorax) und Hinterleib (Abdomen, primär 12 Segmente einschließlich „Telson") gegliedertem Körper, primär mit einem Paar Gliederantennen und flügellos. Kopf hinter dem Labrum mit drei Paar Mundwerkzeugen: der ungegliederten Mandibel und den gegliederten und mit einem Taster versehenen Maxillen I und II (Mx II = Labium). Mandibeln ursprünglich monocondyl, im Grundplan stärker abgeleiteter Taxa (Zygentoma, Pterygota) dicondyl. Thoraxsegmente mit je einem Paar aus primär 6 Podomeren bestehenden Laufbeinen sowie bei den Pterygota mit je einem Paar Flügeln an Meso- und Metathorax. Abdomen mit stark reduzierten Extremitäten, die an den Genitalsegmenten Funktionen im Zusammenhang mit der Reproduktion übernehmen können; im Grundplan möglicherweise mit paarigen Schwanzfäden (Cerci) an Segment 11.

1. Ermittlung des Systems der Insekten

Ziel der biologischen Systematik ist es, jenes System zu erschließen und in geeigneter Form wiederzugeben, das durch die stammesgeschichtliche Differenzierung entstanden ist. Mit dieser Zielsetzung hat zuerst HENNIG (1953) eine Erarbeitung des phylogenetischen Systems der Insekten angestrebt, indem er alle paraphyletischen Gruppierungen zu eliminieren versuchte und nur Taxa zuließ, die sämtliche Nachkommen einer Stammart umfassten. Im Zusammenhang damit führte er eine Reihe mittlerweile längst bekannter Namen für verschiedene Monophyla ein, z. B. Dicondylia (1953), Eumetabola (1953) und Antliophora (1969). Allerdings bestehen bei der Ermittlung des phylogenetischen Systems vielfältige Schwierigkeiten. Beispielsweise können Synapomorphien im Laufe der Evolution durch Veränderungen bis zur Unkenntlichkeit überprägt worden sein. Hier können Fossilien dabei helfen, solche Synapomorphien aufzuspüren oder auch Konvergenzen aufzude-

cken. Bei den Insekten ist das nicht selten der Fall. Beispielsweise wird bisweilen angenommen, die Ohrwürmer (Dermaptera) stimmen mit den Schaben, Termiten und Gottesanbeterinnen (Dictyoptera) darin synapomorph überein, dass der Ovipositor a priori reduziert ist. Mesozoische Dermaptera aber hatten noch einen wohlentwickelten Ovipositor. Dessen Reduktion bei den heutigen Ohrwürmern und den Dictyoptera beruht also auf Konvergenz.

Bisweilen von den morphologischen Untersuchungen stark abweichende verwandtschaftliche Kombinationen wurden durch die Analyse von DNA- bzw. RNA-Sequenzen in die Debatte getragen. Schon die Differenzen der Ergebnisse unter den molekularen Analysen zeigen, dass man ungeachtet hoher anfänglicher Erwartungen von einem gesicherten Bild noch weit entfernt ist. Andererseits ist festzustellen, dass die phylogenetischen Annahmen aufgrund morphologischer Daten häufig nicht gut begründet sind.

Die Schwächen der Ergebnisse von Nukleotidsequenz-Vergleichen liegen – teilweise wie bei morphologischen Untersuchungen – vor allem in folgenden Bereichen:

- Ähnlichkeiten können auf Symplesiomorphien beruhen.
- Unterscheiden sich verschiedene Stammbäume nur durch wenige Schritte, können konvergent entstandene Übereinstimmungen das Ergebnis der Analyse beeinflussen.
- Werden aus artenreichen Taxa nur einzelne Arten für die Analyse berücksichtigt, kann die Unkenntnis der Nukleotidsequenzen im Grundplan der verglichenen Taxa zu Verzerrungen bei der phylogenetischen Ausdeutung führen.
- Es besteht eine große Abhängigkeit zwischen Wahl der Außengruppe und Ergebnis; diese Wahl hat Einfluss auf die Lesrichtung und ist insofern ein Spiegel der vorgenannten Probleme.

Werden die Ergebnisse mehrerer Sequenzanalysen zu einem Konsensus-Tree vereinigt, gewinnt man aus einem „richtigen" und mehreren „falschen" Ergebnissen letztlich ein falsches. Aus mehreren richtigen und mehreren falschen oder sogar aus nur falschen Ergebnissen gewinnt man nicht aufgrund von biologischen Gegebenheiten ein richtiges Resultat, sondern (eventuell) aufgrund von statistischen.

CHALWATZIS et al. (1996) kamen aufgrund ihrer Vergleiche der 18S rRNA-Gene zu dem Ergebnis, dass die Holometabola die Phasmatodea einschlössen, was mit Gewissheit den tatsächlichen Gegebenheiten nicht entspricht. Lässt man dieses letztere Resultat außer Betracht, erhält man folgendes Bild: Die Mecoptera und Siphonaptera (Siphonaptera dabei als Schwestergruppe der Boreidae) sind mit den Hymenoptera nächstverwandt, diese Taxa sind die Schwestergruppe der Neuropterida. Diesem Monophylum stehen die Coleoptera + (Diptera + Strepsiptera) gegenüber. Die Amphiesmenoptera sind das Adelphotaxon aller zuvor genannten Gruppen. Ein parallel publiziertes Ergebnis aus derselben Publikation unterscheidet sich von dem vorgenannten dadurch, dass die Strepsiptera + Diptera als Schwestergruppe der Amphiesmenoptera erscheinen (und dass sowohl die Heteroptera als auch die Dermaptera und Phasmatodea inmitten der Holometabola stehen). Bei WHEELER et al. (2001: Fig. 11) erscheinen die Megaloptera als Teilgruppe der Neuroptera und die Diptera als Schwestergruppe der Bittacidae/Mecoptera, in ihrer Fig. 13 ist *Metajapyx* (Diplura) Schwestergruppe der Strepsiptera, beide zusammen als nächste Verwandte der Diptera + *Myrmeleon immaculatus* (Neuroptera). Damit wird klar, dass molekulare Analysen noch nicht verlässlich zur Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen beitragen.

2. Die Artenvielfalt der Insecta im Verlaufe der Erdgeschichte

Die Fossildokumentation der Insekten ist sehr gut: Bisher sind über 20 000 fossile Arten beschrieben. Die ältesten Insekten stammen aus dem unteren Devon und

sind rund 395 Millionen Jahre alt. Da es sich um hochentwickelte Collembola handelt, ist mit einer sehr langen Geschichte der Insekten vor dieser Zeit zu rechnen. Aus dem mittleren Karbon kennt man die ersten geflügelten Insekten. Nach der Entstehung der Holometabolie etwa im Oberkarbon begannen sich die holometabolen Insekten im Perm artenreich zu entfalten.

Die vielleicht bedeutendste Biodiversitätskrise seit Beginn des Mesozoikum erfolgte vor rund 100 Millionen Jahren (mittlere Kreide) und brachte auch den Wandel der von Gymnospermen und Farnen dominierten Flora zu einer Flora mit sich, die von Angiospermen bestimmt wurde. Ein tief greifender Wandel zeigt sich auch bei den Insekten. In der Oberkreide sind daher viele jener Taxa verschwunden, die zuvor eine Rolle spielten, und zahlreiche Gruppen entfalteten ab jetzt einen enormen Artenreichtum. Die Kreide-Tertiär-Grenze war demgegenüber als Biodiversitätskrise für die Insekten wenig bedeutend.

Nach unterschiedlichen Schätzungen existieren heute zwischen 5 und 35 Millionen Insekten-Arten. Wahrscheinlich hat bisher insgesamt über eine Milliarde Insektenarten gelebt. Wenn man von der moderaten Schätzung ausgeht, wonach heute etwa 10 Millionen Insektenarten existieren, kommt man insgesamt auf ungefähr folgende Zahlen (Dauer der Epochen nach HARLAND et al. 1982):

	Dauer in Mio. Jahren	Artenzahl/ Mio. Jahre	Gesamt-Artenzahl
Tertiär/Quartär	60	9 500 000	570 000 000
obere Kreide/Paleozän	20	7 750 000	155 000 000
mittlere Kreide	20	4 500 000	90 000 000
Jura/untere Kreide	113	2 000 000	226 000 000
Trias	35	500 000	17 500 000
Perm	38	1 000 000	38 000 000
oberes Karbon	35	100 000	3 500 000
unteres Karbon	40	20 000	800 000
Devon	48	1 000	48 000
jüngeres Silur	20	500	10 000
Summe			100 858 000

Dabei dürften die Artenzahlen während des Tertiärs zeitweise nicht, wie in der Tabelle angegeben, knapp unter der heutigen, sondern darüber gelegen haben. Weite Bereiche, in denen heute ein gemäßigtes Klima herrscht, waren früher sehr viel wärmer und vermutlich artenreicher, und außerdem war Antarktika zu Beginn des Tertiär noch nicht vereist.

Bei dieser Schätzung wurde die Existenzdauer einer Insektenart mit rund einer Million Jahren angesetzt. Diese Zahl ist bis zu einem gewissen Grade willkürlich: Da manche pliozänen Arten in die Variabilität ihrer heutigen Vertreter fallen, müsste man für viele Arten eine längere Existenzdauer annehmen. Andererseits ist es in vielen Regionen rasch zu einem enormen Artenreichtum gekommen. Auf Hawaii beispielsweise sind in 5,6 Millionen Jahren fast 700 Arten von Drosophiliden entstanden – nicht gerechnet jene, die bereits ausgestorben sind.

3. Die verwandtschaftliche Stellung der Insecta

Abgesehen von WALTON (1921), der die Insekten direkt von Polychaeten ableitete, nahmen fast alle Autoren an, dass die Insekten mit einer Gruppe der Euarthropoda

nächstverwandt sind. Dabei gab es vor allem drei Theorien. Zwei dieser Annahmen sind auch heute noch aktuell.

Nach der **„Trilobiten-Theorie“** (HANDLIRSCH) sollte der Urtypus der Insekten unter den Palaeodictyoptera zu finden sein. Ihre seitwärts ausgebreiteten Flügel sowie angeblichen Flügelrudimente des Prothorax und der Abdominalsegmente sollten Spezialisierungen der pleuralen Erweiterungen der Trilobita sein. Nach dieser Annahme waren die „Apterygota“ degenerierte Pterygota. Insgesamt fand die Trilobitentheorie kaum Anerkennung.

Die Annahme, dass die **Insekten aus den Krebsen** hervorgegangen seien, ist schon um 1900 entwickelt worden (HANSEN, CARPENTER). Man begründete sie mit dem Hinweis auf Identität im Bau der Komplexaugen, Homologie der Antennen der Insekten mit den 1. Antennen der Krebse, Reduktion der 2. Antennen der Krebse (am 3. Kopfsegment) bei den Insekten, Entstehung der Insektenmandibel durch Verlust des Endopodits direkt aus der Krebsmandibel und der ähnlichen Segmentierung im Kopfbereich.

Nach BRAUER (1869–1870) stammen die Insekten von ***Campodea*-ähnlichen Formen** ab. Diese Vorfahren seien auf die Chilopoda zurückführbar. Die Herkunft der Insecta von *Campodea*-ähnlichen Urformen wurde weithin akzeptiert – nicht aber die Verknüpfung mit Chilopoden. Andere nahmen an, dass die Symphyla die nächsten Verwandten oder die Vorfahren der Insekten seien (PACKARD, POCOCK, IMMS u. a.). Trotz erheblicher Übereinstimmungen zwischen den Symphyla und den Insecta (z. B. Besitz von Styli und Ventralbläschen an der Beinbasis) widersprachen TILLYARD (1931) und – weniger ablehnend – SNODGRASS (1938) wegen der progoneaten Natur der Symphyla dieser Theorie. Für eine enge Verwandtschaft mit den Myriapoda aber spreche, dass letztere ebenfalls terrestrisch sind und nur ein Antennenpaar besitzen.

Nach SNODGRASS (1938) stammen von landbewohnenden „Protomyriapoda“ die Chilopoda, Symphyla, Diplopoda und Hexapoda ab. Die frühesten evolutiven Veränderungen fasste er wie folgt zusammen (und sie sprechen zugleich für die Monophylie der Tracheata):

- Die drei Mundwerkzeuge tragenden Segmente verschmolzen mit dem Protocephalon zum Kopf aus Akron und vier postoralen Segmenten.
- Die 2. Antennen wurden reduziert.
- Die Mandibeln verloren ihre Telopodite.
- In den Laufbeinen ging der Extensormuskel des Praetarsus verloren, so dass nur ein Flexor verblieb, dessen Ansatzstelle aus dem Tarsus in mehr basal gelegene Beinglieder verlagert wurde.
- Nephridiale Exkretionsorgane wurden durch Malpighische Gefäße als Anhänge des Proctodaeum ersetzt.
- Die Atmung erfolgte über Tracheen, die seitlich in segmentalen Spiracula endeten.

Dies war dann die Ausgangslage für die Differenzierung der heutigen Teilgruppen der Tracheata.

Wegen der Lage ihrer Genitalöffnungen auf den vorderen Rumpfsegmenten galten die Symphyla als mit den ebenfalls progoneaten Diplopoda und Pauropoda nahe verwandt („Progoneata“). Die Vorfahren der Progoneata und der Hexapoda waren nach SNODGRASS noch opisthogoneat. Die Extremitäten ihres letzten Rumpfsegmentes wurden zu Cerci reduziert. Die 1. und 2. Maxillae behielten die Palpen (bei den Progoneata reduziert), und jeder Palpus gewann zwei basale Lobi: Galea und Lacinia. Die Basen der Maxillen II verschmolzen miteinander, so dass sie ein einheitliches Labium bildeten. Die Gruppe, die die Progoneata und Hexapoda umfasst, bezeichnete SNODGRASS (1938) daher als „Labiata“.

HENNIGS Überlegungen zur Phylogenie und zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Insekten basierten, nun auf der Grundlage der Phylogenetischen Systematik,

weitgehend auf den Untersuchungsergebnissen von SNODGRASS, und auf diesen Vorstellungen fußend wurden die weiteren morphologischen, aber auch die molekularen Untersuchungen fortgeführt.

Monophylie oder Polyphylie der Tracheata und Insecta

MANTON (1977) unterschied als größere Teilgruppen der Arthropoda die Chelicerata, Trilobita, Crustacea und Uniramia. Zu den Uniramia (mit einästigen Rumpfbeinen) gehörten MANTON zufolge die Onychophora, Tardigrada, Myriapoda und Hexapoda. Die Uniramia-Hypothese erwies sich aus verschiedenen Gründen – insbesondere mit dem Nachweis der Monophylie der Euarthropoda, zu denen die Onychophora nicht gehören, – als nicht stichhaltig.

Nach MANTON war die Sechsbeinigkeit bei den Hexapoda fünfmal entstanden (bei den Diplura, Protura, Collembola, Thysanura und Pterygota), denn es bestehen jeweils abweichende Beinmechanismen. Außerdem könne keine der drei von ihr unterschiedenen Mandibelformen der Hexapoda als Ausgangspunkt für die einer der anderen beiden angesehen werden, und die der Symphyla überbrücke nicht die Lücke zu den Hexapoda. Was MANTON übersehen hatte: Zwar können diese unterschiedlichen Strukturen bzw. Beinmechanismen jeweils autapomorph für die betreffende Gruppe sein (und damit wäre nicht der eine Zustand von den anderen ableitbar), aber die verschiedenen Mechanismen könnten auf einen gemeinsamen ursprünglichen Zustand zurückgehen.

Die Tracheata bzw. die Insecta als Teilgruppe der Mandibulata bzw. Crustacea

Die Insekten gehören mit den Krebsen und den übrigen Tracheata zu den Mandibulata. Die Komplexaugen haben zusätzlich zur Cornea einen weitgehend übereinstimmend gebauten Kristallkegel als Lichtsammelapparat (bei den Chelicerata ist kein Kristallkegel vorhanden).

Unklar ist aber, ob die Tracheata eine Teilgruppe der Krebse sind oder deren Schwestergruppe. Die Antwort hängt davon ab, wie überzeugend sich die Monophylie der Krebse nachweisen lässt. Aber nur eine Eigenschaft kann mit einiger Gewissheit als Autapomorphie gelten: das Nauplius-Auge, in dem die larvalen Medianaugen eng zusammenliegen. Da aber terrestrischen Arthropoda ein entsprechendes Larvenstadium fehlt, ist die Bedeutung dieses Merkmals letztlich unklar.

Beim letzten Grundplanvertreter der Mandibulata waren im Kopf fünf Segmente vollkommen verschmolzen (Labral-, Antennalsegment und drei Segmente mit Extremitäten). Alle rezenten Crustacea und Tracheata haben jedoch sechs Kopfsegmente (Labral-, Antennal- und vier weitere Segmente; 2. Antennensegment bei den Tracheata reduziert). Diese Vermehrung muss konvergent nach Aufspaltung in die Tracheata einerseits und die Crustacea andererseits erfolgt sein.

Wenn die Tracheata eine Teilgruppe der Krebse sein sollten, würden sich manche Übereinstimmungen ganz zwanglos nicht als Konvergenzen, sondern als Synapomorphien zwischen den Krebsen (oder einer ihrer Gruppen) und den Tracheata erweisen, so die sechs in den Kopf integrierten Segmente und der unirame Bau der Mandibel.

CHRISTOFFERSEN & MOURA (1996) vertreten die Auffassung, dass die Malacostraca + (Remipedia + Tracheata) ein Monophylum bilden. Sie begründen dies mit folgenden mutmaßlichen Synapomorphien der Remipedia und Tracheata: der partiellen Reduktion der 2. Antenne (bei den Tracheata vollkommen reduziert), der Lage der Gonoporen auf dem letzten präanalen Segment, die Coxa ist reduziert bzw. wahrscheinlich mit der Pleura der Thoraxsegmente fusioniert u. a.

Es wird auch diskutiert, dass die Insekten allein eine Teilgruppe der Crustacea sein könnten. Als Merkmale, die die Insekten mit den Krebsen gemeinsam haben,

bei den Myriapoden (die dann ein Monophylum wären) aber fehlen, gelten unter anderem Ähnlichkeiten zwischen den Malacostraca und Insecta im Gehirn; Neurogenese durch Neuroblasten, also durch Stammzellen im Ektoderm, die durch wiederholte inäquale Teilungen einen Strang zukünftiger Nervenzellen abgeben; und eine fast identische Feinstruktur der Ommatidien. Dafür sprechen auch einige Analysen von 12 SrRNA-Sequenzen.

Tracheata

Die Annahme, die Tracheata seien monophyletisch, ist die bisher am besten untermauerte Hypothese (Abb. A.1). Alle bisher bekannten Tracheata sind oder waren Landbewohner, von eindeutig sekundär aquatischen Formen abgesehen. Daher dürfte auch die unmittelbare Stammart der Tracheata eine terrestrische Lebensweise geführt haben. Wesentliche Unterschiede zwischen den Tracheata und dem Grundplanvertreter der Mandibulata stehen mit dem Übergang zum Landleben und damit verbundenen Anpassungen in Zusammenhang:

In Konvergenz zur Kronengruppe der Krebse wird ein 6. Segment dem Kopf völlig angeschmolzen (Mx-II-Segment); davor liegen das Labral-, 1. Antennen-, (2. Antennen-), Mandibel- und Mx-I-Segment. Sollten die Tracheata eine Teilgruppe der Krebse sein, wäre dies allerdings eine Synapomorphie mit Crustacea. Damit wird die Nahrungsbearbeitung verbessert.

Das erste Postantennalsegment ist reduziert („Interkalarsegment"), seine Extremitäten (entsprechend den 2. Antennen der Crustacea) fehlen. Nach HENNIG (1969) wurde damit vielleicht ein überflüssig gewordenes Schwimmorgan beim Übergang zum Landleben reduziert.

Über Tracheen, von der Körperwand nach innen ziehende, verzweigte Röhrensysteme, wird der Hämolymphe bzw. den Organen Sauerstoff direkt aus der Atmosphäre zugeführt. Wahrscheinlich gehörte ein Tracheensystem mit jederseits einem Stigma an den Rumpfsegmenten zum Grundplan der Tracheata.

Aus Unterschieden in den Tracheen wird aber nach anderer Ansicht deren vier- bis sechsmalige konvergente Entstehung innerhalb der Tracheata abgeleitet und in Betracht gezogen, dass die terrestrische Lebensweise 1. in der Stammlinie der Pleurostigmophora, 2. in der Stammlinie der Notostigmophora (beides: Chilopoda), 3. in der Stammlinie der Progoneata (oder unabhängig bei den Dignatha und Symphyla) und 4. in der Stammlinie der Hexapoda aufgetreten sei. Diese Annahme würde implizieren, dass die Vesiculae (Coxalbläschen) der Sym-

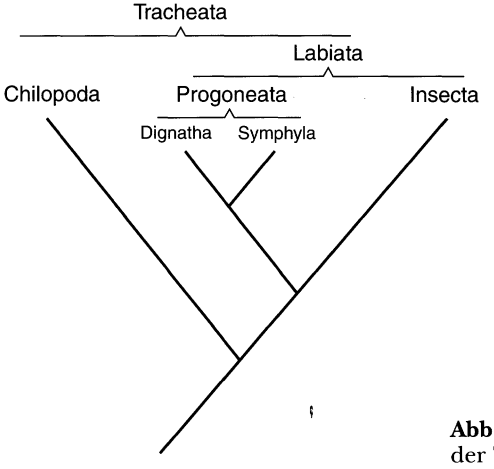


Abb. A.1. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Tracheata.

phyla und Insecta, die Anpassungen an das terrestrische Milieu sind, Konvergenzen sind. Es sind aber keine Gründe bekannt, warum nicht die Unterschiede in den Tracheen auf eine ursprüngliche Form dieser Organe zurückgehen könnten.

Die Exkretion wird von (wahrscheinlich ektodermalen) schlauchförmigen Darmanhängen, den Malpighischen Gefäßen, übernommen.

Die Mandibeln bestehen aus nur einem Glied, das dem basalen Glied einer ehemals mehrgliedrigen Extremität entspricht. Der mandibulare Palpus ging verloren. (Falls die Tracheata eine Teilgruppe der Krebse sind, handelt es sich um eine Synapomorphie mit Crustaceen.)

Weitere abgeleitete Eigenschaften: Besitz vorderer Tentorialarme. Entwicklung besonderer Chemo- bzw. Hygrorezeptoren am Kopf (Tömösvarysche Organe, Postantennalorgane; sie finden sich bei Chilopoden, Diplopoden, Symphylen, Collembola und Pauropoden). Der äußere Ast der Laufbeine wird reduziert, das heißt, die Beine werden einästig. Besitz von Prätarsal-Klauen. Es fehlen Levatormuskeln für den Praetarsus: es verblieb nur ein Muskel, der sog. Klauen-Retraktor.

Die Schwestergruppe der Insecta

Als Schwestergruppe der Insekten kommen innerhalb der Tracheata die Myriapoda (= Chilopoda + Progoneata), die Progoneata (= Dignatha + Symphyla) oder die Symphyla in Betracht.

Die erste dieser Annahmen beinhaltet die Hypothese der Monophylie der Myriapoda, aber kaum eines der Argumente für ihre Monophylie hält einer ernsthaften Kritik stand: Die Homonomie des Rumpfes gilt als symplesiomorphes Merkmal. Das Fehlen von Scolopidien ist eine sehr einfache Übereinstimmung. Das Fehlen von Ocellen (Medianaugen) ist zwar ein abgeleitetes Merkmal, doch sind innerhalb der Arthropoda die Ocelli so oft reduziert worden, dass auch hier Konvergenz vorliegen könnte. Besonders hervorzuheben ist die Auflösung der Komplexaugen in locker stehende Ommatidien ohne Kristallkegel. Bei dieser Übereinstimmung zwischen Chilopoda und Progoneata handelt es sich offenbar um Konvergenz. Die großen Komplexaugen der Scutigeromorpha/Chilopoda können nach Auflösung der Facettenaugen neu zusammengesetzte Komplexaugen sein.

Baccetti sieht allerdings im Bau der Spermien Hinweise auf eine Monophylie der Myriapoda.

Wenn die Myriapoda kein Monophylum sind, kommen als Schwestergruppe der Insecta nur die Progoneata oder aber die Symphyla in Frage.

Labiata: Progoneata + Insecta

Allgemein gilt die Progoneatie als Synapomorphie der Symphyla und Dignatha (= Diplopoda + Pauropoda). Die namengebenden, weit vorn im Rumpf liegenden Geschlechtsöffnungen liegen bei den Symphyla als unpaarer Gonoporus im 4. Rumpfsegment, bei den Dignatha als paarige Öffnungen an der Basis der zweiten Rumpfbeine. Weitere Synapomorphien: Der Mitteldarm entwickelt sich im Dotter (das Lumen des Mitteldarms ist daher frei von Dotter und nicht, wie im ursprünglichen Fall, von Dotter gefüllt); die Trichobothrien haben einen basalen Bulbus; sternale Apodeme; Verlust der Medianaugen und Reduktion der Palpen der 1. Maxillen.

Für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Progoneata und Insecta sprechen folgende Synapomorphien:

- Die Progoneata und Insecta haben Superlinguae (paarige Fortsätze des Hypopharynx).

- Die Maxillen II sind zu Mundwerkzeugen im engeren Sinne umgewandelt. Ursprünglicher Zustand, noch bei den Chilopoda gegeben: es existiert ein beinähnlicher Telopodit.
- Die Progoneata und Insecta besitzen als Fusionsprodukt der II. Maxillen ein Labium.
- Die Vesiculae (Coxalbläschen). Für die bisweilen vorgetragene Annahme, Coxalbläschen habe es schon im Grundplan der Tracheata gegeben, gibt es keinen substanziierten Grund.
- Styli. Da sie unter den Progoneata nur bei den Symphyla vorkommen, müssen die Styli bei den Dignatha sekundär fehlen.
- Die Progoneata und Insecta haben ein embryonales primäres Dorsalorgan. Dabei handelt es sich um Zellen im Nackenbereich, die lange, fädige Fortsätze aufweisen. Diese Fäden umgeben den Embryo und bilden eine Embryonalhülle.
- Die Progoneata und die Insecta durchlaufen ursprünglich eine totale Furchung, das heißt, die Zygote teilt sich nicht nur superfiziell wie bei den meisten Insekten.

Symphyla + Insecta

Snodgrass (1938), Imms (1936) und Hennig (1953) erwogen trotz der Progoneatie der Symphyla, dass diese die nächsten Verwandten der Insekten sein könnten (Abb. A.2). Die Opisthogoneatie der Insecta könnte sekundär und Derivat der Progoneatie der Symphyla und Diplopoda sein. Die Lage der Genitalöffnungen im hinteren Körperbereich bei den Insekten hängt nach Snodgrass mit der lokomotorischen Funktion des Thorax zusammen.

Mögliche Synapomorphien sind:

- Ausbildung von Glossa und Paraglossa am Labium.
- Besitz von Styli am Ventrum des Rumpfes der Symphyla bzw. des Abdomens der Insecta. Wenn die Styli der Symphyla denen der Insecta homolog sind, kann es sich bei letzteren nicht um Reste der Telopodite handeln, denn die Symphyla haben neben den Styli die Telopodite noch als voll entwickelte Laufextremitäten. – Bei den Archaeognatha kommen auch an der 2. und 3. Thoraxextremität „Styli"

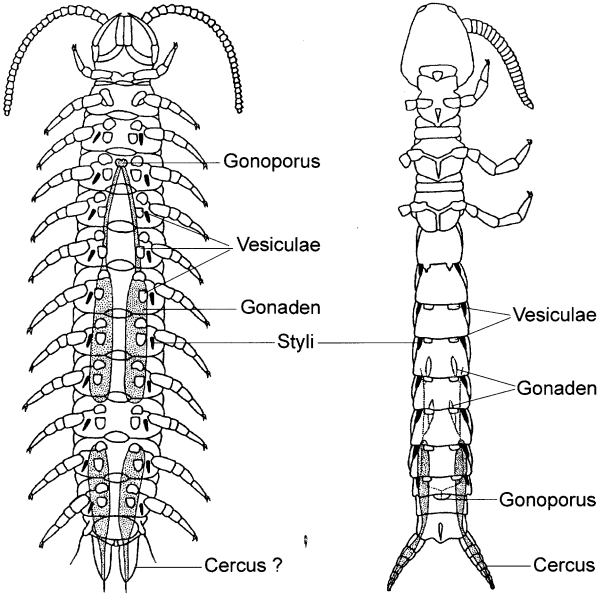


Abb. A.2. Übereinstimmungen zwischen Symphyla (**A.** *Scolopendrella*) und primär flügellosen Insecta am Beispiel von *Anajapyx*, Diplura (**B.**). – Nach Imms 1936.

vor, und zwar an den Coxen. Mit Gewissheit sind diese (muskellosen) Coxalstyli denen am Abdomen (mit Muskeln) nicht seriell homolog. Sie entsprechen dann auch nicht den Styli im Ventralbereich der Symphyla.
- Eversible Vesiculae in ventraler Position („Coxalbläschen").
- Verlust eines Beingliedes.

Das Bein der Chilopoda und der Diplopoda besteht aus 7 freien Podomeren, das der Pauropoda, Symphyla und Insecta aus 6 (Tarsus ungeachtet der Anzahl seiner Abschnitte als ein Podomer gezählt). Die Homologisierung der Beinglieder innerhalb der Tracheata (und erst recht darüber hinaus) ist problematisch.

4. Entstehung und Grundplanvertreter der Insecta

„Entstehung der Insecta" heißt, dass eine Aufspaltung einer Art in zwei Tochterarten vonstatten gegangen war, und die eine wurde (nach der gängigen Vorstellung) zur Stammart der Progoneata, die andere zur Stammart der Insecta. Diese letztere Form war per definitionem das erste Insekt überhaupt. Sie wies all jene Eigenschaften auf, die innerhalb der Arthropoda in den Stammlinien bis zu dieser Art entstanden waren. Sie besaß wie die Chilopoda und Progoneata noch einen aus äußerlich fast homonomen Segmenten bestehenden Körper; nur der Kopf war in diese Homonomie nicht einbezogen. Den Symphyla (Progoneata) könnte sie im Besitz von 14 Rumpfsegmenten (+ Telson) geglichen haben.

Als **Grundplanvertreter** der Insekten wird im Folgenden allerdings nicht diese Form vorgestellt, sondern eine spätere: Jene, die auch all die evolutiven Neuerungen aufweist, die in der Stammlinie der Insekten bis zur letzten Stammart der heutigen Teiltaxa der Insekten erworben wurden (Abb. A.3).

Die Annahme der Monophylie der Insekten, von manchen Autoren bezweifelt, wird durch die nachstehend besonders hervorgehobenen Apomorphien gestützt (Apomorphienkomplex **1**, Abb. A.5).

Kopfkapsel

Das Akron sowie die ursprünglich wohl 6 Segmente, die den Kopf bilden, sind zu einer festen Kapsel verschmolzen. Die vorderste Kopfregion besteht aus dem Clypeolabrum, direkt vor der Mundöffnung gelegen. Die bei den Insekten weit verbreitete, quer verlaufende Epistomalsutur zwischen Clypeolabrum und Frons gehört nicht zum Grundplan, da sie bei den Ellipura, Diplura und Archaeognatha noch fehlt.

Im Kopfinneren liegt als Endoskelett das Tentorium, ein cuticulares Skelettsystem, das der Versteifung und als Muskelansatz dient. Durch Einstülpung der Cuticu-

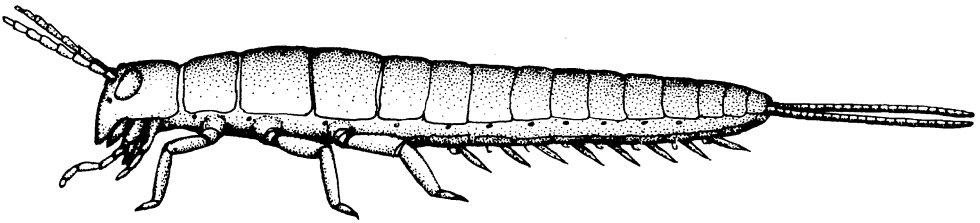


Abb. A.3. Grundplanvertreter der Cercophora. Gegenüber dem Grundplanvertreter aller Insekten zeichnet er sich durch den Verlust mehrgliedriger Abdominalextremitäten aus. Filiforme Cerci können eine Autapomorphie der Cercophora sein. Coxalstyli werden für das Grundmuster der Insecta und Cercophora nicht angenommen. – Original.

la zu zwei vorderen Tentorialgruben entstanden innen zwei vordere Tentorialarme oder Apodeme; von den hinteren Tentorialgruben gehen zwei hintere Arme aus. Im Grundplan muss der Bau des Tentorium ähnlich dem bei den Collembola und Diplura ausgesehen haben. Bei ihnen beginnen die vorderen Apodeme seitlich des Mundes, flankieren den Epipharynx und reichen bis zur Basis des Labrum. Sie dienen als Ansatz von Mandibelmuskeln. Die hinteren Apodeme sind bei den Collembola Teil sklerotisierter Stiele, die von der Basis der Lingua nach hinten in das blinde Ende der maxillaren Taschen ziehen. Hier findet dieses System eine gelenkige Verbindung zum Cardo. Es dient als Ansatz der stipitalen Adductores der Maxille. Bei den Diplura finden sich ähnliche Verhältnisse.

Die vorderen Tentorialapodeme sind eventuell eine Plesiomorphie, da ähnliche Bildungen auch bei den „Myriapoda" vorkommen. Die hinteren Apodeme sind offenbar neue Errungenschaften der Hexapoda.

Sinnesorgane

Der Kopf des Grundplanvertreter der Insekten trug Gliederantennen, das heißt, jedes Glied war gegenüber dem nächsten durch eine eigene Muskulatur beweglich. Hauptsächliches Sehorgan waren ein Paar Komplexaugen. Zwischen ihnen lagen drei Paar Ocelli (wie noch bei Collembola). Die beiden vorderen (ventralen) Ocelli, wie sie bei den Mandibulata vermutlich primär vorhanden waren, waren bereits reduziert. Als weitere Sinnesorgane – wohl Chemorezeptoren im weiteren Sinne, wahrscheinlich Feuchtigkeitsrezeptoren – fanden sich ein Paar Tömösvarysche Organe. Unter den Insecta haben nur noch die Protura (hier: Pseudoculi) und Collembola (hier: Postantennalorgane, nicht Pseudocelli) diese Strukturen.

Mundwerkzeuge

Die Mundwerkzeuge (Abb. A.4) – hinter dem Labrum Mandibel, Maxille I und Maxille II (= Labium) – waren im Grundplan nach ventral gerichtet (orthognath).

Die Mandibel besaß, wie auch Maxille und Labium, nur ein Gelenk, das hintere (monocondyle Mandibel), über das sie mit der Kopfkapsel verbunden war. Dabei handelte es sich noch nicht um ein permanentes Gelenk, das heißt, die Mandibel konnte noch vorgezogen und bis zu einem gewissen Grade aus ihrer Gelenkung gelöst werden. Die ansitzenden Pro- und Retraktormuskeln ermöglichten im Wesentlichen nur Drehbewegungen. Ein kräftiges Zubeißen war ausgeschlossen (Beißen an sich war durchaus möglich); die Nahrung wurde in viel Speichel aufgesogen. Als Derivat einer ursprünglich mehrgliedrigen Extremität bestand die Mandibel beim Grundplanvertreter der Insekten nur noch aus einem Glied, entstanden durch Verlust der distalen Teile („gnathobasische Mandibel"). Hinweise auf mehrere ursprüngliche Glieder erwiesen sich als unhaltbar. Wie bei den „Myriapoda" existiert kein mandibularer Palpus.

Die Maxille (Mx I) ist in Cardo und Stipes untergliedert; diese beiden Elemente sind durch ein Gelenk verbunden. Die Endite (Laden) bilden als Anhänge des Stipes Galea und Lacinia. Der Telopodit ist als der mehrgliedrige Maxillarpalpus (ein Tastsinnesorgan) erhalten. Jedes Glied wird für sich mit Muskulatur versorgt.

Die Maxillen II bilden ähnlich wie bei den Progoneata das Labium. Der Basalteil besteht aus Post- und Praementum; die Endite bilden Paraglossa und Glossa. Im Grundplan waren sie ähnlich wie bei den Symphyla oder Archaeognatha offenbar nur kleine Loben am Vorderrand der Mx II. Der Telopodit ist ein Tastsinnesorgan (Labialpalpus).

Vor dem Labium liegt hinter dem Mund median der als Zunge (Lingua) arbeitende Hypopharynx, dessen Vorderwand in die Rückwand des Pharynx übergeht.

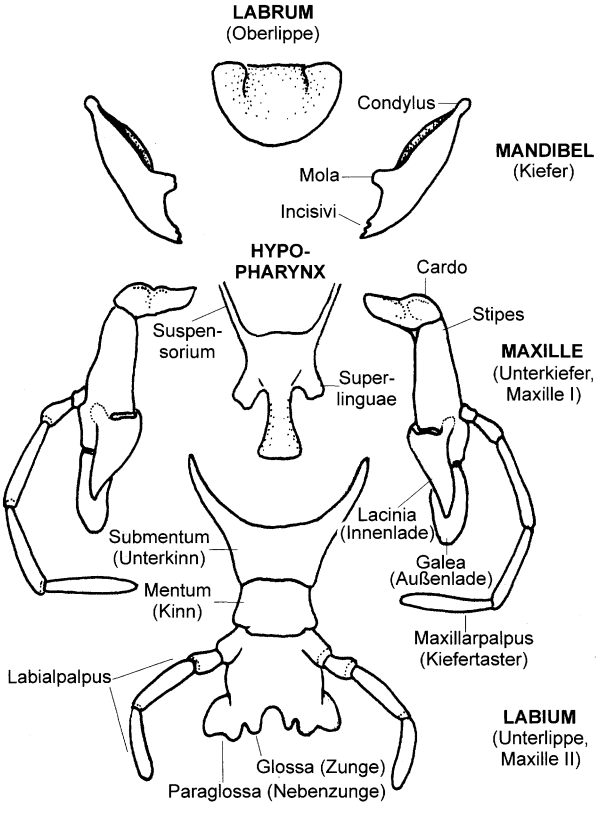


Abb. A.4. Mundwerkzeuge der Insecta, wie sie ähnlich beim Grundmustervertreter der Insecta ausgesehen haben dürften. – Original.

Im Grundplan der Insekten hat er seitliche Anhänge, die Superlinguae, die sich auch bei den Progoneata finden.

Die **Cervicalregion** wies noch keine seitlichen Sklerite (Laterocervicalia) auf.

Der **Thorax** umfasst die drei auf den Kopf folgenden Segmente (Pro-, Meso-, Metathorax). Als Ort der Fortbewegungsorgane der Insekten ist dieser Körperabschnitt (und damit die Gliederung des Insektenkörpers in Kopf, Thorax und Abdomen) eine Apomorphie der Insekten (plesiomorpher Zustand: Zweigliederung in Kopf und Rumpf). Ursprünglich geht er ohne tiefen Einschnitt in das Abdomen über.

Die Zahl der **Beinglieder** (sechs) ist eine mögliche Autapomorphie der Insecta (vgl. aber S. 9). Bei diesen Gliedern handelt es sich um Coxa (Hüfte), Trochanter (Schenkelring), Femur (Schenkel), Tibia (Schiene), Tarsus (Fuß) und Praetarsus (Krallenglied). Da der Tarsus bei den Ellipura, Diplura und den Monura eingliedrig ist, kann ein eingliedriger Tarsus als Grundplanmerkmal der Insecta gelten (Plesiomorphie).

Die Beine saßen seitlich bzw. dorsal der Sternite an und dürften nur mäßig lang gewesen sein (Plesiomorphie; vgl. Symphyla, Diplura, Mittel- und Hinterbeine der Protura u. a.). Die Länge der einzelnen Beinglieder war bei weitem nicht so unterschiedlich, wie das bei den Pterygota allgemein der Fall ist. Die Coxa gelenkte wie bei den Myriapoda mit einem Sternalgelenk im Rumpf. Da bei den Ectognatha und Protura auch ein dorsales (pleurales) Gelenk vorkommt, ist es möglich, dass auch ein solches Gelenk im Grundplan vorhanden war (Autapomorphie der Insekten).

Zwischen Beinbasis und Tergit befanden sich pleurale Sklerotisierungen, möglicherweise bestehend aus dem Katapleuron unten und dem Anapleuron oben. Allgemein gelten sie als in die Körperwand integrierte Derivate weiterer basaler Beinglieder, deren ventraler Anteil desklerotisiert oder dem Sternit angegliedert wurde.

Unklar ist, ob der Praetarsus ursprünglich zwei Klauen wie bei den Diplura und Ectognatha trug, oder nur eine wie bei den Ellipura und Monura. Die Progoneata als mögliche Schwestergruppe der Insekten haben teils paarige Klauen, teils nur eine.

Ob die Coxen der Mittel- und Hinterbeine wie bei den Archaeognatha je einen Stylus getragen haben, ist fraglich. Thorakale Coxalstyli gibt es ansonsten in keinem Zweig der Insekten. Die Thoraxstyli der Machiloidea entsprechen in der Position den Epipoditen der Krebse; daher erwägt MATSUDA (1976) vorsichtig Homologie. Nach WALOSSEK (1993) waren im Grundplan der Krebse aber gar keine Epipodite vorhanden.

Das **Abdomen** bestand im Grundplan aus 12 Segmenten; das 12. Segment bei Adulti ist nur bei den Protura erhalten (= „Telson"). Abdominale Laufextremitäten fehlen. Allerdings muss es auf den meisten Abdominalsegmenten mindestens dreigliedrige Rudimente von Telopoditen gegeben haben.

Homologie von Furca und Retinaculum der Collembola. Die (dreigliedrige) Furca der Collembola, im 4. Segment gelegen, muss auf gegliederte Abdominal-Extremitäten mit mindestens drei freien Podomeren zurückgehen. Das bedeutet, dass auch die Protura auf Formen mit solchen Abdominalextremitäten zurückgehen müssen, wenn sie und die Collembola ein Monophylum (Ellipura) bilden, wie zumeist angenommen wird. Tatsächlich haben die Protura ebenfalls aus mehreren Gliedern bestehende Abdominalanhänge (auf den Segmenten 1–3). Somit sind die Abdominalanhänge der Ellipura den Telopoditen homolog. Die Styli sind bei den Ellipura verloren gegangen. Andererseits sind die Abdominalstyli der Diplura und Ectognatha den Styli der Symphyla homolog; bei ihnen müssen also die bei den Symphyla noch vorhandenen Telopodite verlorengegangen sein.

Wenn die Ellipura auf Vorfahren zurückgehen, die noch gegliederte abdominale Telopodite aufwiesen, dann gilt das aber auch für ihre Schwestergruppe, die Diplura + Ectognatha. Dabei ist es, da die Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen als Autapomorphie der Insekten gilt, wahrscheinlich, dass die abdominalen Telopodite schon stark reduziert waren. Eine weitergehende Reduktion der Abdominalextremitäten ist demnach innerhalb der Insekten konvergent erfolgt, und zwar einerseits bei den Ellipura und andererseits bei den Diplura + Ectognatha.

Andererseits können Rudimente der abdominalen Extremitäten bei den Insekten auf dem 1.–9. Segment auftreten (außerdem könnten die Cerci Extremitäten sein, 11. Segment, siehe unten). Diese Rudimente bestehen aus einem plattenähnlichen Grundglied und dem Stylus. Styli sind daher zusätzlich zu den Telopodit-Resten für den Grundplan der Insekten anzunehmen. Die plattenartigen Coxite sind Teil der Ventralplatten eines jeden Segmentes. Eine bei manchen Taxa bestehende Trennung der Coxite von einem medianen ventralen Bereich spiegelt eventuell die ursprüngliche Trennung vom Sternum wider. Nach manchen Autoren ist der Stylus der Telopodit, was mit Sicherheit unzutreffend ist.

Vesiculae (Coxalbläschen, eversible Bläschen)

Die Coxalbläschen, beim Grundplanvertreter der Insekten wahrscheinlich auf den Segmenten 1–7 vorhanden (wie noch bei den Archaeognatha), dienen der Absorption von Wasser von feuchten Oberflächen. Dazu ist ein besonderes Epithel entwickelt (Transportepithel), das über besondere Transportzellen den Transport von Wasser und Ionen ermöglicht. Ausgestülpt werden die Vesiculae durch den Druck der Hämolymphe, eingezogen durch Muskeln.

Die Coxalbläschen liegen bei den Diplura und Machiloidea proximal der Styli, bei den Protura und Collembola an den distalen Enden der segmentalen Anhänge, denen Styli fehlen. Trotz der unterschiedlichen Lage scheinen die Coxalbläschen der Insekten einander homolog zu sein.

Cerci

Das Abdomen vieler ursprünglicher Ectognatha und der Diplura tragen am 11. Segment zwischen den Skleriten (dem dorsalen Epiproct und den ventralen Paraprocten) ein Paar Cerci. Entweder diese Anhänge waren beim Grundplanvertreter der Insekten vorhanden und wurden bei den Ellipura reduziert, oder Cerci gehören erst zum Grundplan der Diplura + Ectognatha, falls, wie hier favorisiert wird, diese beiden Taxa eine monophyletische Gruppe bilden.

Genitalien

Boudreaux (1979) schließt daraus, dass die primitiven Gonoporen als paarige Strukturen bei den Chelicerata, Crustacea, Diplopoda und Pauropoda auf den Beinbasen lagen, dass dies auch im Grundplan der Insekten der Fall gewesen sei; nur die Protura hätten den doppelten Gonoporus möglicherweise beibehalten. Allerdings haben die Chilopoda und die Symphyla einen unpaaren Gonoporus, so dass diese Frage schwer zu entscheiden ist. Bei den Collembola, Diplura, Archaeognatha und Zygentoma sind die Geschlechtsöffnungen einfach.

Die Genitalöffnungen können (wie bei den Diplura) hinter dem 8. Abdominalsternit gelegen haben. Aber wegen der sehr unterschiedlichen Positionen unter heutigen Insekten ist eine solche Festlegung schwierig. Bei *Petrobius* (Archaeognatha) und *Lepisma saccharina* (Zygentoma) liegt die weibliche Genitalöffnung im 7. Segment, die männliche auf den Gonapophysen des 10. Segmentes, und vielleicht war dies die Grundplan-Situation.

Äußere Genitalanhänge mit Ausnahme der reduzierten, aber noch nicht im Zusammenhang mit einer Funktion als Genitalanhänge differenzierten Extremitäten, fehlten beim Grundplanvertreter der Insekten.

Die Spermaübertragung wird wie bei den Collembola, Diplura und ursprünglichen Ectognatha durch Spermatophoren erfolgt sein, die auf dem Substrat abgesetzt und vom Weibchen aufgenommen wurden (keine Kopulation). Über die Spermaübertragung bei den mit einem komplexen Genitalapparat ausgestatteten Protura ist nichts bekannt.

Exkretionsorgane

Ursprünglich waren zwei Malpighische Gefäße vorhanden. Die Chilopoda und Symphyla haben nur ein Paar Malpighi-Gefäße.

Tracheen

Die Stigmen lagen seitlich an den Segmenten. Da Collembola Stigmen im Prothorax haben und ansonsten Stigmen an Meso- und Metathorax sowie an den ersten acht Abdominalsegmenten vorkommen, kann im Grundplan der Insekten eine Ausstattung mit Stigmen vom Prothorax bis zum 8. Abdominalsegment bestanden haben. Die Tracheen der verschiedenen Segmente standen untereinander nicht in Verbindung, das heißt, sie hatten keine Anastomosen.

Spermien

Nach BACCETTI et al. 1979 ging das Perforatorium bei den – nach ihnen somit als monophyletisch anzusehenden – Myriapoda verloren. Die Insekten behielten es bei.

Die Diplura und ursprüngliche Ectognatha haben ein 9 + 9 + 2-Muster im Axonema; aus den verbreiteten 9 Tubuli ist ein zusätzlicher Ring aus 9 Tubuli hervorgegangen. Bei in dieser Hinsicht wohl plesiomorphen Protura und Collembola besteht das auch sonst verbreitete 9 + 2-Muster (viele Protura weisen abweichende Muster auf). Danach bestand im Grundplan der Insekten das 9 + 2-Muster.

Die **Furchung** war offenbar total (heute: kurze Phase mit totaler Furchung bei Collembola, Diplura, Archaeognatha).

5. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Insekten

Die grundlegende Gliederung der Insekten, so die bis vor kurzem herrschende Ansicht, besteht in die der **Entognatha** (Collembola, Protura und Diplura) einerseits und der **Ectognatha** andererseits. Innerhalb der Entognatha gibt es nach dieser Auffassung zwei Haupt-Entwicklungslinien: Die Diplura und die Ellipura (Ellipura = Collembola + Protura). Die Monophylie der Ellipura ist begründet, die der Entognatha aber kaum: die Diplura könnten die Schwestergruppe der Ectognatha sein.

Der Name „Entognatha" bezieht sich auf ein abgeleitetes Merkmal, die Entognathie: Die Mundteile sind von einer seitlichen Falte der Kopfkapsel umwachsen, so dass die Mandibeln und die Maxillen in einer Kiefertasche verborgen liegen. Diese Falten sind mit den Seitenrändern des Labiums teilweise verschmolzen; das Labium bildet den Boden und den größten Teil der Rückwand der Kiefertasche. Wahrscheinlich aber ist die Entognathie zweimal entstanden: einmal bei den Ellipura, zum anderen bei den Diplura. Bei letzteren erfolgt die Verbindung zum Labium über ein besonderes Zwischensklerit, das Admentum. Damit ist die wichtigste mögliche Synapomorphie, die für die Monophylie der Entognatha spricht, hinfällig.

Als weitere mögliche Autapomorphie der Entognatha gelten die reduzierten Komplexaugen. Diese Reduktion kann bei kryptischer Lebensweise allerdings leicht konvergent erfolgt sein. Die Malpighischen Gefäße der Ellipura sind bis auf kleine Papillen und bei den Japygidae (Diplura) ganz reduziert. Allerdings ist es unsicher, ob die Papillen tatsächlich reduzierte Malpighi-Gefäße sind.

Ellipura
(= Protura + Collembola)

Die Annahme der Monophylie der Ellipura ist unter anderem durch die folgenden Eigenschaften belegt (Apomorphienkomplex **2**, Abb. A.5):

- Sie besitzen vergrößerte Epipharyngeal-„Ganglien" (Sinnesorgane: Anhäufungen von Sinnes- und Sekretzellen).
- Anders als bei den Diplura sind die Cranialfalten weit nach postero-median ausgedehnt, so dass sie sich fast oder tatsächlich hinten in der Kopfmitte treffen.
- Sie besitzen eine „Linea ventralis", das ist eine mediane Längsfurche im Labialbereich des Kopfes (Abb. A.6). Es handelt sich um eine Grube mit einer oder mehreren Furchen, die sich von den Öffnungen einer Gruppe von Labialdrüsen nach hinten mindestens auf die Halsmembran erstreckt.

- Möglicherweise ist die permanente hintere Mandibelgelenkung eine Synapomorphie der Protura und Collembola.
- Mandibeln und Maxillae liegen in separaten paarigen Taschen (Diplura: sie liegen in einer gemeinsamen Kiefertasche, Autapomorphie der Diplura).
- Reduktion der antennalen Blutgefäße (allerdings haben die Protura keine Antennen).
- Im Abdomen fehlen Tracheen-Öffnungen.
- (?) Besitz von Abdominalanhängen vorn am Abdomen, bei denen sich auf einer Basis ein eversibles Bläschen befindet (bei den Collembola nur als der verschmolzene Ventraltubus am 1. Abdominalsegment erhalten, bei den Protura paarig und auf den Abdominalsegmenten 1–3). Die Strukturen wurden in unterschiedlicher

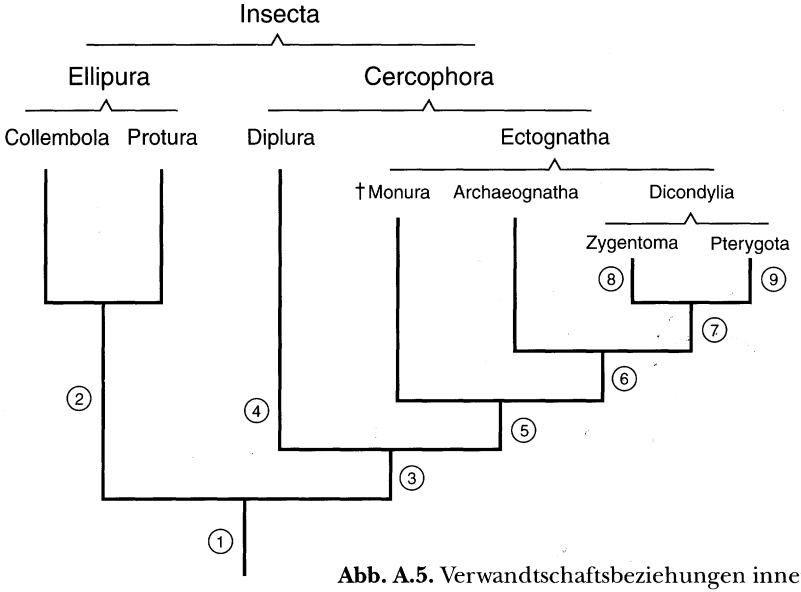


Abb. A.5. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Insecta.

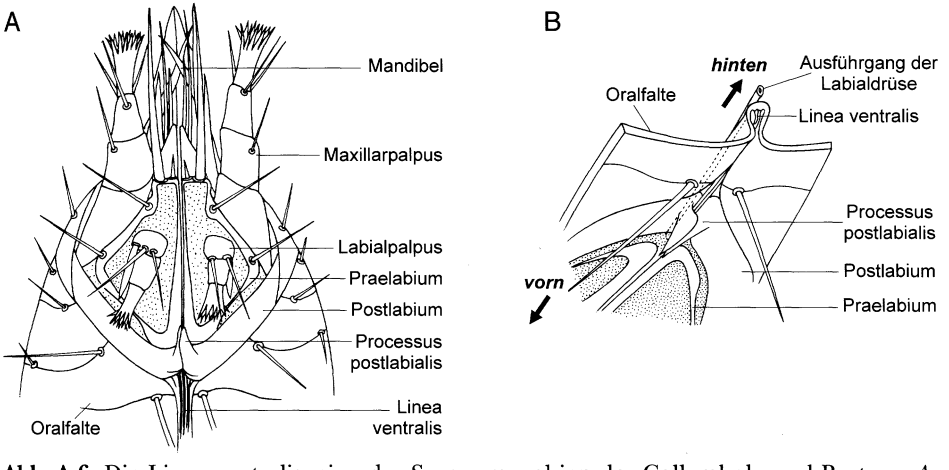


Abb. A.6. Die Linea ventralis, eine der Synapomorphien der Collembola und Protura. *Acerentomon propinquum*, Protura. **A.** Kopf ventral und mit freiem Blick auf das Labium, **B.** Linea ventralis, schräg von caudoventral, angeschnitten. – Nach Francois 1959.

Weise mit Elementen abdominaler Extremitäten homologisiert; vielleicht handelt es sich um ein Fusionsprodukt von Resten der Telopodite und der Coxalbläschen.

- Der Gonoporus liegt am Abdomenende vor dem „Telson" (dem 11. Abdominalsegment bei den Protura, dem 5. bei den Collembola). Die Situation bei den Collembola ist aber schwer zu interpretieren, und generell könnte die terminale Lage plesiomorph sein (vgl. die Chilopoda mit ihrer terminalen Position der Gonoporen).
- Styliforme Strukturen fehlen mit Ausnahme des Genitalsegmentes der Protura.

Im Gegensatz zu den Diplura (und Ectognatha) haben die Ellipura das Tömösvarysche Organ aus dem Grundplan der Insekten übernommen und eine „myriapodenartige" Häutungsweise durch einen Querspalt am Hinterrand des Kopfes beibehalten.

Die ältesten Collembola-Funde aus dem unteren Devon beweisen, dass zu jener Zeit nicht nur die Ellipura existiert und sich aufgespalten haben – fossile Protura sind nicht bekannt –, sondern dass es im Unterdevon auch schon die Cercophora gegeben haben muss. Darüber hinaus gibt es aus denselben Sedimenten mit *Rhyniognatha hirsti* den Fund von möglicherweise dicondylen Insektenmandibeln.

Cercophora
(= Diplura + Ectognatha)

Bemerkenswerte abgeleitete Übereinstimmungen zwischen den Diplura und den Ectognatha haben zu der schon vor 1940 vertretenen Annahme geführt, dass die Diplura die Schwestergruppe der Ectognatha sind (Apomorphienkomplex **3**, Abb. A.5):

- Fehlen der Tömösvaryschen Organe.
- Fehlen des Telsons nach dem Schlüpfen (bei den Diplura allerdings noch embryonal angelegt).
- Filamentöse Cerci (bei den Japygidae und zahlreichen Teilgruppen der Pterygota abgewandelt).
- Spermien mit einem 9 + 9 + 2-Muster im Axonema: Aus den üblichen 9 Tubuli hat sich ein zweiter, äußerer Ring von 9 einzelnen Tubuli gebildet.
- Paarige Tarsalkrallen (wahrscheinlich Konvergenz).
- Epimorphose. Die Anamerie der Protura mit der Vervollständigung der abdominalen Segmentzahl nach dem Schlüpfen aus dem Ei ist nach verbreiteter Auffassung ursprünglich. Bei den Diplura und Ectognatha sind schon im ersten Stadium sämtliche Abdominalsegmente vorhanden.
- Abgewandelter Häutungsmodus. Die Collembola und Protura häuten sich wie die „Myriapoda" durch einen Querspalt am Hinterrand des Kopfes.

Die basale Aufspaltung der Cercophora

Wiederholt wurde die Monophylie der Diplura angezweifelt. Daraus würde gegebenenfalls resultieren, dass innerhalb der Cercophora nicht die Diplura als Ganzes, sondern eine ihrer Teilgruppen das Schwestertaxon der übrigen Cercophora wäre. Allerdings können eine ganze Reihe von Eigenschaften als Synapomorphien der Teilgruppen der Diplura gelten, zum Beispiel (Apomorphienkomplex **4**, Abb. A.3):

- Spezielle Form von Entognathie, die kaum konvergent entstanden sein kann. Beispielsweise erstreckt sich das Labium hinten bis zum Foramen magnum; lateroventral an der Kopfkapsel ist ein zusätzliches Sklerit (Admentum) vorhanden, und die Basen von Mandibeln und Maxillen liegen in einer einzigen paarigen „Kiefertasche".

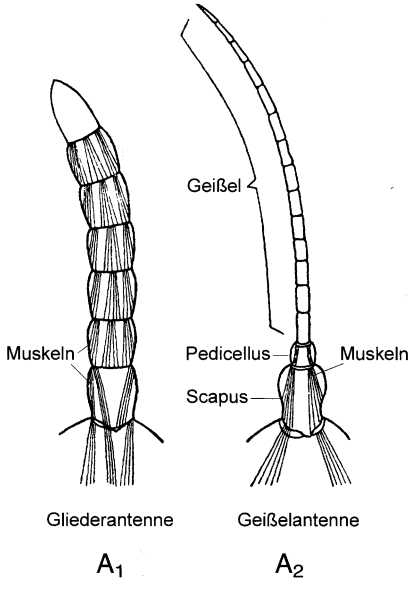
- Die Ocelli und Komplexaugen fehlen (letzteres kann dann nicht zutreffen, wenn der oberkarbonische † *Testajapyx* das Schwestertaxon der Japygidae ist. Er besaß noch Komplexaugen).
- An den Mandibeln fehlen Molarflächen.
- Die Maxillen haben kammartige Lamellen (sowohl bei Campodeina als auch Japygina).
- Galea und Superlingua sind in eigentümlicher Weise miteinander verfalzt und teilweise fusioniert.
- (?) Antennen auf einigen der basalen Glieder mit Bothriotrichien. Im Grundmuster könnten die Glieder 3–6 (wie bei den Campodeidae) oder 3–7 (wie bei den Procampodeidae) Bothriotrichien getragen haben.
- Besitz eines einzigartigen Muskel des Trochanters zur Drehung des Femurs.
- Besitz eines einzigartigen Gelenkfortsatzes am Femur-Tibia-Gelenk.
- Einzigartige Position des Gonoporus der Männchen und Weibchen zwischen Segment 8 und 9.
- Die Spermien sind unbeweglich.
- Es sind außer bei den Embryonen nur 10 Abdominalsegmente sichtbar (statt der 11 im Grundplan der Insecta). Das Segment 10 kann ein Fusionsprodukt der Segmente 10 und 11 sein.

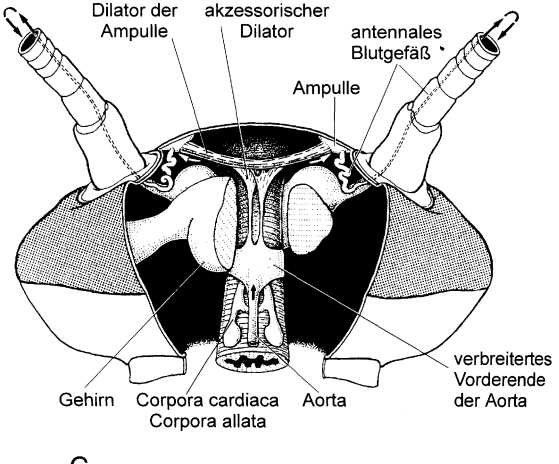
Ectognatha

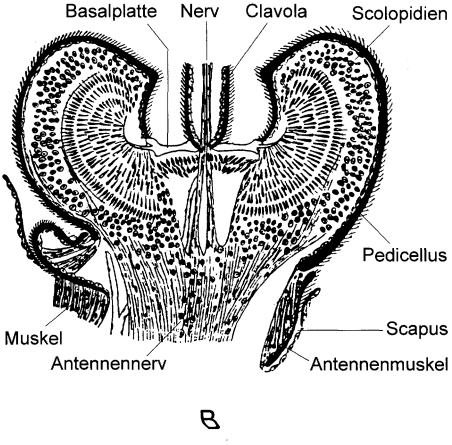
Eine ganze Reihe von Synapomorphien belegt, dass die Ectognatha, jene Insekten, deren Mundwerkzeuge primär nicht von Vorwachsungen des Kopfes weitgehend eingeschlossen sind, ein Monophylum bilden. Im Folgenden werden ihre Eigenschaften unter der Voraussetzung aufgeführt, dass die Diplura das Schwestertaxon der Ectognatha sind. Damit verbleiben als mögliche Synapomorphien der Ectognatha unter anderen folgende Merkmale (Apomorphienkomplex **5**, Abb. A.5):

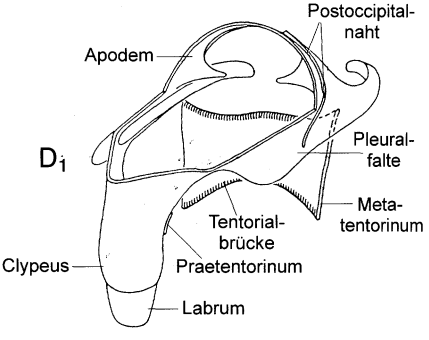
- Die Antennen haben ein Flagellum, das heißt, einen distalen Abschnitt, der keine Muskulatur enthält (Geißelantenne); Muskeln finden sich nur im Scapus, also dem 1. Glied (Abb. A.7 A). Ursprünglich waren wie bei den Ellipura und Diplura Gliederantennen vorhanden.
- Im 2. Antennalsegment, dem Pedicellus, ist das sonst nur einmal bei Collembola gefundene so genannte Johnstonsche Organ vorhanden (Abb. A.7 B). Es ist mit einer Anzahl radiär angeordneter stiftführender Sensillen (Scolopidien) ausgestattet. Mit ihm können Vibrationen und andere Bewegungen der Geißel relativ zum Pedicellus wahrgenommen werden.
- Die antennalen Blutgefäße sind vom dorsalen Blutgefäß getrennt (Abb. A.7 C; ursprünglicher Zustand: die antennalen Blutgefäße stehen wie im Grundplan der Chilopoda und Progoneata mit dem vorderen Bereich vom dorsalen Blutgefäß in Verbindung).
- Es ist ein Metatentorium vorhanden, hervorgegangen aus Einstülpungen der Kopfkapselseiten, den hinteren Tentorialgruben. Er bildet eine interne Querbrücke und ist von den vorderen Tentorialarmen noch getrennt (Abb. A.7 D) (vgl. die Dicondylia für den abgeleiteten Zustand).
- Es existiert keine ventrale Coxa-Gelenkung mehr zum Rumpf; zwischen Trochanter und Femur bestehen keine Gelenkpunkte (die Achse, um die die Drehbewegung von Femur gegen den Trochanter erfolgt, liegt vertikal und nicht wie ursprünglich horizontal); zwischen Femur und Tibia gibt es ein vorderes und ein hinteres Gelenk (ursprünglich existierte nur eine dorsale Gelenkung). Zu beachten sind allerdings teilweise unsichere Homologiebeziehungen außerhalb der Insecta.
- Die Tarsen sind gegliedert (noch nicht bei den † Monura).

БИБЛИОТЕКА









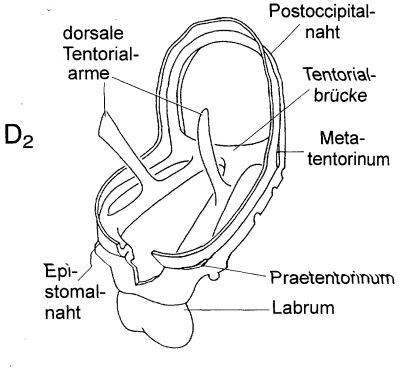


Abb. A.7. Autapomorphien der Ectognatha: Gliederantenne (**A_1**) versus Geißelantenne (**A_2**), letztere ohne Muskulatur im Flagellum. **B.** Johnstonsches Organ (Culicidae: *Chaoborus*, Männchen). **C.** Abkopplung der antennalen Blutgefäße vom dorsalen Blutgefäß. **D.** Metatentorium: **D_1.** Archaeognatha, **D_2.** ursprünglicher Vertreter der Pterygota. In D_2 sind die vorderen Tentorialarme mit dem Metatentorium verbunden (Apomorphie der Dicondylia). – A nach Hennig 1964, B nach Child aus Richards & Davies 1977, C nach Pass 1998, D nach Lauterbach 1972.

- Die prätarsalen Klauen gelenken am distalen Tarsalglied statt an der Basis des Prätarsus, der prätarsale Annulus ist also reduziert. Bei den Diplura, Ellipura, Progoneata und Chilopoda ist ein prätarsaler Annulus vorhanden.
- Am 1. Abdominalsegment fehlen Anhänge (noch nicht bei den † Monura).
- Durch Extremitätenanhänge der Segmente 8 und 9 wird bei den Weibchen ein Ovipositor gebildet.
- Besitz eines dritten gegliederten Schwanzfadens (Paracercus, Terminalfilum). Erhalten geblieben ist er nur bei ursprünglichen Ectognatha.
- Fehlen des Telson. Bei den Ellipura (hier: Protura) ist ein Telson auch beim Adultus noch vorhanden, bei den Diplura noch bei den Embryonen.
- Spermien mit akzessorischen Körpern. Dabei handelt es sich um lang gestreckte Strukturen, die das Axonema im Flagellum flankieren.
- Spermien evtl. mit einer äußeren Lage „periacrosomalen" Materials (das heißt, das Acrosom ist beginnend dreilagig). Ursprünglich war das Acrosom zumindest zweilagig, es hatte neben dem Acrosomalvesikel ein zentrales Perforatorium.
- Während der Embryogenese wird der Embryo in eine Amnionhöhle verlagert (vgl. hierzu die Dicondylia).

† **Monura** (Karbon-Perm)

Gut untersucht ist † *Dasyleptus brongniarti* (Abb. A.8): Der Kopf trägt eine Geißelantenne. Paratergalloben am 1. Thoraxsegment, die die rezenten Archaeognatha auszeichnen, gibt es nicht. Die Maxillarpalpen sind sehr lang, die Komplexaugen groß und voneinander getrennt.

Der Rumpf (Thorax und Abdomen) ist von der Größe seiner Tergite her nahezu homonom. Extremitäten kurz, mit ungegliedertem Tarsus und einer Klaue. Am 1.–6. Abdominalsegment ließen sich zweigliedrige Styli nachweisen (SHAROV), nach RASNITSYN (1999) aber sind sie drei- oder viergliedrig. Bei den Weibchen liegen am 8. und 9. Abdominalsegment kurze Valven eines Ovipositors. Das 11. Abdominalsegment trägt einen langen Paracercus; Cerci sind nicht vorhanden. Letzteres könnte für die Monophylie der Monura sprechen.

Häufig werden die Monura als Teilgruppe der Archaeognatha angesehen. Dagegen spricht allerdings die Ausprägung vieler Merkmale: Die Monura sind ursprünglicher als die Archaeognatha und Zygentoma, unter anderem im Besitz von ausgesprochen homonomen Beinen; einem besser entwickelten 11. Abdominalsegment, das nicht mit dem Schwanzfaden ver-

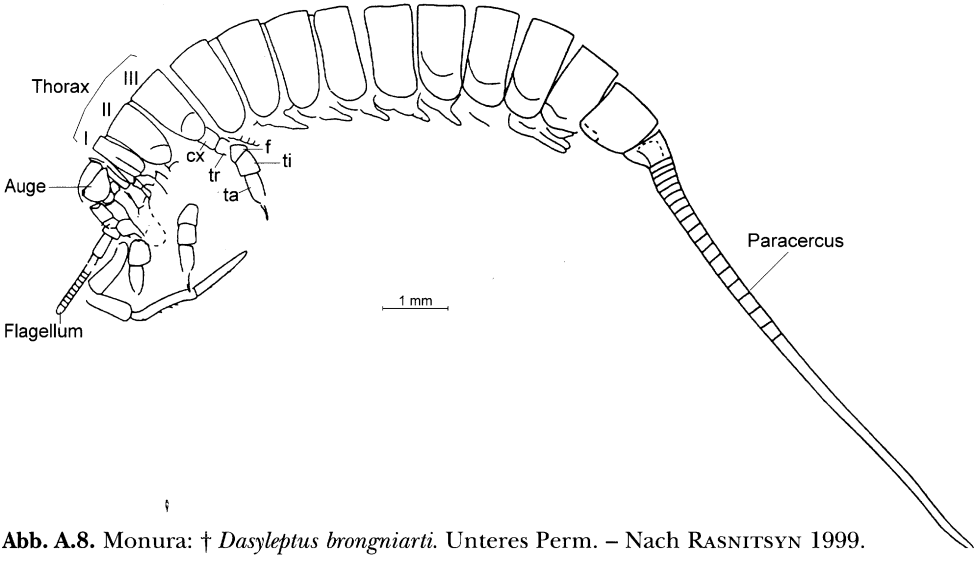


Abb. A.8. Monura: † *Dasyleptus brongniarti.* Unteres Perm. – Nach RASNITSYN 1999.

schmolzen ist; einem schmaleren 1. Thoraxsegment; im Besitz nur kurzer Ovipositor-Valven; in der allmählichen Verlängerung der Rumpf-Segmente (die Thorakalsegmente sind nicht oder kaum länger als die des Abdomens – falls dies keine Autapomorphie der Monura ist); in möglicherweise gegliederten Abdominalextremitäten („Styli" auct.); in den ungegliederten Tarsi und einem Prätarsus mit nur einer Klaue. Wenn die Monura in letzterer Eigenschaft ursprünglicher sind als die Diplura, müssen die paarigen Klauen der Ectognatha und Diplura auf Konvergenz beruhen.

Somit sind die Monura wahrscheinlich die Schwestergruppe der Archaeognatha + Dicondylia.

Archaeognatha + Dicondylia

Wenn die Ectognatha ohne die † Monura die Schwestergruppe der † Monura sind, dann stimmen die Archaeognatha + Dicondylia in folgenden Merkmalen synapomorph überein (Apomorphienkomplex **6**, Abb. A.5):

- Fehlen von Styli am 1. Abdominalsegment.
- Tarsen gegliedert.
- Prätarsus mit zwei Klauen, falls dies keine Synapomorphie der Diplura + Ectognatha ist.
- Ovipositorvalven lang.
- Weitgehende Reduktion des 11. Abdominalsegments.

Dicondylia

Unter den rezenten Insecta bilden nach allgemeiner Auffassung die Zygentoma mit den pterygoten Insekten ein Schwestergruppen-Paar.

Die Monophylie der Zygentoma + Pterygota wird vor allem durch eine zweite, vordere Mandibelgelenkung mit dem Kopf belegt. Noch bei den Archaeognatha war nur eine hintere Gelenkung vorhanden (Abb. A.9). Die vordere Gelenkung besteht ursprünglich in einer nur lockeren Verbindung zur Kopfkapsel (Zygentoma, bis zu einem gewissen Grade auch bei den Ephemeroptera (Larven)). Das zusätzliche Mandibelgelenk ermöglicht ein Abspreizen und einen kräftigeren Zangenbiss: Die Mandibel ist mit den beiden Gelenken auf diesen Bewegungsmodus festgelegt. Dies kann als ein besonders wichtiger Schritt in der Evolution der Insekten angesehen werden.

Die Dicondylie war nicht schon ursprünglich auf der mandibularen Seite eine Gelenkung mit zwei kugeligen Gelenkhöckern. Bei den Zygentoma wird die Mandibel zum einen gleitend in der Längsachse des hinteren Condylus bewegt, was zu einem Gleiten der ganzen Mandibel in anteromedianer oder posterolateraler Richtung führt. Dabei führt die vordere Gelenkung die Mandibel lediglich als lose Verbindung zwischen Kopfkapsel und Mandibel.

Weitere Apomorphien sind (Apomorphienkomplex **7**, Abb. A.5):

- Verkleinerung der Maxillarpalpen (sie sind deutlich kleiner als die Thorax-Beine). Das, als Synapomorphie der Dicondylia interpretiert, setzt voraus, dass die großen Maxillarpalpen der Archaeognatha und † Monura auf Symplesiomorphie beruhen.
- Besitz der Epistomalsutur zwischen den vorderen Tentorialgruben.
- Besitz einer vollständigen Postoccipitalnaht und leiste. Die Postoccipitalnaht fehlt den Entognatha wahrscheinlich primär. Bei den Archaeognatha tritt sie möglicherweise erstmals als Rudiment auf. Bei den Dicondylia nun versteift sie das Foramen magnum und bietet mit der von ihr gebildeten Innenleiste Ansatz für die prothorakale Muskulatur, die den Kopf bewegt.

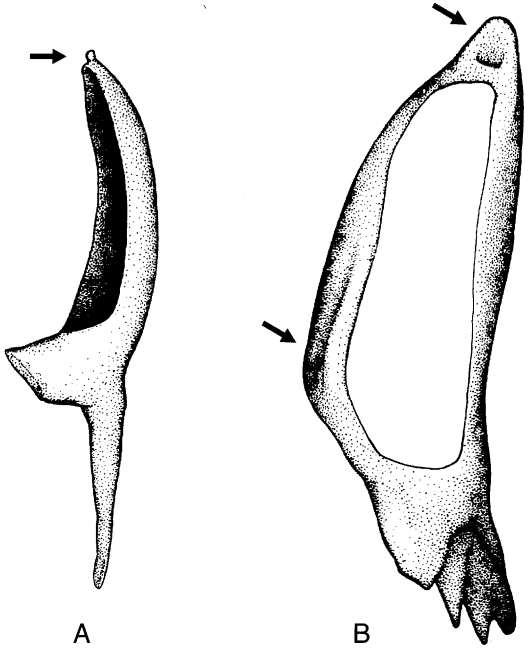


Abb. A.9. Monocondyle versus dicondyle Mandibel. **A.** Archaeognatha: *Petrobius brevistylus.* **B.** Zygentoma: *Lepisma saccharina.* – Original.

- Sie besitzen ein vollständig entwickeltes Gonangulum an der Basis des Ovipositors (Abb. A.10). Das Gonangulum dient als Gelenkstück, so dass die beiden Gonapophysenpaare gegeneinander bewegt werden können. Bei den Archaeognatha ist dieses Sklerit sehr klein.
- Die Tracheen der einzelnen Abdominalsegmente sind nicht mehr voneinander isoliert, sondern durch segmentale Kommissuren und intersegmentale Konnektive miteinander verknüpft (anastomosiertes Tracheensystem).
- Unterteilung des Tarsus in 5 Tarsomere.
- Vorderes und hinteres Tentorium werden durch eine zentrale Platte miteinander verbunden.

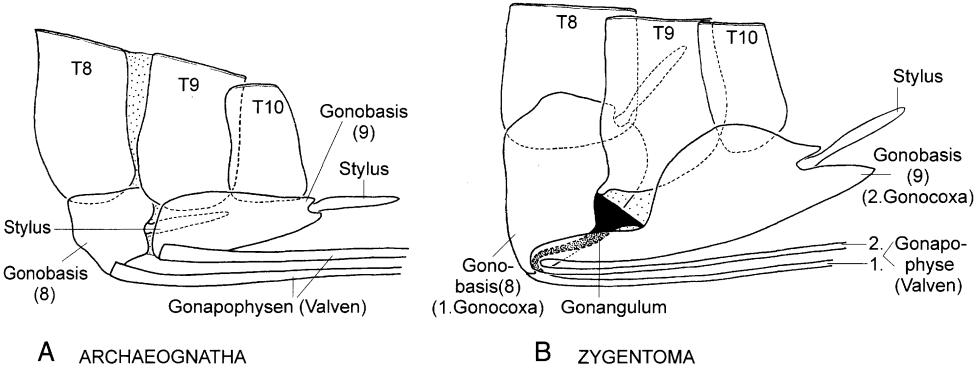


Abb. A.10. Das vollständig entwickelte Gonangulum an der Ovipositor-Basis, eine der Autapomorphien der Dicondylia. **A.** Archaeognatha: *Petrobius brevistylus.* **B.** Zygentoma: *Lepisma saccharina.* – Nach Scudder 1961.

- Der hintere Teil des Vorderdarmes ist zu einem Proventriculus differenziert. Er kann sekundär fehlen. Bemerkenswerterweise fehlt er auch bei den Lepidotrichidae, was Zweifel an der Monophylie der Zygentoma stärken könnte.
- In der frühen Embryonalentwicklung tritt vorübergehend eine geschlossene Amnionhöhle auf. Der Embryo wird – was schon im Grundmuster der Ectognatha der Fall ist – in den Dotter verlagert. Die so entstandene flüssigkeitsgefüllte Amnionhöhle ist aber noch bei den Archaeognatha schmal und offen; erst bei den Zygentoma findet sich eine geräumige Höhle, auf deren Grund der Keim liegt. Sie ist später nach außen durch den Amnionporus offen.

Die basale Aufspaltung der Dicondylia

Es ist die Frage aufgeworfen worden, ob die Lepidotrichidae, in vieler Hinsicht besonders ursprünglich, die Schwestergruppe der übrigen Dicondylia ((Lepismatidae + Nicoletiidae) + Pterygota) sein könnten. Die Lepidotrichidae waren zuerst 1854 in einer fossilen Art bekannt geworden: † *Lepidotrix pilifera* (Oligozän, Baltischer Bernstein); 1961 kam der rezente *Tricholepidion gertschi* hinzu.

Man erörtert somit, ob die Zygentoma paraphyletisch sind. Die Annahme der Monophylie der Zygentoma inkl. Lepidotrichidae, die hier favorisiert wird, zu belegen, ist unter anderem mit folgenden potentiellen Autapomorphien möglich (Apomorphienkomplex **8**, Abb. A.3):

- Der Körper ist flach, die Coxen und Femora sind breit und abgeflacht; ihr Außenrand bildet einen scharfen Grat, die Coxen haben einen konkaven Sektor, in den das Femur passt, die Coxen sind nach hinten orientiert und bewegen sich daher in horizontaler Ebene (bei *Tricholepidion* nur ansatzweise).
- Die Komplexaugen sind nach hinten verlagert und in Ommatidien aufgelöst.
- Die Superlinguae sind reduziert; das Apikalsegment des Labialpalpus ist sehr breit. Der Labialpalpus ist viergliedrig, und alle Glieder bis auf das distale haben innere Muskeln (im Grundplan der Pterygota, bei den Archaeognatha, Ellipura und Diplura maximal 3 Glieder).
- *Tricholepidion* hat wie die übrigen Zygentoma einen besonderen tentorialen Muskel.
- Schließlich haben alle Zygentoma gemeinsam das Absetzen des Spermas auf einem selbst produzierten Gespinst (statt wie ursprünglich auf einem Stiel).
- Darüber hinaus gibt es ungewöhnliche Übereinstimmungen zwischen *Tricholepidion* und den Nicoletiidae einerseits (Sensille am Schwanzfaden der Männchen); andererseits zwischen *Tricholepidion* und den Lepismatidae (Konjugation der Spermien: es legen sich je zwei Spermien mit dem Vorderende zusammen).

Umgekehrt werden unter anderen folgende Argumente für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Lepidotrichidae und den übrigen Dicondylia angeführt – Eigenschaften, in denen *Tricholepidion* ursprünglicher als die sonstigen Zygentoma und die Pterygota ist: Zwischen den ventralen Mandibel-Adduktoren existiert bei *Tricholepidion* eine ligamentöse Verbindung ähnlich wie bei den Archaeognatha; *Tricholepidion* weist an der Mandibel eine prominente Molarplatte auf; bei *Tricholepidion* fehlt im Gegensatz zu den anderen Zygentoma und den Pterygota der mandibulo-hypopharyngeale Muskel (er fehlt auch bei den Myriapoda, Entognatha und Archaeognatha); und Fehlen eines echten Proventriculus bei *Tricholepidion*.

† Carbotriplurida (Karbon)

Möglicherweise bildet dieses ungenügend bekannte Taxon (nur † *Carbotriplura*, Abb. A.11) mit langen Laufbeinen und sehr ausgeprägten Loben (Paranota) an allen Thoraxsegmenten die Schwestergruppe der Pterygota.

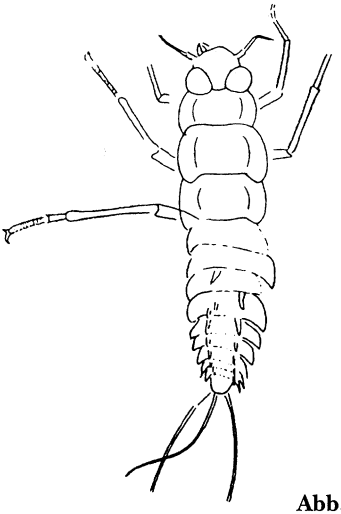


Abb. A.11. † *Carbotriplura*, oberes Karbon. Nach KLUGE 1996.

Pterygota

Es kann als absolut sicher gelten, dass die Pterygota eine monophyletische Gruppe sind, als solche insbesondere durch ihre vier Flügel und assoziierte abgeleitete Gemeinsamkeiten ausgewiesen. Außerdem aber entwickelte sich bei ihnen eine Reihe weiterer neuer Strukturen (Apomorphienkomplex **9**, Abb. A.5 und A.14):

- Die antennalen Blutgefäße haben Ampullen, die durch Muskeln rhythmisch kontrahiert werden können („Antennenherzen").
- Kopf und Prothorax sind durch freie Kehlplatten (Cervicalia) verbunden, das heißt durch Sklerite, die in die Halshaut eingelagert sind.
- Das Pleuron entwickelte sich zu einer starken Seitenwand des Thorax, indem sich Anapleurit und Katapleurit miteinander verbanden und vergrößerten. Als äußeres Zeichen der internen Pleuralleiste, die das Pleuron versteift, zieht der Pleuralsulcus vom Flügel nach ventral.
- Eine weitere Autapomorphie ist der völlige Verschluss der Amnionhöhle, in der der Keim während der Embryonalentwicklung ruht.
- Außerdem haben die Pterygota große in die 28S rDNA eingeschaltete Sequenzen (Holometabola, Hemipteroidea) bzw. R1 und R2 Retrotransposonen (basale Pterygota).

Die Flügel und assoziierte Strukturen

Die Flügel sind flächige Chitinausstülpungen am 2. und 3. Thoraxsegment. Als Duplikatur der Körperwand werden sie aus einer dorsalen und einer ventralen cuticularen Lamelle aufgebaut, die sich im Verlauf der Ontogenese bald aneinanderlegen. Die Versorgung der Flügel mit Tracheen geht wie bei den Paranota der Archaeognatha und Zygentoma von einem Ast der Beintrachee aus. Die Paranota von *Lepisma* (Zygentoma) haben eine Tracheenverzweigung, die der in den Flügelanlagen der Eintagsfliegen so stark ähnelt, dass man von Homologie ausgeht. Die Flügel sind mit dem Körper über einen membranösen basalen Bereich verbunden, der eine Anzahl kleiner Gelenksklerite (Pteralia) enthält. Diese sind teils aus den Basalabschnitten der Flügel-Längsadern hervorgegangen, teils sind sie Absprenglinge des Tergum und der Pleura (tergale und pleurale Flügelgelenkstücke).

Vielfach findet sich bei ursprünglichen Pterygota ein Maschenwerk feiner Adern, das Archaedictyon. Nach Ansicht vieler Autoren war es primär im Flügel vorhanden und wurde bei den meisten Formen bis auf wenige Queradern reduziert. Diese Annahme ist aber nicht gut begründet.

Entstehung der Flügel

Die Paranotal-Theorie

Nach der derzeit verbreitetsten Ansicht sind die Flügel aus Paranota (Pleurotergiten) hervorgegangen. Diese Paranotal-Theorie von F. MÜLLER (1875) und WOODWARD (1876) besagt, dass die Flügel bald dem Gleiten dienen konnten. Später erhielten sie eine Flexionslinie, womit ein aktives Fliegen möglich wurde. Indizien dafür sind vor allem die ontogenetische Entwicklung der Flügelanlagen rezenter Pterygota und die Notalloben am Prothorax der Palaeodictyoptera. Ferner haben die Archaeognatha und Zygentoma am Thorax laterale Anhänge, die mit zwei Sätzen von Muskeln ausgestattet sind, die nahe der Basis ähnlich wie die direkten Flugmuskeln der Pterygota außerhalb der Ebene der Thoraxpleurite inserieren. Ein weiterer Hinweis auf die Richtigkeit der Paranotal-Theorie besteht darin, dass die Tracheen in den Paranota der Thysanura im Wesentlichen denen in den Flügeln der Pterygota entsprechen. Da aber die Flügel und auch das Gleit- oder Flugvermögen nicht über eine Makromutation plötzlich entstanden sein können, muss es Vorstadien mit einer völlig anderen Funktion gegeben haben. Als ursprüngliche Funktion der so entstandenen Flügel ist die der Thermoregulation (siehe unten) denkbar.

Flügel als Derivate von Kiemen (WIGGLESWORTH 1973, 1976)

Nach WOODWORTH (1906) könnten die beweglichen Kiemenplatten von Eintagsfliegenlarven Flügeln homolog sein. Kiemen selbst als weichhäutige, zu stark biegsame Strukturen seien kaum zu Flügeln konvertierbar.

Die abdominalen Kiemen der Larven von Eintagsfliegen gelten häufig als Derivate der Styli der primär flügellosen Insekten. Bei heutigen freischwimmenden Formen (z. B. *Cloëon, Baëtis*) sind sie Flügeln am ähnlichsten. Die Muskeln an der Basis der Styli der primär flügellosen Insecta wurden zu jenen Muskeln, die die Kiemenlamellen bewegen. *Cloëon* schwimmt mittels der Kiemenplatten und der Schwanzfäden. Daraus wird folgendes Modell abgeleitet: Die Abdominalstyli der Archaeognatha haben den Coxalstyli seriell homologe Strukturen desselben Charakters an Meso- und Metathorax. Nun könnten nach WIGGLESWORTH primär flügellose aquatische Insekten Kiemenplatten ähnlich wie die Eintagsfliegenlarven entwickelt haben. Die Stylimuskeln der thorakalen Kiemenplatten wurden verstärkt. Diese schwimmenden Formen müssen dann das Wasser verlassen haben, und dann konnte Selektion an den beweglichen Kiemenplatten zur Flugfähigkeit führen.

Allerdings ist die serielle Homologie der coxalen und abdominalen Styli unwahrscheinlich. Ferner ergäben sich erhebliche Probleme, wenn die Flügel von coxalen Styli hergeleitet werden, denn dann müsse die Coxa der Pterygota lediglich dem distalen Teil der Coxa primär flügelloser Insekten entsprechen.

Flügel als Exite einer Subcoxa

Darin, dass die direkten Flugmuskeln ursprünglich Beinmuskeln waren, sah KUKALOVÁ-PECK (1983) einen Hinweis darauf, dass die Flügel aus Exiten der Beine hervorgegangen seien, und zwar aus Exiten eines in die Pleuralwand eingeschmolzenen basalen Beingliedes. Diese Flügel seien von vornherein beweglich und sowohl bei Nymphen als auch bei Adulti mit Gelenken ausgestattet gewesen. Aber ob ein Beinglied basal der Coxa – die „Subcoxa" – in die Seitenwand eingeschmolzen wurde, ist unsicher, und dass es Exite gehabt haben soll, unwahrscheinlich.

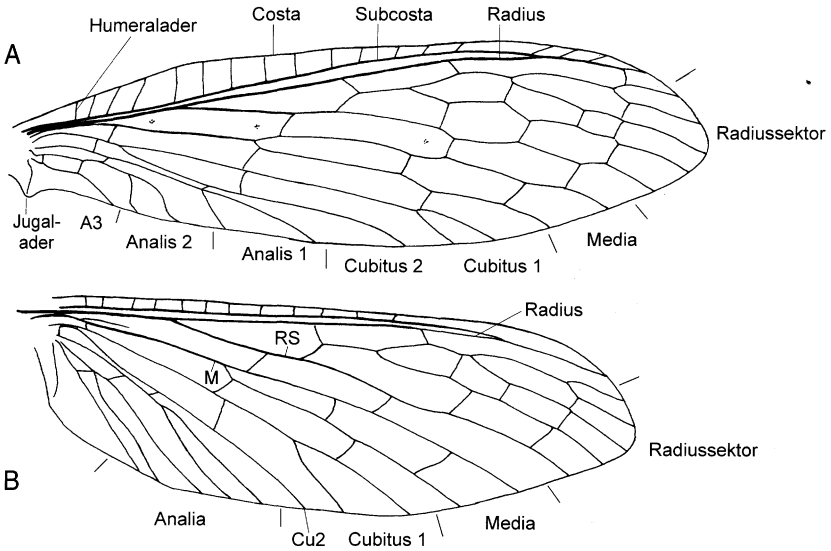


Abb. A.12. Vorder- und Hinterflügel von *Archichauliodes diversus* (Megaloptera) als Beispiel für ein pterygotes Insekt mit recht vollständigem Geäder. – Original.

Ursprüngliche Funktion der Vor-Flügel

Es ist kaum vorstellbar, dass die Flügel beim Funktionswechsel zum Flugorgan noch unbeweglich waren (z. B. in Form starrer Gleitplatten), und dass sich erst dann eine entsprechende Muskulatur entwickelte. Also müssen die Flügel schon beweglich gewesen sein, bevor sie Flugorgane wurden. Die Frage ist nun, welche Funktionen diese Vor-Flügel gehabt haben können. Gedacht wurde vor allem an Hemmung des Absinkens im Wasser, Kiemenventilation, Fortbewegung im Wasser (falls es sich um aquatische Organismen handelte), Schutz der Beine, Thermoregulation, oder sie spielten bei der Balz eine Rolle. Dafür, dass sich die Entwicklung auf dem trockenen Land vollzog, spricht, dass die nächsten Verwandten der Insekten und auch die Entognatha, Zygentoma, Monura und Archaeognatha Landbewohner sind bzw. waren.

Kingsolver & Koehl (1985) nahmen an, dass die entscheidende Aufgabe der Proto-Flügel die Wärmeaufnahme war. Als sie sich vergrößerten, setzte, sobald aerodynamische Effekte spürbar waren, Selektion zugunsten des Fluges ein. Diese Vorstellung ist deswegen nicht unwahrscheinlich, weil sie noch heute diese Aufgabe haben. Als weitere Wärmequelle wird Verbrennungswärme (chemische Wärmeregulation) genutzt, um die Eigentemperatur auf einen für die Muskeltätigkeit günstigen Grad zu erhöhen. Rezente Insekten tun dies vor allem durch Tätigkeit der Flügelmuskeln, was sich in Vibrationen der Flügel äußert.

Solange die Flügel nur als Wärmetauscher dienten, waren rasche Flügelbewegungen nicht notwendig – es genügten langsame Drehbewegungen, um eine optimale Stellung zum Strahlungseinfall zu erreichen. Zum Auffliegen bedarf es jedoch rascher Flügelbewegungen von ca. 50 Hz. Im Aufheizen des Körpers durch Flügelschwirren liegt vielleicht der Schlüssel zur Entstehung der Flugmuskulatur, denn dazu bedarf es rascher Muskelkontraktionen. Die Temperaturen, die im Thorax durch Flügelschwirren erreicht werden, liegen bis 15 °C über der der Umgebung. Damit könnten bewegliche Vor-Flügel als Wärmetauscher gedient haben und deren Muskeln als chemische Temperaturregulatoren eingesetzt worden sein. Damit wäre im Erklärungsversuch zur Entstehung des Fluges eine „adaptive Lücke" geschlossen worden, die bezüglich der Frequenz des Flügelschlages bestanden hätte.

Alter der Pterygota

Ältestes pterygotes Insekt ist † *Delitzschala bitterfeldensis* (Abb. A.13 A) aus dem Unterkarbon von Deutschland (etwas über 320 Millionen Jahre alt). Das bedeutet, dass gegenüber den derzeit nächstältesten Insektenfunden – Archaeognatha von Gilboa/New York, Alter 376 bis 379 Millionen Jahre, – eine Dokumentationslücke von über 50 Millionen Jahren besteht. Nur wenig jünger als *Delitzschala* sind † *Ampeliptera limburgica* und † *Stygne roemeri* aus Mitteleuropa sowie † *Brodioptera stricklani* (Abb. A.13 B) aus Utah (Alter für alle drei Arten 317 bis 320 Millionen Jahre).

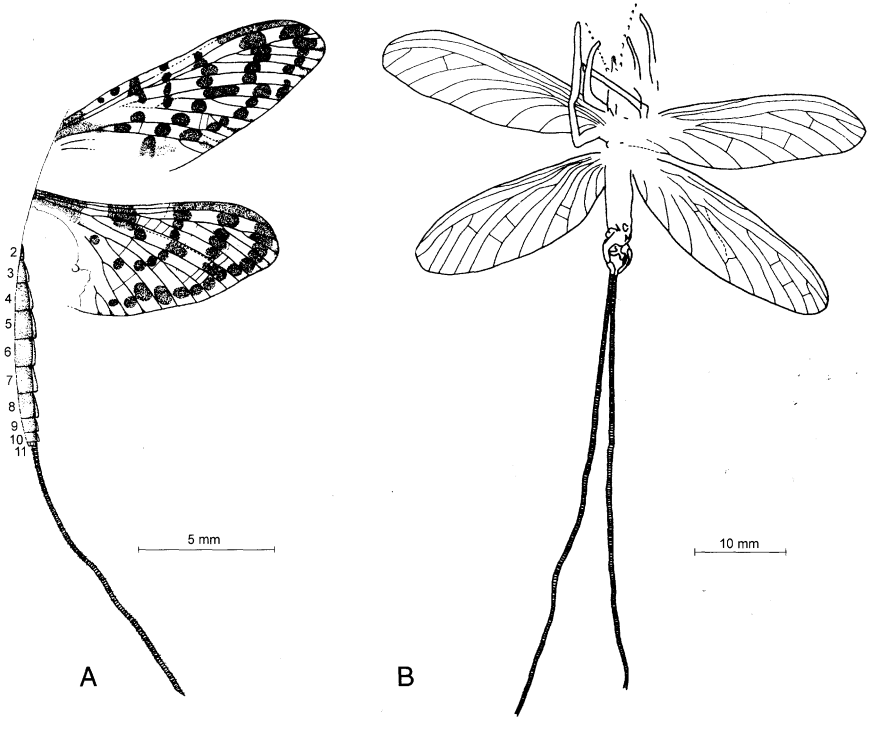


Abb. A.13. Zwei der ältesten bisher bekannten Pterygota: † *Delitzschala bitterfeldensis* (**A.**) und † *Brodioptera stricklani* (**B.**). – A nach BRAUCKMANN & SCHNEIDER 1996, B nach NELSON & TIDWELL 1988.

Die basalen Verzweigungen der Pterygota

Unter den Pterygota werden vielfach zwei Hauptgruppen unterschieden, die Palaeoptera und die Neoptera. MARTYNOV (z. B. 1925) hatte angenommen, dass die Palaeoptera – also Libellen, Eintagsfliegen und die erloschenen Palaeodictyopterida – nicht die Fähigkeit erwarben, ihre Flügel zu falten. Die Neoptera, die ihre Flügel über das Abdomen zurücklegen können, seien demgegenüber abgeleitet.

Wenn man nur die rezenten Gruppen betrachtet, ergeben sich folgende Möglichkeiten der Verwandtschaftsbeziehungen:

1. Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera); (Odonata + Neoptera = Metapterygota)
2. Odonata + (Ephemeroptera+ Neoptera); (Ephemeroptera + Neoptera = Chiastomyaria)

3. (Odonata + Ephemeroptera) + Neoptera; (Odonata + Ephemeroptera = Palaeoptera)

Von den meisten Autoren wird derzeit angenommen, dass die erste dieser Annahmen zutrifft.

Metapterygota
(= Odonata + Neoptera)

Zu den möglichen Synapomorphien der Odonata und Neoptera gehören (Apomorphienkomplex **10**, Abb. A.14):

- Die vordere Mandibelgelenkung hat wenig Bewegungsfreiheit, denn die Odonata und Neoptera haben ein vorderes Mandibelgelenk, das im Gegensatz zu dem der Zygentoma und Ephemeroptera aus einem cranialen kugeligen Condylus und einer entsprechenden Gelenkpfanne am Mandibelrand besteht. Die Zygentoma und Ephemeroptera haben eine Mandibel, die intermediär zwischen der der Archaeognatha und der „orthopteroiden" Mandibel liegt.

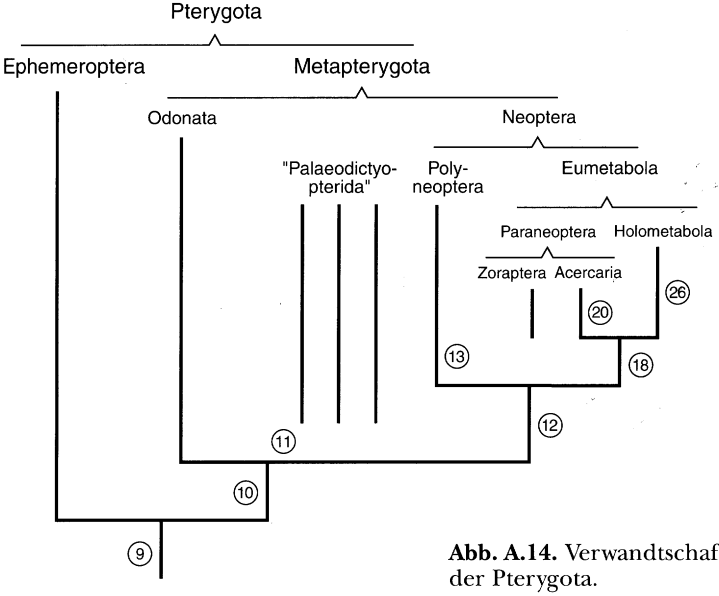


Abb. A.14. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Pterygota.

- Die vordere Mandibelgelenkung ist nach dorsal verlagert, was vorn zu einer Anhebung der Achse führt, um die die Mandibel sich bewegt.
- Besitz einer Subgenalsutur; danach erfolgte eine seitliche Verlagerung des vorderen Tentorialarms zusammen mit dem Processus paratentorialis.
- Verlust mehrerer Mandibelmuskeln (Abb. A.15).
- Unterdrückung der Imaginalhäutungen, das heißt, das Subimago-Stadium, bei den Ephemeroptera noch vorhanden, ging verloren.
- Jeder Flügel und jedes Bein des Pterothorax wird von Tracheen versorgt, die vom Spiraculum sowohl des eigenen Segmentes als auch des folgenden Segmentes ausgehen.
- Verlust der Superlinguae (Hypopharyngealloben bei den Odonata und Neoptera sind wohl niemals echte Superlinguae).
- Von den Flügelgelenkskleriten ist die Basalplatte in drei Einzelplatten zerlegt, und zwar in Subcostal-, Radiomedial- und Analplatte. Dieser Auffassung liegt zu-

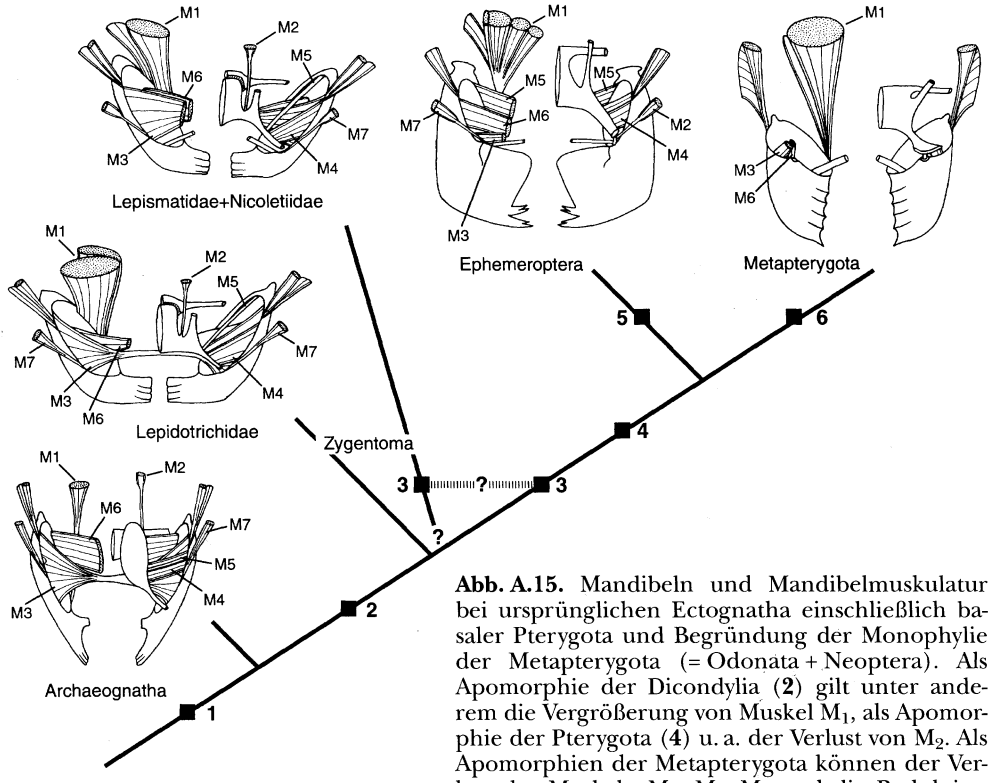


Abb. A.15. Mandibeln und Mandibelmuskulatur bei ursprünglichen Ectognatha einschließlich basaler Pterygota und Begründung der Monophylie der Metapterygota (= Odonata + Neoptera). Als Apomorphie der Dicondylia (**2**) gilt unter anderem die Vergrößerung von Muskel M_1, als Apomorphie der Pterygota (**4**) u. a. der Verlust von M_2. Als Apomorphien der Metapterygota können der Verlust der Muskeln M_4, M_5, M_7 und die Reduktion von M_6 angesehen werden. – Nach STANICZEK 2000.

grunde, dass die Ephemeroptera im Besitz der starren Basalplatte ursprünglich sind.

Ferner wird häufig der Verlust des Terminalfilum (Paracercus) angeführt. Er findet sich aber in abgewandelter Form bei paläozoischen Odonata († *Namurotypus*), so dass dies kaum eine Synapomorphie sein dürfte.

Chiastomyaria
(Ephemeroptera + Neoptera)

Einige Autoren nehmen an, dass die Ephemeroptera die Schwestergruppe der Neoptera sind (zusammen: Chiastomyaria, Opisthoptera), denn beide haben kräftige dorsolongitudinale indirekte Flügeldepressoren. Dies aber ist fast sicher eine Symplesiomorphie, denn diese Depressoren könnten die ursprüngliche Ausstattung der Pterygota repräsentieren. Eine weitere Übereinstimmung zwischen den Eintagsfliegen und den Neoptera ist die direkte Übertragung des Spermas vom Männchen zum weiblichen Gonoporus, was aber auf Konvergenz beruhen kann.

Palaeoptera
(Odonata + Ephemeroptera)

Als besonders attraktiv erwies sich die Annahme, die Palaeoptera (Libellen, Eintagsfliegen und Palaeodictyopterida) bildeten ein Monophylum. MARTYNOV (1924) unterschied die Palaeoptera insbesondere wegen der seitlichen oder vertikalen Ruhestellung der Flügel und des Fehlens der Jugalarea (= Neala) von den Neoptera. Möglicherweise sind die Palaeoptera

darin, dass sie eine relativ starre Flügelhaltung auszeichnet, abgeleitet; sie hängt mit der Anpassung an ein hoch entwickeltes Gleitfliegen zusammen. RASNITSYN (1998) nimmt darüber hinaus an, dass diese Apomorphie der Palaeoptera zweimal evolviert wurde: zum einen bei den Dictyoneurida (= Palaeodictyoptera) + Mischopterida (= Megasecoptera), zum anderen bei den Odonata + Ephemeroptera.

Die kürzlich in einer eingehenden Nukleotidsequenzanalyse untermauerte Annahme der Monophylie der Palaeoptera ist zur Zeit aber nicht so gut begründet wie die der Metapterygota. Als mögliche Synapomorphien der Odonata und Ephemeroptera galten, dass die Antennen kurz und borstenförmig sind. Doch bei paläozoischen Odonata († *Namurotypus*) waren sie noch mäßig lang. Die Odonata und Ephemeroptera haben Interkalar-Adern (Schaltsektoren) in den Flügeln. Das gilt aber nicht für die karbonischen Taxa † *Eugeropteron* und † *Geropteron* (angeblich Odonata) – damit wäre auch dieses Merkmal als mögliche Synapomorphie hinfällig. Außerdem wird meist angeführt, dass in den Maxillen der Larven Lacinia und Galea zu einem einheitlichen Komplex verschmolzen sind, der Lacinio-Galea. Aber die fusionierten Teile der Maxille bei den Odonata sind vielleicht gar nicht Galea und Lacinia, sondern Maxillarpalpus und Lacinia. Hier besteht also eine grundsätzliche Unklarheit.

Der vordere Ast der Media ist über eine kurze Strecke mit dem Radiussektor fusioniert. Das aber kann auf Konvergenz beruhen, denn bei der karbonischen † *Bojophlebia* (Ephemeroptera?) bestand eine Fusion wahrscheinlich nicht; andererseits ist eine solche Fusion auch in anderen Taxa erfolgt. Das Abdomen der Odonata und Ephemeroptera ist primär schlank und verjüngt sich nach hinten kaum. Die Larven haben eine aquatische Lebensweise (hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit). Bei Monophylie der Palaeoptera müsste man ferner Fusionen von Flügelgelenkskleriten annehmen.

Ganz andere Annahmen werden von der russischen Schule vertreten (z. B. ROHDENDORF, RASNITSYN). Sie sehen in den Libellen und Eintagsfliegen (zusammen: Libelliformes) die Schwestergruppe des Großteils der Pterygota, und zwar jenes Teiles, zu dem die Hemipteroidea, Holometabola, Palaeodictyoptera und einige weitere fossile Taxa gehören (bei ihnen: Scarabaeones). Zu all diesen Taxa sollen die Paoliiformes (fossil) + Gryllones (Gryllones = Geraridea + Blattidea + Perlidea + Gryllida) die Schwestergruppe sein.

Damit stellen sich die wahrscheinlichen basalen Verzweigungen innerhalb der Pterygota wie folgt dar: Die Ephemeroptera (**Archipterygota**) sind die Schwestergruppe der übrigen Pterygota (**Metapterygota**), und unter diesen sind die Odonata die Schwestergruppe der Neoptera. Mit den Neoptera stimmen einige weitere, rein fossile Taxa synapomorph überein: † *Triplosoba* (oft für eine Eintagsfliege gehalten), die Palaeodictyopterida und die Neoptera weisen eine Fusion von Radius und Radiussektor auf. Von diesen Taxa stimmen die Palaeodictyopterida und Neoptera möglicherweise im Fehlen des Terminalfilums synapomorph überein.

Männliche Kopulationsstrukturen

Schwer in Einklang zu bringen ist dies mit der Ausprägung anderer Strukturen, so der männlichen Kopulationsorgane. Die männlichen Kopulationsorgane erfüllen zwei Aufgaben: die Verankerung des männlichen Abdomens mit dem weiblichen und mit seinen inneren Teilen die Übertragung des Spermas. Auf das Tergit 9 und insbesondere das Sternit 9 folgt der Kopulationsapparat, dessen Basis vom jederseits vorhandenen Basistylus (Gonobasis) gebildet wird. Der Verklammerung mit dem Weibchen dienen primär paarige Greifarme einer Zange, oft Gonostyli (Dististyli) genannt, die durch Muskeln bewegliche Anhänge der Basistyli sind. Dieser Apparat aus Gonobasen und Gonostyli besteht aus den umgewandelten Extremitäten des 9. Abdominalsegments (zusammen: Gonopoden). Der Spermaübertragung dient ein dazwischenliegender so genannter phallischer Apparat.

Bei den Archaeognatha und Zygentoma ähneln die äußeren Genitalanhänge noch den davor liegenden rudimentären Abdominalextremitäten. Ventral finden sich am Segment 9 ein Sternit, und dahinter jederseits eine breite Skleritplatte (Coxen der ursprünglich vorhandenen Beine). Am Ende dieser Coxen („Gonocoxen")

finden sich durch Muskeln bewegliche Styli („Gonostyli"). Dabei handelt es sich noch nicht um Kopulationsorgane.

Nur wenig anders sehen die Gonocoxen und Gonostyli bei den Libellen aus. Allerdings sind sie nur klein (sehr kleine Styli auch bei karbonischen Odonata: † *Namurotypus*). Offenbar bestand bei den Odonata zunächst eine indirekte Spermaübertragung. Zur Optimierung der Spermaübertragung entwickelten die Männchen einen sekundären Geschlechtsapparat, in dem sie das Sperma transportieren konnten. Eine ursprünglich direkte Spermaübertragung ist unwahrscheinlich, weil diese sicherste Form des Spermatransfers kaum aufgegeben worden sein dürfte. So ist denn bei den Libellen auch eine einzigartige Form des Festhaltens des Weibchens evolviert worden: Mit den Cerci erfolgt eine Umklammerung des Weibchens hinter dem Kopf.

Bei den Eintagsfliegen liegen am Hinterende jedes der beiden Gonocoxite, stark verlängert und mit einem Gelenk versehen, die Gonostyli. Sie dienen der Umklammerung der Weibchen. Der Besitz von Gonostyli, die als Kopulationsorgane dienen, ist abgeleitet und ähnelt denen bei vielen Neoptera. Es liegt daher nahe, daraus auf

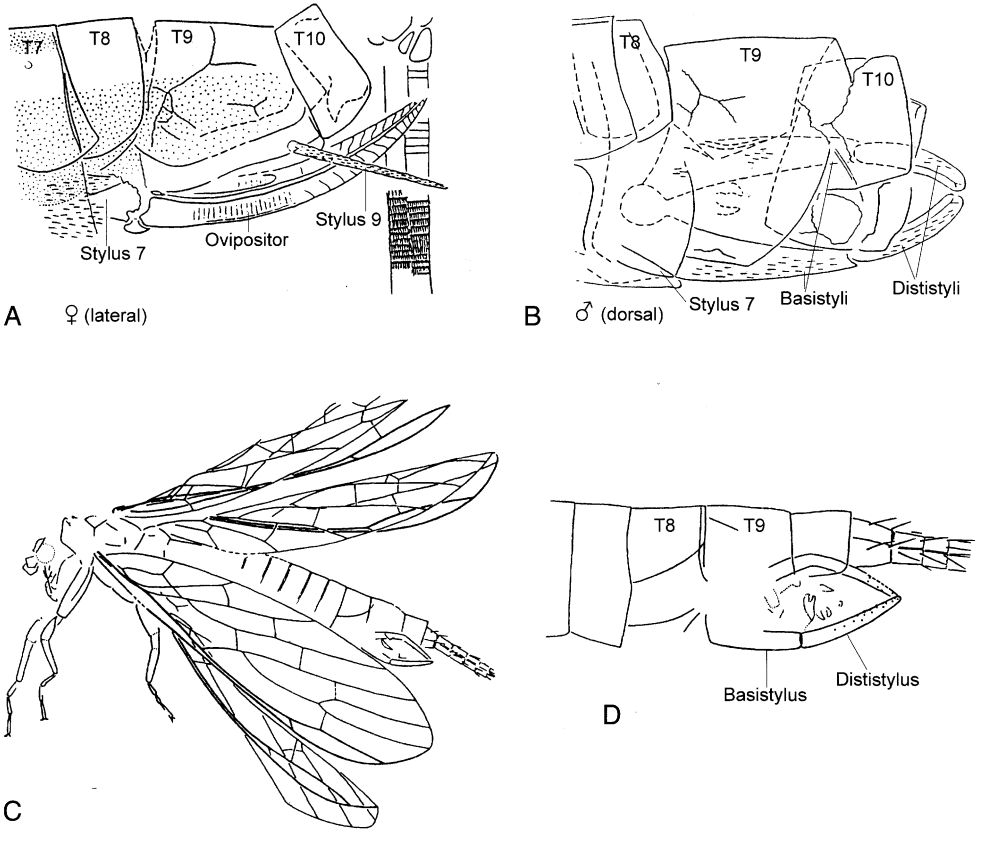


Abb. A.16. Palaeodictyopterida: **A.** Weiblicher, **B.** männlicher Genitalapparat von † *Uralia* aus dem Perm. Weibchen mit kräftigem Ovipositor aus Valven des 8. und 9. Segmentes; Stylus 9 sehr lang. Männchen mit langen Basistyli (=Gonobasis, Gonocoxit) und eingliedrigen Dististyli (= Gonostyli). **C.** †*Astenohymen uralicum*, Perm, **D.** dessen männliches Genitale, die langen Dististyli mit Resten kräftiger Bedornung. – A, B nach Rasnitsyn & Novokshonov 1997, C, D nach Novokshonov & Willmann 1999.

engste Verwandtschaft der Eintagsfliegen und Neoptera zu schließen. Aber wenn die Odonata die Schwestergruppe der Eintagsfliegen sind, oder wenn die Odonata die Schwestergruppe der Neoptera sind, muss bei den Ephemeroptera die Kopulation unabhängig von der bei den Neoptera entwickelt worden sein.

Unterschiedlich ist die Situation bei den † Palaeodictyopterida (Abb. A.16). Wo größere Genitalzangen fehlten, erfolgte die Spermaübertragung möglicherweise noch nicht direkt in den weiblichen Gonoporus. († *Uralia* (Diaphanopterodea; Perm): Gonocoxite lang, Gonostyli relativ klein (Abb. A.16 B); † *Dunbaria fasciipennis* (Palaeodictyoptera: Spilapteridae; Perm): Gonocoxen und Gonostyli kurz, so dass eine Haltefunktion bei einer Kopula unwahrscheinlich ist). † *Permohymen* (Megasecoptera: Protohymenidae; Perm) hingegen hatte relativ lange Gonocoxen und Gonostyli, die gut zum Festhalten des weiblichen Abdomens bei einer Kopula gedient haben könnten, und bei † *Astenohymen uralicum* (Diaphanopterodea, Abb. A.16 C, D) waren lange, eingliedrige Gonostyli vorhanden, die, wie es scheint, medial kräftige Borsten hatten, so dass hier sicher von einer Haltevorrichtung ausgegangen werden kann.

Unter den Neoptera finden sich bei einer großen Anzahl von Taxa sehr kleine Styli: den Notoptera, Saltatoria, den Dictyoptera (Schaben einschließlich der Termiten und Gottesanbeterinnen); bei weiteren Gruppen fehlen sie ganz, nämlich den Dermaptera, Phasmatodea und Embioptera. Zugleich sind bei diesen Gruppen mit Ausnahme der Notoptera Sternum 9 und die Gonocoxopodite zu einer einheitlichen ventralen Platte verschmolzen, dem Subgonoplax, die unter dem Peniskomplex liegt (der oft benutzte Begriff Subgenitalplatte wird vermieden, weil er für sehr unterschiedliche unter dem Genitale liegende Strukturen verwendet wurde). – Bei den Plecoptera sind die äußeren Genitalien insgesamt weitgehend reduziert. Bei den Dermaptera und Saltatoria sind die Cerci eingliedrig, sehr groß und dienen u. a. als Klammerorgan zum Festhalten des weiblichen Abdomens (Konvergenz).

Im Grundplan der Holometabola sind die Gonocoxen nicht mit dem Sternit 9 fusioniert, die Styli relativ groß, mit einem Gelenk in den Gonocoxen verankert und dienen dem Fixieren des Weibchens bei der Kopula – wie bei den Eintagsfliegen. Das nun legt nahe, dass die Styli als Klammerorgan bei den Eintagsfliegen dem bei den Holometabola nicht homolog sind. Als Klammerorgan sind sie Konvergenzen.

† Palaeodictyopterida
(Diaphanopterodea, Palaeodictyoptera, Megasecoptera und Permothemistida [= Archodonata])

Die Palaeodictyopterida (Abb. A.16) sind wahrscheinlich die nächsten Verwandten der Neoptera. Bei beiden Gruppen sind R und RS nahe der Flügelbasis fusioniert, bilden also einen gemeinsamen Stamm (das ist auch der Fall bei der viel diskutierten *Triplosoba* aus dem Karbon, vielfach für eine ursprüngliche Eintagsfliege angesehen), und es fehlt das Terminalfilum (innerhalb der Neoptera vereinzelt erneut angelegt) (Apomorphienkomplex **11**, Abb. A.14). Die Palaeodictyopterida zeichnen sich durch ein abgeleitetes Merkmal aus: Die Mundwerkzeuge sind zu einem Rüssel aus je einem Paar relativ kräftiger Mandibular- und Maxillarstilette und einem 5. Stilett, das möglicherweise vom Hypopharynx gebildet wurde, verlängert (allerdings bei weitem nicht bei allen Teilgruppen nachgewiesen). Die sehr unterschiedliche Ausprägung der männlichen Genitalstrukturen ebenso wie die enorme Diversität anderer Strukturen macht es dennoch denkbar, dass die Palaeodictyopterida mit teils nur wenigen Millimeter großen Vertretern, teils mit Arten von über 40 cm Spannweite, nicht monophyletisch sind, zumal bisweilen relativ kurze Mundwerkzeuge nachgewiesen sind (z. B. † *Astenohymen uralicum*, Perm. Abb. A.16 C). Die Weibchen besaßen einen gut entwickelten Ovipositor. Der Paracercus fehlte.

Von besonderem Interesse sind die Diaphanopterodea (oberes Karbon – unteres Perm). Sie könnten theoretisch Neoptera sein, denn sie konnten ihre Flügel nach hinten falten.

Dann wären sie hier die ursprünglichste Teilgruppe. Meist aber gelten die Diaphanopterodea als Abkömmlinge der Palaeodictyoptera, die die Fähigkeit, ihre Flügel nach hinten zu legen, unabhängig von den Neoptera erworben haben, zumal sie in ihren 5 Paar ungegliederten Styli auf den Abdominalsegmenten 3–7 im Adultus ursprünglicher waren als sämtliche übrigen Pterygota. Der Tarsus bestand aus drei Gliedern; Prätarsus mit Arolium.

Neoptera

Dass die Neoptera eine monophyletische Gruppe bilden, wird vor allem durch den Bau ihrer Flügelbasis belegt. Die Flügel können nach hinten über das Abdomen zurückgelegt werden. Dazu erwarben sie ein drehbares Sklerit, das Axillare 3, an dem ein Muskel ansetzt. Bei dessen Kontraktion wird das Axillare 3 gedreht, der Flügel gefaltet und in die Ruhelage zurückgeführt (Apomorphienkomplex **12**, Abb. A.14).

Wahrscheinlich gehört zum Grundplan der Neoptera ein unpaarer Fortsatz des Praetarsus, das Arolium. Es war schon bei den Diaphanopterodea vorhanden und findet sich auch bei sehr ursprünglichen Neoptera wie † *Lemmatophora* (unteres Perm). Nach anderer Ansicht ist es innerhalb der Neoptera mehrfach konvergent entstanden. Eine wiederholte Reduktion ist aber wahrscheinlicher, wobei ein erneutes Auftreten des Arolium bei subordinierten Gruppen gut möglich ist.

Über mögliche monophyletische Teilgruppen innerhalb der Neoptera gibt es sehr unterschiedliche Vorstellungen. Rohdendorf & Rasnitsyn (1980) fassten die Plecoptera + Grylloblattida (= Paraplecoptera, Protoperlaria und Notoptera) + Protelytrida + Dermaptera + Embiida zusammen (Perlidea). Im Folgenden wird angenommen, dass die Plecoptera eine Teilgruppe der Polyneoptera sind. Häufig aber gelten die Plecoptera als Schwestergruppe der übrigen Neoptera. Äußerst ursprünglich sind die Plecoptera in der Pleuralstruktur und in ihrer Embryogenese, ferner in der segmentalen Struktur der Hoden (allerdings nicht notwendigerweise plesiomorph), dem Besitz von zwei getrennten Penisöffnungen (eventuell abgeleitet), im Besitz eines internen Transversalmuskels im Stipes, der von den anderen Pterygota nicht bekannt ist, sondern nur von den Machilidae und Zygentoma, und in der Beibehaltung von akzessorischen Filamenten im Schwanz der Spermatozoen als einfache hohle Mikrotubuli.

Polyneoptera (Paurometabola)
(= Plecoptera + Pliconeoptera)

Die Plecoptera, Notoptera, Mantophasmatodea, Dictyoptera, Saltatoria, Phasmatodea, Dermaptera und Embioptera bilden möglicherweise ein Monophylum, auch bei Abwandlung vom Grundplan meist gut kenntlich an der besonderen Struktur des Analfächers im Hinterflügel (Abb. A.17): Die zahlreichen Analadern sind distal kaum verzweigt; die erste Analis ist einfach. A_1 verläuft dem ebenfalls einfachen CuP fast parallel. A_1 und CuP bilden eine markante Zäsur zwischen dem vorderen Flügelsektor und dem Geäder des Analfächers. Mehrere Zweige von A_2 entspringen einem gemeinsamen Stamm. Dies ist bei den Dermaptera stark verändert, aber die Protelytroptera zeigen noch Anklänge an den ursprünglichen Zustand; bei den Embioptera fehlt der Analfächer bei Zugehörigkeit zu den Polyneoptera sekundär, und die Notoptera sind ungeflügelt. Im Grundplan der Polyneoptera waren möglicherweise Euplantulae vorhanden; sie gingen demnach bei den Dermaptera, Isoptera und Embien wieder verloren. Schließlich könnte ein verbreitertes, scheibenförmiges Pronotum zum Grundplan der Polyneoptera gehören. Es findet sich unter anderen bei den † Lemmatophoridae, † Liomopteridae und deren Verwandtschaftskreis, bei Dermaptera und Dictyoptera und den Notoptera. Bei mehreren Taxa – so den Plecoptera, Saltatoria und Phasmatodea – müsste es demnach wieder abgewandelt worden sein (Apomorphienkomplex **13**, Abb. A.14, A.18).

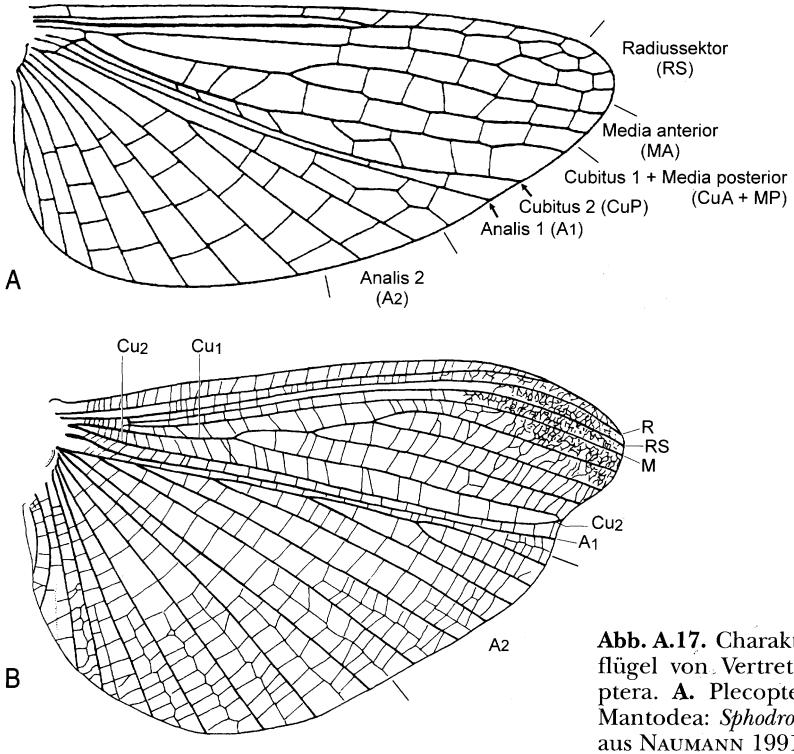


Abb. A.17. Charakteristische Hinterflügel von Vertretern der Polyneoptera. **A.** Plecoptera: *Stenoperla*, **B.** Mantodea: *Sphodromantis lineola*. – A aus NAUMANN 1991, B Original.

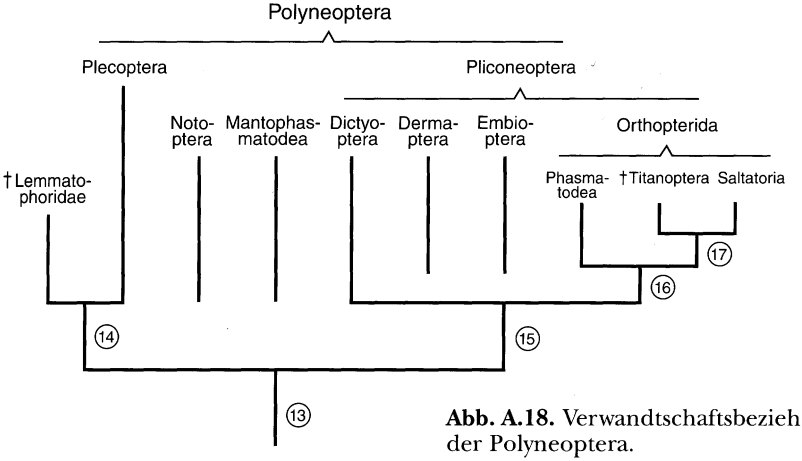


Abb. A.18. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Polyneoptera.

Offenbar sind mit den Plecoptera nächstverwandt die paläozoischen † **Lemmatophoridae** (Abb. A.19). Sie teilen mit den Plecoptera mehrere Apomorphien (**14**, Abb. A.18): aquatische Jugendstadien mit einem Paar Kiemen an jedem Abdominalsegment; der CuA hatte mehr als einen Ast (bei den Plecoptera meist 2–3; im Grundplan der Polyneoptera möglicherweise nur einästig), und außer bei † *Lecorium* war die Zahl der Äste der Media auf 3 reduziert (*Lecorium* hat 4 M-Äste. Die Media hatte im Grundplan der Plecoptera 2 oder 3 Zweige). Vielleicht gibt es

eine weitere Synapomorphie: Bei den Plecoptera haben sowohl die Imagines als auch die Larven dreigliedrige Tarsen, während adulte Lemmatophoridae fünfgliedrige haben. Bei den Jugendstadien der Lemmatophoridae war dagegen die Zahl der Tarsalglieder auf vier oder drei verringert. Möglicherweise begann die Reduktion der Anzahl bei den Larven und wurde später erst auf die Imagines übertragen.

Die Lemmatophoridae hatten noch einen Ovipositor. Er wurde innerhalb der Plecoptera reduziert.

Verschiedentlich wird angenommen, dass die Aderung im Plecopteren-Grundmuster reich und vernetzt war, ähnlich wie heute bei den Eustheniidae. Aber deren viele Queradern dürften abgeleitet, nicht ursprünglich sein. Demnach gehört ein reiches und vernetztes Geäder nicht zum Grundmuster der Plecoptera.

Nahe mit den Lemmatophoridae + Plecoptera verwandt sind wahrscheinlich die † Liomopteridae und ihr mutmaßlicher Verwandtschaftskreis (Chelopteridae, Stereopteridae, Demopteridae, Protembiidae, Phenopteridae; Perm). Sie hatten offenbar keine aquatischen Larven. Somit ist die aquatische Lebensweise der Plecopteren-Larven abgeleitet.

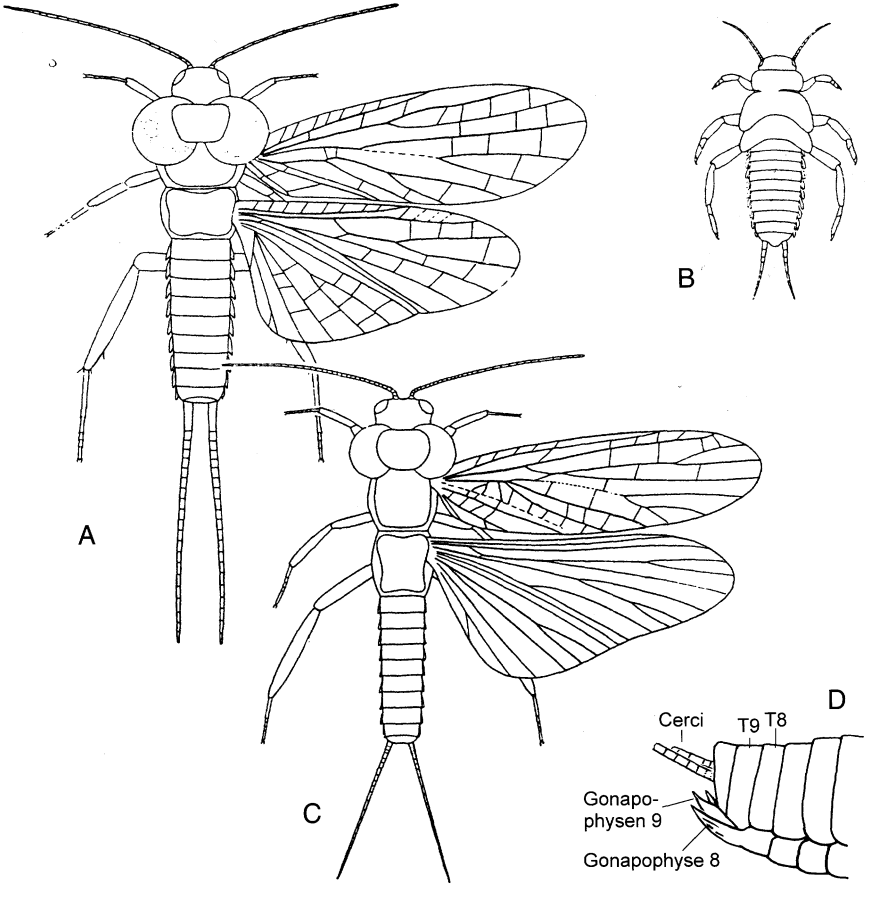


Abb. A.19. Lemmatophoridae: Diese Gruppe mit ihren aquatischen Larven enthält die nächsten Verwandten der Plecoptera. **A, B.** † *Lemmatophora*, unteres Perm, **B.** Larve. **C, D.** † *Lecorium*, **D.** Abdomenende eines Weibchens mit Ovipositorvalven. Unteres Perm. – Nach Carpenter 1935, 1992.

Bei einigen Plecopteren-Larven ist ein Paracercus (Terminalfilum) vorhanden. Da die paläozoischen Lemmatophoridae und auch die Palaeodictyopterida kein Terminalfilum hatten, ist es wahrscheinlich innerhalb der Plecoptera sekundär aufgetreten.

Pliconeoptera
(= ?Notoptera + ?Mantophasmatodea + Dictyoptera + Dermaptera + Saltatoria + Phasmatodea + Embioptera)

Die Männchen der Pliconeoptera haben relativ kleine Gonostyli, die ihre Muskulatur verloren haben. Theoretisch könnte dies schon in der Stammlinie der Plecoptera + Pliconeoptera erfolgt sein, denn die Plecoptera weisen keine Gonostyli mehr auf. Die Styli dienen nicht der Umklammerung des weiblichen Abdomens während der Kopula, wie dies primär bei den Ephemeroptera und Holometabola der Fall ist (Apomorphienkomplex **15**, Abb. A.18).

Schwer zu beurteilen ist die systematische Stellung der **Notoptera** (Grylloblattodea) mit ihren zahlreichen ursprünglichen Merkmalen (freies Legerohr, Cerci bestehen aus zahlreichen (8–9) Gliedern, Mundwerkzeuge kauend, Tarsen fünfgliedrig). CRAMPTON publizierte 18 Arbeiten über die Notoptera, in denen er sie nach und nach mit fast jeder Gruppe orthopteroider Insekten in engere Beziehung brachte.

Fossil sind die Notoptera unbekannt. Ihre frühen Vertreter müssen geflügelt gewesen sein. Eine Reihe permischer Neoptera, so die † Tillyardembiidae, weisen Eigenschaften auf, aus denen die engste Verwandtschaft mit oder Zugehörigkeit zu den Notoptera abgeleitet wird. Die Coxopodite der Männchen von † *Tillyardembia*

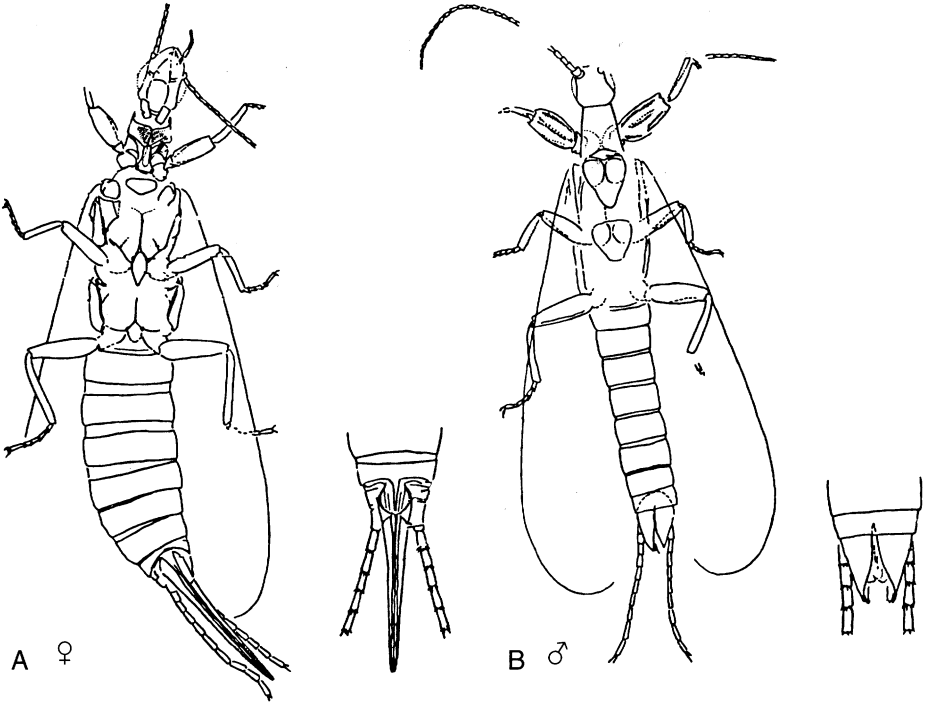


Abb. A.20. Ursprünglicher Vertreter der Polyneoptera: † *Tillyardembia*, Perm. **A.** Weibchen, **B.** Männchen, jeweils mit stärker vergrößertem Genitale. – Nach VILESOV & NOVOKSHONOV 1993.

sind nicht mit dem Sternum 9 fusioniert. Die Weibchen haben einen langen Ovipositor, die Cerci sind mäßig lang und haben etwa 10–12 Glieder (Abb. A.20).

Mehrere Strukturen schließen die Zugehörigkeit dieser Fossilformen zu den Acercaria und Holometabola aus; die Fusion der Gonobasen mit dem Sternit 9 bei den Dictyoptera + Dermaptera + Embioptera + Phasmatodea + Saltatoria die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe. Da CuP und A_1 dicht nebeneinander vor dem breiten Analfächer parallel laufen, gehören sie zu den Polyneoptera, aber nicht notwendigerweise zu den Notoptera. Vielmehr kommen als systematische Stellung in Frage die Stammgruppe der Polyneoptera; die Stammgruppe der Plecoptera (dabei wären sie ursprünglicher als die Lemmatophoridae, Liomopteridae u. a.); die Stammgruppe der Notoptera oder die Stammgruppe der Pliconeoptera (= Dictyoptera + Dermaptera + Embioptera + Phasmatodea + Saltatoria).

Die **Mantophasmatodea** könnten mit den Notoptera nahe bzw. nächst verwandt sein, worauf ähnliche Proventriculus-Strukturen hindeuten. Andererseits fehlen ihnen im Gegensatz zu den Notoptera bei den Männchen Gonocoxite und Gonostyli, so dass man bei dem verbliebenen Sternit 9 an die Subgonoplax der Pliconeoptera denken könnte.

Dictyoptera + Dermaptera + Embioptera + Phasmatodea + Saltatoria

Als Synapomorphien lässt sich zunächst nennen die ausgesprochen fächerartige Faltung des Vannus des Hinterflügels. Häufig genannt wird die Umbildung der Vorderflügel zu Tegmina, also zu derben Deckflügeln. Letztere Eigenschaft wurde auch genutzt, um die Monophylie eines Taxons aus den Dictyoptera, Phasmatodea, Notoptera und Saltatoria zu begründen, doch haben auch die Dermaptera Tegmina, und ursprüngliche Mantodea beispielsweise haben keine. Ob die Notoptera sie gehabt haben, ist unbekannt. Allerdings spielen die Vorderflügel bei allen diesen Taxa im Flug eine weitaus geringere Rolle als die Hinterflügel. Darüber hinaus lässt sich die Annahme der Monophylie der Pliconeoptera mit der Umwandlung der Kopulationsorgane der Männchen begründen: Das Abdominalsternit 9 ist mit den Gonocoxiten zur Subgonoplax fusioniert, das die Genitalien als schaufelförmige Platte unterlagert; an seinem Ende sitzen die relativ kleinen Gonostyli (zu Apomorphienkomplex **15**, siehe auch oben; Abb. A.18).

Die Reduktion der Cerci auf zwei Glieder bei den Embien kann gut unabhängig von der Reduktion auf ein Glied bei den Phasmatodea und Saltatoria erfolgt sein. Bei den Dermaptera, Phasmatodea und Embioptera fehlen die Styli; bei den Saltatoria und Phasmatodea wurden die Cerci auf ein Glied reduziert; dabei sind die Cerci relativ groß. Hieraus ergeben sich verschiedene Denkmöglichkeiten über die Verwandtschaftsverhältnisse.

Da die Embioptera in mehreren abgeleiteten Merkmalen den Phasmatodea ähneln, favorisieren viele Autoren ein Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden: Im Bau des Propleurum; im Vorhandensein eines dorsalen Flexors der Paraglossae neben einem ventralen; und darin, dass am Profurca-Sternit zwei Furca-Furcasternalmuskeln inserieren. Diese Annahme korrespondiert mit den Ergebnissen neuerer molekularer Untersuchungen.

Die bisweilen genannten möglichen Synapomorphien zwischen den Embioptera und Plecoptera (zusammen: Plecopterida, Plecopteroidea) sind fast durchweg Strukturen, die bei den Lemmatophoridae (mit aquatischen Larven) noch nicht evolviert waren, wohl aber dann bei den Plecoptera (ebenfalls mit aquatischen Larven). Sie können folglich bei den (durchweg terrestrischen) Embien und Plecoptera nicht auf Synapomorphie beruhen. Ansonsten beruht die oft angenommene Verwandtschaft der Embioptera mit den Plecoptera großenteils auf symplesiomorphen Übereinstimmungen.

Die abgeleiteten Übereinstimmungen zwischen den Embioptera und Zoraptera bestehen auch zu zahlreichen anderen Taxa.

Als mögliche Synapomorphien der Embioptera und Dermaptera sind genannt worden: Fehlen eines freien Ovipositors der Weibchen. Fossile Dermaptera († *Archidermapteron*, † *Protodiplatys* u. a., Jura) hatten aber noch einen langen Ovipositor. Dreigliedrige Tarsen: dies ist aber ein abgeleitetes Merkmal eines Teiltaxons der Dermaptera: die fossilen Protodiplatidae und Dermapteridae sowie die „Protelytroptera" hatten vier- bis fünfgliedrige Tarsi. Fehlen der Ocelli: Der Verlust der Ocelli bei den Dermaptera ist erst innerhalb der Gruppe erfolgt, wie fossile Formen belegen. Brutpflege durch die Weibchen: Diese ist bei den Embien und Dermaptera nur schwer vergleichbar.

Dermapterida (= † Protelytroptera + Dermaptera)

Die † Protelytroptera (Unterperm, Abb. A.21) sind offenbar Stammgruppenvertreter der Dermaptera. Bei ihnen und den Dermaptera sind die Vorderflügel stark sklerotisiert und bei reduziertem Geäder zu Deckflügeln umgewandelt, die A_1 verläuft im Hinterflügel dem Flügelvorderrand fast parallel. Das vor A_1 liegende Geäder ist stark reduziert. Der Hinterflügel wird unter die Vorderflügel gefaltet. Bei den Protelytroptera ist der Vorderflügel im Gegensatz zu dem der Dermaptera lang, die Tarsen sind noch fünfgliedrig, die Cerci vielgliedrig und kurz. Die Hinterflügel wurden zumindest bei † *Protelytron* (Abb. A.21 A) transversal unter die Tegmina gefaltet. Prothorax offenbar mit einer kleinen „Pronotalscheibe".

Als Synapomorphie der Dermaptera und Dictyoptera wurde oft die Reduktion des Ovipositors genannt. Fossile Dermaptera mit freiem Ovipositor (Abb. A.21 D, A.22) schließen aber aus, dass es sich dabei um eine Synapomorphie handelt. Mög-

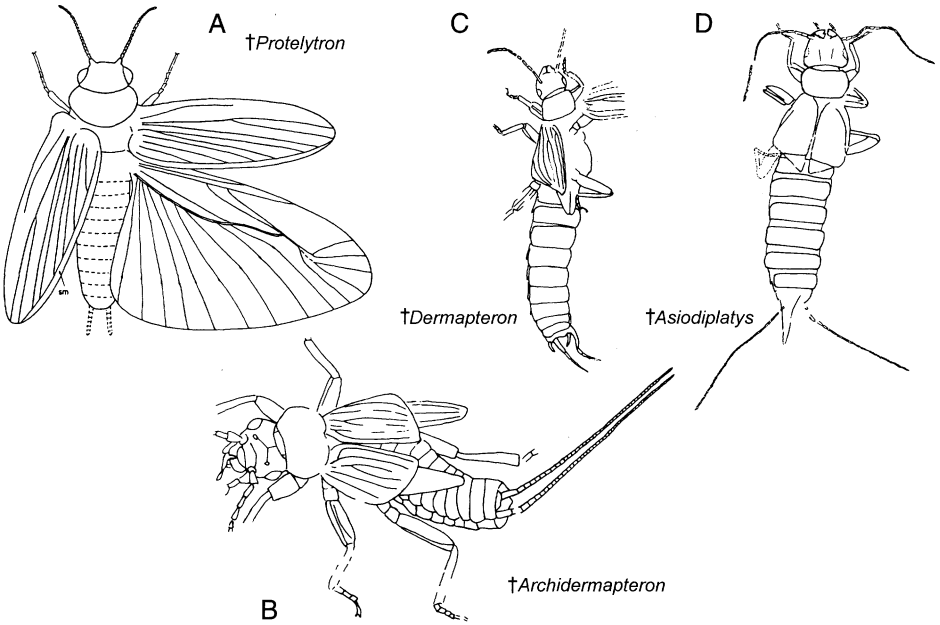


Abb. A.21. Dermapterida: **A.** Protelytroptera. † *Protelytron permianum.* **B–D.** Jurassische Dermaptera: **B.** † *Archidermapteron* mit filiformen Cerci. **C.** † *Dermapteron* mit stark verkürzten, kräftigen Cerci, **D.** † *Asiodiplatys* mit wohlentwickeltem freiem Ovipositor. – A nach CARPENTER & KUKALOVÁ 1964, B–D nach VISHNIAKOVA 1980.

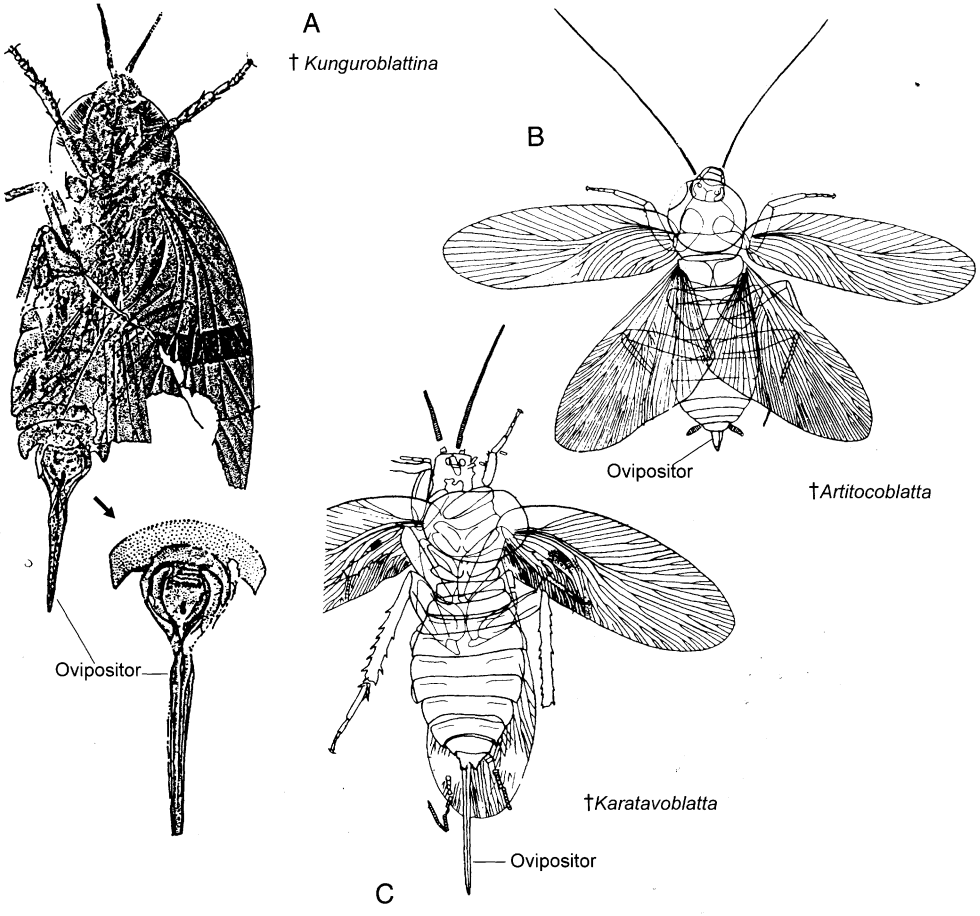


Abb. A.22. Dictyoptera: Blattodea mit freiem Ovipositor. **A.** † *Kunguroblattina microdictya*, unteres Perm. **B.** † *Artitocoblatta asiatica*, Jura. **C.** † *Karatavoblatta longicaudata*, Jura. – Nach MARTYNOVA in ROHDENDORF et al. 1962 und VISHNIAKOVA aus CARPENTER 1992.

liche Synapomorphien aber sind Details der Muskulatur im Pterothorax, und der Radiussektor trennt sich im Vorderflügel vom Radius weit distal der Flügelmitte (gut erkennbar bei den Protelytroptera).

Dictyoptera (Blattopteroidea, Isopteria, Blattarida)
(= Mantodea + Isoptera + Blattoptera)

Die Monophylie der Dictyoptera lässt sich durch eine Fülle von Apomorphien belegen:

- Kopf: Das „perforate" Tentorium: Das Corporotentorium – der Querbalken des Tentoriums – wird von den Schlundkonnektiven durchzogen. Diese Situation entstand, indem die vorderen Tentorialarme Fortsätze bekamen, die um die Nervenstränge herumwuchsen.
- Die Eier werden in einer Eikapsel (Oothek) vereinigt abgelegt. – Die Einzelablage der meisten Termiten ist wahrscheinlich sekundär: Bei der australischen *Mastotermes* werden die Eier noch in einer Gruppe abgelegt, verkittet durch Gelatinemasse. Nach BOUDREAUX (1979) aber spricht dieser Unterschied dafür, dass

die Oothek von *Mastotermes* der der Mantodea und Blattoptera nicht homolog ist.
- Die Eier werden in übereinstimmender Lage abgelegt: In zwei Reihen stehend, mit der Mikropyle nach oben (bei den meisten Isoptera sekundäre Einzelablage).
- Die Coxen sind lang und konisch; ihr caudaler Teil (das Meron) ist so groß, dass er fast bis zum Trochantergelenk reicht. Die das Meron abteilende Meralnaht gliedert die Coxa in eine vordere und hintere „Hüfte" (daher: Spalthüfte).
- Strukturen des Proventriculus: Im Grundplan haben die Dictyoptera zwischen allen primären Plicae sekundäre Plicae.
- Übereinstimmungen in der Flugmuskulatur.
- Vorderflügel: Die Clavalfurche mit dem darin verlaufenden CuP ist bogenförmig gekrümmt und die Analader ist verkürzt.
- Weibchen: Besitz eines Genitalatriums. Es wird ventral vom Sternit 7 verschlossen; sein Dach besteht aus dem reduzierten 8. und 9. Abdominalsternit.
- Männliches Genitale: Blattoptera und Mantodea besitzen einen Phallomerenkomplex, der weitgehend aus denselben Elementen aufgebaut ist (homologe Sklerite, Muskeln und formgebende Elemente) und eine homologe Asymmetrie aufweist. Die Phallomerendrüse oder zumindest deren ausschließlich linksseitige Ausbildung ist ebenfalls eine Besonderheit dieser beiden Gruppen. (Bei den Isoptera fehlen äußere männliche Genitalien völlig.)

Sicher zu den **Mantodea** gehörende fossile Formen aus dem Paläozoikum sind nicht bekannt. Die übrigen Fossilien geben keinen näheren Aufschluss zu deren phylogenetischer Stellung. Neben vergleichsweise abgeleiteten fossilen Formen der **Isoptera** gibt es mehrere dem australischen *Mastotermes* ähnelnde Vertreter aus dem Mesozoikum und Tertiär auch von der nördlichen Hemisphäre. Etwa 60% aller karbonischen Insekten sind „**Schaben**".

Wahrscheinlich sind die Mantodea die Schwestergruppe der Isoptera + Blattoptera. Nach HENNIG (1986) sind die Schaben und Termiten „zweifellos" miteinander nächstverwandt, und schon 1969 hatte HENNIG die jetzt weithin als zutreffend akzeptierte Auffassung diskutiert, dass die Termiten als Teiltaxon der Schaben die Schwestergruppe von *Cryptocercus* seien (vgl. Abb. 14.14). Ursprünglicher als alle rezenten Schaben (aber auch als die Mantodea) sind die paläozoischen † Archimylacridae sowie die † Mesoblattinidae im Besitz eines langen Ovipositors (Abb. A.22), die † Archimylacridae und † Spiloblattinidae sowie die † Mylacridae (oberes Karbon bis Perm) und † Mesoblattinidae (Mesozoikum) ferner darin, dass im Vorderflügel die Analadern direkt in den Flügelhinterrand münden. Seit dem oberen Karbon lebten aber auch Formen, bei denen bereits mehrere der vorderen Analadern in die Analfurche münden – so die Neorthroblattinidae, Dictyomylacridae, Neomylacridae und Diechoblattidae. Das schließt aber nicht aus, dass die Termiten eine Teilgruppe der Schaben sind, denn die Schaben lassen sich gegenüber den Termiten vor allem durch ursprüngliche oder in ihrer Wertigkeit unklare Merkmale charakterisieren. Dazu gehören die ungleich ausgebildeten Vorder- und Hinterflügel (Vorderflügel derb, Hinterflügel zarthäutig und mit großem Analfeld), der abgeflachte Körper, das große, scheibenförmige Pronotum, das den Kopf zumindest zum Teil überdacht. Alle paläozoischen „Schaben" haben einen reich verzweigten Postcubitus. Da CuP auch bei den Isoptera nicht reduziert zu sein scheint, könnten von solchen Fossilien auch die Isoptera abgeleitet werden. Die rezenten Schaben haben im Hinterflügel am CuP („1A") hingegen allenfalls eine kurze Endgabel (Polyphagidae).

Mantodea + Blattoptera (Oothecaria)

Manche Autoren hielten viele Übereinstimmungen zwischen den Blattoptera und Isoptera für Konvergenzen und die Schaben und Fangschrecken für Schwestertaxa. Bei diesen beiden ist der Nacken klein, mit einem hochgradig beweglichen Kopf, sind die Antennen lang und

filiform (ursprüngliche Ausprägung: die kurzen moniliformen Antennen der Termiten), und die Weibchen produzieren eine Ootheca, die um die Eier herum sklerotisiert und organische Calciumsalze enthält. (Die Ootheca von *Mastotermes*/Isoptera sei damit kaum zu vergleichen. Sie besteht aus eingetrocknetem Sekret der akzessorischen Drüse und bildet nur einen dünnen Film über den Eiern). Ferner wurde die Anzahl der Malpighischen Gefäße vermehrt, und im Vorderflügel münden die vorderen Analia nicht in den Flügelhinterrand, sondern führen in die Analfurche bzw. verschmelzen mit CuP (so bei den Mantodea). Die Ootheca von *Mastotermes* dürfte aber neueren Untersuchungen zufolge sehr wohl der der übrigen Dictyoptera homolog sein und damit zum Grundmuster der Termiten gehören. Die Annahme, dass die Termiten eine Teilgruppe der Schaben sind, hat auch Unterstützung durch Molekularanalysen erfahren.

Orthopterida (Orthopteroidea, Grylliformida)

(= Phasmatodea + Orthoptera (Orthoptera = Saltatoria))

Als Orthopteroidea wurden sehr verschiedene Zusammenstellungen von Taxa bezeichnet. Nach Abzug der nur äußerst fraglicherweise hierher gehörenden Taxa verbleiben die Gespenstschrecken (Phasmatodea) und Caelifera und Ensifera (zusammen: Saltatoria, Orthoptera), wie auch molekulare Untersuchungen wiederholt ergaben. Mögliche Synapomorphien sind (Apomorphienkomplex **16**, Abb. A.18):

- Eine erhöhte Anzahl von Cervicalskleriten.
- Der auf 2 Glieder verkürzte Cercus (Phasmatodea: auf ein Glied weiter reduziert).
- Die Morphologie des Vorderflügels: Er hat ein ausgeprägtes Präcostalfeld, eine permanente Vannalfalte, in der Ruhestellung des Flügels ist der Analfächer horizontal und das Remigium vertikal entlang des Abdomens orientiert. Zwar fehlt bei den Phasmatodea die Costa, aber als Vorstadium konnte sich Hennig (1969) gut einen Verlauf von C weit vom Flügelvorderrand entfernt vorstellen.

Phasmatodea

Nach manchen Autoren besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Phasmatodea + Dermaptera oder den Phasmatodea und Dictyoptera. Mehrere abgeleitete Eigenschaften sprechen hingegen für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Phasmatodea und Embien: Paraglossae mit einem zusätzlichen Flexormuskel; Ovipositor verkürzt; Cerci zweigliedrig (bei den Phasmatodea auf ein Glied vermindert); Gonopoden fehlen; Axonema der Spermien mit zwei elektronendichten, blattförmigen Körpern und die mit Operculum versehenen Eier. Auch molekulare Untersuchungen haben ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Phasmatodea und Embioptera ergeben, und beide zusammen sollen das Adelphotaxon der Saltatoria sein (Rowell & Flook 1998).

Vielfach jedoch gelten die Phasmatodea allein als Schwestergruppe der Saltatoria (zusammen: Orthopterida, Grylliformida), und diese Annahme wird hier favorisiert. Nach Sharov sind die Phasmatodea die nächsten Verwandten der Caelifera. Diese kaum mehr vertretene Annahme würde bedeuten, dass die Phasmatodea sekundär nicht springen können. Offenbar gehören die mesozoischen † Xiphopteridae, † Triassophasmatidae (Abb. A.23), † Hagiphasmatidae und † Aeroplanidae zu den Phasmatodea.

Stammgruppenvertreter der Orthopterida

Die † Sthenaropodidae (oberes Karbon bis Perm, z. B. † *Sthenaropoda* (Abb. A.24), † *Nacekomia*, † *Paloedischia*) dürften als ursprünglichste Gruppe zu den Orthopterida gehören. Das Präcostalfeld war noch klein und wies im Gegensatz zu den übrigen Orthopterida keine Queradern auf. Sprungbeine waren noch nicht entwickelt. – Nach Sharov (1971 [1968]: 12) sind die Sthenaropodidae im Besitz eines gegabelten CuP ursprünglich. Pronotum lang.

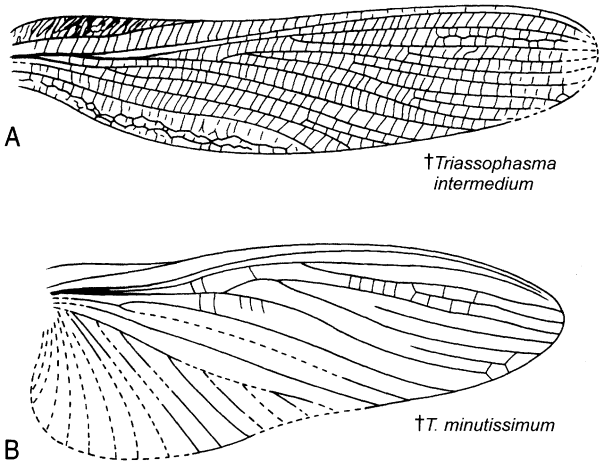


Abb. A.23. Stammgruppenvertreter der Phasmatodea: **A.** Vorderflügel: † *Triassophasma intermedium*, **B.** Hinterflügel: † *T. minutissimum*. – Nach GOROKHOV 1994.

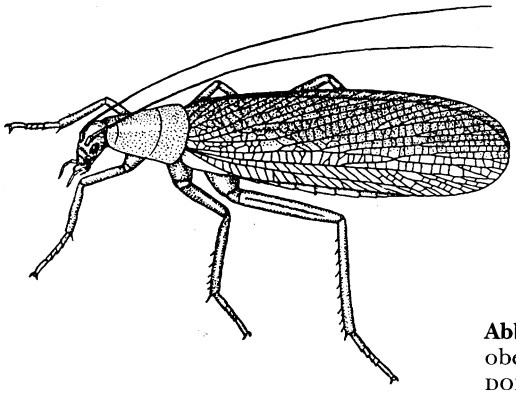


Abb. A.24. Orthopterida: † *Sthenaropoda fischeri*, oberes Karbon. Rekonstruktion nach ROHDENDORF et al. 1962.

Stärker abgeleitet sind die folgenden Taxa. Bei ihnen ist das Präcostalfeld verbreitert und enthält Zweige der Costa; das Pronotum ist kurz und sattelförmig (Apomorphienkomplex **17**, Abb. A.18). Die Cerci waren eingliedrig.

Die † **Titanoptera** (Trias) (Abb. A.25) sind in mehreren Eigenschaften ursprünglicher als die Saltatoria: Im Fehlen der Sprungfähigkeit, in den fünfgliedrigen Tarsen, in den flach über das Abdomen gelegten Flügeln (nicht geneigt wie bei den Saltatoria) und im zweiästigen CuP im Vorderflügel. Synapomorphien mit den Saltatoria sind das Präcostalfeld und das sattelförmige Pronotum. Ursprünglicher als die Ensifera sind sie darüber hinaus im Besitz eines Aroliums, ursprünglicher als die Caelifera in ihren langen Antennen und ihrer im Grundplan aus mehr als drei Ästen bestehenden Vorderflügel-Media.

Bei den † **Oedischiidae** (Karbon bis Perm) wurde ein basal verdickter Hinterschenkel (Sprungbein) nachgewiesen († *Oedischia williamsoni*). Tarsi noch fünfgliedrig (bei den rezenten Saltatoria im Grundplan viergliedrig). Schon bei einigen unterpermischen Oedischiidae (z. B. † *Sylvoedischia*) wurden die Analia kräftig und S-förmig gekrümmt, nach manchen Autoren möglicherweise ein primitives Stridulationsorgan. Bei † *Sylvoedischia curvovenosa* (oberes Perm) und mehr noch bei † *Mesoedischia madygenica* (Trias) war zwischen 1A und $2A_1$ ein Feld erweitert, ähnlich dem Resonanzboden der Tettigoniidae und Gryllidae.

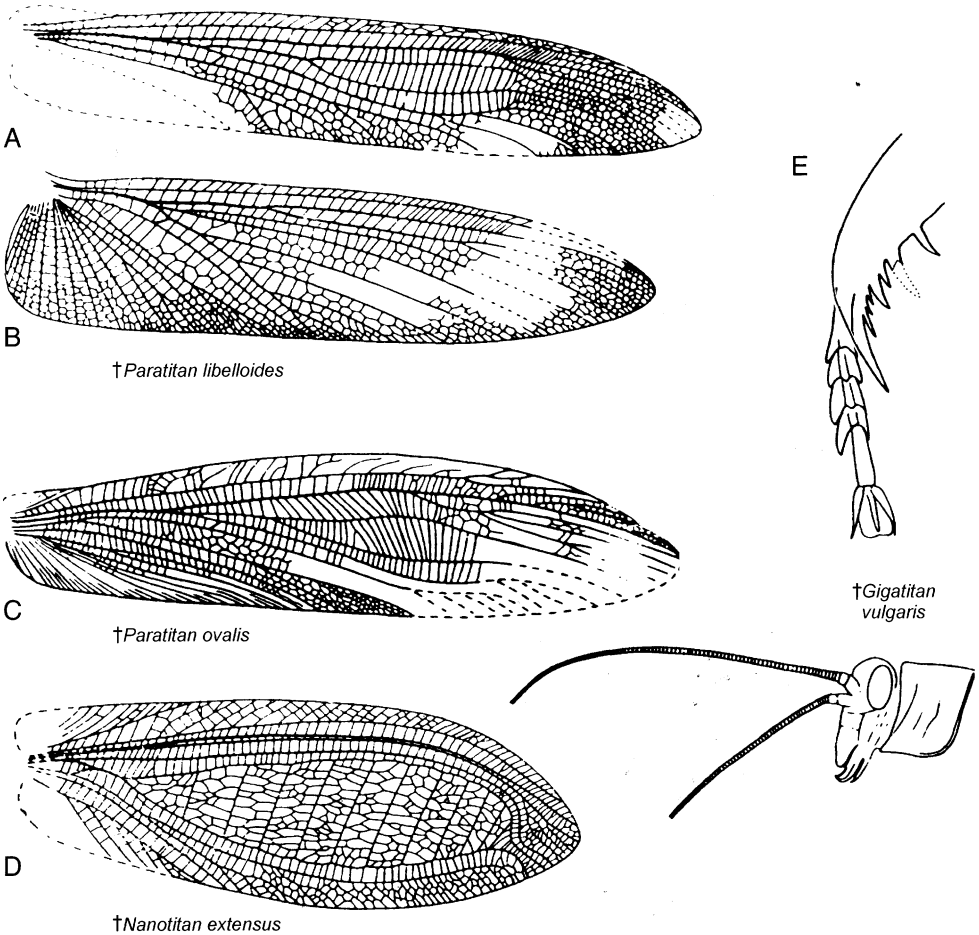


Abb. A.25. Orthopterida: Titanoptera, **A, B.** † *Paratitan libelloides*, Vorder- und Hinterflügel, **C.** † *Paratitan ovalis*, Vorderflügel. **D.** † *Nanotitan extensus*, Vorderflügel. **E, F.** † *Gigatitan vulgaris*, Vorderbein, Kopf und Prothorax. – Nach CARPENTER 1992.

Saltatoria (Orthoptera s. str.) (= Ensifera + Caelifera)

Die Monophylie der Saltatoria gilt als gut begründet; und auch Analysen genomischer Regionen wiesen nie darauf hin, dass die Phasmatodea, wie SHAROV annahm, eine Teilgruppe der Saltatoria sein könnten. Namengebend für die Saltatoria ist deren Befähigung, Sprünge durchzuführen, und dazu sind die Femora der Hinterbeine verdickt – in ihnen befindet sich der Sprungmuskel, d.i. der Extensor der Tibia. Als weitere abgeleitete Merkmale sind zu nennen (zum Teil schon bei den Stammgruppenvertretern vorhanden):

- Die Tarsen weisen höchstens 4 Glieder auf.
- Die Propleuren werden von Seitenlappen des Pronotum bedeckt, wobei das Pronotum ein sattelähnliches Aussehen gewinnt.
- Das 1. Thorakalstigma ist vergrößert; von ihm gehen zwei Tracheen aus. Es handelt sich dabei um das nach vorn gerückte Stigma des Metathorax (die Stigmen rücken während der Embryonalentwicklung nach vorn).

Ein früher Seitenzweig der Ensifera (Langfühlerschrecken) sind die † Elcanoidea († *Permoraphidia,* unteres Perm, + † Elcanidae, Perm bis Kreide). Offenbar stammen sie von den „Oedischiidae" (paraphyletisches Taxon, s. S. 41) ab.

Caelifera (Locustoidea)

Die Caelifera bilden sicher eine monophyletische Gruppe. In ihre Stammgruppe gehören als deren ursprünglichsten Vertreter die † Locustavidae (Trias). Sie weisen neben einigen abgeleiteten Merkmalen der Caelifera noch einige ursprüngliche Eigenschaften auf (Abb. A.26): Das Präcostalfeld ist lang und schmal und von kammähnlichen Verzweigungen der Costa durchsetzt. Die Subcosta erreicht fast den Flügelapex. M teilt sich in 2 lange Hauptäste, die erst am Ende gegabelt sind. Die Apomorphien der rezenten Formen waren noch bei den fossilen † Locustopsidae (Trias bis Kreide) zum Teil nicht entwickelt, so die kurzen Fühler und die Reduktion der Zahl der Media-Äste auf 2: Die Locustopsidae haben z. T. noch 40–50 Fühlerglieder und eine Media mit 2 bis 3 freien Ästen. Ihre Tarsen waren bereits wie bei den rezenten Caelifera dreigliedrig. Bisweilen gilt als Apomorphie der Caelifera ein kräftig ausgebildetes Arolium. Allerdings hatten auch die † Titanoptera ein Arolium.

Zoraptera

Die Zoraptera wurden in jüngerer Zeit angesehen als
- Schwestergruppe der Isoptera (Weidner 1969, 1970 u. a.). Das Tentorium der Zoraptera ist jedoch einfach, bei allen Dictyoptera, zu denen die Isoptera gehören, aber perforiert (Apomorphie).
- Schwestergruppe der Dictyoptera (Boudreaux 1979).
- Schwestergruppe der Embiidina (Minet & Bourgoin 1986).
- Als basale Gruppe der Paraneoptera (Hennig 1953, 1969, 1981, 1986: 184, Kristensen 1975, 1981 u. a.).
- Schwestergruppe der Holometabola (Rasnitsyn 1998).
- Schwestergruppe der Dermaptera + Dictyoptera (Kukalová-Peck & Peck 1993).
- Schwestergruppe der Dermaptera (Wheeler et al. 2000) sowie
- als nicht-holometabole Neoptera unbestimmter Verwandtschaftsbeziehungen.

Im Folgenden seien einige der besser begründeten Annahmen erwähnt:

Die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Zoraptera + Holometabola (Rasnitsyn 1998) basiert auf einer sternalen Invagination (Konvergenz nach Engel & Grimaldi 2000: 161) sowie auf einer medialen mesocoxalen Gelenkung. Diese fehlt zwar bei den Zoraptera, doch sah Rasnitsyn in einer medialen mesocoxalen Schwellung der Zoraptera einen Vorläufer zu einer solchen Gelenkung.

Als mögliche Synapomorphien der Zoraptera + Embiidina + Plecoptera gilt der Verlust des Gonostylus bei den Männchen (Konvergenz zu den Dermaptera). Unter diesen drei Taxa sollen die Zoraptera + Embiidina ein Schwestergruppenpaar bilden (Engel & Grimaldi 2000). Dafür sprechen folgende Gemeinsamkeiten:

- Reduktion der Cerci.
- Vergrößerung der Metafemora. Die Tibia-Depressoren und Hinterfemora sind stark entwickelt (Konvergenz zu Taxa mit springenden Vertretern).
- Vorder- und Hinterflügel wegen der Reduktion der Analregion paddelförmig.
- Auftreten von apteren Morphen.
- Die Flügel werden entlang einer basalen Fraktionszone abgeworfen.
- Erweiterte Fürsorge des Nachwuchses durch das Muttertier (echte soziale Gemeinschaften existieren allerdings nicht).

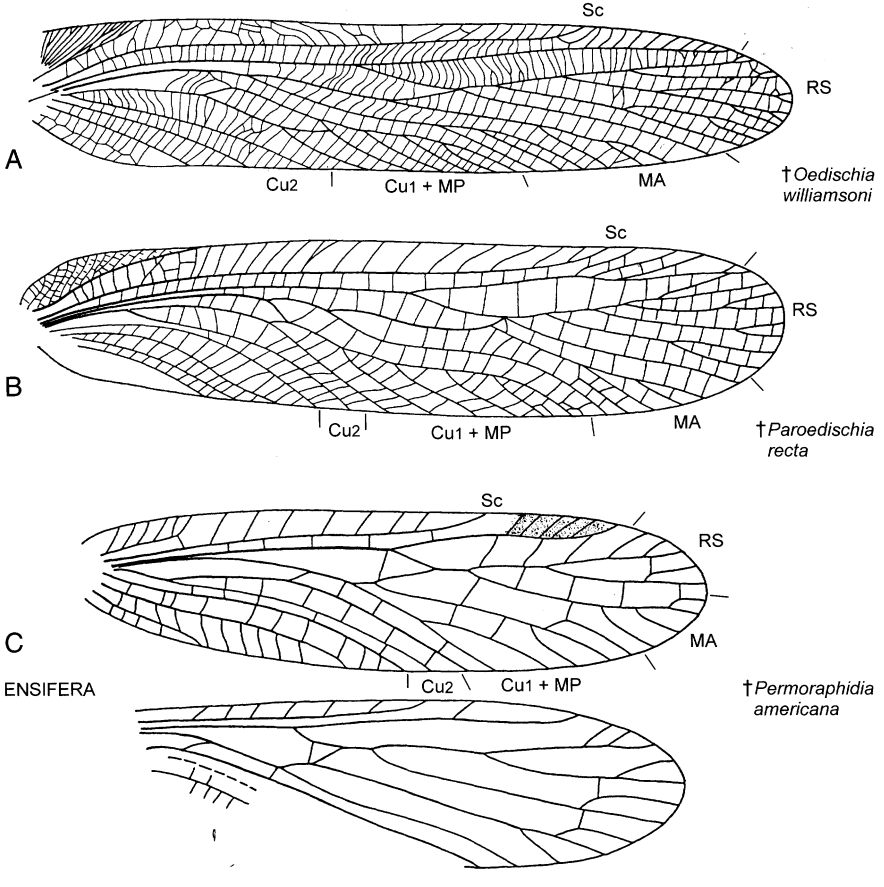
- Reduktion der Anzahl der Tarsomeren auf 3 (bei den Embien; bei den Zoraptera 2).
  Aber bei fast allen diesen Übereinstimmungen ist die Konvergenzwahrscheinlichkeit sehr groß.

Über die Zoraptera als mögliche Teilgruppe der Paraneoptera siehe dort.

Eumetabola (Phalloneoptera)
(= Paraneoptera (Zoraptera + Acercaria) + Holometabola bzw. Acercaria + Holometabola)

Möglicherweise bilden die Holometabola und Paraneoptera (bzw. die Holometabola und Acercaria) ein Monophylum. Mögliche synapomorphe Übereinstimmungen (Apomorphienkomplex **18**, Abb. A.14):

- Verringerung der Zahl der Malpighische Gefäße.
- Neue Ausprägung der männlichen Genitalien, die sich von Phallus-Loben des 10. Abdominalsegments herleiten (SNODGRASS 1957, BOUDREAUX 1979): Das Wachstum der zukünftigen Genitalien beginnt immer hinter dem 9. Coxosternum, am Vorderrand des 10. Coxosternum (wie das auch bei den Penisloben der Eintagsfliegen der Fall ist). Die Phallomeren bilden sowohl den Aedoeagus als auch die Zangen. Jede Phallomere teilt sich in zwei Medianloben und laterale Loben. Letztere werden im allgemeinen die Genitalzangen. Im Grundplan sind



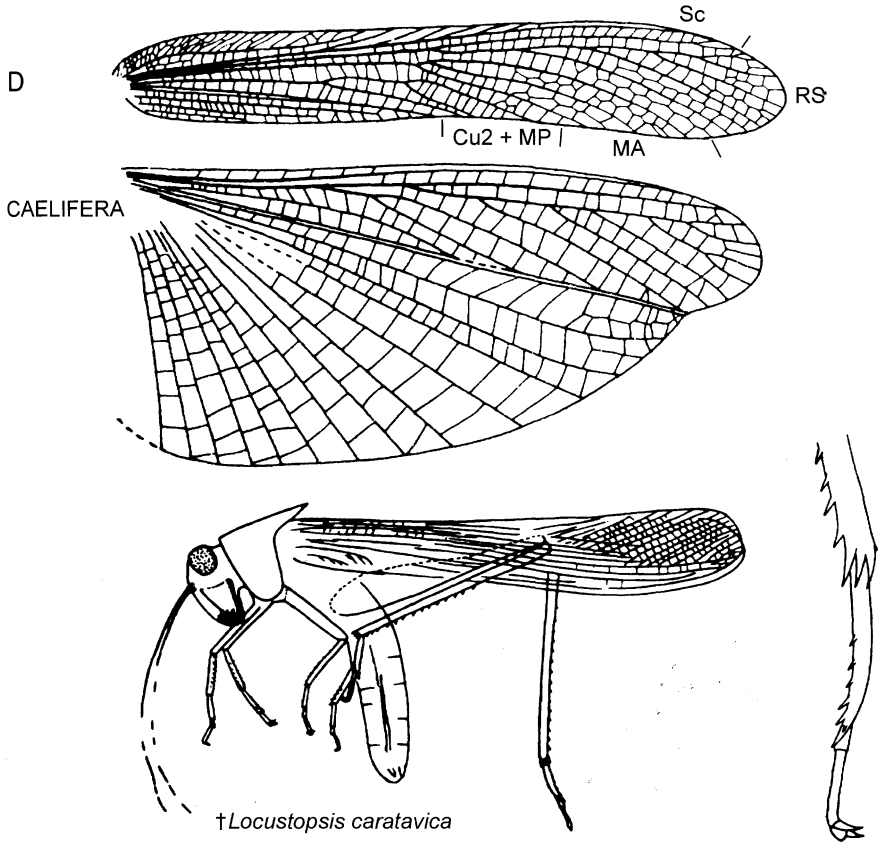


Abb. A.26. Ursprüngliche Orthopterida: **A.** Vorderflügel von † *Oedischia williamsoni*, oberes Karbon, Oedischiidae, Stammgruppenvertreter der Saltatoria. **B.** Vorderflügel von † *Paroedischia recta*, unteres Perm, im Vergleich zu *Oedischia* nur mit wenigen R1-Ästen, MP nur aus einem Ast bestehend. **C.** Ensifera, Elcanoidea: Vorderflügel und Hinterflügelfragment von † *Permoraphidia americana*, unteres Perm. Sc relativ kurz, CuA2, CuP und A1 verlaufen einander annähernd parallel (Apomorphien der Elcanoidea). **D.** Caelifera, Locustopsidae: † *Locustopsis karatavica*, oberer Jura, Flügel, Körper und dreigliedriger Tarsus. – A, C nach CARPENTER 1966, B nach CARPENTER 1943, D nach SHAROV 1968.

die Zangen nach SNODGRASS nicht segmentiert (wie bei den Acercaria und Coleoptera). Die Annahme, dass die Basimeren Coxalplatten (Gonocoxae) sind und die Telomeren Gonostyli des 9. Segmentes ignoriere die ontogenetische Herkunft dieser Strukturen vom 10. Segment. Die Morphogenese der Gonopoden mag eine Autapomorphie der Phalloneoptera sein, doch bedeutet das nicht unbedingt, die Gonopoden seien eine Neubildung (KRISTENSEN 1989, 1991); im Gegenteil wird hier angenommen, dass es sich dabei durch alle Ectognatha hindurch um homologe Strukturen handelt.

- Besitz polytropher Ovariolen. Polytrophe Ovariolen, das heißt Ovariolen, bei denen jede Eizelle mit einer proximal angelagerten Gruppe von Nährzellen ausgestattet ist, finden sich bei den Psocodea, Hemiptera und Holometabola. Daher nimmt HEMING (1977) an, dass die ursprüngliche panoistische Ovariole (mit hintereinanderliegenden Eizellen, die nur durch Follikelepithel voneinander getrennt sind und nicht mit Nährzellen vergesellschaftet sind) in der Stammgruppe

der Phalloneoptera in polytrophe Ovariolen umgewandelt wurden und bei den Thysanoptera und einigen Holometabola sekundär wieder angelegt wurden (sowie den Zoraptera, falls diese zu den Phalloneoptera gehören). Das ist eine einfachere Erklärung als die Annahme, polytrophe Ovariolen seien konvergent bei den Psocodea, Hemiptera und Holometabola entstanden. Nach Untersuchungen der Ovariolen der Thysanoptera entstanden ihre panoistischen Ovariolen tatsächlich durch Merkmalsumkehr.

- Endosternie im Pterothorax (thorakale sternale Invagination). Weite Sterna innerhalb der Gruppe wären dann sekundär.
- Eine Sklerotisierung des Jugum.

Jene Kladogramme von WHITING et al. (1997) und WHEELER et al. (2000), die nur auf der Basis molekularer Daten zustande kamen, stützten in keinem Fall die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Paraneoptera und Holometabola, und ebenfalls nicht die Monophylie der Paraneoptera.

Es besteht aber auch die Annahme, dass die Condylognatha (s. S. 49) die Schwestergruppe der Holometabola sind, beide zusammen als Monophylum ausgewiesen durch einen Aedoeagus. Dann würden die Psocodea einen Aedoeagus primär nicht besitzen (vgl. LYAL 1985).

Paraneoptera (Parametabola, Hemipteroidea)
(=?Zoraptera + Acercaria)

Vielleicht sind die Zoraptera die Schwestergruppe der Acercaria. Mögliche Synapomorphien (Apomorphienkomplex **19**, in Abb. A.14 wegen der generellen Unsicherheit der phylogenetischen Stellung nicht ausgewiesen):

- Wenige (sechs oder weniger) Malpighische Gefäße.
- Eine stark konzentrierte Bauchganglienkette aus zwei (Zoraptera) bzw. nur einem Ganglienknoten im Abdomen.
- Die durch die Gabel von CuA gebildete „Areola postica".

Als Argument wird auch genannt, dass die Tarsen nur noch aus drei oder weniger Gliedern bestehen. Dies kann nicht richtig sein, da noch ursprüngliche Acercaria (z. B. † *Dichentomum*, Perm) mehr als drei Tarsalglieder hatten.

Innerhalb der Paraneoptera wären die Zoraptera ursprünglicher als die übrigen Taxa (Acercaria) im Besitz von Cerci, in noch nicht zu einem Stechrüssel umgewandelten Mundwerkzeugen und in der noch nicht so stark ausgeprägten Konzentration der Bauchganglienkette.

Acercaria

Die Acercaria gelten allgemein als Monophylum. Autapomorphien (Apomorphienkomplex **20**, Abb. A.14 und A.27):

- Vergrößerung des Postclypeus und seiner Cibarium-Dilatoren.
- Besitz einer Cibarium-Pumpe (Näheres s. unter Psocodea).
- In den Maxillen ist die Lacinia vom Stipes abgekoppelt und zu einer schmalen Stange verlängert, die vor- und rückziehbar ist.
- Die Malpighische Gefäße sind auf 4 (oder weniger) vermindert.
- Statt einer Bauchganglienkette besitzen sie eine einzige abdominale Ganglion-Masse.
- Die Ovariolen sind polytroph (wahrscheinlich erst hier evolviert, vgl. Phalloneoptera: die Zoraptera haben panoistische Ovariolen).
- Die Spermatozoen sind mit zwei Flagellen ausgestattet (KRISTENSEN 1975). Das setzt aber voraus, dass die Hemiptera sekundär nur ein Flagellum besitzen, was nach JAMIESON (1987) wenig wahrscheinlich ist. JAMIESON sieht die biflagellaten Spermien als Synapomorphie der Phthiraptera und Thysanoptera an.

- Das Acrosom des Spermiums ist zweilagig, das Perforatorium ist verlorengegangen (JAMIESON 1987).
- Das Gonangulum ist mit dem Tergum 9 verschmolzen.
- Die Cerci sind vollständig reduziert – wenigstens bei den rezenten Formen.

Aber auch hier gibt es Merkmalsverteilungen, die schwer zu interpretieren sind. So haben die Hemiptera und Holometabola pulsatile Diaphragmen, das sind besondere Pumporgane des Blutgefäßsystems der Flügel, kleine muskuläre Platten, die mit dem Scutellum in Zusammenhang stehen und nicht zum dorsalen Blutgefäß gehören. Sie fehlen den Micracercaria, den Polyneoptera, den Ephemeroptera und Odonata (Zoraptera nicht untersucht). Entweder sie gehören zum Grundplan der Eumetabola und wurden bei den Micracercaria reduziert, oder sie sind bei den Hemiptera und Holometabola konvergent entstanden. Der Annahme, sie sprächen für engste Verwandtschaft der Hemiptera und Holometabola, stehen die zahlreichen wahrscheinlichen Synapomorphien der Acercaria entgegen.

Micracercaria (= Psocodea + Thysanoptera)

Die Thysanoptera stimmen mit den Psocodea unter anderem in der Konfiguration des großen dorsalen Muskels der Cibarium-Pumpe mit einem medianen Tendon überein, und wie die Phthiraptera haben Thysanoptera Spermien mit zwei Flagellen (Apomorphienkomplex **21**, Abb. A.27). JAMIESON (1987) hält es für unwahrscheinlich, dass die Hemiptera auf Formen mit biflagellaten Spermien zurückgehen, da sie zwei Mitochondrien im Axonema haben. (Biflagellarität kommt aber als individuelle Variante zumindest bei Hemiptera-Spermien (*Pyrrhocoris apterus*) vor.)

Als ursprünglichste Thysanoptera gelten die † Lophioneuridae (Perm bis Kreide, Beispiele: † *Zoropsocus*, † *Jantardachus*, Abb. A.28, VISHNIAKOVA 1981). Sie haben bereits die prätarsalen Lappen und auf 2 Podomeren reduzierte Tarsi, aber noch symmetrische Mundwerkzeuge. Die jurassischen † Karataothripidae († *Karataothrips*, Abb. A.29) haben schon die für die Thysanoptera charakteristische verminderte Zahl von Antennengliedern.

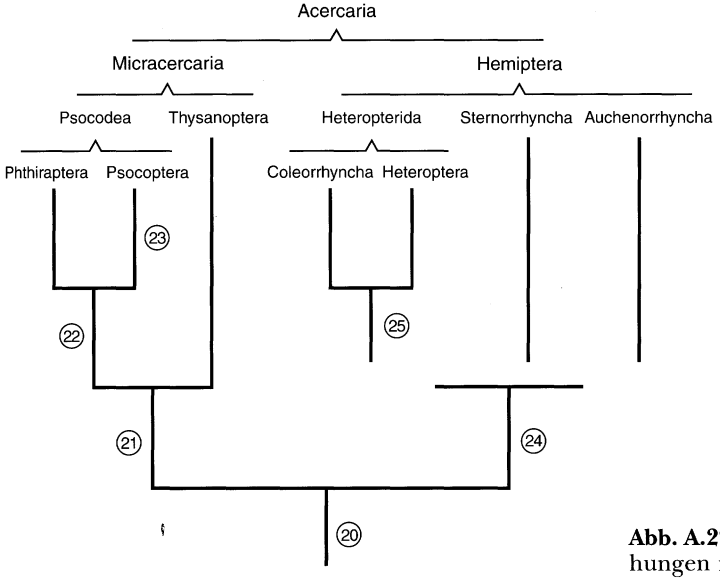


Abb. A.27. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Acercaria.

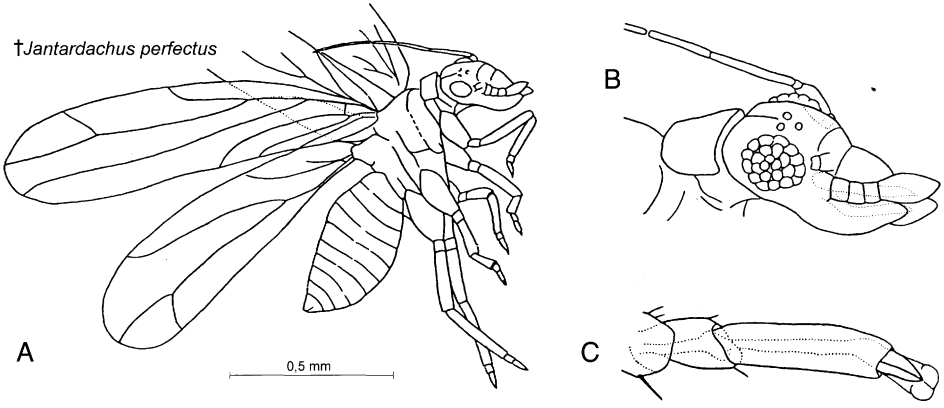


Abb. A.28. Thysanoptera: † *Jantardachus.* Die schmalen Flügel mit ihrem charakteristisch reduzierten Geäder und die nur zweigliedrigen Tarsi mit prätarsalen Lappen sind mögliche Synapomorphien mit den Thysanoptera. Kreide. – Nach VISHNIAKOVA 1981.

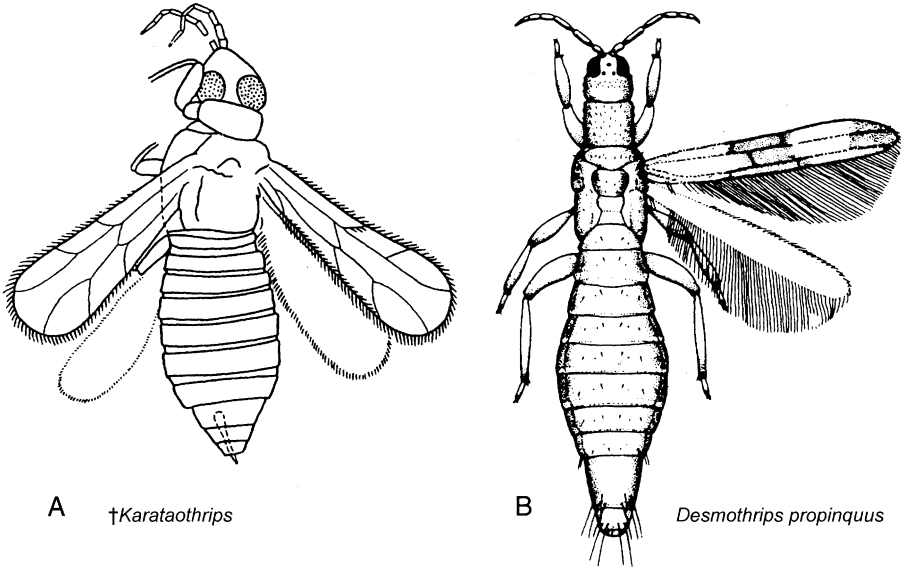


Abb. A.29. Thysanoptera: † *Karataothrips,* oberer Jura, im Vergleich mit *Desmothrips propinquus,* rezent. – Nach ROHDENDORF & RASNITSYN 1980 und MOUND & HEMING 1991.

Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera)

Dass die Psocodea eine monophyletische Gruppe sind, wurde durch eine Einfaltung der Cuticula an der Basis der Geißelglieder nachgewiesen (Apomorphienkomplex **22**, Abb. A.27, SEEGER 1975). Dabei handelt es sich um eine Abreißvorrichtung, die es dem Tier erlaubt, unter Verlust eines Teiles der Antenne Feinden zu entkommen, die es an den Antennen ergriffen haben. Weitere abgeleitete Eigenschaften sind der Verlust des Cardo an der Maxille und ein Aufnahmesystem für Wasserdampf. Es besteht aus Hypopharynx-Skleriten, die durch einen Gang mit dem Cibarium-Sklerit verbunden sind. Wasserdampf kondensiert auf den Skleriten des Hypopharynx und wird durch die Cibarium-Pumpe durch den Gang gepumpt.

Diese Pumpe besteht aus dem tassenförmigen Sklerit des Cibarium (das heißt, des vor dem Hypopharynx liegenden Mundvorraumteiles) und einem Fortsatz des Epipharynx. Eine Cibarium-Pumpe ähnlicher Struktur findet sich auch bei den Thysanoptera. Der Ovipositor ist reduziert.

Man kennt mehrere Autapomorphien der **Psocoptera** (Copeognatha, Corrodentia; Staubläuse, Bücherläuse u. a.) an den Eiern und Embryonen (Apomorphienkomplex **23**) (zum Beispiel sind die Beine der Embryonen medio-craniad geknickt, SEEGER 1979). Daneben gibt es eine Reihe von Flügelmerkmalen, die für die Psocoptera charakteristisch sind. Ob es sich dabei um Autapomorphien dieser Gruppe handelt, ist aber ungewiss, weil alle Vertreter ihrer Schwestergruppe, der ausschließlich parasitischen Phthiraptera, keine Flügel besitzen. Folgende Merkmale könnten also schon bei der Stammart der Psocoptera und Phthiraptera vorhanden gewesen sein: Die Media des Vorderflügels ist dreiästig; Cu und MP sind an der Basis fusioniert (HENNIG 1969: 220).

CARPENTER (1992) stellt zu den Psocoptera unter anderen fossilen Taxa auch die † Surijokopsocidae (mit fünfästiger Media), † Martynopsocidae (Abb. A.31), † Permopsocidae (M vierästig) und † Psocidiidae (Dichentomidae, M mit mindestens 4 Ästen). Aber die Flügellosigkeit der Phthiraptera bedingt, dass die ursprünglichen fossilen „Psocoptera" zum Teil Stammgruppenvertreter der Psocodea und darüber hinaus auch frühe geflügelte Phthiraptera sein könnten.

Die Psocidiidae haben noch fast gleichgroße Flügel, eine lange Subcosta, M ist vierästig, es finden sich zwei freie Analadern, der Clypeus ist flach, die Tarsen sind viergliedrig, und es sind Cerci vorhanden (evtl. ist letzteres unrichtig, vgl. ROHDENDORF & RASNITSYN 1980: Fig. 22 im Vergleich mit 1962 Fig. 678). M und CuA sind bei ihnen wie auch den Martynopsocidae und Permopsocidae getrennt.

Manche dieser Taxa sind nicht nur ursprünglicher als alle rezenten Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera), sondern auch als die Zoraptera (falls diese zu den Phalloneoptera gehören). Damit besteht die Möglichkeit, dass sich unter ihnen besonders plesiomorphe Eumetabola und vielleicht sogar sehr ursprüngliche Holometabola befinden (siehe dort, Hypoperlida).

Häufig werden die Thysanoptera und Hemiptera als **Condylognatha (Hemipteria)** zusammengefasst. Bei ihnen sind nicht nur die Laciniae der Maxillen wie im Grundplan der Acercaria zu stechenden Mundwerkzeugen umgewandelt, sondern auch die – nun monocondyl gewordenen – Mandibeln bildende Stechborsten. Die Deutung dieser Übereinstimmung als Synapomorphie ist aber problematisch, da die Mundwerkzeuge im Einzelnen in Struktur und Funktion recht verschieden sind. Es gibt aber noch weitere abgeleitete Übereinstimmungen: Das Labrum ist verschmälert. Zwischen den Gliedern der Antennengeißel finden sich sklerotisierte Ringe. Die zusätzlichen Skleritringe und Zylinder liegen bei den Thysanoptera jedoch zwischen Pedicellus und 1. Flagellumglied, bei den Heteroptera hingegen prinzipiell zwischen den einzelnen Geißelgliedern, und das macht es fraglich, ob Synapomorphie vorliegt. Die vorderen Tentorialgruben sind nach dorsal verlagert.

Es gibt nun einen gewichtigen Grund gegen die Annahme der Monophylie der Condylognatha: In ihrem Grundplan muss noch ein aus allen Hauptstämmen bestehendes Flügelgeäder existiert haben (siehe z. B. Zikaden). Im Grundplan der Psocodea (bzw. Psocoptera) und der Thysanoptera war dies aber nicht der Fall; diese Taxa stimmen in charakteristischen Geäderreduktionen abgeleitet überein.

Hemiptera (Rhynchota)
(= Heteropterida, Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha)

Die Annahme der Monophylie der Hemiptera ist recht gut begründet (Apomorphienkomplex **24**, Abb. A.27):

- Die Mundteile bilden einen langen Stechrüssel. In ihm bilden die Mandibeln und Maxillen wie bei den Thysanoptera Stechborsten. Mandibeln und Maxillen sind basal tief in den Kopf versenkt. Die eng aneinanderliegenden und miteinander verfalzten Maxillen (Lacinien) bilden ein Doppelrohr – eines für die Nahrung, eines für den Speichel. Das Labium bildet ein primär viergliedriges Führungsorgan („Labialrüssel") für die Stechborsten; es umgreift rinnenartig die Stechborsten von hinten.
- Maxillar- und Labialpalpen fehlen.
- Teile der Mundhöhle und des Pharynx bilden eine Saugpumpe (Buccalpumpe).

Hinzu kommen einige Flügelmerkmale: der einästige Radiussektor und der Clavus: Im Vorderflügel wird das Analfeld durch den CuP als „Clavus" scharf vom übrigen Flügelfeld abgegrenzt.

Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den drei großen Gruppen der Hemiptera (Heteropterida, Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha) sind ungeklärt. Nach mehreren Autoren sind die Sternorrhyncha die Schwestergruppe aller übrigen Hemiptera, weil im Mesothorax ein Fortsatz des Scutellums mit dem Subalare fusioniert ist und der „Vannus" des Hinterflügels vergrößert ist. Die häufig als Homoptera zusammengefassten Gruppen Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha haben keine sicher als Synapomorphie zu deutende Eigenschaft.

Heteropterida (Coleorrhyncha + Heteroptera)

Zwischen den Coleorrhyncha, einer Reliktgruppe mit bisher 25 beschriebenen Arten, und den Heteroptera dürfte ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Bei beiden ist die Zahl der Fühlerglieder auf 4 reduziert, der vordere Ocellus ist reduziert; im Vorderflügel sind die beiden Analadern distal zu einer Y-förmigen Ader verschmolzen, und der gemeinsame Endabschnitt läuft über die Clavusfurche (Analfurche des Grundplanes der Neoptera) in das Remigium und verschmilzt hier mit CuA_2. Der Vorderflügel liegt dem Körper flach an, und die beiden Segmente, die im Grundmuster der Hemiptera den Analkegel aufbauen, sind miteinander verschmolzen (Apomorphienkomplex **25**).

Auchenorrhyncha

Die Auchenorrhyncha umfassen als monophyletische Teilgruppen die Fulgoriformes und Cicadiformes. Als älteste Fulgoriformes gelten † *Neuropibrocha* und † *Kaltanopibrocha* aus dem Unterperm des Kusnezk-Beckens. Die Vorderflügelbasis ist aber nicht erhalten, so dass die für die Fulgoriformes charakteristische Analschleife, gebildet aus A_1 und A_2 (Y-Ader), hier nicht nachweisbar ist. Gesichert ist die Zuordnung wohl bei einigen Formen aus dem Oberperm Russlands: † *Mundus nodosus* (Mundidae) mit einem stark reduzierten Geäder, † *Permopibrocha ramosa* und † *Scytophara extensa.*

Sternorrhyncha (Aphidomorpha + Psyllomorpha)

Autapomorphien (Auswahl): Die Basis des Stechrüssels ist nach hinten, zwischen die Vorderhüften verlagert („Sternorrhyncha"). Die Anzahl der Tarsalglieder ist auf zwei vermindert. Das Flügelgeäder ist stark vereinfacht: Die Basaltabschnitte von R, M und Cu sind zu einem einheitlichen Stamm verschmolzen. M und Cu sind darüber hinaus noch über eine weitere Strecke fusioniert. Der Clavus des Vorderflügels ist reduziert und weist höchstens eine Analader auf. R ist fast in seiner ganzen Länge mit Sc verschmolzen.

Die **Psyllomorpha** (Psylliformes) sind unter anderem durch folgende Merkmale als Monophylum ausgewiesen: Der Anfangsteil des Ductus ejaculatorius ist zur Sa-

menpumpe umgewandelt. Die Hinterhüften sind verbreitert und stehen eng zusammen. Die Tiere sind mittels eines Sprungmuskels in den Hintercoxen zum Springen befähigt. Das Abdomen ist unter Reduktion der beiden ersten Segmente stielartig abgesetzt. Die Eier sind gestielt; der Stiel wird mit Hilfe des Ovipositors in pflanzliches Gewebe eingesenkt. Die Parameren sind lang und ragen frei vor.

Mögliche Stammgruppenvertreter der Psyllomorpha: † Cicadopsyllidea (= Coleoscytidae und Cicadopsyllidae). Fast alle Arten dieser permischen Gruppe sind darin ursprünglicher als die rezenten Psyllomorpha, als bei ihnen die Media dreiästig (bzw. bei † *Sojanopsylla* sogar vierästig) ist, der Clavus zwei Analia aufweist und CuA nicht oder nur über eine kurze Strecke mit Sc + R oder M verbunden ist. Eine gewisse Derbhäutigkeit und die breit-ovale Flügelform sowie das breite Costalfeld sprechen vielleicht dafür, dass die Cicadopsyllidae in die Stammgruppe der Psyllina oder Psyllomorpha gehören (HENNIG 1969). Beispiele: † *Sojanopsylla*, Flügel bis über 11 mm lang; † *Scytoneura*, Flügel bis 8,5 mm lang; † *Cicadopsis*, Vorderflügel 7,3 mm lang (alle aus dem Perm).

Die Psyllina (Blattflöhe) sind durch mehrere Autapomorphien als monophyletisch ausgewiesen.

Zu den Apomorphien der Aleyrodina (Mottenläuse, Weiße Fliegen), die auch ihre bisher bekannten Stammgruppenvertreter zeigen, gehören: Der Kopf ist nach vorn schräggestellt. Das Flügelgeäder ist stark reduziert. An den Tibien stehen Reihen starrer Borsten zur Verteilung von Wachs auf der Körperoberfläche; Wachsplatten auf den Abdominalsegmenten (entgegen ursprünglichen Annahmen nicht erst von den Aleyrodina erworben). Zu den Stammgruppenvertretern der Aleyrodina gehören † *Juleyrodes* (oberer Jura/Unterkreide), † *Heidea cretacica* und † *Bernea neocomica* (Unterkreide-Bernstein des Libanon). Die beiden letzteren Arten weisen einen sehr langen Stechrüssel auf. Bei den rezenten Aleyrodina sind die Komplexaugen verkleinert; der Medianocellus ist reduziert, und der Legeapparat ist zu einem zierlichen Gebilde reduziert und hochklappbar, das heißt, er ist nicht mehr horizontal orientiert wie bei *Bernea*.

Die **Aphidomorpha** (Aphidiformes) zeichnen sich als Monophylum durch eine Vielzahl von Merkmalen aus. In den Flügeln sind die Stämme von Sc, R, M und Cu so weit miteinander verschmolzen, dass deren Gabeläste nur noch wie einzelne Zinken einer Harke aus dem Radius zu entspringen scheinen. Bei den Weibchen ist der Ovipositor reduziert (die Eier werden durch einen querliegenden Schlitz abgelegt). Bei den Männchen sind die Parameren (Klammerapparate) weitgehend reduziert. Als älteste Form gilt † *Triassoaphis cubitus* aus der Trias von Australien.

Holometabola (Endopterygota, Scarabaeiformes)

Die Holometabolie ist neben der Entwicklung des Fluges eine der am meisten diskutierten Fragen zur Evolution der Insekten.

Bis nach Ende der Larvalphase wird das Auftreten der Flügelscheiden zumindest äußerlich unterdrückt. Dies ermöglicht den Larven eine andere Lebensführung als den Imagines. HINTON (1948, 1963) zufolge führten die zu groß gewordenen anatomischen Unterschiede dann zum Puppenstadium, weil im Larvenkörper die Bildung mancher Muskeln (z. B. der Flugmuskeln) nicht erfolgen konnten.

Nach verbreiteter Ansicht dürften sowohl die Rückbildung der äußeren Flügelscheiden bei den Larven als auch die Entstehung eines Ruhestadiums in Anpassung an ungünstige Umweltbedingungen erfolgt sein – Trockenheit und Hitze nach TILLYARD; nach HANDLIRSCH liegt die Ursache in der permokarbonischen Vereisung. Vielleicht ist die Erklärung der großen Unterschiede zwischen Larve und Imago mit relativ einfach einsehbaren Anpassungen zu verstehen. Die Unterdrückung

der Flügelanlagen deutet darauf hin, dass diese in irgendeiner Weise nachteilig gewesen sein müssen. Vielleicht spielt Anpassung der Larven an das Leben im Boden oder in pflanzlichem Mulm eine Rolle – Flügelanlagen wären in engen Lebensräumen nur hinderlich, und in hohem Maße leistungsfähige Komplexaugen, bei den Holometabola-Larven stark reduziert, sind hier weitgehend entbehrlich. Es fällt auf, dass viele ursprüngliche Holometabola Larven mit einer solchen Lebensweise haben: viele Neuroptera (Ithonidae: im Boden, Myrmeleontiformia: im Boden), die Archostemata, die Carabidae, die Mecoptera (bodenbewohnend mit Ausnahme der aquatischen Nannochoristidae), ursprüngliche Diptera und wohl auch die Grundplanvertreter der Amphiesmenoptera.

So lässt sich die Monophylie der Holometabola insbesondere über Eigenschaften aus frühen ontogenetischen Stadien begründen (Apomorphienkomplex **26**, Abb. A.14 und A.31):

- Die Larve ist ein mehrphasiges Entwicklungsstadium, dem im Gegensatz zu den Jugendstadien der nicht-holometabolen Insekten äußere Flügelanlagen und Genitalanhänge fehlen: Die Flügelanlagen entwickeln sich zunächst unter der larvalen Cuticula (als epidermale Falte) und werden erst bei der Verpuppung ausgestülpt (Endopterygotie). Auch die externen Genitalstrukturen treten erst mit der Häutung der Larve zur Puppe äußerlich in Erscheinung.
  Die Larven haben anstelle von Komplexaugen, die denen der Imagines gleichen, wenige isoliert voneinander stehende modifizierte Ommatidien, die Stemmata. Die larvalen Augen werden während der Metamorphose abgebaut und durch die Komplexaugen ersetzt.
  Eine Ausnahme sind die Mecoptera. Hier hat das larvale Auge alle Eigenschaften eines Komplexauges. Dies wurde als „echte Plesiomorphie" interpretiert, doch sind die Mecopteren-Larven darin wahrscheinlich abgeleitet.
  Echte Ocelli (Medianaugen) fehlen den Holometabola-Larven im Grundplan.
- Die vollkommene Verwandlung (Holometabolie): Zwischen das letzte Larvenstadium und das Imaginalstadium ist das so genannte „Puppenstadium" eingeschaltet. Während des Puppenstadiums erfolgt durch Histolyse der Abbau larvaler Organe und der Erwerb imaginaler Eigenschaften. Die Puppe nimmt ursprünglich keine Nahrung auf und ist primär kaum beweglich.
  Als mögliche Autapomorphien bei den Imagines gelten unter anderen die Endosternie in Verbindung mit einer Verlagerung der Coxen nach medial (als Apomorphie der Holometabola unsicher, da Endosternie auch bei vielen Paraneoptera vorkommt); ein 3. (sternales) Coxalgelenk (tricondyle Thorax-Coxa-Gelenkung: es sind je ein Pleural-, Trochantinus- und Sternalgelenk vorhanden); die Glossae sind zu einer Alaglossa verschmolzen und die Ausstattung mit Spiracular-Muskeln: ein dorsaler Dilatator ist nur von holometabolen Insekten bekannt. Außerdem könnten die nur eingliedrigen Cerci der Männchen eine Autapomorphie der Holometabola sein, doch fehlen den Acercaria als möglicher Schwestergruppe Cerci völlig, was diese Beurteilung einschränkt. Prinzipiell sind die Grundplanmerkmale der Holometabola noch wenig ausgearbeitet. Über den Flügelbau der ersten Holometabola z. B. gibt es keine wohlbegründete Annahme.

Da sich in Sedimenten des Unterperm bereits Vertreter verschiedener Holometabolen-Gruppen finden, dürften die Holometabola bereits während des Karbon entstanden sein. Sicher zu den Holometabola gehörende Formen sind aus jener Zeit aber nicht bekannt.

Ca. 85% der rezenten bekannten Insektenarten gehören zu den Holometabola. Allerdings beruht der Erfolg nicht auf der Holometabolie an sich, denn der Artenreichtum beruht im Wesentlichen auf dem Erfolg einiger stärker abgeleiteter Gruppen – nämlich den Käfern, den Diptera, den apocriten Hymenoptera und den Ditrysia (Lepidoptera).

Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Holometabola

Innerhalb der Holometabola liegt die erste Dichotomie wahrscheinlich zwischen den Coleopterida + Neuropterida auf der einen und den Hymenopterida + Mecopterida auf der anderen Seite. Zu dieser Vorstellung gibt es aber seit jeher alternative Überlegungen, zum Beispiel, dass die Hymenoptera die Schwestergruppe aller übrigen Holometabola seien. BOUDREAUX (1979) ging davon aus, dass die Coleopterida (= Coleoptera + Strepsiptera) den übrigen Holometabola gegenüberstehen.

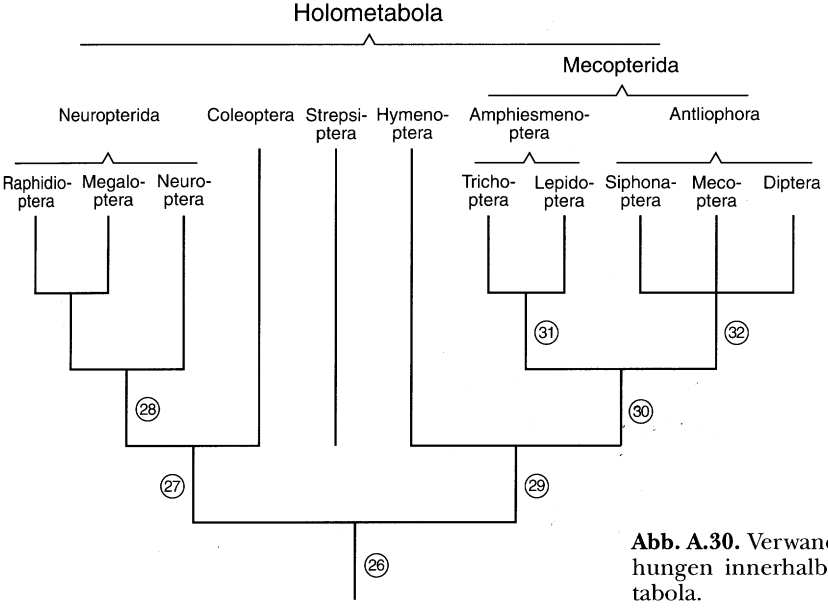


Abb. A.30. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Holometabola.

† **Miomoptera** (Palaeomanteidea, oberes Karbon bis Perm) sind nach ROHDENDORF & RASNITSYN (1980) die ursprünglichsten Holometabola. CARPENTER (1992) rechnet zu ihnen die † Metropatoridae, † Archaemiopteridae und † Palaeomanteidae. Sie waren klein bis sehr klein, Vorder- und Hinterflügel waren gleichförmig, die Hinterflügel hatten keinen Analfächer. Sc endete im Vorderflügel vor oder in der Flügelmitte. Cu_1 hatte 2 bis 3 Zweige, CuP war einfach. Die Cerci waren kurz.

Drei Taxa mit ähnlichen Formen – die † Permosialidae, † Permonkidae und † Palaeomantiscidae – haben im Hinterflügel ein breites Analfeld oder einen Analfächer sowie in beiden Flügeln zahlreiche Queradern, darunter im Costalfeld. Für CARPENTER gehören sie daher nicht zu den Miomoptera. Bei den Palaeomantiscidae (z. B. † *Palaeomantisca*, † *Palaeomantina*, Perm) sind die Flügel in Rücklage dachartig angeordnet. Die Hinterbeine sind als Sprungbeine entwickelt. Männliche Genitalien mit ovalen Gonocoxiten und schlanken Gonostyli. Cerci gegliedert. Bei den † Permonkidae (Perm bis Trias, z. B. † *Permonka*) sind die Flügel flach über dem Abdomen gefaltet.

† **Hypoperlida** (oberes Karbon bis Perm, Abb. A.31). Mundteile beißend, Antennen lang, Flügel in der Ruhe dachartig zurückgelegt, homonom, mit nicht erweiterter Basis. RP kammförmig angeordnet, CuA mit zwei bis drei Gabelästen, CuP seltener distal gegabelt. Tarsen fünfgliedrig. Ovipositor kurz, Cerci kurz.

Das alles sind Merkmale, die man bei ursprünglichen Holometabola erwarten kann. Die Hypoperlida können hier aber nur folgende Positionen einnehmen: Schwestergruppe aller übrigen Holometabola, Schwestergruppe der Coleopterida + Neuropterida oder der Hymenopterida + Mecopterida (wegen der Gabelungen von CuP). Die dachartige Lage der Flügel in der Ruhe könnte für eine Zugehörigkeit zu den Coleopterida + Neuropterida sprechen. – Nach ROHDENDORF & RASNITSYN (1980) handelt es sich um nahe Verwandte der Acercaria.

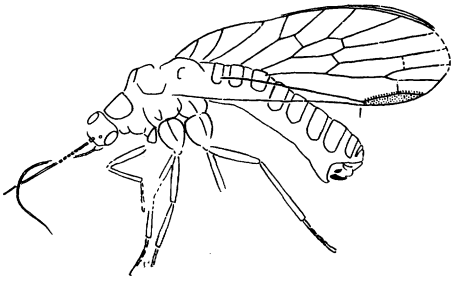


Abb. A.31. Hypoperlida: † *Martynopsocus levis*, unteres Perm. Ursprünglicher Vertreter der Eumetabola, eventuell der Acercaria oder der Holometabola. – Nach NOVOKSHONOV 1995.

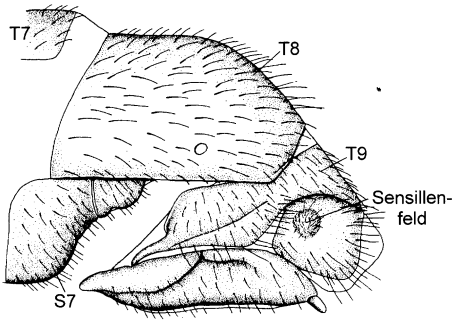


Abb. A.32. Neuropterida: *Osmylus fulvicephalus*, Abdomenende des Weibchens. Das Sensillenfeld an Segment 10, das Fehlen von Tergit 11 und der Bau des (Ersatz-)Legerohres sind Apomorphien der Neuropterida. – Original V. FEUERSTEIN.

Beispiele: † *Hypoperla* (Perm), † *Tshunicola* (oberes Karbon), Vorderflügel ca. 12 mm lang. † *Tshekardobia* (unteres Perm von Tschekarda), Vorderflügellänge 19 mm, Pronotum sehr lang, Sc kurz, mit mehreren Seitenästen, CuA und CuP mit mehreren terminalen Gabelästen. Cerci offenbar eingliedrig, Augen groß, Klauen einfach. † *Martynopsocus* (unteres Perm) (Abb. A.31).

Coleoptera + Neuropterida

BOUDREAUX (1979, 1981) hält die Neuropterida für das Adelphotaxon der Panorpida (zusammen: Meronida, s. u.). Aber wahrscheinlich stimmen die Coleoptera und Neuropterida in folgenden Merkmalen synapomorph überein (Auswahl, Apomorphienkomplex **27**, Abb. A.30):

- Bei den Neuroptera, Coleoptera (jeweils nicht alle Gruppen) und Raphidioptera findet sich ein Ductus receptaculi, durch den die Weibchen das Sperma aufnehmen, und ein ableitender Ductus seminalis. Da es in der Morphogenese dieser Strukturen große Übereinstimmungen bei den Coleoptera und Raphidioptera gibt, dürfte dies auf Synapomorphie beruhen. Bei den Megaloptera, einigen Coleoptera und Neuroptera ging der Ductus seminalis wahrscheinlich wieder verloren.
- Veränderungen am Axillare I und II im Flügelgelenk.
- Besitz von behaarten Sohlenbürsten an den Tarsi (vorhanden bei den Stylopidia/Strepsiptera, Coleoptera, Megaloptera und Raphidioptera). Bei den Neuroptera müssten sie wieder reduziert worden sein.
- Besitz von spezialisierten, vielschichtigen monaxonalen Stemmata (larvalen Einzelaugen).
- Besitz eines besonderen Muskels im Metathorax (M_{68} nach LARSEN). Er findet sich bei den Holometabola nur bei ursprünglichen Käfern, Raphidioptera, Megaloptera und einigen Neuroptera.
- Weitgehende Reduktion der Cerci der Männchen.
- Prothorax der Larven (zumindest dorsal) verlängert; er ist im Grundplan beider Taxa (Coleoptera, Neuropterida) dorsal länger als Meso- oder Metathorax.
- Veränderungen an den weiblichen Genitalien, darunter eine Reduktion und Fusion der 1. Valvulae, Verlust der 2. Valvulae als eigenständiger Bildungen, Verlust der Cerci und Fusion des Gonangulum mit dem Tergum 9 (Abb. A.32, A.33; Einzelheiten siehe unten).

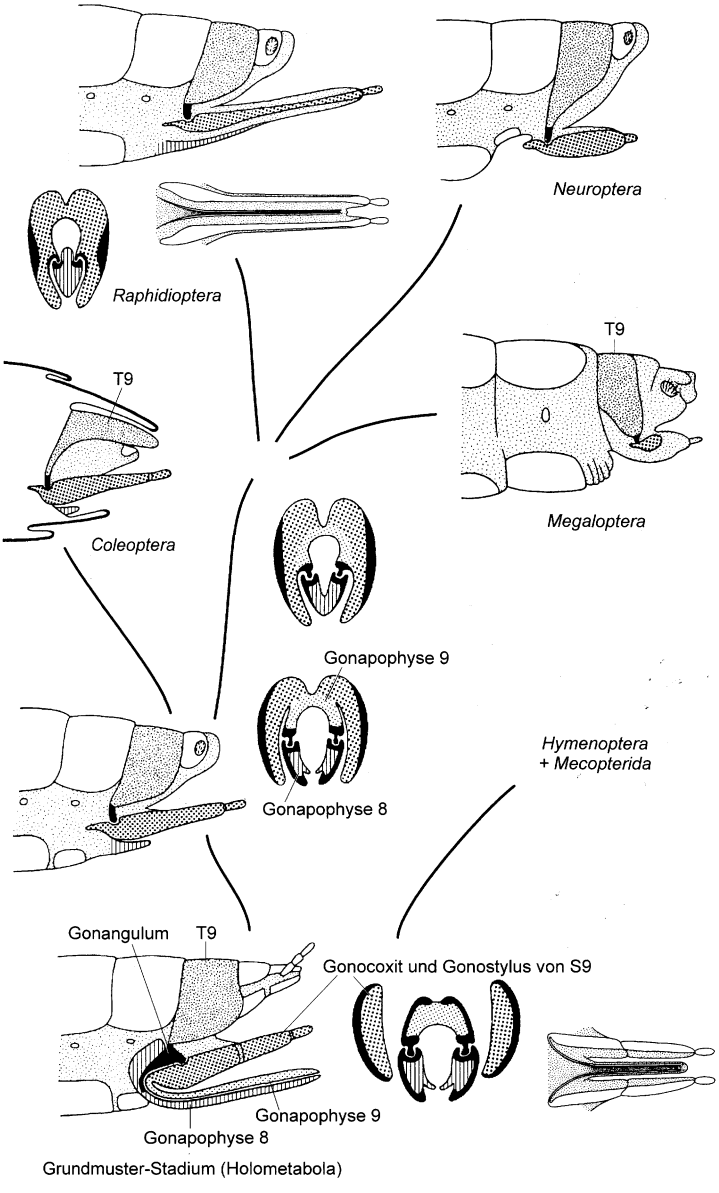


Abb. A.33. Evolution des Ovipositors bei den Coleoptera und Neuropterida. Bei beiden Taxa sind die Gonocoxite und Styli des 9. Segmentes zu Vaginalpalpen (Sinnestastern) umgewandelt. Bei den Neuropterida sind die Genitalanhänge von Segment 9 zu einem Ersatzlegerohr verschmolzen. Es wird angenommen, dass die Falzvorrichtung im Legeapparat der Raphidioptera keine Neubildung, sondern die ursprüngliche Verfalzung des Holometabolen-Grundplanes ist (siehe die Evolutionsstufen des Ovipositors im Querschnitt). – Kombiniert nach MICKOLEIT 1973.

Die Struktur des Ovipositors als mögliche Synapomorphie der Coleoptera und Neuropterida

Der Ovipositor besteht aus paarigen Anhängen des 8. und 9. Abdominalsegments. Jeder dieser Anhänge entspringt mit einem Grundglied (Gonocoxit) der Sternalregion dieser Segmente. Die Gonocoxite tragen medial die das eigentliche Legerohr bildenden Gonapophysen. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind zumindest basal miteinander verschmolzen. Die 8. Gonapophysen sind mit dem 9. in ihrer ganzen Länge verfalzt. Die Gonocoxite 9 tragen die mehrgliedrigen Gonostyli. Diese wurden oft als 3. Valvulae oder laterale hintere Gonapophysen bezeichnet.

Bei den Megaloptera sind die Gonapophysen reduziert. Der (längsverlaufende) Legespalt wird jederseits von einem Wulst (Labium, = Gonocoxite und die Grundglieder des Gonostylus) flankiert. Dem Labium schließt sich ein kleiner tasterförmiger Anhang an, das Endglied des Gonostylus. Die seitlichen Sklerite des Labium gelenken mit einem Fortsatz des Tergum 9, der das Gonangulum enthalten müsste. Die Legeapparate der Neuroptera stimmen damit primär weitgehend überein (Abb. A.33).

Bei den Raphidioptera besteht der Legeapparat aus einem paarigen Anhang des 9. und einem darunter liegenden unpaaren Anhang des 8. Segmentes. Die Anhänge des 9. Segmentes sind miteinander verschmolzen und bilden eine ventral offene Rinne, die der Anhang des 8. Segmentes von unten her schließt. Die Anhänge 9 tragen an ihrem Ende einen kleinen Taster. Dabei handelt es sich um die Gonocoxite und basale Styliteile wie bei den Neuroptera und Megaloptera; auch die Gelenkung mit dem Tergum 9 erfolgt in gleicher Weise.

Der unpaare Anhang des 8. Segmentes entstand offenbar in Zusammenhang mit dem rinnenartigen Bau des Legerohres. Wahrscheinlich wurde er von der letzten Stammart der Neuropterida übernommen und ging bei den Megaloptera und Neuroptera dann verloren (Mickoleit 1973). Wie es vor allem nach den ergänzenden Untersuchungen von Achtelig (1978) aussieht, sind die Gonapophysen 9 mit den Medialseiten des 2. Gonocoxiten der Styli verbunden und die Gonapophysen 8 zu einem unpaaren Anhang miteinander verwachsen. Mickoleit nahm als eine Möglichkeit an, dass das Legerohr durch Verschmelzen der Gonocoxite und Gonostyli des 9. Segmentes zustande gekommen war. Gleichzeitig wurden die noch vorhandenen Rudimente der Gonapophysen des 8. Segmentes zu einem unpaaren Anhang verlängert. Dabei entstand eine (neue) Falzvorrichtung – und zwar in der Stammgruppe der Neuropterida (Abb. A.33).

Durch die Untersuchung der Ontogenese wurde dieses Bild modifiziert. In der ontogenetischen Entwicklung des Ovipositors der Raphidioptera erscheinen an den Sterna 8 und 9 zunächst je ein Paar Loben: Die Loben des Sternum 8 sind die Gonapophyses 8. Sie verwachsen später miteinander zum unpaaren (ventralen) Anteil im Ovipositor. Die Loben des 9. Sternum sind geteilt: Die medianen Anlagen sind die Gonapophysen 9, die lateralen die Gonostyli 9 (= 3. Valvulae). In einer späteren Entwicklungsstufe sind die beiden Anhänge des Sternum 9 median verschmolzen. Die eingeschmolzenen Reste der Gonapophysen 9 (Valvulae II) befinden sich letztlich als Wülste in der Position der späteren Gleitgelenke. Das heißt, der dorsale Anteil des Ovipositors besteht aus den verschmolzenen 3. Valvulae, seine Innenseite enthält im Gleitgelenk den Rest der Valvulae II. Damit ist die Hypothese vom neuen, sekundären Gelenkfalz nicht haltbar. Die Ovipositor-Basis enthält den Gonocoxit. Die Endglieder des Ovipositors der Raphidioptera sind die Styli des Abdominalsegments 9.

Die Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera besitzen eine innere Ovipositor-Muskulatur. Sie entstammt offenbar der Gonoporus-Muskulatur des orthopteroiden Ovipositors. Vielleicht war bei der Stammform der Neuropterida und noch bei ur-

sprünglichen Neuroptera eine lange Legeröhre ähnlich der der Raphidioptera vorhanden.

Coleoptera. Der Legeapparat der Käfer besteht aus Anhängen des 9. Segmentes („Vaginalpalpen"). Sie sind mit dem Abdomenende in das 8. Segment eingestülpt und werden nur zur Eiablage vorgestreckt. Die Vaginalpalpen stimmen im Wesentlichen mit den Genitalanhängen des 9. Segmentes der Neuropterida überein: es handelt sich um die mit den Gonocoxiten verschmolzenen Gonostyli, und außen sind sie von Lateralskleriten flankiert, die mit einem Fortsatz des Tergum 9 (Gonangulum) gelenken. Das Stylus-Endglied blieb auch bei den Coleoptera erhalten. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind völlig reduziert.

Im Unterschied zu den Neuropterida blieben die Genitalanhänge des 9. Segmentes (Vaginalpalpen) ursprünglich getrennt, sie bilden also keinen einheitlichen Legeapparat. Ferner fehlt den Anhängen des 9. Segmentes eine echte innere Muskulatur.

Fazit: Die Coleoptera + Neuropterida stimmen im Besitz von Vaginalpalpen als Sinnestaster (umgewandelte Gonocoxite und Styli des 9. Segmentes) synapomorph überein. Allerdings ist die Annahme, der Raphidioptera-Ovipositor sei über ein Vaginalpalpenstadium entstanden (ein Stadium, in dem der Ovipositor wie bei den Coleoptera aus einem Paar mit den Gonocoxiten verschmolzenen Gonostyli 9 besteht), nur dann vertretbar, wenn auch bei den Coleoptera die Gonapophysen 9 am Aufbau des Legerohres beteiligt sind. Andernfalls müssten die „Vaginalpalpen" als Synapomorphie der Coleoptera und Neuroptera ausscheiden.

Die Neuropterida stimmen darin synapomorph überein, dass (1) im 9. Segment die Genitalanhänge der beiden Körperhälften zu einem Ersatzlegerohr verschmolzen sind und (2) dass die Muskulatur des Gonoporus zu einer Binnenmuskulatur des Ersatzlegebohrers umgebildet wurde.

Die Strepsiptera besitzen keine Spuren eines Legebohrers, so dass sich zu ihnen keine diesbezüglichen Aussagen treffen lassen.

Neuropterida (Neuropteroidea, Neuropteria)
(= Megaloptera + Raphidioptera + Neuroptera)

Zahlreiche Eigenschaften (Apomorphienkomplex **28**, Abb. A.30) sprechen für die Monophylie dieser Gruppe, darunter:

- Das Labium der Imagines hat keine Paraglossae.
- Auf dem Notum des 1. Abdominalsegments findet sich eine Quernaht, die der Scuto-Scutellarnaht des Metathorax seriell homolog ist.
- Auf dem Sternit des 2. Abdominalsegments befindet sich eine Transversalnaht.
- Die Metafurca ist mit der lateralen Antecosta des 1. Abdomensegmentes eng muskulös verknüpft, das heißt, der (ansonsten weit verbreitete) Muskel M1 ist im Grundplan der Neuropterida kurz und kräftig (so bei *Corydalus*-Larven, *Sialis*, *Osmylus*). (Bei Teilgruppen der Neuropterida wird er durch eine Sehne (Raphidiodea) oder eine feste Skleritbrücke (*Corydalus*-Imagines, *Chauliodes*) ersetzt (Achtelig 1975: 232).
- Von der Spitze der Metafurca-Arme zieht ein Muskel (Furcostigmalmuskel) zum 1. Abdominalspiraculum (ventraler Dilatator des Stigmas).
- Vielleicht ist das verbreiterte Costalfeld eine weitere Autapomorphie der Neuropterida.
- Besitz eines mit Sensillen besetzten Feldes im dorsolateralen Bereich von Abdominalsegment 10. (Ob es sich dabei, wie oft angenommen, um Reste der Cerci handelt, ist nicht sicher).
- Verlust von Tergit 11 (eventuell mit Tergit 10 fusioniert).
- Die Weibchen haben ein Ersatzlegerohr, die Muskulatur des Gonoporus wird zur Muskulatur des Ersatzlegerohres.

Boudreaux (1979, 1981) sieht in den Neuropterida das Adelphotaxon der Mecopterida (= Panorpida), (zusammen: Meronida). Daher interpretiert er das Fehlen der labialen Seide-Produktion als Autapomorphie der Neuroptera; labiale Seidenproduktion durch die Larven gilt (auch) für ihn als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Hymenoptera + Neuropterida + Mecopterida (alle zusammen: Telomerida).

Megaloptera + Raphidioptera

Dass die Megaloptera und Kamelhalsfliegen zusammengenommen eine monophyletische Gruppe bilden, ist im Vergleich zu anderen Annahmen am besten abgesichert. Dafür sprechen folgende möglicherweise als Synapomorphien zu interpretierende Eigenschaften: Die Imagines haben an ihren prognathen Köpfen eine Gula. Besitz eines Postepimerons (das heißt, einer hinteren Verlängerung des Epimerons seitlich am ersten Abdominalsegment), das durch eine Apophyse und einen Muskel mit der nach hinten geneigten Metafurca verbunden ist. Telotrophe Ovariolen mit sekundärer Nährkammer zur Bildung von Mikropylen (also von Durchbohrungen des Chorions zum Durchlass der Spermien). Ein traubenförmiges Ovar mit über 40 Ovariolen (im Gegensatz zum kammförmigen Ovar mit 8–12 Ovariolen bei den Neuroptera). Eine zentral beginnende Reduktion des 2. Abdominaltergits. Das Putzverhalten: Beide Antennen werden synchron mit beiden Vorderbeinen gesäubert.

Als Alternative zu der vorgenannten Hypothese wird diskutiert, dass die **Megaloptera + Neuroptera** ein Monophylum (**Sialida**) sind: Bei ihnen ist der Stipes der Imago verlängert; Sc und R sind distal miteinander verbunden; die Styli der 3. Valven sind klein, die Trichobothrien (auf dem Ectoproct = Abdominaltergit 10 oder 10 + 11 gelegen) sind in Form einer Rosette angelegt, bei den Männchen sind die Basistyli reduziert und die larvalen Stipites sind verlängert. (Die larvale Saugzange der Neuroptera enthält nach verbreiteter Ansicht Elemente von Galea und Lacinia. Der große Stipes der Corydalidae mit seinem kleinen Palpus macht es wahrscheinlicher, dass es sich um eine Stipes-Zange handelt; die Situation bei den Corydalidae ließe sich als deren Vorstufe ansehen) (Aspöck 1995, Aspöck et al. 2001). Nach Aspöck (1995) können vielleicht aquatische Larven als weitere Synapomorphie der Megaloptera und Neuroptera angesehen werden (innerhalb der Neuroptera beibehalten bei den Nevrorthidae und Sisyridae) (s. auch Aspöck et al. 2001).

Diese Annahme erfordert die Deutung der möglichen Synapomorphien der Raphidiodea und Megaloptera als Konvergenzen.

Coleopterida
(= Coleoptera + Strepsiptera)

Über die phylogenetische Stellung der Strepsiptera wurde sehr kontrovers diskutiert. Mittlerweile gilt als sicher, dass sie Holometabola sind (bisweilen bezweifelt), und es kann trotz entsprechender Analysenergebnisse aus der Untersuchung von Nukleotidsequenzen als gewiss gelten, dass sie nicht zu den Antliophora (Diptera, Siphonaptera, Mecoptera) gehören.

Meist werden die Strepsiptera als Schwestergruppe der Käfer angesehen. Für diese Annahme lassen sich nachstehende abgeleitete Übereinstimmungen als Argumente anführen (ihre Interpretation als Synapomorphie wird zum Teil kritisch kommentiert):

- Die Anzahl der Ocelli ist auf zwei vermindert.
- Die Vorderflügel sind zu Pseudohalteren („Elytren") umgewandelt, ähnlich den Elytren der Käfer. – Allerdings sind die Vorderflügel der Strepsiptera nur oberflächlich gesehen elytrenähnlich.

- Die Flugmuskulatur im Mesothorax ist vermindert.
- Die Hinterflügel sind die eigentlichen Flugorgane; dementsprechend ist der Metathorax vergrößert.
- Das Geäder des Hinterflügels ist vereinfacht (freilich eine sehr oberflächliche Aussage).
- Das Abdomen ist dorsal weniger stark sklerotisiert als ventral.
- Der Ovipositor ist reduziert. – Eine solche Rückbildung ist aber mehrfach konvergent erfolgt, vielleicht auch hier.
- Die Cerci sind sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen reduziert.
- Die Larven ähneln denen der Käfer. – Dabei kann es sich um auf Plesiomorphien beruhenden Ähnlichkeiten handeln.

Wenn es sich bei diesen Übereinstimmungen um Synapomorphien handelte, wäre aber nicht ausgeschlossen, dass die Strepsiptera eine Teilgruppe der Käfer sein könnten (als „Stylopidae" waren sie von zahlreichen Autoren zu den Coleoptera gestellt worden), denn viele Autapomorphien der Strepsiptera ließen sich von Strukturen bei den Käfern ableiten. Diese Übereinstimmungen können aber gut auf Konvergenz beruhen, zumal dieser Deutung fehlerhafte Interpretationen der Morphologie zugrunde liegen sollen.

Gegen die Zugehörigkeit der Strepsiptera zu den Käfern lassen sich folgende Argumente anführen, von denen die meisten von KINZELBACH (1971, 1990) zusammengestellt wurden:

Anders als bei den Coleoptera ist bei den Strepsiptera der hintere Teil des Kopfes nicht in den Prothorax eingezogen. Den Strepsiptera fehlt eine Gula (eine Gula ist eine Autapomorphie der Käfer). Der Vorderflügel kann vor allem auch in seiner Beweglichkeit nicht von einer voll entwickelten Elytre abgeleitet werden, allenfalls von einer plesiomorphen Vorform einer Elytre mit Adern und häutigen Teilen. Außerdem können halterenähnliche Vorderflügel wegen ihrer Funktion als Sinnesorgane nicht auf eine typische Käfer-Elytre zurückgehen.

Der Hinterflügel der Strepsiptera erscheint ursprünglicher als der der Coleoptera durch das Fehlen des Faltungsknicks und der sich daraus ergebenden Veränderungen im Bereich des Radius, sowie Vollständigkeit, Verlauf und Verzweigung der Adern. Schließlich ist der Hinterflügel in der rostrocaudalen Richtung stark gestreckt. Diese Streckung könnte sich im Zusammenhang mit der Opisthomotorik funktionell erklären lassen, und dann würde eine Autapomorphie vorliegen, die sich nicht aus dem anders spezialisierten Coleopterenflügel ableiten ließe.

Die Thoraxteile, bei allen Käfern eng miteinander verwachsen, auch mit dem oder den ersten Abdominalsegmenten, sind frei beweglich. Das Abdomenende der Männchen (Segment 9 und folgende) ist nicht wie bei den Käfern invaginiert. Die Strepsiptera sind in der Struktur ihrer larvalen Beine ursprünglicher als die Polyphaga.

Die Strepsiptera als Schwestergruppe der Diptera. WHITING & WHEELER (1994), WHITING et al. (1997), WHEELER et al. (2000) hielten die Strepsiptera für die Schwestergruppe der Diptera (zusammen: „Halteria"). Dies erfordert abgeleitete Übereinstimmungen nicht nur mit den Diptera, sondern auch mit den übergeordneten Taxa: den Hymenoptera + Mecopterida, den Mecopterida und den Antliophora.

Ihnen fehlen aber wichtige Autapomorphien der Hymenoptera + Mecopterida: Die Strepsipteren-Larven sind nicht eruciform; es fehlt die generelle Desklerotisierung der Sternite und Tergite; die Antennen haben nicht nur maximal 5 Glieder und sind nicht kegelförmig.

Die Zugehörigkeit zu den Mecopterida wäre unvereinbar wegen des Fehlens eines Pleuralmuskelansatzes am 1. Axillare (KRISTENSEN 1999). Für eine solche Zuge-

hörigkeit sollen sprechen der Verlust des äußeren pterothorakalen tergo-coxalen Remotors und das Fehlen des Ovipositors. Ein Ovipositor ist jedoch sehr häufig reduziert worden.

Die Strepsiptera als Antliophora. Innerhalb der Mecopterida zeichnen sich die Antliophora durch eine Fusion des Media-Stammes und des Cubitus 1 im Hinterflügel aus (Apomorphie). Das ist bei den Strepsiptera nicht der Fall.

Nach KRISTENSEN (1999) sind die morphologischen Hinweise auf engste Beziehungen zwischen den Strepsiptera und den Antliophora äußerst schwach: Mandibeln schlank, mit reduziertem vorderen Gelenk, überkreuzen sich distal (wahrscheinlich Konvergenz; tritt auch bei vielen anderen Insekten auf). Verlust der prälabialen Loben samt Ligula und assoziierter Muskulatur (lediglich ein Regressionsmerkmal). Reduktion des Labialpalpus auf zwei oder weniger Glieder (Reduktionsmerkmal). Weitere von WHITING (1998a) genannte Übereinstimmungen beruhen auf Fehlinterpretationen oder sind allgemein („Spermapumpe").

Strepsiptera + Diptera. Wären die Strepsiptera die Schwestergruppe der Diptera, wären weitere Strukturen als Autapomorphien der Fächerflügler zu werten:

Der Posteromotorismus. Die Dipteren fliegen hingegen mittels der Vorderflügel. Dieser Unterschied würde die Verlagerung der Halteren nach vorn bei den Strepsiptera (oder nach hinten bei den Diptera) sowie der Flugorgane samt assoziierter Strukturen in umgekehrter Richtung erfordern; entsprechende Änderung des Flugverhaltens, der Gleichgewichtssteuerung etc.

Verbreiterung der Hinterflügel. Alle Taxa der Amphiesmenoptera + Antliophora haben im Grundplan schmale Hinterflügel, im Gegensatz zu den Coleoptera und Neuropterida und vielen Nicht-Holometabola.

Reduktion der Cerci der Weibchen (bei den Diptera zweigliedrig, Mecoptera dreigliedrig); Verlust der Cerci der Männchen.

Morphologie der Larve.

Eine Gruppe aus den Diptera + Strepsiptera hätte in der Analyse von BEUTEL & GORB (2001) gegenüber dem von ihnen vertretenen Schwestergruppenverhältnis zu den Käfern 20 zusätzliche Schritte bedeutet. HWANG et al. (1998) weisen aber darauf hin, dass es keine strukturellen Synapomorphien in den 5.8S und 28S rDNA-Genen gibt, die die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Strepsiptera und Diptera stützen. Vielmehr gibt es ähnliche, aber konvergent entstandene Substitutionsmuster. Diese Verwandtschaftsannahme ist daher nach derzeitigem Kenntnisstand fallenzulassen.

Meronida

(= Neuropterida + Mecopterida)

Die Monophylie eines aus den Neuropterida und Mecopterida bestehenden Taxons wurde insbesondere von BOUDREAUX favorisiert. Als Autapomorphien wurden genannt:

- Ein Meron an der Coxa. Aber WILLE (1960) hielt den Besitz eines Merons für typisch für die Holometabola, sein Fehlen bei den Coleoptera, Strepsiptera und Hymenoptera als sekundäre Erscheinung (bei den Coleoptera findet sich ein distinktes Meron an den Hintercoxen von *Priacma*/Archostemata).
  Wo LARSEN ein Meron identifizierte (außer Neuropterida und Mecopterida) findet sich eine basicoxale innere Costa (Basicosta) über dem von ihm als „Meron" angesprochenen Teil. In diesen Fällen existiert ein Sulcus (Merocosta sensu LARSEN), die ein Sklerit distal der Basicosta begrenzt; an dessen Innenseite inseriert der Coxo-Subalarmuskel. Dieses Sklerit betrachtete LARSEN als Meron. Der tergocoxale Remotor inseriert stets an der Basicoxa über der Basicosta. Bei den Neuropterida und Panorpoidea ist die Basicoxa hinter der pleurocoxalen Artikula-

tion vergrößert, und die Basicosta ist nach hinten verlagert. Diese vergrößerte Basicoxa ist das Meron, wie SNODGRASS (1935) es definierte, und sie trägt den Coxo-Subalarmuskel. Alle anderen Meron-ähnlichen Strukturen betrachtet BOUDREAUX als Konvergenzen, denn die ursprüngliche Coxa hatte offensichtlich kein Meron im genannten Sinne.
- Die thorakalen Sterna zwischen den Beinen sind tief eingestülpt, wodurch die sternalen Apodeme auf dem medianen vertikalen Teil angehoben werden. Daher liegen die Beine dicht nebeneinander (Konvergenz zu höheren Hymenoptera).
- Ovipositor weitgehend reduziert.
- Die Malpighische Gefäße sind auf 8 verringert.

Hymenopterida + Mecopterida

Wahrscheinlich bilden die Hymenoptera die Schwestergruppe der Mecopterida – zumindest haben sich die Annahmen anderer Schwestergruppenverhältnisse als weniger gut begründbar erwiesen. Mögliche Synapomorphien der Hymenoptera und Mecopterida sind folgende Merkmale (Apomorphienkomplex **29**, Abb. A.30):
- Der präorale Boden der Saugpumpe ist vollkommen sklerotisiert (Vorhandensein einer Sitophoren-Platte an der Basis des Hypopharynx). Die Entwicklung dieser Struktur ging einher mit dem Verlust transverser ventraler Cibarium-Muskeln. Plesiomorpher Zustand: Mittelteil des Praeoralhöhlenbodens membranös.
- (?) Besitz eines Aroliums.
- Die Larven sind eruciform (raupenähnlich mit hypognathem Kopf) und polypod. Hier allerdings bestehen Vorbehalte: Wegen der prognathen Larve der Nannochoristidae und ursprünglicher Amphiesmenoptera hat KRISTENSEN (1991, 1999) die Signifikanz der Hypognathie bezweifelt. Abdominale Extremitäten gehören möglicherweise nicht zum Grundplan der Mecoptera, außer vielleicht den „Analfüßen" an Segment 10. Einfache, nicht von Muskulatur durchzogene „Prolegs" mancher Mecopteren-Larven ähneln denen von *Micropterix*-Larven, wobei es sich wahrscheinlich um konvergente Neubildungen handelt, und „Prolegs" (außer den Analextremitäten) fehlen gänzlich den Boreidae, Nannochoristidae, Trichoptera, vielen Micropterigidae, ferner den nicht zu den Neolepidoptera gehörenden „Motten". Die zahlreichen Typen von „prolegs" bei Dipteren-Larven sind Neubildungen (HINTON 1955).
- Die Larven besitzen eine unpaare prätarsale Klaue.
- Die Produktion von Seide für den Puppenkokon erfolgt durch die larvalen Labialdrüsen. Einen seidenen Puppenkokon bauen zwar auch die Neuroptera, doch geschieht das bei ihnen mittels der Malpighische Gefäße. KRISTENSEN (1999) aber gibt zu bedenken, dass es sich um eine Plesiomorphie handeln könne: Auch die „Psocoptera" produzieren Seide aus Labialdrüsen, und die Paraneoptera sind möglicherweise die nächsten Verwandten der Holometabola.

Wahrscheinlich ernährten sich die Imagines der jüngsten Stammart der Hymenoptera + Mecopterida von Pollen bzw. Sporen. Ursprüngliche Lepidoptera haben ähnliche, dieser Ernährung dienende Spezialisierungen in der Präoralhöhle wie manche basale Hymenoptera.

Mecopterida (Mecopteroidea, Mecopteria, Panorpoidea, Panorpida)
Amphiesmenoptera (Lepidoptera + Trichoptera) und Antliophora (Diptera + Siphonaptera + Mecoptera).

Als Monophylum ist dieses Taxon durch folgende Synapomorphien seiner Teilgruppen ausgewiesen (Apomorphienkomplex **30**, Abb. A.30):

- Ein Teil des Pleurotergalmuskels ist auf das 1. Pterale (1. Axillarsklerit) verlagert (Abb. A.34 A).
- Im Hinterflügel ist A_1 nahe der Basis partiell mit CuP fusioniert (Konvergenz zu manchen Neuropterida wie *Chauliodes, Agulla, Mantispa*).
- Bei den Larven ist der Stipes in Basistipes und Dististipes unterteilt (Abb. A.34 B).
- Verlust einiger larvaler Maxillar- und Labialmuskeln.
- Besitz eines cranialen Antagonisten des primitiven craniolacinialen Muskels in der Larve.
- Verlust des orthopteroiden Ovipositors der Weibchen (falls die Hymenoptera die Schwestergruppe der Mecopterida sind).

Amphiesmenoptera
(= Trichoptera + Lepidoptera)

Dass die Trichoptera und Lepidoptera zusammengenommen eine monophyletische Gruppe bilden, ist in den letzten Jahrzehnten eigentlich nie in Frage gestellt worden. Diese beiden Gruppen zeichnen sich durch eine Fülle synapomorpher Übereinstimmungen aus. Beispiele (Apomorphienkomplex **31**, Abb. A.30):

Imago
- Der Hypopharynx ist mit dem Labium verschmolzen.
- Die untere Hinterecke der Laterocervicalsklerite ist in Richtung Prosternum verlängert.
- Die sekundären Furcalarme im Pterothorax sind mit der Pleura – genauer: mit dem Hinterrand des jeweiligen Epimerons – fest verbunden.
- Ein ventraler (tentorialer) Nackenmuskel entspringt der Coxa der Vorderbeine.
- Die Flügel sind dicht behaart (bei den Schmetterlingen zur Beschuppung weiterentwickelt).

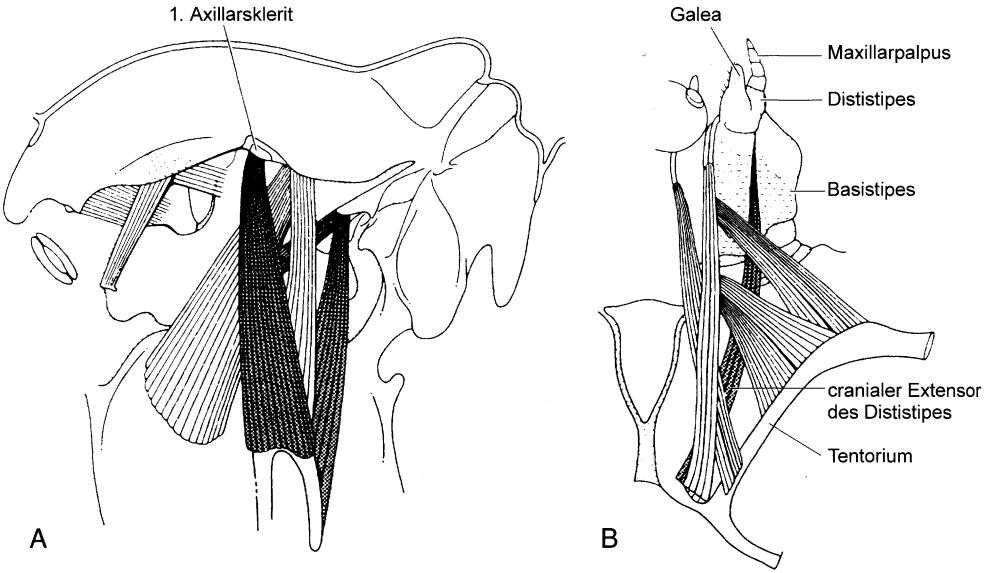


Abb. A.34. Autapomorphien der Mecopterida: **A.** Verlagerung eines Teiles des Pleurotergalmuskels auf das 1. Axillarsklerit am Beispiel einer Mecoptera (Panorpidae). **B.** Unterteilung des larvalen Stipes in Basistipes und Dististipes am Beispiel einer Trichoptera (Limnephilidae). – Nach Mickoleit 1969 und Das 1937 aus Kristensen 1991.

- Im Vorderflügel mündet A_2 nicht in den Flügelrand, sondern in A_1, und A_3 mündet in A_2. Dadurch entsteht eine charakteristische Schlingenbildung.
- Wegen einer Verlagerung des letzten Astes der Media erscheint CuA zweiästig.
- Die Weibchen sind heterogamisch (das heißt, nicht die Männchen besitzen ein unpaares X-Chromosom, sondern die Weibchen, und die Männchen haben ein Paar X-Chromosomen). Weibliche Heterogamie ist innerhalb der Insekten ansonsten nur von einigen Dipteren bekannt.
- Die Sklerite des männlichen Genitalsegments (Segment 9) bilden einen geschlossenen Ring (Interpretation als Synapomorphie nicht gesichert, evtl. Konvergenz).

Larve

- Jedes Stemma hat eine in eine Pigmentzelle (Mantelzelle) umgewandelte Kristallkonuszelle.
- Labium und Hypopharynx sind zu einem Lobus verschmolzen und tragen apikal die Speichel- (das heißt Seiden-)drüsenmündung.

Molekulare Analysen haben ebenfalls immer wieder die Annahme der Monophylie der Amphiesmenoptera gestützt.

Der jüngste Stammgruppenvertreter der Amphiesmenoptera muss ein in vieler Hinsicht sehr ursprüngliches holometaboles Insekt gewesen sein. Die Imago besaß z. B. noch ein bewegliches Labrum mit äußeren (frontalen) Retraktoren, Mandibeln mit tentorialen Adduktoren und ein Labium mit deutlichen Paraglossae. Diese Plesiomorphien finden sich noch bei den basalen Lepidoptera (und nirgends sonst unter den Mecopterida).

Die Larven der letzten Stammform der Amphiesmenoptera waren nach KRISTENSEN (1997) wie die in den basalen Zweigen der Mecoptera, Siphonaptera und Diptera im weitesten Sinne Bodenbewohner. Wahrscheinlich waren sie prognath (Anpassung an das Leben in engen Hohlräumen im Boden bzw. Periphyton) wie im Grundplan der Lepidoptera und wie bei den Annulipalpia und „Spicipalpia" unter den Trichoptera und den Nannochoristidae/Mecoptera.

Die frühesten Amphiesmenoptera sind aus dem Unterperm bekannt. Wann die Aufspaltung in ihre beiden Teilgruppen erfolgt ist, ist deswegen unbekannt, weil die konstitutiven Merkmale der Trichoptera nicht im Flügel liegen und die frühesten Schmetterlinge noch keine Beschuppung auf den Flügeln aufgewiesen zu haben brauchen. Die abgeleiteten Merkmale, die die Monophylie der Trichoptera belegen, finden sich fast durchweg an Strukturen, die kaum jemals fossil erhaltungsfähig sind. Das macht es problematisch, fossile Stammgruppenvertreter der Amphiesmenoptera von Trichoptera zu unterscheiden. Um Stammgruppenvertreter der Amphiesmenoptera handelt es sich beispielsweise bei † *Microptysma sibiricum*, unteres Perm, Kusnezk-Becken; † *Microptysmodes uralicus*, oberes Perm, Ural; † *Kamopanorpa*, Perm. Fossile Reste wahrscheinlicher Lepidoptera kennt man erst aus dem unteren Lias.

Antliophora
(= Mecoptera + Siphonaptera + Diptera)

Möglicherweise belegen unter anderem die folgenden Merkmale als Synapomorphien die Monophylie der Antliophora (Samenpumpenträger) (Apomorphienkomplex **32**, Abb. A.30):

- Verlust einiger Muskeln des imaginale Labium; es sind nur noch 3 Muskeln vorhanden: ein äußerer Refraktor des Prälabium und je ein innerer Abduktor der basalen und distalen Palpomeren.
- Die Labialpalpen bestehen nur noch aus 2 Palpomeren (Abb. A.35 A; das distale Glied ist bei den Flöhen sekundär unterteilt, Abb. A.35 B).

- Das Postlabium ist reduziert und frei von Muskulatur.
- Verlust der lateralen Retraktormuskeln des larvalen Labrum.
- Verlust des Retraktors des Hypopharynx der Larven.
- Verlust der Ventralmuskeln des gemeinsamen Ausführganges der Labialdrüsen bei den Larven (Ventralmuskeln des Salivarium).
- Eventuell der Besitz einer speziellen hinteren Notum-Flügel-Gelenkung, wobei der Tergopleuralmuskel am Flügelfortsatz inseriert (wie bei den Diptera und Mecoptera).
- Eventuell Besitz einer schlanken imaginalen Mandibel mit zurückgebildeter vorderer Gelenkung mit der Kopfkapsel (wie bei den Mecoptera und Diptera; die Siphonaptera besitzen keine Mandibeln mehr).
- Die Beine der Larven sind weitgehend reduziert.
- Besitz einer Spermapumpe. Aber die Homologie – sei es der ganzen Pumpe, sei es wesentlicher Teile – ist ungeklärt.

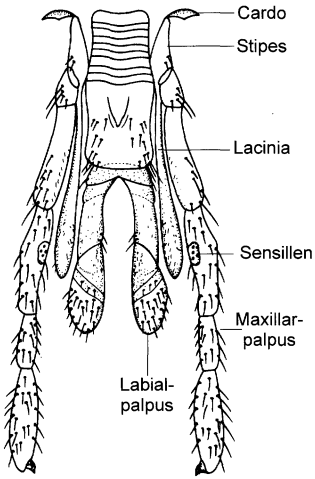
Die **stammesgeschichtlichen Beziehungen** innerhalb der Antliophora sind nicht geklärt. Die Siphonaptera können die nächsten Verwandten der Diptera oder aber die Schwestergruppe der Mecoptera oder der Diptera + Mecoptera sein, und vielleicht sind die Mecoptera nicht monophyletisch.

Insbesondere folgende Merkmale sprechen für ein Schwestergruppenverhältnis der **Mecoptera + Diptera**:

- Der Bau des hinteren tergalen Flügelgelenkstückes, der untere Pleuralarm und vermutlich auch die feste Verbindung zwischen Pleura und Postnotum.
- Der Pleuralleiste-Scutum-Muskel ist vom hinteren Scutum-Seitenrand auf der Spitze des hinteren Tergalarmes bzw. auf das 4. Pterale verlagert. Dies führte zu einer Umgestaltung des hinteren tergalen Gelenkstückes.
- Es fehlt der stipito-laciniale Muskel.
- Fehlen des lingua-mandibularen Muskels.
- Die Labialmuskulatur ist auf nur noch vier Muskeln des Pterygoten-Grundplanes vermindert: erhalten sind der Musculus tentorio-praementalis dorsalis, der M. praemento-palpalis externus und internus und der M. palpo-palpalis.

Als mögliche Synapomorphien der **Siphonaptera + Diptera** gelten:

- Die Larven sind beinlos; die Laciniae sind zu Stechborsten umgewandelt; sie haben eine Pupa adectica, das heißt die Mandibeln sind unbeweglich.



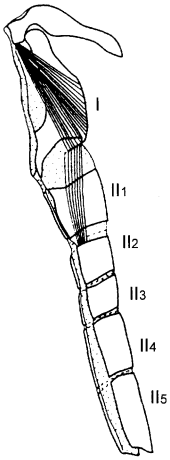


Abb. A.35. Der zweigliedrige Labialpalpus als Apomorphie der Antliophora. **A.** *Nannochorista maculipennis*, zeigt im Fehlen der Galea, der Form der Lacinia und einer Sensillengruppe am 3. Glied des Maxillarpalpus Strukturen, die als Synapomorphien der Nannochoristidae + Diptera gedeutet wurden. **B.** Sekundäre Vermehrung der Palpomeren bei Siphonaptera (*Hystrichopsylla talpae*). – A nach Evans 1942, B nach Michelsen 1997.

Für engste Beziehungen der **Siphonaptera + Mecoptera** sprechen als mögliche Synapomorphien:

- Fehlen der äußeren Labralmuskeln der Imagines.
- Fehlen von labialen Enditen/der Ligula.
- Ungewöhnlich spezialisierte Spermatozoen: 9 + 2-Konfiguration.
- Konfiguration ihrer Proventriculus-Acanthae.

Die Mecoptera als nicht-monophyletische Gruppierung

Wiederholt wurde angezweifelt, dass die Nannochoristidae zu den Mecoptera gehören. So stimmen die Siphonaptera mit den Mecoptera unter Ausnahme der Nannochoristidae, das heißt den Pistillifera, im Fehlen des vorderen Retraktors des lingualen Suspensorium abgeleitet überein. Andererseits besteht eine apomorphe Übereinstimmung zwischen den Flöhen und Nannochoristidae darin, dass das Labrum seiner inneren Muskulatur entbehrt.

Mehrere Übereinstimmungen könnten als Hinweise auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Nannochoristidae und Diptera gedeutet werden. Bei beiden fehlt an der Maxille die Galea (im Gegensatz zu den Pistillifera, also den Mecoptera unter Ausschluss der Nannochoristidae), die Lacinia ist gestreckt, klingenförmig (plesiomorpher Zustand: Lacinia und Galea vorhanden, Apex beider stumpf. Die Galeae fehlen aber auch bei den Flöhen). Außerdem ist bei den Nannochoristidae eine Sensillengruppe am 3. Glied des Maxillarpalpus ausgebildet, die auch ursprüngliche Dipteren aufweisen.

Wenn die Nannochoristidae die Schwestergruppe der Diptera oder der Diptera + Siphonaptera (Wood & Borkent 1989) sind, müssen die vermeintlichen Synapomorphien der Nannochoristidae und der Pistillifera Konvergenzen sein: das Clypeolabrum, die Reduktion des tentorialen Mandibel-Adduktors und sämtlicher Muskeln des Hypopharynx, das Komplexaugen-ähnliche Larvalauge, die Fusion der Basistyli dorsal und ventral des Samenpumpenkomplexes und die Funktionslosigkeit der Stigmen des Metathorax der Larven.

Für die Boreidae wurde aufgrund molekularer Daten ein Schwestergruppenverhältnis zu den Siphonaptera angenommen. Dafür gibt es keine morphologischen Hinweise.