

Die australischen Stabschrecken – die “Beuteltiere” unter den Phasmatodea?

Sven Bradler

1. Einleitung

Die Gespenstschrecken oder Phasmatodea sind eine etwa 3000 Arten umfassende Teilgruppe der geflügelten Insekten, die weltweit in allen tropischen und subtropischen Gebieten beheimatet ist. Ihre Stellung im System der Insekten wird kontrovers diskutiert und ist bislang weitgehend ungeklärt (KRISTENSEN 1975). Gleiches gilt für die internen Verwandtschaftsbeziehungen. Analysen auf der Basis vergleichend-morphologischer Untersuchungen der männlichen Genitalregion führen zu Annahmen über phylogenetische Beziehungen, die in wesentlichen Punkten von den bisherigen Auffassungen in der Literatur abweichen (BRADLER 1999a, b). Viele Teilgruppen, die traditionell im Rang von Familien und Unterfamilien geführt wurden (GÜNTHER 1953), sind nachweislich nicht monophyletisch und stellen somit artifizielle Gruppierungen dar.

Im australisch-neuseeländischen Faunengebiet sind zehn dieser traditionellen Unterfamilien repräsentiert (KEY 1991, RENTZ 1996), einige von ihnen mit zum Teil weltweiter Verbreitung. Am Beispiel dieser Teilgruppen soll im folgenden gezeigt werden, wie die Analyse von Merkmalen des männlichen und weiblichen Genitalbereichs sowie der damit verbundenen Kopulationsstellung vor dem Hintergrund der Phylogenetischen Systematik zu neuen Verwandtschaftshypothesen führt.

2. Ergebnisse

Es existiert eine Fülle von Merkmalen, in denen sich die Mehrheit der australischen Vertreter von allen übrigen Phasmiden unterscheidet. Diese Merkmale sind mit einiger Sicherheit abgeleiteter Natur und können als Autapomorphien eines Taxons interpretiert werden, das neben einigen anderen nahezu sämtliche australische Arten umfasst. Diese Gruppe bezeichne ich im folgenden aufgrund der charakteristischen Ausbildung der Cerci als Lanceocercata. Für die Monophylie der Lanceocercata sprechen folgende apomorphe Merkmale:

1. Cerci in beiden Geschlechtern lateral blattförmig abgeflacht und meist deutlich lanzettförmig verlängert (Abb. 2b; 3b). – Die übrigen Phasmiden haben gewöhnlich im Querschnitt kreisförmige Cerci (Abb. 2a). Treten ausnahmsweise abgeflachte Cerci in anderen Teilgruppen auf, so sind diese nie in der für die Lanceocercata charakteristischen Weise verlängert und vermutlich Folge einer konvergenten Entwicklung. Mit Sicherheit lässt sich dies jedoch erst nach Ermittlung der bislang nicht bekannten Schwestergruppe der Lanceocercata entscheiden.

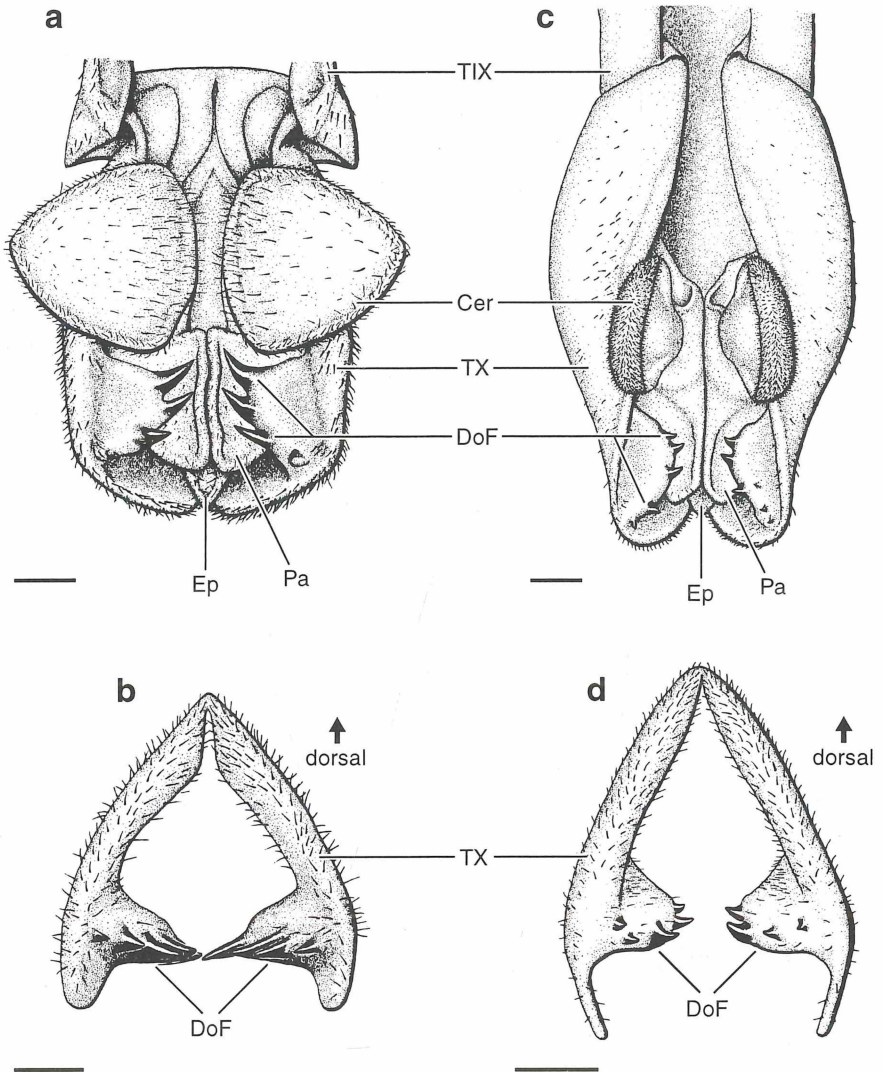


Abb. 1: Ventralansicht der männlichen Postgenitalregion von **a:** *Acrophylla wuelfingi* (Redtenbacher, 1908) ("Phasmatinae") und **c:** *Tropidoderus childrenii* Gray, 1833 ("Tropidoderinae"). Caudalansicht des männlichen Abdominaltergum X von **b:** *A. wuelfingi* und **d:** *T. childrenii*. Cer, Cercus; DoF, Dornenfeld; Ep, Epiproct; Pa, Paraproct; TIX/X, Tergum IX/X. Maßstab 0,5 mm.

2. Vomer reduziert (Abb. 1a, c; 2b). - Der Vomer ist ein bewegliches Sklerit des männlichen Abdominalsternum X, das als Halteorgan bei der Kopulation dient und zu diesem Zweck hinten einen oder mehrere kräftige Haken trägt (Abb. 2a). Der Vomer ist unter den Phasmiden weit verbreitet und mit großer Sicherheit ein Grundmustermerkmal sämtlicher Phasmatodea (BRADLER 1999a, b; TILGNER et al. 1999). Das Fehlen dieser Struktur innerhalb der Gruppe muss daher als abgeleitet betrachtet werden.

Der Vomer fehlt auch in einigen Teilgruppen außerhalb der Lanceocercata. Allerdings sprechen die unterschiedlichen Strukturen, die dort die Funktion des Vomer als Halteorgan während der Paarung übernommen haben, für eine unabhängige Reduktion. Die Männchen einiger neuweltlicher Taxa wie *Pseudosermyle tridens* (BURMEISTER, 1838) und *Diapheromera femorata* (SAY, 1828), die ebenfalls keinen Vomer besitzen (PANTEL 1915, SNODGRASS 1937), verwenden beispielsweise ihre kräftigen und gegeneinander gekrümmten Cerci zum Festhalten der Weibchen (Abb. 3c).

3. Bei den Männchen der Lanceocercata ist das abdominale Tergum X zu einem Greiforgan spezialisiert (Abb. 1, 2b). - Das Tergum ist zweigeteilt durch eine mediale Schwächezone, die als Scharnier für die beiden von hinten betrachtet dachförmig abfallenden und ventral mit kräftigen Dornen ausgestatteten Tergalhälften dient (Abb. 1b, d).

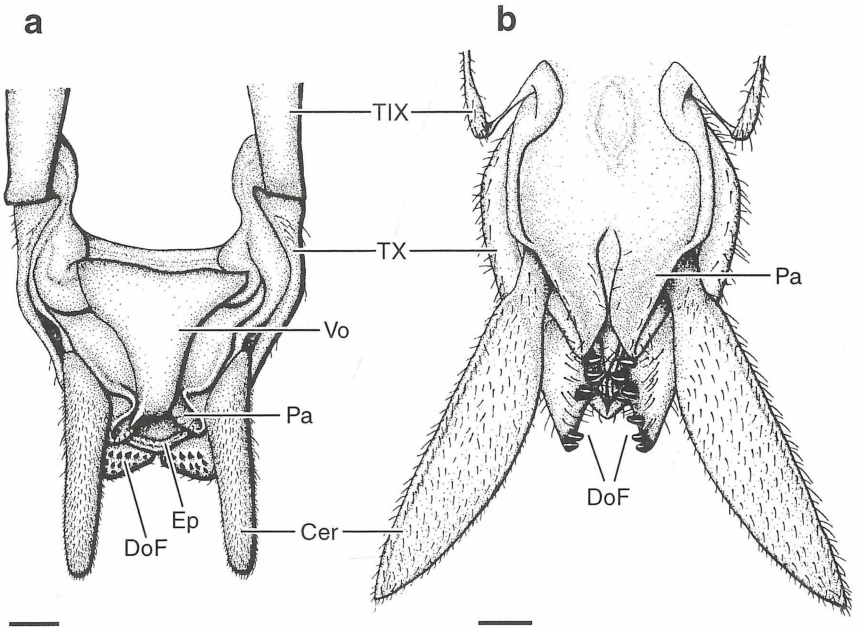


Abb. 2: "Platycraninae": Ventralansicht der männlichen Postgenitalregion von a: *Platycrana edulis* (Lichtenstein, 1802) und b: *Graeffea doederleini* Günther, 1929. Vo, Vomer (übriqe Abkürzungen wie in Abb. 1). Maßstab: 0,5 mm.

Bei der Kopulation wird durch zangenförmiges Zusammenführen der Tergalhälften der Kiel des weiblichen Sternum VIII zwischen diesen Dornen eingeklemmt.

4. Abgeleitete Kopulationsstellung: Die Männchen der Lanceocercata ergreifen die Weibchen wie zuvor beschrieben am abdominalen Sternum VIII (= Operculum) (Abb. 3b). - Vomer-tragende und in dieser Hinsicht ursprünglichere Männchen verankern sich dagegen immer am Hinterrand des Sternum VII (Abb. 3a). Männchen anderer Formen, bei denen ebenfalls der Vomer reduziert ist, umklammern das gesamte weibliche Abdomen (Abb. 3c).

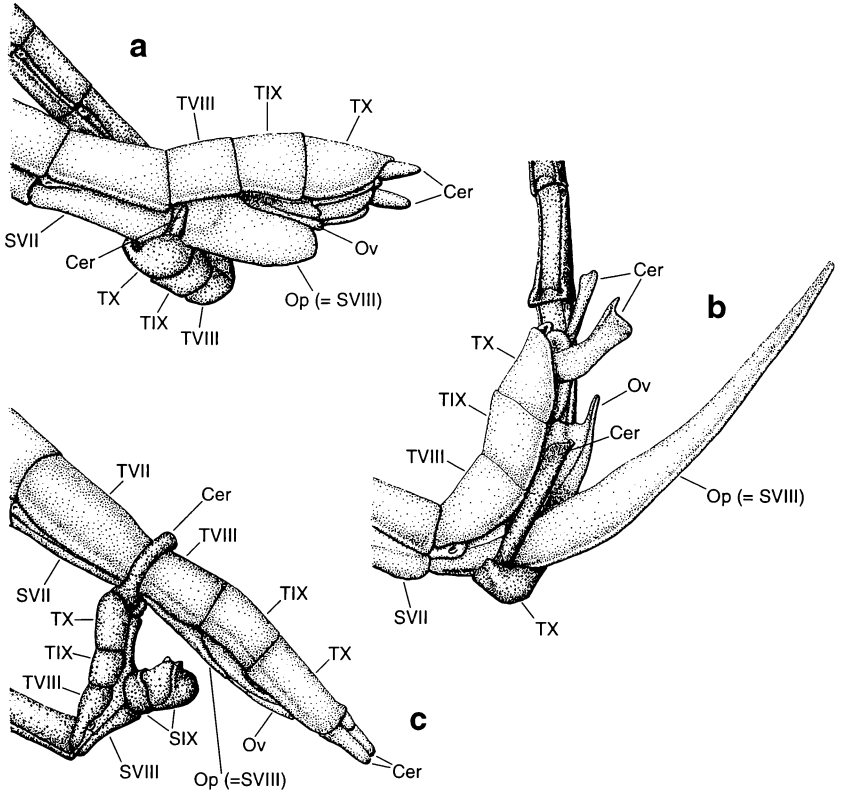


Abb. 3: Lateralansicht der Kopulationsstellung von **a:** *Anisomorpha buprestoides* (Stoll, 1787) ("Pseudophasmatinae"), **b:** *Eurycnema goliath* Gray, 1834 ("Phasmatinae") und **c:** *Diaperomera femorata* (Heteronemiinae) (c: nach Müller & Eggert 1999, verändert). Ov, Ovipositor; Op, Operculum; SVII/VIII, Sternum VII/VIII (übrige Abkürzungen wie in Abb. 1/Strukturen des Männchens grau unterlegt).

5. Weibchen mit deutlich gekieltem Abdominalsternum VIII (Operculum) (Abb. 3b). – Ob es sich hierbei um eine Autapomorphie der Lanceocercata handelt, ist noch nicht sicher, da auch die Weibchen anderer Teilgruppen (Heteropteryginae, Eurycanthinae) ein gekieltes Operculum besitzen. Ein in dieser Form ausgebildetes Operculum ist zumindest Voraussetzung für die Kopulationsstellung der Lanceocercata und daher bei allen Vertretern realisiert.

Die Lanceocercata umfassen über 200 beschriebene Arten und beinhalten die Tropidoderinae, Teilgruppen der "Phasmatinae" (Phasmatini, Acanthoxylini) und "Pachymorphinae" (Pachymorphini), die Xeroderinae sowie zahlreiche Taxa der "Platycraninae".

Die Annahme der Monophylie für die Lanceocercata hat tiefgreifende Konsequenzen für die Vorstellung über die Verwandtschaftsbeziehungen der verbleibenden Phasmatodea. Da nur Teilgruppen der verhältnismäßig artenreichen "Phasmatinae", "Pachymorphinae" und "Platycraninae" zu den Lanceocercata gehören, können diese Taxa nicht monophyletisch sein, bilden also artifizielle Gruppierungen. Da keinerlei Merkmale bekannt sind, die die Monophylie dieser traditionellen Taxa belegen könnten, ist dies ohne weiteres vorstellbar. Jüngere molekularbiologische Untersuchungen kommen ebenfalls zu diesem Ergebnis (WHITING et al. in Vorb.).

Die Lanceocercata haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im australisch-asiatischen Raum, mit einigen Vertretern auf Madagaskar und den Maskarenen (*Rhaphiderus* AUDINET-SERVILLE, 1838, *Monandroptera* AUDINET-SERVILLE, 1838).

Das in vielerlei Hinsicht ursprünglichen Grundmuster der Lanceocercata (geringe Prognathie des Kopfes, Ocellen, gedrungener Thorax, lange Tegmina) lässt vermuten, dass sich die Gruppe schon sehr früh von dem gemeinsamen Stamm der Phasmatodea abgespalten hat. Wie die Marsupialia unter den Theria hat sie in vermutlich nur von wenigen Konkurrenten besiedelten Lebensräumen eine Fülle habitueller Anpassungsformen hervorgebracht, wie sie konvergent auch bei den übrigen Phasmatodea auftreten.

3. Zusammenfassung

Auf der Grundlage morphologischer Untersuchungen des genitalen Exoskelets und verhaltensbiologischer Beobachtungen während der Kopulation konnte im australisch-asiatischen Raum ein bislang nicht bekanntes Monophylum der Phasmatodea nachgewiesen werden, das aufgrund der charakteristisch lanzettförmigen Cerci den Namen Lanceocercata trägt. Die abgeleitete Kopulationsstellung und einige der damit verbundenen Merkmale des Genitalapparates stellen zweifellos Autapomorphien dieser Gruppe dar. Die Lanceocercata umfassen u.a. Teilgruppen einiger traditioneller Unterfamilien, die demnach nicht monophyletisch sein können.

4. Danksagung

Herrn Dr. Gert TRÖSTER, Göttingen, sei herzlich für die Durchsicht des Manuskripts gedankt. Herrn Bernd BAUMGART, Göttingen, für die technische Assistenz. Herr

Dr. Michael OHL machte mir die Sammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin zugänglich. Herr Christoph SEILER, Altlussheim, überließ mir zahlreiche Exemplare seiner Laborzucht. Mit finanzieller Unterstützung der Studienstiftung des Deutschen Volkes.

5. Literatur

- BRADLER, S. (1999a): Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gespenstschrecken (Phasmatodea) anhand morphologischer Merkmale des Exoskelets. - Diplomarbeit, Math.-Nat. Fak. Universität Göttingen, 1-183.
- BRADLER, S. (1999b): The vomer of *Timema* SCUDDER, 1895 (Insecta: Phasmatodea) and its significance for phasmatodean phylogeny. *Cour. Forsch. - Inst. Senckenberg* **215**, 43-47.
- GÜNTHER, K. (1953): Die taxonomische Gliederung und geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. - *Beitr. Ent.* **3**, 541-563.
- KEY, K.H.L. (1991): Phasmatodea (Stick-insects). In CSIRO (Hrsg.): *The Insects of Australia*, 2. Auflage, 394-404.
- KRISTENSEN, N.P. (1975): The phylogeny of "hexapod" orders. A critical review of recent accounts. - *Z. zool. Syst. Evolforsch.* **13**, 1-44.
- MÜLLER, J.K. & EGGERT, A. (1999): Fortpflanzungsverhalten. In: DETTNER, K. & PETERS, W. (Hrsg.): *Lehrbuch der Entomologie*, S. 437-467. - Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, Lübeck und Ulm, 921 S.
- PANTEL, P.J. (1915): Notes orthoptérologiques. VI. Le "vomer sous-anal" n'est par le "titillateur", étude des segments abdominaux et principalement du segment terminal des mâles, chez les phasmides. - *Ann. Soc. ent. France* **84**, 173-243.
- RENTZ, D.C.F. (1996): Order Phasmatodea: stick and leaf insects. In: RENTZ, D.C.F.: *Grasshopper country: The abundant orthopteroid insects of Australia*, S. 244-257. - University of New South Wales Press, Sydney, 284 S.
- SNODGRASS, R.E. (1937): The male genitalia of orthopteroid insects. - *Smiths. Misc. Coll.* **94**, 1-107.
- TILGNER, E.H., KISELYOVA, T.G. & MCHUGH, J.V. (1999): A morphological study of *Timema christinae* VICKERY with implications for the phylogenetics of Phasmida. - *Mitt. Mus. Naturk. Berlin, Dt. entom. Z.* **46**, 149-162.

Sven Bradler

Institut für Zoologie und Anthropologie

Berliner Str. 28

D 37073 Göttingen

E-mail: sbradle@gwdg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

Autor(en)/Author(s): Bradler Sven

Artikel/Article: [Die australischen Stabschrecken - die "Beuteltiere" unter den Phasmatodea? 179-184](#)