© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen

K.-D. KLASS

Abstract: **The phylogenetic history of hexapods: a critical discussion of recent data and hypotheses.** The phylogenetic relationships among the order-level lineages of Hexapoda are highly controversial concerning several systematic levels. The principal unresolved issues are: (1) the relationships among the most basal clades Collembola, Protura, Diplura, and Insecta (= Ectognatha); (2) the position of the genus *Tricholepidion* with respect to the Zygentoma (s.str.) and Pterygota; (3) the relationships among the three major pterygotan lineages Ephemeroptera, Odonata, and Neoptera; and (4) the large polytomy at the base of the Neoptera, which includes the Plecoptera, Orthoptera (= Saltatoria), Dictyoptera, Notoptera (= Grylloblattodea), Mantophasmatodea, Embioptera, Dermaptera, Phasmatodea, Zoraptera, Acercaria (hemipteroid groups) and Endopterygota (= Holometabola). In recent years a lot of new morphological and molecular data has been accumulated that is relevant to these issues, and a number of different phylogenetic hypotheses have been developed on this basis. However, these efforts have so far not provided convincing resolution with regard to any of the above mentioned problems; inconsistency between different characters or analyses has grown to the same proportion as the amount of data. This paper gives a critical review of previously suggested morphological autapomorphies of surmised hexapod clades, and the results of recent morphology-based and molecular-based cladistic analyses are compared – all considering the systematic levels indicated above. In addition, the early fossil history of Hexapoda is briefly surveyed.

Key words: Hexapoda, Insecta, Neoptera, phylogeny, morphology, characters, discussion.

1. Einleitung

Die Stammesgeschichte (Phylogenese, Phylogenie) der Organismen setzt sich aus zwei elementaren Prozessen zusammen, die als historische Abläufe zu verstehen sind: Cladogenese und Anagenese (z. B. SUDHAUS & REHFELD 1992). Cladogenese steht für das „Wachsen" des Stammbaums der Organismen und ist das Ergebnis vieler aufeinanderfolgender Artspaltungen. Anagenese steht für den Prozess der Veränderung von Merkmalen entlang der Äste des Stammbaums; dies betrifft Merkmale der Morphologie, der Gensequenzen, des Stoffwechsels, des Verhaltens, etc. Diesem Verständnis entsprechend steht in diesem Beitrag einerseits die Cladogenese der Hexapoda[1] im Fokus, andererseits auch die Weiterentwicklung ihrer Merkmale.

Die Arbeit von HENNIG (1969, 1981[2]) war in der Erforschung der Phylogenie der Hexapoden ein Meilenstein, was unter anderem der von HENNIG (z. B. 1950) selbst entwickelten Methodik der „Phylogenetischen Systematik" zu danken ist. Hier wird anhand der Merkmale, wie sie an den bekannten Arten zu beobachten sind, deren Stammesgeschichte zurückgerechnet, rekonstruiert, mit dem Prinzip der Sparsamkeit als Maxime (Parsimonie: Minimierung der anzunehmenden Merkmalsveränderungen). Auch wenn diese Rekonstruktion heute meist unter Anwendung spezieller Computerprogramme durchgeführt wird und die große Masse der Merkmalsdaten nicht mehr aus der Morphologie sondern aus der Molekulargenetik (Gensequenzen als Datenbasis) kommt, bildet das methodische Prinzip Hennigs immer noch den Leitfaden des analytischen Vorgehens.

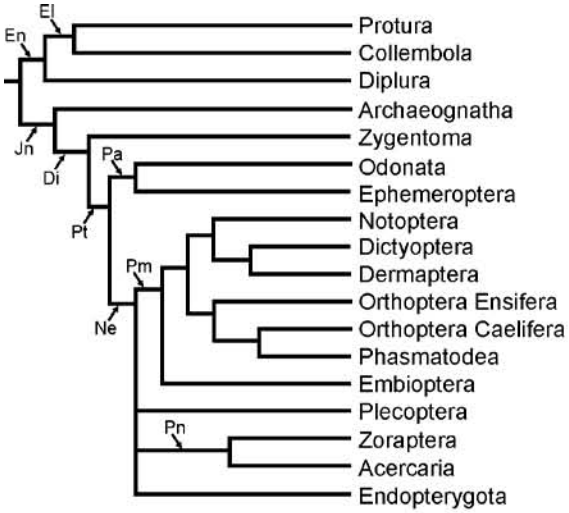
HENNIG (1969) bot für die großen Teilgruppen der Hexapoden – die Gruppen (Taxa), die heute üblicherweise als Ordnungen geführt werden – einen fast vollständig aufgelösten Stammbaum an (Abb. 1), ebenso zehn Jahre später BOUDREAUX (1979; Abb. 2). KRISTENSEN (1975) berücksichtigte mehr morphologische Merkmale als die beiden anderen Autoren, und er stellte vor allem viel deutlicher dar, wie sehr sich viele der Merkmale in ihrer phylogenetischen Evidenz gegenseitig widersprechen; sein in vielen Teilen ungeklärter Hexapoden-Stammbaum vermittelte ein realistischeres

[1] Die Bezeichnungen „Insecta" und „Hexapoda" werden in der jüngeren Literatur sehr uneinheitlich verwendet. Hier werden als „Insecta" nur die Archaeognatha, Zygentoma (mit *Tricholepidion*) und Pterygota zusammengefasst; die Gruppe, die darüber hinaus noch die Collembola, Protura und Diplura umfasst, heißt hier „Hexapoda" (siehe KLASS & KRISTENSEN 2001).

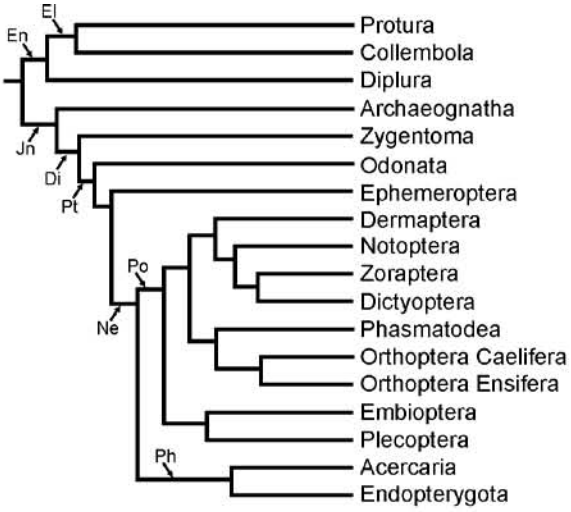
[2] Kommentierte Übersetzung von HENNIG (1969) ins Englische.

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 413-450

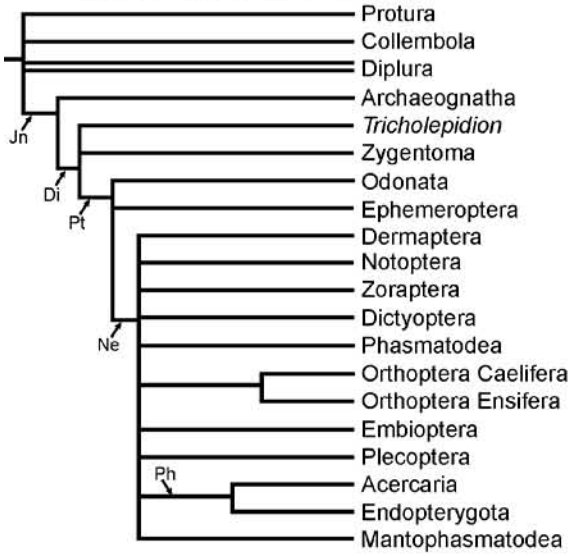
© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



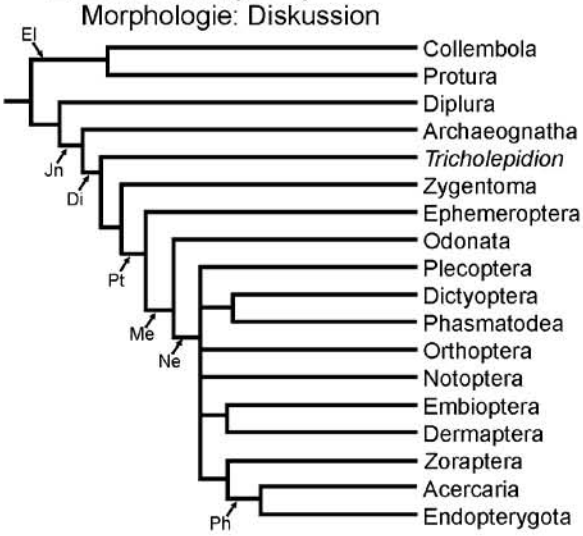
1. Hennig (1969)
Morphologie: Diskussion



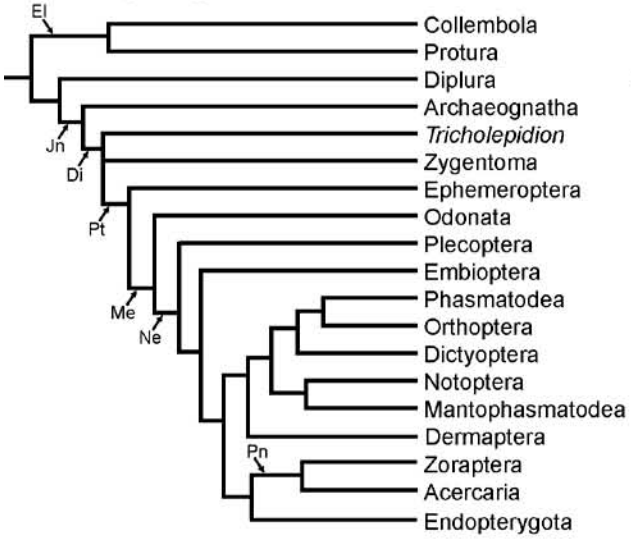
2. Boudreaux (1979)
Morphologie: Diskussion



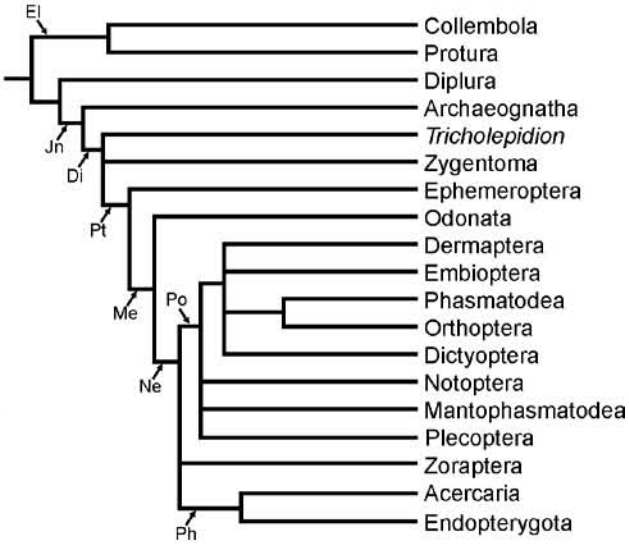
3. Kristensen (1991, 1995, 1997)
Morphologie: Diskussion



4. Beutel & Gorb (2001)
Morphologie: kladistische Analyse



5. Beutel & Gorb (2006)
Morphologie: kladistische Analyse



6. Willmann (2005)
Morphologie: Diskussion

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

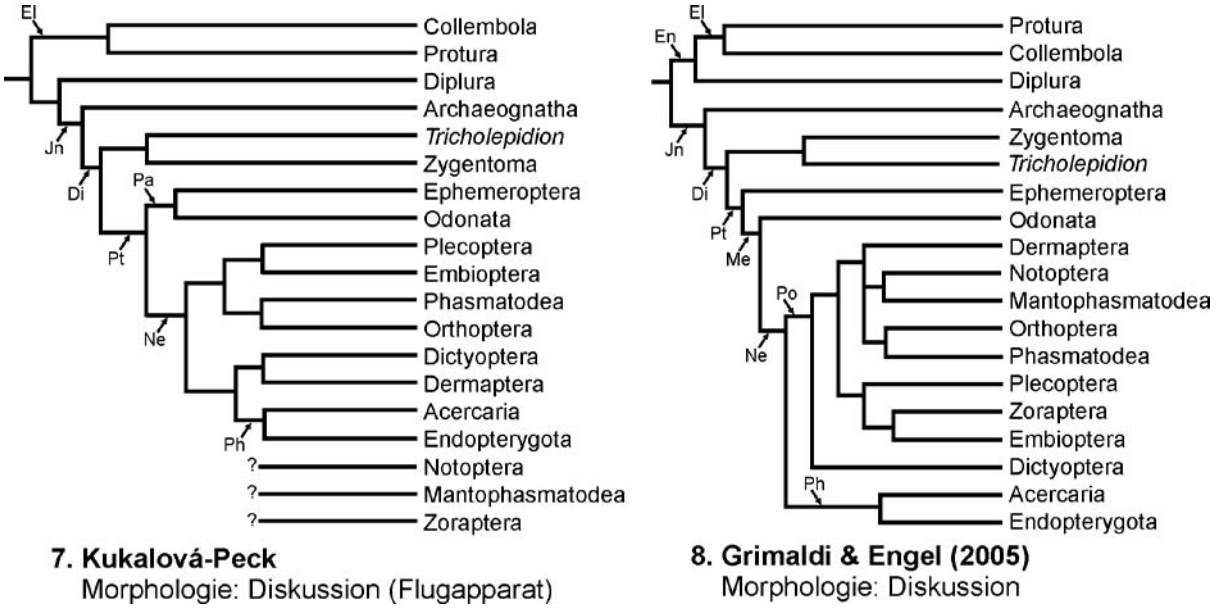


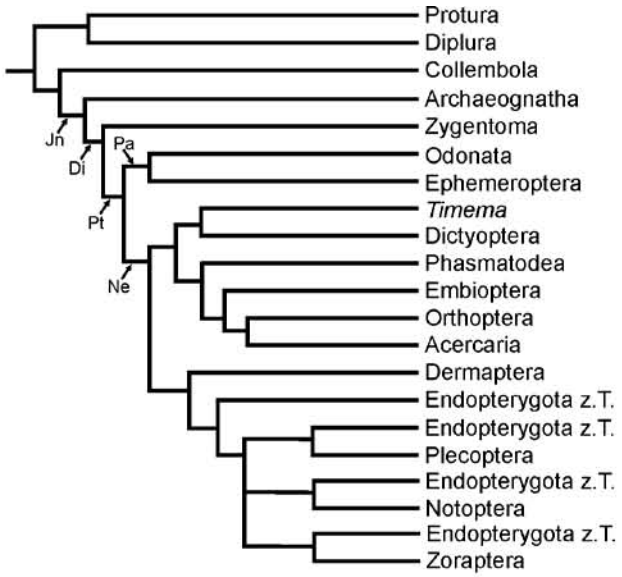
Abb. 1-8: Morphologisch begründete Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den hochrangigen Taxa der Hexapoda. Teilgruppen der Hexapoda: Di = Dicondylia; El = Ellipura; En = Entognatha; Jn = Insecta (Ectognatha); Me = Metapterygota; Ne = Neoptera; Pa = Palaeoptera; Ph = Phalloneoptera; Pm = Paurometabola; Pn = Paraneoptera; Po = Polyneoptera; Pt = Pterygota. (**1**) Nach HENNIG (1969), Diskussion morphologischer Daten. (**2**) Nach BOUDREAUX (1979), Diskussion morphologischer Daten. (**3**) Nach KRISTENSEN (1991, 1995, 1997), Diskussion morphologischer Daten; Mantophasmatodea ergänzt gemäß KLASS et al. (2002). (**4**) Nach BEUTEL & GORB (2001), kladistische Analyse morphologischer Daten. (**5**) Nach BEUTEL & GORB (2006), kladistische Analyse morphologischer Daten. (**6**) Nach WILLMANN (2005a), Diskussion morphologischer Daten. (**7**) Nach verschiedenen Arbeiten von J. Kukalová-Peck (v.a. KUKALOVÁ-PECK 1991; HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001), Diskussion morphologischer Daten v.a. des Flugapparats; für Zoraptera wie auch für die flügellosen Notoptera und Mantophasmatodea ist die Position innerhalb der Neoptera als unsicher angegeben. (**8**) Nach GRIMALDI & ENGEL (2005), Diskussion morphologischer Daten.

Bild des Kenntnisstandes als die Hypothesen von Hennig und Boudreaux. In KRISTENSENs (1981, 1991, 1995, 1997) späteren, aktualisierten Darstellungen ändert sich fast nichts an diesem Bild.

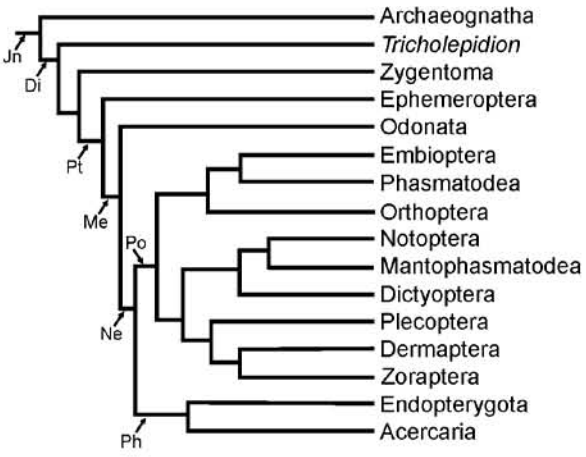
Gemäß KRISTENSEN (1991) können die Hexapoden mit guter Begründung in vier Gruppen unterteilt werden (Abb. 3): Collembola (Springschwänze), Protura (Urinsekten, Beintastler), Diplura (Doppelschwänze) und Insecta. Bei den Insecta ist eine basale Verzweigung zwischen den Archaeognatha (Felsenspringer) und den Dicondylia (Insekten mit zwei Mandibelgelenken) anzunehmen. Die Dicondylia zerfallen in die artenarmen Zygentoma (Fischchen), die äußerst artenreichen Pterygota (geflügelte Insekten, oft jedoch sekundär flügellos) – und die Gattung *Tricholepidion* mit einer einzigen rezenten Art, die seit ihrer Entdeckung durch WYGODZINSKY (1961) formell den Zygentoma zugeordnet wird. Die Pterygota gliedern sich weiter in die Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Odonata (Libellen) und Neoptera, wobei die letzteren die große Masse der Pterygoten enthalten. Innerhalb der Neopteren standen lange 10 Gruppen in einer großen, unaufgelösten Polytomie nebeneinander, die für die ungeklärten verwandtschaftlichen Beziehungen steht: Plecoptera (Steinfliegen), Embioptera (Tarsenspinner), Orthoptera (= Saltatoria; Heuschrecken), Dermaptera (Ohrwürmer), Dictyoptera (Schaben, Gottesanbeterinnen, Termiten), Phasmatodea (Stabschrecken), Notoptera (= Grylloblattodea), Zoraptera (Bodenläuse), Acercaria (Wanzen, Zikaden, Thripse und Verwandte) und Endopterygota (= Holometabola, mit Puppenstadium). Im Jahr 2002 wurde diese Polytomie durch die Neuentdeckung einer Insektengruppe auf 11 Äste erweitert: die Mantophasmatodea (Fersenläufer, Gladiatoren; KLASS et al. 2002). Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die schwerwiegendsten Probleme in den basalen Polytomien der Hexapoden und der Neopteren sowie in den Beziehungen Ephemeroptera – Odonata – Neoptera liegen. Natürlich setzen sich die Probleme bezüglich der Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen in die jüngeren Verzweigungen des Stammbaums fort, was aber außerhalb der Thematik dieser Arbeit liegt.

Die Phylogenetik hat in den letzten beiden Jahrzehnten eine Renaissance erlebt – ausgelöst durch die Erschließung von Gensequenzen als Merkmalssysteme für die phylogenetische Arbeit Mitte der 80er Jahre. Als spätestens Mitte der 90er Jahre klar wurde, dass auch der molekulargenetische Ansatz mit vielen Problemen belastet ist, hat im Gegenzug die Morphologie eine erneute Blüte erfahren. Mittlerweile stehen beide Arbeitsgebiete gleichberechtigt nebeneinander und arbeiten vielfach zusammen. Für die Bestrebungen, die Phylogenie

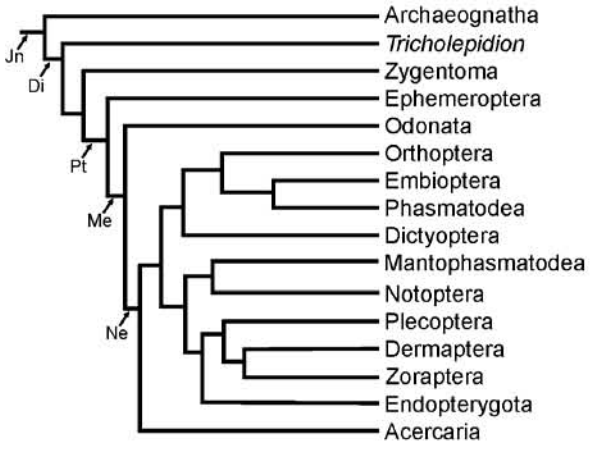
© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at



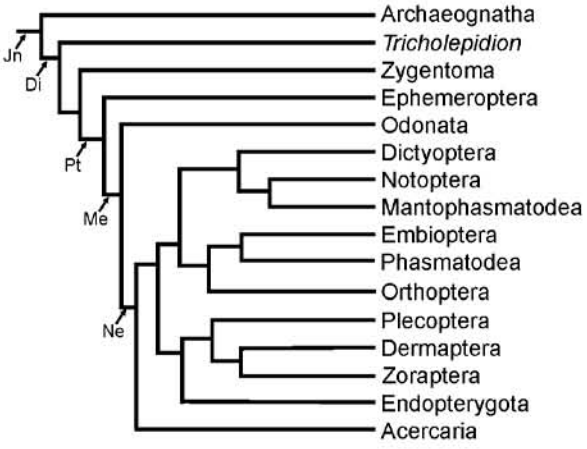
9. Wheeler et al. (2001)
18S+28S rDNA



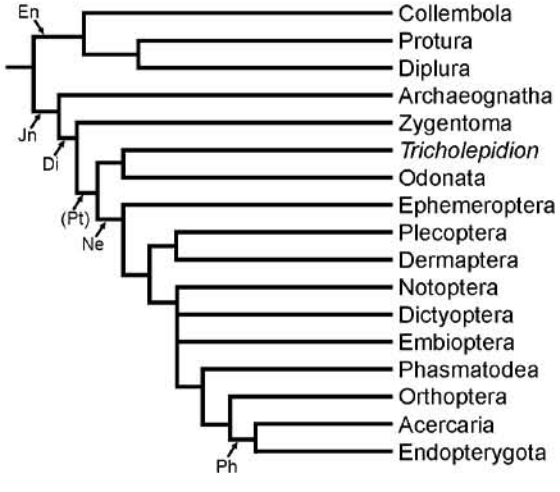
10. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3
Clustal X Alignment - Bayes'sche Analyse



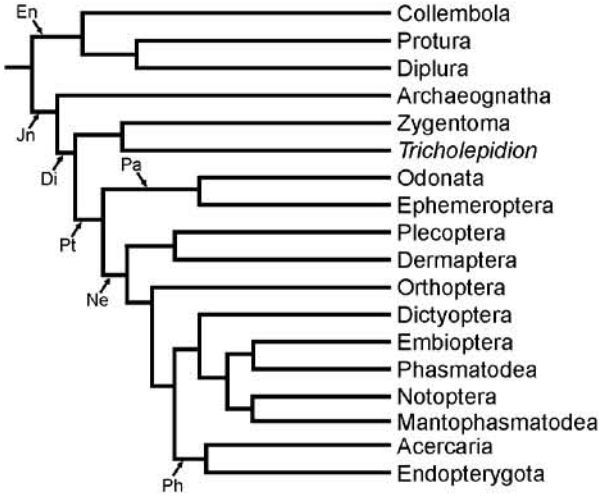
11. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3 + Morphologie
Clustal X Alignment - Parsimonie Paup*



12. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3 + Morphologie
direkte Optimierung



13. Kjer (2004)
18S rDNA



14. Kjer et al. (2006)
12S+16S+18S+28S rDNA
+ H3 + EF1a + COI + COII

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

der Hexapoden zu klären, steht heute eine weitaus umfangreichere morphologische Datenbasis zur Verfügung als dies in den 60er und 70er Jahren der Fall war, nebst einer großen Menge an molekulargenetischen Daten. Dennoch konnten bislang nur in ganz wenigen Punkten Fortschritte erzielt werden. Mit den Daten sind bislang proportional auch die Widersprüche gewachsen, und es gibt inzwischen eine viel größere Zahl miteinander konkurrierender Hypothesen zur Stammesgeschichte der Hexapoden als vor 3 Jahrzehnten (Abb. 4-14).

In den letzten Jahren wurde eine große Zahl von Arbeiten publiziert, die für die Rekonstruktion der Hexapoden-Phylogenie relevant sind. Auf morphologischer Seite sind viele davon speziellen Organsystemen gewidmet; besonders wichtig sind die Beiträge der Arbeitsgruppen um G. Pass zum Kreislaufsystem (z. B. PASS 1991, 1998, 2000; GEREBEN-KRENN & PASS 1999, 2000; PASS et al. 2006; HERTEL & PASS 2002), um J. Büning zur Struktur der weiblichen Gonaden (v.a. der Ovariolen; u.a. BÜNING 1998, 2006) und um R. Dallai zum Bau der Spermatozoen (u.a. DALLAI et al. 2001, 2002, 2003, 2004; siehe auch JAMIESON et al. 1999). R. Machida und Mitarbeiter haben umfassende Untersuchungen zur Ontogenese verschiedener Hexapoden-Gruppen durchgeführt (z. B. IKEDA & MACHIDA 1998; MACHIDA 2006; MACHIDA et al. 2004). Die Arbeiten von J. Kukalová-Peck und Koautoren sowie von T. Hörnschemeyer haben die Morphologie der Flügel und ihres Gelenks zum Thema. S. Gorb und Koautoren haben die Haftstrukturen u.a. an Tarsus und Praetarsus untersucht (z. B. GORB Ed. 2004). Der Autor selbst hat mehrere Arbeiten zur Morphologie des Abdomens publiziert, mit Schwerpunkt auf den äußeren weiblichen Genitalstrukturen (KLASS 1998c, 1999, 2000, 2001, 2003a; KLASS et al. 2003). Hinzu kommt eine Vielzahl von relevanten Einzelarbeiten u.a. zum optischen System (PAULUS 2000; siehe FRIEDRICH 2006), zu Mandibelgelenken und Kopfinnenskelett (STANICZEK 2000; FÜRST VON LIEVEN 2000; KOCH 2000a, b, 2001) und zum Proventriculus (KLASS 1998a, b). Diese Beiträge haben für die jeweiligen Merkmalssysteme zu einem enorm erweiterten Kenntnisstand und teils zu völlig neuen Sichtweisen geführt. In manchen Fällen ist jedoch nach genaueren Untersuchungen die phylogenetische Interpretation wichtiger morphologischer Merkmale deutlich unsicherer geworden; das gilt z. B. für das vordere Gelenk der Mandibel und für das Gonangulum-Sklerit des Ovipositors. Im Kontext der neuen morphologischen Forschung haben auch vorzügliche ältere Arbeiten eine neue Bedeutung gewonnen; besonders zu nennen sind die französischen Beiträge zu den Archaeognatha und Zygentoma (z. B. BITSCH 1963, 1974; CHAUDONNERET 1950; ROUSSET 1973).

Umfangreiche Gesamtdarstellungen zum Thema Hexapodenphylogenie – weitgehend in der Art der früheren Beiträge von Kristensen – wurden von WILLMANN (2003a, b, 2005a; Abb. 6) und BEUTEL (2004) publiziert. In mehreren anderen Arbeiten wurde versucht, die bislang verfügbaren morphologischen Daten zu einer Merkmalsmatrix zusammenzufassen und einer kladistischen Analyse zu unterziehen. Die Publikationen von BITSCH & BITSCH (1998, 2000, 2004) fokussieren sich dabei auf die basalen Verzweigungen der Hexapoden, die von BEUTEL & GORB (2001, 2006; Abb. 4, 5) schließen alle Hexapoden-Ordnungen ein. In den Arbeiten von WHITING et al. (1997), WHEELER et al. (2001), TERRY & WHITING (2005) und GIRIBET et al. (2004) werden morphologische Daten und molekulargenetische Daten gemeinsam analysiert. Die betreffenden morphologischen Datenmatrices weisen jedoch viele Unzulänglichkeiten auf. Die Datenmatrix in WHEELER et al. (2001) wie auch die darauf aufbauende Matrix in TERRY & WHITING (2005) sind dabei in einem Ausmaß von Fehlern durchsetzt, dass die morphologischen Analyse-Ergebnisse als irrelevant erscheinen. Da diese Matrix und daraus resultierende Hypothesen zur Phylogenie große Verbreitung in der Fachwelt erlangt haben, ist diesem Thema eine eigene kritische Darstellung gewidmet (siehe Appendix).

Relevante molekulargenetische Studien sind fast ausschließlich mit der Analyse von Gensequenzen befasst, wobei derzeit noch sehr wenige Gene standardmäßig verwendet werden, die entweder Proteine oder ribosomale RNA-Moleküle (rRNA; Grundbausteine der Ribosomen) kodieren. Die Gene stammen teils aus dem Genom des Zellkerns, teils aus dem des Mitochondriums: 18S rDNA, 28S rDNA, Histon 3 (Kern), 12S rDNA, 16S rDNA, Untereinheiten I und II der Cytochrom-c-Oxidase (Mitochondrium). Von großer Bedeu-

Abb. 9-14: Molekulargenetisch begründete Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den hochrangigen Taxa der Hexapoda. Teilgruppen der Hexapoda: Di = Dicondylia; En = Entognatha; Jn = Insecta (Ectognatha); Me = Metapterygota; Ne = Neoptera; Pa = Palaeoptera; Ph = Phalloneoptera; Po = Polyneoptera; Pt = Pterygota. Verwendete Gene: 12S und 16S rDNA = Untereinheiten der Ribosomen (Mitochondrium); 18S und 28S rDNA = Untereinheiten der Ribosomen (Nukleus); EF-1α = Elongationsfaktor 1α (Nukleus); H3 = Histon 3 (Nukleus); COI und COII = Untereinheiten der Cytochrom-c-Oxidase (Mitochondrium). (**9**) Nach WHEELER et al. (2001), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten; Endopterygota nicht monophyletisch. (**10**)-(**12**) Nach TERRY & WHITING (2005), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten: 3 Baumrekonstruktionen nach verschiedenen Methodenkombinationen; teilweise unter Einschluß der morphologischen Daten. (**13**) Nach KJER (2004), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten. (**14**) Nach KJER et al. (2006), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

tung für die gesamten Hexapoden sind die Publikationen der Arbeitsgruppen um M.F. Whiting und W. Wheeler (WHITING et al. 1997; WHEELER et al. 2001, Abb. 9; TERRY & WHITING 2005, Abb. 10-12), um K. Kjer (KJER 2004, Abb. 13; KJER et al. 2006, Abb. 14) und um G. Giribet (v.a. GIRIBET et al. 2004). Weitere Beiträge sind auf die basalen Verzweigungen der Hexapoden fokussiert sowie gleichzeitig auf die Stellung der Hexapoden im System der Arthropoden (GIRIBET et al. 2001; REGIER et al. 2005; MALLATT & GIRIBET 2006; NARDI et al. 2003a, siehe dazu auch DELSUC et al. 2003 und NARDI et al. 2003b). In den letzten Jahren wurde eine große Vielfalt von v.a. computergestützten Methoden entwickelt um Sequenzen zu alignieren, daraus Stammbäume zu rekonstruieren, und die Stärke der einzelnen Äste im Baum abzuschätzen. Die Frage nach der Sinnhaftigkeit der verschiedenen methodischen Ansätze sowie nach ihren jeweiligen Vorzügen und Nachteilen wird in der Fachliteratur heftig diskutiert.

Für bislang ca. 100 Hexapoden-Arten wurde das Genom der Mitochondrien vollständig sequenziert. Dieses Datenmaterial hat erlaubt, nach Unterschieden in der Anordnung der Gene im Genom zu suchen. Merkmale dieser Kategorie haben Hinweise auf die Verwandtschaft zwischen Hexapoden und Crustaceen (Krebstieren) geliefert (BOORE et al. 1998) und werden in Zukunft sicher eine Rolle bei der phylogenetischen Arbeit an Phthiraptera (Läuse) und Hymenoptera (Hautflügler) spielen, die diesbezüglich eine große Variationsbreite zeigen. Es ist jedoch inzwischen absehbar, dass Merkmale der mitochondrialen Genanordnung mangels Variabilität keine Aussagen zu den phylogentischen Beziehungen zwischen den Ordnungen der Hexapoden erlauben werden (CAMERON et al. 2006). Weitere Gene sowie andere molekulare Strukturen befinden sich im „Versuchsstadium" (siehe z. B. DJERNÆS & DAMGAARD 2006 zum Elongationsfaktor 1α, EF-1α; PREDEL & ROTH im Druck zu Neuropeptiden).

Mit den „Dresden Meetings on Insect Phylogeny", initiiert vom Autor und bislang 2003 und 2005 abgehalten, wurde ein Podium geschaffen, das der besseren Verständigung und Koordination der Arbeitsgruppen dient. Zusammenfassende Beiträge zu den Tagungsthemen sind in den **Entomologischen Abhandlungen**[3] erschienen (z. B. KLASS 2003b).

Ziel des vorliegenden Beitrags ist es, einen Überblick über den aktuellen Kenntnisstand und die vielen noch offenen Fragen zur Stammesgeschichte der Hexapoden zu geben; im Fokus stehen die basalen Verzweigungen der Hexapoda, der Insecta, der Pterygota und der Neoptera. Viele morphologische Merkmale, die als Autapomorphien von Taxa vorgeschlagen wurden, werden kritisch diskutiert. Die Ergebnisse der auf morphologischer, molekularer oder kombinierter Basis durchgeführten Analysen werden verglichen. Die wichtigsten Merkmalsprogressionen, die die einzelnen Untergruppen der Hexapoden auszeichnen, werden dargestellt. In einem abschließenden Kapitel wird noch ein kurzer Überblick über die frühe Fossilgeschichte der Hexapoden gegeben.

[3] Die Zeitschrift wurde 2006 in „Arthropod Systematics & Phylogeny" umbenannt.

2. Die Herkunft der Hexapoda

2.1. Gliederung der Arthropoda

Die Hexapoda sind eine Untergruppe der Arthropoda (Gliederfüßler), die sich vor allem durch ihren segmentalen Körperbau in Verbindung mit einem chitinösen Außenskelett und den Besitz von einem Paar Extremitäten (Beine im weitesten Sinne) je Segment auszeichnen. Die Extremitäten sind durch ihre Anpassung an sehr unterschiedliche Funktionen äußerst vielgestaltig; sie fungieren u.a. als Laufbeine, Schwimmbeine, Mundwerkzeuge, Greifzangen, Antennen, Sprunggabeln und Kopulationsapparate.

Die Arachnida (Spinnentiere) sind wie die Hexapoda eine fast durchgehend terrestrische Arthropodengruppe; neben den Webspinnen, Skorpionen, Weberknechten und Milben gehören zu ihnen noch einige kleinere Ordnungen. Die artenarmen marinen Klassen Pantopoda (Asselspinnen) und Merostomata (in der rezenten Fauna nur noch durch die Pfeilschwanzkrebse, *Limulus*, vertreten) sind mit den Arachnida verwandt – wobei dies aber für die Pantopoda nicht eindeutig ist.

Die Crustacea (Krebstiere) sind eine vielgestaltige, überwiegend aquatische Klasse der Arthropoden, zu der neben den allbekannten Decapoda (Zehnfußkrebse mit z. B. Hummer und Garnelen) und Isopoda (Asseln, mit vielen terrestrischen Vertretern) eine Vielzahl weniger auffälliger Untergruppen gehört. Decapoda wie auch Isopoda zählen zur großen Crustaceen-Untergruppe der Malacostraca, die unten noch von Bedeutung sein wird. Weitere wichtige Teilgruppen der Crustaceen sind die Branchiopoda (z. B. *Artemia*, *Triops* und *Daphnia*), die Cirripedia (Rankenfüßer, z. B. *Lepas*), die Copepoda (Ruderfußkrebse, z. B. *Cyclops*), die Remipedia und die Ostracoda (Muschelkrebse).

Die terrestrischen Klassen Chilopoda (Hundertfüßer), Symphyla (Zwergfüßer), Diplopoda (Tausendfüßer) und Pauropoda (Wenigfüßer) werden oft als „Myriapoda" zusammengefasst, doch ist nur für die beiden letztgenannten Gruppen eine enge Verwandtschaft gut begründet.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

2.2. Myriapoden oder Crustaceen als Schwestergruppe der Hexapoden?

Lange Zeit herrschte in Fachkreisen Einigkeit darüber, dass die Hexapoden gemeinsam mit den „Myriapoden" eine stammesgeschichtliche Einheit bilden. Die betreffenden Klassen wurden als „Tracheata" oder „Atelocerata" zusammengefasst. Der erste Name bezieht sich auf das Vorhandensein eines Tracheensystems mit einem Paar von Öffnungen (Stigmen) an vielen Rumpfsegmenten, der zweite auf den Verlust der Extremitäten eines der vorderen, am Bau des Kopfes beteiligten Segmente (das bei den Crustacea das hintere Antennenpaar bildet). Beide Merkmale könnten vielleicht als Parallelentwicklungen (Homoplasien) im Zuge der Anpassung an das Landleben erklärt werden. Ähnlichkeiten, die zumindest Insekten und Chilopoden in der Muskulatur und Innervierung der Tracheenstigmen zeigen, sprechen jedoch eher für eine Homologie des Tracheensystems (KLASS & KRISTENSEN 2001). Ein weiteres Argument für die „Tracheaten-Hypothese" sind die bei allen Gruppen vorhandenen kutikularen Invaginationen (= Apodeme) im vorderen Kopfbereich: die vorderen Arme des Tentoriums (= kutikulares Innenskelett des Kopfes). Bei der phylogenetischen Interpretation solcher Apodeme im Kopfbereich ist allerdings Vorsicht geboten, da durchaus Homoplasien bekannt sind; dies ist u.a. aus MARVILLETs (1978, 1982) Vergleich von Kopfapodemen bei Crustacea-Isopoda (Asseln) und Pterygota ersichtlich (siehe auch BITSCH & BITSCH 2002: 164; KOCH 2001: 167).

Etwa seit Anfang der 1990er Jahre häufen sich jedoch die Indizien dafür, dass die Hexapoden mit den Crustaceen nächstverwandt und vielleicht sogar nur eine Untergruppe der Krebstiere sind. Die Hauptargumente kommen aus dem Vergleich des optischen Systems und der frühontogenetischen Entstehung des Nervensystems bei einzelnen Vertretern der Crustaceea und Hexapoda sowie aus molekulargenetischen Analysen der Stammmesgeschichte (Übersicht in RICHTER 2002).

Eine Gemeinsamkeit, die alle Crustaceen und Hexapoden teilen – sofern sie nicht augenlos sind – ist der annähernd identische Bau der Untereinheiten der Komplexaugen (Ommatidien) auf der Ebene der Einzelzellen. Wichtige Strukturmerkmale des Crustaceen-Hexapoden-Ommatidiums wurden aber auch bei einer Untergruppe der Chilopoden gefunden (Notostigmophora = Spinnenläufer; MÜLLER et al. 2003), womit sich die Frage stellt, ob das Fehlen der betreffenden Eigenschaften bei den (meisten) Myriapoden nicht auf sekundärer Veränderung beruht.

Bei Malacostracen und Insekten findet sich unter dem Komplexauge ein ähnlicher Satz von verschiedenen Nervenzelltypen, die den optischen Reiz an die noch tiefer unter dem Auge liegenden optischen Ganglien weiterleiten (NILSSON & OSORIO 1997). Ferner zeigen diese optischen Ganglien eine ähnliche Gliederung in drei voneinander isolierte, in Reihe liegende Portionen (Neuropile): Lamina, Medulla, Lobula; bei etlichen Vertretern kommt als viertes Neuropil noch eine Lobulaplatte hinzu. Es ist einzusehen, dass diese Merkmale des optischen Systems bei den ursprünglichen Hexapodengruppen mit reduzierten oder fehlenden Komplexaugen (Protura, Collembola, Diplura) nicht oder nur teilweise ausgebildet sind. Die phylogenetische Stichhaltigkeit dieser Argumente wird aber klar dadurch begrenzt, dass mehrere der relevanten Merkmale bei Archaeognathen (mit wohlentwickelten Augen) nicht vorhanden sind (KLASS & KRISTENSEN 2001; SINAKEVITCH et al. 2003).

Ähnlichkeiten, die Malacostracen und Insekten gegenüber den Myriapoden in der Ontogenese des Nervensystems zeigen, betreffen v.a. das Vorhandensein **einzelner** Neuroblasten (Stammzellen des Nervensystems), deren Anordnung an der Ventralseite der Segmente sowie deren spezielle Teilungsabfolge (Übersichtsdarstellungen in SIMPSON 2001; DOHLE 2001; HARZSCH 2003; siehe DOVE & STOLLEWERK 2003 zu Myriapoda). Andere Crustaceen sind bislang leider nur fragmentarisch untersucht. Die untersuchten Branchiopoden (*Triops*, *Leptodora* und *Artemia*; siehe HARZSCH 2003) zeigen ebenfalls Neuroblasten und zumindest einige Elemente des für Malacostracen und Hexapoden typischen Zellteilungsmusters (es ist nur teilweise bekannt), doch weicht die räumliche Verteilung der Neuroblasten stark ab.

Die Gemeinsamkeiten im optischen System und in der Ontogenese des Nervensystems bestehen also vorwiegend zwischen den Hexapoden (teilweise nur den dicondylen Insekten) und den Malacostracen und gelten nur zum Teil auch für die Branchiopoden und andere Crustaceen-Gruppen. Damit ist aus morphologischer Sicht die Gruppe Malacostraca der interessanteste Kandidat als Schwestergruppe der Hexapoden.

Vor diesem Hintergrund ist es überraschend, dass in den bislang umfangreichsten molekulargenetischen Arbeiten die Branchiopoda als die nächsten Verwandten der Hexapoda erscheinen (MALLATT & GIRIBET 2006: 18S und 28S rDNA; REGIER et al. 2005: Elongationsfaktoren 1α und 2 sowie große Untereinheit der RNA-Polymerase II) – ein Ergebnis, das mit einer Schwestergruppenbeziehung Hexapoda-Malacostraca unvereinbar ist. In GIRIBET et al. (2004: Abb. 2) erscheinen Collembola und Insecta als mit Crustaceen verwandt, eine die Protura und Diplura umfassende Gruppe bildet aber die Schwestergruppe der Myriapoden-Gruppe Symphyla.

Insgesamt sollte die Frage, ob die Malacostracen, die Branchiopoden oder die Myriapoden die nächsten Ver-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

wandten der Hexapoden sind, derzeit noch als unentschieden gelten. Eine Beantwortung dieser Frage ist jedoch für die Rekonstruktion der Hexapoden-Phylogenie von eminenter Bedeutung, weil die Interpretation vieler Merkmale und deren Lesrichtung (Evolutionsrichtung, Polarität) bei den Hexapoden sehr davon abhängt, ob der Außengruppenvergleich mit Malacostracen, mit Branchiopoden, oder mit diversen Myriapoden durchgeführt wird.

2.3. *Devonohexapodus bocksbergensis*: ein mariner Ur-Hexapode?

Dieses aus dem unteren Devon (390 Millionen Jahre alt) stammende Fossil wurde von HAAS et al. (2003) als ursprünglicher Hexapode beschrieben, der noch ein vielsegmentiges Abdomen mit recht langen Extremitäten besitzt und primär aquatisch war. HAAS et al. (2003) nennen **(1)** das Fehlen der 2. Antennen am Kopf und **(2)** den einästigen Zustand der Rumpfextremitäten als Merkmale, die *Devonohexapodus* zu den Tracheata stellen. Merkmale, die auf Hexapoden hinweisen, sind **(3)** die Unterteilung des Rumpfes in zwei Abschnitte (Tagmata), der vordere („Thorax" mit 3 Segmenten) mit langen, schlanken Beinen, und **(4)** der hintere („Abdomen" mit ca. 35 Segmenten) mit kurzen, stämmigen Extremitäten; **(5)** die Ähnlichkeit der terminalen Extremitäten mit Cerci; **(6)** eine Differenzierung der beiden subterminalen Extremitätenpaare, die an die Gonapophysen (Valven, „Gonopoden") des Ovipositors der Insekten erinnert; und **(7)** die Gliederung der „Thorax"-Extremitäten in (wahrscheinlich) nicht mehr als 6 Beinglieder.

Ein großes Problem in der Interpretation durch HAAS et al. (2003) liegt darin, dass die ventralen Teile des Kopfes mitsamt (zumindest) den Mandibeln und den 1. Maxillen am Fossil nicht erkennbar sind. Entweder gingen sie dem Tier nach dem Tod verloren; dann könnten aber durch den selben Prozess auch die 2. Antennen postmortal abhanden gekommen sein, womit Argument (1) fragwürdig wird. Oder am Kopf von *Devonohexapodus* gab es nie solche Strukturen; so gesehen kann *Devonohexapodus* auch ein sehr ursprünglicher Arthropode mit geringem Cephalisationsgrad sein (mit nur wenigen in die Kopfbildung einbezogenen Segmenten). Die mutmaßlichen „Thoraxbeine" von *Devonohexapodus* entsprächen dann eher den Mundwerkzeugen als den Thoraxbeinen der Hexapoden. Mit dieser Interpretation wären die Argumente (3) und (4) hinfällig.

Auch die anderen Merkmale sind wenig überzeugend: (2, 7) Einästige Extremitäten wie auch Extremitäten mit nicht mehr als 6 Gliedern haben sich auch bei manchen Crustacea entwickelt. (5) Die terminalen Anhänge zeigen keine spezifischen Gemeinsamkeiten mit den Cerci der Diplura und Insecta, und sie könnten auch der Furca diverser Crustacea entsprechen (von HAAS et al. 2003 nicht diskutiert). Ähnlich spezialisierte (sub)terminale Extremitäten treten auch bei anderen Arthropoden auf (Chilopoda; Symphyla; Malacostraca: Uropoden). (6) Auch das Gonopoden-artige Aussehen von zwei hinteren Extremitätenpaaren ist wenig spezifisch. Die Annahme einer Homologie mit den Gonapophysen des Insekten-Ovipositors würde ferner voraussetzen, dass ein Ovipositor bereits an der Basis der Hexapoden ausgebildet war (vergleiche Abschnitt 4.2.), wie auch eine weibliche Genitalöffnung deutlich vor der Spitze des Abdomens. Dies erscheint sehr unwahrscheinlich.

Damit sind die Argumente, die HAAS et al. (2003) für eine Stellung von *Devonohexapodus* an der Basis der Hexapoden geben, insgesamt kaum überzeugend (siehe auch WILLMANN 2005b).

3. Monophylie der Hexapoden

Gehen alle Hexapoden auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zurück, d. h. sind sie monophyletisch? Die Monophylie der Hexapoden wurde zwar selten in Frage gestellt, doch ist sie morphologisch schwer zu begründen. Ein Teilproblem bei der Suche nach Merkmalen, die die Monophylie der Hexapoden belegen könnten, ist, dass die Frage nach der nächstverwandten Arthropodengruppe (Myriapoden, Branchiopoden oder Malacostracen) ungeklärt ist.

(1) Vergleicht man die Hexapoden mit den Myriapoden, dann ist ihr Hauptmerkmal die Bildung eines Abdomens, dem richtige Laufbeine fehlen; nur an den drei Thoraxsegmenten bleiben Laufbeine erhalten[4], während Myriapoden an fast allen Rumpfsegmenten Laufbeine tragen. Die abdominalen Extremitäten sind jedoch bei den vier großen Untergruppen der Hexapoden in sehr unterschiedlicher Weise modifiziert. Bei den Collembola (mit nur 6 Abdominalsegmenten) sind die der Segmente 1, 3 und 4 als Ventraltubus, Retinaculum (Häkchen zum Halten der Sprunggabel) und Manubrium (Sprunggabel) ausgebildet; an allen drei Segmenten sind die linke und die rechte Extremität an ihrer Basis in der Körpermitte verwachsen. Bei Protura sind maximal an den Abdominalsegmenten 1-3 paarige, weniggliedrige Extremitätenstummel erhalten. Diplura und Insecta zeigen an den Segmenten 1-9 eine ähnliche Umformung der Extremitäten in lappenförmige Coxite, denen stiftförmige Styli sowie einziehbare Coxalbläschen aufsitzen. Bei den Diplura und Pterygota sowie bei den meisten Zygentoma sind dabei die beiden Coxite eines Segments mit dem eigentlichen, in der ventralen

[4] BITSCH & BITSCH (2004: 535) sprechen zwar auch von Apomorphien im Thorax der Hexapoden gegenüber dem aller anderen Arthropoden, nennen jedoch keine speziellen Apomorphien.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Mitte gelegenen Sternit zu einer einheitlichen Bauchplatte verschmolzen (Coxosternit). Angesichts dieser Umstände kann allenfalls eine moderate Reduktion der abdominalen Extremitäten als Autapomorphie der Hexapoda angesehen werden (siehe auch WILLMANN 2005a), was aber nicht sehr überzeugend ist.

Vergleicht man den Zustand der hinteren Rumpfsegmente bei Hexapoden und Crustaceen, dann ergeben sich ganz andere Aspekte. Auch die Malacostraca haben einen hinteren Rumpfabschnitt mit reduzierten und modifizierten Extremitäten (Pleon mit Pleopoden hinter dem Peraeon; mit segmentalen Ganglien); Branchiopoda haben einen völlig extremitätenlosen hinteren Rumpfabschnitt (auch Abdomen genannt; ohne segmentale Ganglien, DEUTSCH 2001: Abb. 2). Das „Abdomen" der Branchiopoda kommt ob seines Mangels an Extremitäten und Ganglien nicht als Homologon des Hexapoden-Abdomens in Frage. Um Malacostracen-Pleon und Hexapoden-Abdomen als homolog zu sehen, müsste angenommen werden, dass die Vordergrenze dieses Körperabschnitts im Verlauf der Evolution verschoben wurde – was durchaus vorstellbar ist. Hier kommen auch die Segmentierungsgene (u.a. Hox-Gene) ins Spiel, die bei der Ontogenese und gegenseitigen Abgrenzung von Segmenten und Körperabschnitten eine große Rolle spielen (AVEROF & AKAM 1995; DEUTSCH 2001). Interessant ist das Verteilungsmuster der Gene **Antp** und **abd-A**, die ursprünglich beide entlang des größten Teils des Rumpfes exprimiert werden (so auch bei Branchiopoda). Im Gegensatz dazu ist bei der von ABZHANOV & KAUFMAN (2000) untersuchten Assel (Malacostraca) im wesentlichen **Antp** auf das Peraeon und **abd-A** auf das Pleon begrenzt, was der Begrenzung von **Antp** auf den Thorax und **abd-A** auf das Abdomen bei Insekten nahe kommt; bei beiden Taxa ist das letzte Segment des Abdomens bzw. Pleons (das die Cerci bzw. die Uropoden trägt) von der **abd-A** Expression ausgeschlossen. Ein drittes untersuchtes Gen (**Ubx**) verhält sich allerdings gegenläufig: Expression bei der Assel im Peraeon, bei den Insekten aber im Abdomen. Hinsichtlich der Homologie der Tagmata-Bildung bei Malacostraca und Hexapoda sind die Evidenzen also noch widersprüchlich (siehe auch HUGHES & KAUFMAN 2002). Es ist jedoch gegenwärtig nicht völlig auszuschließen, dass Reduktion und Modifikation abdominaler bzw. pleonaler Extremitäten bei Malacostraca und Hexapoda homolog sind – falls diese Taxa wirklich nächstverwandt sind – und damit vielleicht keine Autapomorphie der Hexapoden.

(2) MANTON (1964) und KOCH (2000a) interpretieren Apodeme der Kopfkapsel der Collembola und Diplura als echte hintere Arme des Tentoriums, homolog denen der Insecta. Das Vorhandensein dieser Strukturen käme demnach als Autapomorphie der Hexapoda in Betracht (siehe auch WILLMANN 2005a). BITSCH & BITSCH (2002: 170) widersprechen jedoch der Homologisierung der Strukturen bei den Insekten und den beiden entognathen Gruppen.

Weitere Argumente für die Monophylie der Hexapoden (siehe KLASS & KRISTENSEN 2001) betreffen spezielle Eigenschaften der Komplexaugen-Ommatidien und der Cerci (Extremitäten des letzten Abdominalsegments: 10. bei Diplura, 11. bei Insecta). Sie können jedoch u.a. deshalb nicht überzeugen, weil den Diplura und Protura die Komplexaugen fehlen und die Collembola und Protura keine eindeutig mit den Cerci homologisierbaren Anhänge besitzen (ein sekundärer Verlust, wenn man für jedes Segment das ursprüngliche Vorhandensein von Extremitäten annimmt). Weitere Apomorphien, die bei allen oder mehreren Hexapoden-Gruppen auftreten, können deshalb nicht eindeutig für die Monophylie der Hexapoden sprechen, weil sie auch innerhalb der Myriapoden auftreten (z. B. Bildung eines Labiums durch mediane Verwachsung der beiden 2. Maxillen; BITSCH & BITSCH 2004: 535).

Im morphologisch begründeten Stammbaum von GIRIBET et al. (2004: Abb. 1) werden viele Merkmale angegeben, die die Monophylie der Hexapoda insgesamt sehr gut begründen würden. Der Bestand an Außengruppentaxa (3 Crustaceen-, 2 Chilopoden- und 2 Symphylen-Gattungen) ist jedoch für eine solche Feststellung zu lückenhaft (u.a. fehlen die Diplopoda und Pauropoda). Einige der für Hexapoden gelisteten Autapomorphien betreffen Merkmale, für die die Polarität allgemein sehr fragwürdig ist; und es ist ferner unklar wie die explizite Polaritätsannahme in der Analyse von GIRIBET et al. (2004) zustande gekommen sein soll, da die Hexapoda als ein Ast einer basalen Polytomie des Stammbaums erscheinen. „Autapomorphien" dieser Kategorie sind: Corneagenzellen der Ommatidien als primäre Pigmentzellen (Merkmal 5); Ocellen ohne Fusion zu einem Naupliusauge (Merkmal 8); Laufbeine mit 6 Beingliedern (Merkmal 86); besondere Struktur der Ovariolen (Merkmal 164); Fehlen einer Verbindung der vorderen Arme des Tentoriums mit querliegendem Sklerit (Merkmal 44; alternativ kommt dessen Vorhandensein als Autapomorphie der Myriapoda in Frage). Andere Merkmalszustände könnten Autapomorphien umfangreicherer Arthropodengruppen sein, z. B. die mediane Verwachsung der beiden 2. Maxillen (Merkmal 24), oder der Merkmalszustand ist für zu viele Hexapodentaxa unbekannt, z. B. der Expressionsmodus des Gens Distal-less für die Protura, Diplura und Archaeognatha (Merkmal 32). In anderen Fällen ist die Kodierung der Merkmale problematisch: Mögliche Homologien mit Außengruppen wurden nicht berücksichtigt

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

(Merkmal 25: den Superlinguae des Hypopharynx homologe Strukturen sind vermutlich auch bei Crustaceen vorhanden, siehe BITSCH & BITSCH 2004: Merkmal 18). Bei einigen Merkmalen wurde eine problematische Vereinfachung durchgeführt oder wahrscheinlich nicht-homologe Strukturen verglichen; Beispiele sind die Beschränkung auf die reine Anzahl der Beinglieder beim Vergleich der Beine der verschiedenen Arthropodengruppen (Merkmal 86; siehe dazu u.a. BITSCH 2001; HASENFUSS 2002) und das Merkmal zu den Coxalbläschen (Merkmal 121; siehe dazu KLASS & KRISTENSEN 2001).

Unter den molekulargenetischen Studien deuten einige auf einen monophyletischen Ursprung der Hexapoden hin (WHEELER et al. 2001; KJER et al. 2006; MALLATT & GIRIBET 2006; REGIER et al. 2005), andere sprechen dagegen (z. B. GIRIBET & RIBERA 2000; GIRIBET et al. 2001, 2004: Abb. 2). In der Arbeit von NARDI et al. (2003a), deren Untersuchungen auf großen Teilen des mitochondrialen Genoms beruhen, erscheinen die Insecta als Untergruppe der Crustacea, weitab von den Collembola (Protura und Diplura sind in der Auswahl nicht enthalten). Allerdings sind die Ergebnisse in NARDI et al. (2003a) je nach verwendeter Analysemethode recht unterschiedlich, und die Äste der resultierenden Stammbäume nur schlecht unterstützt; ferner stehen auch die Biene *Apis* und die Laus *Heterodoxus* außerhalb der Insecta! Eine weiterführende Übersicht zu den molekulargenetischen Ergebnissen geben BITSCH et al. (2004).

Angesichts der dürftigen morphologischen Begründung der Hexapoden-Monophylie ist das Zitat von GIRIBET et al. (2004: 327) „The non-monophyly of hexapods is certainly shocking from a morphological perspective" nicht sehr angemessen. Die Monophylie der Hexapoda sollte derzeit am besten als mäßig begründete Arbeitshypothese angesehen werden, jedoch mit viel verbleibender Unsicherheit. Für diese Sichtweise spricht auch, dass es – von einem Teil der molekulargenetischen Arbeiten abgesehen – keine überzeugenden Argumente dafür gibt, dass Teilgruppen der Hexapoden mit unterschiedlichen anderen Arthropoden verwandt wären.

4. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Hexapoden

Innerhalb der Hexapoden sind vier Hauptlinien mehr oder weniger gut gesichert: Die Collembola, Protura, Diplura (mit den Untergruppen Campodeina = Rhabdura und Japygina = Dicellurata) und Insecta (mit Archaeognatha, *Tricholepidion*, Zygentoma und Pterygota). Die Monophylie der Collembola wie auch die der Protura steht außer Zweifel, da beide Gruppen zahlreiche Spezialentwicklungen aufweisen (BITSCH & BITSCH 2000, 2004). Die auffälligsten Besonderheiten der Collembola sind die Reduktion des Abdomens auf 6 Segmente und die sehr spezialisierte Ausbildung der Extremitäten der Abdominalsegmente 1, 3 und 4 (Ventraltubus und Sprungapparat, siehe oben). Protura fallen durch das völlige Fehlen der Antennen auf; deren Funktion wird durch die Beine des 1. Thoraxsegments übernommen („Beintastler"). Die Monophylie der Insecta ist ebenfalls sehr gut unterstützt, die der Diplura moderat; beide Gruppen sollen hier diskutiert werden.

4.1. Monophylie der Diplura

Die Zusammengehörigkeit der Campodeina und Japygina ist nur mäßig gut begründet – vor allem weil sich verschiedene Merkmale widersprechen. Argumente für Monophylie der Diplura sind **(1)** eine spezielle Ausbildung des Gelenks zwischen Femur und Tibia, **(2)** ein besonderer Muskel zwischen Trochanter und Femur (MANTON 1972), der den Femur rotiert, und **(3)** eine Verfalzung der Galeae der Maxillen mit den seitlichen Loben (Superlinguae) des Hypopharynx (KRISTENSEN 1997: Abb. 21.2D, E, I). Ferner zeigen alle Diplura **(4)** einen speziellen Typ von Entognathie (KOCH 1997, 2000a, b, 2001): Die Mandibeln und Maxillen einer Seite sind dabei in eine gemeinsame Kiefertasche versenkt. In der ontogenetischen Entwicklung der Entognathie ist nach MACHIDA (2006) eine Rotation der labialen Teile zu erkennen, und es werden vom Dorsum des Maxillensegments Sklerite gebildet, die seitlich des Labiums zu liegen kommen (Admentum). **(5)** Gemäß BITSCH & BITSCH (2004) kann vielleicht auch der Verlust der vorderen Arme des Tentoriums als Autapomorphie der Diplura angesehen werden, nach KOCH (2000a) sind diese Elemente jedoch vorhanden. Alle einschlägigen Merkmale sind bislang nur bei wenigen Dipluren-Arten untersucht, und die Gelenkung zwischen Femur und Tibia müsste zu Vergleichszwecken bei Collembola und Protura nachuntersucht werden (BITSCH & BITSCH 2000).

Die 10-Segmentigkeit des Abdomens (KOCH 1997), mit den Cerci als Extremitäten des 10. Segments (KLASS 2001; MACHIDA 2006), kann derzeit nicht als Autapomorphie der Diplura angesehen werden, da die Segmentzahl des Abdomens bei den Großgruppen der Hexapoda zu variabel ist, um die Polarität dieses Merkmals zu bestimmen (11 oder 12 (?) bei Protura; 6 bei Collembola; 10 bei Diplura; 11 bei Insecta). Es sei betont, dass die Bildung der Cerci durch das 10. (Diplura) bzw. 11. Segment (Insecta) nicht deren Homologie widerspricht: bei beiden Taxa werden die Cerci vom **letzten** Abdominalsegment gebildet (dessen restliche Teile bei Pterygota teilweise reduziert sind, siehe Abschnitt 5.4.).

Auf der anderen Seite zeigen **(1)** die Ovarien bei Japygina eine Organisation wie bei ursprünglichen Insek-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

ten: kammartige (segmentale?) Gliederung in hintereinanderliegende Untereinheiten (Ovariolen), die cytologische Struktur des Germarium-Vitellarium-Bereichs der Ovariolen folgt dem panoistischen Typ. Campodeina zeigen hingegen eine Organisation wie bei Collembola und Protura: Ovarium sackartig ungegliedert, die cytologische Struktur in Germarium und Vitellarium folgt (wie bei Collembola) dem meroistischen Typ (z. B. HEMING 2003; ŠTYS & BILIŃSKI 1990; ŠTYS et al. 1993; BILIŃSKI & SZKLARZEWICZ 1991; KRISTENSEN 1997; BITSCH & BITSCH 1998, 2000). Bei diesem Merkmalskomplex ist allerdings keine klare phylogenetische Interpretation und Abschätzung von Parallelentwicklung möglich, so dass er der Monophylie der Diplura nicht wirklich widerspricht. Die Campodeina haben mit den Collembola und Protura ferner **(2)** das Fehlen von Tracheenstigmen am Abdomen gemeinsam.

Monophyletische Diplura resultieren mit schwacher bzw. deutlicher Unterstützung in den kladistischen Analysen von BITSCH & BITSCH (2000) und GIRIBET et al. (2004: Abb. 1), nicht jedoch in BITSCH & BITSCH (2004). Die molekulargenetischen Ergebnisse sprechen eindeutig für die Monophylie der Diplura (WHEELER et al. 2001; KJER 2004; KJER et al. 2006; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2).

†*Testajapyx* aus dem Karbon wurde von KUKALOVÁ-PECK (1987: Abb. 1-9; 1991) als Diplure eingestuft. Dieses Tier war jedoch anscheinend ectognath (mit freiliegenden Mundwerkzeugen) und besaß wohlentwickelte Komplexaugen und Palpen – im Gegensatz zu allen rezenten Dipluren; andererseits waren aber die Cerci zangenförmig wie bei den Japygidae. Die Zugehörigkeit dieses Fossils zu den Diplura oder sogar Japygina (Zangen!) würde die Annahme zahlreicher Parallelentwicklungen bedeuten, jedoch ist eine solche Stellung nur sehr schlecht begründet (die in KUKALOVÁ-PECK 1987, 1991 genannten möglichen Synapomorphien sind wenig überzeugend; siehe auch BITSCH 1994; KRISTENSEN 1997).

4.2. Monophylie der Insecta

Für die Insekten ist Monophylie von morphologischer Seite äußerst überzeugend begründet, und sie wird auch von molekulargenetischer Seite durchgehend bestätigt (KJER 2004; KJER et al. 2006; 18S+28S rDNA Baum in WHEELER et al. 2001; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2; REGIER et al. 2005; MALLATT & GIRIBET 2006). In der phylogenetischen Analyse von BEUTEL & GORB (2006) sind die Insecta die bei weitem am stärksten unterstützte Teilgruppe innerhalb der Hexapoden, und auch in BITSCH & BITSCH (2004) ist ihre Monophylie eindeutig. Die Insecta werden oft auch als Ectognatha bezeichnet; dieser Name bezieht sich auf die vermutlich plesiomorphe (ursprüngliche) Eigenschaft, dass die Basis der Mundwerkzeuge frei liegt und nicht von langen Wangenfalten seitlich umwachsen ist wie bei den entognathen Gruppen Collembola, Protura und Diplura. Sehr kurze Wangenfalten sind jedoch auch bei ursprünglichen Insecta vorhanden (z. B. STURM & MACHIDA 2001: Abb. 8.7. a für Archaeognatha).

Apomorphien, die sich in allen großen Teilgruppen der Insecta finden, sind u.a.: **(1)** Der Bau der Antennen mit Muskulatur nur im Basalglied (Scapus) und dem Johnstonschen Organ – ein Sinnesorgan, das die Auslenkung der Antenne misst – im zweiten Glied (Pedicellus); die restlichen, muskellosen Antennenglieder werden als Flagellum zusammengefasst. Die Antennen der anderen Hexapodengruppen haben Muskulatur in allen Gliedern bis auf das letzte, ein Johnston'sches Organ fehlt. **(2)** Im kutikularen Innenskelett des Kopfes verbinden sich die hinteren Tentorialarme der beiden Seiten in der Kopfmitte zu einem stabilen Querrohr (KOCH 2000a); vielleicht sind auch die hinteren Tentorialarme insgesamt eine Autapomorphie der Insecta (BITSCH & BITSCH 2002). **(3)** Der Prätarsus, das krallentragende letzte Beinglied, ist stark reduziert, und die Krallen gelenken mit dem distalen Rand des letzten Tarsengliedes. **(4)** Der Tarsus der Beine ist in mehrere Glieder unterteilt. **(5)** Das letzte (11.) Tergit des Abdomens trägt einen langen, geringelten medianen Fortsatz, das Terminalfilum (= Paracercus), das allerdings innerhalb der Pterygota nur noch bei den Ephemeroptera in dieser Form erhalten ist. **(6)** Im Gefäßsystem sind die Antennengefäße von der Aorta getrennt (PASS 1991, 1998, 2000; PASS et al. 2006). **(7)** BITSCH & BITSCH (2004) nennen ferner die Mündung der Labialdrüsen an der vorderen Basis des Labiums, innerhalb eines zwischen Labium und Hypopharynx gelegenen Raumes (= Salivarium).

In der Embryonalentwicklung ist kennzeichnend, dass **(8)** die Serosa die Unterseite des Embryos von beiden Seiten her überfaltet und so vorübergehend eine unter ihm liegende Höhle bildet; Teile der inneren Faltenwand werden vom Embryo abgegeben und sind somit als Amnion zu bezeichnen (MACHIDA 2006). Die Überfaltung, die im weiteren Verlauf der Embryonalentwicklung wieder aufgelöst wird, ist bei Archaeognatha sehr kurzlebig. Ferner sind bei Embryonen der Insecta **(9)** die Extremitäten des 1. Abdominalsegments vorübergehend als drüsige Pleuropodien ausgebildet.

Von besonderer Bedeutung ist **(10)** die Bildung eines Ovipositors (Legerohr) an der Ventralseite der Abdominalsegmente 8 und 9 der Weibchen (zur morphologischen Grundausstattung siehe KLASS 2003a). Die Hauptelemente dieser komplexen Struktur sind die Coxite der beiden Segmente (Valviferen), deren zu Valven verlängerte Coxalbläschen (1. und 2. Valven oder Gonapophysen; BITSCH 1994), die nach hinten verlängerten

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Coxalloben des 9. Segments (3. Valven oder Gonoplacs) sowie mehrere kleine Sklerite an der Basis (u.a. Reste der eigentlichen Sternite). Die 1. und die 2. Gonapophysen einer Seite sind durch ein Nut-und-Feder-System der Länge nach miteinander verfalzt, und die vier Gonapophysen umschließen gemeinsam einen Eikanal. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt ursprünglich noch am Hinterrand des 7. Abdominalsegments (so bei Archaeognatha und Zygentoma), von wo aus die Eier nach hinten in den Eikanal eingeschleust werden. Sklerite am seitlichen Vorderrand des 9. Abdominalsegments (das Gonangulum und seine Vorläufersklerite) bilden eine Formation, die eine koordinierte gegenseitige Bewegung der Gonapophysen gestattet, wodurch diese langsam in ein Medium oder einen Spaltraum eingeschoben werden können, wohin die Eier dann gezielt abgelegt werden können. Das Medium bietet den Eiern Schutz und ist oft selbst die Nahrungsgrundlage für die schlüpfenden Larven (z. B. lebendes Pflanzengewebe). Durch geringe Änderungen in seiner Länge und Ausgestaltung (z. B. Härte, Besatz mit Sägezähnen) kann der Ovipositor an verschiedene Eiablage-Substrate angepasst werden. Das Spektrum reicht vom kurzen, stämmigen Sägewerkzeug der Libellen bis hin zum dünnen, oft mehr als körperlangen Legebohrer der Schlupfwespen. Durch seine funktionelle Vielfältigkeit ist der Ovipositor sicher ein Organ, das viel zum großen Erfolg der Insekten beigetragen hat – auch wenn er später bei vielen Untergruppen der Pterygota wieder reduziert wurde. Die Gonapophysen sind übrigens bei vielen Archaeognatha und Zygentoma auch bei den Männchen vorhanden; früher wurden sie oft als „Parameren" bezeichnet.

4.3. Beziehungen Collembola – Protura – Diplura – Insecta

Die Zusammenfassung der Collembola, Protura und Diplura als „Entognatha" (z. B. in HENNIG 1969) beruhte einerseits auf einfachen Reduktionen, v.a. der **(1)** Komplexaugen und **(2)** Malpighischen Gefäße, andererseits **(3)** auf der Entognathie, d. h. dem Einschluss der Mandibeln und Maxillen in ein Mundrohr. Diese Hypothese wird heute kaum mehr vertreten, vor allem weil die Grundzüge der ontogenetischen Entstehung und Adultarchitektur der Entognathie bei Collembola und Protura einerseits (= Ellipura) und den Diplura andererseits sehr unterschiedlich sind (KOCH 1997; IKEDA & MACHIDA 1998; MACHIDA 2006; KRISTENSEN 1997). Bei allen Gruppen bildet sich das Mundrohr dadurch, dass Mandibeln und Maxillen von seitlichen Wangenfalten (= Cranialfalten) überwachsen werden, deren vordere und hintere Ränder sich mit dem Labrum (vorne) und dem Labium (hinten) zu einem geschlossenen Rohr verbinden. Mandibeln und Maxillen sind bei den Ellipura jeweils einzeln in eine Kiefertasche versenkt, bei Diplura gemeinsam. Bei Ellipura werden die basalen Teile des Labiums durch posteroventrale Ausläufer der Wangenfalten vom Hinterhauptsloch getrennt, bei Diplura bleibt der Kontakt Labium–Hinterhauptsloch erhalten. Wangenfalten, wie sie bei den entognathen Gruppen die Seitenteile des Mundrohres bilden, treten in sehr kurzer Form auch bei Archaeognatha und der Gattung *Tricholepidion* (STANICZEK 2000) auf, so dass sie vermutlich zur Grundausstattung der Hexapoda gehören und eine parallele Verlängerung bei Ellipura und Diplura recht plausibel erscheint.

Andere Argumente sprechen für eine nähere Verwandtschaft von Dipluren und Insekten und stehen damit direkt der Entognatha-Hypothese entgegen. Vor allem **(1)** zeigt das Flagellum (= Geißel) der Spermatozoen bei Diplura (Campodeina und Japygina) und Insecta eine Weiterentwicklung, die den Ellipura fehlt: Das übliche Axonem des Flagellums, mit 2 zentralen Mikrotubuli und 9 in Form eines Zylinders angeordneten peripheren Doppel-Mikrotubuli, ist von einem weiteren Zylinder aus 9 Mikrotubuli umgeben (DALLAI 1998; JAMIESON et al. 1999). **(2)** In der Embryonalentwicklung bildet sich nur bei Insecta und Diplura eine sekundäre Embryonalhülle (das Amnion), die durch Zellteilungen entlang der Ränder des Embryos um das Ei herumwächst und die primäre Embryonalhülle (die Serosa) verdrängt (MACHIDA 2006: Abb. 4). Ein Reduktionsmerkmal kommt noch hinzu: **(3)** Die bei vielen „Myriapoden" (HAUPT 1973) und vermutlich auch bei Malacostracen (KLASS & KRISTENSEN 2001) am Kopf vorhandenen Temporalorgane (Tömösvarysche Organe) sind bei Collembola („Postantennalorgane") und Protura („Pseudoculi") erhalten, fehlen aber immer bei Diplura und Insecta. **(4)** Das Vorhandensein von Rektalampullen und -papillen am Enddarm kommt als weitere Synapomorphie der Diplura und Insecta in Frage (BITSCH & BITSCH 1998), doch sollten weitere Taxa untersucht werden. Auch die ähnliche Reduktionsform der abdominalen Extremitäten stützt vielleicht die Verwandtschaft der beiden Taxa: Coxitplatten (oft mit dem Sternum verwachsen), denen Styli und Coxalbläschen aufsitzen. Weitere von KUKALOVÁ-PECK (1991) postulierte apomorphe Gemeinsamkeiten im Bau der abdominalen Extremitäten (v.a. der Coxite) müssten noch durch einen Vergleich der Muskulatur untermauert werden. Merkmale der Beinkrallen (paarig) und der Cerci stützen vielleicht ebenfalls eine Gruppe Diplura + Insecta, ihre phylogenetische Interpretation ist allerdings zu mehrdeutig.

Die Zusammenfassung von Collembola und Protura als Ellipura ist morphologisch nicht sehr gut begründbar (z. B. KOCH 1997, 2000a, b, 2001), was sich auch in den

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

kladistischen Analysen von BITSCH & BITSCH (1998, 2000, 2004), GIRIBET et al. (2004: Abb. 1) und BEUTEL & GORB (2001, 2006) zeigt. Das stärkste Argument ist **(1)** die spezielle Form der Entognathie (siehe oben). Eine weitere apomorphe Gemeinsamkeit ist **(2)** die furchenartige „linea ventralis" entlang der ventralen Mittellinie von Labium und Halsbereich, die sich von den Öffnungen der Labialdrüsen aus nach hinten erstreckt (siehe WILLMANN 2005a: Abb. A. 6). Ob **(3)** die Anbindung von hinteren Teilen des (reduzierten) Pronotums an das Mesonotum eine weitere Synapomorphie von Collembola und Protura sein kann, ist zweideutig (BITSCH & BITSCH 2000; BRETFELD 1963). **(4)** Möglicherweise ist auch eine Umbildung distaler Teile der Extremitäten der vordersten Abdominalsegmente zu blasenartigen Strukturen eine Synapomorphie der beiden Taxa; bei Collembola sind diese Strukturen nur am 1. Abdominalsegment vorhanden und mitsamt der Extremität median verwachsen: Endbläschen des Ventraltubus; bei Protura findet man sie maximal an den Segmenten 1-3. Diese Elemente zeigen wahrscheinlich keine Lageübereinstimmung mit den Coxalbläschen der Diplura und basalen Insecta (KLASS & KRISTENSEN 2001).

Widersprüche zur Monophylie der Ellipura kommen einerseits aus der Embryologie. Die Protura sind die einzigen Hexapoden, bei denen die primäre Embryonalhülle (Serosa) zur Bildung der definitiven Dorsalwand des Tieres beiträgt, was mit Crustaceen und Myriapoden übereinstimmt und damit für Hexapoden plesiomorph erscheint. Der Verlust dieser Eigenschaft der Serosa spricht für ein Monophylum Collembola + Diplura + Insecta (MACHIDA 2006).

Auch die molekulargenetischen Analysen widersprechen der Monophylie der Ellipura. Ganz im Widerspruch zu allen morphologischen Argumenten erscheinen dort meist die Diplura und Protura als Schwestergruppen (KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001: 18S+28S rDNA Stammbaum; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2; MALLATT & GIRIBET 2006); dieses Ergebnis findet sich unter Verwendung ganz unterschiedlicher Datensätze und Analyseverfahren, oft mit starker Unterstützung. Die Collembola resultieren meist als Schwestergruppe der Diplura + Protura (KJER 2004; KJER et al. 2006; MALLATT & GIRIBET 2006), in Entsprechung zu HENNIGs (1969) Entognatha-Hypothese, nur in WHEELER et al. (2001) sind sie die Schwestergruppe der Insecta. (In GIRIBET et al. 2004 ist dazu keine Aussage enthalten, da die Hexapoda nicht als Monophylum erscheinen.)

Damit bleiben insgesamt die Beziehungen zwischen Collembola, Protura, Diplura und Insecta recht unklar, und die Monophylie der Diplura steht ebenfalls immer noch zur Diskussion.

5. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Insecta

Es steht heute außer Frage, dass die basale Schwestergruppenbeziehung innerhalb der Insecta zwischen den Archaeognatha und den Dicondylia liegt; beide Taxa sind durch Autapomorphien gut begründet. Die Dicondylia umfassen die Zygentoma (Fischchen) und die Pterygota sowie die enigmatische, Fischchen-artige Gattung *Tricholepidion*, die formell den Zygentoma zugeordnet wird. Für die Pterygota ist Monophylie sehr gut begründet, v.a. durch den Flugapparat. Die Monophylie der Zygentoma (exkl. *Tricholepidion*) ist jedoch fragwürdig, und die phylogenetische Position von *Tricholepidion* ist ungeklärt. Nur ausnahmsweise erscheinen in molekulargenetischen Analysen mit einer geringen Zahl von Hexapodentaxa die Archaeognatha + Zygentoma als die Schwestergruppe (REGIER et al. 2005) oder als eine Teilgruppe (GIRIBET et al. 2004: Abb. 2) der Pterygota.

5.1. Monophylie der Archaeognatha

Autapomorphien der Archaeognatha sind u.a. **(1)** die sehr großen, dorsal zusammenstoßenden Komplexaugen, **(2)** die Zweilappigkeit der labialen Fortsätze Glossa und Paraglossa, **(3)** ein dreieckiger Fortsatz am 1. Glied der Maxillarpalpen (STURM & MACHIDA 2001: Abb. 8. 8) sowie **(4)** das Fehlen von Tracheenstigmen am 1. Abdominalsegment. BITSCH & BITSCH (2004) nennen weitere mögliche Autapomorphien dieser insgesamt recht einheitlichen Insektengruppe.

5.2. Monophylie der Dicondylia

Die Dicondylia zeigen mehrere Autapomorphien, von denen **(1)** das zusätzliche vordere Mandibelgelenk (zwischen Mandibelbasis und Rand der Kopfkapsel) die bekannteste und vielleicht funktionell interessanteste ist. Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, dass dieses Merkmal recht komplex ist (STANICZEK 2000; FÜRST VON LIEVEN 2000; KOCH 2001: 153). Das Gelenk zeigt bei den Zygentoma, *Tricholepidion* und den Larven der Ephemeroptera (bei [sub]imaginalen Eintagsfliegen sind die Mundwerkzeuge atrophiert) noch eine sehr lockere Fügung, die eine 3-dimensionale Bewegung erlaubt; eigentlich besteht im vorderen Mandibelgelenk vielmehr eine doppelte Artikulation, eine mit der Basis des vorderen Tentorialarms, eine mit dem Rand des Clypeus. Nur bei Odonata und Neoptera findet sich ein fest gefügtes Kugelgelenk. Ein Vorstadium zur Ausbildung des vorderen Mandibelgelenkes mag darin gesehen werden, dass auch bei Collembola, Diplura und Archaeognatha eine Interaktion zwischen dem vorderen Teil der Mandibel und dem Rand der Kopfkapsel zu erkennen ist. Bei Collembola zeigen die einander gegenüberliegenden Teile gelenkartige Differenzierungen;

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

bei Archaeognatha wird der Kontakt der Skleriträndер dadurch bewirkt, dass die dazwischenliegende Membran sehr schmal ist (KOCH 2001). KOCH (2001) räumt mit Bezug auf die gelenkartigen Strukturen bei Archaeognatha und Collembola die Möglichkeit ein, dass das vordere Mandibelgelenk nicht eine Autapomorphie der Dicondylia sondern eine Plesiomorphie der Hexapoda ist, d.h. bei den nicht-dicondylen Gruppen sekundär wieder vereinfacht wurde. Die doppelte Gelenkung der Mandibel ist außerdem nicht nur bei den Dicondylia sondern auch bei einigen „Myriapoden" und Crustaceen vorhanden (BITSCH & BITSCH 2004: 518). Damit ist die phylogenetische Interpretation dieses Merkmals insgesamt recht unsicher geworden.

Weitere Apomorphien der Dicondylia (einschließlich *Tricholepidion*), die sich an der Kopfkapsel zeigen, hängen vermutlich funktionell mit der Dicondylie der Mandibel zusammen: sie bewirken eine Verfestigung bestimmter Partien der Kopfkapsel, die somit einem stärkeren Biss der Mandibel standhalten kann, und durch sie werden auch die Ansatzflächen für Muskeln vergrößert. Dazu gehören **(2)** der Epistomalsulcus (= Clypeofrontalsulcus), eine quer von der linken zur rechten Mandibelbasis verlaufende Einfaltung der Kutikula („Naht"), die den Bereich zwischen den Mandibelbasen versteift; dieser Sulcus bildet die Grenze zwischen den Kopfregionen Clypeus (Kopfschild) und Frons (Stirn) (BITSCH & BITSCH 2000; parallel auch bei Chilopoden entstanden). **(3)** Am Kopfinnenskelett verschmelzen die vorderen Arme des Tentoriums im Kopfinnern, was ebenfalls zur Querversteifung der Kopfkapsel beiträgt. **(4)** Am dorsalen Hinterrand des Kopfes ist der dortige Abschnitt des Postoccipitalsulcus nach innen vertieft (siehe STANICZEK 2000); der Unterschied zu den Archaeognathen scheint aber nicht sehr deutlich zu sein.

Der schrittweise Ausbau des vorderen Mandibelgelenkes – falls dies die richtige Lesrichtung ist – und der Kopfsulci (Kopf„nähte") ermöglicht den Dicondylia die Aufnahme immer festerer Nahrung und schließlich die Anpassung an viele neue Nahrungsquellen. Diese korrelierten Neuerungen sind neben dem Ovipositor sicher ein weiteres Schlüsselmerkmal für den Artenreichtum und die ökologische Diversität der Insekten.

Eine weitere Apomorphie trifft zumindest auf Zygentoma und Pterygota zu (bei *Tricholepidion* nicht untersucht): **(5)** Im Tracheensystem sind Verbindungen zwischen allen aufeinanderfolgenden Segmenten (Kommissuren) und zwischen linker und rechter Seite (Konnektive) regelmäßig ausgebildet. Einzelne Quer- und Längsverbindungen wurden auch im Thorax von Archaeognathen nachgewiesen (STOBBART 1956; STURM & MACHIDA 2001). Diplura besitzen Längsverbindungen aber höchstens eine Querverbindung im hinteren Abdomen (BITSCH & BITSCH 1998). **(6)** Die Präsenz eines unpaarigen Eizahns im Stirnbereich der Kopfkapsel des schlupfreifen Embryos könnte ebenfalls eine Autapomorphie der Dicondylia sein (STURM & MACHIDA 2001: 173); er ist u.a. für Zygentoma, Odonata, Dermaptera, Plecoptera und Neuroptera bekannt (siehe KLASS 2003: 112), nicht aber für Archaeognatha. **(7)** STURM & MACHIDA (2001: 153, 173) nennen ferner die Mikropyle (Befruchtungspore) am Ei.

Lange wurde das sogenannte Gonangulum, ein spezielles paariges Gelenksklerit an der Basis des Ovipositors, für eine der überzeugendsten Autapomorphien der Dicondylia gehalten. Dies ist aber mittlerweile zumindest sehr zweideutig (KLASS 2003a: 202; unpubl. Ergebnisse). Das Gonangulum setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, einem anteromesalen und einem posterolateralen Sklerit; beide sind vermutlich Teile der Extremitätenbasis des 9. Abdominalsegments, das erstere könnte aber auch dem eigentlichen Sternum angehören. Beide Komponenten sind bei Archaeognatha vorhanden und voneinander getrennt (Laterocoxit und Präcoxit in BITSCH 1974; siehe KLASS 2003a: Abb. 64). Bei den Zygentoma, bei *Tricholepidion* (KRISTENSEN 1997), bei den meisten Neopteren, die einen Ovipositor besitzen, und bei der Odonaten-Gattung *Epiophlebia* sind die beiden Komponenten jederseits zu einem Sklerit verschmolzen. Bei den restlichen Ovipositor-tragenden Odonata und vermutlich auch bei einigen ursprünglichen Dermaptera sind sie noch deutlich getrennt – wie bei den Archaeognatha (KLASS 2003a). (Ephemeroptera haben den Ovipositor vollständig verloren und können daher zu dieser Fragestellung nicht beitragen.) Alle genannten Dicondylia unterscheiden sich jedoch von den Archaeognatha darin, dass das vordere Teilsklerit zur Mitte hin mit der Basis der 1. Gonapophysen ein Gelenk bildet; ob dies eine Autapomorphie der Dicondylia sein könnte bleibt ungewiss, da die Lesrichtung des Merkmals nicht geklärt ist.

Auch für weitere interessante Merkmale ist die Polarität zweideutig: Archaeognatha, Zygentoma und Ephemeroptera besitzen ein Septum, das das Lumen des Cercus vom restlichen Hämolymphraum trennt und den Hämolymphstrom lenkt. Diese Septen sind bei Zygentoma und Ephemeroptera muskulär, nicht aber bei Archaeognatha (GEREBEN-KRENN & PASS 1999, 2000; PASS et al. 2006). Die Dicondylia zeigen in der Ontogenese eine vollständig superfizielle Furchung (KRISTENSEN 1997; STURM & MACHIDA 2001: 173), doch das Merkmal ist phylogenetisch nicht eindeutig interpretierbar (siehe Daten in BITSCH & BITSCH 1998). Dasselbe gilt für das Vorkommen eines speziellen kristallinen Proteins („crystallomitin") in den modifizierten Mitochondrien („mitochondrial derivatives") des Spermatozoenflagellums (zur Verteilung über die Taxa siehe u.a. JAMIESON et al. 1999).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die Monophylie der Dicondylia wird von allen kladistischen Analysen morphologischer Merkmale bestätigt (BEUTEL & GORB 2001, 2006; BITSCH & BITSCH 2004; GIRIBET et al. 2004: Abb. 1) sowie von fast allen molekulargenetischen Analysen (KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001: 18S+28S rDNA Stammbaum; MALLATT & GIRIBET 2006; Ausnahmen siehe oben).

5.3. Monophylie der Zygentoma (ohne *Tricholepidion*)

Auch unter Ausschluss der Gattung *Tricholepidion* ist die Monophylie der Zygentoma – mit den Untergruppen Lepismatidae, Nicoletiidae (inkl. Atelurinae), Protrinemuridae und Maindroniidae (KOCH 2003) – schwer zu begründen. Oft genannt wird der flache Habitus mit einer horizontalen Orientierung der dorsoventral abgeflachten Coxen und Femora (KOCH 2003; BITSCH & BITSCH 2004; WILLMANN 2005a). Hier ist anzumerken, dass ein solcher Habitus eine günstige Ausgangsform bildet für die Entstehung des Fluges nach der Hypothese von HASENFUSS (2002), die meiner Meinung nach insgesamt sehr überzeugend ist (siehe Abschnitt 5.4.). Es handelt sich also vielleicht um den ursprünglichen Habitus der Dicondylia. Bei *Tricholepidion* ist diese Eigenschaft weniger deutlich als bei den (restlichen) Zygentoma.

Die runden Linsen der Komplexaugen-Ommatidien sind angesichts der allgemeinen Reduktion der Augen bei Zygentoma ebenfalls nicht sehr überzeugend. Andere Merkmale, die zur Begründung monophyletischer Zygentoma genannt wurden, schließen notwendigerweise viele Homoplasien ein (Fehlen der Superlinguae des Hypopharynx, Erweiterung des Endgliedes der Labialpalpen, Verlust der Ocellen), sind strukturell uneinheitlich (Konjugation der Spermatozoen), oder entsprechen vielleicht Strukturen bei Pterygota (Gelenk der Cerci) – und sind daher nicht aufschlussreich (siehe BITSCH & BITSCH 2004: 542). Da die meisten der letztgenannten Merkmale auch auf *Tricholepidion* zutreffen und als Synapomorphien von Zygentoma und *Tricholepidion* in Frage kommen, werden sie in Abschnitt 5.5. nochmals aufgegriffen.

KOCH (2003) nennt als eine den Lepismatidae und Maindroniidae gemeinsame Apomorphie flügelartige Vorsprünge an den vorderen Armen des Tentoriums, an denen Teile des Mandibeladduktors entspringen. Gleichartige Elemente sind unter den Pterygota zumindest von Mantodea und Phasmatodea bekannt (K.-D. Klass eingereichtes Manuskript), und in diesem Bereich des Tentoriums setzt auch ein Mandibeladduktor an (Muskel 21 in LEVEREAULT 1938); die phylogenetische Interpretation des Merkmals ist daher unklar.

Gegen die Monophylie der Zygentoma spricht u.a. die Verschmelzung der vorderen und hinteren Teile des Tentoriums bei Zygentoma-Maindroniidae und Pterygota (KOCH 2003), die als Synapomorphie dieser beiden Taxa interpretiert werden könnte. Zygentoma zeigen bezüglich des Vorhandenseins von Styli und Coxalbläschen und der Verwachsung von Coxiten und Sternum an den Abdominalsegmenten 1-7 sehr unterschiedliche Zustände; da bei Pterygota an diesen Segmenten immer Styli und Coxalbläschen fehlen sowie Coxite und Sternum verwachsen sind, könnten aus diesem Merkmalskomplex Synapomorphien für Pterygota und Teilgruppen der Zygentoma abgeleitet werden. Es haben hier aber sicher viele Parallelentwicklungen stattgefunden, und paläozoische Fossilien scheinen zu zeigen, dass bei frühen Pterygota noch Styli vorhanden waren (u.a. *Namurodiapha* in KUKALOVÁ-PECK 1990).

Die molekulargenetischen Analysen von GIRIBET et al. (2004: Abb. 2) und REGIER et al. (2005) enthalten Vertreter mehrerer Familien der Zygentoma: Lepismatidae und Nicoletiidae. In beiden Arbeiten bilden die zwei Taxa ein Monophylum, allerdings bilden auch Archaeognatha und Zygentoma zusammen ein Monophylum. Letzlich können daher auch diese Ergebnisse die Monophylie der Zygentoma nicht wirklich belegen.

5.4. Monophylie der Pterygota

Die Monophylie der geflügelten Insekten ist heute allgemein akzeptiert. Abgesehen vom Flugapparat (siehe unten) wird diese Hypothese von zwei Merkmalen des Kreislaufsystems gestützt (PASS 1991, 1998; PASS et al. 2006): **(1)** Verlust des den Ösophagus umgreifenden Ringgefäßes am Vorderende der Aorta (Gefäß nachgewiesen bei Collembola, Diplura, Archaeognatha und Zygentoma). **(2)** In den Beinen verlaufen bindegewebige Diaphragmen, die die distal- und basalwärts gerichteten Hämolymphströme voneinander trennen. **(3)** Am kutikularen Innenskelett des Kopfes sind die vorderen und die hinteren Teile des Tentoriums miteinander verschmolzen – ein Merkmal, das aber auch die Zygentoma-Maindroniidae zeigen (KOCH 2003). **(4)** Der fast vollständige Verlust des bindegewebigen Innenskeletts in Thorax und Abdomen (u.a. BOUDREAUX 1979: 188; siehe Kapitel 7 zu Resten bei Dictyoptera). ROUSSETs (1973) Vergleich der Zygentomen *Thermobia* und *Nicoletia* indiziert, dass zumindest im Abdomen der Umfang dieses Innenskeletts auch innerhalb der Zygentomen stark variiert. Überhaupt wären aus einem Vergleich dieser Elemente bei Diplura, Archaeognatha und verschiedenen Zygentoma interessante Merkmale zu erwarten; viele Daten dazu sind bereits verfügbar (Zitate und initiale Diskussion in BITSCH & BITSCH 2002). **(5)** Die seitlichen Teile des 11. Abdominaltergits sind reduziert und fragmentiert oder fehlen ganz. Dies hat auch die Konsequenz, dass die dorsale Basis der Cerci mit dem Hinterrand des 10. Abdominaltergits in Kontakt kommt (KLASS 2001). Dieses Merkmal sollte jedoch noch für

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

weitere Zygentomen-Taxa untersucht werden. **(6)** Ein zusammenfassender Vergleich der Literaturdaten ist für die seitlichen Halssklerite (Laterocervicalia in der Membran zwischen Kopfkapsel und Prothorax) nötig; ihre Abgliederung von den Sklerotisierungen des Prothorax könnte eine weitere Autapomorphie der Pterygota sein (BOUDREAUX 1979: 189; WEIDNER 1982: 154).

Die primär flügellosen Hexapoden produzieren Spermapakete (Spermatophoren), die vom Männchen abgesetzt und dann vom Weibchen aufgenommen werden. Pterygota zeigen dagegen eine direkte Begattung: Spermatophoren (oder Sperma) werden über ein Kopulationsorgan von männlichen Organen auf weibliche Organe übertragen. Ob diese direkte Begattung eine Autapomorphie der Pterygota ist, ist fraglich, da die Übertragung von der männlichen Genitalöffnung ausgehend bei Ephemeroptera und Neoptera über männliche Kopulationsorgane am 9. Abdominalsegment direkt auf das Weibchen erfolgt, bei den Odonata aber zunächst, unter Einkrümmung des Abdomens, auf Kopulationsorgane an den männlichen Abdominalsegmenten 2 und 3 übertragen wird. Paläozoischen Verwandten der Odonata fehlen die Kopulationsorgane am vorderen Abdomen vermutlich noch. BECHLY et al. (2001) nehmen an, dass auch diese Tiere noch Spermatophoren abgesetzt haben und die direkte Begattung bei Ephemeroptera und Neoptera parallel entstanden ist.

Das wichtigste Argument für die Monophylie der Pterygota ist **(7)** der Besitz von Flügeln an Meso- und Metathorax, der neben Ovipositor und Dicondylie der Mandibel eine weitere Schlüsselinnovation in der Hexapodenevolution darstellt. Das Vorkommen von geaderten, flügelartigen Seitenlappen am Prothorax vieler früher Pterygoten aus dem Karbon (u.a. BECHLY et al. 2001) zeigt, dass in der Frühphase der Flügelevolution noch alle drei Thoraxsegmente involviert waren (siehe Kapitel 8). Das Merkmal „Flügel" ist ein sehr komplexes und schließt viele Eigenschaften der Flügeladerung und des Flügelgelenkes ein, die allen Pterygota gemeinsam sind. Bei der Evolution des Fluges hat ferner auch das restliche Skelettmuskelsystem des Thorax eine enorme Umgestaltung erfahren, um den mechanischen Bedürfnissen gerecht zu werden (BOUDREAUX 1979; HASENFUSS 2002). Ein Beispiel ist **(8)** die Bildung eines Scutellums („Schildchen") an Meso- und Metathorax, ein durch eine bogenförmige Einfaltung der Kutikula abgegrenzter hinterer Teil des Tergits. Neben seiner flugmechanischen Bedeutung hat das Scutellum die Funktion eines Pumpengehäuses für den unter ihm liegenden, erweiterten Teil des Herzens; wenn dessen Lumen erweitert wird, wird durch die Ostien Hämolymphe aus dem hinteren Teil der Flügel eingesogen (PASS 2000).

In jüngerer Zeit wurde in der Literatur heftig diskutiert, von welcher Vorläuferstruktur die Flügel herzuleiten sind; davon hängen auch unterschiedliche Hypothesen ab, welcher Funktion die Flügel in ihrer frühesten Evolutionsphase gedient haben und ob sie im aquatischen oder terrestrischen Umfeld entstanden sind. Die traditionelle Hypothese ist, dass sich die Flügel aus unbeweglichen seitlichen Duplikaturen (Paranota, lamellenartigen Erweiterungen) des Tergums entwickelt haben, wie sie bei Zygentomen vorhanden sind, und die vielleicht dem Gleiten als Vorstufe des Fliegens gedient haben. Dem steht die Idee gegenüber, die Flügel seien aus gelenkig abgesetzten Anhängen eines basalen Beingliedes hervorgegangen (wie sie bei Crustaceen vielfach vorkommen: Exite), die blattartig geformt waren und vielleicht als Kiemenblättchen fungierten (z. B. KUKALOVÁ-PECK 1983, 1987, 1991). Beide Hypothesen (auch die letztere!) nehmen an, dass die Paranota der Zygentoma und die Flügel der Pterygota homolog sind. Nur nach der letzteren Hypothese müsste aber die Flügellosigkeit – oder zumindest die Unbeweglichkeit der Paranota – bei den Zygentoma zwingend sekundär sein. Ihr gemäß wird nämlich das basale Gelenk des Exiten als Vorläufer eines Teils des Flügelgelenkes gesehen – ein Aspekt, der diese Hypothese vielen attraktiv erscheinen ließ.

Die verschiedenen Hypothesen zur Entstehung der Flügel sind eng verwoben mit der morphologischen Deutung der seitlichen Sklerotisierung der Thoraxsegmente. Dabei ist heute fast allgemein akzeptiert, dass diese aus basalen Gliedern der Beine (basal der Coxa!) hervorgegangen sind (u.a. BITSCH 1994, 2001). Wie die Evolution dieses Bereiches im Detail abgelaufen ist und wie sich diese Prozesse bei den verschiedenen Gruppen der Arthropoden und Hexapoden vergleichen, ist jedoch strittig.

KUKALOVÁ-PECK (1991, 1997) interpretiert die seitlichen Sklerotisierungen des Hexapoden-Thorax als die dorsalen Anteile von zwei basalen Beingliedern, der unteren „Subcoxa" und der oberen „Epicoxa" (beide mit Exit). Die Teile der Epicoxa seien bereits im Grundplan der Arthropoden als „Archipleuron" in die Seitenwand des Segments integriert worden (KUKALOVÁ-PECK 1997: 257). Für dieses Archipleuron nimmt sie an, dass es bei Diplura, Zygentoma (KUKALOVÁ-PECK 1991: Abb. 6.1B) und Pterygota eng an den Seitenrand des Tergums angebunden ist, und dass bei den beiden letzteren Taxa der zugehörige Exit das Paranotum bzw. den Flügel bildet; bei Pterygota sind durch Fragmentierung des Archipleuron weitere (basale) Teile des Flügelgelenkes entstanden (KUKALOVÁ-PECK 1997). Bei Archaeognatha soll das Archipleuron hingegen ganz unterhalb der (kurzen) Paranota liegen, die vom Tergum gebildet werden. Die entscheidenden Punkte in der Diskussion sind: (1) ob der die Paranota bzw. Flügel und ihre Basen umfassende Körperbereich als einem basalen Beinglied

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

oder als der oberseitigen Körperwand (Dorsum) zugehörig aufgefasst wird (eine Frage, die auf den betreffenden Körperbereich bei den gesamten Arthropoden bezogen werden kann, siehe z. B. Diskussionen in BITSCH 2001); (2) ob die Paranota bzw. Flügel selbst aus seitlichen Duplikaturen des Dorsums (oder Tergums) entstanden sind (vielleicht den bei vielen anderen Arthropoden vorkommenden Duplikaturen homolog; siehe BITSCH 2001) oder aus einem abgeflachten Exit der Beinbasis; (3) ob der Bereich unterhalb der Paranota der Archaeognatha und anderer Arthropoden homolog ist mit dem Bereich, der bei Zygentoma und Pterygota die Paranota bzw. Flügel umfasst (wie von KUKALOVÁ-PECK 1997: 257 vorgeschlagen) – womit die Paranota bei Archaeognatha (Teil des Dorsums) und Zygentoma (Teil der Epicoxa) nicht homolog wären. Die Annahme einer Nicht-Homologie der Paranota bzw. Flügel bei Zygentoma + Pterygota und Archaeognatha steht im Widerspruch zu ŠULCs (1927) Ergebnissen zum Tracheensystem dieser Taxa. Das Muster der die Paranota und Flügel versorgenden Tracheenäste (Ursprung und Verzweigung) ist bei Pterygota und der Zygentome *Lepisma* sehr ähnlich, aber auch bei der Zygentome *Atelura* und dem untersuchten Archaeognathen. Dies spricht für eine Homologie dieser Elemente bei allen diesen Taxa. Es sollte ferner möglich sein, die Annahme einer Nicht-Homologie der Paranota bei Archaeognatha und Zygentoma anhand der seitlichen Thoraxmuskulatur zu testen.

Die Interpretation der Paranota der Zygentoma und Flügel der Pterygota als Teile eines basalen Beinglieds wird scheinbar von entwicklungsgenetischen Daten gestützt (z. B. AVEROF & COHEN 1997; ABOUHEIF & WRAY 2002; siehe aber BITSCH 2001). Jedoch bedeutet die Tatsache, dass Gene, die die Entwicklung der Flügel regulieren (pdm [nubbin], apterous; AVEROF & COHEN 1997), bei Crustaceen auch in der Entwicklung der Beine exprimiert werden, nicht notwendig, dass Flügel von Anhängen eines Beingliedes abgeleitet sind. Dafür wäre vielmehr nachzuweisen, dass diese Gene bei Crustaceen (und Archaeognathen) nicht in die Entwicklung der dorsolateralen Teile der Thoraxsegmente involviert sind.

HASENFUSS (2002) hat eine sehr schlüssige Hypothese zur Enstehung der Flügel aus den Paranota der Zygentoma entwickelt. Zygentomen-artige Vorfahren der Pterygoten sollen phytophag auf den noch niedrigen (ca. 0,5 m) Gefäßpflanzen des Devon gelebt haben. Für den Wechsel zur nächsten Pflanze oder zur Flucht vor Fressfeinden haben sie sich von der aktuellen Pflanze fallen lassen. Eine geringe Gleitkomponente hat sie dabei der nächsten Pflanze nähergebracht bzw. ihren Landepunkt vom Mittelpunkt des Suchkreises des Räubers entfernt – in jedem Fall ein Vorteil. Experimente mit Modellen haben gezeigt, dass ein Körperbau wie der der Zygentoma sich für Insekten einer bestimmten Größe (ca. 8 mm lang) gut für ein solches moderates Gleiten eignet, wobei die Beine nach hinten gerichtet und an den Körper angelegt sein sollten. Die terminalen Anhänge (Cerci und Terminalfilament) hätten u.a. die Funktion, das Tier während des Falls in die optimale Gleitposition zu bringen. Ein Ausbau des Gleitvermögens bringt in jeder Evolutionsphase einen Selektionsvorteil, bis hin zum aktiven Flug, der dem Tier ein direktes Wechseln zur nächsten Pflanze ermöglicht. Die durch Selektion hin zu verbessertem Gleiten bewirkte Verlängerung der Paranota behindert jedoch andererseits die Beweglichkeit der Tiere bei laufender Fortbewegung am Boden mit seinen vertikal aufsteigenden Pflanzenstängeln. Hier könnte die Selektion auf ein Hochklappen der Paranota während der Fortbewegung am Boden hingewirkt haben, also auf die Bildung einer Gelenklinie an der Basis der Paranota – der erste Ansatz zur Bildung eines Flügelgelenks. Zygentomen haben Muskeln, die ein Hoch- und Herunterklappen der Paranota bewirken könnten (Dorsoventralmuskeln bzw. dorsale Längsmuskeln), und diese sind vermutlich die Vorläufer der ebenso angeordneten Hauptflugmuskeln der Pterygota. Zygentomen haben ferner Muskeln, die die Paranota aufeinanderfolgender Segmente verbinden – ein Element, das bei den Pterygota völlig fehlt und dort auch keinen Sinn macht. Ihre Präsenz ist vielleicht ein Indiz dafür, dass Zygentoma primär flügellos sind (entgegen der Hypothese von J. Kukalová-Peck).

In morphologischer Hinsicht weist HASENFUSS (2002) im Thorax von *Lepisma* drei Beinglieder basal der Coxa nach, die jedoch nur noch im anterodorsalen Bereich sklerotisiert sind, als Platten in der Seitenwand des Segments liegen (Anapleurit, Katapleurit und Trochantin) und untereinander Gelenke bilden. Er begründet Homologien zwischen den Elementen dieser Sklerit-gruppe und den verschiedenen seitlichen Sklerotisierungselementen im Pterygoten-Thorax, wobei auch die Muskeln und ihre jeweilige Funktion in die Betrachtung eingeschlossen sind. Gemäß dieser Hypothese wären u.a. **(9)** bestimmte Fusionen von Skleriten zwischen Coxa und Flügelansatz (ehemals freie Beinglieder), **(10)** eine umfangreiche Neusklerotisierung zuvor membranöser Bereiche, **(11)** der Pleuralsulcus (eine innere Versteifungsleiste zwischen Flügel- und Beinansatz), **(12)** die Abtrennung des Basalar-Sklerits von den anderen Sklerotisierungen des basalsten Beingliedes und **(13)** die Entstehung des Subalar-Sklerits als Autapomorphien der Pterygota zu sehen.

Nach HASENFUSS (2002) verlangt der Flug einen sehr ausbalancierten, statischen Körperbau, für noch im Wachstum begriffene Individuen scheint Flug nicht möglich zu sein. Dies würde erklären, warum bei pte-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

rygoten Insekten nur die Adulten fliegen, die Flügel während des Larvallebens klein bleiben und üblicherweise keine Imaginalhäutungen mehr erfolgen. Insgesamt bietet die Hypothese von HASENFUSS (2002) eine kombinierte Erklärung für morphologische, funktionelle, palökologische und ontogenetische Aspekte und ist dadurch im Gesamtbild sehr überzeugend.

5.5. Beziehungen *Tricholepidion* – Zygentoma – Pterygota

Hier bestehen die beiden Hypothesen, dass entweder *Tricholepidion* und Zygentoma näher verwandt sind, oder Zygentoma und Pterygota. Für beide Hypothesen lassen sich etliche Argumente anführen. Alle beinhalten jedoch Probleme, entweder weil die Merkmalspolarität nicht eindeutig ist, oder weil die selbe Merkmalstransformation mehrfach parallel abgelaufen sein muss (Homoplasie).

Bei den Merkmalen, die für ein Monophylum *Tricholepidion* + Zygentoma sprechen, trifft letzteres auf die **(1)** Reduktion der Superlinguae des Hypopharynx zu, die auch bei der großen Mehrzahl der Pterygota zu finden ist. **(2)** Ein verbreitertes letztes Glied der Labialpalpen ist nicht nur bei *Tricholepidion* und Zygentoma sondern auch bei manchen Pterygota und Archaeognatha zu finden (siehe STANICZEK 2000; STURM & MACHIDA 2001: 86). **(3)** Die Verbindung einzelner Spermatozoen zu Paaren oder Gruppen (Spermienkonjugation), die wohl bei *Tricholepidion* und allen Zygentoma-Familien vorkommt, ist bei den einzelnen Taxa sehr unterschiedlich, die Homologie sehr fraglich (DALLAI et al. 2001, 2002, 2004). **(4)** Die 4-Gliedrigkeit der Labialpalpen (STANICZEK 2000) könnte wirklich eine Synapomorphie von *Tricholepidion* und Zygentoma sein. **(5)** Die horizontale Orientierung der dorsoventral abgeflachten Coxen und Femora (WILLMANN 2003) ist vielleicht eine Grundplaneigenschaft der Dicondylia, da diese Form unter bestimmten Umständen ein Gleiten ermöglicht – als potenzielle Vorstufe des Fluges der Pterygota (siehe Abschnitt 5.4.). **(6)** KOCH (2003) nennt als Synapomorphie einen hakenartigen Gelenkkopf an der dorsalen Basis der Cerci, der mit dem frei überstehenden Hinterrand des 10. Abdominaltergits gelenkt (die Gelenkung überbrückt die seitlichen Teile des 11. Tergits!); bei der Zygentomen-Untergruppe Ateluridae fehlt das Gelenk. Hier lässt sich jedoch nicht ausschließen, dass dieses Gelenk der einfacheren Artikulation homolog ist, die bei vielen Ephemeroptera und Neoptera zwischen Cercalbasis und Hinterrand von Tergit 10 besteht; bei Pterygota sind die seitlichen Teile des 11. Tergits fragmentiert oder reduziert, und die Gelenkpartner stehen in direktem Kontakt zueinander (KLASS 2001; siehe unten). Das Gelenk wäre dann möglicherweise eine Autapomorphie der Dicondylia.

WILLMANN (2003a: 17) nennt einen Muskel, der die vorderen und die hinteren Teile des Tentoriums verbindet (dargestellt in STANICZEK 2000), als Synapomorphie von *Tricholepidion* und Zygentoma. Ein ähnlicher Muskel ist jedoch auch bei Archaeognatha vorhanden (BITSCH 1963: 530), und für die Pterygota ist ein sekundärer Verlust des Muskels plausibel, da die vorderen und hinteren Teile des Tentoriums verwachsen sind (siehe Abschnitt 5.4.). *Tricholepidion* teilt mit der Zygentomen-Untergruppe Nicoletiidae spezielle Sensillen an der Unterseite des Terminalfilums der Männchen (WYGODZINSKI 1961; KRISTENSEN 1991), was für eine Zuordnung von *Tricholepidion* zu den Zygentoma sprechen mag; eine Nachuntersuchung bei verschiedenen Zygentoma und Ephemeroptera empfiehlt sich jedoch.

STANICZEK (2000) und andere Autoren favorisieren anhand morphologischer Merkmale die Gruppierung Zygentoma + Pterygota. Mögliche Synapomorphien sind **(1)** der völlige Verlust der seitlichen Wangenfalten (die Basis der Mundwerkzeuge ist daher seitlich völlig unbedeckt); **(2)** der Verlust der letzten Reste des bindegewebigen Innenskeletts im Kopf (*Tricholepidion* besitzt noch das sogenannte zygomatische Ligament, das die ventralen Adduktoren der Mandibel über die Körpermitte hinweg verbindet); und **(3)** der Ursprung des hintersten Paares der Mandibel-Adduktoren vom Tentorium. Ein weiteres Argument ist vielleicht **(4)** die nichtsegmentale Anordnung der Ovariolen der weiblichen Gonaden. Dieser Zustand trifft auf die Pterygota und die untersuchten Zygentoma zu (BARNHART 1961: 192; BITSCH & BITSCH 1998), während bei der Dipluren-Untergruppe Japygina, bei den Archaeognatha und bei *Tricholepidion* die Ovariolen der segmentalen Gliederung des Abdomens folgen (ŠTYS et al. 1993: Tab. 1, Abb. 2).

STANICZEK (2000) erwähnt als weiteres Merkmal die Reduktion der Sklerotisierung am dorsalen Hinterrand des Kopfes (Postocciput); dieser Bereich ist jedoch auch bei den Archaeognatha sehr schmal (zumindest nach BITSCH 1963: 509). Ein weiteres von STANICZEK (2000) und WILLMANN (2003a) vorgetragenes Argument, das Vorhandensein eines Muskels, der Mandibel und Hypopharynx verbindet, ist wahrscheinlich nicht haltbar: Ein ähnlich gelagerter Muskel ist auch bei Archaeognatha und Collembola vorhanden (BITSCH 1963: 632).

Die Stellung von *Tricholepidion* kann auch anhand der molekulargenetischen Analysen beurteilt werden, die dieses Taxon einschließen: In KJER (2004) erscheint *Tricholepidion* eigenartigerweise als Schwestergruppe der Odonata (mit schwacher Unterstützung), in KJER et al. (2006) als basaler Ast eines Monophylums Zygentoma, in GIRIBET et al. (2004) vorzugsweise innerhalb der Zygentoma. TERRY & WHITING (2005) erhalten *Tricholepidion* unter Anwendung verschiedener Analysemetho-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

den als Schwestergruppe der Zygentoma + Pterygota. Unter den morphologisch-kladistischen Analysen erhalten GIRIBET et al. (2004) *Tricholepidion* als Schwestergruppe der Zygentoma, bei BEUTEL & GORB (2001) und BITSCH & BITSCH (2004) erscheint *Tricholepidion* als Schwestergruppe der restlichen Dicondylia (keine Auflösung in BEUTEL & GORB 2006).

Die Evidenzen zu den Beziehungen zwischen *Tricholepidion*, Zygentoma und Pterygota sind also extrem widersprüchlich, den morphologischen wie auch den molekulargenetischen Bereich betreffend. Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft zwischen den drei Taxa muss daher als ungeklärt gelten. Es sei ferner daran erinnert, dass auch die Monophylie der restlichen Zygentomen schlecht begründet ist, so dass die Verzweigungen an der Basis der Dicondylia eigentlich in großem Umfang unklar sind.

6. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Pterygota

Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Odonata (Libellen) und Neoptera (die ganzen restlichen Pterygota) werden seit langem sehr kontrovers diskutiert. Hier stehen sich v.a. die Metapterygota-Hypothese, nach der Odonata und Neoptera Schwestergruppen sind, und die Palaeoptera-Hypothese, nach der Odonata und Ephemeroptera näher verwandt sind, gegenüber. Die Chiastomyaria-Hypothese, die eine nähere Verwandtschaft zwischen Ephemeroptera und Neoptera annimmt, wird heute kaum mehr vertreten. In diesem Zusammenhang ist noch eine auf das Paläozoikum beschränkte Insektengruppe von Bedeutung: die Palaeodictyopteroidea, die soweit bekannt durch ihre stechend-saugenden Mundwerkzeuge als monophyletisch ausgewiesen sind. Der Diskussion der phylogenetischen Beziehungen ist vorauszuschicken, dass Merkmale des Flugapparates nur schwer anzuwenden sind, da die basale Verzweigung der Pterygota nicht bekannt ist und für Pterygota selbst kein Außengruppenvergleich möglich ist (Die meisten Strukturelemente der Flügel sind ja Neubildungen der Pterygota). Nur die Teilstrukturen des Flugapparates, für die homologe Elemente bei Zygentoma zu identifizieren sind, können zur Argumentation verwendet werden.

Aus morphologischer Sicht ist an der Monophylie der Ephemeroptera wie auch der Odonata kaum zu zweifeln, da beide Taxa durch viele Spezialentwicklungen charakterisiert sind. Die Monophylie der Neoptera ist jedoch weitaus schwieriger zu begründen.

6.1. Monophylie der Neoptera

Die namengebende Eigenschaft der Neoptera ist **(1)** deren Fähigkeit, die beiden Flügelpaare waagrecht nach hinten zu schwenken, so dass sie flach oder dachförmig über dem Abdomen liegen, wobei die Vorderränder nach ventrolateral weisen und die Vorderflügel die Hinterflügel bedecken. Diese Fähigkeit beruht auf einer speziellen Ausgestaltung eines der Flügelgelenksklerite, des Axillare 3, und eines daran ansetzenden Muskels. Der grundlegende funktionelle Vorteil der Neopterie liegt in der Möglichkeit, sich zum Schutz (vor Fressfeinden oder ungünstiger Witterung) zeitweise in Spalträume zurückzuziehen. Den palaeopteren Taxa mit ihren sperrig abstehenden Flügeln, die nur auf und ab bewegt werden können, ist dies nicht möglich. Die Neopterie bietet darüber hinaus die Option, sich an das Leben in Spalträumen anzupassen (z. B. in der Laubstreu, im Boden, unter Rinde) ohne die Flugfähigkeit aufgeben zu müssen. Dies ist oft mit einer Verfestigung der Vorderflügel verbunden, die so (auch) zu Schutzorganen der zarteren Hinterflügel werden (Bildung von moderat sklerotisierten Tegmina). Das Extrem einer solchen Evolution zeigen die Neopteren-Taxa, bei denen die Vorderflügel nur noch als Schutzorgane fungieren und nicht mehr zum Flug beitragen (stark sklerotisierte Elytren der Dermaptera und Coleoptera). Damit ist die Neopterie sicher ein weiteres Schlüsselereignis in der Evolution der Insekten und hat zu einem großen Teil zur großen ökologischen Vielfalt der Neoptera beigetragen. Funktionell mit der Neopterie verknüpft ist die Entstehung von bestimmten Linien, entlang derer die Hinterflügel längs gefaltet oder gebogen werden, u.a. dann wenn sie nach hinten über das Abdomen gelegt werden (HAAS 2006; HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck; BOUDREAUX 1979: 201). Dass die Neopterie und die damit verbundenen strukturellen Besonderheiten innerhalb der Pterygoten apomorph sind erscheint zwar plausibel, ist aber nicht wirklich begründbar (mangelnder Außengruppenvergleich) und damit auch kein wirkliches Argument für die Monophylie der Neoptera (siehe auch HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck).

(2) Das Arolium, ein zwischen den Krallen des Prätarsus liegender Haftlappen, ist vielleicht eine Autapomorphie der Neoptera (BEUTEL & GORB 2006), wurde dann aber so oft wieder reduziert, dass es in der Analyse von BEUTEL & GORB (2006) nicht als solche erscheint. **(3)** Das Fehlen eines bestimmten thorakalen Muskels (musculus furco-pleurocostalis III, Merkmal 58 in BEUTEL & GORB 2001) ist ebenfalls keine eindeutige Autapomorphie der Neoptera (siehe BEUTEL & GORB 2006), da vergleichbare Muskeln bei Dermaptera, Psocoptera und vielen Endopterygota vorkommen (siehe Merkmalsmatrix in BEUTEL & GORB 2001).

(4) Ein häufig als Autapomorphie der Neoptera genanntes Merkmal ist der Zustand der Gonoplacs (= 3. Valven, Coxalloben des 9. Abdominalsegments) des

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Ovipositors als scheidenartige Umhüllung der beiden Gonapophysen-Paare (= 1. und 2. Valven, die Elemente des eigentlichen Legerohres) (z. B. KRISTENSEN 1975). Eine explizit scheidenartige Ausbildung, wie z. B. bei Notoptera, ist zwar auf die Neoptera begrenzt, trifft aber auf mehrere Neoptera-Gruppen mit gut entwickeltem Ovipositor nicht zu (z. B. Dermaptera, Dictyoptera). Der Unterschied zwischen den letzteren Taxa und den Odonata, bei denen sich die Gonoplacs ebenfalls um die beiden Gonapophysen-Paare legen, ist kaum aussagekräftig (K.-D. Klass unpublizierte Daten).

Aufgrund der mangelhaften morphologischen Unterstützung für die Neoptera ist es von großer Bedeutung, dass in molekulargenetischen Analysen neben den Odonata und Ephemeroptera auch die Neoptera fast durchweg als monophyletisch erscheinen (HOVMÖLLER et al. 2002; KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001; TERRY & WHITING 2005; MALLATT & GIRIBET 2006). Nur in einigen Analysen von CAMERON et al. (2006; mitochondriales Genom) erscheinen die Odonata als Teilgruppe der Neoptera (nahe bei den Orthoptera), jedoch mit geringer Unterstützung.

6.2. Beziehungen Ephemeroptera – Odonata – Neoptera

Die Gruppierung Odonata + Neoptera (= Metapterygota), bevorzugt u.a. von KRISTENSEN (1991), wird durch mehrere Merkmale gestützt, die nicht in Beziehung zum Flugapparat stehen, und sie erscheint heute aus morphologischer Sicht als die wahrscheinlichste Lösung (siehe auch BEUTEL & GORB 2006): **(1)** Das vordere Mandibelgelenk ist als Kugelgelenk mit einer Gelenkpfanne an der Mandibel und einem Gelenkkopf am Kopfkapselrand ausgebildet (z. B. STANICZEK 2000). Dadurch wird die Bewegung der Mandibeln fast völlig auf Adduktion und Abduktion eingeschränkt, andererseits ist aber auch ein kräftigeres Zubeißen möglich. **(2)** In Korrelation damit sind mehrere der ursprünglichen Muskeln der Mandibeln verloren gegangen (STANICZEK 2000). **(3)** Odonata und Neoptera führen keine Imaginalhäutungen mehr durch wie die Ephemeroptera (von der Subimago zur Imago), Zygentoma und Archaeognatha (häufige Imaginalhäutungen; z. B. STURM & MACHIDA 2001: 175, 185). Die Frage, ob Fossilfunde einen parallelen Verlust der Imaginalhäutungen bei Odonata und Neoptera belegen können, wird kontrovers diskutiert. **(4)** Die meso- und metathorakalen Beine wie auch die Flügel werden von je zwei Tracheenstämmen versorgt, von denen einer vom segmenteigenen Stigma kommt, der andere vom Stigma des darauffolgenden Segments; bei den meisten Metapterygota sind vorderer und hinterer Stamm jeweils zu einem Bogen verbunden. Bei Zygentoma und (üblicherweise) Ephemeroptera werden Beine und Flügel nur von einem (segmenteigenen) Tracheenstamm versorgt. Die phylogenetische Interpretation ist für die Flügeltracheen problematisch, weil bei einigen Ephemeroptera ein hinterer Tracheenstamm existieren soll – was jedoch zweifelhaft ist. Bezüglich der Beintracheen erscheint das Merkmal jedoch eindeutig (Diskussion in KRISTENSEN 1975). **(5)** Mehrere korrelierte Eigenschaften des Herzens: Bei Odonata und Neoptera ist das Herz am Hinterende geschlossen, ein Ventil im abdominalen Teil des Herzens fehlt, und der Hämolymphstrom ist entlang des ganzen Herzens nach vorne gerichtet (PASS et al. 2006). Einen hinteren Verschluss zeigen allerdings auch Collembola und Protura (Taxa ohne terminale Anhänge). **(6)** Odonata und Neoptera zeigen im Gegensatz zu Ephemeroptera und den primär flügellosen Hexapoden eine Nervenverbindung zwischen den Corpora cardiaca und Corpora allata. Eine solche Verbindung wurde allerdings auch bei einer Ephemeropteren-Art gefunden (KRISTENSEN 1975).

BEUTEL & GORB (2006) führen den Besitz eines Schließmuskels (Okklusor) an den abdominalen Tracheenstigmen als Autapomorphie der Metapterygota an. Solche Muskeln sind aber bislang nur für Calopterygidae (Zygoptera) und Anisoptera bekannt; bei anderen untersuchten Zygoptera wurden sie nicht gefunden (POONAWALLA 1966; MILLER 1962; K.-D. Klass unveröffentlichte Daten). Ferner sind Stigmenmuskeln, wie sie bei den Neoptera vorkommen, auch in den hinteren Abdominalsegmenten der Zygentoma vorhanden (ROUSSET 1973; KLASS & KRISTENSEN 2001: Abb. 14, 15), und die Muskeln der Odonata weichen in ihrer Anordnung stark von diesen ab. Die phylogenetische Evidenz aus diesem Merkmal ist daher in mehrfacher Hinsicht unklar. Ein weiteres von BEUTEL & GORB (2006) angegebenes Merkmal ist die fast vollständige Reduktion des Terminalfilums des 11. Abdominalsegments (siehe Abschnitt 4.2.: dieses Element ist eine Autapomorphie der Insecta). Bei paläozoischen Verwandten der Odonata (Meganisoptera) ist dieser Fortsatz aber noch relativ lang und vermutlich gegliedert (BECHLY et al. 2001: Abb. 12; siehe auch WILLMANN 2005a). Bei rezenten Taxa ist er oft auch noch recht lang und ist Teil der bei der Paarung eingesetzten Greifzange der Männchen. WILLMANN (2005a) nennt den Subgenalsulcus (= Subgenalsutur, Pleurostomalsulcus) als Autapomorphie der Metapterygota – eine längsverlaufende Einfaltung der Kopfkapsel über der Basis der Mandibel. Diese Struktur wurde aber auch für Zygentoma beschrieben (CHAUDONNERET 1950: „Spls“ in Abb. 2). Weitere von KRISTENSEN (1975) genannte Apomorphien der Metapterygota (Verlust des Muskels vom Tentorium zur Lacinia; Fehlen der Superlinguae am Hypopharynx; unpaarige weibliche Genitalöffnung) sind phylogenetisch kaum interpretierbar.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die Gruppierung Ephemeroptera + Odonata (= Palaeoptera) wurde u.a. von HENNIG (1969) vertreten sowie in neuerer Zeit von KUKALOVÁ-PECK (1997), BECHLY et al. (2001) und SOLDAN (2003). Die mehreren auf Aderung und Gelenk der Flügel bezogenen Argumente sind hinsichtlich ihrer Polarität kaum zu deuten, solange nicht die Beziehungen an der Basis der Pterygota durch Merkmale außerhalb des Flugapparates eindeutig geklärt sind. Ein Flügelmerkmal betrifft das Vorhandensein von Interkalar-Adern (Schaltsektoren): Zwischen den echten Längsadern der Flügel, die mit Nerven und Tracheen ausgestattete Streifen sklerotisierter Kutikula sind, liegt im ursprünglichen Fall ein Netzwerk aus nerven- und tracheenlosen sklerotisierten Streifen (Archaedictyon). Bei Ephemeroptera und Odonata sind Teile dieses Netzwerks so angeordnet, dass lange gerade Linien entstehen, die den echten Längsadern ähneln und zwischen ihnen „interkalieren".

BECHLY et al. (2001) nehmen an, dass außer den Ephemeroptera auch paläozoische Verwandte der Odonata einen paarigen Penis besaßen (bei allen rezenten Odonata ist der Penis stark reduziert), was dann eine Autapomorphie der Palaeoptera sein könnte. Diese Annahme beruht auf der Interpretation von Exemplaren der karbonischen Gattung *Namurotypus* als Männchen; letzteres mag zutreffen, wenn (wie in BECHLY et al. 2001: Abb. 10 dargestellt) alle Genitalanhänge wirklich am 9. Abdominalsegment ansetzen und nicht etwa teilweise am Hinterrand des 8.[5]. Jedoch sind in BECHLY et al. (2001: Abb. 10) nur die distalen Teile des Penis als paarig gezeichnet, und auch dort wird angenommen, dass die Genitalöffnung nicht paarig wie bei Ephemeroptera sondern unpaarig war (konkrete Indizien dafür existieren allerdings nicht). Die Paarigkeit des Penis kann kaum als Synapomorphie der Odonata und Ephemeroptera gewertet werden, da innerhalb der Neoptera die Dermaptera paarige Penes zeigen und bei vielen anderen Gruppen der Bau der männlichen Kopulationsorgane zwar recht abweichend und weitaus komplexer, aber letztlich doch auch paarig ist.

Die bei Odonata und Ephemeroptera stark verkürzten Antennen wurden bereits von HENNIG (1969) angeführt; bei paläozoischen Odonaten-Verwandten wurden jedoch deutlich längere Antennen gefunden (z. B. *Namurotypus sippeli* in BRAUCKMANN & ZESSIN 1989). Bezüglich der Fusion von Galea und Lacinia (terminale Anhänge der Maxillen), die den Ephemeroptera und Odonata gemeinsam sein soll, bestehen nach WILLMANN (2005a) Unsicherheiten in der morphologischen Interpretation.

Die dürftigen Argumente für die Gruppierung Ephemeroptera + Neoptera beziehen sich vorwiegend auf den Flugapparat – speziell darauf, welche thorakalen Muskelgruppen die flugrelevanten Bewegungen erzeugen (u.a. BOUDREAUX 1979: 195f). Auch diese Argumentation beinhaltet Schwierigkeiten bezüglich der Lesrichtung. Es erscheint wahrscheinlicher, dass der abweichende Flugapparat der Odonata sich strukturell weit vom Grundplan der Pterygota entfernt hat.

Die Ergebnisse aus den molekulargenetischen Analysen sind sehr widersprüchlich. KJER (2004) erhält die Odonata (+ *Tricholepidion*) als Schwestergruppe der Ephemeroptera + Neoptera, während die neueren Analysen von KJER et al. (2006) eher zu monophyletischen Palaeoptera tendieren. Die auf 18S und 28S rDNA beruhenden Ergebnisse von HOVMÖLLER et al. (2002) und WHEELER et al. (2001) unterstützen ebenfalls die Palaeoptera-Hypothese, die Studie von TERRY & WHITING (2005; mehrere Gene) jedoch die Metapterygota-Hypothese. Die über den Rahmen der Arthropoden hinausgehenden Analysen von MALLATT & GIRIBET (2006) stützen die Ephemeroptera + Neoptera Hypothese, wobei aber Ephemeroptera und Odonata nur mit je einer Art vertreten sind.

7. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Neoptera

7.1. Morphologische Evidenzen und deren Probleme

KRISTENSEN (1991: Abb. 5.5) zeigte die Beziehungen an der Basis der Neoptera als eine Polytomie aus 10 Taxa: Plecoptera, Dictyoptera, Notoptera (= Grylloblattodea), Dermaptera, Orthoptera, Phasmatodea, Embioptera, Zoraptera, Acercaria und Endopterygota (= Holometabola). Diese Darstellung entspricht auch heute noch dem Kenntnisstand – mit einer Ausnahme: mit der Entdeckung der Mantophasmatodea (Fersenläufer, Gladiatoren; KLASS et al. 2002) kam noch ein 11. Taxon dazu[6].

Die Rekonstruktion der basalen Verzweigungen innerhalb der Neoptera ist das wohl gravierendste Problem in der Hexapodenphylogenetik. In morphologischer Hinsicht stellen sich vor allem zwei Probleme. Das erste besteht darin, dass brauchbare Daten zu den meisten Körperregionen bislang nur für sehr wenige Arten der einzelnen Ordnungen verfügbar sind, in manchen Fällen fehlen Daten sogar völlig. Morphologische Studi-

[5] Die Argumentation in BECHLY et al. (2001: 218) überzeugt nicht, weil es bei vielen Teilgruppen der Pterygoten parallel zu einer sekundären Reduktion des Ovipositors gekommen ist und der Bau dieser reduzierten Ovipositoren äußerst vielfältig ist; eine Reduktion könnte durchaus auch bei *Namurotypus* stattgefunden haben. Bei einer Interpretation des betreffenden *Namurotypus*-Exemplars als Weibchen sollte jedoch ein Paar der kleineren zentralen Anhänge (als Gonapophysen von Segment 8) am Hinterrand des 8. Abdominalsegments ansetzen, was aber anscheinend nicht der Fall ist.

[6] Von den Mantophasmatodea sind inzwischen 16 rezente Arten beschrieben, die allesamt auf die Äthiopis beschränkt sind (z. B. KLASS et al. 2003).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

en zu einem Merkmalssystem bei einer Untergruppe der Neoptera können daher die Sichtweise immer noch dramatisch verändern. Die Ergebnisse zur weiblichen Genitalregion bei ursprünglichen Dermaptera (KLASS 2003a) sind ein Beispiel von vielen. Diese Arbeit hat gezeigt, dass diese Tiere Gonapophysen IX, Gonangulum-Sklerite sowie im Inneren des 9. Segments Akzessorische Drüsen besitzen – plesiomorphe Elemente, die zuvor für Dermaptera nicht bekannt waren.

Das zweite Problem liegt darin, dass sich die Evidenzen aus verschiedenen Merkmalen widersprechen. Besonders umfangreich sind solche Widersprüche hinsichtlich vieler einfacher, v.a. reduktiver Merkmalsänderungen wie z. B. der Reduktion von Tarsengliedern und Ovipositorvalven, des Verlusts von Flügeln, Ocellen und Styli am 9. Abdominalsegment der Männchen, der Eingliedrigkeit der Cerci und der Verschmelzung abdominaler Ganglien. Diese Apomorphien treten jeweils bei mehreren Neopteren-Gruppen auf, allerdings in ganz unterschiedlicher Verteilung. Die Dermaptera zeigen besonders eindrucksvoll, wie wenig aufschlussreich solche einfachen Merkmalstransformationen sind: Allen rezenten Dermaptera fehlen Ocellen sowie die männlichen Styli, und sie haben eingliedrige Cerci (von den Larven einiger ursprünglicher Dermaptera abgesehen, siehe MATZKE & KLASS 2005) sowie dreigliedrige Tarsen. Diese Apomorphien wurden verschiedentlich als mögliche Synapomorphien von Dermaptera und anderen Neopteren-Taxa angeführt (z. B. eingliedrige Cerci als Synapomorphie der Dermaptera und Zoraptera in TERRY & WHITING 2005). Einige Dermaptera des Mesozoikums haben jedoch zwei Ocellen, deutliche Styli, vielgliedrige Cerci und fünfgliedrige Tarsen (siehe HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001; WILLMANN 2005a; GRIMALDI & ENGEL 2005). Dies zeigt, dass alle Merkmalstransformationen unabhängig von anderen Taxa innerhalb der Dermaptera stattgefunden haben. Die Aufdeckung solcher Homoplasien ist eine wichtige Funktion der paläontologischen Forschung.

Widersprüche zwischen verschiedenen Merkmalen finden sich aber auch bei recht spezifischen Weiterentwicklungen. So haben die Dictyoptera und Phasmatodea eine spezielle Muskulatur der Basalampullen der Antennengefäße gemeinsam (PASS 1991, 1998; PASS et al. 2006; auch einige Orthoptera haben einen solchen Muskel); andererseits teilen aber die Phasmatodea mit den Embioptera einen speziellen Muskel der Paraglossa des Labiums (z. B. KRISTENSEN 1975), und nur bei Embioptera und Plecoptera besitzt das Herz unpaarige ventrale Ostien im Metathorax (NUTTING 1951; PASS et al. 2006). Jede Apomorphie für sich genommen erscheint überzeugend, aufgrund der Unvereinbarkeit der drei Apomorphien muss jedoch entweder Parallelentwicklung oder sekundärer Verlust stattgefunden haben.

Eine spezielle Form der Inkonsistenz zwischen Merkmalen liegt darin, dass man in mehreren Teilgruppen der Neoptera Zustände findet, die innerhalb der Neoptera einzigartig ursprünglich erscheinen; ihr Fehlen erscheint jeweils als Apomorphie, die alle anderen Neopteren-Gruppen verbindet. Beispiele sind das Vorhandensein eines die beiden Stipites der Maxillen verbindenden Quermuskels bei den Plecoptera; der außerordentlich ursprüngliche, komplexe Proventrikel (Kaumagen) mancher Dictyoptera (weitgehend übereinstimmend mit dem mancher Zygentoma; KLASS 1998a); die Präsenz von Resten eines Sehnensystems im Abdomen ebenfalls bei manchen Dictyoptera (bindegewebige Platten als Bestandteile des Hyperneuralmuskels mancher Arten; KLASS 1999); und das Vorhandensein eines posteromedianen Apodems (Spina) auch im Metathorax sowie das Fehlen eines Verschlussmechanismus an den abdominalen Tracheenstigmen bei den Notoptera (WALKER 1943). Bei ursprünglichen Dermaptera sind im Ovipositor Coxalloben nicht nur am 9. (3. Valven = Gonoplacs) sondern auch am 8. Abdominalsegment vorhanden – wie bei Archaeognatha und Zygentoma (KLASS 2003a).

Die Beziehungen zwischen den Großgruppen der Neopteren sind umfangreich von Merkmalswidersprüchen durchsetzt, und es lassen sich fast für jede beliebige Gruppierung eine oder mehrere potenzielle Synapomorphien finden. Durch diese netzartigen Merkmalsbeziehungen ist eine Diskussion der morphologischen Evidenzen zur Phylogenie der Neopteren sehr schwierig. Kladistische Parsimonie-Analysen, die einer solchen Problematik angemessener wären, sind aufgrund des mangelhaften Datenbestandes noch nicht in überzeugender Form gelungen. Die kladistische Analyse von BEUTEL & GORB (2006: Abb. 11), der die derzeit ausgereifteste morphologische Datenmatrix zugrunde liegt, liefert für die Neoptera eine basale Verzweigung zwischen Plecoptera und den restlichen Gruppen, die sich auf das Fehlen des stipitalen Quermuskels bei den letzteren gründet. In dieser Analyse sind jedoch die damit nicht konsistenten Merkmale des Proventrikels, des Hyperneuralmuskels, der metathorakalen Spina und der Coxalloben VIII (siehe oben) nicht berücksichtigt[7].

Angesichts dieser Sachlage ist es nicht verwunderlich, dass in den letzten Jahren auf morphologischer Grundlage mehrere Hypothesen zu den Beziehungen zwischen den 11 Großgruppen der Neoptera vorgebracht wurden (die prominentesten sind in Abb. 4-8 dargestellt). Alle werden von einigen Merkmalen unterstützt,

[7] Während die Merkmalsmatrix von BEUTEL & GORB (2006) eine gute Basis für weiterführende Arbeiten darstellt, sind flüchtig zusammengestellte Merkmalsmatrices wie die in WHEELER et al. (2001) hochgradig irreführend (siehe Appendix) und werden daher hier nicht berücksichtigt.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

sind aber mit anderen nicht vereinbar. J. Kukalová-Peck and Koautoren (v.a. HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) haben ihre Hypothese zur Phylogenie der Neopteren vornehmlich auf Merkmale der Aderung und des Gelenks der Flügel gegründet (Abb. 7). Die Datenbasis ist auch dem Spezialisten nicht leicht zugänglich, v.a. weil die Dokumentation dieses komplexen Merkmalssystems durch Beschreibung und Illustration noch recht unvollständig ist, und weil keine expliziten Aussagen gemacht werden, welche Autapomorphien für welche Taxa angenommen werden. Die Daten sind damit auch noch nicht hinreichend für die Aufnahme in eine morphologische Merkmalsmatrix aufbereitet, und sie können im Folgenden nur marginal berücksichtigt werden.

7.2. Molekulargenetische Evidenzen

Die molekulargenetischen Ergebnisse zur Phylogenie der Neoptera sind derzeit nicht aufschlussreicher als die morphologischen (Abb. 9-14). WHEELER et al. (2001: Stammbaum zur 18S und 28S rDNA) erhalten eine basale Verzweigung zwischen (Phasmatodea + Dictyoptera + Orthoptera + Embioptera + Acercaria) und (Dermaptera + Plecoptera + Zoraptera + Notoptera + Endopterygota). Die Analysen von KJER (2004; 18S rDNA) und KJER et al. (2006; mehrere Gene) (in beiden sind die Zoraptera nicht vertreten) ergeben eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Plecoptera + Dermaptera und den restlichen Neoptera. TERRY & WHITING (2005: 18S und 28S rDNA sowie Histon H3) erhalten die Gruppierungen Phasmatodea + Orthoptera + Embioptera, Dermaptera + Plecoptera + Zoraptera sowie Notoptera + Mantophasmatodea; die Beziehungen dieser Gruppierungen untereinander und zu den verbleibenden Neopteren-Gruppen (Dictyoptera, Acercaria, Endopterygota) sind je nach verwendeter Analysemethode sehr unterschiedlich (Abb. 10-12). Die Unterstützungswerte für die Gruppierungen mehrerer Hauptlinien der Neopteren sind in den molekulargenetischen Analysen meist sehr niedrig. Aber auch hohe Unterstützungswerte bleiben oft nicht unwidersprochen. Beispielsweise erhalten TERRY & WHITING (2005) eine sehr starke Unterstützung für die Gruppe Mantophasmatodea + Notoptera. Im Gegensatz dazu finden CAMERON et al. (2006) bei ihrer Analyse des gesamten mitochondrialen Genoms eine deutliche Unterstützung für die Gruppierung Mantophasmatodea + Phasmatodea.

7.3. Polyneoptera und ähnliche Gruppierungen

Manche Autoren fassen die Plecoptera, Zoraptera, Orthoptera, Dictyoptera, Phasmatodea, Notoptera, Dermaptera, Embioptera und – nach deren Entdeckung im Jahr 2002 – Mantophasmatodea zu einer Gruppe „Polyneoptera" zusammen (BOUDREAUX 1979; GRIMALDI & ENGEL 2005), die also alle Neopteren-Gruppen außer Acercaria und Endopterygota umfasst. Andere schließen die Zoraptera aus diesen „Polyneoptera" aus (z. B. WILLMANN 2005a), und wieder andere schließen zusätzlich die Plecoptera aus (z. B. HENNIG 1969; die Gruppe heißt dann „Paurometabola" oder „Pliconeoptera"). In welchem Umfang auch immer – diese Gruppierungen sind nur sehr schlecht unterstützt. Viele der älteren zur Begründung dieser Gruppierungen angeführten Argumente wurden bereits von KRISTENSEN (1975, 1981, 1991, 1995) widerlegt und werden hier nicht mehr erwähnt.

Für die Gruppierung „Polyneoptera" (ohne Zoraptera) kann eine mögliche Autapomorphie angeführt werden: **(1)** Das Herz besitzt im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Hexapoden-Gruppen (inkl. Zoraptera) neben den üblichen Einströmostien auch noch Ausströmostien (Mantophasmatodea nicht untersucht). Die Verteilung über die Segmente variiert allerdings stark, und die Ostien sind bei Plecoptera und Embioptera unpaarig (ventromediane Lage), bei Dermaptera, Dictyoptera, Notoptera, Phasmatodea und Orthoptera paarig (NUTTING 1951; PASS et al. 2006). Entgegen früheren Berichten (NUTTING 1951) dürften solche Ostien bei den Zygentoma fehlen (BARNHART 1961; PASS et al. 2006).

Zwei Apomorphien sprechen für die „Polyneoptera" unter Ausschluss der Embioptera (und Zoraptera), wobei aber die erste nicht auf die flügellosen Notoptera und Mantophasmatodea anwendbar ist: **(1)** Das vergrößerte Analfeld der Hinterflügel, das in Ruhe mehrfach längsgefaltet wird (siehe ZWICK 1980: 3 und BÉTHOUX 2005a für Plecoptera; WILLMANN 2003b, 2005a für eine genauere Beschreibung der Aderungscharakteristika in diesem komplexen Merkmal). Gemäß J. Kukalová-Peck (z. B. in HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) ist das Analfeld bei „Blattoneoptera" einerseits und „Orthoneoptera" sowie „Pleconeoptera" andererseits unterschiedlich zusammengesetzt: Nur bei der letzteren Gruppe tragen die vorderen Analadern („AA") zum Fächer bei. Auch BÉTHOUX (2005a: 74) findet Unterschiede, wenn auch in etwas anderer Form. Außerdem zeigt das Analfeld ein starkes Potential zu sekundärer Reduktion, wie es u.a. die Isoptera und mehrere Teilgruppen der Plecoptera (ZWICK 1980) demonstrieren. **(2)** Mit dem Vorhandensein von Euplantulae an den Tarsengliedern (z. B. WILLMANN 2003a, b, 2005a) verhält es sich ähnlich: auch diese Strukturen fehlen bei Embioptera durchweg, und bei Teilgruppen mehrerer anderer Ordnungen der „Polyneoptera" ist sekundärer Verlust festzustellen.

Die Unterstützung für „Polyneoptera" unter Ausschluss der Embioptera und Plecoptera (und Zoraptera) fußt auf einem einzigen, sehr zweifelhaften Merkmal: **(1)** die (moderat) verstärkte Sklerotisierung der Vorderflügel, die dann als Tegmina bezeichnet werden. Auch dieses Merkmal ist auf Notoptera und Mantophasmatodea nicht anwendbar. Ein ernsthaftes Problem in der phylogenetischen Interpretation ist das völlige Fehlen einer

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Verfestigung der Vorderflügel bei ursprünglichen Mantodea (Mantoididae und Chaeteessidae; SMART 1956) und ihr geringer Grad bei Vertretern einiger anderer „Ordnungen" (z. B. KRISTENSEN 1975: 12). Der Vorteil der Neopterie liegt in der Fähigkeit, sich zum Schutz in Spalträume zurückzuziehen oder sich an das Leben darin anzupassen (siehe Abschnitt 6.1.). Dies könnte einerseits bereits bei den gemeinsamen Vorfahren der Neoptera die Entstehung von Tegmina ausgelöst haben – gefolgt von mehrfachem sekundären Verlust wann immer der Schutz der Hinterflügel durch härtere Vorderflügel nicht mehr von Nöten war und nur mehr die Energiebilanz unnötig belastete. Auf dieser Grundlage ist für Isoptera (Abwurf der Flügel nach Hochzeitsflug) und auch für Embioptera (Leben in selbstgebauten Galerien mit Gespinst) eine sekundäre Reduktion gut erklärbar. Alternativ erscheint aber auch eine häufige parallele Verfestigung der Vorderflügel plausibel, worauf vielleicht ihr sporadisches Auftreten auch innerhalb der Endopterygota (Coleoptera) und Acercaria (viele Hemiptera) hindeutet. Was auch immer zutrifft: aufgrund häufiger Parallelentwicklung und/oder sekundärer Reduktion erscheint dieses Merkmal wenig aufschlussreich.

WILLMANN (2003a, b) schlug eine Hypothese zur Evolution der männlichen Genitalregion (Ventralseite des 9. Abdominalsegments) vor, die Apomorphien enthält, die die „Polyneoptera" unter Ausschluss der Notoptera und Dermaptera unterstützen. Dazu muss zunächst der Bau dieser Region bei nicht-neopteren Taxa erklärt werden. Zygentoma zeigen einen ursprünglichen Zustand mit einer unpaarigen vorderen Platte (Sternit IX in Willmann, d. h. Eusternum IX), paarigen hinteren Platten ([Gono]Coxite IX, von denen jedes einen Lobus bildet, der den 3. Valven der Weibchen entspricht) und einem Paar von [Gono]Styli IX, die dem Hinterrand der Coxalloben aufsitzen und je einen Muskel vom Coxit erhalten. Man sollte anmerken, dass die vordere Platte wahrscheinlich nicht das Eusternum repräsentiert sondern sich aus vorderen Teilen der beiden Coxite zusammensetzt, die sich von den hinteren Teilen trennten und in der Mitte verschmolzen (KLASS 2000: 248; BIRKET-SMITH 1974: 46f.; dies ergibt sich aus den Muskelansätzen, auch im Vergleich mit den Weibchen und den davorliegenden Segmenten). Ein ähnlicher Zustand ist bei Notoptera (WALKER 1943) und Odonata (WALKER 1922: 51) gegeben, doch fehlt bei beiden Taxa der Stylusmuskel, und bei Odonata fehlt im Adultzustand auch der Stylus. Die restlichen „Polyneopteren"-Ordnungen zeigen eine Querfusion der beiden hinteren Sklerite (unvollständig bei der Schabe *Cryptocercus* und vielleicht bei Stammgruppenvertretern der Dermaptera: KLASS 1997: Abb. 147; WILLMANN 2003a: Abb. 10). Bei Untergruppen der verschiedenen „Polyneopteren"-Ordnungen ist darüberhinaus diese hintere Platte mit der vorderen fusioniert (siehe KLASS 1997 zum breiten Spektrum der diesbezüglichen Zustände bei den Dictyoptera). Einige „Polyneopteren"-Gruppen haben ferner die Styli verloren (Plecoptera, Embioptera, Phasmatodea, Mantophasmatodea; bei Dermaptera noch bei einigen mesozoischen Vertretern erhalten, siehe WILLMANN 2003a). WILLMANN (2003b: 36) sieht die Fusion der beiden hinteren Sklerite und die der hinteren Platte mit der vorderen (resultierendes Sklerit: Subgonoplax) als mögliche Autapomorphien der „Polyneoptera"[8] unter Ausschluss der Notoptera. Die letztere Fusion fehlt jedoch bei vielen Vertretern etlicher „Polyneopteren"-Ordnungen (siehe KLASS 2000: 248) und dürfte daher mehrfach parallel vollzogen worden sein. WILLMANN (2003b) weist ferner auf die Möglichkeit hin, dass eine Differenzierung der Coxite und Styli in paarige Klammerorgane zur Kopulation bei Ephemeroptera und Acercaria + Endopterygota homolog sein könnte. Die sekundäre Reduktion dieses Zustands, unter Einschluss der Reduktion der Styli, würde dann die „Polyneoptera" insgesamt unterstützen. Diese Sichtweise muss jedoch mit der Hypothese konkurrieren, dass der undifferenzierte Zustand dieser Elemente bei Zygentoma, Odonata und „Polyneoptera" homolog ist. Die Annahme einer Homologie für die betreffenden Genitalstrukturen bei Ephemeroptera und Acercaria + Endopterygota, zu der es in der älteren Literatur bereits sehr konträre Diskussionen gibt (siehe z. B. BOUDREAUX 1979: 222f.), sollte in jedem Falle Daten zu Ontogenese und Muskulatur berücksichtigen.

Eine Verwandtschaft aller oder auch nur der Mehrzahl der unter „Polyneoptera" (oder „Pliconeoptera", „Paurometabola") subsumierten Taxa lässt sich also schwerlich begründen. Dennoch ist es sinnvoll, im weiteren die Gruppierungen innerhalb eines solchen hypothetischen Taxons zu betrachten, da viele bekannte Merkmale auf Beziehungen zwischen zwei oder mehreren dieser „Polyneopteren"-Taxa hinweisen, andererseits aber kaum Beziehungen zwischen bestimmten Polyneopteren-Gruppen und den Acercaria und/oder Endopterygota herzustellen sind. In der letztgenannten Hinsicht bestehen Ausnahmen nur für die Zoraptera und Dermaptera, die daher unten separat abgehandelt werden.

7.4. Gruppierungen innerhalb der „Polyneoptera"

Eine Gruppierung Orthoptera + Dictyoptera + Phasmatodea wird möglicherweise durch zwei Merkmale der weiblichen Genitalorgane unterstützt: **(1)** eine spezielle Querteilung der Coxite IX (= Valviferen IX) sowie **(2)** eine mediane Fusion der daraus resultierenden vorderen Sklerite. Die beiden Schritte führen zur Bildung einer

[8] WILLMANN sieht dadurch eigentlich die Monophylie der Pliconeoptera (Polyneoptera ohne Plecoptera) unterstützt, sagt jedoch selbst, dass Plecoptera den selben Zustand zeigen, womit die betreffenden Merkmale, falls sie überzeugend sind, letztlich die Polyneoptera stützen.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

„vorderen Intervalvula". Die Verteilung von Muskelansätzen über die aus der Teilung hervorgehenden Sklerite (im Vergleich zu Zygentoma) deutet auf eine Homologie dieser Umgruppierung bei Orthoptera und Dictyoptera hin, während sich eine scheinbar ähnliche Umlagerung bei den Archaeognatha (BITSCH 1974: vorderes Sklerit scS) diesbezüglich unterscheidet (KLASS 2003a). Die mediane Fusion scheint bei allen untersuchten Orthoptera, Dictyoptera und Phasmatodea vorhanden zu sein; die Querteilung fehlt jedoch bei vielen Dictyoptera (sekundäre Fusion?) und kann bei den Orthoptera-Caelifera nicht beurteilt werden (unsichere Identifizierung der betreffenden Sklerite); ferner sind die verfügbaren Daten zu den Phasmatodea schwer zu interpretieren. Die Notoptera zeigen die Fusion, nicht aber die Querteilung (K.-D. Klass, unveröffentlicht). Den Mantophasmatodea fehlt die Querteilung wie auch die mediane Fusion (KLASS et al. 2003: Abb. 7A), ebenso den Dermaptera (sie zeigen eine andere Unterteilung der Coxite, siehe Abschnitt 7.6.). Die Plecoptera, Embioptera und Zoraptera können jedoch bezüglich dieser Merkmale nicht beurteilt werden, da der Ovipositor und damit auch die meisten Skleritdifferenzierungen am 9. Abdominalsegment verloren gegangen sind. **(3)** Der bereits erwähnte Besitz einer speziellen apomorphen Muskulatur der Basalampullen der Antennengefäße bei Dictyoptera, Phasmatodea und manchen (!) Orthoptera (PASS et al. 2006; G. Pass pers. Mitteilung) korrespondiert mit dieser Verwandtschaftshypothese.

Eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Phasmatodea und Orthoptera wird von manchen Autoren, z. B. HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) und WILLMANN (2003a, b, 2005a), aufgrund unterschiedlicher Flügelmerkmale favorisiert (auch GRIMALDI & ENGEL 2005). Ob beiden Taxa ein **(1)** verbreitertes Präcostalfeld im Vorderflügel gemeinsam ist, ist schwer zu beurteilen, da den rezenten Phasmatodea die Costa fehlt; die betreffende Annahme WILLMANNs (2003a) gründet sich auf die Interpretation fossiler Phasmatodea. WILLMANN (2003a, b) erwähnt mit Bezug auf BOUDREAUX (1979) zwei weitere den Phasmatodea und Orthoptera gemeinsame Apomorphien, wobei aber BOUDREAUX (1979: 189, 205) beide auf seine „Orthopterodida" bezieht, die auch noch die Dermaptera, Zoraptera, Notoptera, und Dictyoptera umfassen (nicht auf „Orthopterida" = Orthoptera + Phasmatodea). Die erste betrifft die Reduktion der Gonapophysen IX (= 2. Valven) im Ovipositor, die mit einer funktionellen Dominanz der Gonoplacs (= 3. Valven) einhergeht. Es ist unstrittig, dass bei den Orthoptera (ANDER 1939) und Phasmatodea (TILGNER et al. 1999) die Gonapophysen IX oft (jedoch nicht immer!) m.o.w. reduziert sind, doch trifft das im selben Maß auch auf andere Gruppen der „Orthopterodida" zu (z. B. Dictyoptera und Dermaptera; KLASS 1998c, 2003a) sowie auf viele Endopterygota. Die zweite von WILLMANN (2003a, b) erwähnte Synapomorphie der Orthoptera und Phasmatodea betrifft das Vorhandensein zusätzlicher lateraler Cervikalsklerite. Gemäß MATSUDA (1970) sind bei Phasmatodea die lateralen Cervikalsklerite meist in zwei Platten geteilt. Solche geteilten lateralen Cervikalsklerite finden sich auch bei vielen (nicht allen!) Orthoptera, außerdem jedoch auch bei den anderen Ordnungen der „Orthopterodida" (MATSUDA 1970) sowie bei den Odonata. Die Interpretation der lateralen Cervikalsklerite berührt ein weiteres Problem: ihre mutmaßliche Herleitung von unterschiedlichen Thorakalskleriten (Prästernum bei z. B. Orthoptera; Präepisternum bei z. B. Phasmatodea; siehe MATSUDA 1970). Die Cervikalsklerite könnten durchaus phylogenetische Information enthalten, doch die Auswertung bedarf einer vergleichenden Studie, die auch die Muskulatur und Gelenkbildungen einschließt.

Eine enge Verwandtschaft zwischen Mantophasmatodea und Notoptera wird durch einige molekulargenetische Untersuchungen indiziert (JARVIS & WHITING 2003; TERRY & WHITING 2005). Von morphologischer Seite spricht jedoch praktisch nichts für diese Gruppierung. Die beiden Taxa zeigen zwar einen ähnlichen Bau des Proventrikels (Kaumagen; KLASS et al. 2002), der im Vergleich zu z. B. Dictyoptera (KLASS 1998a) und der Stabschrecke *Timema* (TILGNER et al. 1999) wahrscheinlich apomorph ist. Da aber die Plecoptera, Embioptera und Dermaptera einen stark vereinfachten Proventrikel besitzen, der sich theoretisch von dem der Notoptera und Mantophasmatodea herleiten ließe, erlaubt diese Ähnlichkeit nur bedingt phylogenetische Schlussfolgerungen. Das völlige Fehlen der Flügel und Ocelli bei Notoptera und Mantophasmatodea (die beiden Synapomorphien in BEUTEL & GORB 2006) ist ebenfalls wenig erhellend, da diese Strukturen bei zahlreichen Neopteren-Taxa parallel verloren gegangen sind und ihr Verlust vermutlich sogar funktionell korreliert ist (FRIEDRICH 2006).

Andererseits zeigen die Mantophasmatodea und Dictyoptera eine große Ähnlichkeit **(1)** im Bau der rechten Hälfte der (asymmetrischen) männlichen Kopulationsorgane (KLASS et al. 2003). Dieses Muster scheint den Notoptera nicht zuzukommen (siehe WALKER 1943), doch sollten dazu Nachuntersuchungen durchgeführt werden. Mit diesem Merkmal konsistent ist **(2)** der Bau der Wand der Antennengefäße: diese ist nur bei Mantophasmatodea und Dictyoptera im basalen Teil zweischichtig, mit einer besonderen inneren Schicht aus Transportzellen (PASS et al. 2006).

Die Gruppierung Mantophasmatodea + Dictyoptera + Orthoptera wird durch **(1)** das Vorhandensein von „connecting bands" im Flagellum der Spermatozoen unterstützt (DALLAI et al. 2003). DALLAIS et al. (2003: Abb. 7) Hypothese, Mantophasmatodea seien die

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Schwestergruppe der Mantodea (womit sie innerhalb der Dictyoptera stünden!) beruht auf der Präsenz von genau drei „connecting bands" bei diesen beiden Taxa. Da der selbe Zustand aber auch bei manchen Orthoptera vorkommt (DALLAI et al. 2003: Abb. 6), kann er gleichermaßen den plesiomorphen Zustand für Orthoptera + Dictyoptera + Mantophasmatodea darstellen. Eine Stellung der Mantophasmatodea innerhalb der Dictyoptera ist sicher auszuschließen, da ihnen die kennzeichnenden Apomorphien dieser Gruppe fehlen, u.a. die Perforation im Tentorium (Klass & Eulitz eingereichtes Manuskript) und verschiedene Spezialisierungen im weiblichen Genitalbereich.

Mit den Phasmatodea teilen die Mantophasmatodea **(1)** ein querliegendes, mittig in einen Fortsatz verlängertes Sklerit hinter den eigentlichen Kopulationsorganen (Vomer bzw. Vomeroid in KLASS et al. 2002, 2003); aufgrund unterschiedlicher Lagerelationen ist die Homologie jedoch nicht sehr wahrscheinlich (KLASS et al. 2002), und das Vorkommen eines entsprechenden Sklerits bei Notoptera bleibt zu prüfen. Interessanterweise findet eine Gruppe Phasmatodea + Mantophasmatodea Bestätigung in CAMERONS et al. (2006) Analyse des mitochondrialen Genoms.

Letztendlich zeigen auch Mantophasmatodea und viele Plecoptera eine interessante apomorphe Gemeinsamkeit: einen abgeflachten Fortsatz in der ventralen Mitte der männlichen Subgenitalplatte. Er wird – vermutlich zum Zweck innerartlicher Kommunikation – zum Trommeln verwendet. Dieses Element gehört nach P. Zwick (pers. Mitteilung) jedoch nicht zum Grundplan der Plecoptera.

Die Gruppierung Embioptera + Phasmatodea wird unterstützt durch **(1)** das Vorhandensein eines Operculums (= Deckel über ringförmiger Aufrisslinie) am Ei, das sich beim Schlüpfen der Larve abhebt. Ähnliches kommt auch bei vielen Plecoptera vor, gehört aber vermutlich nicht zum Grundplan dieses Taxons (ZWICK 1980). Eine nur den Phasmatodea und Embioptera gemeinsame Apomorphie ist **(2)** der Besitz eines speziellen dorsalen Beugemuskels der Paraglossa des Labiums; bezüglich dieses Merkmals sind allerdings nur einzelne Arten untersucht. Eine enge Beziehung dieser beiden Taxa findet sich auch in den Ergebnissen der molekulargenetischen Analyse von TERRY & WHITING (2005; Taxon „Eukinolabia").

Eine Schestergruppenbeziehung zwischen Plecoptera und Embioptera haben HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) auf der Basis der Flügelmorphologie vorgeschlagen. Die beiden Taxa haben ferner **(1)** die Unpaarigkeit der Ausströmostien am Herzen gemeinsam, doch ist hier nicht klar, ob der paarige oder der unpaarige Zustand plesiomorph ist (PASS et al. 2006). Das Fehlen der männlichen Styli und des Ovipositors mögen als weitere Merkmale gesehen werden, die diese Verwandtschaftshypothese stützen. Dies gilt nicht für die reduzierte Zahl der Tarsenglieder, wenn die Herleitung der Plecoptera von permischen Formen mit 5-gliedrigen Tarsen zutreffend ist (siehe Kapitel 8).

Zuletzt sei noch eine Apomorphie erwähnt, die nur den Dictyoptera (mit Ausnahme der Isoptera) und den Notoptera zukommt: Bindegewebige Diaphragmen in den Cerci, die die distal- und basalwärts gerichteten Hämolymphströme voneinander trennen (PASS et al. 2006).

7.4. Acercaria + Endopterygota

Die Gruppierung Acercaria + Endopterygota (= Phalloneoptera) hat in jüngerer Zeit wachsende Unterstützung gefunden. Mehrere mögliche Synapomorphien liegen im Flugapparat (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001; HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck): **(1)** eine Sklerotisierung auf dem kleinen hintersten Abschnitt des Flügels, dem Jugum; **(2)** die breite, gelappte Basis des Radius; **(3)** eine gestreckte Basis der Media; **(4)** eine dreieckige Form des Flügelgelenksklerits Axillare 2; **(5)** der Umstand, dass am Axillare 3 nicht nur einer sondern zwei Muskeln ansetzen. Hinzu kommen **(6)** die in der Mittellinie eingefalteten Sternite der Thoraxsegmente 2 und 3 (Endosternie; KRISTENSEN 1991; WILLMANN 2005a) und **(7)** vielleicht ein spezieller Ontogenese-Modus der männlichen Kopulationsorgane: ein Paar Mesomeren verwächst zum Aedeagus, daneben steht ein Paar freie laterale Parameren (z. B. BOUDREAUX 1979: 222). Probleme bereiten jedoch die exponierten Thorakalsternite mancher Acercaria und das Fehlen eines Aedeagus bei den Psocodea. **(8)** Auch strukturelle Details der Ovariolen sprechen für die Monophylie der Phalloneoptera (BÜNING 1998; KRISTENSEN 1995). Daneben bestehen apomorphe Besonderheiten im Bau der Basalsklerite des Ovipositors (KLASS 2003a: 219, Abb. 77, 78): **(9)** Am seitlichen Vorderende der Coxite sind Taschen ausgebildet, von denen lange Sehnen ausgehen, und **(10, 11)** die Sklerotisierungen der Gonapophysen 8 und 9 sind an deren Basis in seitlich gerichtete Arme verlängert. Diese Merkmale können jedoch bei jenen Acercaria und den vielen Endopterygota (alle außer Hymenoptera), deren Ovipositor vereinfacht oder stark reduziert ist, nicht beurteilt werden.

Auf molekulargenetischer Seite bestätigen die Arbeiten von KJER (2004) und KJER et al. (2006) diese Hypothese, während ihr die Ergebnisse von WHEELER et al. (2001) widersprechen (je nach Analysemethode unterschiedliche Ergebnisse in TERRY & WHITING 2005).

7.5. Die Beziehungen der Zoraptera

Die Gruppierung Acercaria + Zoraptera, die bereits von HENNIG (1969) vorgeschlagen wurde, bildet eine interessante Alternative zur Hypothese Acercaria +

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Endopterygota. In der Analyse von BEUTEL & GORB (2006) wird sie **(1)** durch die umfangreiche Zusammenlagerung der abdominalen Ganglien unterstützt, **(2)** durch die Ausgestaltung des Cibariums als Saugpumpe und **(3)** durch die schlanken, verlängerten Lacinien der Maxillen, denen mesad gerichtete Setae fehlen. WILLMANN (2005a) nennt ferner **(4)** die Areola postica, eine durch eine Gabelung des Cubitus anterior begründete spezielle Konfiguration in der Flügeladerung.

Andererseits wurden den Zoraptera bereits die unterschiedlichsten Plätze im System der Neoptera zugewiesen (Übersicht in ENGEL & GRIMALDI 2000, 2002; GRIMALDI & ENGEL 2005); die betreffenden Hypothesen stützen sich aber meist nur auf einzelne einfache Merkmalstransformationen.

Durchaus ernst zu nehmen ist die von MINET & BOURGOIN (1986) aufgestellte Hypothese, die die Zoraptera als Schwestergruppe der Embioptera sieht; das ins Feld geführte Merkmal ist **(1)** die Verdickung der Hinterfemora, die auf extrem kräftigen Tibia-Depressoren (Beugemuskeln) beruht (nicht Tibia-Extensoren wie z. B. bei den springenden Orthoptera). Mehrere Merkmale des Flügelgelenks unterstützen die Vewandtschaft zwischen Zoraptera und Embioptera (YOSHIZAWA im Druck). GRIMALDI & ENGEL (2005) vertreten dieselbe Hypothese und sehen die Plecoptera als die nächsten Verwandten der Embioptera + Zoraptera; als Argumente werden allerdings nur einfache Reduktionen genannt (Ovipositor, männliche Styli), die auch bei vielen anderen Neopteren-Gruppen vorkommen. Den Zoraptera fehlen andererseits die für Plecoptera und Embioptera typischen unpaarigen ventralen Ausströmostien des Herzens (NUTTING 1951: „tabular summary").

HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) stellen die Zoraptera v.a. aufgrund von Flügelmerkmalen zu einer Gruppe, die außerdem noch die Dermaptera, Notoptera und Dictyoptera umfasst, halten diese Position aber für nicht gut begründbar.

In der einzigen bislang verfügbaren molekulargenetischen Arbeit, die die Zoraptera einschließt (TERRY & WHITING 2005), resultieren diese mit starker Unterstützung als Schwestergruppe der Dermaptera. Von morphologischer Seite sind keine Indizien für diese Beziehung bekannt; TERRY & WHITING (2005) nennen zwar die Eingliedrigkeit der Cerci (die auch bei vielen anderen Pterygotengruppen auftritt), diese ist aber bei manchen fossilen Vertretern beider Taxa noch nicht ausgebildet (siehe Abschnitt 7.1. zu Dermaptera und WILLMANN 2003a: 41 zu Zoraptera).

7.6. Die Beziehungen der Dermaptera

Eine nahe Verwandtschaft der Dermaptera mit der Gruppe Acercaria + Endopterygota wird **(1)** durch eine spezielle Unterteilung der Coxite IX im weiblichen Genitalbereich indiziert (KLASS 2003a); diese Unterteilung ist jedoch bei den vielen Vertretern dieser Gruppen nicht erkennbar, die eine Reduktion des Ovipositors zeigen. **(2)** Der Besitz meroistischer Ovariolen ist mit der Gruppierung Dermaptera + Acercaria + Endopterygota konsistent (BÜNING 1998), doch muss dann innerhalb der Acercaria und Endopterygota eine mehrfache Rückkehr zu panoistischen Ovariolen stattgefunden haben (z. B. KRISTENSEN 1999).

HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001: 484) finden auf der Basis von Flügelmerkmalen und von Skelett- und Muskelmerkmalen der flügeltragenden Thoraxsegmente eine enge Beziehung zwischen Dermaptera und Dictyoptera. Bereits BOUDREAUX (1979) nennt **(1)** Besonderheiten in der Flugmuskulatur, die diese Hypothese vielleicht stützen: Die dorsalen Längsmuskeln (sowie ihre Haupt-Ansatzflächen, die Phragmata) wie auch die Tergosternalmuskeln, die bei Pterygoten üblicherweise den größten Anteil am Flügelabschlag bzw. -aufschlag haben, sind reduziert. Der Flügelabschlag wird stattdessen v.a. von Muskeln des Basalare und des Subalare besorgt, der Flügelaufschlag von Tergopleural- und Tergocoxalmuskeln (siehe auch KRISTENSEN 1981). Zwei Synapomorphien im hinteren Abdomen weisen in dieselbe Richtung: **(2)** Der Anschluss des Ganglions des 7. Abdominalsegments an das terminale Ganglion und **(3)** die Bildung einer großen weiblichen Subgenitalplatte aus dem Coxosternit des 7. Abdominalsegments (KLASS 2001).

Potenzielle Synapomorphien der Dermaptera und Embioptera werden von BEUTEL & GORB (2001) genannt: eine spezielle Struktur am Kern der Spermatozoen (die „oblique implantation fossa") (siehe JAMIESON et al. 1999) und dicht pubeszente Haftstrukturen an den Tarsen. Es ist jedoch fraglich, wie spezifisch die „oblique implantation fossa" eigentlich ist (siehe KLASS 2003a: 218), und der betreffende Bau der Tarsen ist keine Grundplan-Eigenschaft der Dermaptera (HAAS & GORB 2004; siehe auch Berichtigung in BEUTEL & GORB 2006). Letzteres gilt auch für die Dreigliedrigkeit der Tarsen, das Fehlen der Ocellen und der männlichen Styli, worin nur die rezenten Dermaptera den Embioptera gleichen, nicht aber viele mesozoische Vertreter (siehe Abschnitt 7.1.). Die Prognathie (Ausrichtung der Mundwerkzeuge nach vorne) hat bei Dermaptera und Embioptera unterschiedliche Grundlagen (ohne bzw. mit Gula = Kehlplatte), und ob ein ortho- oder ein prognather Kopf für Neoptera plesiomorph ist, ist generell fraglich. Ähnlichkeiten zwischen Dermaptera und Embioptera in der mütterlichen Brutpflege sind zu unspezifisch (und zu oft entstanden), als dass diesem Merkmal Bedeutung beigemessen werden könnte (MATZKE & KLASS 2005).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

8. Fossilgeschichte der Hexapoda im Paläozoikum

Zu diesem Thema sei hier nur ein kurzer Überblick gegeben, der vor allem auf dem umfangreichen Werk von GRIMALDI & ENGEL (2005; daraus auch die verwendete Zeitskala) sowie auf KUKALOVÁ-PECK (1987, 1991), WILLMANN (2003a, 2005a), CARPENTER (1992), mehreren Arbeiten von O. Béthoux und Mitarbeitern, STEWART (1983) sowie mehreren speziellen Beiträgen basiert. Es ist aus den Diskussionen in den vorangegangenen Kapiteln ersichtlich, dass die Aufklärung der Stammesgeschichte schon bei rezenten Hexapodengruppen, an denen alle Details der inneren und äußeren Morphologie sowie die DNA-Sequenzen untersuchbar sind, oft auf große Schwierigkeiten stößt. Für paläozoische Fossilien, an denen fast immer nur einfache äußere Merkmale oder im Falle vieler Pterygoten nur die Flügeladerung oder Ausschnitte daraus (mehr ist oft nicht überliefert) untersuchbar sind, gilt dies noch viel mehr. Ihre Beziehungen untereinander und zu rezenten Insektengruppen sind daher oft nur sehr schlecht abgesichert. Während Fossilien daher zur Aufklärung phylogenetischer Beziehungen nur recht selten beitragen, sind sie eminent wichtig für eine zeitliche Einordnung phylogenetischer Ereignisse und bei der Aufdeckung von Parallelentwicklungen, und sie liefern natürlich oft Erkenntnisse von großem eigenständigem Wert.

Die Besiedelung des Festlandes durch Pflanzen (Tracheophyta) erfolgte vielleicht schon im Ordovizium, spätestens aber während des oberen Silurs (vor ca. 430 Millionen Jahren = MJ). Die „Landpflanzen" dieser Zeit (z. B. *Cooksonia* †) sind maximal kniehoch, mit einfachen oder gegabelten Sprossachsen, und sind noch stark an nasse Habitate gebunden. Aus dem Silur sind an landlebenden „Tracheaten" nur Diplopoden bekannt.

Während des Devons (vor ca. 415-360 MJ) schob sich die Landflora allmählich auch in echt terrestrische Bereiche vor, und im oberen Devon entwickelten sich Pflanzen mit baumartigem Wuchs, die mehrere Meter hoch wurden und Wälder bildeten. Die Entwicklung der Landflora hatte auch einen großen Einfluss auf die Atmosphäre (mehr O_2, weniger CO_2) und auf die Böden. Aus dem Devon sind wenige Hexapodenfossilien bekannt, die jedoch viel über die zeitliche Einordnung der Entfaltung der Hexapoden verraten. Von herausragender Bedeutung sind zwei Fossilien (HIRST & MAULIK 1926) aus dem unterdevonischen Rhynie Chert (Schottland; dominiert von Beständen der frühen Landpflanze *Rhynia* †) – mit vorzüglicher Erhaltung. Die winzige *Rhyniella praecursor* † ist ein typischer Collembole, was am wenigsegmentigen Abdomen mit Ventraltubus und Sprunggabel eindeutig zu erkennen ist (HENNIG 1969: Abb. 19); auch die entognathen Mundwerkzeuge sind gut sichtbar. *Rhyniognatha hirsti* † (siehe auch TILLYARD 1928; ENGEL & GRIMALDI 2004) ist eigentlich nur ein Paar von Mandibeln; deren Struktur ist aber unzweifelhaft dicondyl, und Details in der Form von Mandibel und Gelenken weisen darauf hin, dass dieses Stück von einem Vertreter der Metapterygota stammt. Aus dem, was über den Stammbaum der Hexapoden „sicher" bekannt ist, kann auf der Basis dieser beiden Fossilien abgeleitet werden, dass zumindest die Collembola, Protura, Diplura, Archaeognatha und Dicondylia damals bereits als separate Stammeslinien präsent waren. Vermutlich waren sogar schon die Aufspaltungen in Zygentoma, Ephemeroptera und Metapterygota vollzogen, d. h. bereits im Unter-Devon hatten die Insekten wahrscheinlich zu fliegen gelernt. Das dritte aus dem Devon bekannte Hexapodenfossil sind Reste einer Insektenart – vermutlich ein Vertreter der Archaeognathen – aus dem Mittel-Devon von Gaspé in Quebec (LABANDEIRA et al. 1988). „*Eopterum devonicum*", das HENNIG (1969) noch als ursprüngliches Fluginsekt interpretiert hat, erwies sich später als Teil eines Schwanzfächers eines malacostracen Krebses (siehe BOUDREAUX 1979: 178).

Im Laufe des Unterkarbons (ca. 360-325 MJ) entwickeln sich weiträumige Sumpflandschaften (Steinkohlesümpfe), mit Wäldern aus zig Meter hohen Bärlapp-, Schachtelhalm- und Farngewächsen. Eigenartigerweise sind aus dieser Zeit keine Hexapodenfossilien bekannt (mit einer Ausnahme, siehe unten). Erst die Steinkohlesümpfe des Oberkarbons (ca. 325-290 MJ) liefern solche in großer Menge, und zwar fast durchgehend Fossilien von Pterygoten. Pterygoten aus verschiedenen Untergruppen erscheinen „schlagartig" (d. h. innerhalb weniger Millionen Jahre) in großer Vielfalt: Vertreter der Odonaten-Verwandtschaft (Odonatoptera) und der Ephemeroptera, daneben solche aus anderen palaeopteren Ordnungen (Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Dicliptera und Diaphanopterodea), und auch die Neopteren sind von Anfang an mit dabei.

Zwei Dinge sind an dieser frühen Pterygoten-Fauna besonders interessant: Innerhalb aller Gruppen außer den Neopteren finden sich großwüchsige Arten mit Flügelspannweiten von 20-70 cm. Dies entspricht den Verhältnissen bei anderen terrestrischen Arthropoden-Gruppen: auch z. B. unter den Diplopoden und Skorpionen gab es Giganten. Dies hat seine Ursache vielleicht im O_2-Gehalt der Atmosphäre, der im Devon anstieg, im Oberkarbon ein Maximum erreichte und im Laufe des Perms wieder sank. Zweitens finden sich bei allen Gruppen außer den Ephemeroptera Vertreter, die am Prothorax rudimentäre Flügel tragen (u.a. BECHLY et al. 2001; BÉTHOUX & NEL 2002), welche auch Spuren einer Aderung zeigen (prothorakale Paranota). Wahrscheinlich waren während der frühesten Evolutionspha-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

se der Flügel noch alle drei Thoraxsegmente beteiligt, und erst später, als die Eigenbeweglichkeit der Flügel über die Entwicklung eines Gelenks an deren Basis zunahm, blieb das prothorakale Paar zurück und wurde mehrfach parallel wieder reduziert.

Die Überlieferung der Odonatoptera, die durch umfangreiche Fusionen zwischen den Skleriten des Flügelgelenks charakterisiert sind, beginnt mit sehr ursprünglichen Arten moderater Größe, die als Geroptera zusammengefasst werden (mit prothorakalen Paranota; u.a. BECHLY et al. 2001). Die rein karbonischen Eomeganisoptera, mit bis zu 20 cm Spannweite, bilden die nächste Evolutionsstufe. Sie sind vermutlich paraphyletisch: aus ihnen gehen einerseits die Meganisoptera hervor, die sämtliche Riesenformen umfassen (Maximum 71 cm Spannweite) und bis in die Trias reichen, andererseits eine Gruppe, zu der auch alle rezenten Libellen zu rechnen sind. Die Odonatoptera des Paläozoikums unterscheiden sich im Habitus allesamt noch sehr deutlich von den heutigen Odonaten. Unbekannt ist, ob deren Nymphen aquatisch und räuberisch waren wie die der rezenten Libellen und ob die libellentypische labiale Fangmaske der Nymphen ausgebildet war. Die Kippung von Meso- und Metathorax und die Fangkorbbildung durch die Beine waren bereits bei den Adulten der Eomeganisoptera ansatzweise entwickelt, und vermutlich fingen auch sie ihre Beute im Flug.

Die frühesten mutmaßlichen Ephemeroptera i.w.S. treten etliche Millionen Jahre später auf als Odonatoptera. Sie werden den Syntonopteridae (z. B. *Lithoneura*; WILLMANN 1999) und Bojophlebiidae (z. B. *Bojophlebia* mit bis zu 45 cm Spannweite) zugeordnet, die im Gegensatz zu den Ephemeroptera i.e.S. noch große Hinterflügel mit einem recht großen Analfeld besaßen. Ihre enge Verwandtschaft mit den monophyletischen Ephemeroptera i.e.S. ist jedoch schlecht begründet. Unter den Ephemeroptera i.e.S., die seit dem Perm bekannt sind, hatten viele frühe Teilgruppen (kollektiv „Permoplectoptera" genannt) ebenfalls noch gleichgroße Flügelpaare. Nach dem wenigen, was man über die Mundwerkzeuge weiß, sind diese bei manchen mesozoischen Formen noch gut entwickelt. Sie wurden vermutlich erst in der allen rezenten Taxa gemeinsamen Stammgruppe reduziert. Die rezenten Teilgruppen der Eintagsfliegen dürften auf eine Radiation im frühen Mesozoikum zurückgehen.

Für die Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Dicliptera und Diaphanopterodea wird meistens angenommen, dass sie gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden (Palaeodictyopteroidea), die durch eine Spezialisierung der Mundwerkzeuge zu einem Saugorgan gekennzeichnet ist (mit 5 Stechborsten und einem gewölbten Vorderkopf, der auf eine darunterliegende Saugpumpe hinweist). Es sei aber betont, dass die Mundwerkzeuge nur von wenigen Arten bekannt sind. Die Palaeodictyopteroidea erscheinen in der fossilen Überlieferung fast zeitgleich mit den Odonatoptera, und zwar von Anfang an mit einer großen Diversität. Zu dieser Gruppe gehört ein Großteil der bekannten paläozoischen Insekten, darunter auch das älteste bekannte Fluginsekt, das noch dem allerspätesten Unterkarbon zuzurechnen ist: *Delitzschala bitterfeldensis* aus dem Gebiet Bitterfeld/Delitzsch in Sachsen (Palaeodictyoptera: Spilapteridae; BRAUCKMANN & SCHNEIDER 1996), mit nur 2,5 cm Flügelspannweite ein kleiner Vertreter der Ordnung. Das Ende der Palaeodictyopteroidea fällt vermutlich mit dem Massenaussterben an der Perm-Trias-Grenze zusammen, doch gibt es Hinweise auf triassische Überlebende. Bei den Nymphen, die aus verschiedenen Teilgruppen der Palaeodictyopteroidea bekannt sind, finden sich keine Hinweise auf eine aquatische Lebensweise.

Vor allem unter den Palaeodictyoptera, die vermutlich als paraphyletische Gruppe an der Basis der Palaeodictyopteroidea stehen, finden sich viele Vertreter mit gut entwickelten, geaderten prothorakalen Paranota. Viele Palaeodictyoptera aus unterschiedlichen Teilgruppen hatten Flügelspannen von 10-20 cm, einige erreichten enorme Maße, z. B. *Mazothairos* mit 56 cm Spannweite. Die restlichen Ordnungen der Palaeodictyopteroidea sind durch Spezialentwicklungen charakterisiert. Die Megasecoptera zeigen meist stark verschmälerte Flügelbasen und eine reduzierte Anzahl von Queradern. Die nur aus dem Perm bekannten Dicliptera sind vermutlich Abkömmlinge einer Teilgruppe der Megasecoptera und sind durch eine starke Reduktion der Hinterflügel gekennzeichnet. Die Diaphanopterodea haben einen Mechanismus entwickelt, der ihnen erlaubt, die Flügel waagrecht nach hinten zu schwenken. Dies erinnert an die Neoptera, doch scheint der Bau des Flügelgelenks ein völlig anderer zu sein, und die Schwenkbarkeit der Flügel ist bei den beiden Gruppen wohl nicht homolog.

Die Überlieferung der Neoptera beginnt ebenfalls im frühesten Oberkarbon mit den Paoliidae, einer Gruppe von relativ großen Neopteren ohne Spezialmerkmale, die auf Beziehungen zu irgendeiner rezenten Untergruppe der Neoptera hinweisen würden. Die deutlich nach hinten zurückschwenkbaren Flügel waren breit, Vorder- und Hinterflügel sehr ähnlich, ein Analfächer am Hinterflügel war nicht ausgebildet. Interessanterweise sind keine prothorakalen „Flügelchen" vorhanden. Dennoch werden die Paoliidae gelegentlich als Stammgruppenvertreter der Neoptera angesehen. Bald nach den Paoliidae erscheint eine Vielzahl sehr unterschiedlicher neopterer Insekten, die in verschiedene höhere „Taxa" gruppiert werden, die jedoch mehr als Sammelbecken für irgendwie ähnliche (oder auch recht unähnliche) Formen an-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

zusehen sind denn als monophyletische Großgruppen. Lange wurden die frühen Neopteren auf drei ± große Gruppen verteilt, die „Protorthoptera", „Protoblattodea" und „Paraplecoptera". Eine stammegeschichtliche Verwandtschaft der jeweils enthaltenen Taxa mit Orthoptera, Blattaria und Plecoptera, wie sie die Namen indizieren, lässt sich nicht im entferntesten belegen. CARPENTER (1992) schloss die „Protoblattodea" und „Paraplecoptera" in eine dadurch sehr umfangreich gewordenen Gruppe „Protorthoptera" ein, der er 59 „Familien" zuordnet – neben den Paoliidae u.a. die Cacurgidae, Gerardidae, Hadentomidae, Lemmatophoridae, Eucaenidae, Atactophlebiidae, Cnemidolestidae und Ideliidae. All diese „Familien" sind mit sehr wenigen Ausnahmen auf Oberkarbon und Perm begrenzt. Von den „Protorthoptera" getrennt handelt CARPENTER (1992) die Caloneurodea (siehe unten) und Miomoptera ab. Die durchweg sehr kleinen Miomoptera (Oberkarbon und Perm), von denen fast nur Flügelfragmente bekannt sind, hatten ebenfalls kauende Mundteile und Hinterflügel ohne Analfächer. Sie wurden u.a. als Stammgruppe der Endopterygota (RASNITSYN & QUICKE 2002) oder der Acercaria interpretiert (GRIMALDI & ENGEL 2005), doch ist beides nicht überzeugend begründbar.

Es ist mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass sich in diesem oberkarbonischen[9] Neopteren-Gewirr, vor allem innerhalb der „Protorthoptera", die Radiation vollzogen hat, die neben vielen bald wieder ausgestorbenen Linien auch die heutigen Großgruppen der Neopteren hervorgebracht hat. Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den vielen Neopterengruppen und -grüppchen des Oberkarbon und Perm sind aber derzeit noch weitestgehend unverstanden, und es ist auch sehr schwierig, die frühesten Vertreter der rezenten Großgruppen der Neopteren in diesem Sammelsurium zu identifizieren. Allerdings wurden in jüngster Zeit bei der Klärung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der betreffenden Gruppen deutliche Fortschritte erzielt (u.a. durch die Beiträge von O. Béthoux und Mitarbeitern). Dies ist nicht zuletzt der konsequenten Umsetzung der Phylogenetischen Systematik zu verdanken, die in der Paläontologie gegenüber der Rezentbiologie mit einiger Verzögerung einsetzte.

Am weitesten fortgeschritten ist die Identifikation und Zuordnung paläozoischer Gruppen bei den Orthoptera. BÉTHOUX & NEL (2002, 2005) und BÉTHOUX (2005b) schließen anhand einer umfangreichen Revision der Flügeladerung viele „Protorthoptera" des Karbons in die Orthoptera (i.w.S.: Archaeorthoptera) ein, u.a. die Geraridae, die Cnemidolestidae und die Cacurgidae, und auch die Ampelipteridae, die zu den ältesten bekannten Pterygota gehören (frühes Oberkarbon). Die Caloneurodea (Oberkarbon und Perm), mit Hinterflügeln ohne Analfächer, werden von BÉTHOUX & NEL (2002) und BÉTHOUX et al. (2004) mit guter Begründung ebenfalls in die Orthoptera-Verwandtschaft eingeschlossen. Ob sich die rezenten Phasmatodea von den selben karbonischen Vorfahren herleiten lassen wie die Orthoptera wird derzeit diskutiert (eher contra: BÉTHOUX & NEL 2002; BÉTHOUX 2005b; TILGNER 2001; eher pro: GRIMALDI & ENGEL 2005; WILLMANN 2003a, 2005a).

Die gemeinhin bekannteste stammesgeschichtliche Verbindung zwischen rezenten und karbonischen Insekten betrifft die „Schaben". Die „Karbon-Schaben" und ihre Nachfahren besitzen jedoch noch weit über das Karbon und Perm hinaus einen langen Ovipositor, und sie bilden daher allenfalls die gemeinsame Stammgruppe aller Dictyoptera, d.h. der Blattodea (Schaben + Termiten) und Mantodea (Fangschrecken), denen eine sehr charakteristische Verkürzung des Ovipositors gemeinsam ist. Die Aufspaltung in die rezenten Teilgruppen der Dictyoptera hat vermutlich erst im Jura stattgefunden. Einige „Schaben" des Karbons sind vermutlich wirklich den Dictyoptera zuzuordnen, obgleich eine wirkliche Begründung schwierig ist (z.B. Archimylacridae, Mylacridae, Phylloblattidae). Eine detaillierte, konsequent phylogenetische Bearbeitung der paläozoischen Dictyopteren steht noch aus.

Der Anschluss vieler karbonischer und permischer Gruppen der „Protorthoptera" an die rezenten flügellosen Notoptera (als „Grylloblattida"), wie sie von STOROZHENKO (u.a. 1997, 2002) durchgeführt wird, entbehrt jeder Grundlage und basiert weithin auf nichtphylogenetischer Argumentation (BÉTHOUX et al. 2005a). Dasselbe gilt für die Herleitung der Mantophasmatodea von den oberkarbonischen Cnemidolestidae durch HAMILTON (2003) (siehe BÉTHOUX 2005b).

Im Perm sind bereits viele der rezenten Pterygotenordnungen eindeutig vertreten: Die Dermaptera stammen vermutlich von den permischen Protelytroptera ab (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). ENGEL & GRIMALDI (2005) führen die Plecoptera auf die Lemmatophoridae und Liomopteridae des unteren Perms zurück (mit Prothorakalloben, Tarsen noch 5-gliedrig). Auch Teilgruppen der Endopterygota und der Acercaria sind im Perm nachweisbar, u.a. die Coleoptera (Käfer; siehe auch BEUTEL 2005). Die Embioptera, Zoraptera, Notoptera, Mantophasmatodea und vielleicht Phasmatodea (siehe oben) lassen sich jedoch nicht mit hinreichender Begründung an paläozoische Taxa anknüpfen.

Das Massenaussterben am Ende des Perms war, wie für alle anderen Organismengruppen, auch für die Pterygoten ein tiefer Einschnitt, mit dem viele im Perm do-

[9] Natürlich kann diese Radiation bereits im Unterkarbon eingesetzt haben, für das wahrscheinlich eine ähnliche Vielfalt an basalen Neoptera angenommen werden kann wie für das Oberkarbon, aus dem aber so gut wie keine fossilen Insekten bekannt sind.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

minierende Taxa ganz verschwunden sind (BÉTHOUX et al. 2005b). Im Laufe der Trias erfuhren die Insektengruppen, die die Perm-Trias-Grenze überlebt hatten, eine neue Entfaltung. Die daraus hervorgehende Insektenfauna ist der rezenten bei weitem ähnlicher als die des späten Paläozoikums.

9. Zusammenfassung und Ausblick

Bei der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Großgruppen der Hexapoden bestehen Probleme vor allem auf vier Ebenen: **(1)** Ganz an der Basis der Hexapoden: Beziehungen zwischen Protura, Collembola, Diplura und Insecta, wobei Monophylie für die Diplura nicht als gesichert angesehen werden kann. **(2)** An der Basis der Dicondylia, wo die Stellung der Gattung *Tricholepidion* als Schwestergruppe der Zygentoma + Pterygota oder als Teilgruppe der Zygentoma offen bleibt, aber auch die Monophylie der restlichen Zygentoma nicht als gut begründet erscheint. **(3)** An der Basis der Pterygota mit den ungeklärten Beziehungen zwischen Ephemeroptera, Odonata und Neoptera, wobei sich aber die Indizien für eine nähere Verwandtschaft der Odonata und Neoptera verdichten; gerade auf dieser Ebene ist die Einbeziehung des umfangreichen Fossilbelegs zu mehreren ausgestorbenen Großgruppen der Pterygota von Bedeutung (v.a. Teilgruppen der Palaeodictyopteroidea). Die Neoptera sind v.a. durch molekulargenetische Ergebnisse als monophyletische Gruppe ausgewiesen. **(4)** An der Basis der Neoptera, für die nach wie vor die Darstellung als Polytomie von 11 Taxa den Kenntnisstand realistisch wiedergibt: Plecoptera, Embioptera, Notoptera, Mantophasmatodea, Dictyoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Dermaptera, Zoraptera, Acercaria und Endopterygota. **(5)** Bezüglich der Herkunft der Hexapoden verdichten sich die Hinweise auf die Crustaceen (Tetraconata-Hypothese) bzw. auf Teilgruppen von diesen; dabei ist unklar, ob eher die Branchiopoda oder die Malacostraca als nächste Verwandte der Hexapoden in Frage kommen. Die Alternative, dass die Hexapoden mit den „Myriapoden" (oder einer Teilgruppe von diesen) nächstverwandt sind (Tracheata-Hypothese), ist jedoch noch nicht endgültig auszuschließen. **(6)** Letztendlich muss auch damit gerechnet werden, dass die Hexapoden gar nicht monophyletisch sind: sie sind morphologisch nur schlecht als monophyletische Gruppe begründet, und die Ergebnisse aus der Molekulargenetik sind in diesem Punkt nicht eindeutig.

In den letzten Jahren sind zahlreiche Arbeiten erschienen, die in irgendeiner Form Daten zur weiteren Aufklärung der Hexapoden-Phylogenie beigetragen haben: morphologische Merkmalssysteme wurden teils bei vielen Taxa untersucht (z. B. Kreislaufsystem, Ovariolen, Spermatozoen, Ovipositor, Flügeladerung und -gelenk, Mandibelgelenke), ebenso die Ontogenese; umfangreiche morphologische Merkmalsmatrices wurden zusammengestellt, und die Thematik wurde anhand der neuen Daten kompetent diskutiert. Sequenzdaten zu mehreren Genen wurden für zahlreiche Insektenarten zusammengetragen, einschließlich der vollständigen Sequenzierung des mitochondrialen Genoms bei ca. 100 Arten, und die Methoden zur Analyse solcher Daten wurden entscheidend weiterentwickelt. Das rasante Anwachsen der Datenbasis hat jedoch bislang zu keiner Klärung der problematischen Bereiche im Stammbaum der Hexapoden geführt, sondern es sind vielmehr proportional zur Datenmenge auch die Widersprüche gewachsen.

Trotz der enormen Akkumulation von neuen Daten in den letzten Jahren ist die Situation immer noch so, dass bislang nur ein Bruchteil der potenziell für die phylogenetische Forschung „brauchbaren" Daten erschlossen ist. Dies gilt wie selbstverständlich für die noch junge Disziplin der molekulargenetisch geprägten Phylogenetik, gilt aber genauso auch für die morphologische Arbeit. Der Umstand, dass Daten zu vielen Organsystemen vielfach nur für einen oder wenige Vertreter pro Hexapodenordnung, oder auch für gar keinen, verfügbar sind, verdeutlicht dies. Interessante Merkmalssysteme, für die eine detaillierte vergleichende Betrachtung quer durch die Hexapoden noch aussteht, sind u.a. die thorakalen und abdominalen Stigmen (einschließlich ihrer Apodeme und Muskeln; siehe KLASS 2000: 246) und mehrere Teilbereiche der weiblichen Genitalorgane (einschließlich der Spermatheken und Akzessorischen Drüsen; siehe u.a. KLASS 2003a). Auch für die männlichen Genitalorgane sind noch viele Fragen, v.a. zur Homologie der Bauelemente, zu klären, bevor ihr Merkmalsreichtum für die phylogenetische Arbeit ausgeschöpft werden kann. Überhaupt gilt für die gesamte Muskulatur, dass bislang nur vereinzelte Merkmale über viele Taxa hinweg hinreichend bekannt und vergleichbar sind (z. B. KLUG & KLASS im Druck). Diese Sachlage mag optimistisch stimmen, dass sich nach Erhebung weiterer Daten letztendlich eine wirklich überzeugende Hypothese zur Stammesgeschichte der Hexapoden erstellen lässt.

Andererseits erhärtet sich aber der Verdacht, dass die Chancen zur Klärung nicht sehr gut stehen, da vermutlich viele der historischen Verzweigungen an der Basis des Hexapoden-Stammbaums zeitlich so nahe beieinander lagen, dass die verschiedenen Stammlinien „kaum Zeit hatten", sie charakterisierende Merkmalsveränderungen (Autapomorphien) durchzumachen, bevor die nächste Aufspaltung erfolgte. Heute erstellte Datensätze reflektieren daher zu einem enorm großen Prozentsatz Veränderungen, die erst in der um ein Vielfaches längeren Zeit nach den basalen Aufspaltungen erfolgt sind. Darunter sind auch viele Veränderungen, die in

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

verschiedenen Stammlinien parallel erfolgt sind (Homoplasien). Diese Problematik betrifft gleichermaßen die morphologisch wie auch die molekulargenetisch begründete Phylogenetik, und in der basalen Polytomie der Neoptera zeigt sie sich wohl besonders deutlich. Die betreffenden Aufspaltungen könnten durchaus innerhalb weniger Millionen Jahre stattgefunden haben, während seitdem etwa 300 Millionen Jahre verstrichen sind.

Die fossile Überlieferung kann sicher in mehrfacher Hinsicht zur Aufklärung der Hexapodenphylogenie beitragen. Fortschritte der letzten Jahre haben ermöglicht, die Orthoptera mit einiger Sicherheit bis ins untere Oberkarbon zurückzuverfolgen. Eine Fortsetzung dieser Arbeiten für weitere Neopteren-Taxa könnte durchaus Evidenzen dazu erbringen, wie die einzelnen Großgruppen der Neoptera verwandtschaftlich zusammenhängen. Ein weiterer wichtiger Punkt ist die Aufdeckung von Parallelentwicklungen; z. B. zeigt das Vorhandensein von Ocellen und Styli bei jurassischen Dermaptera, das dem Fehlen dieser Strukturen bei allen rezenten Dermaptera entgegensteht, dass der Verlust unabhängig von anderen Ordnungen erfolgt ist, denen die Ocellen und Styli ebenfalls fehlen. Eine wichtige eigenständige Leistung der Hexapoden-Paläontologie ist natürlich die zeitliche Einstufung von Evolutionsereignissen bei den Hexapoden. Andererseits liegt, im Detail betrachtet, gerade in diesem Aspekt auch eines der großen Probleme der Fossilforschung: aus den Zeiten, in denen vermutlich viele der basalen Aufspaltungen der Hexapoden stattgefunden haben (Devon und Unterkarbon), liegen bislang so gut wie keine Fossilien vor.

Appendix

Kommentar zur morphologischen Merkmalsmatrix in Wheeler et al. (2001)

Die Merkmalslisten und Matrices zu den Hexapoden in Wheeler et al. (2001) beruhen fast ausschließlich auf einer Auswertung der Übersichtsarbeiten von Hennig (1981), Kristensen (1975, 1981, 1991, 1995) und Boudreaux (1979); eigene Untersuchungen oder Diskussionen wurden nicht durchgeführt.

Hier finden sich zunächst zahlreiche Probleme in den Definitionen der Merkmale und Merkmalszustände. Allgemein ist die oft unzureichende Umschreibung der Merkmalszustände zu bemängeln. Extreme Beispiele sind die Umschreibung einer medianen Verwachsung der Gonoplacs (3. Valven) in Merkmal **47** 'Ovipositor' als [4: fused], und die Merkmalszustände [0: not modified] und [1: modified] in Merkmal **169** 'Structure of posterior notal wing articulation'. Häufig sind die Merkmalszustände ungenau gegeneinander abgegrenzt oder überlappen sich, z. B. in Merkmal **80** 'Ocelli', mit den Zuständen [0: present], [1: absent in immatures], [2: absent in adults], [3: median ocellus absent] und [4: median ocellus absent in adults]; hier trifft auf ein Taxon, auf das [3] zutrifft, immer auch [4] zu, und ein Taxon, dem in sämtlichen Stadien alle Ocelli fehlen, zeigt alle Zustände [1]-[4].

Bei etlichen Merkmalen wird ein Merkmalszustand definiert für die Präsenz einer bestimmten Struktur, aber zusätzlich weitere Merkmalszustände für bestimmte besondere Ausprägungen dieser Struktur (bei nicht-additiver Behandlung) – anstatt die letzteren in eigenen Merkmalen abzuhandeln. Ein Beispiel ist **47** 'Ovipositor', wo bei abweichender Ausgestaltung der Gonapophysen IX und der Gonoplacs (2. bzw. 3. Valven) die Merkmalszustände [2: vestigial] bzw. [4: fused] definiert werden; die Präsenz eines Ovipositors verliert dadurch unangemessen an Gewicht, weil unter den betreffenden Weiterentwicklungen der Ovipositor nicht mehr als [1: present] eingestuft ist.

Sehr problematisch ist auch die gelegentliche Koppelung verschiedener Strukturen in einem Merkmal, wie z. B. in **139** 'Female genitalia', mit [0: 1st valvulae developed and separate, 2nd valvulae discrete, cerci articulated] und [1: 1st valvulae strongly reduced and fused, 2nd valvulae not discrete, cerci not articulated]. Ein Problem ist hier, dass auf einige Taxa keine der beiden Kombinationen zutrifft, z. B. auf Archaeognathen und Notopteren mit wohlentwickelten Valven aber fehlender Cercalartikulation, und auf Ephemeropteren mit fehlenden Valven aber deutlicher Cercalartikulation (für alle diese Taxa wird dennoch [0] eingetragen).

In manchen Merkmalen sind die (mutmaßlich) apomorphen Merkmalszustände so definiert, dass sie unterschiedliche strukturelle Zustände einschließen, die keine gemeinsame Merkmalsableitung beinhalten; eine solche 'Scheinapomorphie' ist in Merkmal **68** 'Direct spiracular musculature' der Merkmalszustand [1: present]; zumindest im Abdomen sind nämlich die Stigmenmuskeln bei Odonata in einer Position, die keine Homologisierung mit einem der bei Neopteren vorkommenden Muskeln erlaubt (des Weiteren wäre eine separate Abhandlung der sehr unterschiedlichen Stigmenmuskulatur in Thorax und Abdomen sinnvoll).

Durch die vielen Mängel in den Merkmalsdefinitionen sind die Matrixeintragungen in Wheeler et al. (2001) oft nicht reproduzierbar, und teilweise wird zudem Fehlinformation in die Analyse eingetragen.

Weitaus schwerwiegender sind jedoch die zahlreichen Fehleintragungen in der morphologischen Merkmalsmatrix. Sie beruhen vielfach darauf, dass bei der Auswertung der Arbeiten von Hennig, Kristensen, und Boudreaux der jeweilige Kontext der Aussagen nicht beachtet wurde, was in den folgenden einfachen Beispielen

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

besonders offensichtlich ist: In Merkmal **83** werden die auf die Insecta beschränkten Phallomeren (männliche Kopulationsorgane) auch bei Collembolen, 'Myriapoden' und Crustaceen als [0: normal] entwickelt eingestuft, ebenso bei den Odonaten (sekundäre Kopulationsorgane am vorderen Abdomen!) und Isopteren mit stark reduzierten Phallomeren. Die Einstufung von nur Embioptera und Plecoptera als [1: reduced] geht auf KRISTENSEN (1981: 145) zurück, der diesen Verlust als potenzielle Synapomorphie derselben nennt, jedoch in einem auf diese beiden Taxa eingeschränkten Kontext. In Merkmal **89** werden sklerotisierte Vorderflügel nur den Taxa zugesprochen, die KRISTENSEN (1981: 145) bei Besprechung der 'Orthopterodida' auflistet; den Coleopteren werden sie abgesprochen. In Merkmal **118** wird die Präsenz eines Rings von Zähnen im Kaumagen auf die Dictyopteren beschränkt, gemäß dem auf Neopteren beschränkten Zitat von KRISTENSEN (1975: 19); das Vorhandensein gleichartiger Kaumägen bei Zygentomen (KLASS 1998a: Abb. 2-4) und anderer Typen so bezahnter Kaumägen bei z. B. Notoptera, das schon aus der Sekundärliteratur leicht ersichtlich ist, wird nicht berücksichtigt. In Merkmal **85** werden den Chilopoden und Crustaceen segmentale Seitenarterien abgesprochen; nur für Blattaria und Mantodea werden sie eingetragen, nachdem BOUDREAUX (1979) und KRISTENSEN (1975) sie nur für diese Taxa erwähnen – jedoch in einem auf Hexapoda begrenzten Zusammenhang. In Merkmal **28** werden den Odonaten und Dermapteren [1] mehrgliedrige Cerci zugewiesen, und nicht etwa [3] eingliedrige (letzteres trifft auf alle Odonaten und adulten Dermapteren zu) – offensichtlich weil in den zitierten Textstellen (HENNIG 1981: 98; KRISTENSEN 1981: 146) nicht auf die Eingliedrigkeit bei diesen Taxa hingewiesen wird. In **167** werden nur für Diptera, Mecoptera und Strepsiptera zweigliedrige Labialpalpen eingetragen, gemäß dem auf die Endopterygota beschränkten Zitat in KRISTENSEN (1975: 34); allen anderen Hexapoden werden mehr Glieder zugesprochen, was z. B. für Psocopteren (Acercaria) und Collembolen nicht zutrifft. In manchen Merkmalen wurden auch für Taxa Eintragungen vorgenommen, zu denen gar keine Daten vorliegen; das betrifft z. B. die Tracheenversorgung der Beine bei Notopteren und die Muskulatur der Mundwerkzeuge bei Zorapteren (Merkmale **52**, **67**, **69**, **70**, **93**).

Als Beispiel dafür, was für eine bestimmte Struktur bei den Matrixeintragungen insgesamt an Fehlern auftritt seien die weiblichen Gonapophysen des 9. Abdominalsegments (2. Valven) angeführt, deren Zustand an sich sehr einfach zu beurteilen ist. Hier werden in Merkmal **47** 'Ovipositor' die gleichartigen strukturellen Zustände bei Notopteren und Orthopteren (Grundplan) unterschiedlichen Merkmalszuständen zugeordnet: [1: present] bzw. [3: modified = Gonapophysen 9 reduziert und Gonoplacs an Eiablage beteiligt], bezogen auf BOUDREAUX (1979: 273). Eine Prüfung der Primärliteratur (z. B. WALKER 1919; ANDER 1939) hätte sofort gezeigt, dass die Gonapophysen 9 im Grundplan der Orthopteren keinesfalls reduziert sind. Weiterhin wird für die Dermapteren mit [2: vestigial = mit 2 Valvenpaaren] ein Fehlen der Gonapophysen 9 konstatiert. Das ist nach den damals verfügbaren Literaturdaten zwar zutreffend; eine Stichproben-Untersuchung bei den Dermaptera-Pygidicranidae hätte aber sofort gezeigt, dass Gonapophysen 9 hier meist vorhanden sind (siehe KLASS 2003a). Im Gegensatz zu den Dermapteren werden die Coleopteren, denen die Gonapophysen 9 wirklich fehlen, als [1: present = mit 3 Valvenpaaren] eingestuft; die Neuropteren mit ebenfalls absenten Gonapophysen 9 werden als [4: fused] eingestuft (weil außerdem ihre Gonoplacs verwachsen sind), womit die den Neuropteren und Coleopteren gemeinsame Apomorphie in diesem Merkmal verloren geht. Die Präsenz der Gonapophysen 9 wird allerdings auch noch in Merkmal **139** 'Female genitalia' codiert, das gleichzeitig den Zustand der Cercalartikulation einschließt (siehe oben) und auf Zitate von KRISTENSEN (1981, 1991) gemünzt ist; hier werden die Gonapophysen 9 korrekt als bei den Coleopteren (und Neuropteren, Megalopteren, Raphidiopteren) fehlend eingestuft, bei allen anderen Taxa allerdings als vorhanden, einschließlich der Dermapteren, bei denen sie in Merkmal **47** als fehlend erachtet wurden, und der Taxa, denen ein Ovipositor völlig fehlt (z. B. Collembolen). Die Abhandlung der Gonapophysen 9 ist also völlig undurchdacht und unangemessen, und die Matrixeintragungen repräsentieren in keiner Weise die morphologischen Sachverhalte. In der Abhandlung weiterer Elemente der weiblichen Genitalregion sowie der anderen Merkmalskomplexe sind die Probleme ähnlich gelagert und oft ähnlich umfangreich.

Angesichts der extrem hohen Fehlerrate in der Merkmalsmatrix von WHEELER et al. (2001) sind die Ergebnisse der morphologischen Analyse in keiner Weise aussagekräftig. Auch den Ergebnissen der Analysen, in denen die molekulargenetischen und die morphologischen Daten kombiniert sind, kann nicht viel Wert beigemessen werden, da der Einfluss der morphologischen Merkmale kaum abzuschätzen ist.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

Abouheif E. & G.A. Wray (2002): Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. — Science **297**: 249-252.

Abzhanov A. & T.C. Kaufman (2000): Crustacean (malacostracan) Hox genes and the evolution of the arthropod trunk. — Development **127**: 2239-2249.

Ander K. (1939): Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria). — Opuscula Entomologica, Supplementum **2**: 1-306.

Averof M. & M. Akam (1995): **Hox** genes and the diversification of insect and crustacean body plans. — Nature **376**: 420-423.

Averof M. & M. Cohen (1997): Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. — Nature **385**: 627-630.

Barnhart C.S. (1961): The internal anatomy of the silverfish *Ctenolepisma campbelli* and *Lepisma saccharinum* (Thysanura: Lepismatidae). — Annals of the Entomological Society of America **54**: 177-196.

Bechly G., Brauckmann C., Zessin W. & E. Gröning (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). — Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **39**: 209-226.

Béthoux O. (2005a): Wing venation pattern of Plecoptera (Insecta: Neoptera). — Illiesia **1**: 52-81.

Béthoux O. (2005b): Cnemidolestodea (Insecta): an ancient order reinstated. — Journal of Systematic Palaeontology **3**: 403-408.

Béthoux O. & A. Nel (2002): Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. — Zootaxa **96**: 1-88.

Béthoux O. & A. Nel (2005): Some Palaeozoic 'Protorthoptera' are 'ancestral' orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the 'Protorthoptera' (Insecta). — Journal of Systematic Palaeontology **2**: 285-309.

Béthoux O., Nel A. & J. Lapeyrie (2004): The extinct order Caloneurodea (Insecta: Pterygota: Panorthoptera): wing venation, systematics and phylogenetic relationships. — Annales Zoologici **54**: 289-318.

Béthoux O., Nel A., Lapeyrie J. & G. Gand (2005a): New data on Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera). — Journal of Paleontology **79**: 125-138.

Béthoux O., Papier F. & A. Nel (2005b): The Triassic radiation of the entomofauna. — Comptes Rendus Palevol **4**: 609-621.

Beutel R.G. (2004): Aktuelle Entwicklungen in der Systematik der Insekten (Hexapoda, Arthropoda). — Entomologie heute **2004**: 71-82.

Beutel R.G. & S. Gorb (2001): Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. — Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **39**: 177-207.

Beutel R.G. & S. Gorb (2006): A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda (Arthropoda), with special emphasis on Mantophasmatodea. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 3-25.

Biliński S.M. & T. Szklarzewicz (1991): The ovary of *Catajapyx aquilionaris* (Insecta, Entognatha): ultrastructure of germarium and terminal filament. — Zoomorphology **112**: 247-251.

Birket-Smith J. (1974): On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognatha and Thysanura s.str.). — Entomologica Scandinavica, Supplementum **6**: 1-67.

Bitsch C. & J. Bitsch (1998): Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). — Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **34**: 339-363.

Bitsch C. & J. Bitsch (2000): The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. — Zoologica Scripta **29**: 131-156.

Bitsch C. & J. Bitsch (2002): The endoskeletal structures in arthropods: cytology, morphology and evolution. — Arthropod Structure and Development **30**: 159-177.

Bitsch C. & J. Bitsch (2004): Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. — Zoologica Scripta **33**: 511-550.

Bitsch J. (1963): Morphologie céphalique des machilides (Insecta Thysanura). — Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 12°Serie **V**: 501-706.

Bitsch J. (1974): Morphologie abdominale des machilides (Thysanura) II. Squelette et musculature des segments génitaux femelles. — International Journal of Insect Morphology and Embryology **3**: 101-120.

Bitsch J. (1994): The morphological groundplan of Hexapoda: critical reviews of recent concepts. — Annales de la Société Entomologique de France NS **30**: 103-129.

Bitsch J. (2001): The hexapod appendage: basic structure, development and origin. — In: Deuve T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 175-193.

Bitsch J., Bitsch C., Bourgoin T. & C. D'Haese (2004): The phylogenetic position of early hexapod lineages: morphological data contradict molecular data. — Systematic Entomology **29**: 433-440.

Boore J.L., Lavrov D.V. & W.M. Brown (1998): Gene translocations link insects and crustaceans. — Nature **392**: 667-668.

Boudreaux H.B. (1979): Arthropod phylogeny, with special reference to Insects. — John Wiley & Sons; New York, Chichester, Brisbane, Toronto: 1-320.

Bradler S. (2003): 16. Phasmatodea, Gespenstschrecken: 251-261. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. — Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.

Brauckmann C. & J. Schneider (1996): Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte **1996**: 17-30.

Brauckmann C. & W. Zessin (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). — Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.) **36**: 177-215.

Bretfeld G. (1963): Zur Anatomie und Embryologie der Rumpfmuskulatur und der abdominalen Anhänge der Collembolen. — Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere **80**: 309-384.

Büning J. (1998): The ovariole structure, type, and phylogeny. — Microscopical Anatomy of Invertebrates **11C**: 897-932.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Büning J. (2006): Ovariole structure suppports sistergroup relationship of Neuropterida and Coleoptera. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (2): 115-126.

Cameron S.L., Beckenbach A.T., Dowton M.A. & M.F. Whiting (2006): Evidence from mitochondrial genomics on interordinal relationships in insects. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 27-34.

Carpenter F.M. (1992): Superclass Hexapoda. — Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda **4** (3-4): i-xxii + 1-655.

Chaudonneret J. (1950): La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). — Annales des Sciences Naturelles (Zoologie) **12**: 145-302.

Dallai R. (1998): New findings on dipluran spermatozoa. — In: Brunhofer V. & T. Soldán (Ed.), The Fifth European Congress of Entomology, Ceské Budejovice 1998. Book of Abstracts **1**: 291.

Dallai R., Carapelli A., Nardi F., Fanciulli P.P., Lupetti P., Afzelius B.A. & F. Frati (2004): Sperm structure and spermiogenesis in *Coletinia* (Nicoletiidae, Zygentoma, Insecta) with a comparative analysis of sperm structure in Zygentoma. — Tissue & Cell **36**: 233-244.

Dallai R., Frati F., Lupetti P. & J. Adis (2003): Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). — Zoomorphology **122**: 67-76.

Dallai R., Lupetti P., Frati F., Nardi F. & B.A. Afzelius (2001): Binucleate and biflagellate spermatozoa in *Tricholepidion gertschi* Wygodzinsky (Insecta, Zygentoma). — Tissue & Cell **33**: 606-613.

Dallai R., Lupetti P., Carapelli A., Frati F. & B.A. Afzelius (2002): Sperm structure and spermiogenesis in *Atelura formicaria* Heyden (Zygentoma, Insecta). — Acta Zoologica (Stockholm) **83**: 245-262.

Delsuc F., Phillips M.J. & D. Penny (2003): Comments on "Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic?". — Science **301**: 1482d.

Deutsch J.S. (2001): Are Hexapoda members of the Crustacea? Evidence from comparative developmental genetics. In Deuve T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. — Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 265-298.

Djernæs M. & J. Damgaard (2006): Exon-intron structure, paralogy and sequenced regions of elongation factor-1 alpha in Hexapoda. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 45-52.

Dohle W. (2001): Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. — In: Deuve T. (Ed.): Origin of the Hexapoda. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 85-103.

Dove H. & A. Stollewerk (2003): Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. — Development **130**: 2161-2171.

Engel M.S. & D.A. Grimaldi (2000): A winged *Zorotypus* in Miocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae) with discussion on relationships of and within the order. — Acta Geologica Hispanica **35**: 149-164.

Engel M.S. & D.A. Grimaldi (2002): The first Mesozoic Zoraptera (Insecta). — American Museum Novitates **3362**: 1-20.

Engel M.S. & D.A. Grimaldi (2004): New light shed on the oldest insect. — Nature **427**: 627-630.

Friedrich M., Dong X. & M Jackowska (2006): Insect interordinal relationships: evidence from the visual system. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (2): 133-148.

Fürst von Lieven A. (2000): The transformation from monocondylous to dicondylous mandibles in the Insecta. — Zoologischer Anzeiger **239**: 139-146.

Gereben-Krenn B.-A. & G. Pass (1999): Circulatory organs of Diplura (Hexapoda): the basic design in Hexapoda? — International Journal of Insect Morphology and Embryology **28**: 71-79.

Gereben-Krenn B.-A. & G. Pass (2000): Circulatory organs of abdominal appendages in primitive insects (Hexapoda: Archaeognatha, Zygentoma and Ephemeroptera). — Acta Zoologica (Stockholm) **81**: 285-292.

Giribet G. & C. Ribera (2000): A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. — Cladistics **16**: 204-231.

Giribet G., Edgecombe G.D. & W.C. Wheeler (2001): Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. — Nature **413**: 157-161.

Giribet G., Edgecombe G.D., Carpenter G.M., D'Haese C.A. & W.C. Wheeler (2004): Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. — Organisms, Diversity & Evolution **4**: 319-340.

Gorb S.N. (Ed., 2004): Attachment systems of arthropods. — Arthropod Structure and Development **33** (1): 1-110.

Grimaldi D. & M.S. Engel (2005): Evolution of the Insects. — Cambridge University Press, Cambridge, New York etc.: 1-755.

Haas F. (2005): *Devonohexapodus bocksbergiensis* is a stem group hexapod – a reply to R. Willmann. — Organisms, Diversity & Evolution **5**: 315-316.

Haas F. (2006): Evidence from folding and functional lines of wings on inter-ordinal relationships in Pterygota. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (2): 149-158.

Haas F. & S.N. Gorb (2004): Evolution of locomotor attachment pads in the Dermaptera (Insecta). — Arthropod Structure and Development **33**: 45-66.

Haas F. & J. Kukalová-Peck (2001): Dermaptera hindwing structure and folding: new evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta). — European Journal of Entomology **98**: 445-509.

Haas F., Waloßek D. & R. Hartenberger (2003): *Devonohexapodus bocksbergiensis*, a new marine hexapod from the lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. — Organisms, Diversity & Evolution **3**: 39-54.

Hamilton K.G.A. (2003): Cnemidolestodea: an ancient insect order resurrected. — Biodiversity **4**: 22-24.

Harzsch S. (2003): Ontogeny of the ventral nerve cord in malacostracan crustaceans: a common plan for neuronal development in Crustacea, Hexapoda and other Arthropoda? — Arthropod Structure and Development **32**: 17-37.

Hasenfuss I. (2002): A possible pathway to insect flight starting from lepismatid organization. — Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **40**: 65-81.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

HAUPT J. (1973): Die Ultrastruktur des Pseudoculus von *Allopauropus* (Pauropoda) und die Homologie der Schläfenorgane. — Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **76**: 173-191.

HEMING B.S. (2003): Insect Development and Evolution. — Cornell University Press, Ithaca & London: 1-444.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag, Berlin.

HENNIG W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — Waldemar Kramer; Frankfurt a. M.: 1-436.

HENNIG W. (1981): Insect phylogeny. — Wiley Interscience Publication, John Wiley & Sons, Chichester etc.

HERTEL W. & G. PASS (2002): An evolutionary treatment of the morphology and physiology of circulatory organs in insects. — Comparative Biochemistry and Physiology **A 133**: 555-575.

HIRST S. & S. MAULIK (1926): On some arthropod remains from the Rhynie Cherts (Old Red Sandstone). — Geological Magazine **63**: 69-71.

HÖRNSCHEMEYER T. & J. WILLKOMMEN (im Druck): The contribution of flight system characters to the reconstruction of the phylogeny of the Pterygota. — Arthropod Systematics & Phylogeny.

HOVMÖLLER R., PAPE T. & M. KÄLLERSJÖ (2002): The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. — Cladistics **18**: 313-323.

HUGHES C.L. & T.C. KAUFMAN (2002): Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. — Evolution and Development **4**: 459-499.

IKEDA Y. & R. MACHIDA (1998): Embryogenesis of the dipluran *Lepidocampa weberi* OUDEMANS (Hexapoda, Diplura, Campodeidae). — Journal of Morphology **237**: 101-115.

JAMIESON B.G.M., DALLAI R. & B.A. AFZELIUS (1999): Insects: their spermatozoa and phylogeny. — Science Publishers Inc; Enfield, New Hampshire, USA.

JARVIS K.J. & M.F. WHITING (2003): New insights in grylloblattodean phylogeny. — In: KLASS K.-D. (Ed.), Proceedings of the 1st Dresden Meeting on Insect Phylogeny: "Phylogenetic Relationships within the Insect Orders" (Dresden, September 19-21, 2003). Entomologische Abhandlungen **61**: 146-147.

KJER K.M. (2004): Aligned 18S and insect phylogeny. — Systematic Biology **53**: 506-514.

KJER K.M., CARLE F.L., LITMAN J. & J. WARE (2006): A molecular phylogeny of Insecta. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 35-44.

KLASS K.-D. (1997): The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. — Bonner Zoologische Monographien **42**: 1-341.

KLASS K.-D. (1998a): The proventriculus of the Dicondylia, with comments on evolution and phylogeny of Dictyoptera and Odonata (Insecta). — Zoologischer Anzeiger **237**: 15-42.

KLASS K.-D. (1998b): Possible homologies in the proventriculi of Dicondylia (Hexapoda) and Malacostraca (Crustacea). — Zoologischer Anzeiger **237**: 43-58.

KLASS K.-D. (1998c): The ovipositor of Dictyoptera (Insecta): homology and ground-plan of the main elements. — Zoologischer Anzeiger **236**: 69-101.

KLASS K.-D. (1999): The pregenital abdomen of a mantid and a cockroach: musculature and nerve topography, with comparative remarks on other Neoptera (Insecta: Dictyoptera). — Deutsche Entomologische Zeitschrift **46**: 3-42.

KLASS K.-D. (2000): The male abdomen of the relic termite *Mastotermes darwiniensis* (Insecta: Isoptera: Mastotermitidae). — Zoologischer Anzeiger **239**: 231-262.

KLASS K.-D. (2001): The female abdomen of the viviparous earwig *Hemimerus vosseleri* (Insecta: Dermaptera: Hemimeridae), with a discussion of the postgenital abdomen of Insecta. — Zoological Journal of the Linnean Society **131**: 251-307.

KLASS K.-D. (2003a): Female genitalia in lower-grade earwigs (Insecta: Dermaptera: Pydicranidae). — Entomologische Abhandlungen **61**: 173-226.

KLASS K.-D. (Ed.; 2003b): Proceedings of the 1st Dresden Meeting on Insect Phylogeny: "Phylogenetic Relationships within the Insect Orders" (Dresden, September 19-21, 2003). — Entomologische Abhandlungen **61**: 119-172.

KLASS K.-D. & N.P. KRISTENSEN (2001): The groundplan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. — In: DEUVE T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 265-298.

KLASS K.-D., PICKER M.D., DAMGAARD J., VAN NOORT S. & K. TOJO (2003): The taxonomy, genitalic morphology, and phylogenetic relationships of southern African Mantophasmatodea. — Entomologische Abhandlungen **61**: 3-67.

KLASS K.-D., ZOMPRO O., KRISTENSEN N.P. & J. ADIS (2002): Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. — Science **296**: 1456-1459.

KLUG R. & K.-D. KLASS (im Druck): The potential value of the pregenital abdominal musculature and nervous system in the reconstruction of interordinal relationships in lower Neoptera. — Arthropod Systematics & Phylogeny.

KOCH M. (1997): Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). — Pedobiologia **41**: 9-12.

KOCH M. (2000a): The cuticular cephalic endoskeleton of primary wingless hexapods: ancestral state and evolutionary changes. — Pedobiologia **44**: 374-385.

KOCH M. (2000b): Verwandtschaftsverhältnisse der hochrangigen Taxa primär flügelloser Insekten. — Universität Hamburg, Dissertation.

KOCH M. (2001): Mandibular mechanisms and the evolution of hexapods. — Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 129-174.

KOCH M. (2003): Towards a phylogenetic system of the Zygentoma. — Entomologische Abhandlungen **61**: 122-125.

KRISTENSEN N.P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders". A critical review of recent accounts. — Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung **13**: 1-44.

KRISTENSEN N.P. (1981): Phylogeny of insect orders. — Annual Review of Entomology **26**: 135-157.

KRISTENSEN N.P. (1991): Phylogeny of extant hexapods. S. 125-140. — In: CSIRO (Ed.), The Insects of Australia, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca, New York.

KRISTENSEN N.P. (1995): Forty years' insect phylogenetic systematics. — Zoologische Beiträge N.F. **36**: 83-124.

KRISTENSEN N.P. (1997): The groundplan and basal diversification of the hexapods. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Ed.), Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series **55**: 282-293.

KRISTENSEN N.P. (1999): Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. — European Journal of Entomology **96**: 237-253.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

KUKALOVÁ-PECK J. (1983): Origin of the insect wing and the wing articulation from the articulation from the arthropod leg. — Canadian Journal of Zoology **61**: 1618-1669.

KUKALOVÁ-PECK J. (1987): New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod groundplan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). — Canadian Journal of Zoology **65**: 2327-2345.

KUKALOVÁ-PECK J. (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopterodea from the early Late Carboniferous of West Germany. — Canadian Journal of Zoology **68**: 1104-1111.

KUKALOVÁ-PECK J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. S. 141-179. — In: CSIRO (Ed.), The Insects of Australia, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca, New York.

KUKALOVÁ-PECK J. (1997): Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Ed.), Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series **55**: 249-268.

KUKALOVÁ-PECK J. & S.B. PECK (1993): Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). — Systematic Entomology **18**: 333-350.

LABANDEIRA C.C., BEALL B.S. & F.M. HUEBER (1988): Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Québec. — Science **242**: 913-916.

LEVEREAULT P. (1938): The morphology of the Carolina mantis. — University of Kansas Science Bulletin **25**: 577-633.

MACHIDA R. (2006): Evidence from embryology for reconstructing the relationships of hexapod basal clades. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 95-104.

MACHIDA R., TOJO K., TSUTSUMI T., UCHIFUNE D., KLASS K.-D., PICKER M.D. & L. PRETORIUS (2004): Embryonic development of heelwalkers: reference to some prerevolutionary stages (Insecta: Mantophasmatodea). — Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan **39**: 31-39.

MALLATT J. & G. GIRIBET (2006): Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. — Molecular Phylogenetics and Evolution **40**: 772-794.

MANTON S. (1964): Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. — Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B) **247**: 1-183.

MANTON S. (1972): The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10: Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. — Zoological Journal of the Linnean Society **51**: 203-400.

MARVILLET C. (1978): Les formations endosquelettiques de la tête de *Caecosphaeroma burgundum* DOLLFUSS, crustacé isopode des eaux souterraines. — Archives de Zoologie Expérimentale et Générale **119**: 65-81.

MARVILLET C. (1982): Les formations endosquelettiques de la tête des crustacés isopodes. — Bulletin de la Société Zoologique de France **107**: 545-550.

MATSUDA R. (1970). Morphology and evolution of the insect thorax. — Memoirs of the Entomological Society of Canada **76**: 1-431.

MATZKE D. & K.-D. KLASS (2005): Reproductive biology and nymphal development in the basal earwig *Tagalina papua* (Insecta: Dermaptera: Pygidicranidae), with a comparison of brood care in Dermaptera and Embioptera. — Entomologische Abhandlungen **62**: 99-116.

MILLER P.L. (1962): Spiracle control in adult dragonflies (Odonata). — Journal of Experimental Biology **39**: 513-535.

MINET J. & T. BOURGOIN (1986): Phylogenie et classification des Hexapodes (Arthropoda). — Cahier Liaison **63**: 23-28.

MÜLLER C.H.G., ROSENBERG J., RICHTER S. & V.B. MEYER-ROCHOW (2003): The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (LINNAEUS, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. — Zoomorphology **122**: 191-209.

NARDI F., SPINSANTI G., BOORE J.L., CARAPELLI A., DALLAI R. & F. FRATI (2003a): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. — Science **299**: 1887-1889.

NARDI F., SPINSANTI G., BOORE J.L., CARAPELLI A., DALLAI R. & F. FRATI (2003b): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. — Science **301**: 1482e.

NILSSON D.-E. & D. OSORIO (1997): Homology and parallelism in arthropod sensory processing. — In: FORTEY R.A. & THOMAS R.H. (Ed.), Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series **55**: 333-347.

NUTTING W.L. (1951): A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. — Journal of Morphology (Philadelphia) **89**: 501-597.

PASS G. (1991): Antennal circulatory organs in Onychophora, Myriapoda and Hexapoda: functional morphology and evolutionary implications. — Zoomorphology **110**: 145-164.

PASS G. (1998): Accessory pulsatile organs. — Microscopical Anatomy of Invertebrates **11B**: 621-640.

PASS G. (2000): Accessory pulsatile organs: evolutionary innovations in insects. — Annual Review of Entomology **45**: 495-518.

PASS G., GEREBEN-KRENN B.-A., MERL M., PLANT J., SZUCSICH N.U. & M. TÖGEL (2006): Phylogenetic relationships of the orders in Hexapoda: Contributions from the circulatory organs for a morphological data matrix. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (2): 165-203.

PAULUS H.F. (2000): Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. — Journal for Zoological Systematics and Evolutionary Research **38**: 189-208.

POONAWALLA Z.T. (1966): The respiratory system of adult Odonata, part I: the spiracles. — Annals of the Entomological Society of America **59**: 807-809.

PREDEL R. & S. ROTH (im Druck): Neuropeptide evolution and the analysis of phylogenetic relationships. — Arthropod Systematics & Phylogeny.

RASNITSYN A.P. & D.L.J. QUICKE (Ed., 2002): History of Insects. — Kluwer, Dordrecht: 1-517.

REGIER J.C., SHULTZ J.W. & R.E. KAMBIC (2005): Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. — Proceedings of the Royal Society of London Series B **272**: 395-401.

RICHTER S. (2002): The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. — Organisms, Diversity & Evolution **2**: 217-237.

ROUSSET A. (1973): Squelette et musculature des regions génitales et postgénitales de la femelle de *Thermobia domestica* (PACKARD). Comparaison avec la region génitale de *Nicoletia* sp. (Insecta: Apterygota: Lepismatida). — International Journal of Insect Morphology and Embryology **2**: 55-80.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Simpson P. (2001): A review of early development of the nervous system in some arthropods: comparison between insects, crustaceans and myriapods. — In: Deuve T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 71-84.

Sinakevitch I., Douglass J.K., Scholtz G., Loesel R. & N.J. Strausfeld (2003): Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. The — Journal of Comparative Neurobiology **467**: 150-172.

Smart J. (1956): On the wing-venation of *Chaeteessa* and other mantids (Insecta: Mantodea). — Proceedings of the Zoological Society of London **127**: 545-553, plate 1.

Soldán T. (2003): Ephemeroptera phylogeny and higher classification: present status and conflicting hypotheses. — Entomologische Abhandlungen **61**: 125-126.

Staniczek A.H. (2000): The mandible of silverfish (Insecta: Zygentoma) and mayflies (Ephemeroptera): its morphology and phylogenetic significance. — Zoologischer Anzeiger **239**: 147-178.

Stewart W.N. (1983): Paleobotany and the Evolution of Plants. — Cambridge University Press, Cambridge, London, etc.: 11-405.

Stobbart R.H. (1956): A note on the tracheal system of the Machilidae. — Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A) **31**: 34-36.

Storozhenko S.Y. (1997): Classification of order Grylloblattida (Insecta), with description of new taxa. — Far Eastern Entomologist **42**: 1-20.

Storozhenko S.Y. (2002): 2.2.2.2.1. Order Grylloblattida Walker 1914. Pp. 278-281. In: Rasnitsyn A.P. & D.L.J. Quicke (Eds), The History of Insects. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Sturm H. & R. Machida (2001): Archaeognatha. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology IV/37. — Walter de Gruyter, Berlin, New York: 1-213.

Štys P. & S.M. Biliński (1990): Ovariole types and the phylogeny of hexapods. — Biological Reviews **65**: 401-429.

Štys P., Zrzavý J. & F. Weyda (1993): Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. — Biological Reviews **68**: 365-379.

Sudhaus W. & K. Rehfeld (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York: 1-241.

Šulc K. (1927): Das Tracheensystem von *Lepisma* (Thysanura) und Phylogenie der Pterygogenea. — Acta Societatis Scientiarum Naturalium Moravicae **IV**, **7**, F39: 227-344.

Terry M.D. & M.F. Whiting (2005): Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. — Cladistics **21**: 240-257.

Tilgner E.H., Kiselyova T.G. & J.V. McHugh (1999): A morphological study of *Timema cristinae* Vickery with implications for the phylogenetics of Phasmida. — Deutsche Entomologische Zeitschrift **46**: 149-162.

Tilgner E. (2001): The fossil record of Phasmida (Insecta: Neoptera). — Insect Systematics and Evolution **31**: 473-480.

Tillyard R.J. (1928): Some remarks on the Devonian fossil insects from Rhynie chert beds, Old Red Sandstone. — Transactions of the Royal Entomological Society of London **76**: 65-71.

Walker E.M. (1919): The terminal abdominal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study, Part I. Introduction / The terminal abdominal structures of the female. — Annals of the Entomological Society of America **12**: 267-316.

Walker E.M. (1922): The terminal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study, Part II. The terminal abdominal structures of the male. — Annals of the Entomological Society of America **15**: 1-76 + plates.

Walker E.M. (1943): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker - 4. Exoskeleton and musculature of the abdomen. — Annals of the Entomological Society of America **36**: 681-706.

Weidner H. (1982): 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. In: Helmcke J.G., Starck D. & Wermuth H. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie **4** (2) 1/11. — De Gruyter, Berlin: 1-115.

Wheeler W.C., Whiting M., Wheeler Q.D. & J.M. Carpenter (2001): The phylogeny of the extant hexapod orders. — Cladistics **17**: 113-169.

Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D. & W.C. Wheeler (1997): The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18s and 28s ribosomal DNA sequences and morphology. — Systematic Biology **46**: 1-68.

Willmann R. (1999): The Upper Carboniferous *Lithoneura lameerei* (Insecta: Ephemeroptera?). — Paläontologische Zeitschrift **73**: 289-302.

Willmann R. (2003a): Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. — Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag **2001**: 1-64.

Willmann R. (2003b): Phylogenese und System der Insecta. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin: 1-65.

Willmann R. (2005a): Phylogenese und System der Insecta. — In: Dathe H.H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage, korrigierter Nachdruck. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin: 1-65.

Willmann R. (2005b): Reinterpretation of an alleged marine hexapod stem-group representative. — Organisms, Diversity & Evolution **5**: 199-202.

Wygodzinsky P. (1961): On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). — Annals of the Entomological Society of America **54**: 621-627.

Yoshizawa K. (im Druck): The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera + Emboidea from the wing base. — Systematic Entomology.

Zwick P. (1980): 7. Ordnung Plecoptera (Sternfliegen). — In: Helmcke J.G., Starck D. & H. Wermuth (Hrsg.), Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/7. De Gruyter, Berlin: 1-115.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Klaus-Dieter Klass
Museum für Tierkunde Dresden
Königsbrücker Landstraße 159
01109 Dresden
Germany
E-Mail: klaus.klass@snsd.smwk.sachsen.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denisia

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 0020

Autor(en)/Author(s): Klass Klaus-Dieter

Artikel/Article: Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen 413-450