

Aktuelle Entwicklungen in der Systematik der Insekten (Hexapoda, Arthropoda)

Recent Trends in Insect Systematics (Hexapoda, Arthropoda)

ROLF G. BEUTEL

Zusammenfassung: Trotz weiterhin bestehender Probleme steht außer Frage, dass es in den letzten Jahren in der Insektensystematik bedeutende Fortschritte gegeben hat. Der Umfang der verfügbaren molekularen Daten hat rapide zugenommen und neue Analyseverfahren wurden entwickelt. Unter Systematikern ist man sich heute weitgehend einig, dass DNA-Sequenzdaten zusammen mit morphologischen Merkmalen analysiert werden sollten („total evidence approach“). Die Notwendigkeit detaillierter und innovativer morphologischer Arbeit wird entgegen früherer Tendenzen allgemein anerkannt. Aktuelle Untersuchungen sprechen gegen die Monophylie der Tracheata. Die Insekten und die Crustaceen bilden wahrscheinlich zusammen ein Monophylum Tetraconata. †*Devonohexapodus*, ein devonisches Fossil, wurde als aquatischer Stammlinien-Vertreter der Hexapoda interpretiert. Diese systematische Stellung ist allerdings noch nicht völlig überzeugend begründet. Auch die auf molekularen Befunden basierende Hypothese, dass die Hexapoda nicht monophyletisch sind, muss anhand von weiteren Daten kritisch überprüft werden. Die Diplura sind wahrscheinlich die Schwestergruppe der Ectognatha (Insecta s.str.). Die Monophylie der Zygentoma ist umstritten. Die Zygentoma ohne *Tricholepidion* sind möglicherweise die Schwestergruppe der Pterygota. Eine basale Stellung der Ephemeroptera innerhalb der Pterygota ist derzeit die am besten begründete Hypothese. Die Verwandtschaftsbeziehungen der „Niederer Neopteren“ sind noch nicht zufrieden stellend geklärt, insbesondere die Stellung der Plecoptera und Dermaptera. Die Isoptera sind eine untergeordnete Teilgruppe der Blattodea. Die neu eingeführte Ordnung Mantophasmatodea ist sehr wahrscheinlich die Schwestergruppe der Grylloblattodea, und beide Gruppen bilden ein Monophylum mit den Dictyoptera und Phasmatodea. Die Stellung der Zoraptera bleibt unklar. Molekulare Daten stützen eine monophyletische Gruppe, die die Thysanoptera und Psocodea umfasst (= Microcercaria). Die Acercaria sind wahrscheinlich die Schwestergruppe der holometabolen Insekten (Endopterygota). Innerhalb der Endopterygota erfolgte sehr wahrscheinlich eine Aufspaltung in zwei große Linien, die Coleoptera (+ Strepsiptera?) + Neuropterida und die Hymenoptera + (Amphiesmenoptera + Antliophora [einschließlich Strepsiptera?]). Die Stellung der Strepsiptera ist nach wie vor ein ungelöstes Problem. Die Siphonaptera sind wahrscheinlich die Schwestergruppe der Boreidae und die Mecoptera damit paraphyletisch. Gemeinsame Anstrengungen von Morphologen und molekularen Systematikern werden zu weiteren Fortschritten in der Insektensystematik führen. Die Entdeckung mehrerer neuer hochrangiger Taxa in den letzten Jahren (z.B. Mantophasmatodea) zeigt klar, dass großflächige Habitatzerstörungen nicht nur verheerende Auswirkungen auf die globale Biodiversität haben, sondern auch auf die Erforschung der Phylogenie und Evolution der Insekten.

Schlüsselwörter: Hexapoda, Systematik, aktuelle Entwicklungen

Summary: Despite a considerable number of remaining unsolved questions, an impressive progress has been made in insect systematics during the last years. The availability of molecular data has tremendously increased and new analytical techniques were developed. There is a far-reaching consent among systematists that molecular data should be analysed together with morphological characters (total evidence approach). In contrast to earlier tendencies, the necessity of sound and

innovative morphological work is widely recognised today. Recent studies suggest that insects are a subgroup of a clade Tetraconata, which also includes Crustacea. †*Devonobexapodus* was described as a Devonian aquatic stem-lineage representative of Hexapoda, but this hypothesis needs further support, like the proposed non-monophyly of Hexapoda, which was based on molecular data. Recent studies strongly support a sistergroup relationship between Diplura and Ectognatha (Insecta s.str.). The Monophyly of Zygentoma is disputed. Zygentoma excluding *Tricholepidion* may be the sistergroup of Pterygota. A basal position of Ephemeroptera within Pterygota is presently best supported. The interrelationships of 'Lower Neoptera' are still rather unclear, especially the position of Plecoptera and Dermaptera. Isoptera form a subordinate clade within Blattodea. The newly introduced order Mantophasmatodea is almost certainly the sistergroup of Grylloblattodea, and both groups may form a clade with Dictyoptera and Phasmatodea. The position of Zoraptera is still unclear. Molecular data strongly support a clade comprising Thysanoptera and Psocodea (= Microcercaria). Acercaria are likely the sistergroup of the holometabolous insects (Endopterygota). Endopterygota are probably divided into two large clades, which comprise Coleoptera (+ Strepsiptera?) + Neuropterida on one hand and Hymenoptera + (Amphiesmenoptera + Antliophora [including Strepsiptera?]) on the other. The position of Strepsiptera is still an unsolved question. Mecoptera are almost certainly not monophyletic, as Siphonaptera are likely the sistergroup of Boreidae. Common efforts of morphologists and molecular systematists will probably lead to further rapid progress in insect systematics. Several discoveries of new higher ranking taxa during the last years (e.g., Mantophasmatodea) reveal that large scale habitat destruction does not only have disastrous effects on the global biodiversity, but also on the study of insect phylogeny and evolution.

Keywords: Hexapoda, systematics, recent trends

1. Einleitung

Die Entwicklung in der Insektensystematik wurde in den letzten Jahren vor allem durch rasante Fortschritte in der molekularen Systematik geprägt. In den 90er-Jahren waren Arbeiten mit wenig mehr als 10 terminalen Taxa und einigen 100 Basenpaaren üblich (meist 12S-, 16S- oder 18S-rDNA). Die Resultate konnten hochrangig publiziert werden. Heute sind mehrere dutzend bis mehrere hundert terminale Taxa, verschiedene Gene und mehrere tausend Basenpaare insgesamt Standard. Das wurde u.a. durch weiterentwickelte Techniken im Bereich der PCR (polymerase chain reaction) und Sequenzierung möglich, aber auch durch die Schaffung von Rechnerkapazitäten in einer neuen Größenordnung. Von GIRIBET et al. (2001) wurde ein Computer-Cluster von 256 Parallelprozessoren zur Analyse von ca. fünf Kilobasen und eines zusätzlichen morphologischen Datensatzes (303 Merkmale) eingesetzt. Auch neue Auswertungsverfahren sind während der letzten Jahre entwickelt worden. Mit POY (WHEELER et al.

1996-2003) können Alinierung und kladistische Analyse simultan, d.h. in einem Schritt, durchgeführt werden. Ein anderes aktuelles Programm ist MrBayes (HUELSENBECK & RONQUIST 2001; HUELSENBECK et al. 2002). Es beruht auf einer Simulationstechnik (Markov chain Monte Carlo [MCMC]) und arbeitet mit Wahrscheinlichkeiten („posterior probabilities“). Ausführlich dargestellt sind die aktuellen Entwicklungen, Verfahrensweisen und Zielsetzungen in DESALLE et al. (2002).

Die Tendenz in der Systematik, das gilt nicht nur für die der Insekten, geht klar in Richtung von kombinierten Analysen mit molekularen und morphologischen Datensätzen (z.B. GIRIBET et al. 2001; WHEELER et al. 2001). Nach der derzeit vorherrschenden Auffassung sind von der simultanen Auswertung von möglichst umfangreichen und breit gefächerten Befunden („total evidence“; KLUGE 1989; GIRIBET et al. 2001) die besten Ergebnisse zu erwarten. Problematisch kann dabei die oberflächliche Erfassung der morphologischen Daten sein. Merkmale werden teilweise unkritisch und ohne fundierte morphologische

Kenntnisse aus der Literatur übernommen und in inadäquater Weise in Datenmatrices kodiert. Es besteht allerdings Hoffnung, dass solche negativen Phänomene bald nur noch vereinzelt auftreten werden. Erfreulicherweise scheint die Insektenmorphologie eine Renaissance zu erleben. Neben sehr detaillierten Arbeiten mit traditionellen Methoden (z.B. KLASS 1995, 1997, 1998, 2001a,b; KOCH 1997, 2000a-c; VILHELMSEN 1997, 2000, 2003; HÖRNSCHEMEYER 1998; STANICZEK 2000; BEUTEL & HÖRNSCHEMEYER 2002a,b; KLASS et al. 2003), werden mittlerweile auch vermehrt innovative Techniken verwendet, unter anderem dreidimensionale Computerrekonstruktionsverfahren, die auf Schnittserien (z.B. BEUTEL & HAAS 1998) oder Messungen (GORB & BEUTEL 2000), Mikro-Computertomographie (μ CT) (HÖRNSCHEMEYER et al. 2002) oder Kernmagnetresonanztomographie (NMR) (HÖRNSCHEMEYER et al. im Druck) beruhen. Auch funktionsmorphologische Arbeiten mit starkem evolutionsbiologischem Hintergrund (z.B. HERTEL & PASS 2002; GORB et al. 2002) sind positiv hervorzuheben.

2. Stellung der Insekten

Die Stellung der Hexapoda wäre bis vor kurzem keine wirkliche Frage gewesen. Es bestand sehr weitgehender Konsens, dass sie zu einem Monophylum Tracheata gehören, entweder als Schwestergruppe der gesamten Myriapoda (z.B. HENNIG 1969, AX 1999) oder als Schwestergruppe der Progoneata (Symphyla, Pauropoda, Diplopoda) (DOHLE 1980; KRAUS & KRAUS 1994; KRAUS 2001). Für die Monophylie der Tracheata (= Atelocerata) lässt sich eine erhebliche Anzahl von potentiellen morphologischen Apomorphien anführen, vordere Tentorialarme, das Röhrentracheensystem (mit potentiell homologer Lage der Stigmen), an der Grenze Mitteldarm-Enddarm inserierende Malpighi-Gefäße (meso- oder ektodermal), das Fehlen der Extremität des Interkalarsegments (Antenne 2), Postantennal-Organ

(Schläfenorgane, Tömösvary-Organ; möglicherweise auch bei den Malacostraca vorhanden, s. KLASS & KRISTENSEN 2001), die Reduktion der ventralen Nahrungsrinne, die Reduktion der Exopodite (thorakale Styli [Archaeognatha] sind möglicherweise Überreste), der Transfer von Spermien über Spermatophoren, das Fehlen der aquatischen Primärlarve und das Fehlen des Mandibularpalpus (detaillierte Darstellung s. KLASS & KRISTENSEN 2001). Fast alle genannten potentiellen Autapomorphien hängen mehr oder weniger direkt mit dem Landgang, der sekundär terrestrischen Lebensweise zusammen. Es hat ganz offensichtlich ein starker gleichgerichteter Selektionsdruck geherrscht, der auch bei den Arachnida zu verschiedenen Parallelentwicklungen geführt hat (z.B. Verlust der ventralen Nahrungsrinne, Röhrentracheen, Malpighi-Gefäße [entodermal], Spermatophore, keine Primärlarve). Zusätzlich ist für die Tracheensysteme aufgrund erheblicher struktureller Unterschiede eine mehrfach konvergente Entstehung postuliert worden (HILKEN 1998). Trotz dieser Einschränkungen wurde an der Monophylie der Tracheata lange Zeit wenig Zweifel gehegt. Das hat sich in den letzten Jahren geändert. Die verfügbaren molekularen Daten sind mittlerweile sehr umfangreich (z.B. REGIER & SHULTZ 1997; EDGEcombe et al. 2000; GIRIBET & RIBERA 2000; FRIEDRICH & TAUTZ 2001; GIRIBET et al. 2001; HWANG et al. 2001; KUSCHE et al. 2002), und sie sprechen weitgehend übereinstimmend für ein Monophylum, das die Crustaceen und die Hexapoda umfasst. Analysiert wurden die üblichen ribosomalen Gene (v.a. 18S-rRNA, 28S-rRNA), das gesamte mitochondriale Genom, verschiedene proteincodierende Kerngene (u.a. Elongationsfaktor 1a [EF-1a], Elongationsfaktor 2, Histon 3 [H3], Haemocyanin), Entwicklungsgene, und die Anordnung von Genen im mitochondrialen Genom (BOORE et al. 1995, 1998). Trotz einzelner Probleme (z.B. Nicht-Monophylie der Arthropoda in GIRIBET & RIBERA 2000) er-

gibt sich ein weitgehend einheitliches Bild was die untergeordnete Stellung der Hexapoda innerhalb der Crustacea anbelangt. Diese Gruppierung wurde von DOHLE (2001) mit dem formalen Namen Tetraconata versehen. Der Begriff leitet sich von einem komplexen morphologischen Merkmal her, dem spezifischen Bau der Ommatidien. Sie sind aus vier Kristallkegelzellen (Semper-Zellen), zwei corneagenen Zellen (zwei primäre Pigmentzellen bei Insekten), und acht Retinulazellen zusammengesetzt. Zusätzlich ist das Ommatidium von einer variablen Anzahl von akzessorischen Pigmentzellen umgeben (z.B. PAULUS 1979; RICHTER 2002). Charakteristisch ist vor allem der 4-teilige Kristallkegel, der spezifisch angeordnete Fortsätze ausbildet (s. RICHTER 2002). Allerdings muss einschränkend in Betracht gezogen werden, dass ein Kristallkegel auch bei *Scutigera* (Notostigmophora, Chilopoda) vorhanden ist (MÜLLER et al. 2003), während er bei allen übrigen untersuchten Myriapoden fehlt. Es ist damit wahrscheinlich, dass diese Struktur zum Grundplan der Mandibulata gehört.

Es gibt auch weitere morphologische Befunde, die ein Monophylum stützen, das die Hexapoda und Malacostraca als Teilgruppe der Tetraconata umfasst. Bei den Myriapoda, Branchiopoda und Maxillopoda sind den Seitenaugen zwei optische Zentren (optisches Neuropil) zugeordnet. Zwischen ihnen sind keine Chiasmata nachweisbar, d.h. die Nervenbahnen überkreuzen sich nicht. Dagegen sind bei den Malacostraca in Übereinstimmung mit den meisten Insekten drei optische Neuropile vorhanden (Lamina, Medulla, [dritte] Lobula) und zwischen ihnen kommt es zur Ausbildung von Chiasmata (s. HARZSCH 2002: Fig. 3). Dass die Verhältnisse aber komplizierter sind, zeigt die Arbeit von SINAKEVITCH et al. (2003). Eine vierte tiefe Lobula („deep lobula“) ist bei den untersuchten Malacostraca vorhanden und kommt in der Regel auch bei Insekten vor. Sie ist aber bei den Archaeogna-

tha noch nicht klar vom Protocerebrum getrennt (Protolobula; SINAKEVITCH et al. 2003: Fig. 9D) und auch die dritte Lobula ist bei dieser Gruppe noch eng mit dem Protocerebrum verbunden. Bei den Pterygota kann die „deep lobula“ eine enge Verbindung mit der dritten Lobula eingehen, oder eine „lobular plate“ bilden (SINAKEVITCH et al. 2003: Fig. 12). Nach SINAKEVITCH et al. (2003) sind die Bildung der Protolobula und das Vorhandensein eines zweiten optischen Chiasma mögliche Synapomorphien der Malacostraca und Hexapoda. Es gibt nach aktuellen Befunden (FANENBRUCK et al. 2004) auch auffallende Übereinstimmungen im Bau des Gehirns bei beiden Gruppen und interessanterweise auch bei den Remipedia. Möglicherweise bildet diese kleine Gruppe von aberranten Crustaceen (freischwimmende augenlose Höhlenbewohner) zusammen mit den Malacostraca und Hexapoda eine monophyletische Teilgruppe der Tetraconata.

Auch Übereinstimmungen in der Neurogenese bei Crustaceen und Insekten sind in Einklang mit der Tetraconata-Hypothese. Die Gangliennutterzellen entstehen durch wiederholte asymmetrische Teilungen von großen Stammzellen (= Neuroblasten) (SCHOLTZ 1992; HARZSCH et al. 1998). Neuroblasten treten bei Myriapoden und Cheliceraten nicht auf. Interessanterweise steht bei beiden Gruppen die Bildung von so genannten Ventralorganen (neuroektodermale Vertiefungen) in Verbindung mit der Formierung der segmentalen Ganglien (DOVE & STOLLEWERK 2003). Ob das tatsächlich ein Indiz für eine nähere Verwandtschaft der Myriapoda und Chelicerata ist (s. HWANG et al. 2001) ist allerdings völlig offen (Leserichtung).

Bei weitreichenden Veränderungen im System ist grundsätzlich Skepsis angebracht. Die Befunde, die für die Tetraconata sprechen, scheinen sich aber zu verdichten. Vor allem die Konsistenz der morphologischen Argumente mit den breit gefächerten molekularen Daten lässt diese Verwandtschaftshypothese immer plausibler erscheinen.

3. Fossile Stammlinienvertreter der Hexapoda (Abb. 1)

Ein spektakulärer Fossilfund der letzten Jahre, der vor allem in Zusammenhang mit der Tetraconata-Hypothese an Bedeutung gewinnt, ist †*Devonohexapodus bocksbergensis* (Abb. 1; HAAS et al. 2003). Das einzige bekannte Exemplar stammt aus marinen Ablagerungen des Bundenbacher Schiefers (Hunsrück, Unteres Devon). Wenn man der Rekonstruktion und Interpretation der Autoren folgt, ist die Art ein aquatischer Stammlinienvertreter der Hexapoda. Merkmale, die an rezente Insekten erinnern, und potentielle Indizien für diese Hypothese sind der kleine, offensichtlich sehr bewegliche Kopf mit einem Paar von sehr langen Antennen, die großen, ungestielten Komplexaugen, kräftige palpenartige Strukturen (HAAS et al. 2003: „maxillary palp“), der 3-segmentige Thorax mit kräftigen Laufbeinen und terminale tas-terähnliche Strukturen. Problematisch ist die

Interpretation eines mehrgliedrigen Anhangs zwischen Kopf und Thorax, der von den Autoren als „maxillary head leg“ bezeichnet und der Maxille 2 („the labium of Hexapoda“) zugeordnet wird. Die Struktur wird mit den langen und kräftigen Maxillarpalpen der Archaeognatha und Monura (KUKALOVÁ-PECK 1987, 1991) verglichen. Dabei wurde aber nicht berücksichtigt, dass bei diesen beiden Gruppen die Taster der ersten Maxille lang und besonders kräftig sind (möglicherweise plesiomorph), die Labialpalpen dagegen kurz. Das einzige Argument, das als potentielle Synapomorphie plausibel erscheint, ist der 3-segmentige Thorax (s. HAAS et al. 2003), mit anderen Worten die Abgliederung eines Abdomens von diesem kurzen Tagma. Die postthorakalen Extremitäten von †*Devonohexapodus* sind relativ kurz, breit, abgeflacht und distal abgerundet. Sie erinnern bedingt an die Paddelbeine der Remipedia. Ob sie tatsächlich einästig sind (im Gegensatz zu den Rumpfextremitäten der Remipedia), ist an-

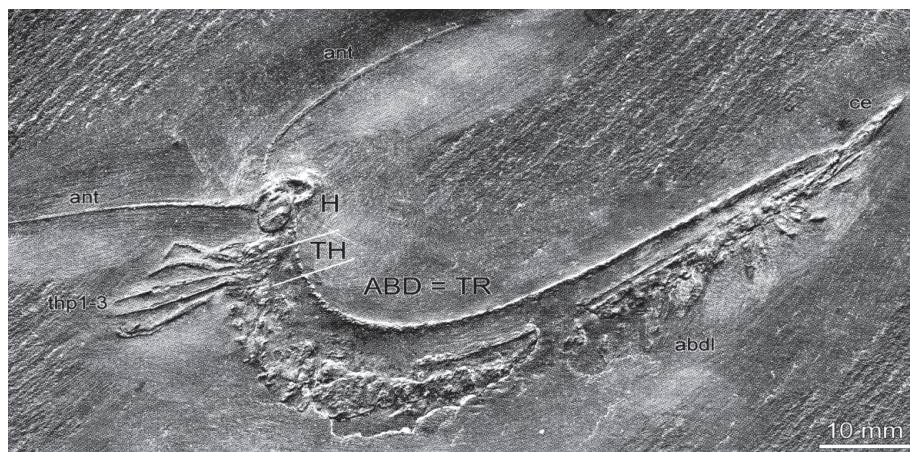


Abb. 1: *Devonohexapodus bocksbergensis* aus marinen Ablagerungen des Bundenbacher Schiefers (Hunsrück, Unteres Devon). Aus HAAS et al. (2003), mit freundlicher Genehmigung von Dr. F. HAAS und Gustav Fischer Verlag GmbH & Ko. KG, Jena. Abkürzungen: ABD = TR = Abdomen (postthorakaler Rumpf), abdl – abdominale Extremitäten, ant – Antenne, H – Kopf, TH – Thorax, thp 1-3 – Thorakopoden 1-3.

Fig. 1: *Devonohexapodus bocksbergensis* from marine deposits of the Bundenbach slate (Hunsrück, Germany, Lower Devonian). From HAAS et al. (2003), courtesy of Dr. F. HAAS and Gustav Fischer Verlag GmbH & Ko. KG, Jena. Abbreviations: ABD = TR = abdomen (postthoracic body), abdl – abdominal appendages, ant – antenna, H – head, TH – thorax, thp 1-3 – thoracopods 1-3.

hand der Abbildungen (HAAS et al. 2003: v.a. Fig. 3F) schwer feststellbar. Die terminalen Anhänge zeigen strukturell keine erkennbare Übereinstimmung mit den Cerci von Insekten, sind aber der Furca der Remipedia nicht unähnlich. Außerdem treten terminale tastartige Extremitäten auch bei Myriapoden (Chilopoda) auf.

Von HAAS et al. 2003 wird ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Hexapoda s.l. (= †*Devonohexapodus* + Hexapoda s.str.) und den Myriapoden angenommen. Dabei schwächt gerade dieses Fossil die Hypothese der Monophylie der Tracheata (Atelocerata). Auch wenn nicht ausgeschlossen werden kann, dass †*Devonohexapodus* ein später Vertreter einer wesentlich älteren Linie ist, gibt zu denken, dass Myriapoden schon deutlich früher nachgewiesen sind. Die frühesten (terrestrischen) Vertreter der Progoneata und Chilopoda stammen aus dem Oberen Silur (†*Eoarthropleura ludfordiensis*, BRAUCKMANN et al. 1997; „two types of centipedes“, JERAM et al. 1990). Dabei handelt es sich bei den Arthropleurida nach KRAUS & BRAUCKMANN (2003) nicht nur um Progoneaten, sondern um eine untergeordnete Teilgruppe der Diplopoda (Schwestergruppe der Pselaphognatha). Dass †*Devonohexapodus* als marines Tier Malpighi-Gefäße und Tracheen besessen hat, ist sehr unwahrscheinlich. Damit entfallen zwei der wichtigsten Argumente für die Monophylie der Tracheata. Berücksichtigt werden sollte auch, dass die Zuordnung zu den Hexapoda s.l. noch nicht als völlig gesichert betrachtet werden kann. Es besteht eine nicht unbeträchtliche Ähnlichkeit mit Fossilien aus dem Unteren Karbon, die von EMERSON & SCHRAM (1991) als Stammlinienvertreter der Remipedia beschrieben worden sind (†*Tesnusocaris*, EMERSON & SCHRAM 1991: z.B. Fig. 28). Ein detaillierter Vergleich zwischen †*Devonohexapodus*, †*Tesnusocaris* und weiteren potentiell nah verwandten Formen (z.B. †*Wingertsbelicellus*, †*Cambronatus*, HAAS et al. 2003) könnte zu interessanten neuen Anregungen führen. Allerdings muss auch hier erwartet werden,

dass die fossilen Taxa aufgrund der begrenzten Verfügbarkeit von Merkmalen eher wenig zum Verständnis der Phylogenie beitragen werden.

4. Monophylie der Hexapoda

Ein Punkt, der sehr selten hinterfragt wurde, ist die Monophylie der Insekten. Sie erscheint durch die einzigartige Tagmose mit weitgehender Arbeitsteilung zwischen Thorax und Abdomen gut begründet, auch wenn es sonst nur wenige Apomorphien gibt (z.B. KRISTENSEN 1997; s. aber auch KLAUS & KRISTENSEN 2001). In einer aktuellen molekulargenetischen Untersuchung von NARDI et al. (2003a) wird jetzt die Paraphylie der Hexapoda als Arbeitshypothese diskutiert. Aus einer Analyse des gesamten mitochondrialen Genoms (Maximum likelihood, MrBayes) hat sich ergeben, dass die Ectognatha (= Insecta) näher bei einer Auswahl von Crustaceen stehen (*Pagurus*, *Penaeus*, *Artemia*, *Daphnia*) als bei den Collembola. Die Autoren räumen ein, dass die Ergebnisse je nach Analyseverfahren variieren können, weisen aber eine methodische Kritik von DELSUC et al. (2003) zurück (NARDI et al. 2003b). Problematisch ist, dass auch *Apis mellifera* und *Heterodoxus* (Amblycera) als vermeintliche Schwestergruppen von zwei Milbenarten weit abseits stehen und dass die entognathen Insekten nur durch zwei Collembolen-Arten repräsentiert sind. Vollständige Sequenzdaten liegen aber mittlerweile auch für Dipluren vor, die nach Aussage eines der Autoren (F. FRATI, pers. Mitteilung) ebenfalls außerhalb der Insekten stehen. Es ist klar, dass eine Hypothese, die die Nicht-Monophylie einer gut definierten und lange etablierten Gruppe zum Inhalt hat, einer massiven Begründung bedarf. Die Anregung durch die Arbeit von NARDI et al. (2003a) ist zu begrüßen. Zu einer endgültigen Klärung kann aber nur die Analyse von breitgefächerten molekularen Daten (u.a. proteincodierende Kerngene) und eines soliden morphologischen Merkmalsatzes führen.

5. Basale Verzweigungen innerhalb der Hexapoda (Abb. 2)

Die Monophylie der entognathen Insekten (Collembola, Protura, Diplura) war lange Zeit die vorherrschende Auffassung (z.B. HENNIG 1969). Argumente waren vor allem die Umwachsung der Mundwerkzeuge durch Duplikaturen der Kopfkapsel (Entognathie), die Verkürzung der Palpen, die Reduktion der Komplexaugen (maximal acht getrennte Ommatidien bei Collembolen), die Reduktion der Malpighi-Gefäße (maximal 16 Mal-

pighische Papillen bei Dipluren) und der Verlust der adjunkten Centriole in den Spermien (zusammenfassende Darstellung s. KRISTENSEN 1997). Im Gegensatz zu dieser Auffassung hat KUKALOVÁ-PECK (1991) (s.a. KRISTENSEN 1997) ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Diplura und den Ectognatha postuliert (Abb. 2). Im Gegensatz zu KRISTENSEN, der ‚Insecta‘ (s.str.) im Sinne von ectognathe Insekten verwendet, beinhalten die ‚Insecta‘ bei KUKALOVÁ-PECK (1991) auch die Diplura. Ihre Verwandtschaftshypothese, die sich vor allem auf die völlige Eingliederung

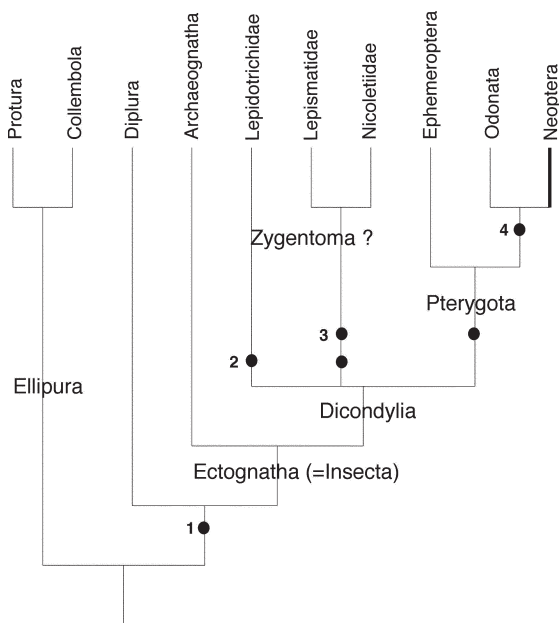


Abb. 2: Verwandtschaftsbeziehungen der basalen Gruppen der Hexapoda. 1 – mögliche Synapomorphien der Diplura und Insecta (Ectognatha): Mikrotubulmuster 9+9x2+2 in der Spermiengeißel, Schläfenorgane reduziert, paarige Klauen, Cerci; 2 – mögliche Autapomorphien der Zygentoma: Verlust der Superlinguae, Spermienkonjugation, Cerci mit hakenförmigem Condylus; 3 – mögliche Synapomorphien der Zygentoma (ohne *Tricholepidion*) und Pterygota: Verlust des ligamentösen Kopffinnenskeletts, Verlust des transversalen Mandibelmuskels, M. hypopharyngo-mandibularis vorhanden, weitgehende Reduktion der abdominalen Styli; 4 – Synapomorphien der Odonata und Neoptera: sekundäres Kiefergelenk als Kugelgelenk ausgeprägt, Mandibeln fast ausschließlich durch Mm. craniomandibularis internus und externus bewegt, Bein- und Flügeltracheen mit dem Stigma des nachfolgenden Segments verbunden, Wegfall des Terminalfilaments (Imagines), Wegfall des Subimago.

tus bewegt, Bein- und Flügeltracheen mit dem Stigma des nachfolgenden Segments verbunden, Wegfall des Terminalfilaments (Imagines), Wegfall des Subimago.

Fig. 2: Relationships of the basal groups of Hexapoda. 1 – possible synapomorphies of Diplura and Insecta (Ectognatha): microtubuli pattern 9+9x2+2 in the spermatozoan flagellum, temporal organs reduced, paired claws, cerci; 2 – possible autapomorphies of Zygentoma: loss of the superlinguae, sperm conjugation, cerci with hook-shaped condyle; 3 – possible synapomorphies of Zygentoma (excl. *Tricholepidion*) and Pterygota: loss of the ligamentous endoskeleton of the head, loss of the transverse mandibular muscle, M. hypopharyngo-mandibularis present, most abdominal styli absent; 4 – synapomorphies of Odonata and Neoptera: secondary mandibular articulation developed as a ball-and-socket joint, mandibles almost exclusively moved by Mm. craniomandibularis internus and externus, tracheae of legs and wings connected with spiracle of following segment, loss of terminal filament (adults), loss of subimago.

der abdominalen Extremitätenbasen (inkl. Trochanter) in die Körperwand stützt, wird durch aktuellere Untersuchungen von KOCH (1997, 2000a-c) bestätigt. In diesen Arbeiten wird detailliert nachgewiesen, dass die Entognathie bei den Ellipura (Collembola und Protura) und den Diplura andere morphologische Grundlagen hat und sich sehr deutlich unterscheidet. Bei den Ellipura sind Mandibeln und Maxillen in getrennte Taschen versenkt, und das Labium bleibt auf den ventralen Vorderrand der Kopfkapsel beschränkt. Bei den Diplura liegen Mandibeln und Maxillen in einer gemeinsamen Tasche, das primäre Mandibelgelenk ist reduziert, und das Labium erreicht das Hinterhauptsloch (KOCH 1997). Potentielle Synapomorphien der Diplura und Ectognatha sind das Vorhandensein von paarigen Klauen, Cerci (primärer Zustand bei den Ellipura nicht rekonstruierbar, s. KLASS & KRISTENSEN 2001), das Fehlen der Postantennal- oder Tömösvary-Organen und vor allem das Vorhandensein eines zusätzlichen Kranzes von neun peripheren Mikrotubuli in der Spermiengeißel ($9+9 \times 2+2$ gegenüber $9 \times 2+2$) (KOCH 1997; BEUTEL & GORB 2001). Dieses Muster wurde inzwischen bei beiden großen Teilgruppen der Diplura nachgewiesen und ist auch bei fast allen übrigen Gruppen der Insekten vorhanden (fehlt sekundär bei den Mecoptera [außer Bittacidae] und Siphonaptera, s.u.). Die Annahme der Monophylie der Entognatha wird weiter geschwächt durch †*Testajapyx*, ein karbonischer Vertreter der Diplura (KUKALOVÁ-PECK 1991), der offensichtlich nicht entognath war und außerdem gut entwickelte Komplexaugen besessen hat.

Unbestritten ist die Monophylie der Ectognatha (= Insecta s.str.) und Dicondylia. Das sekundäre Mandibelgelenk ist nach wie vor die wichtigste Autapomorphie der Dicondylia. Allerdings ist es zunächst nur als eine Gleitschiene ausgeprägt (FÜRST VON LIEVEN 2000; STANICZEK 2000). Diese Merkmalsausprägung wird bei den Zygentoma und den Nymphen der Ephemeroptera beibehalten (STANICZEK

2000). Kontrovers diskutiert wird die Monophylie der Zygentoma. Eine basale Stellung von *Tricholepidion gertschi* (Lepidotrichidae) innerhalb der Dicondylia wurde von STANICZEK (2000) und BEUTEL & GORB (2001) vorgeschlagen. Mögliche Synapomorphien der Zygentoma (ohne *Tricholepidion*) und Pterygota sind die teilweise Reduktion des Postocciput, die völlige Reduktion des ligamentösen Kopffinnenskeletts, der Verlust des transversalen Mandibelapodems, das Vorhandensein eines hypopharyngo-mandibulären Muskels (STANICZEK 2000) sowie die reduzierte Anzahl der abdominalen Styli (BEUTEL & GORB 2001) (Abb. 2). Aktuelle Befunde von KOCH (2003) scheinen wieder eher die Monophylie der Zygentoma zu bestätigen. Neben dem Verlust der Superlinguae (KRISTENSEN 1997) und der horizontalen Orientierung der dorsoventral abgeflachten Coxen und Femora (WILLMANN 2003a) ist ein ungewöhnlicher hakenartiger Condylus an der Basis der Cerci eine mögliche Autapomorphie der Gruppe (fehlt bei den Ateluridae, KOCH 2003). Die Spermiokonjugation, die oft als Autapomorphie der Zygentoma interpretiert wird (s. KRISTENSEN 1997), tritt nach DALLAI et al. (2002) nicht bei allen Silberfischchen auf (fehlt bei *Atelura*) und unterscheidet sich bei *Tricholepidion* und den Lepismatiidae (DALLAI et al. 2001). Dennoch kann keineswegs ausgeschlossen werden, dass dieses sicher abgeleitete Merkmal zum Grundplan der Zygentoma gehört.

6. Basale Verzweigungen innerhalb der Pterygota (Abb. 2)

Die Entstehung der Flügel - entweder aus Paranota (s. KRISTENSEN 1991) oder aus kie-menartigen Anhängen der Extremitätenbasen (z.B. KUKALOVÁ-PECK 1983, 1987, 1991; AVEROF & COHEN 1997; SHUBIN et al. 1997; ABOUHEIF & WRAY 2002) - wird nach wie vor kontrovers diskutiert. Letztere Hypothese stützt sich auf Interpretationen von Fossilien (KUKALOVÁ-PECK 1991) und auf entwick-

lungsgenetische Befunde (z.B. AVEROF & COHEN 1997). Dabei muss in Betracht gezogen werden, dass die Rekonstruktionen von KUKALOVÁ-PECK (1991) einen hypothetischen Charakter haben (z.B. KUKALOVÁ-PECK 1991: Fig. 6.3A, C; R. WILLMANN, pers. Mitteilung). Auch der Nachweis, dass Gene, die bei Insekten die Flügelentwicklung steuern (pdm [nubbin], *apterous*, AVEROF & COHEN 1997), auch bei Crustaceen exprimiert werden, bedeutet nicht zwangsläufig, dass Flügel aus Teilen von Extremitäten hervorgegangen sind.

Über die einmalige Entstehung des komplexen Flugapparates und die Monophylie der Pterygota besteht weitgehender Konsens. Eine Autapomorphie, die nicht direkt mit dem Flug zusammenhängt, ist der Verlust der circum- und suboesophagealen Blutgefäße (PASS 1991; KRISTENSEN 1997). Weitere mögliche Argumente sind der Verlust des nicht-cuticulären abdominalen Innenskeletts und die Reduktion der seitlichen Teile des Abdominaltergits XI (KLASS 2001a), die epicuticuläre Wachsschicht, die Fusion der vorderen und hinteren Anteile des Tentorium (KRISTENSEN 1997) und die innere Besamung und Befruchtung. Eine Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Tentorialarmen tritt allerdings auch innerhalb der Zygentoma auf (nachgewiesen bei *Maindronia*, KOCH 2003), und die Kopulation unterscheidet sich bei den Odonata grundlegend von der der übrigen Pterygota (sekundäres Kopulationsorgan).

Ein alter Streitpunkt sind die Verwandtschaftsbeziehungen der basalen Linien der Pterygota, d.h. der Ephemeroptera, Odonata und Neoptera (Abb. 2). Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ephemeroptera und Neoptera (z.B. BOUDREAUX 1979) ist schwach begründet und wenig wahrscheinlich. Ein Monophylum Palaeoptera (= Ephemeroptera + Odonata) wurde unter anderem von HENNIG (1969) favorisiert (s. WILLMANN 2003b) und wird aktuell vor allem von KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE (2004) vertre-

ten, hauptsächlich basierend auf Unterschieden in der Flügelartikulation. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Odonata und Neoptera (= Metapterygota) wurde von KRISTENSEN (1997) (s.a. WILLMANN 2003a) begründet und hat sich in breit angelegten kladistischen Analysen von WHEELER et al. (2001) und BEUTEL & GORB (2001: branch support 3) ergeben. Wahrscheinliche Synapomorphien sind die Ausprägung des sekundären Mandibelgelenks als Kugelgelenk und die korrelierte Reduktion von mehreren mandibulären Muskeln (STANICZEK 2000), die Verbindung der Bein- und Flügeltracheen mit dem nachfolgenden Stigma, abdominale Stigmen mit Verschlussmechanismen (bei Odonaten und Neopteren allerdings deutlich verschieden), die Reduktion des Terminalfilaments und der Wegfall der Imaginalhäutung.

7. Die Niederen Neopteren (= ‚Polyneoptera‘) (Abb. 3)

Die Monophylie und Systematik der Niederen Neopteren sind nach wie vor umstritten. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Plecoptera und allen übrigen Neoptera, das von ZWICK (1981) und KRISTENSEN (1991) diskutiert wurde, impliziert die Paraphylie der ‚Polyneoptera‘. Diese Hypothese wurde durch die kladistische Auswertung eines umfangreichen morphologischen Datensatzes (BEUTEL & GORB 2001) und vor allem durch die Resultate einer aktuellen Analyse von sechs molekularen Markern bestätigt (12S-, 16S-, 18S- und 28S-rDNA, Cytochrom Oxidase II, H3; TERRY & WHITTING 2003). Gegenüber allen übrigen Gruppen der Neoptera plesiomorph ist das Vorhandensein eines transversalen Stipesmuskels, das primäre Vorhandensein des Terminalfilaments bei den Nymphen, und möglicherweise die aquatische Larvalentwicklung. Letzteres Merkmal ist jedoch von seiner phylogenetischen Bewertung problematisch, da sich vor allem die Atmungsorgane der Nymphen (z.B. Tracheenkiemen) der jeweiligen Gruppen stark unterscheiden und

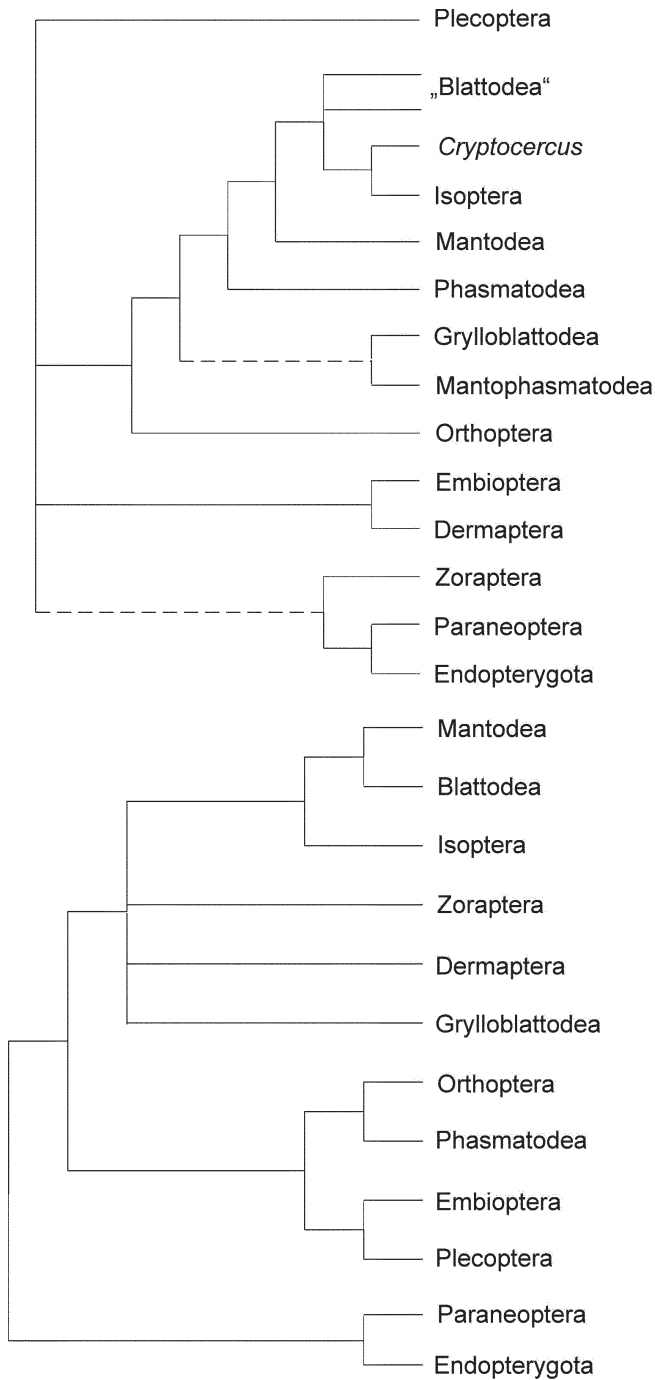


Abb. 3: Verwandtschaftsbeziehungen der ‚Niederer Neopteren‘. **Oben:** nach BEUTEL & GORB (2001), Mantophasmatodea ergänzt nach JARVIS & WHITING (2003); **unten:** nach WHEELER et al. (2001).

Fig. 3: Relationships of ‘Lower Neoptera’. **On the top:** after BEUTEL & GORB (2001), Mantophasmatodea inserted following JARVIS & WHITING (2003); **below:** after WHEELER et al. (2001).

damit auch ein mehrfach unabhängiger Übergang zum Wasserleben keinesfalls ausgeschlossen werden kann. Davon abgesehen gibt es auch bei anderen Gruppen innerhalb der Neoptera sonst nicht auftretende Plesiomorphien, etwa die Ausprägung des Proventriculus und das Vorhandensein des Hyperneuralmuskels bei den Dictyoptera (Rest des nichtcuticulären abdominalen Sehnsystems) oder das Fehlen eines Stigmenverschlussystems bei den Grylloblattodea (KLASS 1998, 1999, pers. Mitteilung). Gegen eine basale Stellung der Plecoptera sprechen mögliche Argumente für die Monophylie der ‚Polyneoptera‘, die allerdings insgesamt nur wenig überzeugen (vergrößertes Analfeld des Hinterflügels, tarsale Euplantulae; s. z.B. WILLMANN 2003b). Nach WHEELER et al. (2001) sind die Plecoptera die Schwestergruppe der Embioptera. Die möglichen Synapomorphien sind aber unspezifische Reduktionen (Ovipositor und Kopulationsapparat) oder treten auch bei verschiedenen anderen Gruppen auf (s. WHEELER et al. 2001). Auch in einer nicht-numerischen Auswertung von morphologischen Merkmalen (v.a. Flügelgäader und Flügelgelenk, HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) hat sich dieses Schwestergruppenverhältnis ergeben, und diese beiden Ordnungen bilden die Schwestergruppe der Phasmatodea + Orthoptera. Synapomorphien der Plecoptera und Embioptera gehen aber aus der Arbeit nicht klar hervor; zudem wird nicht dargelegt, welche Taxa als Außengruppen definiert wurden (‘outgroup rooting’). Angesichts des relativ begrenzten Merkmalspektrums sollten vor allem die Resultate, die nicht die Dermaptera betreffen, als Arbeitshypothese betrachtet werden. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Plecoptera und den übrigen Neoptera scheint derzeit am besten begründet zu sein. Dennoch sollte die Stellung der Ordnung nach wie vor als offene Frage betrachtet werden.

Für die mögliche Monophylie der Pliconoptera oder Paurometabola (= Niedere Neopteren [= Polyneoptera] ohne Plecoptera) las-

sen sich nur wenige Argumente anführen. Mögliche Autapomorphien sind das fächerförmig gefaltete Analfeld und die lederartige Verhärtung der Vorderflügel. Beide Merkmale treffen nicht auf die Isoptera und Embioptera zu und können bei den flügellosen Grylloblattodea und Mantophasmatodea nicht rekonstruiert werden. Bei den Isoptera und Embioptera dürfte eine sekundäre Vereinfachung der Flügel vorliegen, die möglicherweise aus dem Polymorphismus bzw. dem Abwurf der Flügel nach dem „Hochzeitsflug“ resultiert. Dass es sich insbesondere bei den Isoptera um eine sekundäre Modifikation handelt, ergibt sich zwangsläufig aus ihrer Stellung innerhalb der Blattodea (s.u.).

Unbestritten ist die Monophylie der Orthoptera und Dictyoptera (z.B. KRISTENSEN 1991, KLASS 1995, 2001b). Innerhalb der Dictyopteren scheint sich entgegen THORNE & CARPENTER (1992) und WHEELER et al. (2001) ein Schwestergruppenverhältnis Mantodea + Blattodea inklusive Isoptera zu bestätigen (z.B. KLASS 1995, 1998, 2001b; DEITZ et al. 2003). Dass die Termiten eine untergeordnete Teilgruppe der Schaben und besonders mit der xylophagen subsozialen Gattung *Cryptocercus* nah verwandt sind, wird durch abgeleitete Merkmale des Proventrikulus nahe gelegt (u.a. weitgehende Radiärsymmetrie), durch Übereinstimmungen in der Biologie (DEITZ et al. 2003) und durch umfangreiche molekulare Daten (LO et al. 2003). Überzeugend ist vor allem die spezifische Übereinstimmung der Flagellatenfauna des Enddarms (sonst unbekannte Teilgruppen der Hypermastigida, DEITZ et al. 2003).

Die Frage der Schwestergruppe der Dictyoptera ist umstritten. Nach WHEELER et al. (2001: Fig. 17) sind möglicherweise die Zoraptera die am nächsten verwandte Gruppe (Abb. 3 unten). Dafür sprechen aber nur vage Reduktionsmerkmale, die auch bei verschiedenen anderen Gruppen auftreten. Die Hypothese wird nicht von den molekularen Daten (18S-, 28S-rDNA) gestützt (WHEELER

et al. 2001: Figs. 12-14). Nach BEUTEL & GORB (2001) sind die Phasmatodea die Schwestergruppe der Dictyoptera (Abb. 3 oben). Dafür spricht vor allem die bis ins Detail übereinstimmende Muskulatur der Antennennampulen (PASS 1991, 1998). Entgegen dieser Hypothese sind die Phasmatodea nach BRADLER (2003) aber die Schwestergruppe der Embioptera, und ein Schwestergruppenverhältnis mit den Orthoptera wird von anderen Autoren (ROWELL & FLOOK 1998; HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) vertreten (s.a. WILLMANN 2003b). Eine mögliche Synapomorphie der Orthoptera und Dictyoptera ist nach KLASS (2003a) eine spezifische Unterteilung der Coxen (+ ‚Valvifer‘) des neunten Abdominalsegments (CX9).

Eine der umstrittensten Gruppen der Niederen Neopteren sind die Dermaptera. Nach WHEELER et al. (2001) sind sie möglicherweise die Schwestergruppe der Grylloblattodea (s.a. GILES 1974). Es werden aber keine morphologischen Synapomorphien angeführt. Nach HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) bilden sie mit den Dictyoptera und Grylloblattodea ein Monophylum Blattoneoptera. Diese Hypothese gründet sich vor allem auf Übereinstimmungen in der Flügelstruktur, wobei fast alle Merkmale bei den Dermapteren gegenüber den Dictyopteren deutlich modifiziert sind (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001: 484). In KLASS (2001b) werden potentiell synapomorphe Merkmale des Abdomens der Dictyoptera und Dermaptera diskutiert (Fusion der Ganglien VII und VIII-XI, geringfügige Verlängerung der ventralen Falte des siebten Segments [Subgenitalfalte]). Es handelt sich aber nach Aussage des Autors um Befunde, die in einem breiteren taxonomischen Kontext getestet werden müssen. Nach KLASS (2003a) sind die Dermaptera die Schwestergruppe der Acercaria + Endopterygota. Mögliche Synapomorphien der Dermaptera und Embioptera wurden von BEUTEL & GORB (2001) vorgeschlagen (Abb. 3 oben), die weibliche Brutpflege, die ‚oblique implantation fossa‘ der Spermien und dicht behaarte tarsale Sohlen-

bürsten. Bei letzterem Merkmal ist aber noch nicht hinreichend geklärt, ob es zum Grundplan der Dermaptera gehört. Weitere Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen sind unspezifische Reduktionsmerkmale, die auch bei anderen Gruppen auftreten, etwa die Reduktion des Ovipositors (im Grundplan der Dermapteren nur geringfügig reduziert, KLASS 2003a). Die Prognathie hat bei beiden Gruppen unterschiedliche morphologische Grundlagen und ist damit keine Synapomorphie. In BEUTEL & GORB (2001) hat sich ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Dermaptera + Embioptera und allen folgenden Ordnungen (Zoraptera, Paraneoptera, Endopterygota) ergeben. Die aus der Analyse resultierenden potenziellen Synapomorphien sind jedoch wenig überzeugend. Interessant ist aber, dass sich die Embioptera und die meisten Dermapteren in ihren Haftstrukturen grundlegend von allen übrigen Niederen Neopteren unterscheiden. Glatte, flexible Haftpolster (Euplantulae, Arolium) sind für letztere Gruppe charakteristisch (Dictyoptera, Orthoptera etc. [teilweise sekundär reduziert]), während bei den Embioptera und den meisten Dermapteren dicht behaarte tarsale Sohlenbürsten vorhanden sind (BEUTEL & GORB 2001).

Ein herausragendes Ereignis in der systematischen Entomologie war ohne Zweifel die Entdeckung der Mantophasmatodea (KLASS et al. 2002) (Abb. 4). Mittlerweile wird die Gruppe sehr intensiv bearbeitet (PICKER et al. 2002; ZOMPRO et al. 2002; KLASS et al. 2003). Wahrscheinlich werden die Mantophasmatodea in naher Zukunft besser bekannt sein als jedes andere Insektentaxon. Interessant ist, dass die Gruppe durch fossile Vertreter schon länger bekannt ist (ZOMPRO 2001) und die beiden ersten bearbeiteten rezenten Exemplare (aus Tansania und Namibia) nicht im Freiland, sondern im Natural History Museum London (Eigentum des Museums der Universität Lund) und im Museum für Naturkunde in Berlin entdeckt wurden. Die Tiere sind mittelgroß bis groß und völlig flügellos. Sie erinnern

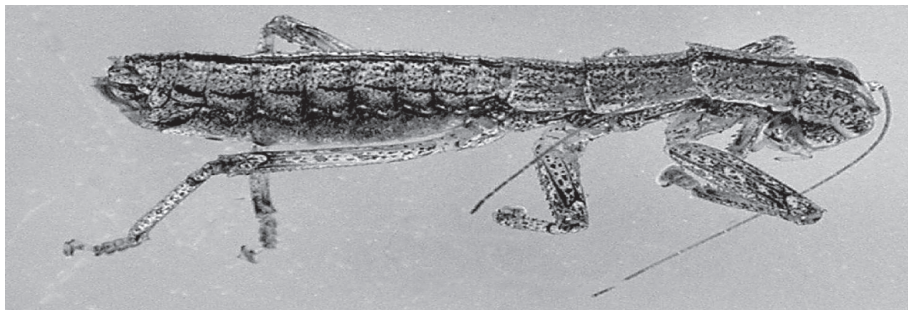


Abb. 4: Mantophasmatodea, *Karooophasma biedouwensis*, verbreitet in einem kleinen Areal im westlichen Südafrika (Biedouw, Driefontein, Wolfdrif) (KLASS et al. 2003). Foto: Dr. K.-D. KLASS.

Fig. 4: Mantophasmatodea, *Karooophasma biedouwensis*, distributed in a small area in western South Africa (Biedouw, Driefontein, Wolfdrif) (KLASS et al. 2003). Foto: Dr. K.-D. KLASS.

vom Habitus an ursprüngliche Stabschrecken (z.B. *Agathemeridae*) oder bedingt an Fangschrecken. Sie sind räuberisch, besitzen aber nur geringfügig spezialisierte Fangbeine. Heute weiß man, dass die Gruppe im südlichen Afrika weit verbreitet ist. Es wurden innerhalb sehr kurzer Zeit zwölf Arten in sechs Gattungen und drei Familien beschrieben (s. PICKER et al. 2002; KLASS et al. 2003).

Zu der systematischen Stellung der Gruppe gibt es aktuelle und sehr umfangreiche molekulare Befunde (JARVIS & WHITING 2003). Vier Gene (Cytochrome oxidase II [650BP], 18S-rDNA [2000BP], 28S-rDNA [2400BP], H3 [370BP]) wurden zusammen mit 12 morphologischen und ökologischen Merkmalen simultan analysiert (direkte Optimierung: POY, s.o.). Ein Monophylum Mantophasmatodea + Grylloblattodea (Abb. 3 oben) hat sich bei der Analyse des Gesamtdatensatzes mit einem 'bootstrap'-Wert von 100 ergeben, und das Ergebnis wurde auch durch Einzelanalysen der vier Gene bestätigt (JARVIS & WHITING 2003). Damit erscheint diese Hypothese sehr wahrscheinlich, und formal wäre es auch gerechtfertigt, die Mantophasmatodea als basale, aberrante Vertreter der Grylloblattodea aufzufassen. Allerdings gibt es kaum Gemeinsamkeiten in spezifischeren morphologischen Merkmalen. Eine mögliche und nahe liegende morphologische Synapomorphie der beiden

Ordnungen wäre die völlige Flügelreduktion. Bemerkenswert ist, dass die Mantophasmatodea sehr ungewöhnliche Haftstrukturen besitzen, ein stark vergrößertes Arolium und Euplantulae, die atypischerweise keine glatte Oberfläche aufweisen, sondern sehr dicht mit extrem kurzen Mikrotichia besetzt sind. Interessant ist auch, dass die Mantophasmatodea zwar nicht so extrem kälteliebend sind wie die meisten Grylloblattodea, aber doch offensichtlich wesentlich niedrigere Temperaturen bevorzugen als etwa die Mantodea (R. PREDEL, pers. Mitteilung). Sie sind außerdem im Gegensatz zu dieser Gruppe strikt nachtaktiv.

8. Das „Zoraptera-Problem“

Eine weitere interessante Gruppe, die möglicherweise zu den Niederen Neopteren gehört (z.B. WHEELER et al. 2001, s.o.), sind die Zoraptera (Bodenläuse). Neben den Strepsiptera sind sie wahrscheinlich die in ihrer systematischen Stellung umstrittenste Ordnung der Insekten (zusammenfassende Darstellung s. ENGEL & GRIMALDI 2002). Man könnte analog zu dem von KRISTENSEN (1981) geprägten Begriff 'Strepsiptera problem' auch vom 'Zoraptera problem' sprechen. Neben der von WHEELER et al. (2001) diskutierten nahen Verwandtschaft zu den Dictyoptera wurde die Zugehörigkeit zu den 'Blattoneo-

ptera' (= Dictyoptera + Dermaptera + Grylloblattodea) vorgeschlagen (KUKALOVÁ-PECK & PECK 1993). Weitere Varianten sind ein Schwestergruppenverhältnis mit den Embioptera (MINET & BOURGOIN 1986), Acercaria (z.B. HENNIG 1969; KRISTENSEN 1975, 1981), Eumetabola (z.B. BEUTEL & GORB 2001) oder Endopterygota (RASNITSYN 1998). Übereinstimmungen in einzelnen Merkmalen mit Vertretern der Isoptera (z.B. moniliforme Antennen) können basierend auf der gut begründeten Stellung der Termiten (s.o.) mit Sicherheit als Konvergenzen betrachtet werden. Argumente für eine nähere Verwandtschaft mit den Embioptera (s. MINET & BOURGOIN 1986) sind vage (z.B. reduziertes Flügelgeäder, moniliforme Antennen, Tendenz zur Koloniebildung) oder unspezifische Reduktionen (Arolium, Ovipositor). Ob verstärkte Depressormuskeln der Metatibiae (MINET & BOURGOIN 1986) zum Grundplan der Zoraptera gehören, ist unsicher, da diese bei *Zorotypus hubbardi* weitgehend normal entwickelt sind. Mögliche Synapomorphien der Zoraptera und Acercaria sind die reduzierte Anzahl der Tarsenglieder (maximal drei) und Malpighi-Gefäße (sechs bei den Zoraptera, vier bei den Acercaria), sowie die Konzentration der Bauchganglienkeette (zwei getrennte Komplexe bei den Zoraptera, eine Gangliummasse bei den Acercaria) (z.B. KRISTENSEN 1991). Das sind wenig gewichtige Reduktionsmerkmale, die auch bei den Endopterygota (maximal acht Malpighi-Gefäße) und anderen Gruppen auftreten. Die beiden zuerst genannten Merkmale sind nach den Resultaten der kladistischen Analyse von BEUTEL & GORB (2001) potentielle Synapomorphien der Zoraptera und Eumetabola (Abb. 3 oben). Um das von RASNITSYN (1998) postulierte Schwestergruppenverhältnis mit den Endopterygota überprüfen zu können, sind vor allem genauere morphologische Daten (u.a. Thorax von geflügelten Morphen) notwendig. Eine aktuelle morphologische Untersuchung von Kopfstrukturen von *Z. hubbardi* (WEIDE 2003) hat nicht zur Klärung des Pro-

blems beigetragen. Fast alle Kopfstrukturen der geflügelten Formen sind ursprünglich, und die wenigen abgeleiteten Merkmale sind wahrscheinlich Autapomorphien der Zoraptera (z.B. weitgehend reduzierte Kopfsuturen, Stirnflecken). Es bleibt zu hoffen, dass neue molekulare Befunde und möglicherweise thorakale oder neue abdominale Merkmale zur Klärung beitragen. Die derzeit verfügbaren morphologischen und molekularen Daten sind offensichtlich unzureichend.

9. Die Acercaria

Die Monophylie der Gruppe ist weitgehend unbestritten (s. z.B. KRISTENSEN 1981, WILLMANN 2003a), und was die Verwandtschaftsbeziehungen der Großgruppen anbelangt, gibt es keine grundlegend neuen Erkenntnisse (zusammenfassende Darstellung s. WILLMANN 2003a,b). Offen ist nach wie vor die Stellung der Thysanoptera (Thripse, Fransenflügler, Blasenfüße). Von HENNIG (1969) und KRISTENSEN (1981, 1991) wird ein Schwestergruppenverhältnis mit den Hemiptera diskutiert (zusammengefaßt als Condylgnatha) und zwei Synapomorphien der Thysanoptera und Hemiptera wurden von YOSHIZAWA & SAIGUSA (2001) vorgeschlagen. Ein morphologisches Argument für diese Hypothese ist die stechborstenförmige Ausprägung der Mandibel (s. WILLMANN 2003b). Die alternative Hypothese, ein Monophylum Thysanoptera + Psocodea (= Micracercaria), wird massiv durch molekulare Daten gestützt (18S-, 28S-rDNA, Bremer support 10, WHEELER et al. 2001).

Unumstritten ist mittlerweile der Status der Phthiraptera als spezialisierte monophyletische Teilgruppe der Psocodea (= Psocoptera + Phthiraptera) (s. JOHNSON 2003). Die Monophylie der Psocodea erscheint gut durch morphologische Merkmale (z.B. cibarialer Wasserdampfaufnahmeapparat, RUDOLF & KNÜLLE 1982) und molekulare Daten abgesichert (WHEELER et al. 2001).

Die Stellung der Acercaria (oder Paraneoptera) ist nicht vollständig zufrieden stellend

geklärt, ein Schwestergruppenverhältnis mit den Endopterygota (Eumetabola) ist aber wahrscheinlich (Abb. 3 oben; z.B. KRISTENSEN 1991; BEUTEL & GORB 2001; HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001; WHEELER et al. 2001; KLASS 2003a). Mögliche Synapomorphien sind das Jugalsklerit und die thorakale Endosternie (KRISTENSEN 1991; WILLMANN 2003b). Teilweise auftretende exponierte Sterna müssen dabei als sekundäre Modifikation (Rückläufigkeit) interpretiert werden. Weitere Apomorphien werden von KLASS (2003a) vorgeschlagen.

10. Die Monophylie der Endopterygota und basale Verzweigungen innerhalb der Gruppe (Abb. 5)

Über die Monophylie der Endopterygota herrscht weitgehender Konsens (s. v.a. KRISTENSEN 1999). Die namensgebende Autapomorphie ist die völlige Verlagerung der Flügelanlagen unter die Cuticula der Larven (Endopterygotie) (Ausnahme: Strepsiptera partim, s.u.). Möglicherweise autapomorph sind auch die Stemmata der Larven (sekundäre larvale Komplexaugen treten bei den Mecopte-

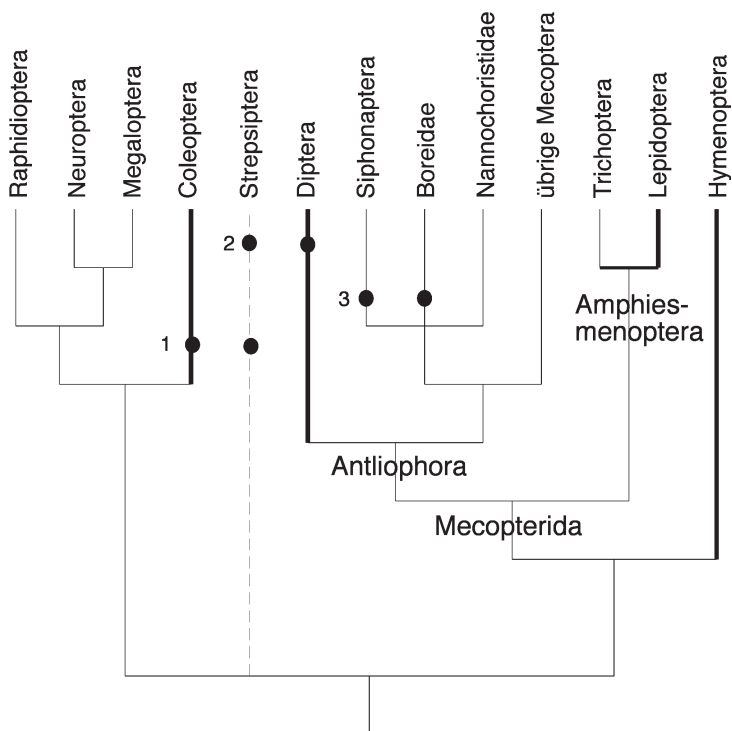


Abb. 5: Verwandtschaftsbeziehungen der Endopterygota. **1** – mögliche Synapomorphien der Coleoptera und Strepsiptera: Posteromotorismus, Größenreduktion des Mesothorax, Reduktion von meso- und metathorakalen Muskeln, dorsales pulsatile Diaphragma fehlt; **2** – ‚Halteria‘ (nach WHEELER et al. 2001): 43 Basensubstitutionen (v.a. 18S-rDNA); **3** – mögliche Synapomorphien der Boreidae und Siphonaptera: Flügelreduktion, Reduktion des Arolium, sekundär panoistische Ovariolen.

Fig. 5: Relationships of Endopterygota. **1** – possible synapomorphies of Coleoptera and Strepsiptera: posteromotorism, size reduction of mesothorax, loss of meso- and metathoracic muscles, dorsal pulsatile diaphragma absent; **2** – ‘Halteria’ (after WHEELER et al. 2001): 43 base substitutions (mainly 18S rDNA); **3** – possible synapomorphies of Boreidae and Siphonaptera: wing reduction, loss of the arolium, secondary panoistic ovarioles.

ra auf, WILLMANN 2003a) und das Fehlen von larvalen Ocellen (ein Ocellus ist sekundär bei den Bittacidae vorhanden, WILLMANN 2003a). Eine weiteres komplexes Merkmal, das allerdings von der phylogenetischen Bewertung nicht ganz unproblematisch ist, ist die vollständige Verwandlung (Metamorphose). Larven und Imagines unterscheiden sich morphologisch grundlegend und oft auch in ihrer Lebensweise. Die Fähigkeit, in aufeinander folgenden Lebensphasen verschiedene Habitate oder Mikrohabitate und verschiedene Nahrungsressourcen zu nutzen, ist wahrscheinlich einer der Gründe für den evolutiven Erfolg der holometabolen Insekten. Ob das Puppenstadium als solches ein apomorphes Grundplanmerkmal der Gruppe ist, bleibt fraglich. Die Puppen sind bei den Neuropterida, insbesondere bei den Raphidioptera, noch sehr beweglich und besitzen bewegliche Mandibeln (ursprünglichster Typ der Pupa dectica exarata, ASPÖCK & ASPÖCK 2003), während bei anderen Gruppen mehrfach parallel unterschiedliche Stufen der Immobilisierung auftreten (Pupa [adectica] libera, Pupa dipharata coarctata, Pupa obtecta). Wahrscheinlich sind auch die für die Entwicklung der holometabolen Insekten charakteristischen Imaginalscheiben keine Autapomorphie. Von ŠVÁCHA (1992) wird überzeugend begründet, dass sie in ihrer typischen Form mehrmals unabhängig innerhalb der Gruppen entstanden sind.

Was die Verzweigungen innerhalb der Endopterygota anbelangt besteht weitgehender Konsens, dass ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Neuropterida + Coleoptera (+ Strepsiptera?) auf der einen Seite und den Hymenoptera + Mecopterida (= Antliophora [inkl. Strepsiptera?] + Amphiesmenoptera) auf der anderen Seite besteht (s. KRISTENSEN 1999; WILLMANN 2003a,b). Interessanterweise weisen beide Gruppen funktionell und strukturell grundlegend verschiedene Typen von Haftstrukturen auf. Bei fast allen Vertretern der ersten Linie sind dicht behaarte tarsale Sohlenbürsten vorhanden (fehlen

bei den Neuroptera und Mengenillidae), während für die zweite Gruppierung flexible Haftlappen am Prätarsus (Arolium, Pulvilli) charakteristisch sind. Eine alternative Hypothese zum gängigen Verzweigungsschema wird von KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE (2004) vorgestellt. Aus einer numerischen Analyse von 21 Flügelmerkmalen (Außengruppe: Orthoptera) hat sich eine basale Stellung der Hymenoptera und ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Coleoptera und den Neuropterida + Mecopterida ergeben.

Eine detaillierte Darstellung der neueren Entwicklungen für alle Ordnungen der holometabolen Insekten würde den Rahmen dieses Beitrages sprengen. Es werden deshalb im Folgenden nur Verwandtschaftsbeziehungen zwischen hochrangigen Taxa besprochen. Weitere aktuelle Informationen zu den einzelnen Gruppen finden sich in KLASS (2003b).

11. Hymenoptera

Zur Phylogenie der Hymenoptera gibt es umfangreiche aktuelle Arbeiten (z.B. DOWTON & AUSTIN 1994, 2001; DOWTON et al. 1997; VILHELMSSEN 1997, 2000, 2001; CARPENTER & WHEELER 1999; SCHULMEISTER et al. 2002; SCHULMEISTER 2003). Die Verwandtschaftsbeziehungen der basalen Gruppen (‘Symphyta’, Pflanzenwespen) scheinen weitgehend aufgeklärt zu sein. Es besteht Konsens über eine basale Stellung der Xyelidae, die Monophylie der Tenthredinidoidea und Pamphiloidea, und ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Orussidae und den Apocrita (VILHELMSSEN 2001; SCHULMEISTER 2003). Fortschritte gibt es auch bei den monophyletischen Apocrita. Eine aktuelle Arbeit von SHARKEY & ROY (2002) wirft ein kritisches Licht auf den längere Zeit als maßgeblich betrachteten morphologischen Datensatz von RASNITSYN (1988), der erstmals von RONQUIST et al. (1999) kladistisch analysiert wurde. Die phylogenetischen Resultate von RONQUIST et al. (1999) werden von SHARKEY & ROY (2002) in Frage gestellt. Die Analyse die-

ser Autoren ist aber ihrerseits durch viele unaufgelöste Polytomien geprägt. Als gut gesichertes Monophylum haben sich immerhin die Proctotrupomorpha (inkl. Ceraphronoidea) ergeben (SHARKEY & ROY 2002; AUSTIN et al. 2003). Auswertungen von umfangreichen Sequenzdaten (16S-, 28S-rDNA, COI; DOWTON & AUSTIN 2001) haben unter verschiedenen Analysebedingungen übereinstimmend die Monophylie der Proctotrupomorpha (ohne Ceraphronoidea), der Diapriidae + Monomachidae + Maamingidae, der Vanhorniidae + Proctotrupidae und der Megalynidae + Trigonalidae aufgezeigt. Auch ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Chalcidoidea und Platygastroidea wurde fast immer bestätigt. Weitgehend unklar bleiben jedoch nach wie vor die basalen Verzweigungen („backbone of the apocritan tree“, AUSTIN et al. 2003). Verschiedene grundlegende Probleme, die die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Apocrita erschweren, sind in AUSTIN et al. (2003) dargestellt.

12. Amphiesmenoptera: Trichoptera und Lepidoptera

Die Monophylie der Amphiesmenoptera, der Trichoptera und der Lepidoptera, steht außer Frage (z.B. KRISTENSEN 1998, 1999; KJER et al. 2002, 2003). In einer aktuellen Arbeit von KJER et al. (2002) wurden umfangreiche molekulare Daten und morphologische Merkmale der Trichoptera getrennt und kombiniert analysiert, und es hat sich übereinstimmend eine Verwandtschaftshypothese (Anulipalpia + (Spicipalpia (?) + Integripalpia)) ergeben. Dieses Resultat wurde auch mit einem erweiterten Datensatz (zusätzliche Taxa [insgesamt 138] und Genfragmente) bestätigt (KJER et al. 2003). Dabei bleibt allerdings die Monophylie der Spicipalpia offen und erscheint nach Aussage der Autoren eher unwahrscheinlich. Monophyletische Teilgruppen innerhalb der Integripalpia sind die Plenitentoria und Brevitentoria.

Die basalen Verzweigungen innerhalb der

Lepidoptera gelten als weitgehend aufgeklärt. Allerdings ist die Frage, ob die Agathiphagidae oder die Micropterigidae die basale Schwestergruppe der übrigen Lepidopteren sind, nach wie vor weitgehend offen. Auch zur Phylogenie der großen monophyletischen Gruppe der Neolepidoptera gibt es gut begründete Vorstellungen (s. KRISTENSEN & SKALSKI 1998; KRISTENSEN 2003: Fig. 1). Allerdings gibt es an verschiedenen Stellen des Kladogramms noch offene Fragen, beispielsweise über die basalen Verzweigungen innerhalb der Heteroneura (s. KRISTENSEN 2003; KRISTENSEN & SKALSKI 1998).

13. Antliophora, Mecoptera und Siphonaptera

Die Monophylie der Antliophora wird allgemein akzeptiert (z.B. KRISTENSEN 1999; BEUTEL & GORB 2001; WHEELER et al. 2001). Strittig ist allerdings, ob die Strepsiptera als Schwestergruppe der Diptera zu dieser Gruppierung gehören oder außerhalb stehen (s.u.). Zu bedenken ist auch, ob das wichtigste Argument für die Monophylie, das Vorhandensein einer Spermapumpe, aufrechterhalten werden kann (s. KRISTENSEN 1999; WILLMANN 2003a,b). Sie ist zwar wahrscheinlich bei den Siphonaptera vorhanden (G. MICKOLEIT, pers. Mitteilung), fehlt aber bei den Nannochoristidae (Mecoptera) und wahrscheinlich auch bei den Boreidae. Auch für die Dipteren kann eine primäre Übertragung von Spermatophoren keinesfalls ausgeschlossen werden (BLASCHKE-BERTHOLD 1994; WILLMANN 2003b). Damit wird sehr fraglich, ob die Spermapumpe zum Grundplan der Antliophora gehört.

Innerhalb der Antliophora wird eine enge Verwandtschaft der Mecoptera und Siphonaptera immer wahrscheinlicher (z.B. BEUTEL & GORB 2001; WHITING et al. 2003; s.a. WILLMANN 2003a: 65). Ein innerhalb der Insecta ungewöhnliches ultrastrukturelles Charakteristikum ist das Fehlen des äußeren Kranzes von Mikrotubuli in der Spermiengeißel.

Allerdings sind diese Mikrotubuli nach JAMIESON (1987) bei den Bittacidae vorhanden. Die Monophylie der Mecoptera im herkömmlichen Sinne ist daher mittlerweile sehr fraglich (s. WILLMANN 2003a,b). Nach WILLMANN (2003a) sind die Pistillifera (Mecoptera ohne Nannochoristidae und Boreidae) wahrscheinlich monophyletisch, die Nannochoristidae aber möglicherweise näher mit den Dipteren verwandt. Für die Boreidae wird ein Schwestergruppenverhältnis mit den Siphonaptera immer wahrscheinlicher. Diese Hypothese wird vor allem durch die Resultate einer aktuellen umfangreichen Analyse nahe gelegt (75 morphologische Merkmale, 18S-, 28S-rDNA, Cytochrom Oxidase II, Cytochrom B; WHITING et al. 2003). Mögliche morphologische Synapomorphien sind die Flügelreduktion, die Reduktion des Arolium (BEUTEL & GORB 2001) und spezifisch modifizierte, sekundär panoistische Ovariolen (ŠTYS & BILINSKI 1990). Für die Nannochoristidae wäre der Rang einer eigenen Ordnung formal möglich, wenn sich das von WHITING et al. (2003) diskutierte Schwestergruppenverhältnis zu den ([Boreidae + Siphonaptera] + Pistillifera) bestätigt. Allerdings wäre ein erweitertes Konzept der Mecoptera (inkl. Siphonaptera) ebenso berechtigt und sinnvoll.

14. Diptera

Eine kladistische Analyse von morphologischen Merkmalen mit Schwerpunkt auf den ‚Niederer Dipteren‘ (Lower Diptera) wurde von OOSTERBROEK & COURTNEY (1995) vorgestellt. Im Gegensatz zu HENNIG (1973), der eine basale Stellung der Tipulidae (und nah verwandter Gruppen) favorisierte (s.a. BEUTEL & GORB 2001), gehen diese Autoren von einer nahen Verwandtschaft der Familie mit den Brachycera aus (s.a. YEATES et al. 2003: Fig. 1). Eine ‚supertree‘-Analyse (YEATES et al. 2003) ergibt ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ptychopteromorpha + Culicomorpha und den übrigen Dipteren. Die als nächstes abzweigenden Linien sind die

Blephariceromorpha und Bibionomorpha. Diese Ergebnisse sind aber nach Aussage der Autoren noch nicht ausreichend abgesichert. Die Monophylie der Brachycera ist gut begründet. Eine umfangreiche Analyse von morphologischen Merkmalen wurde von YEATES (2002) vorgestellt. Die Stratiomyomorpha, Xylophagomorpha und Tabanomorpha stehen an der Basis der Gruppe (s.a. YEATES et al. 2003: Fig. 1). Sie bilden zusammen die Schwestergruppe der gut als monophyletisch begründeten Muscomorpha, die alle übrigen Familien umfassen. An der Basis der Muscomorpha zweigen nacheinander die Nemestrinoidea, Asiloidea und Empidoidea ab. Die Empidoidea sind die Schwestergruppe der monophyletischen Cyclorhapha, die Syrphoidea die Schwestergruppe der Schizophora, und die Acalyptratra möglicherweise die Schwestergruppe der Calyptrata (Hippoboscoidea + [Muscoidea + Oestroidea]) (YEATES 2002; YEATES et al. 2003). Dabei bleiben allerdings Zweifel an der Monophylie der Acalyptrata bestehen (YEATES 2002).

15. Das „Strepsiptera-Problem“ (Abb. 5)

Eines der hartnäckigsten Probleme in der Insektensystematik ist die Stellung der Strepsiptera (Fächerflüger) (s. z.B. KRISTENSEN 1999). Die Strepsipteren sind eine kleine, hochspezialisierte Gruppe mit ca. 600 bekannten Arten. Die Larven sind Endoparasiten von anderen Insekten, vor allem von Aculeaten, und auch die Weibchen halten sich in der Regel zeitlebens im Wirt auf. Eine Ausnahme bilden die Mengenillidae, bei denen die frei lebenden Weibchen (Grundplan der Strepsiptera) allerdings schon deutliche Reduktionserscheinungen aufweisen (z.B. völlige Flügelreduktion, stark vereinfachte Mundwerkzeuge, vereinfachte und reduzierte Muskulatur) (z.B. KINZELBACH 1971a,b; KATHIRITHAMBY 1991; H. POHL, pers. Mitteilung).

Zur systematischen Stellung gibt es mehrere Hypothesen. CROWSON (1960, 1981) hat entschieden vertreten, dass die Strepsipteren

morphologisch stark modifizierte, spezialisierte Coleopteren sind und wahrscheinlich in einem nahen Verwandtschaftsverhältnis zu den Lymexylidae stehen (Polyphaga, Cucujiformia). Diese Hypothese wurde nicht mit Argumenten im Sinne der phylogenetischen Systematik begründet und kann als widerlegt gelten. Die Monophylie der Coleoptera und Polyphaga (jeweils ohne Strepsiptera) ist überzeugend begründet (BEUTEL & HAAS 2000). Nach einer anderen Hypothese sind sie die Schwestergruppe der Coleoptera (BEUTEL & GORB 2001; KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE 1993, 2004; s.a. Willmann 2003b). Dafür spricht der Posteromotorismus (Antrieb durch die Hinterflügel) und assoziierte Merkmale (z.B. Verkleinerung des Mesothorax, Reduktion mesothorakaler Muskeln, s. BEUTEL & GORB 2001), das Fehlen eines dorsalen pulsatilen Diaphragma (PASS 1998; BEUTEL & GORB 2001) und eine größere Anzahl von Flügelmerkmalen (KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE 2004). Zwei potenzielle Synapomorphien haben sich als hinfällig erwiesen, das Vorhandensein von spezialisierten tarsalen Sohlenbürsten und die im Vergleich zu den Sterniten schwächere Sklerotisation der abdominalen Tergite. Aktuelle Untersuchungen (POHL et al. im Druck) haben ergeben, dass beide Merkmale nicht zum Grundplan der Strepsiptera gehören.

CHALWATZIS et al. (1996), WHITING et al. (1997), WHITING (1998) und WHEELER et al. (2001) vertreten, vor allem basierend auf molekularen Befunden, ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Strepsiptera und Diptera (Halteria). Die ‚Halteria“-Hypothese ist allerdings in mehrfacher Hinsicht problematisch. Die Gruppierung wird in WHITING et al. (1997) und WHEELER et al. (2001) nur durch die 18S-rDNA-Daten gestützt. Die separate Analyse der 28S-rDNA ergibt eine Stellung der Strepsiptera nahe der Basis der gesamten Insekten (WHEELER et al. 2001: Fig. 14). Im Falle der 18S-rDNA muss ein Artefakt in Betracht gezogen werden, das bei Parsimonie-Analysen auftreten kann (‚long branch

attraction“). Von HUELSENBECK (1997) und HWANG et al. (1998) wurde gezeigt, dass es bei den Dipteren und Strepsipteren wahrscheinlich unabhängig zu einer starken Beschleunigung der Substitutionsrate gekommen ist. Die 18S-rDNA besteht bei *Xenos* aus 3316 Basenpaaren und ist durch einen sehr hohen AT-Gehalt charakterisiert. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen beiden Ordnungen wird nicht durch Maximum-likelihood-Analysen von 5.8S- und 28S-rDNA Sequenzdaten gestützt (HWANG et al. 1998) und nicht durch genomische Veränderungen im Bereich der Homeobox- Gene (engrailed, ROKAS et al. 1999). In Betracht zu ziehen ist auch, dass die morphologischen Matrices in WHITING et al. (1997) und WHEELER et al. (2001) problematische Kodierungen enthalten (s. KRISTENSEN 1999; BEUTEL & GORB 2001). Es wird beispielsweise nicht berücksichtigt, dass die Spermapumpe der Strepsipteren sich morphologisch von der der Diptera (und Pistillifera, s.o.) grundlegend unterscheidet (sklerotisierte Elemente fehlen völlig) und sehr wahrscheinlich keine Homologie besteht. Auch codierte Gemeinsamkeiten der Mandibel (‚dagger-like‘ [mit oder ohne dorsale Artikulation]) sind nicht haltbar. Schlanke, dolch- oder lanzettförmige Mandibeln gehören nicht zum Grundplan der Strepsiptera (v.a. †*Protoxenos*; POHL et al. im Druck). Problematisch ist auch, dass fast alle potenziellen Autapomorphien der Mecoptera und Antliophora bei den Strepsiptera fehlen. Damit wird ein Schwestergruppenverhältnis mit den Diptera eher unwahrscheinlich. Ein Szenario, nach dem es bei den beiden Gruppen zu einem Austausch von Thoraxsegmenten gekommen ist (Halteren am Meso- bzw. Metathorax, WHITING et al. 1997), ist interessant, es gibt aber keinerlei konkrete Anhaltspunkte, die diese Annahme stützen (s. KRISTENSEN 1999).

Nach einer weiteren Hypothese, die von KRISTENSEN (1999) diskutiert wurde, stehen die Strepsiptera außerhalb der Endopterygota bzw. sind die basale Schwestergruppe der

übrigen holometabolen Ordnungen. Mögliche Plesiomorphien sind die äußeren Flügelanlagen bei späteren Larvalstadien (Mengenillidae), die Bildung der Komplexaugen im zweiten Larvalstadium, und das Vorhandensein eines gut entwickelten Abdominalsegments XI bei den winzigen Primärlarven (H. POHL pers. Mitteilung).

Trotz erheblicher Anstrengungen die Stellung der Strepsiptera zu klären, bleibt die Frage nach wie vor offen. Es ist zu hoffen, dass eine zukünftige Analyse eines umfangreichen molekularen (u.a. proteincodierende Kerne) und morphologischen Datensatzes zur Klärung beitragen wird.

Die Phylogenie innerhalb der Strepsiptera kann als weitgehend geklärt betrachtet werden (POHL 2002; BEUTEL & POHL im Druck). Eine sensationelle Entdeckung ist ohne Zweifel †*Protoxenos janzeni* (Abb. 6; POHL et al. im Druck), eine Art aus dem baltischen Bernstein, die in einem Schwestergruppenverhältnis zu allen übrigen Strepsipteren steht. †*Protoxenos* ist größer und robuster als alle anderen Strepsipterenmännchen (über 7 mm) und besitzt kräftig ausgebildete Beißmandibeln und eine deutlich ausgeprägte Galea (fehlt bei allen übrigen Strepsipteren). Cuticuläre Bruchstücke, die im einzigen bekannten Exemplar erkennbar sind, können mit großer Wahrscheinlichkeit als Darminhalt gedeutet werden. Damit wäre belegt, dass †*Protoxenos janzeni* im Gegensatz zu allen rezenten Strepsipteren-Männchen Nahrung aufgenommen hat. Die Gattung †*Mengea* (ebenfalls baltischer Bernstein) ist die Schwestergruppe der rezenten Strepsiptera. Innerhalb der Strepsiptera s.str. ist *Eoxenos* die basale Schwestergruppe aller übrigen Gattungen (Nicht-Monophylie der Mengenillidae!), *Mengenilla* die Schwestergruppe der Stylopodia und die Corioxenidae sind die Schwestergruppe der Stylopiformia (POHL et al. im Druck). Die wichtigste Autapomorphie der Stylopodia ist der Endoparasitismus der Weibchen. Die Brutspalte der Weibchen der Stylopiformia ist eine inner-

halb der Insekten einzigartige Apomorphie. Bei den Corioxenidae verlassen die Primärlarven das Weibchen über die Mundöffnung.

16. Coleoptera

Die Coleoptera sind nach dem derzeitigen Stand mit ca. 360000 beschriebenen Arten die mit Abstand umfangreichste Ordnung der Hexapoda. Zur Taxonomie und Systematik gibt es zahllose Arbeiten. Dennoch ist erstaunlicherweise die besonders wichtige Frage nach den basalen Verzweigungen nicht vollständig geklärt. Von BEUTEL (1997) wurde eine Hypothese zu den basalen Stammlinien-Taxa vorgelegt. Danach sind die †Protocoleoptera (Unteres Perm) die Schwestergruppe aller übrigen Coleopteren (Elytren verkürzt, regelmäßige parallele Anordnung der Längsadern der Elytren), die †Permocupedidae die Schwestergruppe aller folgenden Gruppen (Antenne 11-gliedrig, Elytren an die Form des Abdomens angepasst), und die †Rhombocoleidae die Schwestergruppe der †Triadocupedidae + Coleoptera s.str. (breite prothorakale Postcoxalbrücke reduziert). Dabei wurden Gruppen, die nur durch Elytrenfunde dokumentiert sind, nicht berücksichtigt. Die Verwandtschaftsbeziehungen der vier rezenten Unterordnungen sind nach wie vor umstritten. Nach CROWSON (1960) sind die Archostemata (s.str., d.h. ohne Stammlinie der Coleoptera) die Schwestergruppe der übrigen Coleoptera und die Adephaga die Schwestergruppe der Myxophaga + Polyphaga. Diese Auffassung wurde durch spätere Arbeiten bestätigt (v.a. BEUTEL 1997; BEUTEL & HAAS 2000). Von BEUTEL & HAAS (2000) wurde erstmals ein umfangreicher morphologischer Datensatz (107 Merkmale von allen Stadien) kladistisch analysiert. Insbesondere die Monophylie der Coleoptera ohne Archostemata ist sehr gut abgesichert (Bremer support: 5, BREMER 1994), aber auch für das Schwestergruppenverhältnis Myxophaga + Polyphaga sprechen mehrere larvale und imaginale Merkmale (Bremer support: 2). Die basale Stellung der Archostemata wird durch

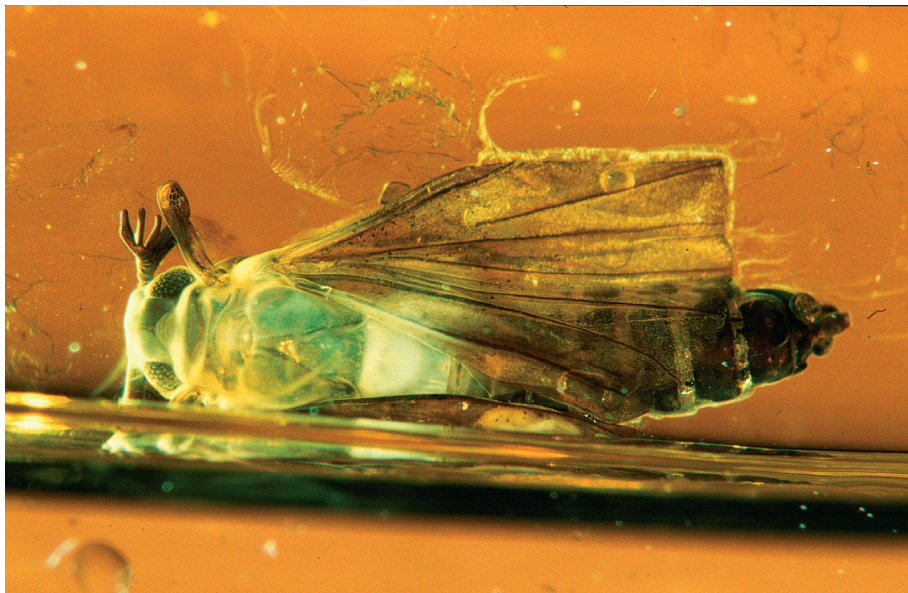


Abb. 6: †*Protoksenos janzeni*, Dorsalansicht, aus baltischem Bernstein. Foto: Dr. H. POHL.

Fig. 6: †*Protoksenos janzeni*, dorsal view, from Baltic amber. Foto: Dr. H. POHL.

molekulare Daten (18S-rDNA) bestätigt (CATERINO et al. 2002). Allerdings hat diese Analyse ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den beiden großen Unterordnungen Adephaga und Polyphaga ergeben, mit den Myxophaga als Schwestergruppe von beiden. Dieser Ast des Kladogramms (Adephaga + Polyphaga) ist allerdings schwach abgesichert (‘Bremer support’: 1) und es gibt keine morphologischen Argumente.

Eine völlig abweichende Hypothese wird von KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE (1993, 2004) vertreten. Die Autoren schlagen ein Verzweigungsschema (Polyphaga + (Archostemata + (Myxophaga + Adephaga))) vor. Beide Untersuchungen beruhen ausschließlich auf Merkmalen der Hinterflügel oder auf Merkmalen, die unmittelbar mit dem Flugapparat zusammenhängen (z.B. Axillaria, hinterer Alarprocessus). In der früheren Arbeit wurden die morphologischen Daten nicht-numerisch und ohne Außengruppenvergleich ausgewertet. In der aktuellen Arbeit wurde eine kladistische Analyse durchgeführt, aber mit einer ‘artificial outgroup’ (KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE

2004). Das heißt, die Leserichtung der Merkmale wurde vor der Analyse (a priori) ohne konkrete Außengruppe festgelegt. Der ‘bootstrap’-Wert für die Coleoptera ohne Polyphaga ist niedrig, und die Hypothese von CROWSON (1960) und BEUTEL & HAAS (2000) steht wesentlich besser im Einklang mit dem Fossilbericht. Die Archostemata s.str. treten ab dem Mittleren Perm auf und die Adephaga wahrscheinlich ab dem Oberen Perm (†*Permosialis*; s. z.B. BEUTEL 1997). Bei den Adephagen findet in der Unteren Trias bereits eine bedeutende Radiation statt, mit aquatischen und terrestrischen Gruppen (z.B. BEUTEL 1997). Fossile Vertreter der Myxophaga sind unbekannt, und Arten, die mit einiger Wahrscheinlichkeit den Polyphaga zugeordnet werden können, sind erst ab der Oberen Trias überliefert. Dieses nach der derzeitigen Kenntnis des Fossilberichts späte Auftreten ist schwer mit der von KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE (1993) postulierten basalen Stellung der Polyphaga zu vereinbaren.

Einer der faszinierendsten Coleopterenfunde des letzten Jahrzehnts war *Sikbotealinia*

zhilzovae (LAFER 1996). Die Art, für die eine eigene Familie errichtet wurde (Sikhotealinidae oder Jurodidae), wird provisorisch zu den Archostemata gestellt (KIREJTSHUK 1999), die tatsächliche systematische Zuordnung ist allerdings weitgehend offen. Das einzige bekannte Exemplar (Weibchen, Sikhotealin-Gebirge, Pazifikküste Russlands) vereinigt in sich Merkmale der Archostemata (Metanepisternum in breitem Kontakt mit der Mesocoxalhöhle, exponierter Metatrochantinus), Adephaga (sechs exponierte Abdominalsternite) und Polyphaga (Struktur der Hinterflügel) (KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE 2004). Ein innerhalb der Coleopteren einzigartiges, sehr wahrscheinlich ursprüngliches Merkmal ist das Vorhandensein von drei Ocellen.

Eine weitere interessante Entdeckung der letzten Jahre waren die Aspidytidae (Schildschwimmer), eine neue Familie der Adephaga (RIBERA et al. 2002; BALKE et al. 2003). Die erste Art (*Aspidytes wrasei*) wurde 1995 von D. WRASE in China entdeckt (Shaanxi) und eine zweite Art wenige Jahre später in Südafrika (RIBERA et al. 2002). Von letzterer Art (*Aspidytes niobe*) kennt man mittlerweile auch die Larven (noch unbeschrieben). Eine umfangreiche kladistische Analyse (18S-, 16S-rDNA, COI, morphologische Daten) hat ein Schwestergruppenverhältnis mit den Hygrobiidae + Dytiscidae ergeben. Dieses Ergebnis könnte sich unter Einbeziehung larvaler Merkmale möglicherweise noch ändern. Gut abgesichert ist aber die Zugehörigkeit zu den Dytiscoidea. Beide *Aspidytes*-Arten leben auf überrieselten, mit Algen und Moos bewachsenen Felsen und haben ihr Schwimmvermögen sekundär verloren. In solchen hygropetrischen Habitaten, die früher von Sammlern wenig beachtet worden sind, sind sicher noch viele wichtige Funde zu erwarten. Von P. SPANGLER und W. STEINER (Smithsonian Institution, Washington D.C.) wird derzeit aus einem ähnlichem Lebensraum in Venezuela eine weitere neue Familie der Adephaga eingeführt, mit einer einzigen, stark miniaturisierten Art.

17. Neuropterida (Neuropteroidea)

Die Monophylie der Neuropterida ist eher durch unspektakuläre Merkmale begründet (s. MICKOLEIT 1973; KRISTENSEN 1991; ASPÖCK et al. 2001). Bei der Gruppe sind innerhalb der Endopterygota wahrscheinlich die meisten Plesiomorphien erhalten geblieben (z.B. Pupa dectica exarata, netzartiges Flügelgädder). Andererseits gibt es keinerlei Anhaltspunkte, dass eine der drei Teilgruppen mit irgendeinem anderen Taxon näher verwandt sein könnte.

Zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Neuropterida gibt es unterschiedliche Auffassungen. Nach einer längere Zeit vorherrschenden Hypothese besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Raphidioptera und Megaloptera (ACHTELIG 1975, 1978; ACHTELIG & KRISTENSEN 1973; zusammenfassende Darstellung s. WILLMANN 2003a,b). HENNIG (1953) hat basierend auf Merkmalen des Flügelgädders ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Raphidioptera und Sialidae vorgeschlagen, und diese Hypothese, die die Nicht-Monophylie der Megaloptera impliziert, wurde später durch Übereinstimmungen im Bau der telotrophen Ovariolen gestützt (v.a. ŠTYS & BILINKSI 1990). Von ASPÖCK (2002) und ASPÖCK et al. (2001) wird basierend auf kladistischen Analysen von morphologischen Merkmalen von präimaginalen Stadien und Imagines ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Megaloptera und Neuroptera vertreten. Als mögliche Synapomorphie wird vor allem eine primär aquatische Lebensweise der Larven angenommen (sekundär terrestrisch innerhalb der Neuroptera). Ein ungewöhnliches gemeinsames abgeleitetes Merkmal ist die Anordnung der Trichobothrien des Ectoprocts (Analsegment) in Rosettenform. Eine weitere mögliche Synapomorphie ist die Reduktion der Gonocoxite IX zu anhangsartigen Strukturen („appendage-like structures“, ASPÖCK et al. 2001). Das Vorhandensein von tiefen Maxillengruben und die daraus resul-

tierende zurückgezogene Position der Maxille („integration of larval cardo with head capsule“, ASPÖCK et al. 2001) ist sehr wahrscheinlich nicht apomorph. Die entsprechende Merkmalsausprägung findet man bei fast allen ursprünglichen (nicht räuberischen) Coleopterenlarven (z.B. BEUTEL & MOLENDEN 1997) und bei den Nymphen oder Larven der meisten anderen Insektengruppen (z.B. Hymenoptera [Symphyta], Mecoptera). Aus der Analyse von ASPÖCK et al. (2001) resultiert auch eine gut begründete Phylogenie der Neuroptera. Danach sind die Nevrothidae (aquatische Larven) die Schwestergruppe der übrigen Familien und die Myrmeleontiformia die Schwestergruppe der Hemerobiformia (s. ASPÖCK et al. 2001: Fig. 1).

Nach vorläufigen Ergebnissen einer Analyse von molekularen Daten (18S-rDNA: 2.2. kb; „rudimentary locus“ [CAD] in Vorbereitung) und 56 morphologischen Merkmalen (Larven und Imagines) sind die Raphidioptera die Schwestergruppe der Neuroptera (WINTERTON 2003). Allerdings erscheinen die Megaloptera nicht monophyletisch und einige wichtige Taxa fehlen (v.a. Nevrothidae).

18. Ausblick

Trotz enormer Fortschritte bleiben wichtige Fragen in der Insektensystematik offen. Es ist klar geworden, dass allein mit molekularen Daten keine schnellen und überzeugenden Lösungen zu erwarten sind. Es muss aber auch betont werden, dass es im Bereich der Morphologie nach wie vor große Defizite gibt. Der vertieften Untersuchung von komplexen Merkmalssystemen, der gezielten intensiven Bearbeitung von phylogenetisch problematischen Taxa (z.B. Zoraptera) und der Weiterentwicklung von innovativen Techniken (z.B. Mikro-Computertomographie) kommt ein hoher Stellenwert zu. Die oberflächliche Zusammenstellung von morphologischen Datenmatrices aus der Literatur führt nicht zu überzeugenden Resultaten. Es ist zu hoffen, dass durch eine effiziente Ko-

operation zwischen Taxonomen, Morphologen und molekularen Systematikern in naher Zukunft wichtige Probleme, wie etwa die Stellung der Zoraptera und Strepsiptera, zuverlässig geklärt werden können. Zu wünschen ist auch, dass lokale Sammelaktivitäten und umfangreichere Biodiversitätsprojekte auf verschiedenen Ebenen in ausreichendem Umfang gefördert werden. Gerade die spektakulären Neuentdeckungen der letzten Jahre (z.B. Mantophasmatodea, Aspidytidae, *Sikhotealinia*), haben klar gezeigt, dass rapide und großflächige Habitatzerstörungen zu einem nicht zu beziffernden Verlust an Biodiversität führen können. Gerade bei den Insekten muss befürchtet werden, dass nicht nur ein riesiges Artenpotential, sondern auch systematisch wichtige, höherrangige Taxa verschwinden, bevor sie wissenschaftlich erfasst und möglicherweise wirtschaftlich oder medizinisch genutzt werden können.

Danksagungen

Für zahlreiche wertvolle Anregungen, Kommentare und Informationen bin ich Dr. K.-D. KLASS besonders großen Dank schuldig. Auch Herrn Hochschuldozenten Dr. S. RICHTER möchte ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und für wichtige Anregungen herzlich danken. Für die freundliche Erlaubnis, die Abbildung von *Devonohexapodus bocksbergensis* zu verwenden, danke ich Dr. F. HAAS (Museum für Naturkunde Stuttgart) und dem Urban & Fischer Verlag GmbH & Co. KG (Jena).

Literatur

- ABOUHEIF, E., & WRAY, G.A. (2002): Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science* 297: 249-252.
- ACHTELG, M. (1975): Die Abdomenbasis der Neuropteroidea (Insecta, Holometabola). Eine vergleichend anatomische Untersuchung des Skeletts und der Muskulatur. *Zoomorphologie* 82: 201-242.

- ACHTELIG, M. (1978): Entwicklung und Morphologie der inneren und äußeren weiblichen Genitalorgane der Kamelhalsfliegen (Neuropteroidea: Raphidioptera). *Entomologica Germanica* 4: 140-163.
- ACHTELIG, M., & KRISTENSEN, N.P. (1973): A re-examination of the relationships of the Raphidioptera (Insecta). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 11: 268-274.
- ASPÖCK, U. (2002). Phylogeny of the Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Zoologica Scripta* 31: 51-55.
- ASPÖCK, U., & ASPÖCK, H. (2003). Neuropterida (Neuropteroidea, Neuroptera sensu lato). S. 542-584 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.
- ASPÖCK, U., PLANT, J.D., & NEMESCHKAL, H.L. (2001): Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology* 26: 73-86.
- AUSTIN, A., DOWTON, M., & DEANS, A. (2003): The pattern of relationships among superfamilies of apocritan Hymenoptera derived from recent morphological and molecular analyses. *Entomologische Abhandlungen* 61: 164-165.
- AVEROF, M., & COHEN, M. (1997): Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature* 385: 627-630.
- AX, P. (1999): *Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik.* Gustav Fischer Verlag; Stuttgart.
- BALKE, M., RIBERA, I., & BEUTEL, R.G. (2003): *Dytiscoidea incertae sedis: Aspidytes wrasei* gen.n, sp.n. - An enigmatic new adephagan beetle discovered in Shaanxi, China (Coleoptera). *Water Beetles of China III*, 3: 53-66.
- BEUTEL, R. (1997): Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* 31: 1-164.
- BEUTEL, R.G., & GORB, S. (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., & HAAS, A. (1998): Larval head morphology of *Hydrosapha natans* LeConte, 1874 (Coleoptera, Myxophaga, Hydrosaphidae) with special reference to miniaturization. *Zoomorphology* 18: 103-116.
- BEUTEL, R.G., & HAAS, F. (2000): Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics* 16: 1-39.
- BEUTEL, R.G., & HÖRNSCHEMEYER, T. (2002a): Larval morphology and phylogenetic position of *Micromalthus debilis* LeConte (Coleoptera: Micromalthidae). *Systematic Entomology* 27: 169-190.
- BEUTEL, R.G., & HÖRNSCHEMEYER, T. (2002b): Description of the larva of *Rhipsideigma raffrayi* (Coleoptera, Archostemata), with phylogenetic and functional implications. *European Journal of Entomology* 99: 53-66.
- BEUTEL, R., & MOLEND, R. (1997): Comparative morphological study of larvae of Staphylinidae (Coleoptera, Polyphaga) with phylogenetic implications. *Zoologischer Anzeiger* 236: 37-67.
- BEUTEL, R.G., & POHL, H. (im Druck): Head structures of males of Strepsiptera (Hexapoda) with emphasis on basal splitting events within the Order. *Journal of Morphology*.
- BLASCHKE-BERTHOLD, U. (1994): Anatomie und Phylogenie der Bibionomorpha (Insecta, Diptera). *Bonner Zoologische Monographien* 34: 1-206.
- BOORE, J.L., COLLINS, T.M., STANTON, D., DAEHLER, L.L., & BROWN, W.M. (1995): Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA rearrangements. *Nature* 376: 163-165.
- BOORE, J.L., LAVROV, D.V., & BROWN, W.M. (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.
- BRADLER, S. (2003): Phasmatodea. Gespenstschrecken. S. 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., GRÖNING, E., & THIELEBOURCIER, M. (1997): Kopf und Schwanz-Region von *Arthropleura armata* Jordan, 1854

- (Arthropoda; Ober-Karbon). *Geologica et Palaeontologica* 32: 179-192.
- BREMER, K. (1994): Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- CARPENTER, J.M., & WHEELER, W.C. (1999): Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta* 28: 251-260.
- CATERINO, M., SHUL, V.L., HAMMOND, P.M., & VOGLER, A. (2002): Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences. *Zoologica Scripta* 31: 1-49.
- CHALWATZIS, N., HAUF, J., PERR, Y., KINZELBACH, R., & ZIMMERMANN, F.K. (1996): 18S ribosomal RNA genes of insects: Primary structure of the genes and molecular phylogeny of the Holometabola. *Annals of the Entomological Society of America* 89: 788-803.
- CROWSON, R.A. (1960): The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology* 5: 111-415.
- CROWSON, R.A. (1981): The biology of Coleoptera. John Murray; London.
- DALLAI, R., LUPETTI, P., CARAPELLI, A., FRATI, F., & AFZELIUS, B.A. (2002): Sperm structure and spermiogenesis in *Atelura formicaria* Heyden (Zygentoma, Insecta). *Acta Zoologica (Stockholm)* 83: 245-262.
- DALLAI, R., LUPETTI, P., FRATI, F., NARDI, F., & AFZELIUS, B.A. (2001): Binucleate and biflagellate spermatozoa in *Tricholepidion gertschi* WYGODZINSKY (Insecta, Zygentoma). *Tissue and Cell* 33: 606-613.
- DEITZ, L.L., NALEPA, C.A., & KLASS, K.-D. (2003): Phylogeny of Dictyoptera re-examined. *Entomologische Abhandlungen* 61: 69-91.
- DELSUC, F., PHILLIPS, M.J., & PENNY, D. (2003): Comments on "Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic?". *Science* 301: 1482d.
- DESALLE, R., GIRIBET, G., & WHEELER, W. (Hrsg., 2002): *Techniques in Molecular Systematics and Evolution*. Birkhäuser Verlag; Basel.
- DOHLE, W. (1980): Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? Eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Antennaten. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 23: 45-104.
- 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. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 37: 85-103.
- DOVE, H., & STOLLEWERK, A. (2003): Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. *Development* 130: 2161-2171.
- DOWTON, M., & AUSTIN, A.D. (1994): Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera – apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Science* 19: 9911-9915.
- DOWTON, M., & AUSTIN, A.D. (2001): Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita – evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 87-111.
- DOWTON, M., AUSTIN, A.D., DILLON, N., & BARTOWSKY, E. (1997): Molecular phylogeny of the apocritan wasps with particular reference to the Proctotrupomorpha and Evanimorpha. *Systematic Entomology* 22: 245-255.
- EDGEcombe, G.D., WILSON, G.D.F., COLGAN, D.J., GRAY, M.R., & CASSIS, G. (2000): Arthropod cladistics: combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. *Cladistics* 16: 155-203.
- EMERSON, M.J., & SCHRAM, F.R. (1991): Remipedia part 2. Paleontology. *Proceedings of the San Diego Natural History Museum* 7: 1-52.
- ENGEL, M.S., & GRIMALDI, D.A. (2002): The first Mesozoic Zoraptera (Insecta). *American Museum Novitates* 3362: 1-20.
- FANENBRUCK, M., HARZSCH, S., & WÄGELE, J.W. (2004): The brain of Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings of the National Academy of Science* 101: 3868-3873.
- FRIEDRICH, M., & TAUTZ, D. (2001): Arthropod rDNA phylogeny revisited: a consistency analysis using Monte Carlo simulation. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 37: 21-40.
- FÜRST VON LIEVEN, A. (2000): The transformation from monocondylous to dicondylous mandibles in the Insecta. *Zoologischer Anzeiger* 239: 139-146.
- GILES, E. (1974): Relationships between the Hemimerina and other Dermaptera – a case for reinstating the Hemimerina in the Dermaptera based on numerical procedure. *Transactions of the Royal Entomological Society, London* 126: 189-206.

- GIRIBET, G., EDGEcombe, G.D., & WHEELER, W.C. (2001): Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413: 157-161.
- GIRIBET, G., & RIBERA, C. (2000): A review of Arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics* 16: 204-231.
- GORB, S., & BEUTEL, R.G. (2000): Head-capsule design and mandible control in the beetle larva: a three-dimensional approach. *Journal of Morphology* 244: 1-14.
- GORB, S., BEUTEL, R.G., GORB, E.V., JIAO, Y., KASTNER, V., NIEDEREGER, S., POPOV, V.L., SCHERGE, M., SCHWARZ, U., & VÖTSCH, W. (2002): Structural design and biomechanics of friction-related releasable attachment devices in insects. *Integrative Comparative Biology* 42: 1127-1139.
- HAAS, F., & KUKALOVÁ-PECK, J. (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., WALOSZEK, D., & HARTENBERGER, R. (2003): *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. *Organisms, Diversity and Evolution* 3: 39-54.
- HARZSCH, S. (2002): The phylogenetic significance of crustacean optic neuropils and chiasmata: a re-examination. *Journal of Comparative Neurobiology* 453: 10-21.
- HARZSCH, S., MILLER, J., BENTON, J., DAWIRS, R.R., & BELTZ, B. (1998): Neurogenesis in the thoracic neuromeres of two crustaceans with different types of metamorphic development. *Journal of Experimental Biology* 201: 2465-2479.
- HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie* 3: 1-85.
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. *Waldemar Kramer, Frankfurt am Main*.
- HENNIG, W. (1973): Diptera (Zweiflügler). *Handbuch der Zoologie IV. Insecta. Lieferung* 20: 1-337.
- HERTEL, W., & PASS, G. (2002): An evolutionary treatment of the morphology and physiology of circulatory organs in insects. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 133: 555-575.
- HILKEN, G. (1998): Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischem Aspekt. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* 37: 5-94.
- HÖRNSCHEMEYER, T. (1998): Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropteridae. *Bonner Zoologische Monographien* 43: 1-127.
- HÖRNSCHEMEYER, T., BEUTEL, R.G., & PASOP, F. (2002): Head structures of *Priacma serrata* LeConte (Coleoptera, Archostemata) inferred from x-ray tomography. *Journal of Morphology* 252: 298-314.
- HÖRNSCHEMEYER, T., GOEBBELS, J., WEIDEMANN, G., FABER, C., & HAASE, A. (im Druck): The head morphology of *Ascioplaga mimeta* Neboiss (Coleoptera, Archostemata) in the context of Archostematan phylogeny. *Zoomorphology*.
- HUELSSENBECK, J.P. (1997): Is the Felsenstein zone a fly trap? *Systematic Biology* 46: 69-74.
- HUELSSENBECK, J.P., LARGET, B., MILLER, R.E., & RONQUIST, F. (2002): Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology* 51: 673-688.
- HUELSSENBECK, J.P., & RONQUIST, F. (2001): MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Biometrics* 17: 754-755.
- HWANG, U.W., FRIEDRICH, M., TAUTZ, D., PARK, C.J., & KIM, W. (2001): Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* 413: 154-157.
- HWANG, U.W., KIM, W., TAUTZ, D., & FRIEDRICH, M. (1998): Molecular phylogenetics at the Felsenstein zone: Approaching the Strepsiptera problem using 5.8S and 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 470-480.
- JAMIESON, B.G.M. (1987): The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa. *Cambridge University Press; Cambridge*.
- JARVIS, K.J., & WHITING, M.F. (2003): New insights in Grylloblattodean phylogeny. *Entomologische Abhandlungen* 61: 146-147.
- JERAM, A.J., SELDEN, P.A., & EDWARDS, D. (1990): Land arthropods in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science* 250: 658-661.
- JOHNSON, K.P. (2003): Phylogenetics of Psocoptera and the origin of lice. *Entomologische Abhandlungen* 61: 149.
- KATHIRITHAMBY, J. (1991): Strepsiptera. S. 684-695 in: CSIRO (Hrsg.): *The Insects of Australia*, Vol. 2. *Cornell University Press; Ithaca (New York)*.

- KINZELBACH R.K. (1971a): Strepsiptera (Fächerflügler). Handbuch der Zoologie IV. Insecta. Lieferung 24: 1-73.
- KINZELBACH, R.K. (1971b): Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). *Zoologica* 41: 119/120: 1-256.
- KIREJTSHUK, A.G. (1999): *Sikhotealinia zhiltzovae* (Lafer, 1996) – recent representative of the Jurassic coleopterous fauna (Coleoptera, Archostemata, Jurodidae). Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences 281: 21-26.
- KJER, K.M., BLAHNIK, R.J., & HOLZENTHAL, R.W. (2003): Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera). *Zoologica Scripta* 31: 83-91.
- KJER, K.M., HOLZENTHAL, R.W., & BLAHNIK, R.J. (2003): Phylogeny of Trichoptera. *Entomologische Abhandlungen* 61: 166.
- KLASS, K.-D. (1995): Die Phylogenie der Dictyoptera. Dissertation; Universität München. Cuvillier; Göttingen.
- KLASS, K.-D. (1997): The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. *Bonner Zoologische Monographien* 42: 1-341.
- KLASS, K.-D. (1998): The proventriculus of the Dicondylia, with comments on evolution and phylogeny of Dictyoptera and Odonata (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* 237: 15-42.
- 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. (2001a): 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. (2001b): Morphological evidence on blattarian phylogeny: "phylogenetic histories and stories" (Insecta, Dictyoptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 48: 223-265.
- KLASS, K.-D. (2003a): Female genitalia in lower-grade earwigs (Insecta: Dermaptera: Pydicranidae). *Entomologische Abhandlungen* 61: 173-226.
- KLASS, K.-D. (Hrsg., 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., & KRISTENSEN, N.P. (2001): The groundplan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 37: 265-298.
- KLASS, K.-D., PICKER, M.D., DAMGAARD, J., VAN NOORT, S., & TOJO, K. (2003): The taxonomy, genitalic morphology, and phylogenetic relationships of southern African Mantophasmatoidea. *Entomologische Abhandlungen* 61: 3-67.
- KLASS, K.-D., ZOMPRO, O., KRISTENSEN, N.P., & ADIS, J. (2002): Mantophasmatoidea: a new insect order with extant members in the Afro-tropics. *Science* 296: 1456-1459.
- KLUGE, A. (1989): A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- KOCH, M. (1997): Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia* 41: 1-3.
- KOCH, M. (2000a): The cuticular cephalic endoskeleton of primary wingless hexapods: ancestral state and evolutionary changes. *Pedobiologia* 44: 374-385.
- KOCH, M. (2000b): Mandibular mechanisms and the evolution of Hexapods. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 37: 129-174.
- KOCH, M. (2000c): Verwandtschaftsverhältnisse der hochrangigen Taxa primär flügelloser Insekten. Dissertation; Universität Hamburg.
- KOCH, M. (2003): Towards a phylogenetic system of the Zygentoma. *Entomologische Abhandlungen* 61: 122-125.
- KRAUS, O. (2001): "Myriapoda" and the ancestry of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 37: 105-127.
- KRAUS, O., & BRAUCKMANN, C. (2003): Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Atelocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* (NF) 40: 5-50.
- KRAUS, O., & KRAUS, M., (1994): Phylogenetic systems of the Tracheata (Mandibulata): on "Myriapoda" – Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* (NF) 34: 5-31.
- 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 (Hrsg.): *The Insects of Australia*, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca (New York).
- KRISTENSEN, N.P. (1997): The groundplan and basal diversification of the hexapods. S. 282-293 in: FORTEY, R.A., & THOMAS, R.H. (Hrsg.): *Arthropod relationships. Systematics Association Special Volume Series* 55. Chapman & Hall; London.
- KRISTENSEN, N.P. (1998): The non-glossatan moths. S. 41-49 in: KRISTENSEN, N.P. (Hrsg.): *Lepidoptera: Moths and Butterflies 1. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology IV/35*. Walter de Gruyter; Berlin, New York.
- KRISTENSEN, N.P. (1999): Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *European Journal of Entomology* 96: 237-253.
- KRISTENSEN, N.P. (2003): Resolving the basal phylogeny of Lepidoptera: morphological evidence. *Entomologische Abhandlungen* 61: 167-169.
- KRISTENSEN, N.P., & A.W. SKALSKI (1998): Palaeontology and phylogeny. S. 7-25 in: KRISTENSEN, N.P. (Hrsg.), *Lepidoptera: Moths and Butterflies 1. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology IV/35*. Walter de Gruyter; Berlin, New York.
- 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, the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 65: 2327-2345.
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. S. 141-179 in: CSIRO (Hrsg.): *The Insects of Australia*, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca (New York).
- KUKALOVÁ-PECK, J., & LAWRENCE, J.F. (1993): Evolution of the hind wing in Coleoptera. *The Canadian Entomologist* 125: 181-258.
- KUKALOVÁ-PECK, J., & LAWRENCE, J.F. (2004): Use of hind wing characters in assessing relationships among Coleopteran suborders and major endoneopteran lineages. *European Journal of Entomology* 101: 95-144.
- KUKALOVÁ-PECK, J., & PECK, S.B. (1993): Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattellodea). *Systematic Entomology* 18: 333-350.
- KUSCHE, K., RUHBERG, H., & BURMESTER, T. (2002): A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 10545-10548.
- LAFER, G.S.H. (1996): Family Sikhotealinidae. S. 390-396 in: LER, P.A. (Hrsg.): *Key to the insects of the Russian Far East*. Vol. III, Part 3. Dal'nauka; Vladivostok.
- LO, N., BANDI, C., WATANABE, H., NALEPA, C.A., & BENINATI, T. (2003): Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts. *Molecular Biology and Evolution* 20: 907-913.
- MICKOLEIT, G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* 74: 37-64.
- MINET, J., & BOURGOIN, T. (1986): Phylogenie et classification des Hexapodes (Arthropoda). *Cahier Liaison* 63: 23-28.
- MÜLLER, C.H.G., ROSENBERG, J., RICHTER, S., & MEYER-ROCHOW, V.B. (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., CARAPPELLI, A., DALLAI, R., & FRATI, F. (2003a): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. *Science* 299: 1887-1889.
- NARDI, F., SPINSANTI, G., BOORE, J.L., CARAPPELLI, A., DALLAI, R., & FRATI, F. (2003b): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. *Science* 301: 1482e.
- OOSTERBROEK, F.L.S., & COURTNEY, G. (1995): Phylogeny of the nematoceros families of Diptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 115: 267-311.

- 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. S. 621-640 in: HARRISON, F.W., & LOCKE, M. (Hrsg.): *Microscopical Anatomy of Invertebrates* 11B. Wiley Wiss.; New York.
- PAULUS, H.F. (1979): Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. S. 299-383 in: GUPTA, A.P. (Hrsg.): *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold; New York, London.
- PICKER, M.D., COLVILLE, J.F., & VAN NOORT, S. (2002): Mantophasmatodea now in South Africa. *Science* 297: 1475.
- POHL, H. (2002): Phylogeny of the Strepsiptera based on morphological data of the first instar larvae. *Zoologica Scripta* 31: 123-134.
- POHL, H., BEUTEL, R.G., & KINZELBACH, R. (im Druck): Protosenidae fam. n. (Insecta, Strepsiptera) from Baltic amber – a 'missing link' in strepsipteran phylogeny. *Zoologica Scripta*.
- RASNITSYN, A.P. (1988): An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22: 115-145.
- RASNITSYN, A.P. (1998): On the taxonomic position of the insect order Zorotypida = Zoraptera. *Zoologischer Anzeiger* 237: 185-194.
- REGIER, J.C., & SHULTZ, J.W. (1997): Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. *Molecular Biology and Evolution* 14: 902-913.
- RIBERA, I., BEUTEL, R.G., BALKE, M., & VOGLER, A.P. (2002): Discovery of Aspidytidae, a new family of aquatic Coleoptera. *Proceedings of the Royal Society, London* 269: 2351-2157.
- RICHTER, S. (2002): The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. *Organisms, Diversity and Evolution* 2: 217-237.
- ROKAS, A., KATHIRITHAMBY, J., & HOLLAND, P.W.H. (1999): Intron insertion as a phylogenetic character: the engrailed homeobox of Strepsiptera does not indicate affinity with Diptera. *Insect Molecular Biology* 8: 527-530.
- RONQUIST, F., RASNITSYN, A.P., ROY, A., ERIKSON, K., & LINDGREN, M. (1999): Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28: 13-50.
- ROWELL, C., & FLOOK, P. (1998): Phylogeny of the Caelifera and the orthoptera as derived from ribosomal gene sequences. *Journal of Orthoptera Research* 7: 147-156.
- RUDOLPH, D., & KNÜLLE, W. (1982): Novel uptake systems for atmospheric water vapour among insects. *Journal of Experimental Zoology* 222: 321-333.
- SCHOLTZ, G. (1992): Cell lineage studies in the crayfish *Cherax destructor* (Crustacea, Decapoda): germ band formation, segmentation, and early neurogenesis. *Roux Archive for Developmental Biology* 202: 36-48.
- SCHULMEISTER, S. (2003): Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 245-275.
- SCHULMEISTER, S., WHEELER, W.C., & CARPENTER, J.M. (2002): Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18: 455-484.
- SHARKEY, M.J., & ROY, A. (2002): Phylogeny of the Hymenoptera: a reanalysis of the Ronquist et al. (1999) reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31: 57-66.
- SHUBIN, N., TABIN C., & CARROLL, S. (1997): Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature* 388: 639-648.
- SINAKEVITCH, I., DOUGLASS, J.K., SCHOLTZ, G., LOESEL, R., & STRAUSFELD, N.J. (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.
- STANICZEK, A.H. (2000): The mandible of silverfish (Insecta: Zygentoma) and Mayflies (Ephemeroptera): its morphology and phylogenetic significance. *Zoologischer Anzeiger* 239: 147-178.
- ŠTYS, P., & BILINSKI, S.M. (1990): Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Biological Review* 65: 401-429.
- ŠVÁCHA, P. (1992): What are and what are not imaginal discs: Reevaluation of some basic concepts (Insecta, Holometabola). *Developmental Biology* 154: 101-117.
- TERRY, M.D., & WHITING, M.F. (2003): Phylogeny of Plecoptera: molecular evidence and evolutionary trends. *Entomologische Abhandlungen* 61: 130-131.
- THORNE, B.L., & CARPENTER, J.M. (1992): Phylogeny of the Dictyoptera. *Systematic Entomology* 17: 253-268.

- VILHELMSSEN, L. (1997): The preoral cavity of lower Hymenoptera (Insecta): comparative anatomy and phylogenetic significance. *Zoologica Scripta* 25: 143-170.
- VILHELMSSEN, L. (2000): Before the wasp-waist: comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). *Zoomorphology* 119: 185-221.
- VILHELMSSEN, L. (2001): Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 393-442.
- VILHELMSSEN, L. (2003): Larval anatomy of Orussidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 12: 346-354.
- WEIDE, D.-Y. (2003): Kopfmorphologie von *Zorotypus hubbardi* Caudell, 1918 (Zoraptera: Zorotypidae). Unveröffentlichte Diplomarbeit; Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- WHEELER, W.C., GLADSTEIN, D.S., & DE LAET, J. (1996-2003): POY. Version 3.0. ftp.amnh.org/pub/molecular/poy (current version 3.0.11). Documentation by JANIES, D. and WHEELER, W.C. Commandline documentation by DE LAET, J., & WHEELER, W.C.
- WHEELER, W.C., WHITING, M., WHEELER, Q.D., & CARPENTER, J.M. (2001): The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- WHITING, M.F. (1998): Phylogenetic position of the Strepsiptera: Review of molecular and morphological evidence. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 27: 53-60.
- WHITING, M.F., CARPENTER, J.C., WHEELER, Q.D., & WARD, C.W. (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.
- WHITING, M.F., WHITING, A.S., & HASTRITER, M.W. (2003): A comprehensive phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Entomologische Abhandlungen* 61: 169.
- WILLMANN, R. (2003a). Phylogenese und System der Insecta. S. 1-65 in: DATHE, H.H. (Hrsg): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*, begründet von A. KÄSTNER, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- WILLMANN, R. (2003b): Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2001*: 1-64.
- WINTERTON, S.L. (2003): Molecular phylogeny of Neuropterida with emphasis on the lacewings (Neuroptera). *Entomologische Abhandlungen* 61: 158-160.
- YEATES, D.K. (2002): Relationships of the extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta* 31: 105-121.
- YEATES, D.K., MEIER, R., & WIEGMANN, B.M. (2003): Phylogeny of true flies (Diptera): a 250 million year old success story in terrestrial diversification. *Entomologische Abhandlungen* 61: 170-172.
- YOSHIZAWA, K., & SAIGUSA, T. (2001): Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Systematic Entomology* 26: 1-13.
- ZOMPRO, O. (2001): The Phasmatodea and *Raptophasma* n. gen., Orthoptera incertae sedis, in Baltic amber (Insecta: Orthoptera). *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts Hamburg* 85: 229-261.
- ZOMPRO, O., ADIS, J., & WEITSCHAT, W. (2002): A review of the order Mantophasmatodea (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* 241: 269-279.
- ZWICK, P. (1981): Plecoptera. Revisionary notes. S. 172-178 in: HENNIG, W.: *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons; Chichester.

Priv.-Doz. Dr. Rolf G. Beutel
 Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum
 Friedrich-Schiller-Universität Jena
 Erbertstr. 1
 D-07743 Jena
 E-Mail: b5bero@rz.uni-jena.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Beutel Rolf Georg

Artikel/Article: [Aktuelle Entwicklungen in der Systematik der Insekten \(Hexapoda, Arthropoda\).Recent Trends in Insect Systematics \(Hexapoda, Arthropoda\) 21-50](#)