

# Der Phasmatodea Tree of Life: Überraschendes und Ungeklärtes in der Stabschrecken-Evolution

## The Phasmatodea Tree of Life: Surprising Facts and Open Questions in the Evolution of Stick and Leaf Insects

SVEN BRADLER

**Zusammenfassung:** Die Phasmatodea, auch bekannt als Wandelnde Blätter, Stab- und Gespenstschrecken, sind eine mesodiverse Insektengruppe innerhalb der Polyneoptera und eine der letzten traditionellen Insektenordnungen, für die keine verlässliche Verwandtschaftshypothese existiert. Neue Studien haben gezeigt, dass häufig eher die geografische Verbreitung als die traditionelle Klassifikation und morphologische Ähnlichkeit die evolutionären Beziehungen innerhalb der Stab- und Gespenstschrecken widerspiegelt. Adaptive Radiationen in geographisch isolierten Gegenden haben zur Evolution zahlreicher konvergenter Formen geführt, beispielsweise zu den bodenbewohnenden „Baumhummern“ in der pazifischen Region. Neben der basalen Aufspaltung der Phasmatodea in die artenarme *Timema* (21 spp.) und die stärker diversen Euphasmatodea (>3000 spp.) ist die Radiation der weiteren Teilgruppen weitgehend unerforscht. Molekulare Daten haben gezeigt, dass die Euphasmatodea zu Beginn eine rasche Radiation erfahren haben, die sich über einen verhältnismäßig kurzen Zeitraum im Eozän ereignete und zu den wesentlichen rezenten Linien führte. Daher gestaltet sich die Aufklärung der frühen Evolution der Phasmatodea, z. B. der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den traditionellen Unterfamilien und einiger alter eigenständiger Taxa wie der chilenischen *Agathemeru*, als äußerst schwierig. Genomische Analysen, basierend auf umfangreichen Transkriptomen, versprechen zukünftig ein robustes phylogenetisches Gerüst für alle Teilgruppen der Phasmatodea zu liefern. Zu weiteren bemerkenswerten Forschungsergebnissen aus jüngster Vergangenheit gehört die Beschreibung der ersten Stabschrecken-Oothek, die von einem Vertreter der Korinninae stammt, die systematisch überraschenderweise innerhalb der Necrosciinae stehen. Necrosciinae und Korinninae galten zuvor als Teilgruppen der verschiedenen Unterordnungen. Zahlreiche kürzlich beschriebene Fossilfunde von echten Stammgruppenvertretern der Phasmatodea aus dem Mesozoikum, also bevor Angiospermen die Wälder dominierten, liefern zudem zahlreiche Erkenntnisse über die frühe Evolution der Stab- und Gespenstschrecken. Fossile Vertreter der Stabschrecken, die diesen mesozoischen Taxa weitgehend ähneln, sind nun auch aus dem Eozän beschrieben und weisen auf eine Übergangsphase hin, in der diese Formen offenbar parallel zur Radiation der Euphasmatodea existierten. Diese frühen Stabschrecken sind nach dem Eozän nicht mehr bekannt und wurden offenbar durch moderne Formen ersetzt in einer Welt, in der sich Wäldergemeinschaften, Klima und Pflanzen-Insekten-Interaktionen in großem Umbruch befanden.

**Schlüsselwörter:** Phasmatodea, Stabschrecken, Phylogenie, Lanceocercata, Oothek

**Summary:** Phasmatodea, commonly known as stick and leaf insects, represents a mesodiverse lineage of polyneopteran insects, standing out as one of the last traditional insect orders for which a robust, higher-level phylogenetic hypothesis is lacking. Recent studies demonstrated that often geographical distribution rather than traditional classification and morphological similarity reflects the evolutionary relationships among stick and leaf insects. Adaptive radiations in geographic isolation led to the evolution of numerous convergent forms such as the ground-dwelling tree lobsters in the Pacific region. Beyond the basal branching of Phasmatodea into the species-poor *Timema* (21 spp.) and the highly diverse Euphasmatodea (>3000 spp.), radiation of the major phasmatodean

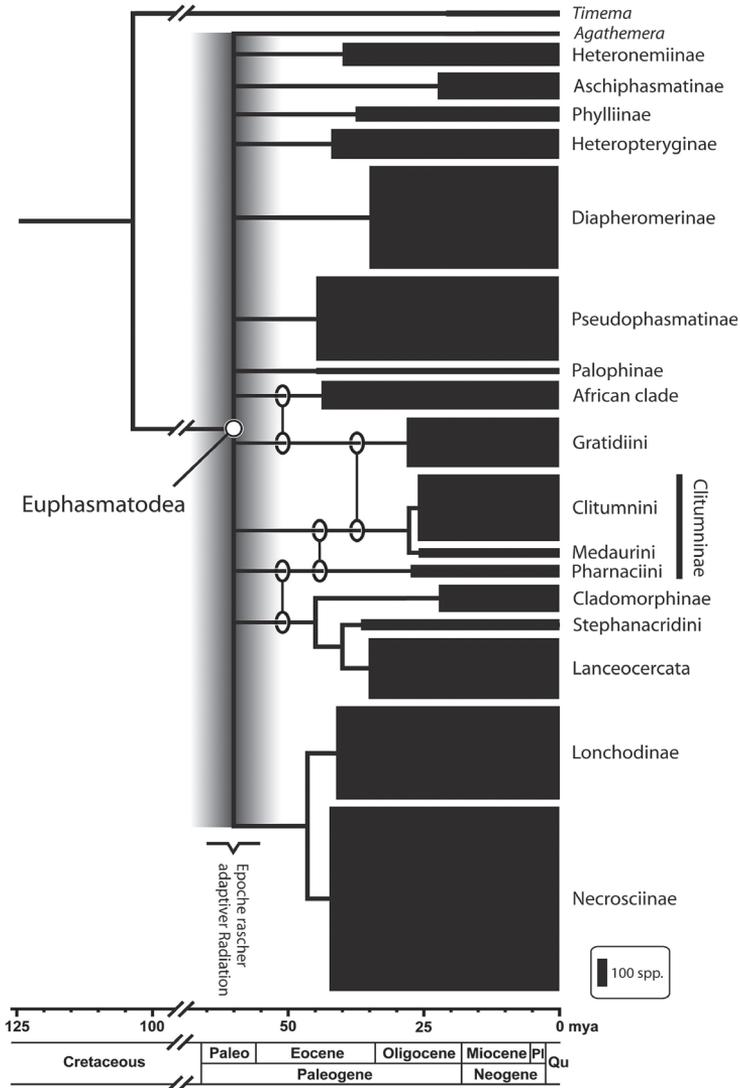
subgroups is only poorly resolved. Molecular data suggest that there was an ancient rapid radiation at the origin of the Euphasmatodea, which occurred over a relatively short period in the Eocene when the principal extant lineages emerged. Therefore, much of the early evolutionary history, such as the relationships between traditional subfamilies and some longstanding taxa like the Chilean *Agathbenera*, is difficult to address. A genomic approach based on novel transcriptomic data is supposed to provide a robust phylogenetic backbone for Phasmatodea with all major lineages delineated. Further recent research highlights comprise the report of the first ootheca produced by a stick insect female pertaining to the Korinninae, actually nested within Necrosciinae. Previously, Necrosciinae and Korinninae were considered to belong to two different suborders. The early evolution of stick and leaf insects is elucidated by a number of recently reported Mesozoic forms, which represent true stem-Phasmatodea predating co-evolution with angiosperm forests. The presence of stick insect fossils largely resembling Mesozoic taxa is expanded into the early Eocene, indicating a transitional phase in which they may have persisted during the radiation of Euphasmatodea. These ancient stick insects are not seen after the early Eocene and were obviously replaced by modern forms in a world of changing forest communities, climates, and plant-insect interactions.

**Key words:** Phasmatodea, stick insects, phylogeny, Lanceocercata, ootheca

## 1. Einleitung

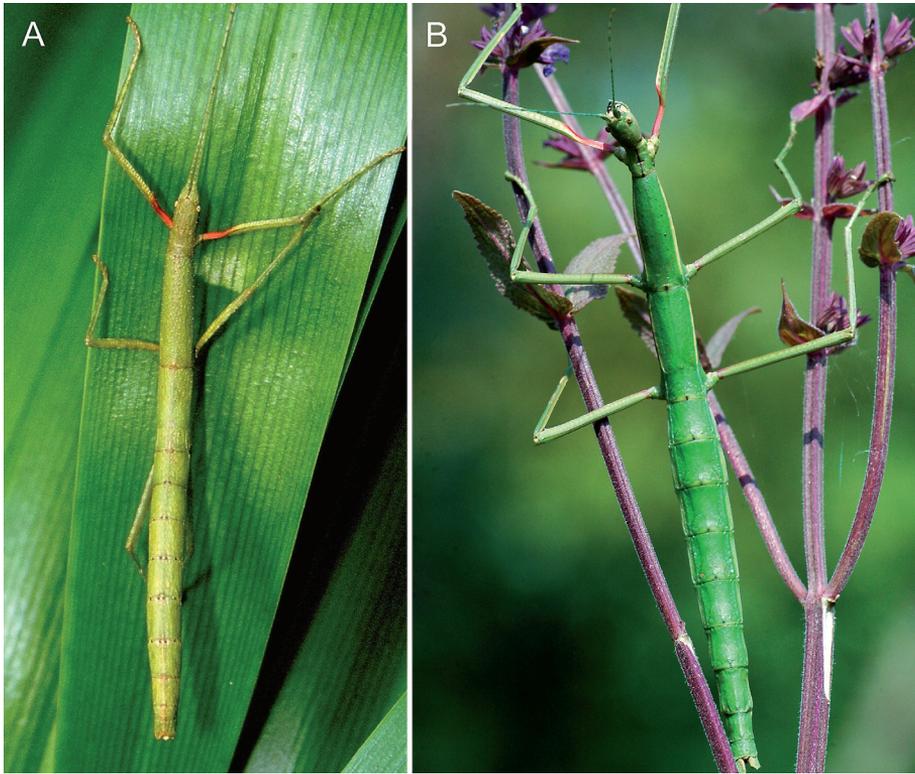
Die Wandelnden Blätter, Stab- und Gespenstschrecken oder Phasmiden, traditionell aufgefasst als Insektenordnung Phasmatodea, sind eine mäßig artenreiche Linie herbivorer und verhältnismäßig großer Insekten mit nahezu weltweiter Verbreitung. Etwas mehr als 3000 Arten (Abb. 1) sind bislang aus überwiegend tropisch-subtropischen Regionen beschrieben worden, nur wenige Arten sind in gemäßigten Breiten beheimatet (BRADLER 2003). Phasmatodea sind für ihre überwiegend kryptische Lebensweise bekannt: Sie sind meist nachtaktiv und tarnen sich tagsüber als Bestandteile von Pflanzen, meist als Zweige (Abb. 2), als grüne oder braune, welke Blätter (Abb. 3); bisweilen imitieren sie auch Rinde oder Moos. Diese Pflanzenmimikie perfektionieren die Insekten durch Katalapsie, eine besondere Form der Starrehaltung, während des Tages und bei Störung durch charakteristisches Wippen des Körpers, das die Bewegungen eines Blattes im Wind nachahmt (BEDFORD 1978; WEDMANN et al. 2007). Wenige Formen, und zwar solche mit gut ausgebildeten prothorakalen Wehrdrüsen, zeichnen sich durch aposematische Warnfärbung aus – häufig in Verbindung mit Tagaktivität (EISNER et

al. 1997; BEIN & GREVEN 2006; BRADLER 2009). Diese Wehrdrüsen des Prothorax gelten als Autapomorphie der Phasmatodea, sind aber bei vielen kryptischen Arten weitgehend zurückgebildet (TILGNER et al. 1999; TILGNER 2002). Einige Formen haben einen eher gedrungeneren Körper, häufig in Verbindung mit einer bodennahen Lebensweise, beispielsweise die orientalischen Heteropteryginae, *Parectatosoma* spp. aus Madagaskar, oder die *Eurycantha*-Arten aus Neuguinea (Abb. 4A) sowie *Dryocoelus australis* von Lord Howe Island (Abb. 4B). Phasmiden zeigen zudem einen recht ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, wobei die Weibchen meist viel größer sind als die Männchen (Abb. 3B), sich aber auch durch diskrete Merkmale wie das häufigere Fehlen von Flügeln oder Ocelli (WHITING et al. 2003; BRADLER 2009) oder gänzlich unterschiedliche Färbung ausweisen, z. B. die malaysische *Heteropteryx dilatata* (SEILER et al. 2000) oder peruanische *Oreophoetes peruana* (EISNER et al. 1997). Viele Stabschrecken sind in beiden Geschlechtern flügellos, und selbst Individuen mit Flügeln sind in seltenen Fällen zu einem ausdauernden Flug fähig und nutzen die Flugorgane eher zu einem gerichteten Sinkflug (KUTSCH & KITTMANN 1991; MAGINNIS 2006).



**Abb. 1:** Zeitlich kalibrierter Stammbaum der Phasmatodea mit allen mutmaßlich monophyletischen Teilgruppen als terminale Linien. Die Dicke der Linien ist proportional zur dokumentierten Artenfülle und markiert den Beginn der jeweiligen Diversifikation. Der grau unterlegte Bereich markiert die weitgehend unaufgelöste rasche Radiation der Euphasmatodea im Eozän, die sich derzeit nur als weitreichende Polytomie darstellen lässt. Linien, die über Ringe verbunden sind, deuten potenzielle Schwestergruppenbeziehungen an (Datengrundlage: BUCKLEY et al. 2009, 2010; BRADLER et al. 2014, 2015).

**Fig. 1:** Time-calibrated summary tree visualising the current estimate of Phasmatodea relationships with presumed monophyletic lineages as terminals. Thickened terminal branches mark start of diversification; width proportional to documented species diversity. The grey-shaded area represents a largely unresolved zone of ancient rapid radiation among Euphasmatodea in the Eocene, presented as a large polytomy. Lineages connected by loops indicate potential sister group hypotheses (source of data: BUCKLEY et al. 2009, 2010; BRADLER et al. 2014, 2015).



**Abb. 2:** Nicht verwandt und trotzdem gleich: flügellose weibliche Stabschrecken mit langen Antennen. **A** *Carausius morosus* (Lonchodinae) aus Indien. **B** *Acanthoxyla inermis* (Lanceocercata) aus Neuseeland. Die Arten ähneln einander in verblüffender Weise in Größe, Färbung und Lebensweise, vermehren sich beide zudem obligat parthenogenetisch. Fotos von CHRISTOPH SEILER, Altlusheim (A), und MIEKE DUYSCHAEVER, Essen, Belgien (B).

**Fig. 2:** Similar, but not related: wingless female stick insects with long antennae. **A** *Carausius morosus* (Lonchodinae) from India. **B** *Acanthoxyla inermis* (Lanceocercata) from New Zealand. Both species resemble each other strikingly in regard of size, colouration and life style, both being obligatory parthenogens. Photos by CHRISTOPH SEILER, Altlusheim (A), and MIEKE DUYSCHAEVER, Essen, Belgium (B).

Phasmatodea sind zudem durchweg große Insekten. Das Weibchen von *Phobaeticus chani* aus Borneo misst 35,7 cm ohne Beine; diese Art gilt derzeit als größtes Insekt der Welt überhaupt (HENNEMANN & CONLE 2008). Körperlängen zwischen 20 und 30 cm sind keine Seltenheit unter den Phasmatodea und auf allen Kontinenten zu finden (BROCK 1999). Im Mittel erreichen Stab- und Gespenstschrecken Körperlängen zwischen 6 und 10 cm, sehr selten unter 4 cm.

Stabschrecken, die aufgrund der zuvor genannten Eigenschaften – Flugunfähigkeit gepaart mit erheblicher Körpergröße – in ihrer Mobilität beeinträchtigt sind, sind nur eingeschränkt zur Ausbreitung und Partnersuche fähig und vermehren sich vielleicht gerade aus diesem Grund in besonders hohem Maße asexuell. Tatsächlich sind die Phasmatodea unter den Insekten die Gruppe mit dem größten Anteil obligater Parthenogenese: ~1,2 % der Arten vermehren sich gänzlich ohne Männchen (NORMARK



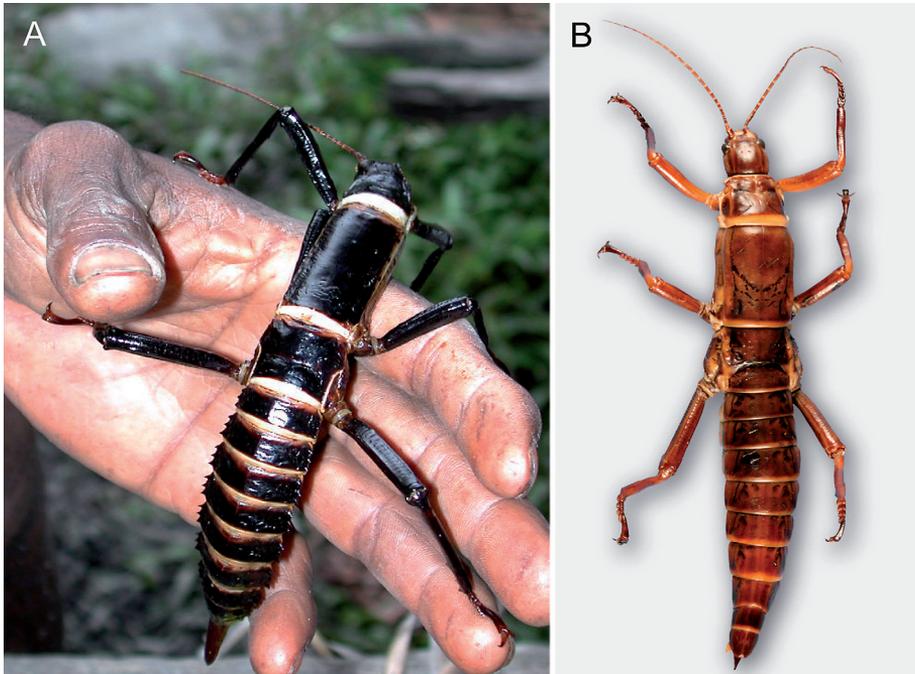
**Abb. 3:** Blattimitatoren. **A** *Phyllium bioculatum* (Phylliinae), ein ‚echtes‘ Wandelndes Blatt aus Borneo. **B** Pärchen von *Malandania pulchra* (Lanceocercata) aus Queensland, Australien. Fotos von CHRISTOPH SEILER, Altlußheim (A), und KATHY HILL und DAVID MARSHALL, Auckland (B).

**Fig. 3:** Leaf imitators. **A** *Phyllium bioculatum* (Phylliinae), a true leaf insect from Borneo. **B** Pair of *Malandania pulchra* (Lanceocercata) from Queensland, Australia. Photos by CHRISTOPH SEILER, Altlußheim (A), and KATHY HILL and DAVID MARSHALL, Auckland (B).

2014). Angesichts der wenigen Arten, die bisher daraufhin untersucht wurden, muss es sich hierbei allerdings um eine erhebliche Unterschätzung handeln.

## 2. Diversität der Phasmatodea

Derzeit sind etwas über 3000 Arten für die Phasmatodea beschrieben worden, die sich



**Abb. 4:** Weibliche „Baumhummert“. **A** *Eurycantha borrida* (Lonchodinae) aus Papua-Neuguinea. **B** *Dryococelus australis* (Lanceocercata) von Lord Howe Island. Ursprünglich wurden diese bodenbewohnenden Gespenstschrecken als nahe verwandt eingestuft und als Eurycanthinae zusammengefasst. Sie sind jedoch das Resultat konvergenter Evolution. Fotos von MICHAEL F. WHITING, Provo (A), und THOMAS REISCHIG, Göttingen (B).

**Fig. 4:** Female ‘tree lobsters’. **A** *Eurycantha borrida* (Lonchodinae) from Papua New Guinea. **B** *Dryococelus australis* (Lanceocercata) from Lord Howe Island. Traditionally these ground-dwelling phasmatodeans were considered to be closely related and referred to as Eurycanthinae. However, they are the result of convergent evolution. Photos by MICHAEL F. WHITING, Provo (A), and THOMAS REISCHIG, Göttingen (B).

auf mehr als 450 Gattungen verteilen. Die verhältnismäßig große Zahl an Gattungen, 175 davon sind monotypisch, spiegelt hierbei eine enorme morphologische Diversität wider, die innerhalb der Gruppe herrscht. Eine Einschätzung der tatsächlich existierenden Artenfülle ist schwierig, da sich ausgesprochen wenige Entomologen der Taxonomie dieser Insektengruppe widmen, und häufig handelt es sich hierbei um engagierte Amateure. In einer kürzlich veröffentlichten Monographie der Phasmatodea Kolumbiens (CONLE et al. 2011) haben die Autoren 74 neue Arten beschrieben und damit die Anzahl bekannter Arten in diesem Land

nahezu verdoppelt. Bisweilen mangelnder wissenschaftlicher Hintergrund kann sich hier wiederum nachteilig auf die systematische Bearbeitung dieser Insekten auswirken, wenn beispielsweise wissenschaftliche Erkenntnisse nicht ausreichend gewürdigt werden oder gar völlig unberücksichtigt bleiben. So etwa in einer taxonomischen Arbeit zu den Phasmatini Sulawesi und angrenzender Regionen (HENNEMANN et al. 2015), bei der existierende phylogenetische Studien völlig unerwähnt bleiben, die zeigen, dass die Phasmatini polyphyletisch sind (BUCKLEY et al. 2009, 2010). Zugleich bleiben große geografische Regionen bislang völlig

unbearbeitet und selbst in gut untersuchten Gegenden werden weiterhin neue Arten beschrieben, so etwa im Mittelmeergebiet (SCALI et al. 2012, 2013) oder in Neuseeland (BUCKLEY & BRADLER 2010; BUCKLEY et al. 2014). Zu den spektakulärsten Neubeschreibungen der vergangenen Jahre gehören riesige Stabschrecken aus Vietnam und China (BRESSEEL & CONSTANT 2014), eine taxonomisch schwer einzuordnende bunte Phasmide von den Philippinen (GOTTARDO & HELLER 2012) und ein bemerkenswert kleines Wandelndes Blatt der Gattung *Phyllium* aus Neuguinea (VAN DE KAMP & HENNEMANN 2014).

### 3. Phylogenie der Phasmatodea

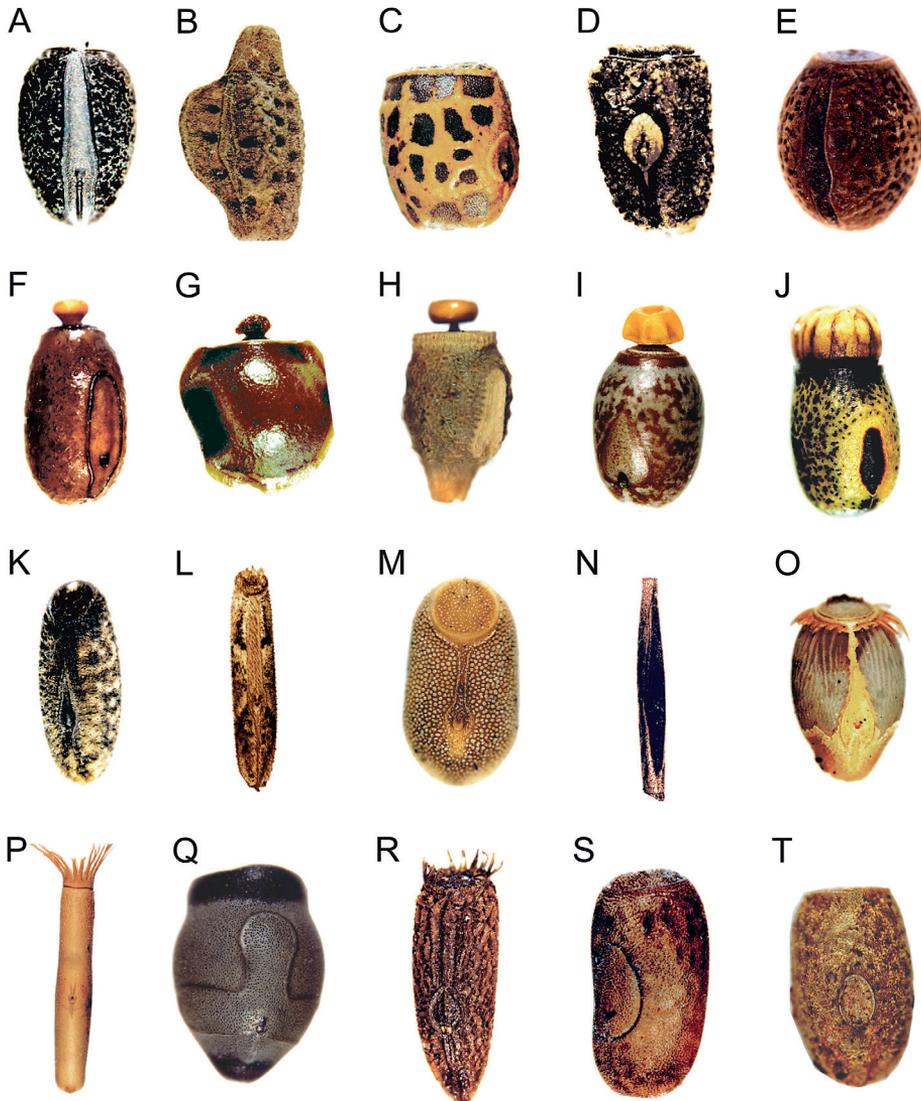
Die Monophylie der Phasmatodea ist unbestritten und hat in jüngster Vergangenheit durch eine wachsende Anzahl von Autapomorphien aus zahlreichen Merkmalskomplexen weitere Stützung erfahren, so etwa durch die Anatomie des Kopfes (FRIEDEMANN et al. 2012) und des Abdomens (KLUG & BRADLER 2006) sowie die Ultrastruktur der Spermatozyten (GOTTARDO et al. 2012). Zu den lange bekannten Autapomorphien der Phasmatodea gehören die prothorakalen Wehrdrüsen (KRISTENSEN 1975), der Vomer der Männchen (BRADLER 1999, 2009) sowie die birnenförmigen Anhangsdrüsen des Darmtraktes, die nunmehr als ein besonderes Exkretionssystem identifiziert wurden (SHELOMI & KIMSEY 2014).

Eine weitere potenzielle evolutive Neuhheit, die allerdings noch nicht für das Grundmuster sämtlicher Phasmatodea nachgewiesen ist, entstammt ebenfalls dem Verdauungssystem: Der langgestreckte Körper der Phasmatodea lässt wenig Raum für bakterielle Darmsymbionten, die sich an der Erschließung der pflanzlichen Nahrung beteiligen können (SHELOMI et al. 2015). Daher sind Enzyme, bestimmte Cellulasen oder Peptidasen, die zur Degradierung der pflanzlichen Zellwände notwendig sind,

offenbar aus dem Genom ursprünglich vorhandener Darmbakterien in das Genom der Phasmatodea übernommen worden (SHELOMI et al. 2013, 2014).

Auch die meisten molekular-phylogenetischen Studien ermitteln monophyletische Phasmatodea (WHITING et al. 2003; TERRY & WHITING 2005; TOMITA et al. 2011; MISOF et al. 2014). Geklärt ist mittlerweile auch die lange Zeit umstrittene Stellung der Phasmatodea innerhalb der Insekten. Die Phasmatodea sind eine Teilgruppe der monophyletischen Polyneoptera, die Schwestergruppe der Embioptera oder Tarsenspinner (zusammen Eukinolabia, TERRY & WHITING 2005) (ISHIWATA et al. 2011; FRIEDEMANN et al. 2012; LETSCH et al. 2012; LETSCH & SIMON 2013; MISOF et al. 2014). Hingegen sind die internen Verwandtschaftsbeziehungen der Stab- und Gespenstschrecken weitgehend ungeklärt (Abb. 1). Lediglich die basale Schwestergruppenbeziehung zwischen *Timema*, die nur 21 Arten in Kalifornien und angrenzenden Gebieten umfasst (VICKERY & SANDOVAL 2001; LAW & CRESPI 2002), und den Euphasmatodea (alle übrigen Phasmatodea) kann als gut gesichert gelten (BRADLER 2009). Die Euphasmatodea sind durch eine Reihe von anschaulichen Autapomorphien gekennzeichnet, darunter der Besitz hartschaliger Eier (Abb. 5) und die Fähigkeit, die Beine an einer Sollbruchstelle zwischen dem verwachsenen Trochanter und Femur zu autotomieren (SCHINDLER 1979; MAGINNIS 2006; BRADLER 2009).

Darüber hinaus sind die Phasmiden jedoch eine der letzten Insektenordnungen, für die keine robuste phylogenetische Hypothese zur Verfügung steht (BRADLER et al. 2003; GRIMALDI & ENGEL 2005; TILGNER 2009; BEUTEL et al. 2014; GULLAN & CRANSTON 2014; DOMÍNGUEZ & VERA 2014), ein Mangel, der die evolutionsbiologische Erforschung der Phasmatodea weitgehend behindert. Die traditionelle phylogenetische Zweiteilung der Phasmatodea in die Areolatae und Anareolatae (BRUNNER &



**Abb. 5:** Eier der Euphasmatodea geordnet nach Eiablagestrategie, nicht im Maßstab. Obere Reihe: Fallen lassen/Wegschleudern ohne Capitulum. Zweite Reihe von oben: Fallen lassen/Wegschleudern mit Capitulum. Dritte Reihe von oben: Festkleben/Anheften. Untere Reihe: Einstechen in die Erde. **A** *Bacillus rossius* (Bacillinae), Europa. **B** *Phyllium giganteum* (Phylliinae), Malaysia. **C** *Parapachymorpha spiniger* (Clitumninae), Vietnam. **D** *Anisomorpha paromalus* (Pseudophasmatinae), Mexico. **E** *Baculofractus insigne* (Lonchodinae), Sumatra. **F** *Didymuria violescens* (Tropidoderinae), Australien. **G** *Phobaeticus serratipes* (Pharnaciini), Malaysia. **H** *Lonchodes harmani* (Lonchodinae), Borneo. **I** *Eurycnema osiris* (Phasmatinae), Australien. **J** *Alienobostra brocki* (Diapheromerinae), Costa Rica. **K** *Sipyloidea sipyilus* (Necrosiinae), Madagaskar. **L** *Gratidia* sp. (Gratidiini), Africa. **M** *Marmessoidea rosea* (Necrosiinae), Malaysia. **N** *Sceptrophasma hispidulum* (Gratidiini), Andaman-Inseln. **O** *Trachythorax maculicollis* (Necrosiinae), Burma. **P** *Rhambophasma spinicorne* (Clitumninae), Bangladesch. **Q** *Sungaya inexpectata* (Heteropteryginae), Philippinen. **R** *Diesbachia tamyris* (Necrosiinae), Sumatra. **S** *Eurycantha calcarata*

REDTENBACHER 1906-08), basierend auf dem Vorhandensein oder Fehlen eines meist eingesenkten dreieckigen Feldes an der Spitze der Tibia (Area apicalis), ist mittlerweile vielfach widerlegt worden (BRADLER 1999, 2009; TILGNER 2002; WHITING et al. 2003; BRADLER et al. 2003, 2014, 2015; BUCKLEY et al. 2009; TOMITA et al. 2011; GOLDBERG et al. 2015). GÜNTHER (1953), ein enger Freund von WILLI HENNIG, dem Begründer der Phylogenetischen Systematik (HENNIG 1950, 1953), folgte dieser Zweiteilung noch und errichtete darüber hinaus eine Reihe von Unterfamilien, die er als „apomorphe Gruppen“ bezeichnete, also als Monophyla auffasste. GÜNTHER (1953) vermutete aber bereits selbst, dass viele seiner Unterfamilien keine natürlichen Gruppe bilden und wies auf die potenzielle Bedeutung einiger Merkmalskomplexe hin, z. B. auf die Terminalregion der Männchen, die er bei seinen Betrachtungen nicht ausreichend berücksichtigt hatte. Ungeachtet dieser selbstkritischen Einschätzung GÜNTHERS fand dessen Klassifikation bei nachfolgenden Autoren weitgehende Akzeptanz (BRADLEY & GALIL 1977; KEVAN 1982), die ihrerseits wiederum zahlreiche taxonomische Änderungen vornahmen, die meist unbegründet blieben und daher als ungerechtfertigt gelten müssen (KEY 1991; KLUG & BRADLER 2006).

#### 4. Die Lanceocercata – die ‚Beuteltiere‘ unter den Phasmatodea

In welchem geringem Maße die traditionelle Klassifikation der Stab- und Gespenstschrecken deren tatsächliche Phylogenie widerspiegelt, zeigen exemplarisch die Lanceocercata, eine monophyletische Gruppe vornehmlich australasiatischer Stab- und

Gespenstschrecken (BRADLER 2001a, b). Lanceocercata sind allerdings nicht nur in Australien und auf angrenzenden Landmassen verbreitet, sondern haben im Osten Neukaledonien, die abgelegenen Fidschi-Inseln und auch Neuseeland besiedelt und westlich die Maskarenen und Seychellen im Indischen Ozean, dort vermutlich zunächst vulkanische Inseln, die längst versunken sind (BUCKLEY et al. 2009, 2010; BRADLER et al. 2015). Sie umfassen etwa 200 beschriebene Arten (vgl. Abb. 1), die sich auf sechs traditionelle Unterfamilien verteilen, die allesamt nicht monophyletisch sind: Eurycanthinae, Pachymorphinae, Phasmatinae, Platycraninae, Tropicoderinae und Xeroderinae (BUCKLEY et al. 2009, 2010).

Die Lanceocercata und die übrigen Phasmatodea haben eine vielfach parallele Evolution erfahren, die zu verblüffenden Konvergenzen geführt hat, ganz ähnlich denen bei Säugetieren zwischen den vornehmlich australischen Marsupialia und den Placentalia in der übrigen Welt (SPRINGER et al. 1997). Ungeflügelte Stabschrecken mit langen Antennen und nahezu identischer Färbung (grün mit rot gefärbten Vorderfemora) finden sich unter den Lanceocercata bei *Acanthoxyla inermis* auf Neuseeland (Abb. 2B) und bei *Carausius morosus*, einem Vertreter der Lonchodinae, in Indien (Abb. 2A). Riesige geflügelte Stabschrecken mit über 20 cm Körperlänge aus der Baumkronenregion haben die Lanceocercata mit den australischen *Acrophylla*- und *Eurycnema*-Arten ebenso aufzuweisen wie die afrikanischen Palophinae (*Bactrododema* spp.). Graze Flieger finden sich bei den Necroschiinae im ganzen asiatischen Raum, beispielsweise bei *Sipyloidea sipyilus* (MAGINNIS 2006), und ebenso bei den Lanceocercata mit *Carlus*

(Lonchodinae), Neuguinea. **T** *Creoxylus spinosus* (Pseudophasmatinae), Trinidad. Aus SEILER et al. (2000), Fotos von RAINER KOCH, Eppelheim.

**Fig. 5:** Euphasmatodean eggs arranged according to egg-laying technique, not to scale. Top row: dropping/flicking away without capitulum. 2<sup>nd</sup> row: dropping/flicking away with capitulum. 3<sup>rd</sup> row: gluing. Bottom row: inserting into soil.

*fecundus* auf Neukaledonien. Kleine stachelige Rinden- und Moosbewohner sind innerhalb der Lanceocercata repräsentiert durch die neukaledonische *Cnipsus rachis* und bei den Lonchodinae mit *Neopromachus mirus* auf Neuguinea. Die Lanceocercata haben auch Blattnachahmer unabhängig zu den echten Wandelnden Blättern (Phylliinae, Abb. 3A) hervorgebracht, z. B. die ostaustralische *Malandania pulchra* (Abb. 3B) oder *Tropidoderus*-Arten.

Besonders beeindruckende Beispiele konvergenter Evolution finden sich bei den sogenannten „Baumhummern“ (Abb. 4). Hierbei handelt es sich um vergleichsweise große und kräftige Gespenstschrecken, die eine Reihe von Anpassungen an eine bodenbewohnende Lebensweise erfahren haben: Die Tiere sind gedrungen mit kräftigen Beinen und einem abgeflachten Körper, flugunfähig und bräunlich gefärbt (BUCKLEY et al. 2009). Weibchen legen ihre Eier stets in den Boden ab und haben zu diesem Zweck die Terminalregion des Abdomens zu einem sekundären Ovipositorapparat spezialisiert (BRADLER 2002, 2009). Die nachtaktiven „Baumhumer“ verbergen sich tagsüber in größeren Ansammlungen unter loser Rinde, in Hohlräumen unter großen Wurzeln und umgestürzten Bäumen oder ähnlichen bodennahen Verstecken. Bis zu 68 Exemplare wurden in so einem Versteck schon gezählt (PRIDDEL et al. 2003). Männchen haben bisweilen stark verdickte Hinterschenkel entwickelt mit einem prominenten Wehrdorn auf der Ventralseite der Femora, die zur Verteidigung gegen bodenbewohnende Insektivoren, beim Rivalenkampf (Kommentkampf) und zum Festhalten der Weibchen dienen (HSIUNG 1987; BUCKLEY et al. 2009). Die „Baumhumer“ wurden allesamt zu den Eurycanthinae gezählt (GÜNTHER 1953) und umfassen im Wesentlichen drei geografisch separate Gruppen auf Inseln der australasiatischen Region: *Eurycantha* spp. und Verwandte auf Neuguinea und benachbarten Inseln, *Canachus* spp. und

Verwandte in Neukaledonien und *Dryococelus australis* auf Lord Howe Island, einer kleinen ozeanischen Insel etwa 580 km östlich von Australien. Letztere Art erlangte große Berühmtheit als vermeintlich seltenstes Insekt – oder gar seltenster „Wirbelloser“ – der Welt (PRIDDEL et al. 2003). Bezeichnet als *Eurycantha australis* von WESTWOOD (1859) war die Art zu Beginn des letzten Jahrhunderts auf Lord Howe Island sehr häufig (LEA 1916). Als im Juni 1918 ein Dampfschiff an der Küste von Lord Howe Island auf Grund lief, gelangten Ratten auf die Insel und verbreiteten sich dort rasch. In der Folge starb auf der Insel eine Fülle von Tierarten aus, und auch *D. australis* wurde ab 1935 nicht mehr gesichtet (GURNEY 1947). Die Art galt schließlich offiziell als ausgestorben (IUCN 1983), bis sie im Februar 2001 überraschend wiederentdeckt wurde, allerdings nicht auf Lord Howe Island, sondern auf Ball's Pyramid, einem steilen Felsen etwa 20 km südöstlich von Lord Howe Island (PRIDDEL et al. 2003). Dort wurde in einem recht unzugänglichen, mit Büschen bewachsenen Areal eine kleine Population entdeckt, die je nach Untersuchungsjahr zwischen 17 und 40 Individuen umfasst (CARLISLE et al. 2009). Zwei adulte Pärchen wurden dieser Population 2003 für ein australisches Zuchtprogramm entnommen, deren Nachkommen mittlerweile zu mehreren hundert Individuen im Zoo von Melbourne leben (HONAN 2008; CARLISLE et al. 2009). Die Verfügbarkeit von frischem Untersuchungsmaterial regte nun eine phylobiogeographische Studie an, die die Herkunft von *D. australis* auf Lord Howe Island klären sollte. Stammt die Art von Vorfahren aus Neuguinea ab, zu deren Gattung *Eurycantha* die Art einst gezählt wurde und als deren Nächstverwandte sie auch weiterhin galt (HONAN 2008)? Oder leben die Nächstverwandten von *D. australis* als Vertreter der Gattungen *Canachus*, *Paracanachus* und *Microcanachus* auf Neukaledonien? Zu aller Überraschung wurde in den molekular-phylogenetischen Analysen

keine dieser beiden Hypothesen unterstützt. Stattdessen sind die „Baumhüner“ offenbar das Resultat konvergenter Evolution, zweimal innerhalb der Lanceocercata (*Canachus*, *Dryococelus*) und einmal (*Eurycantha*) innerhalb der Lonchodinae (BUCKLEY et al. 2009, 2010; BRADLER et al. 2014, 2015). *D. australis* stammt demnach von geflügelten Baumbewohnern Australiens ab, während *Canachus* spp. mit weiteren Stabschrecken Neukaledoniens nächstverwandt sind und *Eurycantha*-Arten zu den Lonchodinae Neuguineas gehören.

Diese neuen Verwandtschaftshypothesen verlangen nach einer kritischen Überprüfung der anatomischen Merkmale, die zu der vorherigen fälschlichen systematischen Zuordnung führte. Die Morphologie steht hier aber gar nicht im Konflikt mit den molekularen Daten. Eine Reihe anatomischer Details stützt die neuen Vorstellungen sogar. Während *Eurycantha*-Arten wie alle Lonchodinae (und im Gegensatz zu vielen Lanceocercata) eine Gula in der Halsregion des prognathen Kopfes entwickelt haben, fehlt dieses schützende Sklerit bei Vertretern von *Canachus* und *Dryococelus* (BUCKLEY et al. 2009). Ähnliches lässt sich im weiblichen Genital nachweisen: Verborgen unter dem Operculum unterscheidet sich die Konstruktion des Ovipositors beträchtlich. Bilden bei *D. australis* die Gonoplacs die dominierenden Valven im weiblichen Genital (BUCKLEY et al. 2009), so fehlen diese bei *Eurycantha*-Arten vollständig (BRADLER 2009). Und das bei *Canachus*- und *Eurycantha*-Weibchen dorsal ausgeprägte Rostrum (als Teil des sekundären Ovipositors, BRADLER 2002, 2009) ist bei *D. australis* nicht zu finden, was zuvor als sekundäre Reduktion gedeutet wurde (ZOMPRO 2001), hier aber wohl schlichtweg den ursprünglichen Zustand repräsentiert. Und schließlich ist erkennbar, dass auch der prominente Wehrdorn der Hinterschänkel bei den Männchen von *Eurycantha* und *D. australis* von unterschiedlichen Abschnitten der Hinterfemora gebildet wird (BUCKLEY et al.

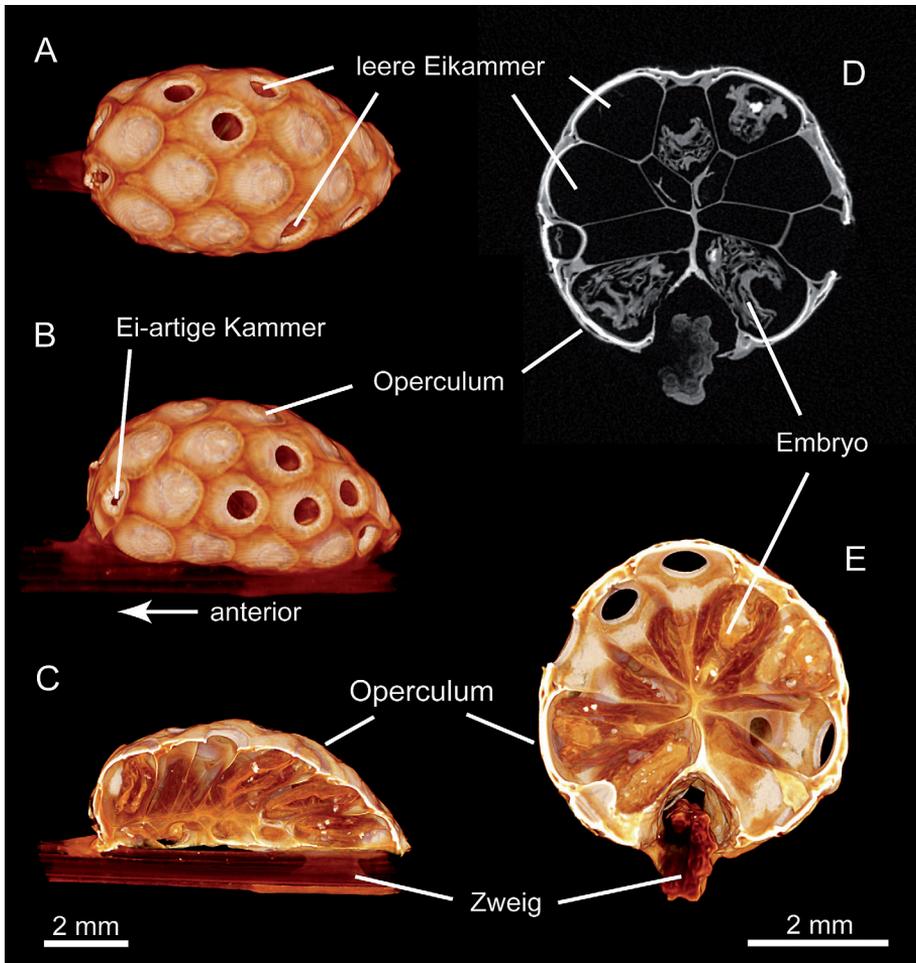
2009). Es darf also als unzweifelhaft gelten, dass die traditionellen Eurycanthinae eine polyphyletische Gruppierung darstellen. Offenbar haben die Besiedlung eines sehr ähnlichen Lebensraums und der damit vergleichbare Evolutionsdruck in unterschiedlichen Stabschrecken-Linien zu weitgehend übereinstimmenden Anpassungen geführt, die die Taxonomen und Systematiker lange Zeit täuschten (BUCKLEY et al. 2009).

## 5. Überraschende Eiablage-Strategie

Die bemerkenswerte Mimese der Stab- und Gespenstschrecken beschränkt sich nicht nur auf die adulten Individuen und deren Jungtiere, sondern schließt auch deren Eier ein, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit Pflanzensamen aufweisen (BEDFORD 1978). Die Eier haben eine ausgesprochen harte Kapsel und zeigen mannigfaltige Formen, sind reich skulpturiert und häufig mit Aufsätzen versehen (Abb. 5). Derartige Eier finden wir aber lediglich bei den Euphasmatodea (BRADLER 2009). Weibchen von *Timema* spp. legen noch Eier ab, deren Kapsel nicht in besonderer Weise verhärtet ist, die die Tiere allerdings in pulverisiertes Umgebungssubstrat hüllen und auf diese Weise schützen (HENRY 1937). Dank des beschriebenen Detailreichtums kommt den Eiern der Euphasmatodea taxonomisch große Bedeutung zu (SELICK 1997). Die Eier werden gewöhnlich einzeln abgelegt, wobei die Insekten über vielfältige Ablagestrategien verfügen (CARLBERG 1983): Die Weibchen der überwiegenden Mehrheit der Phasmatodea lassen die Eier einfach fallen oder schleudern sie mit dem Hinterleib davon (Abb. 5A-J). Hierbei handelt es sich um die ursprüngliche Form der Eiablage, also das Grundmuster der Phasmatodea (BRADLER 2009; GOLDBERG et al. 2015). Einige Arten platzieren ihre Eier hingegen etwas sorgfältiger und kleben die an Pflanzenteile (Abb. 5K-O) oder stechen sie mit Hilfe sekundärer Ovipositorapparate einzeln in die Erde oder

in ähnliches Substrat ab (Abb. 5P-T). Vor allem letztere Form der Eiablage bietet einen guten Schutz vor Austrocknung, vor Feuer und auch vor Prädatoren. Nun liegt die Annahme nahe, dass das schlichte Fallenlassen der Eier eine besonders sorglose Strategie darstellt. Dies ist aber häufig ganz und gar nicht der Fall. Eine große Zahl von baumbewohnenden Stabschrecken besitzen Eier, die auf dem Eideckel (Operculum), das die Jungtiere beim Schlupf aufstoßen, einen auffälligen Aufsatz tragen, das Capitulum (Abb. 5F-J) (CLARK 1976). Dieses Capitulum weckt offenbar das Interesse bei Ameisen, die die Eier wegtragen und häufig in ihre unterirdische Kolonie transportieren (COMPTON & WARE 1991; HUGHES & WESTOBY 1992; WINDSOR et al. 1996). Dies sorgt für einen ähnlichen Schutz der Nachkommen wie bei denjenigen Weibchen, die ihre Eier vergraben, birgt aber den zusätzlichen Vorteil, dass die Mütter den Baum nicht verlassen und auf den Boden herabsteigen müssen. Ferner sorgen die Ameisen nunmehr auch für Verbreitung der Eier. Capitula sind offenbar konvergent zu den Elaiosomen der Pflanzen evolviert, die ebenfalls Myrmekochorie induzieren (MOORE 1993). Auch die chemische Zusammensetzung von Elaiosomen und Capitula, an der eine Reihe von Fettsäuren beteiligt ist, ähnelt einander weitgehend (STANTON et al. 2015). Das Wegtragen der Eier verhindert auch deren Konzentration am Boden unter den von Stabschrecken besiedelten Bäumen und Sträuchern und verringert somit den Befall durch Parasitoide (HUGHES & WESTOBY 1992; WINDSOR et al. 1996). Auf Stab- und Gespenstschrecken spezialisierte Parasitoide sind bestimmte Kuckuckswespen (Chrysididae), und zwar die Amiseginae und Loboscelidiinae, deren häufig flügellosen Weibchen in der Laubschicht nach Eiern der Phasmatodea suchen, um ein Loch in die Kapsel zu beißen und ein eigenes Ei hineinzulegen (KROMBEIN 1983). Erstaunlich ist daher nun die jüngste Beobachtung an einer bislang unbeschriebenen

Stabschrecke aus Vietnam, deren Weibchen ihre Eier in Ootheken ablegt und somit im Habitat nicht verteilt, sondern konzentriert (GOLDBERG et al. 2015). Dieses Strategie gleicht der Eiablage bei den Fangschrecken oder Gottesanbeterinnen (Mantodea) (KLASS & EHRMANN 2003) oder bei einigen Schildkäfern (Chrysomelidae: Cassidini) (GOMES et al. 2012), die nicht kontinuierlich Eier ablegen, sondern in größeren zeitlichen Abständen (einige Wochen) komplexe Eipakete absetzen. Die Oothek, die diese vietnamesische Stabschrecke nun auf Zweige oder Blätter klebt, hat eine ovale Form und enthält etwa dreißig Eier in radiärsymmetrischer Anordnung. Hierbei ist deren Vorderende, also der Bereich mit dem Operculum, nach außen gerichtet. Das nach innen weisende Hinterende der Eier ist verschmälert, sodass die dicht gepackten Eier hier ihre runde Form verlieren und in der Anordnung wabenförmig erscheinen, also im Querschnitt fünf- oder sechseckig (Abb. 6D, E). Um diese Struktur zu ermöglichen, muss die Kapsel der Eier während der Ablage weich und flexibel gewesen sein, anders also als bei allen übrigen Euphasmatodea. Auch ist die Wanddicke der Eikapseln im Vergleich zu der von einzeln abgelegten Eiern verringert. Am Vorder- und Hinterende der Oothek befinden sich Kammern, die auf den ersten Blick wie zu klein geratene Eier aussehen, die jedoch zu keinem Zeitpunkt Embryonen oder Eideckel besitzen. Die nach außen gerichtete ovale Öffnung dieser eiertigen Kapseln ist wie die gesamte Oberfläche der Oothek mit einer feinen, dichten Schicht überzogen, die möglicherweise dem Schutz und Zusammenhalt der Oothek dient. Welchen Zweck die eihähnlichen Kammern haben, ist völlig unklar. Da keinerlei Kontakt zwischen diesen Kammern und den Eiern besteht, ist es auszuschließen, dass sie der Belüftung dienen. Überhaupt lässt es sich nur darüber spekulieren, welche veränderten Umweltbedingungen zu dieser einzigartigen Form der Eiablage führten. Ootheken sind



**Abb. 6:**  $\mu$ CT-Scans der Oothek einer unbeschriebenen Stabschrecke (Euphasmatodea: Korinninae) aus Vietnam. **A** Aufsicht. **B** Seitenansicht. **C** Längsschnitt. **D, E** Querschnitte. Verändert aus GOLDBERG et al. (2015), Daten erstellt und bearbeitet von PETER MICHALIK, Greifswald.

**Fig. 6:**  $\mu$ CT-scans of the ootheca of an undescribed stick insect (Euphasmatodea: Korinninae) from Vietnam. **A** Top view. **B** Lateral view. **C** Longitudinal section. **D, E** Cross sections. After GOLDBERG et al. (2015), data obtained and processed by PETER MICHALIK, Greifswald.

in zahlreichen Insektengruppen entstanden: Bei den Kurzfühlerschrecken (Orthoptera: Caelifera) legen die Weibchen zahlreicher Grashüpfer und Wanderheuschrecken Eigelege in schaumartiger Masse in den Boden (GROLL & GÜNTHER 2003), vermutlich, um die Austrocknung der Eier zu verhindern. Ganz ähnlich tun dies die Weibchen der erst vor recht kurzer Zeit entdeckten süd-afrikanischen Mantophasmatodea (ROTH et

al. 2014). In diesen Fällen sind die Eier in einer zunächst schaumartigen Masse eingebettet, die mit dem umgebenden Substrat, Sand oder Erde, zu einer schützenden Hülle aushärtet. Die Oothek der jüngst entdeckten Stabschrecke aus Vietnam ähnelt aber tatsächlich viel stärker der einer Gottesanbeterin oder eines Schildkäfers, die ihre Eipakete nicht eingraben, sondern offen auf Pflanzenteilen platzieren. Es handelt sich bei

all diesen ‚freien‘ Ootheken zweifelsfrei um konvergente Entwicklungen, und die Eier in der Oothek der noch unbeschriebenen Stabschrecke sind dank Operculum noch als Eier von Stabschrecken zu erkennen und nicht mit denen der Mantodea zu wechseln. Darüber hinaus ist die generelle Strategie verblüffend ähnlich und verlangt nach vergleichbaren Anpassungen: So muss von den Weibchen ein spezieller ‚Klebstoff‘ gebildet werden, um die Eier an den Untergrund zu heften, und eine weitere Substanz ist erforderlich, die Eier bzw. das gesamte Eipaket einzuhüllen. Für beide Aufgaben werden spezielle Anhangsdrüsen im weiblichen Genitalbereich benötigt. Die Fähigkeit, in einer vergleichsweise langwierigen und komplexen Prozedur die Ootheken überhaupt zu erstellen, muss erworben werden. Und schließlich muss eine große Zahl Eier synchron heranreifen – also ganz anders als bei den meisten Euphasmatodea, die kontinuierlich Eier ablegen. In all diesen Eigenschaften unterscheidet sich die Stabschrecke, die Ootheken baut, grundsätzlich von ihren Verwandten – weitgehend. Tatsächlich sind einige Phasmatodea bekannt, die ihre Eier zumindest in Gruppen ablegen. Hierbei handelt es sich meist um Formen der Necrosiinae, die mit über 700 beschriebenen Arten im asiatischen Raum bis nach Australien verbreitet sind und als artenreichste der traditionellen Unterfamilien gelten (BRADLER et al. 2014). Die Necrosiinae weisen die größte Vielfalt an Eiablage-Strategien unter den Phasmatodea auf (SELICK 1997). Diese umfasst tatsächlich alle oben beschriebenen Formen, darunter das übliche Herabfallenlassen oder Wegschleudern (*Lopaphus* spp., *Neohirasea* spp., *Phaenopharos* spp.), das Einstechen in Erde oder Moospolster (*Diesbachia* spp., *Orxines* spp., *Rhambhosiphyloidea* spp.), das Festkleben – einzeln oder in Gruppen – an Pflanzenteile (*Calvisia* spp., *Sipyloidea* spp., *Trachythorax* spp.) und auch das Einstechen der Eier in Blätter (*Asceles* spp.). Der Betrachtung morpho-

logischer Merkmale zufolge verbietet sich aber zunächst die Annahme, dass es sich bei der vietnamesischen Stabschrecke um einen Vertreter der Necrosiinae handelt (GOLDBERG et al. 2015). Das Weibchen weist alle Merkmale der Korinninae auf, der artenärmsten traditionellen Unterfamilie unter den Phasmatodea, die lediglich sieben beschriebene Arten aus den Gattungen *Korinnis* und *Kalokorinnis* von den Philippinen, aus Borneo und Thailand umfasst (GÜNTHER 1953; BRAGG 1995, 2001; GOTTARDO 2008). Traditionell wurden die Korinninae und Necrosiinae den beiden Unterordnungen Areolatae und Anareolatae (= Phylliidae und Phasmatidae, GÜNTHER 1953) zugeordnet, denn die Korinninae besitzen anders als die Necrosiinae die Area apicalis an den Tibien. Dass diese Unterteilung nicht die Verwandtschaftsbeziehungen widerspiegelt, hatte ich schon zuvor erläutert, und bereits GÜNTHER (1953) wies auf die große Ähnlichkeit einiger Necrosiinae mit den Korinninae hin. Und tatsächlich haben molekulare Untersuchungen nun gezeigt, dass die Korinninae eine Teilgruppe der Necrosiinae sind (GOLDBERG et al. 2015). Innerhalb der Necrosiinae sind nun aber nicht diejenigen Vertreter nächstverwandt mit den Korinninae, die ihre Eier in Gruppen auf Pflanzenteile kleben, sondern die Arten der Gattung *Asceles*, deren gut geflügelte und entsprechend mobile Weibchen ihre Eier einzeln in Blätter einstechen (SELICK 1997). Bei *Asceles* spp. handelt es sich um einen Nahrungsspezialisten, der die Eier auf den Nahrungspflanzen platziert (BLÜTHGEN et al. 2006; JUNKER et al. 2008). Vielleicht war die Spezialisierung auf bestimmte Pflanzen die entscheidende evolutive Vorstufe zur Erstellung von Eigelegen (die offenbar mehrfach bei den Necrosiinen evolvierten)? Immerhin handelt es sich bei dem unbeschriebenen vietnamesischen Vertreter der Korinninae ebenfalls um einen Nahrungsspezialisten (GOLDBERG et al. 2015). Die Biologie dieser Art und der Phasmatodea allgemein ist

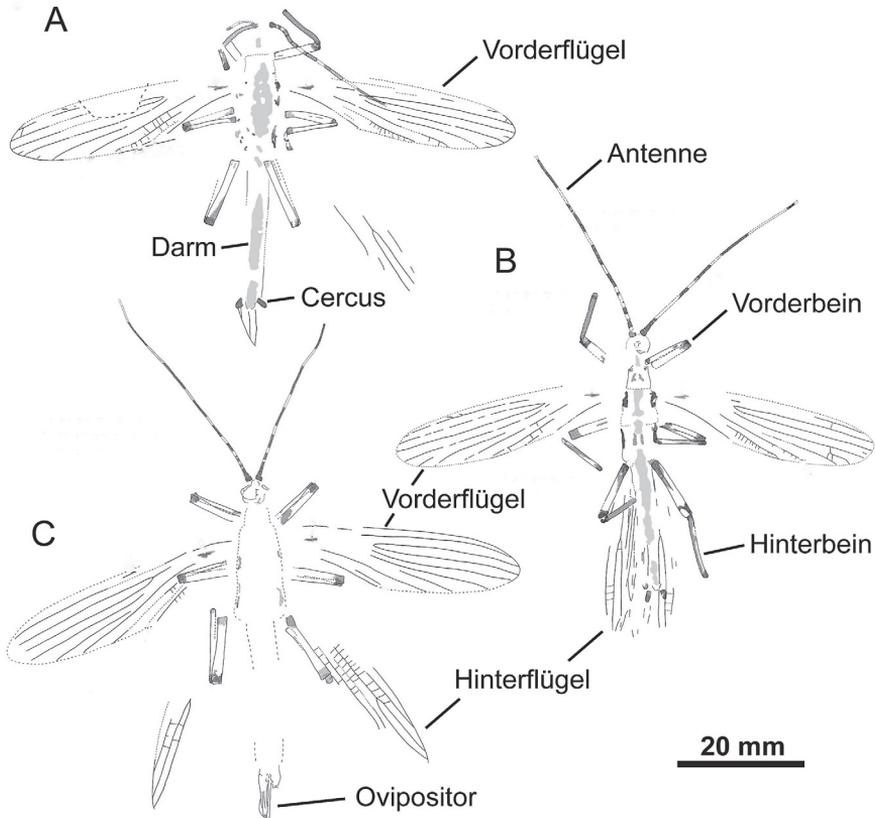
aber derzeit viel zu wenig erforscht, um hier zu einem abschließenden Urteil zu gelangen. Die Untersuchung der Ootheken produzierenden Stabschrecke macht auch einmal mehr deutlich, wie wenig wir die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phasmatodea bislang verstanden haben.

## 6. Fossilfunde

Der Fossilbericht der Stab- und Gespenstschrecken ist bemerkenswert spärlich. Viele Funde, die in der Vergangenheit den Phasmatodea zugerechnet wurden, sind viel zu bruchstückhaft – häufig nur einzelne Flügel oder deren Fragmente –, um eine verlässliche Interpretation zu ermöglichen. Neben einem ausgesprochen gut erhaltenen männlichen Wandelnden Blatt (*Eophyllum messelense*, Phylliinae) aus dem Eozän der Grube Messel (~47 Millionen Jahre) bei Darmstadt (WEDMANN et al. 2007) ist bislang kein einziges adultes fossiles Individuum beschrieben worden, das sich irgendeiner rezenten Teilgruppe der Euphasmatodea zuordnen ließe (BRADLER & BUCKLEY 2010). Juvenile Euphasmatodea sind aus dem Baltischen und Dominikanischen Bernstein beschrieben (TILGNER 2000; POINAR 2011). Lediglich bei einigen fossilisierten Eiern aus dem Eozän Oregons (44 Millionen Jahre) (CLARK SELICK 1994) und wiederum aus dem dominikanischen Bernstein (zwischen 15 und 40 Millionen Jahre) (POINAR 2011) scheint die Zugehörigkeit zu rezenten Unterfamilien verlässlich. Lange Zeit galt es als fragwürdig, ob Stab- und Gespenstschrecken überhaupt vor dem Paläogen (also vor über 66 Millionen Jahre) existierten (REN 1997; TILGNER 2000; BÉTHOUX & NEL 2002; WILLMANN 2003). Und selbst bei jüngeren Funden, beispielsweise bei *Gallophasma longipalpis* aus dem Französischen Bernstein (~54 Millionen Jahre) (NEL et al. 2010), handelt es sich bisweilen überhaupt nicht um Angehörige der Phasmatodea (BRADLER & BUCKLEY 2010). In Anbetracht dieser

Unsicherheiten ist die Anzahl echter fossiler Phasmatodea vermutlich noch geringer als in der Literatur dokumentiert (z. B. GRIMALDI & ENGEL 2005).

In jüngster Zeit sind nun aber einige mesozoische Funde beschrieben worden, die zweifelsohne als Stammgruppenvertreter der Phasmatodea gelten müssen. Aus der frühen Kreidezeit Chinas (120–130 Millionen Jahre) stammt *Renphasma sinica*. Das Fossil ist eine kleine männliche Stabschrecke mit deutlich erkennbarem Vomer, einer unzweifelhaften Autapomorphie der Phasmatodea (BRADLER 1999), positioniert zwischen den ebenfalls gut erhaltenen ungegliederten Cerci (NEL & DELFOSSE 2011). Auch die Flügel von *R. sinica* sind exquisit überliefert und erlauben in Kombination mit den abgeleiteten Genitalstrukturen nunmehr Rückschlüsse auf etwaige apomorphe Flügelmerkmale weiterer mesozoischer Stabschrecken (Abb. 7) (SHANG et al. 2011; WANG et al. 2014). Diese fossilen chinesischen Taxa sind echte Stammgruppenvertreter der Phasmatodea und werden als Susumanioidea zusammengefasst, für die allerdings keine Autapomorphie bekannt ist. Vermutlich sind die Susumanioidea hinsichtlich der Euphasmatodea paraphyletisch (WANG et al. 2014; ARCHIBALD & BRADLER 2015). Die Morphologie der dokumentierten Individuen verrät einige Details über die frühe Evolution der Phasmatodea. Anhand eines weiblichen Exemplars und zweier männlicher Individuen der mesozoischen *Cretophasmomima melanogramma* (Abb. 7) lässt sich vermuten, dass der bei den Euphasmatodea stark ausgeprägte Geschlechtsdimorphismus damals noch nicht entwickelt war. Selbst Details der Mundwerkzeuge sind erkennbar und lassen eine genauere Einordnung der Fossilien zu: Während die Lacinia der Maxille von Euphasmatodea drei Zähnnchen an ihrer Spitze trägt, sind bei *C. melanogramma* ebenso wie bei *Timema* spp. nur zwei Zähnnchen zu finden, was dem ursprünglichen Zustand bei polyneopteren



**Abb. 7.** Zeichnungen von *Cretophasmomima melanogramma*, einem fossilen Stammgruppen-Vertreter der Phasmatodea (Susumaniioidea) aus der Jehol-Biota Chinas (Mesozoikum). **A, B** Männchen. **C** Weibchen. Verändert aus WANG et al. (2014), Original von OLIVIER BÉTHOUX, Paris.

**Fig. 7.** Drawings of *Cretophasmomima melanogramma*, a fossil stem-group phasmatodean (Susumaniioidea) from the Jehol-Biota of China (Mesozoic). **A, B** Males. **C** Females. After WANG et al. (2014), original by OLIVIER BÉTHOUX, Paris.

Insekten entspricht (BRADLER 2009; WANG et al. 2014). Ein weiteres Charakteristikum der Stammgruppen-Phasmatodea sind deren gut entwickelte Vorderflügel, die von etwa gleicher Länge wie die Hinterflügel sind (Abb. 7), wohingegen Vorderflügel bei den rezenten Euphasmatodea mit wenigen Ausnahmen (*Heteropteryx dilatata*, *Prisopus* spp.) immer stark verkürzt sind (Abb. 3B) (REN 1997; BRADLER 2009; NEL & DELFOSSE 2011; SHANG et al. 2011; WANG et al. 2014). *Cretophasmomima* stammt aus der Jehol-Biota (~126 Millionen Jahre) im Nordosten

Chinas, aus der zahlreiche nachtsamige Pflanzen (Gymnospermen) beschrieben sind (WANG et al. 2014). Die auffälligen dunklen Längsadern der Vorderflügel von *C. melanogramma* könnten als Hinweise auf eine frühe Blattmimese gedeutet werden, denn die Blätter oder blattartigen Organe der fossilen *Membranifolia*, einer potenziellen Gingko-Verwandten, haben eine ähnliche Form, Größe und Blattaderung (WANG et al. 2014). Baumbewohnende Insektivoren, vor denen sich diese Insekten damals tarnen mussten, sind ebenfalls aus der Jehol-

Biota beschrieben (MENG et al. 2006). Vieles spricht also dafür, dass damals ganz ähnliche ökologische Beziehungen bestanden haben, wie wir sie heute für Euphasmatodea in Angiospermenwäldern kennen. Möglicherweise ist die Nachahmung von Blättern bei den Stab- und Gespenstschrecken sogar der Imitation von Zweigen vorangegangen. Rezente Vertreter der Susumanioidea kennen wir zwar nicht, aber die Susumanioidea sind auch nicht mit den „Ginkgo-Wäldern“ im Mesozoikum verschwunden. Aus dem Eozän der Vereinigten Staaten von Amerika und Kanada (~53 Millionen Jahre) sind Stabschrecken bekannt geworden, die den viel älteren chinesischen Funden weitgehend gleichen (ARCHIBALD & BRADLER 2015). Das Auftreten der Susumanioidea im Eozän, also gleichzeitig mit der frühen Radiation der Euphasmatodea, ist recht überraschend und lässt eine Übergangsphase vermuten, in der sich im Wandel von Klima und Pflanzengemeinschaften auch die Pflanzen-Insekten-Interaktionen in großem Umbruch befanden und die beteiligten Akteure auf beiden Seiten einander ablösten.

## 7. Ausblick

Der Taxonomie und Systematik der Phasmatodea mangelte es sehr lange an jeglicher überprüfbarer phylogenetischer Hypothese. Dieser Zustand hat in den letzten Jahren eine deutliche Besserung erfahren, aber die zahlreichen molekular-phylogenetischen Studien haben auch eine Reihe neuer Fragen und Probleme aufgeworfen. Ganz offensichtlich und für viele unerwartet haben die rezenten Phasmatodea eine rasche, recht junge Radiation im Eozän erfahren, wodurch die Aufdeckung der phylogenetischen Beziehungen zwischen den bisweilen gut gestützten monophyletischen Teilgruppen sowie einiger alter eigenständiger Taxa wie der chilenischen *Agathemera*-Arten (BRADLER 2000) erschwert ist (BUCKLEY et al. 2009; BRADLER et al. 2014, 2015): Die

raschen Artaufspaltungen gewähren den evolutiven Linien zu wenig Zeit zwischen den Knotenpunkten, um neue Merkmale zu entwickeln – seien es morphologische oder molekulare –, die ausreichend informativ sind für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Es ist somit notwendig, schnell evolvierende Merkmalskomplexe zu betrachten, z. B. die männliche Genitalregion, deren vergleichende Untersuchung äußerst lohnenswert erscheint (HELM et al. 2011). Hierbei sind aber nicht die (post)genitalen Klammer- und Halteorgane gemeint, deren Betrachtung bereits zu zahlreichen neuen Verwandtschaftshypothesen geführt hat (BRADLER et al. 2001a, b, 2009), sondern der hoch komplexe eigentliche Phallus des 9. Abdominalsegments. Hinsichtlich der weiteren molekularen Bearbeitung der Gruppe sind zweierlei Ansätze zu verfolgen: Zum einen haben die Stab- und Gespenstschrecken in den bestehenden Analysen sehr asymmetrisch Eingang in die Studien gefunden. Die Lanceocercata (~200 spp.) sind mit über 30 % der beschriebenen Arten in den molekularen Stammbäumen vertreten (BUCKLEY et al. 2010; BRADLER et al. 2015), wohingegen die artenreicheren neotropischen Pseudophasmatinae und Diapheromerinae (jeweils ca. 300 spp.) mit kaum 5 % ihrer Diversität untersucht sind. Dies gilt es in zukünftigen Datensätzen auszugleichen. Ferner ist es notwendig, weitere molekulare Marker zu identifizieren, die das phylogenetische Rückgrat der Euphasmatodea (vgl. Abb. 1) aufzulösen vermögen. Dies sind aber wohl nicht einzelne Marker, sondern ganze Transkriptome (MISOF et al. 2014), die schon in Kürze zu einem verlässlichen phylogenetischen System der Phasmatodea führen werden (BRADLER et al. in prep.).

## Danksagung

Mein Dank gilt den zahlreichen Kollegen und Kooperationspartnern, ohne die meine vergangene und fortlaufende Forschungstätigkeit

tigkeit nicht möglich wäre: THOMAS BUCKLEY (Auckland), MICHAEL WHITING (Provo), JAMES ROBERTSON (Tucson), ROLF BEUTEL und BENJAMIN WIPFLER (Jena), OLIVIER BÉTHOUX (Paris), NICOLAS CLIQUENNOIS (Tomboarivo, Madagaskar). PETER MICHALIK (Greifswald), BRUCE ARCHIBALD (Burnaby, Cambridge, Victoria), JOACHIM BRESSEEL und JEROME CONSTANT (Brüssel), SONJA WEDMANN (Darmstadt) und KLAUS-DIETER KLASS (Dresden). An der Georg-August-Universität Göttingen danke ich ganz besonders JULIA GOLDBERG, RALF HEINRICH, THOMAS REISCHIG, ANDREAS STUMPNER, FANNY LEUBNER und natürlich RAINER WILLMANN und NORBERT ELSNER sowie BERND BAUMGART für jahrelange technische Unterstützung. Umfangreiches Untersuchungsmaterial verdanke ich KRISTIEN RABAAY und ROB SIMOENS (Veurne), BRUNO KNEUBÜHLER (Lucerne), CHRISTOPH SEILER (Altussheim), RAINER KOCH (Eppelheim), KATHY HILL und DAVID MARSHALL (Auckland), die auch zahlreiches Fotomaterial bereitstellten. Für weiteres Fotomaterial danke ich MIEKE DUYSCHAEVER (Essen, Belgien). Unterstützung in den Museen erhielt ich vor allem durch ULRIKE ASPÖCK und SUSANNE RANDOLF (Wien), MICHAEL OHL (Berlin), DANIEL OTTE (Philadelphia), KAI SCHÜTTE (Hamburg) und PETER SCHWENDIGER (Genf). HARTMUT GREVEN und SILKE STOLL (Düsseldorf) sei herzlichst für die Einladung zum Westdeutschen Entomologentag 2014 gedankt. Gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (BR 2930/2-1).

## Literatur

- ARCHIBALD, S.B., & BRADLER, S. (2015): Stem-group stick insects (Phasmatodea) in the early Eocene at McAbee, British Columbia, Canada, and Republic, Washington, United States of America. *The Canadian Entomologist* (online early view). (doi:<http://dx.doi.org/10.4039/tce.2015.2>)
- BEDFORD, G.O. (1978): Biology and ecology of the Phasmatodea. *Annual Review of Entomology* 23: 125-149.
- BEIN, D., & GREVEN, H. (2006): Anmerkungen zur Abgabe von Wehrsekret und zur Struktur der Wehrdrüsen bei der Stabschrecke *Oreophoetes peruana* (Phasmatodea). *Entomologie heute* 18: 55-63.
- BÉTHOUX, O., & NEL, A. (2002): Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. *Zootaxa* 96: 1-88.
- BEUTEL, R.G., FRIEDRICH, F., GE, S.-Q., & YANG, X.-K. (2014): *Insect morphology and phylogeny*. Walter de Gruyter GmbH; Berlin, Boston.
- BLÜTHGEN, N., METZNER, A., & RUF, D. (2006): Food plant selection by stick insects (Phasmida) in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22: 35-40.
- BRADLER, S. (1999): The vomer of *Timema* Scudder, 1895 (Insecta: Phasmatodea) and its significance for phasmatodean phylogeny. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 215: 43-47.
- BRADLER, S. (2000): On the systematic position of *Agathemera* Stål 1875 within the Phasmatodea (Insecta). *Zoology* 103, Suppl III (DZG 93.1): 99.
- BRADLER, S. (2001a): The Australian stick insects, a monophyletic group within the Phasmatodea? *Zoology* 104, Suppl IV (DZG 94.1): 69.
- BRADLER, S. (2001b): Die australischen Stabschrecken – die „Beuteltiere“ unter den Phasmatodea? *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2000*: 179–184.
- BRADLER, S. (2002) Evolution of secondary ovipositors in stick insects (Insecta: Phasmatodea). *Zoology* 105, Suppl. V (DZG 95.1): 60.
- BRADLER, S. (2003): 16. Phasmatodea, Gespenstschrecken. Pp. 251-261 in: DATHE, H.H. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. KAESTNER, Band I, 5. Teil: Insecta*. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- BRADLER, S. (2009): Phylogenie der Stab- und Gespenstschrecken (Phasmatodea). *Species, Phylogeny and Evolution* 2: 3-139.
- BRADLER, S., & BUCKLEY, T.R. (2010): Stick insect on unsafe ground: does a fossil from the early Eocene of France really link Mesozoic taxa with the extant crown group of Phasmatodea? *Systematic Entomology* 36: 218-222.
- BRADLER, S., CLIQUENNOIS, N., & BUCKLEY, T.R. (2015): Single origin of the Mascarene stick

- insects: ancient radiation on sunken islands? *BMC Evolutionary Biology* 15: 196.
- BRADLER, S., ROBERTSON, J.A., & WHITING, M.F. (2014): A molecular phylogeny of Phasmatodea with emphasis on Necrosciinae, the most species-rich subfamily of stick insects. *Systematic Entomology* 39: 205-222.
- BRADLER, S., WHITING, M.F., & KLUG, R. (2003): Basal diversification and the evolution of wings within stick insects. *Entomologische Abhandlungen* 61:132-133.
- BRADLEY, J.C., & GALLIL, B.S. (1977): The taxonomic arrangement of the Phasmatodea with keys to the subfamilies and tribes. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79: 176-208.
- BRAGG, P.E. (1995): A review of the subfamily Korinninae (Phasmida: Pseudophasmatidae), with the description of a new species. *Tijdschrift voor Entomologie* 138: 45-50.
- BRAGG, P.E. (2001): Phasmids of Borneo. Natural History Publications Borneo, Kota Kinabalu.
- BRESSEEL, J., & CONSTANT, J. (2014): Giant Sticks from Vietnam and China, with three new taxa including the second longest insect known to date (Phasmatodea, Phasmatidae, Clitumninae, Pharnaciini). *European Journal of Taxonomy* 104: 1-38.
- BROCK, P.D. (1999): The amazing world of stick and leaf-insects. *The Amateur Entomologists' Society* 26; Orpington, Kent.
- BRUNNER VON WATTENWYL, K., & REDTENBACHER, J. (1906-1908): Die Insektenfamilie der Phasmiden. Wilhelm Engelmann; Leipzig.
- BUCKLEY, T.R., & BRADLER, S. (2010): *Tepakiphasma ngatikuri*, a new genus and species of stick insect (Phasmatodea) from the Far North of New Zealand. *New Zealand Entomologist* 33: 118-126.
- BUCKLEY, T.R., ATTANAYAKE, D., & BRADLER, S. (2009): Extreme convergence in stick insect evolution: phylogenetic placement of the Lord Howe Island tree lobster. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 1055-1062.
- BUCKLEY, T.R., MYERS, S.S., & BRADLER, S. (2014): Revision of the stick insect genus *Clitarchus* Stål, 1875 (Phasmatodea: Phasmatidae): new synonymies and two new species from northern New Zealand. *Zootaxa* 3900: 451-482.
- BUCKLEY, T.R., ATTANAYAKE, D., NYLANDER, J.A.A., & BRADLER, S. (2010): The phylogenetic placement and biogeographical origins of the New Zealand stick insects (Phasmatodea). *Systematic Entomology* 35: 207-225.
- CARLBERG, U. (1983): A review of different types of egg-laying in the Phasmida in relation to the shape of the eggs and with a discussion on their taxonomic importance (Insecta). *Biologisches Zentralblatt* 102: 587-602.
- CARLISLE, N., PRIDDEL, D., & HONAN, P. (2009): The recovery programme for the Lord Howe Island Phasmid (*Dryococelus australis*) following its rediscovery. *Ecological Management & Restoration* 10 (Supplement s1): S124-S128.
- CLARK, J.T. (1976): The capitulum of phasmid eggs (Insecta: Phasmida). *Zoological Journal of the Linnean Society* 59: 365-375.
- CLARK SELICK, J.T. (1994): Phasmida (stick insect) eggs from the Eocene of Oregon. *Palaeontology* 37: 913-921.
- COMPTON S.G., & WARE, A.B. (1991): Ants disperse the elaiosome-bearing eggs of an African stick insect. *Psyche* 98: 207-213.
- CONLE, O.V., HENNEMANN, F.H., & GUTIÉRREZ, Y. (2011): The stick insects of Colombia. A catalogue and bibliography with the description of four new genera and 74 new species. Books on Demand GmbH; Norderstedt, Germany.
- DOMÍNGUEZ, M.C., & VERA, A. (2014): Phasmatodea. Pp. 63-70 in: ROIG-JUÑENT, S., CLAPS, L.E., & MORRONE, J.J. (eds.) *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, Vol. 3. Editorial INSUE-UNT; San Miguel de Tucumán.
- EISNER, T., MORGAN, R.C., ATTYGALLE, A.B., SMEDLEY, S.R., HERATH, K.B., & MEINWALD, J. (1997): Defensive production of quinoline by a phasmid insect (*Oreophoetes peruana*). *Journal of Experimental Biology* 200: 2493-2500.
- FRIEDEMANN, K., WIPFLER, B., BRADLER, S., & BEUTEL, R.G. (2012): On the head morphology of *Phyllium* and the phylogenetic relationships of Phasmatodea (Insecta). *Acta Zoologica* 93: 184-199.
- GOLDBERG, J., BRESSEEL, J., CONSTANT, J., KNEUBÜHLER, B., LEUBNER, F., MICHALIK, P., & BRADLER, S. (2015): Extreme convergence in egg-laying strategy across insect orders. *Scientific Reports* 5: 7825.
- GOMES, P.A.A., PREZOTO, F., & FRIEIRO-COSTA, F.A. (2012): Biology of *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Psyche* 2012: 1-8.

- GOTTARDO, M. (2008): A new species of *Korinnis* Günther from the Philippines (Phasmatodea: Prisopodidae: Korinninae). *Zootaxa* 1917: 61-64.
- GOTTARDO, M., & HELLER, P. (2012): An enigmatic new stick insect from the Philippine Islands (Insecta: Phasmatodea). *Comptes Rendus Biologies* 335: 594-601.
- GOTTARDO, M., MERCATI, D., & DALLAI, R. (2012): The spermatogenesis and sperm structure of *Timema poppensis* (Insecta: Phasmatodea). *Zoomorphology* 131: 209-223.
- GRIMALDI, D., & ENGEL, M. (2005): *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press; Cambridge.
- GROLL, E.K., & GÜNTHER, K.K. (2003): 17. Ordnung Saltatoria (Orthoptera), Heuschrecken, Springschrecken. Pp. 261-290 in: DATHE, H.H. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. KAESTNER, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage*. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- GULLAN, P.J., & CRANSTON, P.S. (2014): *The Insects: an outline of entomology*, 5th edition. Wiley-Blackwell; Oxford, Chichester, Hoboken.
- GÜNTHER, K. (1953): Über die taxonomische Gliederung und geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. *Beiträge zur Entomologie* 3: 541-563.
- GURNEY, A.B. (1947): Notes on some remarkable Australasian walkingsticks, including a synopsis of the genus *Exstatosoma* (Orthoptera: Phasmatidea). *Annals of the Entomological Society of America* 40: 373-396.
- HENNEMANN, F.H., & CONLE, O.V. (2008): Revision of Oriental Phasmatodea: the tribe Pharnaciini, Günther, 1953, including the description of the world's longest insect, and a survey of the family Phasmatidae Gray, 1835 with keys to the subfamilies and tribes (Phasmatodea: "Anareolatae": Phasmatidae). *Zootaxa* 1906: 1-316.
- HENNEMANN, F.H., CONLE, O.V., & SUZUKI, S. (2015): A study of the members of the tribe Phasmatini Gray, 1835, that occur within the boundaries of Wallacea (Phasmatodea: Phasmatidae: Phasmatinae: "Lanceocercata"). *Zootaxa* 4008: 1-74.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag; Berlin.
- HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie* 3: 1-85.
- HENRY, L.M. (1937): Biological notes on *Timema californica* Scudder (Phasmoidea: Timemidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 13: 137-141.
- HELM, C., TREULIEB, S., WERLER, K., BRADLER, S., & KLASS, K.-D. (2011): The male genitalia of *Oxyartes lamellatus* – phasmatodeans do have complex phallic organs (Insecta: Phasmatodea). *Zoologischer Anzeiger* 250: 223-245.
- HONAN, P. (2008): Notes on the biology, captive management and conservation status of the Lord Howe Island Stick Insect (*Dryococelus australis*) (Phasmatodea). *Journal of Insect Conservation* 12: 399-413.
- HSIUNG, C. (1987): Aspects of the biology of the of the Melanesian stick-insect *Enrycantha calcarata* Lucas (Cheleutoptera: Phasmatidae). *Journal of Natural History* 21: 1241-1258.
- HUGHES, L., & WESTOBY, M. (1992): Capitula on stick insect eggs and claiosomes on seeds: convergent adaptations for burial by ants. *Functional Ecology* 6: 642-648.
- ISHIWATA, K., SASAKI, G., OGAWA, J., MIYATA, D., & SU, Z.-H. (2011): Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 169-180.
- IUCN (1983): Lord Howe Island stick-insect. Pp. 355–356 in: *The IUCN Invertebrate Red Data Book* (ed. IUCN): International Union for Conservation of Nature and Natural Resources; Gland, Switzerland.
- JUNKER, R.R., ITIOKA, T., BRAGG, P.E., & BLÜTHGEN, N. (2008): Feeding preferences of phasmids (Insecta: Phasmida) in a Bornean dipterocarp forest. *Raffles Bulletin of Zoology* 56: 445-452.
- KLASS, K.-D., & EHRMANN, R. (2003): 13. Ordnung Mantodea, Fangschrecken. Pp. 182–197 in: DATHE, H.H. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. KAESTNER, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage*. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- KLUG, R., & BRADLER, S. (2006): The pregenital abdominal musculature in phasmids and its implications for the basal phylogeny of Phasmatodea (Insecta: Polyneoptera). *Organisms, Diversity and Evolution* 6: 171-184.
- KEVAN, D.K.McE. (1982): Phasmatoptera. Pp. 379-383 in: PARKER, S.F. (ed.): *Synopsis and*

- classification of living organisms, Vol. 2. McGraw-Hill; New York.
- KEY, K.H.L. (1991): Phasmatodea (Stick-insects). Pp. 394-404 in: CSIRO (ed.): The insects of Australia, Vol. 1, 2nd edition. Melbourne University Press, Cornell University Press; Melbourne, Ithaca.
- KRISTENSEN, N.P. (1975): The phylogeny of hexapod 'orders'. A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 13: 1-44.
- KROMBEIN, K.V. (1983): Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XI: A monograph of the Amiseginae and Loboscelidiinae (Hymenoptera: Chrysididae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 376: 1-79.
- KUTSCH, W., & KITTMANN, R. (1991): Flight motor pattern in flying and non-flying Phasmida. *Journal of Comparative Physiology A*: 168: 483-490.
- LAW, J.H. & CRESPI, B.J. (2002): The evolution of geographic parthenogenesis in *Timema* walking-sticks. *Molecular Ecology* 11: 1471-1489.
- LEA, A.M. (1916): Notes on the Lord Howe phasma, and on an associated longicorn beetle. *Proceedings of the Royal Society of South Australia* 40: 145-147.
- LETSCH, H., & SIMON, S. (2013): Insect phylogenomics: new insights on the relationships of lower neopteran orders (Polyneoptera). *Systematic Entomology* 38: 783-793.
- LETSCH, H.O., MEUSEMANN, K., WIPFLER, B., SCHÜTTE, K., BEUTEL, R., & MISOF, B. (2012): Insect phylogenomics: results, problems and the impact of matrix composition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3282-3290.
- MAGINNIS T.L. (2006): Leg regeneration stunts wing growth and hinders flight performance in a stick insect (*Sipylloidea sipylus*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1811-1814
- MENG, J., HU, Y., LI, C., & WANG, Y. (2006): The mammal fauna in the Early Cretaceous Jehol Biota: implications for diversity and biology of Mesozoic mammals. *Geological Journal* 41: 439-463.
- MISOF, B., LIU, S., MEUSEMANN, K., PETERS, R.S., DONATH, A., MAYER, C., FRANDSEN, P.B., WARE, J., FLOURI, T., BEUTEL, R.G., NIEHUIS, O., PETERSEN, M., IZQUIERDO-CARRASCO, F., WAPPLER, T., RUST, J., ABERER, A.J., ASPÖCK, U., ASPÖCK, H., BARTEL, D., BLANKE, A., BERGER, S., BÖHM, A., BUCKLEY, T.R., CALCOTT, B., CHEN, J., FRIEDRICH, F., FUKUI, M., FUJITA, M., GREVE, C., GROBE, P., GU, S., HUANG, Y., JERMIN, L.S., KAWAHARA, A.Y., KROGMANN, L., KUBIAK, M., LANFEAR, R., LETSCH, H., LI, Y., LI, Z., LI, J., LU, H., MACHIDA, R., MASHIMO, Y., KAPLI, P., MCKENNA, D.D., MENG, G., NAKAGAKI, Y., NAVARRETE-HEREDIA, J.L., OTT, M., OU, Y., PASS, G., PODSIADLOWSKI, L., POHL, H., REUMONT, VON, B.M., SCHÜTTE, K., SEKIYA, K., SHIMIZU, S., SLIPINSKI, A., STAMATAKIS, A., SONG, W., SU, X., SZUCSICH, N.U., TAN, M., TAN, X., TANG, M., TANG, J., TIMEHALER, G., TOMIZUKA, S., TRAUTWEIN, M., TONG, X., UCHIFUNE, T., WALZ, M.G., WIEGMANN, B.M., WILBRANDT, J., WIPFLER, B., WONG, T.K.F., WU, Q., WU, G., XIE, Y., YANG, S., YANG, Q., YEATES, D.K., YOSHIZAWA, K., ZHANG, Q., ZHANG, R., ZHANG, W., ZHANG, Y., ZHAO, J., ZHOU, C., ZHOU, L., ZIESMANN, T., ZOU, S., LI, Y., XU, X., ZHANG, Y., YANG, H., WANG, J., WANG, J., KJER, K.M., & ZHOU, X. (2014): Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346: 763-767.
- MOORE, P.D. (1993): How to get carried away. *Nature* 361: 304-305.
- NEL, A., & DELFOSSE, E. (2011): A new Chinese Mesozoic stick insect. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 429-432.
- NEL, A., DELFOSSE, E., ROBILLARD, T., & PETRULEVIČIUS, J.F. (2010): An early winged crown group stick insect from the Early Eocene amber of France (Insecta, Phasmatodea). *Systematic Entomology* 35: 340-346.
- NORMARK, B.B. (2014): Modes of reproduction. Pp. 1-19. In: SHUKER, D.M. and L.W. SIMMONS (eds.). The evolution of insect mating systems. Oxford University Press; Oxford, New York.
- POINAR, G.O. (2011): A walking stick, *Clonistria dominicana* n. sp. (Phasmatodea: Diapheromeridae) in Dominican amber. *Historical Biology* 23: 223-226.
- PRIDDEL, D., CARLILE, N., HUMPHREY, M., FELLEBERG, S., & HISCOX, D. (2003): Rediscovery of the 'extinct' Lord Howe Island stick-insect (*Dryococelus australis* (Montrouzier)) (Phasmatodea) and recommendations for its conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 1391-1403.
- REN, D. (1997): First record of fossil stick-insects from China with analyses of some palaeobio-

- logical features (Phasmatodea: Hagiphasmatidae fam. nov.). *Acta Zootaxonomica Sinica* 22: 268-282.
- ROTH, S., MOLINA, J., & PREDEL, R. (2014): Biodiversity, ecology, and behavior of the recently discovered insect order Mantophasmatodea. *Frontiers of Zoology* 11: 70.
- SCALI, V., MILANI, L., & PASSAMONTI, M. (2012): Revision of the stick insect genus *Lepthyria*: description of new taxa, speciation mechanism and phylogeography. *Contributions to Zoology* 81: 25-42.
- SCALI, V., MILANI, L., & PASSAMONTI, M. (2013): Description and ecology of new *Pijnackeria* stick insects: four bisexual species and a triploid parthenogen with their phyletic relationships. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 51: 213-226.
- SCHINDLER, G. (1979): Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Autotomie der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. *Insecta: Phasmida*. *Zoologischer Anzeiger* 203: 316-326.
- SEILER, C., BRADLER, S., & KOCH, R. (2000): Phasmiden. Bede-Verlag; Ruhmannsfelden.
- SELICK, J. (1997): The range of egg capsule morphology within the Phasmatodea and its relevance to the taxonomy of the order. *Italian Journal of Zoology* 64: 97-104.
- SHANG, L., BÉTHOUX, O., & REN, D. (2011): New stem-Phasmatodea from the Middle Jurassic of China. *European Journal of Entomology* 108: 677-685.
- SHELOMI, M., & KIMSEY, L.S. (2014): Vital Staining of the stick insect digestive system identifies appendices of the midgut as novel system of excretion. *Journal of Morphology* 275: 623-633.
- SHELOMI, M., WATANABE, H., & ARAKAWA, G. (2014): Endogenous cellulase enzymes in the stick insect (Phasmatodea) gut. *Journal of Insect Physiology* 60: 25-30.
- SHELOMI, M., JASPER, W.D., ATALLAH, J., KIMSEY, L.S., & JOHNSON, B.R. (2013): Differential expression of endogenous plant cell wall degrading enzyme genes in the stick insect (Phasmatodea) midgut. *BMC Genomics* 15: 917.
- SHELOMI, M., SITEPU, I.R., BOUNDY-MILLS, K.L., & KIMSEY, L.S. (2015): Review of the anatomy and microbiology of the Phasmatodea digestive tract. *Journal of Orthoptera Research* 24: 29-40.
- SPRINGER, M.S., KIRSCH, J.A.W., & CASE, J.A. (1997): The chronicle of marsupial evolution. Pp. 129-161 in: GIVNISH, T.J., & SYTSMAN, K.J. (eds.): *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge University Press; Cambridge, UK.
- STANTON, A.O., DIAS, D.A., & O'HANLON, J.C. (2015): Egg dispersal in the Phasmatodea: convergence in chemical signaling strategies between plants and animals? *Journal of Chemical Ecology*, online. DOI 10.1007/s10886-015-0604-8
- TERRY, M.D., & WHITING, M.F. (2005): Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* 21: 240-257.
- TILGNER, E.H. (2000): The fossil record of Phasmida (Insecta: Neoptera). *Insect Systematics and Evolution* 31: 473-480.
- TILGNER, E.H. (2002): *Systematics of Phasmida*. Dissertation, University of Georgia; Athens, Georgia.
- TILGNER, E.H. (2009): Phasmida (Stick and leaf insects). Pp. 765-766 in: RESH, V.H., & CARDÉ, R.T. (eds.): *Encyclopedia of insects*, 2nd edition. Elsevier; Amsterdam, Boston, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo.
- TILGNER, E., KISELYOVA, T. & MCHUGH, J.V. (1999): A morphological study of *Timema cristinae* Vickery with implications for the phylogenetics of Phasmida. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 46: 149-162.
- TOMITA, S., YUKUHIRO, K., & KÓMOTO, N. (2011): The mitochondrial genome of a stick insect *Extatosoma tiaratum* (Phasmatodea) and the phylogeny of polyneopteran insects. *Journal of Insect Biotechnology and Sericulture* 80: 79-88.
- VANDE KAMP, T., & HENNEMANN, F.H. (2014): A tiny new species of leaf insect (Phasmatodea, Phyllidae) from New Guinea. *Zootaxa* 3869: 397-408.
- VICKERY, V., & SANDOVAL, C. (2001): Descriptions of three new species of *Timema* (Phasmatoptera: Timematodea: Timematidae) and notes on three other species. *Journal of Orthoptera Research* 10: 53-61.
- WANG, M., BÉTHOUX, O., BRADLER, S., JACQUES, F., CUI, Y., & REN, D. (2014): Under cover at pre-angiosperm times: a cloaked phasmatodean insect from the Early Cretaceous Jehol biota. *PLOS ONE* 9: e91290.
- WEDMANN, S., BRADLER, S., & RUST, J. (2007): The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 104: 565-569.
- WESTWOOD, J.O. (1859): Catalogue of the Orthopteroidea in the collection of the British Museum. Part I: Phasmidae. Taylor & Francis; London, UK.
- WHITING, M.F., BRADLER, S., & MAXWELL, T. (2003): Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421: 264-267.
- WILLMANN, R. (2003): Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2001*: 1-64.
- WINDSOR, D.M., TRAPNELL, D.W., & AMAT, G. (1996): The egg capitulum of a Neotropical walkingstick, *Calynda biscepsis*, induces above-ground egg dispersal by the ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Journal of Insect Behaviour* 9: 353-367.
- ZOMPRO, O. (2001): A review of Eurycanthinae: Eurycanthini, with a key to genera, notes on the subfamily and designation of type species. *Phasmid Studies* 10: 19-23.

PD Dr. Sven Bradler  
Johann-Friedrich-Blumenbach-Institut für  
Zoologie und Anthropologie  
Georg-August-Universität Göttingen  
Berliner Straße 28  
D-37073 Göttingen  
E-Mail: sbradler@gwdg.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [27](#)

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

Artikel/Article: [Der Phasmatodea Tree of Life: Überraschendes und Ungeklärtes in der Stabschrecken-Evolution. The Phasmatodea Tree of Life: Surprising Facts and Open Questions in the Evolution of Stick and Leaf Insects 1-23](#)