

Fortschritte und Perspektiven in der Erforschung der Evolution und Phylogenie der Mantodea (Insecta: Dictyoptera)

Progress and Perspectives in Research on the Evolution and Phylogeny of Mantodea (Insecta: Dictyoptera)

FRANK WIELAND & KAI SCHÜTTE

Zusammenfassung: Die Gottesanbeterinnen (Mantodea) sind eine Insektengruppe, die vielen auch nicht naturkundlich interessierten Menschen bekannt ist – nicht zuletzt wegen des häufig beobachteten Sexualkannibalismus. Das fremdartige und formenreiche Erscheinungsbild der 2.500 beschriebenen Arten hat auch die Entomologinnen und Entomologen seit jeher fasziniert. Die Erforschung der Gottesanbeterinnen entwickelte sich in den vergangenen Jahrhunderten jedoch eher gemächlich. Als morphologische und molekulare Analysen in den 1990er Jahren erstmals einen phylogenetisch-systematischen Ansatz verfolgten, begann eine neue Ära der Mantodea-Forschung. Der vorliegende Beitrag fasst die bedeutendsten Arbeiten zur Untersuchung zur phylogenetischen Systematik und Evolution der Mantodea seit 1990 zusammen. Des Weiteren werden 32 bedeutende, seit 1990 publizierte Revisionen, 15 kommentierte Faunenlisten, eine stellvertretende Auswahl von sechs Arbeiten, die nomenklatorische Änderungen nach sich zogen, sowie sieben im entsprechenden Zeitraum publizierte Sammlungskataloge aufgelistet. Im Ausblick werden anstehende weiterführende Forschungsfragen und die Möglichkeiten neuer Methoden ebenso beleuchtet wie die Bedeutung von entomologisch interessierten Mantodea-Züchterinnen und -züchtern für die wissenschaftliche Erforschung der Morphologie und des Verhaltens dieser faszinierenden Insektengruppe. Erst durch das Engagement solcher Enthusiasten sind neue Einblicke in das Verhalten von Gottesanbeterinnen wie *Metallyticus* und *Hymenopus* und die Klärung der Identität nahezu unbekannter Arten wie *Triaenocorypha dohertii* möglich, bei der sich anhand von Fotos lebender Exemplare nachweisen ließ, dass es sich um die Jungtiere der weithin bekannten Gattung *Pachymantis* handelt, die im Lauf ihrer Postembryonalentwicklung charakteristische Strukturen zurückbilden. Ein vereinfachter phylogenetischer Stammbaum präsentiert den aktuellen Stand der Forschung im Bereich der taxonomischen Revision der Mantodea, während eine Tabelle den aktuellen Stand der Klassifikation der derzeit 21 Familien und 46 Unterfamilien zeigt.

Schlüsselwörter: Mantodea, Gottesanbeterinnen, phylogenetische Systematik, Taxonomie, Morphologie, molekulare Analysen

Summary: Praying mantises (Mantodea) are an insect group that is well known even to people without a background in natural history, probably mostly due to their sexual cannibalism that can be regularly observed. The alien and morphologically diverse appearance of the 2,500 described species has always fascinated entomologists. However, research on Mantodea developed slowly throughout the past centuries. A new era of mantodean research began when morphological and molecular analyses applied a phylogenetic systematic approach in the 1990s. The present article summarizes the major studies on mantodean phylogenetic systematics and evolution since 1990. Furthermore, 32 important revisions, 15 commented faunal lists, a representative selection of six studies that led to nomenclatural changes as well as seven collection catalogues published within the respective time frame are listed. Open questions as well as the potential of new methods are briefly discussed and

Fortschritte und Perspektiven in der Erforschung der Evolution und Phylogenie der Mantodea (Insecta: Dictyoptera)

Progress and Perspectives in Research on the Evolution and Phylogeny of Mantodea (Insecta: Dictyoptera)

FRANK WIELAND & KAI SCHÜTTE

Zusammenfassung: Die Gottesanbeterinnen (Mantodea) sind eine Insektengruppe, die vielen auch nicht naturkundlich interessierten Menschen bekannt ist – nicht zuletzt wegen des häufig beobachteten Sexualkannibalismus. Das fremdartige und formenreiche Erscheinungsbild der 2.500 beschriebenen Arten hat auch die Entomologinnen und Entomologen seit jeher fasziniert. Die Erforschung der Gottesanbeterinnen entwickelte sich in den vergangenen Jahrhunderten jedoch eher gemächlich. Als morphologische und molekulare Analysen in den 1990er Jahren erstmals einen phylogenetisch-systematischen Ansatz verfolgten, begann eine neue Ära der Mantodea-Forschung. Der vorliegende Beitrag fasst die bedeutendsten Arbeiten zur Untersuchung zur phylogenetischen Systematik und Evolution der Mantodea seit 1990 zusammen. Des Weiteren werden 32 bedeutende, seit 1990 publizierte Revisionen, 15 kommentierte Faunenlisten, eine stellvertretende Auswahl von sechs Arbeiten, die nomenklatorische Änderungen nach sich zogen, sowie sieben im entsprechenden Zeitraum publizierte Sammlungskataloge aufgelistet. Im Ausblick werden anstehende weiterführende Forschungsfragen und die Möglichkeiten neuer Methoden ebenso beleuchtet wie die Bedeutung von entomologisch interessierten Mantodea-Züchterinnen und -züchtern für die wissenschaftliche Erforschung der Morphologie und des Verhaltens dieser faszinierenden Insektengruppe. Erst durch das Engagement solcher Enthusiasten sind neue Einblicke in das Verhalten von Gottesanbeterinnen wie *Metallyticus* und *Hymenopus* und die Klärung der Identität nahezu unbekannter Arten wie *Triaenocorypha dohertii* möglich, bei der sich anhand von Fotos lebender Exemplare nachweisen ließ, dass es sich um die Jungtiere der weithin bekannten Gattung *Pachymantis* handelt, die im Lauf ihrer Postembryonalentwicklung charakteristische Strukturen zurückbilden. Ein vereinfachter phylogenetischer Stammbaum präsentiert den aktuellen Stand der Forschung im Bereich der taxonomischen Revision der Mantodea, während eine Tabelle den aktuellen Stand der Klassifikation der derzeit 21 Familien und 46 Unterfamilien zeigt.

Schlüsselwörter: Mantodea, Gottesanbeterinnen, phylogenetische Systematik, Taxonomie, Morphologie, molekulare Analysen

Summary: Praying mantises (Mantodea) are an insect group that is well known even to people without a background in natural history, probably mostly due to their sexual cannibalism that can be regularly observed. The alien and morphologically diverse appearance of the 2,500 described species has always fascinated entomologists. However, research on Mantodea developed slowly throughout the past centuries. A new era of mantodean research began when morphological and molecular analyses applied a phylogenetic systematic approach in the 1990s. The present article summarizes the major studies on mantodean phylogenetic systematics and evolution since 1990. Furthermore, 32 important revisions, 15 commented faunal lists, a representative selection of six studies that led to nomenclatural changes as well as seven collection catalogues published within the respective time frame are listed. Open questions as well as the potential of new methods are briefly discussed and

the importance of Mantodea breeders with an interest in entomology for the scientific research on the morphology and behaviour of this fascinating insect group is highlighted. The engagement of such enthusiasts allows new perspectives on the behaviour of mantises such as *Metalithicus* and *Hymenopus* and the clarification of the systematic identity of almost unknown species such as *Trianoecorypha dobertii*, for which photographs of living specimens led to the conclusion that they are the early instar nymphs of the well-known genus *Pachymantis*, that alter several characteristic structures during postembryonic development. A simplified phylogenetic tree presents the current state of mantodean research with regard to recent large-scale taxonomic revisions, whereas the currently accepted classification of the 21 families and 46 subfamilies is shown in a table.

Keywords: Mantodea, praying mantises, phylogenetic systematics, taxonomy, morphology, molecular analyses

1. Einleitung

Die Gottesanbeterinnen (Mantodea) sind eine ausgesprochen charismatische Insektengruppe. Ihre charakteristischen Merkmale sind auch für den Laien unverkennbar und tragen dazu bei, dass diese Tiere im Gegensatz zu vielen anderen Insektengruppen weiten Teilen der Bevölkerung ein Begriff sind.

Das erste Laufbeinpaar der Mantodea ist zu massiven, dornenbewehrten Raubbeinen umgestaltet. Ihren Kopf können die meisten Gottesanbeterinnen frei bewegen, was es ihnen erlaubt, bewegten Objekten hinterherzuschauen und dem Menschen direkt „in die Augen zu blicken“. Allerdings trägt vermutlich der Umstand, dass die Weibchen zum Teil während der Paarung das Männchen fressen (z. B. MAXWELL 1999), am meisten zum Bekanntheitsgrad der Gottesanbeterinnen in der Bevölkerung bei.

Systematisch zählen die Mantodea zweifelsohne zu den Dictyoptera, innerhalb derer sie die Schwestergruppe der Schaben und Termiten bilden (z. B. HENNIG 1969). Die Schaben

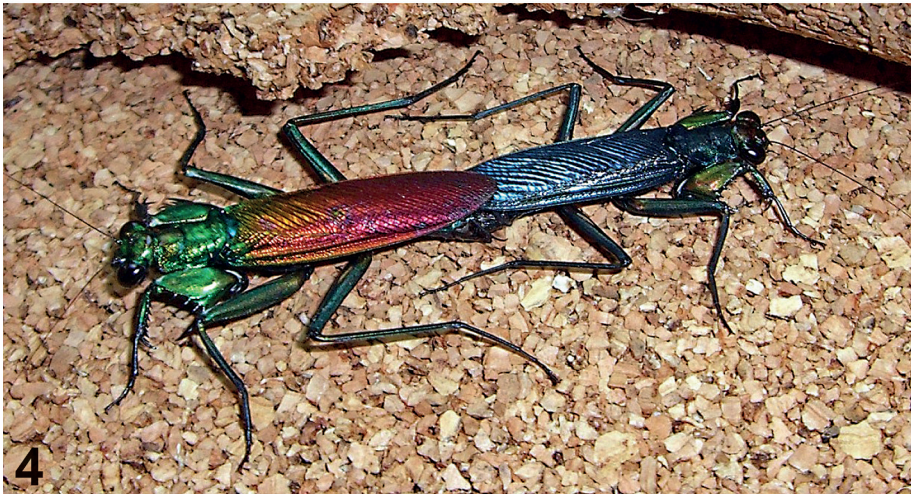
ihrerseits umfassen die Termiten (Isoptera), die aus einem gemeinsamen Vorfahren mit der holzbewohnenden Schabengattung *Cryptocercus* hervorgegangen sind (z. B. AHMAD 1950; INWARD et al. 2007; KLASS et al. 2008). Die Schaben im herkömmlichen Sinn („Blattaria“) sind somit nicht monophyletisch, da sie die Termiten in diesem Konzept nicht umfassen. Daher wird im wissenschaftlichen Konsens der Name Blattodea für das Monophylum aus den „traditionellen“ Schaben einschließlich der Termiten verwendet.

Viele morphologische Merkmale liefern Hinweise auf die direkte Verwandtschaft zwischen Mantodea und Blattodea. Zusammenfassungen und sehr detaillierte Untersuchungen zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Dictyoptera finden sich unter anderem bei HENNIG (1969), DEITZ et al. (2003), KLASS & MEIER (2006), KLASS et al. (2008), WARE et al. (2008) und LEGENDRE et al. (2015). Eines der offensichtlichsten abgeleiteten Merkmale ist die Ablage der Eier in von einem erhärtenden Sekret gebildeten Eipaketen (Ootheken; z. B. HENNIG 1969).

Abb. 1-13: Mit nur rund 2.500 Arten zeigen die Mantodea eine enorme habituelle Vielfalt.

Figs 1-13: With only 2.500 species Mantodea shows an enormous habitual variability.

1 *Chaeteessa* sp. (courtesy of CÉSAR FAVACHO). **2** *Acanthops erosula*, ♀ (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **3** *Eremiaphila gene* (courtesy of MATTHIAS BORER). **4** *Metalithicus splendidus*, copulation (♀ left) (courtesy of SÖREN MATERNA). **5** *Haania* sp., ♀ (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **6** *Toxodera beieri*, freshly hatched. **7** *Stenopyga extera*, copulation (♀ right) (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **8** *Helvia cardinalis*, copulation (♀ below). **9** *Deroplatys desiccata*, ♀. **10** *Perlamantis allibertii*, ♂. **11** *Tarachodula pantherina*, ♀ (8-11 Photos by authors). **12** *Theopompa* sp., ♀ (12 courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **13** *Choeradodis* sp., ♀ (courtesy of JOACHIM RHEINHEIMER and MICHAEL HASSLER).







Trotz der verhältnismäßig geringen Zahl von rund 2.500 beschriebenen Arten (WIELAND & SVENSON, im Druck) zeichnen sich die Mantodea durch eine ausgeprägte morphologische Diversität aus (Abb. 1-13). Ihre Körperlänge reicht von rund 12 mm kleinen (z. B. *Mantoida tenuis*, *Micromantis glauca*; vgl. GIGLIO-TOS 1927) bis hin zu 17 cm langen Arten (z. B. Weibchen von *Ischnomantis gigas*; vgl. KLASS & EHRMANN 2005). Die Fangbeine können unterschiedlichst gestaltet sein und bis auf einen femoralen Diskoidaldorn und die Tibialklaue alle Dornen zurückgebildet haben (z. B. *Amorphoscelinae*, siehe WIELAND 2013). Kopf- fortsätze unterschiedlichen Ursprungs und stark verbreiterte Rückenschilde und Loben an den Femora und Tibien der Laufbeine haben einen entscheidenden Einfluss auf den Habitus der Arten (z. B. WIELAND 2013; SVENSON et al. 2015; WIELAND & SVENSON im Druck; Abb. 2, 5, 6, 8, 9, 13). Die Gottesanbeterinnen umfassen zahlreiche Arten, die mimetische Anpassungen an ihre Umwelt zeigen. Dazu zählen verschiedenste Blattnachahmer, die trockenese (z. B. *Phyllocrania*, *Deroplatys*, *Acanthops*; Abb. 2, 9) oder grünes Laub (z. B. *Choeradodis*, *Pseudoxypops*; Abb. 13) imitieren. Schlanke Arten, die Zweige (z. B. *Popa*, *Toxodera*; Abb. 6) oder Gras (z. B. *Schizoccephala*) nachahmen, sind ebenfalls häufig zu finden. Aber auch Vogelkot (*Ceratantis*), Quarzstücke (*Eremiaphila*; Abb. 3), Flechten (*Oxytelaea*, *Chrysomantis*) und Moose (*Haania*; Abb. 5) zählen zum Repertoire der durch morphologische Anpassungen nachgeahmten Gegenstände und Organismen (-teile).

Angesichts dieser strukturellen Vielfalt verwundert es kaum, dass die Erforschung der Gottesanbeterinnen nie zum Erliegen kam. In den vergangenen zwei Jahrhunderten wurden zahlreiche Arbeiten zur Biologie und Klassifikation der Mantodea publiziert. An dieser Stelle soll auf die ältere Historie der Mantodeaforschung daher nicht eingegangen werden. Einen Überblick über ihre Ge-

schichte bieten beispielsweise BEIER (1964), ROY (1987, 2014) und WIELAND (2013).

Obwohl das erklärte Ziel der Untersuchungen zu Klassifikation und System der Mantodea immer die Aufklärung ihrer Stammesgeschichte war, wurden konsequent phylogenetisch-systematische Ansätze nach HENNIG (1950) erst seit den 1990er Jahren auf die Mantodea angewendet. Seit jener Zeit hat sich ein anhaltender „Run“ auf die wissenschaftliche Erforschung der Mantodea entwickelt, der ungebrochen scheint und sich nicht zuletzt im Erscheinen eines Themenheftes zu Gottesanbeterinnen in der Zeitschrift *Zootaxa* widerspiegelt (RIVERA & SVENSON 2014).

Der vorliegende Beitrag verschafft einen Überblick dieser Entwicklungen bis zum aktuellen Stand der Forschung.

2. Die phylogenetische Systematik der Mantodea seit 1990

Viele Untersuchungen seit den 1990er Jahren wendeten die Grundlagen der phylogenetischen Systematik nach HENNIG (1950) konsequent auf die Gottesanbeterinnen an. KLASS (1995, 1997) untersuchte die Morphologie der männlichen Genitalorgane der Dictyoptera und erstellte Stammbäume der untersuchten Taxa anhand apomorpher Merkmalszustände. Die Studien umfassten allerdings nur vier Gottesanbeterinnen-Arten, denn der Fokus der Arbeit lag nicht speziell auf den Mantodea, sondern auf den Dictyoptera als Ganzes. Gleiches gilt für die weiterführende Arbeit von KLASS & MEIER (2006), in der dieselben vier Arten untersucht wurden. Die Auswahl der vier Mantodea-Vertreter war in Hinblick auf die basalen Verzweigungen des Stammbaumes hin ausgelegt. Um dieser Frage auf den Grund zu gehen, wählten die Autoren die Gattungen *Chaeteessa* (Abb. 1), *Mantoida* und *Metallyticus* (Abb. 4) sowie die Gattung *Sphodromantis* mit einer Vielzahl abgeleiteter Merkmale für die Analysen. Die drei

erstgenannten Gattungen stehen nach wie vor in der Debatte um die basalen Verzweigungen des Mantodea-Stammbaumes an erster Stelle.

JANTSCH (1999) untersuchte in einer nicht publizierten Dissertation die Morphologie von 78 neotropischen Mantodea und erstellte einen phylogenetischen Stammbaum anhand der gefundenen Merkmalszustände. Obwohl es sich bei dieser Arbeit um die erste umfassendere Analyse mit einer vergleichsweise großen Anzahl von Arten handelt, konnte sie die Frage nach der Stammesgeschichte der Gruppe nicht bedeutend voranbringen. Die überwiegende Anzahl phylogenetisch relevanter Taxa kommt nur außerhalb der Neotropis vor und wurde von JANTSCH (1999) daher nicht berücksichtigt.

Verschiedene Arten der Mantodea wurden seit dem Jahr 2000 in viele Studien einbezogen. Die untersuchten Artenzahlen hielten sich jedoch mit meist weniger als zehn Arten in Grenzen, da sich die Fragestellungen auf die Phylogenie der gesamten Insekten bezogen, die Mantodea nur als Außengruppen behandelten oder die Studien lediglich auf kleine Gruppen innerhalb der Mantodea fokussierten (z. B. WHEELER et al. 2001; LOMBARDO & IPPOLITO 2004; JARVIS et al. 2005; INWARD et al. 2007; LO et al. 2007; AGABITI et al. 2010).

Eine enorme Erleichterung für die Erforschung der Gottesanbeterinnen bereitete die Veröffentlichung des Kataloges von EH RMANN (2002). In der Vergangenheit wurden wiederholt Kataloge publiziert. Der letzte umfassende Katalog aller bis dahin bekannten Arten (bis heute der einzige, der Maße und Schlüssel zu jeder einzelnen Art beinhaltet) wurde von GIGLIO-TOS im Jahr 1927 veröffentlicht. Der Katalog von EH RMANN (2002) lieferte nicht nur Habitusinformationen zu allen bis dahin beschriebenen Gattungen, sondern listete auch Synonyme, Publikationen zur Art, Informationen zum Verbleib des Typusmaterials und zum Verbreitungsgebiet der Arten auf. Zudem

führte ein umfangreicher einleitender Teil des Werkes in Morphologie, Physiologie, Fortpflanzungsbiologie und weitere biologische Aspekte der Mantodea ein. Abgerundet wurde der Katalog durch eine Liste der seinerzeit aktuellen Klassifikation bis auf Gattungsebene sowie einen Bildteil mit über 80 Farbfotos lebender Tiere. Auch, wenn die Daten aufgrund neuerer Erkenntnisse nicht mehr für jede Art aktuell sind und sich in den vergangenen eineinhalb Jahrzehnten anhand der nachfolgend dargestellten Arbeiten grundlegend gewandelt haben, ist EH RMANN (2002) nach wie vor das umfangreichste Standardwerk für jeden an den Mantodea Forschenden.

Ein weiterer Katalog wurde von OTTE & SPEARMAN (2005) publiziert. Er beinhaltet eine reine Auflistung der Arten einschließlich ihrer Synonyme und bibliographischen Referenzen. In verschiedenen taxonomischen Punkten weichen OTTE & SPEARMAN (2005) deutlich von EH RMANN (2002) ab (ROY 2006). Der Katalog von OTTE & SPEARMAN (2005) dient als Datenbasis für die Mantodea Species File Online Datenbank (<http://mantodea.speciesfile.org>), die regelmäßig aktualisiert wird.

Die Anwendung umfangreicher molekularer Analysen für phylogenetische Fragestellungen begann mit der Publikation von SVENSON & WHITING (2004). Ihre Analyse umfasste 55 Arten von Gottesanbeterinnen und bezog die Informationen von rund 6.000 Basenpaaren aus fünf mitochondrialen und nukleären Genen in die Auswertung ein. Obwohl die Taxonauswahl dieser Arbeit viele wichtige Taxa für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Mantodea umfasste, konnten doch aufgrund des Bedarfs an frischem Material für die Arbeit viele Schlüsseltaxa nicht untersucht werden, darunter *Chaeteessa* (Abb. 1), *Metallyticus* (Abb. 4), Eremiaphilidae (Abb. 3), Perlamantinae (Abb. 10) und Amorphoscelinae. Ungeachtet dessen markierte diese Arbeit den Ausgangspunkt für die

Analyse der Mantodea anhand molekularer Merkmale.

Der in jener Arbeit publizierte erste große molekulare Stammbaum warf viele Fragen zur aktuellen Klassifikation und Systematik der Mantodea auf. Für den Großteil der bisher als zusammengehörig angenommenen Taxa konnte die Monophylie nicht bestätigt werden. Die Para- und Polyphylie vieler Gruppen bestätigte sich in umfangreicheren späteren Studien (s. u.) und führte nachfolgend zu den umfangreichen, auf total-evidence-Analysen basierenden Revisionen einzelner wiederholt gefundener Großtaxa in den vergangenen Jahren (z. B. SVENSON & WHITING 2009; SVENSON et al. 2015; RIVERA & SVENSON 2016; s. u.).

Aufbauend auf der Arbeit von SVENSON & WHITING (2004) publizierten YAGER & SVENSON (2008) in einer Arbeit zur Morphologie und Evolution der thorakalen Gehörorgane bei Gottesanbeterinnen einen deutlich umfassenderen Stammbaum. In diese Analyse flossen die molekularen Daten aus sieben Genen mit rund 8.000 Basenpaaren für 158 Arten ein. Zudem wurden 13 morphologische Merkmale der Gehörorgane getrennt für Weibchen und Männchen codiert und in der Analyse berücksichtigt. YAGER & SVENSON (2008) bezogen erstmals wichtige Taxa mit ein, die für die Untersuchung der Stammesgeschichte der Mantodea unabdingbar sind, darunter *Chaeteessa* (Abb. 1), *Metallyticus* (Abb. 4) und *Eremiaphila* (Abb. 3). Neben der Rekonstruktion der Evolution der Gehörorgane konnten YAGER & SVENSON (2008) anhand der molekularen Daten unter anderem zeigen, dass ein umfangreiches monophyletisches, neotropisches Taxon primär gehörloser Mantodea existiert, das später als Acanthopoidea bzw. „polymorphic earless praying mantises“ (PEPM) revidiert wurde (RIVERA & SVENSON 2016, s. u.).

Im Jahr darauf publizierten SVENSON & WHITING (2009) die bislang umfangreichste Analyse der Gottesanbeterinnen. In den phylogenetischen Stammbaum flossen

die Daten aus neun Genen (rund 9.800 Basenpaare) für 329 Individuen aus 288 Arten ein. Erstmals wurden Vertreter aller seinerzeit anerkannten Familien sowie 45 der 48 Unterfamilien untersucht. Anhand einer von Körpermerkmalen unabhängigen Methode konnte erstmals zweifelsfrei gezeigt werden, wie wenige der bis dahin anerkannten Familien und Unterfamilien der bestehenden Klassifikation tatsächlich monophyletisch sind.

Es zeigte sich in beeindruckender Weise, dass unter anderem konvergent entstandene morphologische Merkmale das traditionelle, vorwiegend typologisch begründete Verständnis der Gottesanbeterinnenverwandtschaft in der Vergangenheit vielfach fehlgeleitet haben. Ein besonders eingängiges Beispiel hierfür sind die Rinden bewohnenden Gottesanbeterinnen, die ehemals als „Liturgusidae“ zusammen klassifiziert wurden. Die molekularen Daten (und auch die morphologischen Merkmale, siehe WIELAND 2013) zeigten, dass die Vertreter dieser vermeintlich monophyletischen Gruppe auf den verschiedenen Kontinenten nicht miteinander, sondern mit den anderen Arten desselben Kontinents verwandt sind. Da jene sympatrisch vorkommenden Arten typologisch grundlegend anders aussehen, hatte kein Taxonom zuvor angenommen, dass so unterschiedliche Formen miteinander nächstverwandt sein könnten. Tatsächlich haben offenbar die Mantodea jedes Mal, wenn sie ein neues Habitat erobert haben, ähnliche morphologische Anpassungen an dieses Habitat erfahren, aus denen ein nahezu einheitliches „habitat-typisches“ Erscheinungsbild resultierte. SVENSON & WHITING (2009) bezeichneten ein solches habitatgebundenes Erscheinungsbild am Beispiel der „Liturgusidae“ nach WILLIAMS (1972) als „ecomorph“. Alle Rindenbewohner sind flach gebaut, haben lange Beine, zeigen eine braun-grüne oder grau-braune Tarnfärbung (z. B. *Theopompa*, siehe Abb. 12) und sehr ähnliche Vermeidungsstrategien. Werden sie

gestört, laufen sie blitzschnell auf die Rückseite des Baumstammes. All diese Merkmale sind offenbar im Lauf der Evolution der Mantodea immer wieder entstanden. Ein besonders klares Merkmal, das die Polyphylie der „*Liturgusidae*“ aus morphologischer Sicht stützt, ist das Fehlen eines metathorakalen Gehörorgans der Rinden bewohnenden Gattung *Liturgusa*, welches die übrigen Rinden bewohnenden Arten jedoch besitzen. Im molekularen Stammbaum kristallisierte sich die Position von *Liturgusa* inmitten eines monophyletischen neotropischen Taxons vollkommen anders aussehender Arten heraus, die ebenfalls alle primär kein solches Gehörorgan besitzen.

In Anlehnung an diese Ergebnisse revidierte SVENSON (2014) die Gattung *Liturgusa* (s. u.). Die erste umfassende, auf rein morphologischen Merkmalen basierende phylogenetische Analyse der Gottesanbeterinnen wurde von WIELAND (2013) publiziert. Darin wurden 152 Merkmale des gesamten Exoskeletts für 122 Gottesanbeterinnen-Arten codiert. Die untersuchten Strukturen wurden detailliert beschrieben, illustriert und diskutiert. Der resultierende phylogenetische Stammbaum zeigte Übereinstimmungen mit den molekularen Analysen (SVENSON & WHITING 2004, 2009; YAGER & SVENSON 2008), aber auch mit der traditionellen Klassifikation (EHRMANN 2002). Letzteres war zu erwarten, da die codierten morphologischen Merkmale auch jene Merkmale des Körperbaus beinhalteten, deren multiple konvergente Evolution aufgrund der Anpassung an ähnliche Habitate angenommen werden muss (s. o.).

WIELAND (2013) präsentierte zudem umfangreiche Übersichten zu verschiedensten Themen bezüglich der Systematik und Morphologie der Mantodea. Neben Zusammenfassungen zu allen seinerzeit anerkannten Untergruppen der Mantodea und einem Überblick über die relevante Literatur zu morphologischen und phylogenetischen Fragestellungen wurden die Evolution

einzelner Merkmalskomplexe diskutiert (z. B. die aberrante Fangbeinmorphologie von *Chaeteessa* und *Metallyticus*), Veränderungen verschiedener Merkmale im Lauf der Postembryonalentwicklung beleuchtet sowie die Lebensweise früher Mantodea hypothetisiert. Neben der phylogenetischen Analyse morphologischer Daten bildet WIELAND (2013) somit ein Nachschlagewerk zu morphologischen Merkmalen des Exoskeletts und der entsprechenden Literatur für jeden an Gottesanbeterinnen Interessierten.

Aus den Arbeiten von SVENSON & WHITING (2009) und WIELAND (2013) ergab sich die Grundlage für eine umfassende Revision der gesamten Gottesanbeterinnen anhand molekularer und morphologischer Merkmale. In den vergangenen Jahren wurden mehrere umfangreiche Revisionen monophyletischer Großgruppen aus dem Stammbaum von SVENSON & WHITING (2009) publiziert. Dieser diente dabei als Wegweiser, in den Revisionen wurden hingegen neue molekulare und total-evidence-Analysen durchgeführt. Morphologische Merkmale der entsprechenden Taxa wurden dargestellt und diskutiert. Auf diesen Analysen aufbauend, wird die traditionelle Klassifikation *sensu* EHRMANN (2002) Schritt für Schritt an die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen herangeführt.

SVENSON et al. (2015) veröffentlichten eine Revision des Monophylums aus Hymenopodidae und Empusidae. Diese charismatische und oft farbenfrohe Gruppe von Gottesanbeterinnen wurde in den vorangegangenen Analysen als weitestgehend zusammengehörig bestätigt. Allerdings hatten frühere Analysen gezeigt, dass ein Teil der Gruppe mit vier afrotropischen Gattungen aus dem traditionellen Konzept der Hymenopodidae herausfiel und einige zuvor an anderer Stelle im System vermutete Taxa (Sibyllidae, Phyllothelyinae) tatsächlich innerhalb der Hymenopodidae stehen.

In dieser Arbeit wurde eine total-evidence-Analyse anhand molekularer und morpho-

logischer Daten durchgeführt. Die Klassifikation wurde entsprechend angepasst. Dabei wurden detaillierte Diagnosen aller Taxa sowie Schlüssel zu den Gattungen präsentiert. Hochwertige Fotos von Sammlungsmaterial der Vertreter jeder Gattung rundeten die Revision ab.

Dem Schema der Revision von SVENSON et al. (2015) folgend, wurde anschließend eine Revision der Vadini publiziert (SVENSON et al. 2016). Wiederum wurde eine total-evidence-Analyse genutzt, um die resultierenden Ergebnisse in eine aktualisierte Klassifikation umzusetzen. Zudem erlaubte die Analyse die Untersuchung der Evolution von Kopffortsätzen und Loben an den Beinen, die zur Kryptis bei vielen der Arten beitragen. Hierbei zeigte sich, dass bei diesen Gottesanbeterinnen die Re-Evolution morphologischer Merkmale zu beobachten ist und einen weiteren Hinweis darauf liefert, dass DOLLOS Gesetz zur Wiederkehr einmal in der Stammesgeschichte von Organismen verlorener Merkmale nicht grundsätzlich gilt (vgl. BRADLER 2009).

Im selben Jahr publizierten RIVERA & SVENSON (2016) eine umfassende Revision eines großen monophyletischen neotropischen Taxons – der Acanthopoidea oder „polymorphic earless praying mantises (PEPM)“. Die Existenz dieses Monophylums wurde seit Beginn der molekularen Untersuchungen immer wieder bestätigt. Allen Arten des Taxons ist das Fehlen eines metathorakalen Gehörorgans gemein. Zwar ist dieser Zustand als plesiomorph zu werten, doch sind alle außerhalb dieses Taxons liegenden Mantodea (mit Ausnahme der südostasiatischen *Metallicids*, deren Position im Mantodea-System noch diskutiert wird, s. u.) mit einem solchen Gehörorgan ausgestattet – auch die verwandtschaftlich nicht innerhalb dieses Taxons angesiedelten neotropischen Arten. Da die Acanthopoidea in der Neotropis rund 55 % der Mantodea-Diversität ausmachen (RIVERA & SVENSON 2016), lag eine Revision dieser Gruppe nahe. In der

Tradition der zuvor dargelegten Arbeiten wurden auch hier die molekularen und morphologischen Daten analysiert und die Klassifikation entsprechend angepasst. Wiederum wurden morphologische Merkmale umfangreich diskutiert und dargestellt sowie mit Fotos lebender Vertreter des Taxons abgerundet. Zudem wurde in dieser Arbeit detailliert die Bedeutung der Ootheken als Merkmalsträger für die phylogenetische Analyse dargelegt und Charakteristika der Ootheken für die jeweiligen Vertreter des Taxons präsentiert.

Neben vielen phylogenetischen Fragestellungen, die zu beleuchten den Rahmen dieses Beitrags sprengen würde, spielt vor allem die Frage nach dem Ursprung der Mantodea und den „ursprünglichsten“ rezenten Vertretern eine große Rolle. Wie bereits erwähnt, stehen im Zentrum dieser Fragestellung drei Taxa: die neotropischen Chaeteessidae (monogenerisch; Abb. 1), die ebenfalls neotropischen Mantoididae (mit zwei Gattungen) sowie die südostasiatischen Metallicidae (monogenerisch, Abb. 4). Interessanterweise ist die Frage nach der „Basis“ der Mantodea trotz mannigfaltiger Ansätze und Analysen bislang nicht endgültig geklärt.

KLASS (1995, 1997) und KLASS & MEIER (2006) fanden anhand der morphologischen Strukturen der männlichen Genitalien wiederholt ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mantoida* und allen übrigen rezenten Mantodea (*Mantoida* + (*Chaeteessa* + (*Metallicus* + übrige Mantodea))). In molekularen Analysen (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016) und auch in der morphologischen Arbeit von WIELAND (2013) wurde hingegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Chaeteessa* und den übrigen rezenten Mantodea festgestellt. Die Analysen von YAGER & SVENSON (2008) und LEGENDRE et al. (2015) fanden *Chaeteessa* an deutlich abgeleiteter Stelle im Mantodea-Stammbaum, was jedoch von beiden Autorengruppen kritisch betrachtet und als

nicht plausibel diskutiert wurde. Im Fall von YAGER & SVENSON (2008) spielte vermutlich die Verwendung von altem Museumsmaterial eine Rolle, bei LEGENDRE et al. (2015) wurde nicht der vollständige verfügbare genetische Datensatz in die Analyse einbezogen, was von den Autoren als mögliche Ursache für die unwahrscheinliche Position von *Chaeteessa* interpretiert wurde. Die Annahme, dass *Chaeteessa* die Schwestergruppe der übrigen rezenten Mantodea ist, ist nicht unbegründet, zeigt diese ungewöhnliche Gattung doch verschiedene plesiomorphe Merkmalszustände, die den übrigen Mantodea fehlen. Beispielsweise tragen die Laufbeinfemora und -tibien eine Bedornung, die bei den Schaben weit verbreitet ist, den Mantodea jedoch ansonsten fehlt (z. B. WIELAND 2013).

Deutlich umstrittener hingegen ist die Position von *Metallyticus* im phylogenetischen Stammbaum der Mantodea. Während in den Analysen von SVENSON & WHITING (2009) die Gattung erst nach den Acanthopoidea angesiedelt ist (*Chaeteessa* + (*Mantoida* + (Acanthopoidea + (*Metallyticus* + übrige Mantodea)))), kam sie bei KLASS (1995, 1997) und KLASS & MEIER (2006) nach *Mantoida* und *Chaeteessa* heraus (s. o.). Wieland (2013) fand *Metallyticus* an der zweiten Dichotomie des Stammbaumes (*Chaeteessa* + (*Metallyticus* + (*Mantoida* + übrige Mantodea)))), LEGENDRE et al. (2015) hingegen fanden ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mantoida* und *Metallyticus*, während *Chaeteessa* wie erwähnt distaler im Stammbaum herauskam. Eine Übersicht verschiedener Hypothesen zur Position von *Metallyticus* im phylogenetischen System der Mantodea findet sich bei RIVERA & SVENSON (2016: Abb. 4, Inset).

3. Weitere taxonomische und nomenklatorische Arbeiten seit 1990

Neben den oben aufgeführten Publikationen, die die Erforschung der Stammesgeschichte der Mantodea maßgeblich vorange-

bracht haben, erschien seit 1990 eine enorme Anzahl an Gattungsrevisionen und taxonomischen Arbeiten zu neuen Gattungen und Arten. Stellvertretend werden nachfolgend ausgewählte Revisionen gelistet:

ROY (1996: Sibyllinae, 2002: *Macromantis*, 2004: Empusidae, 2005: *Tisma*, 2009: Toxoderini, 2013a: *Pachymantis*, 2013b: *Oxyphloidea*, 2013c: *Chrysomantis*); MILLEDGE (1990: *Nesoxypilus*, 1997: Archimantini, 2005: *Sphodropoda*, *Trachymantis*, *Zopheromantis*, 2014: *Rhodomantis*); LOMBARDO & IPPOLITO (2004: *Acanthops*); ROY & SVENSON (2007: *Ceratomantis*, 2011: *Platycalymma*); GE & CHEN (2008: *Palaeothespis*); EHRLMANN & ROY (2009: *Phyllothelys*); ROY & EHRLMANN (2009: *Zoolea*); RIVERA et al. (2011: *Pseudopogonogaster*); SVENSON & ROY (2011: *Hyalomantis*); ROY & STIEWE (2011: *Orthoderella*, 2014: *Galinthias*, 2016: *Calamothespis*); AGUDELO (2014: *Mantoida/Paramantoida*); BATTISTON et al. (2014: *Apteromantis*); LOMBARDO et al. (2014a: *Otomantis*, 2014b: *Parastagmatoptera*); SCHERRER (2014: *Miobantia*); SVENSON (2014: *Liturgusa*); SHCHERBAKOV et al. (2016: *Helio-mantis*); RODRIGUES & MARQUES CANCELLO (2016: *Stagmatoptera*); SCHWARZ & SHCHERBAKOV (2017: *Hestiasulini*); SCHWARZ & EHRLMANN (2017: *Paratheopompa*, *Theopompa*, *Humbertiella*); STIEWE & SHCHERBAKOV (2017: *Nemotha*, *Tricondylomimus*).

Außerdem präsentierten verschiedene Arbeiten kommentierte Faunenlisten oder Übersichten der Mantodeafauna oder ausgewählter Gruppen umgrenzter Gebiete. Beispielhaft seien hier folgende Arbeiten genannt:

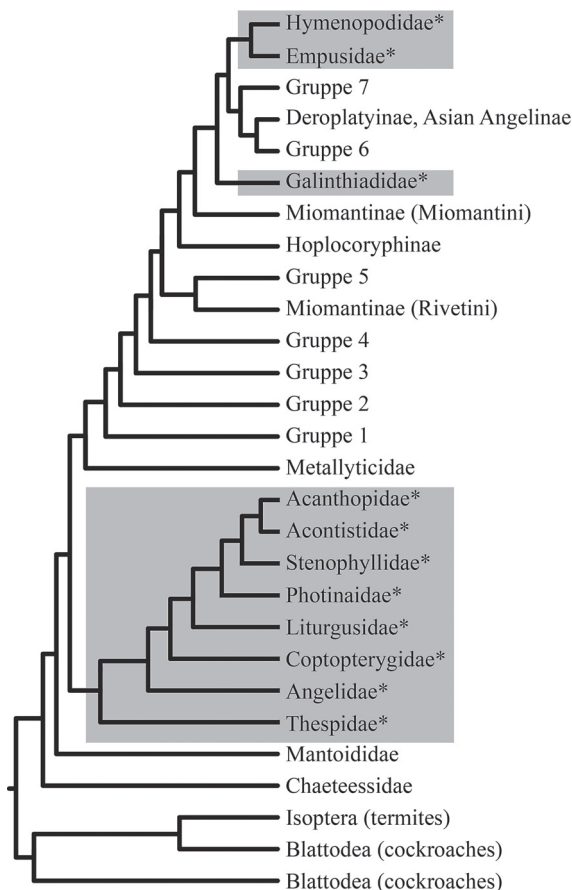
MUKHERJEE et al. (1995: Mantodea, Indien); YANG & WANG (1999: Mantodea, Fujian Province, China); LOMBARDO & AGABITI (2001: Mantodea, Ecuador); LOMBARDO & PEREZ-GELABERT (2004: Mantodea, Hispaniola); VYJAYANDI (2007: Mantodea, Kerala); EHRLMANN & KOÇAK (2009: Mantodea, Neotropis); AGABITI et al. (2010: *Ameles*, Mittelmeerraum); BRAGG (2010: Liturgusidae, Borneo); MOHAMMAD et al. (2011: Mantodea,

Ägypten); ROY (2011: Amorphoscelis, Indomalaiische Region); SCHWARZ & KONOPIK (2014: Mantodea, Borneo); WIELAND et al. (2014: Mantodea, Kanaren); EHRLMANN & BORER (2015: Mantodea, Nepal); SHCHERBAKOV & SAVITSKY (2015: Mantodea, Russland); TEDROW et al. (2015: Mantodea, Ruanda). Die große Anzahl taxonomischer und systematischer Arbeiten bringt es mit sich, dass durch die Aufarbeitung von Typusmaterial verstärkt Synonymien aufgedeckt werden. In den meisten Fällen betrifft dies wenig bekannte Arten und wird im Rahmen von Gattungsrevisionen behandelt. In einigen Fällen halten die Ergebnisse aber durchaus Überraschungen bereit. *Parymenopus davisoni*, die in Mantodea-Kreisen weithin bekannte und charismatische Schwesterart der Orchideenmantis *Hymenopus coronatus*, wurde jüngst als Juniorsynonym der vermeintlich nahezu unbekannten *Helvia cardinalis* (Abb. 8) erkannt (SCHWARZ 2015). Ein weiteres faszinierendes Beispiel ist *Tri-aenocorypha dobertii*, eine Art, die von WOOD-MASON (1890) beschrieben wurde. Die Originalbeschreibung erfolgte anhand einer frühen Nymphe (vermutlich 1. Stadium), die einzigartige morphologische Strukturen zeigt. Diese umfassen drei lange, dornartige Fortsätze auf dem Kopf, vier ebensolche Dornen auf dem Pronotum sowie lange, lanzettliche Fortsätze an den Seiten des Abdomens. Nach der Erstbeschreibung wurde diese Art nie wieder gefunden, ebenso wenig die zu dieser Art gehörenden adulten Tiere. Erst durch qualitativ hochwertige Fotografien von „*Tri-aenocorypha dobertii*“ im Internet sowie erwachsenen Tieren der Art zeigten, dass es sich bei „*Tri-aenocorypha dobertii*“ um Jungtiere einer Art aus der weithin bekannten Gattung *Pachymantis* handelt (SVENSON et al. 2015). Offenbar verlieren die Jungtiere im Laufe der Postembryonalentwicklung ihre markanten Strukturen, deren Spuren jedoch beim Adultus durchaus noch nachweisbar sind (SVENSON et al. 2015). Solche Effekte sind bei Mantodea bekannt und wurden

Tab. 1: Aktuelle Klassifikation der Mantodea mit 21 Familien und 46 Unterfamilien.

Tab. 1: Current classification of the Mantodea with 21 families and 46 subfamilies.

	Familie	Unterfamilie
1	Acanthopidae	
2	Acontistidae	
3	Amorphoscelidae	Amorphoscelinae Paraoxyphilinae Perlamaninae
4	Angelidae	
5	Chaeteessidae	
6	Coptopterygidae	
7	Empusidae	Blepharodinae Empusinae
8	Epaphroditidae	
9	Eremiaphilidae	
10	Galinthiidae	
11	Hymenopodidae	Acromantinae Hymenopodinae Oxyphilinae Phyllocraniinae Phyllothelyinae Sibyllinae
12	Iridopterygidae	Hapalomantinae Iridopteryginae Nanomantinae Nilomantinae Tropidomantinae
13	Liturgusidae	Liturgusinae
14	Mantidae	Amelinae Antenninae Archimantinae Choeradodinae Chroicopterinae Comptosinae Deroplatyinae Dystactinae Mantinae Mellierinae Miomantinae Orthoderinae Oxyothestinae Schizoccephalinae Stagmatopterinae Stagmomantinae Vatinae
15	Mantoididae	
16	Metallyticidae	
17	Photinaidae	Cardiopterinae Macromantinae Photininae Photiomantinae
18	Stenophyllidae	
19	Tarachodidae	Caliridinae Tarachodinae
20	Thespidae	Bantiinae Miobantiinae Pseudomiopteryginae Pseudopogonogastrinae Thespiinae
21	Toxoderidae	Toxoderinae
	21	46



- Gruppe 1: Chroicopterinae, Afrikanische Amelinae, Dystactinae, *Tarachina*
 Gruppe 2: Iridopterygidae, Amorphoscelidae, Australische "Liturgusinae", *Leptomantella*
 Gruppe 3: Amelinae der östlichen Hemisphäre, Asiatische "Liturgusinae", *Hapalopeza*
 Gruppe 4: Caliridinae, Thespiinae der östlichen Hemisphäre, Haaniinae
 Gruppe 5: Tarachodinae, Eremiaphilidae, Comptoshespinae, Oxyothespinae, Toxoderidae, Heterochaetini, Amelini der westlichen Hemisphäre, Schizocephalinae
 Gruppe 6: Afrikanische "Liturgusinae", Afrikanische "Angelinae", Danuriini
 Gruppe 7: Vatininae*, Antemninae, Mantinae, Stagmomantinae, Stagmatopterinae

Abb. 14: Darstellung der derzeit bekannten phylogenetischen Verhältnisse innerhalb der rezenten Mantodea, verändert nach WIELAND & SVENSON (im Druck). Die Daten gehen zurück auf molekulare und morphologische Ergebnisse (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016; SVENSON et al. 2016). Graue Unterlegung und ein Stern am Namen des Taxons markieren monophyletische Gruppen, die kürzlich revidiert wurden. Um die phylogenetischen Verhältnisse übersichtlich darzustellen, werden umfangreiche monophyletische Gruppen unter dem Stammbaum als entsprechende Auflistung von Unterfamilien, Gattungen und geographisch begrenzten Teilen von Taxongruppen erläutert.

Fig. 14: The currently known phylogenetic relationships within the extant Mantodea, modified after WIELAND & SVENSON (in press). Data based on molecular and morphological results (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016; SVENSON et al. 2016). Monophyletic groups recently revised are shown in grey shading and an asterisk beside the taxon. To clearly represent the phylogenetic relationships, large monophyletic groups are listed below the cladogram with subfamilies, genera and taxa restricted to specific geographic regions.

unter anderem von WIELAND (2013) für unterschiedliche Merkmale verschiedener Arten beschrieben. Zu welcher *Pachymantis*-Art die 1890 beschriebene „*Triaenocorypha*“ gehört, wird sich erst in Zukunft zeigen und kann vermutlich nur durch die Lebendhaltung und Nachzucht aller *Pachymantis*-Arten eindeutig geklärt werden.

Als weitere Beispiele für wichtige Arbeiten seit 1990, die notwendige nomenklatorische Änderungen für Mantodea-Taxa einführen, seien stellvertretend folgende Publikationen genannt:

RIVERA (2014: Synonymie von *Thespoides* und *Angela*); ROY & EHRLMANN (2014: Synonymie von *Laxomantis* und *Aethalochroa*); SVENSON & VOLLMER (2014: Synonymie von *Ephippiomantis* und *Majangella*); AGUDELO & RIVERA (2015: mehrere nomenklatorische Änderungen); IPPOLITO & LOMBARDO (2015: Synonymie von *Paroxyopsis* und *Lobocneme*); WIELAND et al. (2017: nomenklatorische Konservierung des Namens *Ameles limbata*).

Insgesamt wurden allein seit Erscheinen des Kataloges von EHRLMANN (2002) rund 150 taxonomisch relevante Arbeiten publiziert. Einen detaillierteren aktuellen Überblick über die Entwicklung von Klassifikation und Systematik der Mantodea in jüngster Vergangenheit liefern WIELAND & SVENSON (im Druck). Tabelle 1 stellt den aktuellen Stand der Klassifikation dar, nach dem die Mantodea derzeit in 21 Familien mit 46 Unterfamilien unterteilt werden. Abbildung 14 liefert einen schematisierten Überblick über die Phylogenie der Mantodea und die bisher umfangreich revidierten Taxa.

4. Sammlungskataloge seit 1990

Eine weitere wichtige Gruppe von Publikationen sind Kataloge zu Museumssammlungen, hier vor allem des Typusmaterials. Für die Mantodea wurden mehrere Kataloge seit 1990 publiziert und vereinfachen so die Lokalisierung des Typusmaterials. Unter den Typuskatalogen seien genannt:

PARIS (1993: Typusmaterial von I. Bolivar in der Sammlung des Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid)); MUKHERJEE et al. (2005: Typusmaterial der Sammlung des Central Entomological Laboratory des Zoological Survey of India (Kalkutta, Indien)); ROY & CUCHE (2005: Typusmaterial in der Sammlung des Muséum d'histoire naturelle (Genf, Schweiz)); PFÄUTI & HOLLIER (2012: Ergänzungen zum Typusmaterial in der Sammlung des Muséum d'histoire naturelle (Genf, Schweiz)); LAMPE et al. (2010: Typusmaterial in der Sammlung des Zoologischen Forschungsmuseums Alexander Koenig (Bonn)); SVENSON (2014: Typusmaterial in der Sammlung des National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USA)) und SRINIVASAN et al. (2015: Ergänzungen zum Typusmaterial in der Sammlung des Central Entomological Laboratory des Zoological Survey of India (Kalkutta, Indien)).

5. Ausblick und offene Fragen

5.1. Zukünftige Revisionen

Der beschrittene Weg umfangreicher und detaillierter Revisionen monophyletischer Gruppen, die nach total-evidence-Analysen identifiziert werden, ist ein guter methodischer Ansatz zur Aktualisierung der bestehenden Mantodea-Klassifikation. Sinnvollerweise sollte er konsequent für alle Mantodea durchgeführt werden. Dieses Unterfangen ist sicher eine große Aufgabe, aber die Grundsteine sind gelegt. Gezwungenermaßen bleiben auf diesem Weg Gattungen in ungeklärter Zuordnung (*incertae sedis*) stehen, die im Rahmen von Revisionen aus ehemals anerkannten, jedoch als nicht-monophyletisch erkannten Gruppen herausfallen. Hierbei handelt es sich derzeit um rund 180 Arten in rund 40 Gattungen (WIELAND & SVENSON im Druck). Am Ende des Prozesses werden jedoch auch sie ihren Platz in der aktualisierten Klassifikation finden.

5.2. Neue Methoden

Wie in allen Bereichen der Wissenschaft erlauben neue Untersuchungsmethoden auch in der Gottesanbeterinnenforschung frische Blickwinkel auf verschiedene Aspekte der Organismen. Nachdem die molekularen Analysen unser Verständnis der Mantodea-Klassifikation in ein neues Licht gerückt haben, stehen nun die Auswertungen von Transkriptomdaten in den Startlöchern. Im Rahmen des 1KITE-Projektes (z. B. MISOF et al. 2014; www.1kite.org) sollen in naher Zukunft die ersten Auswertungen zur Phylogenie der Mantodea publiziert werden. Ob sie grundlegende Veränderungen zu den Ergebnissen molekularer Analysen bringen, wird sich zeigen.

Die dreidimensionale Rekonstruktion morphologischer Strukturen (Micro-CT) wird bereits seit langer Zeit durchgeführt (z. B. GRIMALDI 2003; WIPFLER et al. 2012; WIELAND 2013). Diese Methode wird zunehmend günstiger und weniger zeitintensiv, sie ist heutzutage bereits mit Tischgeräten durchführbar. Zudem erlaubt sie die Rekonstruktion von Fossilien, die auf diese Weise aus dem Stein oder dem Bernstein digital „herausgelöst“ werden können (z. B. SCHWERMANN et al. 2016). Daher ist anzunehmen, dass die 3D-Rekonstruktion auch in der Mantodeaforschung verstärkt Anwendung finden wird. Mit Sicherheit ist sie in der Lage, viele offene Fragen morphologischer Natur zu klären.

5.3. Morphologie und Verhalten

Die Arbeit von WIELAND (2013) konnte viele Fragen und Probleme in der Evolution der Mantodea seitens der Morphologie näher beleuchten und Hypothesen zur Entstehung verschiedener Strukturen liefern. Es zeigte sich wiederholt, dass vor allem morphologische Veränderungen während der Postembryonalentwicklung wunderbare Einblicke in die Evolution verschiedener

Strukturen gewähren können. Besonders deutlich wird dies im Bereich der Evolution der Fangbeine. WIELAND (2013) war in der Lage, die aberrante Morphologie des Fangbeins der enigmatischen *Metalityctus splendidus* (Abb. 4; siehe auch WIELAND 2008) anhand eines Vergleichs der ersten Nymphenstadien und der Adulti im Detail zu beleuchten. Dadurch war es möglich zu zeigen, dass die Discoidaldornen bei dieser Gattung nicht wie bis dahin angenommen primär fehlen, sondern bei den Erstnymphen durchaus noch vorhanden sind und erst im Lauf der Postembryonalentwicklung reduziert werden. Ähnliche Beobachtungen wurden für verschiedenste Strukturen des Körpers gemacht, zum Beispiel für Kopffortsätze, verbreiterte Pronota und Loben an den Beinen. Die Untersuchung der Postembryonalentwicklung von Merkmalen vor allem morphologisch stark abgeleiteter Formen verspricht, spannende Einblicke in die Evolution solcher Strukturen zu eröffnen. Ein Beispiel hierfür ist auch die von RIVERA & SVENSON (2016) beobachtete Entwicklung speziell ausgerichteter „dorsaler“ Tibialdornen. Dieses Merkmal wurde bisher als Argument für die Zusammengehörigkeit verschiedener Gattungen diskutiert (z. B. BEIER 1968; WIELAND 2013). RIVERA & SVENSON (2016) konnten anhand von frisch geschlüpften Nymphen nachweisen, dass es Arten gibt, deren Adulti eine solche Ausprägung der Dornen nicht zeigen, durchaus jedoch als frühe Nymphen.

Gleiches gilt für Lebendbeobachtungen von Verhaltensweisen. Die Orchideenmantis *Hymenopus coronatus* ist in den vergangenen Jahren zu einem beliebten Studienobjekt geworden. Mehrere Untersuchungen widmeten sich der Frage ihrer Effektivität in der Nachahmung von Orchideenblüten (O'HANLON 2014; O'HANLON et al. 2013, 2014a, b; SVENSON et al. 2016). Dabei stellte sich heraus, dass *Hymenopus* bestäubende Insekten effektiver anzulocken vermag als tatsächliche Orchideenblüten (O'HANLON

et al. 2014a). Weiterhin ist von *Hymenopus* seit jeher bekannt, dass das erste Nymphenstadium sich von den weiteren Stadien unterscheidet: Während die Orchideenmantis bereits ab dem zweiten Stadium die typische monochromatische, weiße Färbung zeigt, ist das erste Stadium grell rot mit tiefschwarz gefärbten Beinen und Kopf. Bereits früh wurde beobachtet, dass die Erstnymphen vermutlich die jungen Nymphen der tropischen Raubwanze *Alyes amoenus* nachahmen. Die ähnlichen Farbgebungen wurden bereits von SHELFORD (1902) hervorgehoben. Tatsächlich geht die Mimikry in diesem Fall sogar noch weiter. Die ersten Nymphen von *Hymenopus coronatus* sehen nicht nur so aus, sie bewegen sich auch wie Raubwanzen (WIELAND pers. Beob.). Werden sie gestört, laufen die kleinen Gottesanbeterinnen auf der Flucht schnell und in derselben Art und Weise wie andere Mantodea-Arten auch. Kommen sie jedoch zur Ruhe, bewegen sie alle sechs Beine in langsamen, fließenden Bewegungen – der Fortbewegung von Raubwanzen zum Verwechseln ähnlich.

Für Beobachtungen und Untersuchungen wie die zuvor genannten ist es unabdingbar, die in Frage kommende Arten zu züchten, um so an lebende Tiere sowie verschiedene Altersstadien zu gelangen. Die Zucht von Gottesanbeterinnen bedeutet oft einen großen zeitlichen Aufwand. Jedes der Tiere muss separat aufgezogen werden, um Verluste durch Kannibalismus zu vermeiden. Futtertierzuchten müssen unterhalten werden, darunter von Fruchtfliegen (*Drosophila* spp.), Ofenfischchen (*Thermobia domestica*), Grillen (*Gryllus* spp., *Acheta domestica*) und anderen. Auch, wenn das Züchten vieler Mantodea-Arten unproblematisch ist, fehlt oft die Zeit, die Zuchten in entsprechendem Aufwand zu betreuen. Zudem benötigen viele phylogenetisch interessante Arten besondere Bedingungen. Sie stammen aus Wüsten (Eremiaphilidae, Abb. 3), Bergregenwäldern (einige Choeradodinae, Abb. 13) oder sind spezialisiert auf kleinräumige

klimatische Verhältnisse. Oft ist einfach unbekannt, wie die Arten leben und was sie fressen. Dies war beispielsweise auch bei *Metallyticus splendidus* der Fall. Das Verhalten der Art war nur in zwei Publikationen von SHELFORD (1903, 1916) beschrieben (vgl. WIELAND 2008). Darin wurde erwähnt, dass *M. splendidus* angeblich unter der Rinde von Bäumen lebt und auf die Jagd nach Schaben spezialisiert sei. Beides konnte erst überprüft werden, als die Gattung in Zucht genommen werden konnte. Die Frage nach einer Nahrungsspezialisierung auf Schaben ließ sich – zumindest im Terrarium – nicht nachweisen, harrt aber noch der Freilanduntersuchung. Die Lebensweise unter Rinde konnte jedoch sowohl im Freiland als auch im Terrarium bestätigt werden (SCHÜTTE et al. 2013; WIELAND 2013). Die Beobachtungen an lebenden *Metallyticus* führten letztendlich nicht nur zur Aufklärung der Fangbeinmorphologie (s. o.), sondern auch zu einer Hypothese, aus welchem Grund die Fangbeine dieser faszinierenden Gattung in der Evolution in ihre aktuelle Form abgewandelt wurden (WIELAND 2013). Zudem zeigten die Beobachtungen in der Zucht, dass *Metallyticus* die einzige rezente Gottesanbeterin ist, deren Geschlechter sich nicht in der typischen Endposition (Männchen auf dem Rücken des Weibchens) paaren, sondern mit den Abdomenenenden zueinander gewandt („end-to-end“, siehe Abb. 4) (WIELAND, SCHÜTTE, MATERNA, MEHL, SCHULZE, pers. Beob.). Ob es sich dabei um eine Plesiomorphie handelt – Schabenpaarungen enden grundsätzlich in dieser Position (z. B. BELL et al. 2007) –, ist unklar, da das Paarungsverhalten von *Chaeeteessa* und *Mantoida* bisher nicht untersucht wurde. Es ist denkbar, dass es sich auch hierbei um eine abgeleitete Anpassung von *M. splendidus* an das Leben in engen Spalten unter der Rinde handelt.

Während Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler oft nicht die Zeit oder die Möglichkeiten haben, Gottesanbeterinnen für ihre Untersuchungen zu züchten, existiert

eine große Community von entomologisch interessierten Menschen, die sich in ihrer Freizeit mit Hingabe und Elan ausschließlich der Haltung und Zucht der Mantodea verschrieben haben. Dabei werden alternative Aufzuchtmethoden entwickelt, die Haltungsbedingungen im Terrarium untersucht und optimiert, Rückschlüsse aus dem Verhalten der lebenden Tiere gezogen und in der Zucht umgesetzt. Die Beobachtungen, die diese Menschen machen, sind für die Wissenschaft ausgesprochen wertvoll und werden dankenswerter Weise häufig auch in den populärwissenschaftlichen Organen der Terraristik veröffentlicht (z. B. MÜLLER 2001; TOMASINELLI 2003; KÜHNE 2012; RÖNISCH 2012) und häufig unterstützen auch die Fachwissenschaftler im Bereich der Gottesanbeterinnenforschung die Community durch eigene Publikationen in solchen Organen (z. B. EHREMAN 1997, 2001a, b; SCHÜTTE et al. 2013; SCHÜTTE & WIELAND 2014; SCHWARZ 2014a, b, 2016; SCHWARZ et al. 2006, 2007). Viele der Beobachtungen und Rückschlüsse auf Morphologie und Lebensweise, die von WIELAND (2013) diskutiert wurden, wären ohne die tatkräftige Unterstützung durch die Mitglieder des größten deutschen Zusammenschlusses von Mantodea-Interessierten aus mehreren Nationen (Interessengemeinschaft Mantodea, IGM) mit lebenden Tieren und der Kommunikation über Lebendbeobachtungen niemals möglich gewesen.

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt HARTMUT GREVEN von der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf und SILKE STOLL vom Aquazoo Löbbecke Museum (Düsseldorf) für ihre Einladung zu Vorträgen im Rahmen des Westdeutschen Entomologentages 2010 und 2016. Der IG Mantodea danken wir herzlich für die langjährige unermüdliche Unterstützung mit Nachzuchten, Tipps und Informationen zu verschiedensten Mantodea-Arten.

Unser besonderer Dank gilt REINHARD EHREMAN (Karlsruhe) für sein Lebenswerk, das die Arbeit an Gottesanbeterinnen für uns alle tagtäglich so viel einfacher macht.

Unser herzlicher Dank für Fotos und die Genehmigung, diese hier abdrucken zu können, gilt SÖREN MATERNA (Erlangen; Paarung von *Metalhyticus splendidus*), CHRISTIAN SCHWARZ (Ruhr-Universität Bochum; *Acanthops*, *Theopompa*, *Haania*, *Stenopyga*), JOACHIM RHEINHEIMER (Ludwigshafen) und MICHAEL HASSLER (Bruchsal; *Choeradodis*), MATTHIAS BORER (Naturhistorisches Museum Basel; *Eremiaphila*) und CÉSAR FAVACHO (Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, Brasilien; *Chaeteessa*). Weiterhin danken wir ANTONIO AGUDELO (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasilien), JULIAN SALAZAR (Universität von Caldas, Manizales, Kolumbien), JULIO RIVERA (Universidad San Ignacio de Loyola, Lima, Peru) und CÉSAR FAVACHO für den Austausch zu *Chaeteessa* sowie TOBIAS SCHULZE (Erlangen) und SÖREN MATERNA (Erlangen) für die Informationen zur Paarung von *Mantoida*.

GAVIN SVENSON (Cleveland Museum of Natural History, USA) gilt unser Dank für seinen Elan und die großartige Arbeit, die er in das NSF-geförderte „Project Mantodea“ gesteckt hat und die vielen Kooperationen, die dadurch zwischen Mantodeaforschern weltweit zustande gekommen sind.

Zu guter Letzt möchten wir an dieser Stelle all denen danken, die weltweit an „unserer“ faszinierenden Insektengruppe forschen und unseren Horizont tagtäglich erweitern.

Literatur

- AGABITI, B., IPPOLITO, S., & LOMBARDO, F. (2010): The Mediterranean species of the genus *Ameles* Burmeister, 1838 (Insecta, Mantodea: Amelinae) with a biogeographic and phylogenetic evaluation. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 47: 1-20.
- AGUDELO, A.A. (2014): A new genus and species of Mantoididae (Mantodea) from the Brazilian and Venezuelan Amazon, with remarks

- on *Mantoida* Newman, 1838. *Zootaxa* 3797(1): 194-206.
- AGUDELO, A.A., & RIVERA, J. (2015): Some taxonomic and nomenclatural changes in American Mantodea (Insecta, Dictyoptera) – Part I. *Zootaxa* 3936(3): 335-356.
- AHMAD, M. (1950): The phylogeny of termite genera, based on imago-worker mandibles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 95(2): 37-86.
- BATTISTON, R., ORTEGO, J., CORREAS, J.R., & CORDERO, P.J. (2014): A revision of *Apteromantis* (Mantodea: Mantidae, Amelinae): A comprehensive approach to manage old taxonomic and conservation problems. *Zootaxa* 3797(1): 65-77.
- BEIER, M. (1964): Blattopteroidea. Mantodea. Pp. 849-970 in: WEBER, H. (ed.): *Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5. Band: Arthropoda, 3. Abteilung: Insecta, 6. Buch, 5. Lieferung. Geest & Portig; Leipzig.
- BEIER, M. (1968): Mantodea (Fangheuschrecken). Pp. 1-47 in: HELMCKE, J.-G., STARCK, D., & WERMUTH, H. (eds): *Handbuch der Zoologie*, vol. 4(2), 2/12. Walter de Gruyter; Berlin.
- BELL, W.J., ROTH, L.M., & NALEPA, C.A. (2007): *Cockroaches – Ecology, Behavior, and Natural History*. Johns Hopkins University Press; Baltimore.
- BRADLER, S. (2009): Kommen sie nie zurück? Möglichkeiten einer Re-Evolution. Pp. 261-292 in: ELSNER, N., FRITZ, H.-J., GRADSTEIN, R., & REITNER, J. (eds): *Evolution – Zufall und Zwangsläufigkeit der Schöpfung*. Wallstein; Göttingen.
- BRAGG, P.E. (2010): A review of the Liturgusidae of Borneo (Insecta: Mantodea). *Sepilok Bulletin* 12: 21–36.
- DEITZ, L.L., NALEPA, C., & KLASS, K.-D. (2003): Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* 61(1): 69-91.
- EHRMANN, R. (1997): Systematik der Ordnung Mantoptera (Insecta: Dictyoptera). *Arthropoda* 5(2): 1-19.
- EHRMANN, R. (2001a): Gottesanbeterinnen (Mantodea), eine Übersicht. Teil 1: Stammesgeschichte, Systematik, Körperbau, Fortpflanzung. *Reptilia* 28: 26-32.
- EHRMANN, R. (2001b): Gottesanbeterinnen (Mantodea), eine Übersicht. Teil 2: Vorkommen, Lebensweise, Haltung und Zucht, Determination. *Reptilia* 29: 62-67.
- EHRMANN, R. (2002): *Mantodea. Gottesanbeterinnen der Welt*. Natur und Tier-Verlag; Münster.
- EHRMANN, R., & BORER, M. (2015): Mantodea (Insecta) of Nepal: an annotated checklist. Pp. 227–274 in: HARTMANN, M., & WEIPERT, J. (eds.): *Biodiversität & Naturausstattung im Himalaya*, vol. 5. Erfurt: Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V.
- EHRMANN, R., & KOÇAK, A.Ö. (2009): The neotropical mantids. *Centre for Entomological Studies Ankara-News* 49: 1-18.
- EHRMANN, R., & ROY, R. (2009): Taxonomy and synonymy of *Phyllothelys* Wood-Mason (Dictyoptera: Mantodea). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 45: 67-76.
- GE, D.-Y., & CHEN, X.-S. (2008): Review of the genus *Palaeothespis* Tinkham (Mantodea: Thespidae), with description of one new species. *Zootaxa* 1716: 53-58.
- GIGLIO-TOS, E. (1927): Orthoptera Mantidae. Pp. 1-707 in: SCHULZE, F.E., & KÜKENTHAL, W. (eds): *Das Tierreich, eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*. Fascicle: 50. De Gruyter & Co.; Berlin & Leipzig.
- GRIMALDI, D.A. (2003): A revision of Cretaceous mantises and their relationships, including new taxa (Insecta: Dictyoptera: Mantodea). *American Museum Novitates* 3412: 1-47.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag; Berlin.
- HENNIG, W. (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer; Frankfurt.
- INWARD, D., BECCALONI, G., & EGGLETON, P. (2007): Death of an order: A comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 3: 331-335.
- IPPOLITO, S., & LOMBARDO, F. (2015): Taxonomic considerations on *Lobocneme* Rehn, 1911 and *Paroxyopsis* Rehn, 1911 and a new synonymy (Insecta Mantodea: Stagmatopterinae). *Revue suisse de Zoologie* 122: 201-206.
- JANTSCH, L.J. (1999): *Estudos filogenéticos em mantódeos americanos* (Insecta: Pterygota: Mantodea). Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Dissertationsschrift).
- JARVIS, K.J., HAAS, F., & WHITING, M.F. (2005): Phylogeny of earwigs (Insecta: Dermaptera) based on molecular and morphological

- evidence: Reconsidering the classification of Dermaptera. *Systematic Entomology* 30: 442-453.
- KLASS, K.-D. (1995): Die Phylogenie der Dictyoptera. (Dissertationsschrift, 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., & EHLMANN, R. (2005): 13. Ordnung Mantodea, Fangschrecken, Gottesanbeterinnen. Pp. 182-197 in: DATHE, H.H. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta*. Spektrum; Heidelberg; Berlin.
- KLASS, K.-D., & MEIER, R. (2006): A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. *Entomologische Abhandlungen* 63: 3-50.
- KLASS, K.-D., NALEPA, C., & LO, N. (2008): Wood-feeding cockroaches as models for termite evolution (Insecta: Dictyoptera): *Cryptocercus* vs. *Parasphaeria boleiriana*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 809-817.
- KÜHNE, J. (2012): Reise in den Mikrokosmos – Auf Mantidensuche in Malaysia. *Reptilia*, 17, 46-51.
- LAMPE, K.-H., ROHWEDDER, D., INGRISCH, S., & RACH, B. (2010): Insect types in the ZFMK collection, Bonn: Blattodea, Dermaptera, Heteroptera, „Homoptera“, Hymenoptera, Mantodea, Orthoptera, Phasmatodea, Phthiraptera and Siphonaptera. *Bonn zoological Bulletin* 58: 89-167.
- LEGENDRE, F., NEL, A., SVENSON, G.J., ROBILLARD, T., PELLENS, R., & GRANDCOLAS, P. (2015): Phylogeny of Dictyoptera: Dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. *PLoS ONE* 10: e0130127.
- LO, N., BENINATI, T., STONE, F., WALKER, J., & SACCHI, L. (2007): Cockroaches that lack *Blattabacterium* endosymbionts: The phylogenetically divergent genus *Nocticola*. *Biology Letters* 3: 327-330.
- LOMBARDO, F., & AGABITI, B. (2001): The mantids from Ecuador, with some biogeographic considerations. *Journal of Orthoptera Research* 10: 89-104.
- LOMBARDO, F., & IPPOLITO, S. (2004): Revision of the species of *Acanthops* Serville, 1831 (Mantodea, Mantidae, Acanthopinae) with comments on their phylogeny. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 1076-1102.
- LOMBARDO, F., & PEREZ-GELABERT, D.E. (2004): The mantids of Hispaniola, with the description of two new species (Mantodea). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 34: 35-48.
- LOMBARDO, F., STIEWE, M.B.D., IPPOLITO, S., & MARLETTA, A. (2014a): A taxonomic revision of *Otomantis* Bolívar, 1890 (Mantodea: Hymenopodidae, Acromantinae) with description of five new species. *Zootaxa* 3797: 169-193.
- LOMBARDO, F., UMBRIACO, R., & IPPOLITO, S. (2014b): Taxonomic revision of the Neotropical genus *Parastagmatoptera* Saussure, 1871 (Dictyoptera, Mantidae, Stagmatopterinae) with a biogeographic comment. *Insect Systematics & Evolution* 46: 221-67.
- MAXWELL, M.R. (1999): 5. Mating behaviour. Pp. 69-89 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P. H., & HURD, L.E. (eds): *The praying mantids*. John Hopkins; Baltimore.
- MILLEDGE, G.A. (1990): Revision of the genus *Nesoxypilus* Beier (Mantodea: Amorphoscelidae: Paraoxyphilinae). *Memoirs of the Museum of Victoria* 50: 347-355.
- MILLEDGE, G.A. (1997): Revision of the tribe Archimantini (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Memoirs of the Museum of Victoria* 56: 1-63.
- MILLEDGE, G.A. (2005): Revision of the genera *Sphodropoda*, *Trachymantis* and *Zopheromantis* (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Records of the Australian Museum* 57: 191-210.
- MILLEDGE, G.A. (2014): A revision of *Rhodomantis* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Zootaxa*, 3797: 39-64.
- MISO, 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., VON REUMONT, 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., TIMELTHALER, G., TOMIZUKA, S., TRAUTWEIN, M., TONG, X., UCHIFUNE, T., WALZ, M.G., WIEGMANN, B.M., WILBRANDT, J., WIPFLER, B., WONG, T.K., 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.
- MOHAMMAD, S.K., MOHAMMAD GAD ALLA, S., EL-HAMOULY, H., EHRLMANN, R., & EL-DEN NASSER, M.G. (2011): Mantodea of Egypt. *Zootaxa* 3044: 1-27.
- MÜLLER, H. (2001): Gräber fürs Gelege. Die Gottesanbeterin *Humbertiella ceylonica* Saussure, 1869 (Insecta: Mantodea). *Reptilia* 28: 38-41.
- MUKHERJEE, T.K., HAZRA, A.K., & GHOSH, A.K. (1995): The mantid fauna of India (Insecta: Mantodea). *Oriental Insects* 29: 185-358.
- MUKHERJEE, T.K., DAS, B.C., & HAZRA, A.K. (2005): Types of Mantodea (Insecta: Mantodea) in the collection of Central Entomological Laboratory of Zoological Survey of India, Kolkata, India. *Records of the Zoological Survey of India* 104: 143-149.
- O'HANLON, J.C. (2014): The roles of colour and shape in pollinator deception in the orchid mantis *Hymenopus coronatus*. *Ethology* 120: 652-661.
- O'HANLON, J.C., LI, D., & NORMA-RASHID, Y. (2013): Coloration and morphology of the orchid mantis *Hymenopus coronatus* (Mantodea: Hymenopodidae). *Journal of Orthoptera Research* 22: 35-44.
- O'HANLON, J.C., HOLWELL, G.I., & HERBERSTEIN, M.E. (2014a): Pollinator deception in the orchid mantis. *The American Naturalist* 183: 126-132.
- O'HANLON, J.C., HOLWELL, G.I., & HERBERSTEIN, M.E. (2014b): Predatory pollinator deception: Does the orchid mantis resemble a model species? *Current Zoology* 60: 90-103.
- OTTE, D., & SPEARMAN, L. (2005): Mantida species file. *Catalog of the mantids of the world*. Insect Diversity Association Publication 1: 1-489.
- PARIS, M. (1993): *Catalogo de tipos de ortopteroides (Insecta) de Ignacio Bolivar, 1: Blattaria, Mantodea, Phasmoptera y Orthoptera (Stenopelmatoidea, Rhaphidophoroidea, Tettigonioidae, Grylloidea, Tetrigoidea)*. *Eos* 69: 143-264.
- PFÄUTI, P., & HOLLIER, J. (2012): Additions to the catalogue of mantid type material deposited in the Muséum d'histoire naturelle de Genève (Insecta: Mantodea). *Revue suisse de Zoologie* 119: 261-267.
- RIVERA, J. (2014): On the identity and taxonomic status of the enigmatic mantid *Thespoides bolivari* Chopard, 1916 (Mantodea: Mantidae, Angelinae). *Zootaxa* 3797: 269-273.
- RIVERA, J., & SVENSON, G.J. (eds) (2014): A revived focus on the praying mantises (Insecta: Mantodea). *Zootaxa* 3797: 1-273.
- RIVERA, J., & SVENSON, G.J. (2016): The Neotropical 'polymorphic earless praying mantises' – Part I: molecular phylogeny and revised higher-level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea). *Systematic Entomology* 41: 607-649.
- RIVERA, J.M., YAGUI, H., & EHRLMANN, R. (2011): Mantids in the mist: Taxonomy of the Andean genus *Pseudopogonogaster* Beier, 1942, a cloud forest specialist, with notes on its biogeography and ecology (Mantodea: Thespidae: Miopteriginae). *Insect Systematics and Evolution* 42: 313-335.
- RODRIGUES, H.M., & MARQUES CANCELLO, E. (2016): Taxonomic revision of *Stagmatoptera* Burmeister, 1838 (Mantodea: Mantidae, Stagmatopterinae). *Zootaxa* 4183: 1-78.
- RÖNISCH, T. (2012): Haltung und Nachzucht von *Parymenopus davisoni*. *Reptilia*, 17: 52-55.
- ROY, R. (1987): General observations on the systematics of Mantodea. Pp. 483-486 in: BACCETTI, B. (ed.): *Evolutionary biology of orthopteroid insects*. Ellis Horwood, Chichester.
- ROY, R. (1996): Révision des Sibyllinae (Mantodea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4: 69-138.
- ROY, R. (2002): Révision du genre néotropical *Macromantis* Saussure, 1871 (Dictyoptera, Mantidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 107: 403-418.
- ROY, R. (2004): Réarrangements critiques dans la famille des Empusidae et relations phylogénétiques [Dictyoptera, Mantodea]. *Revue française d'Entomologie (N.S.)* 26: 1-18.

- ROY, R. (2005): Révision du genre endémique malgache *Tisma* Giglio-Tos (Dictyoptera Mantidae). Bulletin de la Société entomologique de France, 110: 47-57.
- ROY, R. (2006): Analyse d'ouvrage: Daniel Otte & Lauren Spearman. Mantida Species File, Catalog of the Mantids of the World. Bulletin de la Société entomologique de France, 111: 528.
- ROY, R. (2009): Révision des Toxoderini sensu novo (Mantodea, Toxoderinae). Revue Suisse de Zoologie 116: 93-183.
- ROY, R. (2013a): Révision du genre *Pachymantis* Saussure, 1871 (Mantodea, Hymenopodidae). Bulletin de la Société entomologique de France 118: 145-154.
- ROY, R. (2013b): Révision du genre africain *Oxyphloidea* Schulthess, 1898 (Dictyoptera, Mantodea, Hymenopodidae). Zoosystema 35: 277-359.
- ROY, R. (2013c): Mises au point sur le genre *Chrysomantis* Giglio-Tos, 1915 (Mantodea, Hymenopodidae). Bulletin de la Société Entomologique de France, 118: 463-472.
- ROY, R. (2014): A historical review of nomenclature and high-level classification of praying mantises (Mantodea), including a provisional checklist of the names associated to suprageneric ranks. Zootaxa 3797: 9-28.
- ROY, R., & CUCHE, T. (2005): Catalogue du matériel type des mantes conservé au Muséum d'histoire naturelle de Genève (Insecta: Mantodea). Revue suisse de Zoologie 115: 3-24.
- ROY, R., & EHRLMANN, R. (2009): Révision du genre *Zoolea* Audinet-Serville (Mantodea, Mantidae, Vatininae). Revue française d'Entomologie (N.S.) 31: 1-22.
- ROY, R., & EHRLMANN, R. (2014): Une nouvelle synonymie de genre et d'espèce pour les Mantodea Toxoderidae. Bulletin de la Société entomologique de France, 119 : 306.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2011): Révision du genre néotropical *Orthoderella* Giglio-Tos, 1897 (Mantodea, Mantidae, Photinainae). Bulletin de la Société entomologique de France 116: 43-56.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2014): Révision du genre *Galinthias* Stål, 1877 (Mantodea, Galintheadidae). Bulletin de la Société Entomologique de France 119: 199-215.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2016): Révision du genre afrotropical *Calamothespis* Werner, 1907 (Mantodea: Toxoderinae). Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 52: 26-48.
- ROY, R., & SVENSON, G.J. (2007): Revision of the genus *Ceratantis* Wood-Mason, 1876 (Dictyoptera, Mantodea). Bulletin de la Société entomologique de France 112(4): 433-444.
- ROY, R., & SVENSON, G.J. (2011): Revision of *Platycahymna* Westwood, 1889, and the synonymy of *Ichromantis* Paulian, 1957 (Mantodea, Iridopterygidae, Tropidomantinae). Zootaxa 3014: 1-25.
- SCHERRER, M.V. (2014): A revision of *Miobantia* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Thespidae, Miobantiniinae), with molecular association of dimorphic sexes and immature stages. Zootaxa 3797: 207-268.
- SCHÜTTE, K., MATERNA, S., MEHL, J., & WIELAND, F. (2013): *Metallyticus splendidus* – Metallische Gottesanbeterin. Bugs 2: 37-40.
- SCHÜTTE, K., & WIELAND, F. (2014): Asiatische Mantodeen. Bugs 6: 16-19.
- SCHWARZ, C.J. (2014): Anspruchsvolle Zwerge – Die Tarnkünstler der Gattung *Haamia*. Bugs 6: 24-29.
- SCHWARZ, C.J. (2015): *Parymenopus davisoni* Wood-Mason synonym of *Helvia cardinalis* Stål (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie, 8: 49-52.
- SCHWARZ, C.J. (2016a): Gottesanbeterinnen – Grundlegendes zur Terrarienhaltung. Reptilia 120: 24-33.
- SCHWARZ, C.J. (2016b): Blütenmantis wechsel dich. Zur Bestimmungsproblematik von Gottesanbeterinnen am Beispiel der philippinischen Art *Creobroter meleagris*. Reptilia 120: 38-41.
- SCHWARZ, C.J., & EHRLMANN, R. (2017): A new genus and species of bark mantis from Thailand, with an updated key to the bark mantis genera of the Oriental region (Insecta: Mantodea). Zootaxa 4291: 581-587.
- SCHWARZ, C.J., & SCHERBAKOV, E. (2017): Revision of Hestiasulini Giglio-Tos, 1915 stat. rev. (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae) of Borneo, with description of new taxa and comments on the taxonomy of the tribe. Zootaxa 4291: 243-274.
- SCHWARZ, C.J., MEHL, J.E., & SOMMERHALDER, J. (2006): Die Teufelsblume, *Idolomantis diabolica* (Saussure, 1869). Terraria 1: 63-70.
- SCHWARZ, C.J., MEHL, J.E., & SOMMERHALDER, J. (2007): Die Teufelsblume, *Idolomantis diabolica* (Saussure, 1869). Terraria 2: 62-69.

- SCHWERMANN, A.H., WUTTKE, M., DOS SANTOS ROLO, T., CATERINO, M.S., BECHLY, G., SCHMIED, H., BAUMBACH, T., & VAN DE KAMP, T. (2016): The fossil insects of the Quercy Region: A historical review. *Entomologie heute* 28: 127-142.
- SHCHERBAKOV, E., EHRMANN, R., & BORER, M. (2016): Revision of the genus *Heliomantis* Giglio-Tos, 1915 (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae). *Annales des la Société entomologique de France (N.S.)* 52: 135-149.
- SHCHERBAKOV, E.O., & SAVITSKY, V.Y. (2015): New data on the fauna, taxonomy and ecology of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea) from Russia. *Entomological Review* 95: 181-199.
- SHELFORD, R.W.C. (1902): Observations on some mimetic insects and spiders from Borneo and Singapore. Proceedings of the general meetings for scientific business of the Zoological Society of London 1902: 230-284.
- SHELFORD, R.W.C. (1903): Bionomical notes on some Bornean Mantidae. *Zoologist* 7: 293-304.
- SHELFORD, R.W.C. (1916): A naturalist in Borneo. Fisher Unwin; London.
- SRINIVASAN, G., MUKHERJEE, T.K., & CHATTERJEE, P. (2015): Additions to the types of Mantodea and Phasmida at the Central Entomological Laboratory, Zoological Survey of India, Kolkata, India. *Prommalia* 3: 110-115.
- STIEWE, M.D.B., & SHCHERBAKOV, E. (2017): Revision of the genera *Nemotba* Wood-Mason, 1884 and *Tricondylomimus* Chopard, 1930 stat. rev., with description of a new species (Dictyoptera: Mantodea). *Annales des la Société entomologique de France (N.S.)* 53:175-196.
- SVENSON, G.J. (2014): Revision of the Neotropical bark dwelling mantis genus *Liturgusa* Sausure, 1869 (Insecta, Mantodea, Liturgusini). *ZooKeys* 390: 1-214.
- SVENSON, G.J., MEDELLIN, C., & SARMIENTO, C.E. (2016): Re-evolution of a morphological precursor of crypsis investment in the newly revised horned praying mantises (Insecta, Mantodea, Vatinæ). *Systematic Entomology* 41: 229-255.
- SVENSON, G.J., & ROY, R. (2011): Taxonomic treatment of the endemic Malagasy praying mantis genus *Hyalomantis* Giglio-Tos, 1915, with a new synonymy and the description of three new species (Mantodea, Iridopterygidae, Tropidomantinae). *Zootaxa* 2777: 1-24.
- SVENSON, G.J., & VOLLMER, W. (2014): A case of the higher-level classification of praying mantises (Mantodea) obscuring the synonymy of *Majangella* Giglio-Tos, 1915 (Liturgusidae, Liturgusinae) and *Ephippiomantis* Werner, 1922 (Hymenopodidae, Acromantinae). *Zootaxa* 3797: 103-119.
- SVENSON, G.J., & WHITING, M.F. (2004): Phylogeny of Mantodea based on molecular data: Evolution of a charismatic predator. *Systematic Entomology* 29: 359-370.
- SVENSON, G.J., & WHITING, M.F. (2009): Reconstructing the origins of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): The roles of Gondwanan vicariance and morphological convergence. *Cladistics* 25: 468-514.
- SVENSON, G.J., WIELAND, F., HARDY, N.B., & CAHILL WIGHTMAN, H.M. (2015): Of flowers and twigs, a total evidence phylogenetic revision of the plant-mimicking praying mantises (Mantodea: Empusidae and Hymenopodidae) with a new suprageneric classification. *Systematic Entomology* 40: 789-834.
- TEDROW, R., NATHAN, K., RICHARD, N., & SVENSON, G. J. (2015): A survey of the praying mantises of Rwanda, including new records (Insecta, Mantodea). *Zootaxa* 4027(1): 67-100.
- TOMASINELLI, F. (2003): The wandering violin – Captive breeding of the praying mantis *Gongylus gongyloides*. *Reptilia* 35: 35-38.
- VYJAYANDI, M.C. (2007): Mantis fauna of Kerala. Records of the Zoological Survey of India: Occasional Paper 267: 1-186.
- WARE, J.L., LITMAN, J., KLASS, K.-D., & SPEARMAN, L.A. (2008): Relationships among the major lineages of Dictyoptera: The effect of out-group selection on dictyopteran tree topology. *Systematic Entomology* 33: 429-450.
- WHEELER, W.C., WHITING, M.F., WHEELER, Q.D., & CARPENTER, J.M. (2001): The phylogeny of extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- WIELAND, F. (2008): The genus *Metallyticus* reviewed (Insecta: Mantodea). *Species, Phylogeny & Evolution* 1: 147-170.
- WIELAND, F. (2013): The phylogenetic system of Mantodea (Insecta: Dictyoptera). *Species, Phylogeny & Evolution* 3.1: 3-222.
- WIELAND, F., GOLDBERG, J., & SCHÜTTE, K. (2017): Case 3705 – *Mantis limbata* Brullé, 1838 (currently *Ameles limbata*) (Mantodea, mantidae, amelinæ): proposed conservation

- of the specific name. *Bulletin of zoological Nomenclature* 73: 98-102.
- WIELAND, F., SCHÜTTE, K., & GOLDBERG, J. (2014): A review of the research on Canary Island praying mantises (Mantodea). *Zootaxa*, 3797: 78-102.
- WIELAND, F., & SVENSON, G.J. (im Druck): Biodiversity of Mantodea. Pp. x-y in: FOOTITT, R.G., & ADLER, P.H. (eds): *Insect Biodiversity: Science and society* (2nd ed.). Wiley-Blackwell; Chichester.
- WIPFLER, B., WIELAND, F., DECARLO, F., & HÖRN-SCHEMEYER, T. (2012): Cephalic morphology of *Hymenopus coronatus* (Insecta: Mantodea) and its phylogenetic implications. *Arthropod Structure and Development* 41: 87-100.
- WILLIAMS, E.E. (1972): The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. Pp. 47-89 in: DOBZHANSKY, T., HECHT, M.K., & STEERE, W.C. (eds): *Evolutionary Biology*, vol. 6. Springer/Meredith Corporation; New York.
- WOOD-MASON, J. (1890): Description of *Triacorypha dobertii*, the type of a new genus and species of Mantodea. *Annals and Magazine of Natural History*, 6th Series, 5: 439-440.
- YAGER, D.D., & SVENSON, G.J. (2008): Patterns of praying mantis auditory system evolution based on morphological, molecular, neurophysiological, and behavioural data. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 541-568.
- YANG, C., & WANG, J. (1999): Mantodea. Pp. 74-106 in: BANGKAN, H. (ed.): *Fauna of insects Fujian Province of China*, vol. 1. Fujian Science and Technology Press; Fuzhou.

Dr. Frank Wieland
Pfalzmuseum für Naturkunde
– POLLICHIA-Museum
Hermann-Schäfer-Str. 17
67098 Bad Dürkheim
E-Mail: f.wieland@pfalzmuseum.bv-pfalz.de

Dipl.-Biol. Kai Schütte
Tierökologie und Naturschutz
Zoologisches Institut
Universität Hamburg,
Martin-Luther-King-Platz 3
20146 Hamburg
E-Mail: Kai.schuette@uni-hamburg.de

the importance of Mantodea breeders with an interest in entomology for the scientific research on the morphology and behaviour of this fascinating insect group is highlighted. The engagement of such enthusiasts allows new perspectives on the behaviour of mantises such as *Metalithicus* and *Hymenopus* and the clarification of the systematic identity of almost unknown species such as *Trianoecorypha dobertii*, for which photographs of living specimens led to the conclusion that they are the early instar nymphs of the well-known genus *Pachymantis*, that alter several characteristic structures during postembryonic development. A simplified phylogenetic tree presents the current state of mantodean research with regard to recent large-scale taxonomic revisions, whereas the currently accepted classification of the 21 families and 46 subfamilies is shown in a table.

Keywords: Mantodea, praying mantises, phylogenetic systematics, taxonomy, morphology, molecular analyses

1. Einleitung

Die Gottesanbeterinnen (Mantodea) sind eine ausgesprochen charismatische Insektengruppe. Ihre charakteristischen Merkmale sind auch für den Laien unverkennbar und tragen dazu bei, dass diese Tiere im Gegensatz zu vielen anderen Insektengruppen weiten Teilen der Bevölkerung ein Begriff sind.

Das erste Laufbeinpaar der Mantodea ist zu massiven, dornenbewehrten Raubbeinen umgestaltet. Ihren Kopf können die meisten Gottesanbeterinnen frei bewegen, was es ihnen erlaubt, bewegten Objekten hinterherzuschauen und dem Menschen direkt „in die Augen zu blicken“. Allerdings trägt vermutlich der Umstand, dass die Weibchen zum Teil während der Paarung das Männchen fressen (z. B. MAXWELL 1999), am meisten zum Bekanntheitsgrad der Gottesanbeterinnen in der Bevölkerung bei.

Systematisch zählen die Mantodea zweifelsohne zu den Dictyoptera, innerhalb derer sie die Schwestergruppe der Schaben und Termiten bilden (z. B. HENNIG 1969). Die Schaben

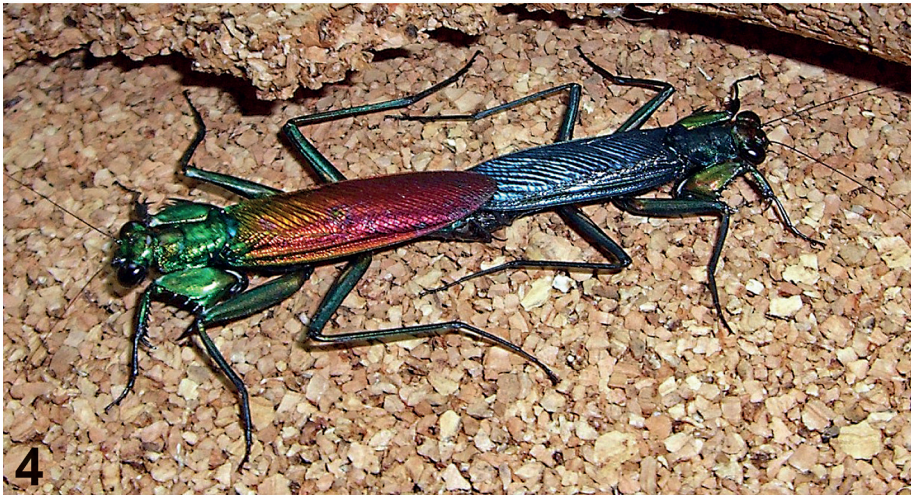
ihrerseits umfassen die Termiten (Isoptera), die aus einem gemeinsamen Vorfahren mit der holzbewohnenden Schabengattung *Cryptocercus* hervorgegangen sind (z. B. AHMAD 1950; INWARD et al. 2007; KLASS et al. 2008). Die Schaben im herkömmlichen Sinn („Blattaria“) sind somit nicht monophyletisch, da sie die Termiten in diesem Konzept nicht umfassen. Daher wird im wissenschaftlichen Konsens der Name Blattodea für das Monophylum aus den „traditionellen“ Schaben einschließlich der Termiten verwendet.

Viele morphologische Merkmale liefern Hinweise auf die direkte Verwandtschaft zwischen Mantodea und Blattodea. Zusammenfassungen und sehr detaillierte Untersuchungen zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Dictyoptera finden sich unter anderem bei HENNIG (1969), DEITZ et al. (2003), KLASS & MEIER (2006), KLASS et al. (2008), WARE et al. (2008) und LEGENDRE et al. (2015). Eines der offensichtlichsten abgeleiteten Merkmale ist die Ablage der Eier in von einem erhärtenden Sekret gebildeten Eipaketen (Ootheken; z. B. HENNIG 1969).

Abb. 1-13: Mit nur rund 2.500 Arten zeigen die Mantodea eine enorme habituelle Vielfalt.

Figs 1-13: With only 2.500 species Mantodea shows an enormous habitual variability.

1 *Chaeteessa* sp. (courtesy of CÉSAR FAVACHO). **2** *Acanthops erosula*, ♀ (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **3** *Eremiaphila gene* (courtesy of MATTHIAS BORER). **4** *Metalithicus splendidus*, copulation (♀ left) (courtesy of SÖREN MATERNA). **5** *Haania* sp., ♀ (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **6** *Toxodera beieri*, freshly hatched. **7** *Stenopyga extera*, copulation (♀ right) (courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **8** *Helvia cardinalis*, copulation (♀ below). **9** *Deroplatys desiccata*, ♀. **10** *Perlamantis allibertii*, ♂. **11** *Tarachodula pantherina*, ♀ (8-11 Photos by authors). **12** *Theopompa* sp., ♀ (12 courtesy of CHRISTIAN SCHWARZ). **13** *Choeradodis* sp., ♀ (courtesy of JOACHIM RHEINHEIMER and MICHAEL HASSLER).







Trotz der verhältnismäßig geringen Zahl von rund 2.500 beschriebenen Arten (WIELAND & SVENSON, im Druck) zeichnen sich die Mantodea durch eine ausgeprägte morphologische Diversität aus (Abb. 1-13). Ihre Körperlänge reicht von rund 12 mm kleinen (z. B. *Mantoida tenuis*, *Micromantis glauca*; vgl. GIGLIO-TOS 1927) bis hin zu 17 cm langen Arten (z. B. Weibchen von *Ischnomantis gigas*; vgl. KLASS & EHRMANN 2005). Die Fangbeine können unterschiedlichst gestaltet sein und bis auf einen femoralen Diskoidaldorn und die Tibialklaue alle Dornen zurückgebildet haben (z. B. *Amorphoscelinae*, siehe WIELAND 2013). Kopf- fortsätze unterschiedlichen Ursprungs und stark verbreiterte Rückenschilde und Loben an den Femora und Tibien der Laufbeine haben einen entscheidenden Einfluss auf den Habitus der Arten (z. B. WIELAND 2013; SVENSON et al. 2015; WIELAND & SVENSON im Druck; Abb. 2, 5, 6, 8, 9, 13). Die Gottesanbeterinnen umfassen zahlreiche Arten, die mimetische Anpassungen an ihre Umwelt zeigen. Dazu zählen verschiedenste Blattnachahmer, die trockenenes (z. B. *Phyllocrania*, *Deroplatys*, *Acanthops*; Abb. 2, 9) oder grünes Laub (z. B. *Choeradodis*, *Pseudoxypops*; Abb. 13) imitieren. Schlanke Arten, die Zweige (z. B. *Popa*, *Toxodera*; Abb. 6) oder Gras (z. B. *Schizoccephala*) nachahmen, sind ebenfalls häufig zu finden. Aber auch Vogelkot (*Ceratommantis*), Quarzstücke (*Eremiaphila*; Abb. 3), Flechten (*Oxytelaea*, *Chrysomantis*) und Moose (*Haania*; Abb. 5) zählen zum Repertoire der durch morphologische Anpassungen nachgeahmten Gegenstände und Organismen (-teile).

Angesichts dieser strukturellen Vielfalt verwundert es kaum, dass die Erforschung der Gottesanbeterinnen nie zum Erliegen kam. In den vergangenen zwei Jahrhunderten wurden zahlreiche Arbeiten zur Biologie und Klassifikation der Mantodea publiziert. An dieser Stelle soll auf die ältere Historie der Mantodeaforschung daher nicht eingegangen werden. Einen Überblick über ihre Ge-

schichte bieten beispielsweise BEIER (1964), ROY (1987, 2014) und WIELAND (2013).

Obwohl das erklärte Ziel der Untersuchungen zu Klassifikation und System der Mantodea immer die Aufklärung ihrer Stammesgeschichte war, wurden konsequent phylogenetisch-systematische Ansätze nach HENNIG (1950) erst seit den 1990er Jahren auf die Mantodea angewendet. Seit jener Zeit hat sich ein anhaltender „Run“ auf die wissenschaftliche Erforschung der Mantodea entwickelt, der ungebrochen scheint und sich nicht zuletzt im Erscheinen eines Themenheftes zu Gottesanbeterinnen in der Zeitschrift *Zootaxa* widerspiegelt (RIVERA & SVENSON 2014).

Der vorliegende Beitrag verschafft einen Überblick dieser Entwicklungen bis zum aktuellen Stand der Forschung.

2. Die phylogenetische Systematik der Mantodea seit 1990

Viele Untersuchungen seit den 1990er Jahren wendeten die Grundlagen der phylogenetischen Systematik nach HENNIG (1950) konsequent auf die Gottesanbeterinnen an. KLASS (1995, 1997) untersuchte die Morphologie der männlichen Genitalorgane der Dictyoptera und erstellte Stammbäume der untersuchten Taxa anhand apomorpher Merkmalszustände. Die Studien umfassten allerdings nur vier Gottesanbeterinnen-Arten, denn der Fokus der Arbeit lag nicht speziell auf den Mantodea, sondern auf den Dictyoptera als Ganzes. Gleiches gilt für die weiterführende Arbeit von KLASS & MEIER (2006), in der dieselben vier Arten untersucht wurden. Die Auswahl der vier Mantodea-Vertreter war in Hinblick auf die basalen Verzweigungen des Stammbaumes hin ausgelegt. Um dieser Frage auf den Grund zu gehen, wählten die Autoren die Gattungen *Chaeteessa* (Abb. 1), *Mantoida* und *Metallyticus* (Abb. 4) sowie die Gattung *Sphodromantis* mit einer Vielzahl abgeleiteter Merkmale für die Analysen. Die drei

erstgenannten Gattungen stehen nach wie vor in der Debatte um die basalen Verzweigungen des Mantodea-Stammbaumes an erster Stelle.

JANTSCH (1999) untersuchte in einer nicht publizierten Dissertation die Morphologie von 78 neotropischen Mantodea und erstellte einen phylogenetischen Stammbaum anhand der gefundenen Merkmalszustände. Obwohl es sich bei dieser Arbeit um die erste umfassendere Analyse mit einer vergleichsweise großen Anzahl von Arten handelt, konnte sie die Frage nach der Stammesgeschichte der Gruppe nicht bedeutend voranbringen. Die überwiegende Anzahl phylogenetisch relevanter Taxa kommt nur außerhalb der Neotropis vor und wurde von JANTSCH (1999) daher nicht berücksichtigt.

Verschiedene Arten der Mantodea wurden seit dem Jahr 2000 in viele Studien einbezogen. Die untersuchten Artenzahlen hielten sich jedoch mit meist weniger als zehn Arten in Grenzen, da sich die Fragestellungen auf die Phylogenie der gesamten Insekten bezogen, die Mantodea nur als Außengruppen behandelten oder die Studien lediglich auf kleine Gruppen innerhalb der Mantodea fokussierten (z. B. WHEELER et al. 2001; LOMBARDO & IPPOLITO 2004; JARVIS et al. 2005; INWARD et al. 2007; LO et al. 2007; AGABITI et al. 2010).

Eine enorme Erleichterung für die Erforschung der Gottesanbeterinnen bereitete die Veröffentlichung des Kataloges von EH RMANN (2002). In der Vergangenheit wurden wiederholt Kataloge publiziert. Der letzte umfassende Katalog aller bis dahin bekannten Arten (bis heute der einzige, der Maße und Schlüssel zu jeder einzelnen Art beinhaltet) wurde von GIGLIO-TOS im Jahr 1927 veröffentlicht. Der Katalog von EH RMANN (2002) lieferte nicht nur Habitusinformationen zu allen bis dahin beschriebenen Gattungen, sondern listete auch Synonyme, Publikationen zur Art, Informationen zum Verbleib des Typusmaterials und zum Verbreitungsgebiet der Arten auf. Zudem

führte ein umfangreicher einleitender Teil des Werkes in Morphologie, Physiologie, Fortpflanzungsbiologie und weitere biologische Aspekte der Mantodea ein. Abgerundet wurde der Katalog durch eine Liste der seinerzeit aktuellen Klassifikation bis auf Gattungsebene sowie einen Bildteil mit über 80 Farbfotos lebender Tiere. Auch, wenn die Daten aufgrund neuerer Erkenntnisse nicht mehr für jede Art aktuell sind und sich in den vergangenen eineinhalb Jahrzehnten anhand der nachfolgend dargestellten Arbeiten grundlegend gewandelt haben, ist EH RMANN (2002) nach wie vor das umfangreichste Standardwerk für jeden an den Mantodea Forschenden.

Ein weiterer Katalog wurde von OTTE & SPEARMAN (2005) publiziert. Er beinhaltet eine reine Auflistung der Arten einschließlich ihrer Synonyme und bibliographischen Referenzen. In verschiedenen taxonomischen Punkten weichen OTTE & SPEARMAN (2005) deutlich von EH RMANN (2002) ab (ROY 2006). Der Katalog von OTTE & SPEARMAN (2005) dient als Datenbasis für die Mantodea Species File Online Datenbank (<http://mantodea.speciesfile.org>), die regelmäßig aktualisiert wird.

Die Anwendung umfangreicher molekularer Analysen für phylogenetische Fragestellungen begann mit der Publikation von SVENSON & WHITING (2004). Ihre Analyse umfasste 55 Arten von Gottesanbeterinnen und bezog die Informationen von rund 6.000 Basenpaaren aus fünf mitochondrialen und nukleären Genen in die Auswertung ein. Obwohl die Taxonauswahl dieser Arbeit viele wichtige Taxa für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Mantodea umfasste, konnten doch aufgrund des Bedarfs an frischem Material für die Arbeit viele Schlüsseltaxa nicht untersucht werden, darunter *Chaeteessa* (Abb. 1), *Metallyticus* (Abb. 4), Eremiaphilidae (Abb. 3), Perlamantinae (Abb. 10) und Amorphoscelinae. Ungeachtet dessen markierte diese Arbeit den Ausgangspunkt für die

Analyse der Mantodea anhand molekularer Merkmale.

Der in jener Arbeit publizierte erste große molekulare Stammbaum warf viele Fragen zur aktuellen Klassifikation und Systematik der Mantodea auf. Für den Großteil der bisher als zusammengehörig angenommenen Taxa konnte die Monophylie nicht bestätigt werden. Die Para- und Polyphylie vieler Gruppen bestätigte sich in umfangreicheren späteren Studien (s. u.) und führte nachfolgend zu den umfangreichen, auf total-evidence-Analysen basierenden Revisionen einzelner wiederholt gefundener Großtaxa in den vergangenen Jahren (z. B. SVENSON & WHITING 2009; SVENSON et al. 2015; RIVERA & SVENSON 2016; s. u.).

Aufbauend auf der Arbeit von SVENSON & WHITING (2004) publizierten YAGER & SVENSON (2008) in einer Arbeit zur Morphologie und Evolution der thorakalen Gehörorgane bei Gottesanbeterinnen einen deutlich umfassenderen Stammbaum. In diese Analyse flossen die molekularen Daten aus sieben Genen mit rund 8.000 Basenpaaren für 158 Arten ein. Zudem wurden 13 morphologische Merkmale der Gehörorgane getrennt für Weibchen und Männchen codiert und in der Analyse berücksichtigt. YAGER & SVENSON (2008) bezogen erstmals wichtige Taxa mit ein, die für die Untersuchung der Stammesgeschichte der Mantodea unabdingbar sind, darunter *Chaeteessa* (Abb. 1), *Metallyticus* (Abb. 4) und *Eremiaphila* (Abb. 3). Neben der Rekonstruktion der Evolution der Gehörorgane konnten YAGER & SVENSON (2008) anhand der molekularen Daten unter anderem zeigen, dass ein umfangreiches monophyletisches, neotropisches Taxon primär gehörloser Mantodea existiert, das später als Acanthopoidea bzw. „polymorphic earless praying mantises“ (PEPM) revidiert wurde (RIVERA & SVENSON 2016, s. u.).

Im Jahr darauf publizierten SVENSON & WHITING (2009) die bislang umfangreichste Analyse der Gottesanbeterinnen. In den phylogenetischen Stammbaum flossen

die Daten aus neun Genen (rund 9.800 Basenpaare) für 329 Individuen aus 288 Arten ein. Erstmals wurden Vertreter aller seinerzeit anerkannten Familien sowie 45 der 48 Unterfamilien untersucht. Anhand einer von Körpermerkmalen unabhängigen Methode konnte erstmals zweifelsfrei gezeigt werden, wie wenige der bis dahin anerkannten Familien und Unterfamilien der bestehenden Klassifikation tatsächlich monophyletisch sind.

Es zeigte sich in beeindruckender Weise, dass unter anderem konvergent entstandene morphologische Merkmale das traditionelle, vorwiegend typologisch begründete Verständnis der Gottesanbeterinnenverwandtschaft in der Vergangenheit vielfach fehlgeleitet haben. Ein besonders eingängiges Beispiel hierfür sind die Rinden bewohnenden Gottesanbeterinnen, die ehemals als „Liturgusidae“ zusammen klassifiziert wurden. Die molekularen Daten (und auch die morphologischen Merkmale, siehe WIELAND 2013) zeigten, dass die Vertreter dieser vermeintlich monophyletischen Gruppe auf den verschiedenen Kontinenten nicht miteinander, sondern mit den anderen Arten desselben Kontinents verwandt sind. Da jene sympatrisch vorkommenden Arten typologisch grundlegend anders aussehen, hatte kein Taxonom zuvor angenommen, dass so unterschiedliche Formen miteinander nächstverwandt sein könnten. Tatsächlich haben offenbar die Mantodea jedes Mal, wenn sie ein neues Habitat erobert haben, ähnliche morphologische Anpassungen an dieses Habitat erfahren, aus denen ein nahezu einheitliches „habitat-typisches“ Erscheinungsbild resultierte. SVENSON & WHITING (2009) bezeichneten ein solches habitatgebundenes Erscheinungsbild am Beispiel der „Liturgusidae“ nach WILLIAMS (1972) als „ecomorph“. Alle Rindenbewohner sind flach gebaut, haben lange Beine, zeigen eine braun-grüne oder grau-braune Tarnfärbung (z. B. *Theopompa*, siehe Abb. 12) und sehr ähnliche Vermeidungsstrategien. Werden sie

gestört, laufen sie blitzschnell auf die Rückseite des Baumstammes. All diese Merkmale sind offenbar im Lauf der Evolution der Mantodea immer wieder entstanden. Ein besonders klares Merkmal, das die Polyphylie der „*Liturgusidae*“ aus morphologischer Sicht stützt, ist das Fehlen eines metathorakalen Gehörorgans der Rinden bewohnenden Gattung *Liturgusa*, welches die übrigen Rinden bewohnenden Arten jedoch besitzen. Im molekularen Stammbaum kristallisierte sich die Position von *Liturgusa* inmitten eines monophyletischen neotropischen Taxons vollkommen anders aussehender Arten heraus, die ebenfalls alle primär kein solches Gehörorgan besitzen.

In Anlehnung an diese Ergebnisse revidierte SVENSON (2014) die Gattung *Liturgusa* (s. u.). Die erste umfassende, auf rein morphologischen Merkmalen basierende phylogenetische Analyse der Gottesanbeterinnen wurde von WIELAND (2013) publiziert. Darin wurden 152 Merkmale des gesamten Exoskeletts für 122 Gottesanbeterinnen-Arten codiert. Die untersuchten Strukturen wurden detailliert beschrieben, illustriert und diskutiert. Der resultierende phylogenetische Stammbaum zeigte Übereinstimmungen mit den molekularen Analysen (SVENSON & WHITING 2004, 2009; YAGER & SVENSON 2008), aber auch mit der traditionellen Klassifikation (EHRMANN 2002). Letzteres war zu erwarten, da die codierten morphologischen Merkmale auch jene Merkmale des Körperbaus beinhalteten, deren multiple konvergente Evolution aufgrund der Anpassung an ähnliche Habitate angenommen werden muss (s. o.).

WIELAND (2013) präsentierte zudem umfangreiche Übersichten zu verschiedensten Themen bezüglich der Systematik und Morphologie der Mantodea. Neben Zusammenfassungen zu allen seinerzeit anerkannten Untergruppen der Mantodea und einem Überblick über die relevante Literatur zu morphologischen und phylogenetischen Fragestellungen wurden die Evolution

einzelner Merkmalskomplexe diskutiert (z. B. die aberrante Fangbeinmorphologie von *Chaeteessa* und *Metallyticus*), Veränderungen verschiedener Merkmale im Lauf der Postembryonalentwicklung beleuchtet sowie die Lebensweise früher Mantodea hypothetisiert. Neben der phylogenetischen Analyse morphologischer Daten bildet WIELAND (2013) somit ein Nachschlagewerk zu morphologischen Merkmalen des Exoskeletts und der entsprechenden Literatur für jeden an Gottesanbeterinnen Interessierten.

Aus den Arbeiten von SVENSON & WHITING (2009) und WIELAND (2013) ergab sich die Grundlage für eine umfassende Revision der gesamten Gottesanbeterinnen anhand molekularer und morphologischer Merkmale. In den vergangenen Jahren wurden mehrere umfangreiche Revisionen monophyletischer Großgruppen aus dem Stammbaum von SVENSON & WHITING (2009) publiziert. Dieser diente dabei als Wegweiser, in den Revisionen wurden hingegen neue molekulare und total-evidence-Analysen durchgeführt. Morphologische Merkmale der entsprechenden Taxa wurden dargestellt und diskutiert. Auf diesen Analysen aufbauend, wird die traditionelle Klassifikation *sensu* EHRMANN (2002) Schritt für Schritt an die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen herangeführt.

SVENSON et al. (2015) veröffentlichten eine Revision des Monophylums aus Hymenopodidae und Empusidae. Diese charismatische und oft farbenfrohe Gruppe von Gottesanbeterinnen wurde in den vorangegangenen Analysen als weitestgehend zusammengehörig bestätigt. Allerdings hatten frühere Analysen gezeigt, dass ein Teil der Gruppe mit vier afrotropischen Gattungen aus dem traditionellen Konzept der Hymenopodidae herausfiel und einige zuvor an anderer Stelle im System vermutete Taxa (Sibyllidae, Phyllothelyinae) tatsächlich innerhalb der Hymenopodidae stehen.

In dieser Arbeit wurde eine total-evidence-Analyse anhand molekularer und morpho-

logischer Daten durchgeführt. Die Klassifikation wurde entsprechend angepasst. Dabei wurden detaillierte Diagnosen aller Taxa sowie Schlüssel zu den Gattungen präsentiert. Hochwertige Fotos von Sammlungsmaterial der Vertreter jeder Gattung rundeten die Revision ab.

Dem Schema der Revision von SVENSON et al. (2015) folgend, wurde anschließend eine Revision der Vadini publiziert (SVENSON et al. 2016). Wiederum wurde eine total-evidence-Analyse genutzt, um die resultierenden Ergebnisse in eine aktualisierte Klassifikation umzusetzen. Zudem erlaubte die Analyse die Untersuchung der Evolution von Kopffortsätzen und Loben an den Beinen, die zur Kryptis bei vielen der Arten beitragen. Hierbei zeigte sich, dass bei diesen Gottesanbeterinnen die Re-Evolution morphologischer Merkmale zu beobachten ist und einen weiteren Hinweis darauf liefert, dass DOLLOS Gesetz zur Wiederkehr einmal in der Stammesgeschichte von Organismen verlorener Merkmale nicht grundsätzlich gilt (vgl. BRADLER 2009).

Im selben Jahr publizierten RIVERA & SVENSON (2016) eine umfassende Revision eines großen monophyletischen neotropischen Taxons – der Acanthopoidea oder „polymorphic earless praying mantises (PEPM)“. Die Existenz dieses Monophylums wurde seit Beginn der molekularen Untersuchungen immer wieder bestätigt. Allen Arten des Taxons ist das Fehlen eines metathorakalen Gehörorgans gemein. Zwar ist dieser Zustand als plesiomorph zu werten, doch sind alle außerhalb dieses Taxons liegenden Mantodea (mit Ausnahme der südostasiatischen *Metallicids*, deren Position im Mantodea-System noch diskutiert wird, s. u.) mit einem solchen Gehörorgan ausgestattet – auch die verwandtschaftlich nicht innerhalb dieses Taxons angesiedelten neotropischen Arten. Da die Acanthopoidea in der Neotropis rund 55 % der Mantodea-Diversität ausmachen (RIVERA & SVENSON 2016), lag eine Revision dieser Gruppe nahe. In der

Tradition der zuvor dargelegten Arbeiten wurden auch hier die molekularen und morphologischen Daten analysiert und die Klassifikation entsprechend angepasst. Wiederum wurden morphologische Merkmale umfangreich diskutiert und dargestellt sowie mit Fotos lebender Vertreter des Taxons abgerundet. Zudem wurde in dieser Arbeit detailliert die Bedeutung der Ootheken als Merkmalsträger für die phylogenetische Analyse dargelegt und Charakteristika der Ootheken für die jeweiligen Vertreter des Taxons präsentiert.

Neben vielen phylogenetischen Fragestellungen, die zu beleuchten den Rahmen dieses Beitrags sprengen würde, spielt vor allem die Frage nach dem Ursprung der Mantodea und den „ursprünglichsten“ rezenten Vertretern eine große Rolle. Wie bereits erwähnt, stehen im Zentrum dieser Fragestellung drei Taxa: die neotropischen Chaeteessidae (monogenerisch; Abb. 1), die ebenfalls neotropischen Mantoididae (mit zwei Gattungen) sowie die südostasiatischen Metallicidae (monogenerisch, Abb. 4). Interessanterweise ist die Frage nach der „Basis“ der Mantodea trotz mannigfaltiger Ansätze und Analysen bislang nicht endgültig geklärt.

KLASS (1995, 1997) und KLASS & MEIER (2006) fanden anhand der morphologischen Strukturen der männlichen Genitalien wiederholt ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mantoida* und allen übrigen rezenten Mantodea (*Mantoida* + (*Chaeteessa* + (*Metallicus* + übrige Mantodea))). In molekularen Analysen (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016) und auch in der morphologischen Arbeit von WIELAND (2013) wurde hingegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Chaeteessa* und den übrigen rezenten Mantodea festgestellt. Die Analysen von YAGER & SVENSON (2008) und LEGENDRE et al. (2015) fanden *Chaeteessa* an deutlich abgeleiteter Stelle im Mantodea-Stammbaum, was jedoch von beiden Autoren kritisch betrachtet und als

nicht plausibel diskutiert wurde. Im Fall von YAGER & SVENSON (2008) spielte vermutlich die Verwendung von altem Museumsmaterial eine Rolle, bei LEGENDRE et al. (2015) wurde nicht der vollständige verfügbare genetische Datensatz in die Analyse einbezogen, was von den Autoren als mögliche Ursache für die unwahrscheinliche Position von *Chaeteessa* interpretiert wurde. Die Annahme, dass *Chaeteessa* die Schwestergruppe der übrigen rezenten Mantodea ist, ist nicht unbegründet, zeigt diese ungewöhnliche Gattung doch verschiedene plesiomorphe Merkmalszustände, die den übrigen Mantodea fehlen. Beispielsweise tragen die Laufbeinfemora und -tibiae eine Bedornung, die bei den Schaben weit verbreitet ist, den Mantodea jedoch ansonsten fehlt (z. B. WIELAND 2013).

Deutlich umstrittener hingegen ist die Position von *Metallyticus* im phylogenetischen Stammbaum der Mantodea. Während in den Analysen von SVENSON & WHITING (2009) die Gattung erst nach den Acanthopoidea angesiedelt ist (*Chaeteessa* + (*Mantoida* + (Acanthopoidea + (*Metallyticus* + übrige Mantodea)))), kam sie bei KLASS (1995, 1997) und KLASS & MEIER (2006) nach *Mantoida* und *Chaeteessa* heraus (s. o.). Wieland (2013) fand *Metallyticus* an der zweiten Dichotomie des Stammbaumes (*Chaeteessa* + (*Metallyticus* + (*Mantoida* + übrige Mantodea)))), LEGENDRE et al. (2015) hingegen fanden ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mantoida* und *Metallyticus*, während *Chaeteessa* wie erwähnt distaler im Stammbaum herauskam. Eine Übersicht verschiedener Hypothesen zur Position von *Metallyticus* im phylogenetischen System der Mantodea findet sich bei RIVERA & SVENSON (2016: Abb. 4, Inset).

3. Weitere taxonomische und nomenklatorische Arbeiten seit 1990

Neben den oben aufgeführten Publikationen, die die Erforschung der Stammesgeschichte der Mantodea maßgeblich vorange-

bracht haben, erschien seit 1990 eine enorme Anzahl an Gattungsrevisionen und taxonomischen Arbeiten zu neuen Gattungen und Arten. Stellvertretend werden nachfolgend ausgewählte Revisionen gelistet:

ROY (1996: Sibyllinae, 2002: *Macromantis*, 2004: Empusidae, 2005: *Tisma*, 2009: Toxoderini, 2013a: *Pachymantis*, 2013b: *Oxyphloidea*, 2013c: *Chrysomantis*); MILLEDGE (1990: *Nesoxypilus*, 1997: Archimantini, 2005: *Sphodropoda*, *Trachymantis*, *Zopheromantis*, 2014: *Rhodomantis*); LOMBARDO & IPPOLITO (2004: *Acanthops*); ROY & SVENSON (2007: *Ceratantis*, 2011: *Platycalymma*); GE & CHEN (2008: *Palaeothespis*); EHRLMANN & ROY (2009: *Phyllothelys*); ROY & EHRLMANN (2009: *Zoolea*); RIVERA et al. (2011: *Pseudopogonogaster*); SVENSON & ROY (2011: *Hyalomantis*); ROY & STIEWE (2011: *Orthoderella*, 2014: *Galinthias*, 2016: *Calamothespis*); AGUDELO (2014: *Mantoida/Paramantoida*); BATTISTON et al. (2014: *Apteromantis*); LOMBARDO et al. (2014a: *Otomantis*, 2014b: *Parastagmatoptera*); SCHERRER (2014: *Miobantia*); SVENSON (2014: *Liturgusa*); SHCHERBAKOV et al. (2016: *Helio-mantis*); RODRIGUES & MARQUES CANCELLO (2016: *Stagmatoptera*); SCHWARZ & SHCHERBAKOV (2017: *Hestiasulini*); SCHWARZ & EHRLMANN (2017: *Paratheopompa*, *Theopompa*, *Humbertiella*); STIEWE & SHCHERBAKOV (2017: *Nemotha*, *Tricondylomimus*).

Außerdem präsentierten verschiedene Arbeiten kommentierte Faunenlisten oder Übersichten der Mantodeafauna oder ausgewählter Gruppen umgrenzter Gebiete. Beispielhaft seien hier folgende Arbeiten genannt:

MUKHERJEE et al. (1995: Mantodea, Indien); YANG & WANG (1999: Mantodea, Fujian Province, China); LOMBARDO & AGABITI (2001: Mantodea, Ecuador); LOMBARDO & PEREZ-GELABERT (2004: Mantodea, Hispaniola); VIJAYANDI (2007: Mantodea, Kerala); EHRLMANN & KOÇAK (2009: Mantodea, Neotropis); AGABITI et al. (2010: *Ameles*, Mittelmeerraum); BRAGG (2010: Liturgusidae, Borneo); MOHAMMAD et al. (2011: Mantodea,

Ägypten); ROY (2011: Amorphoscelis, Indomalaiische Region); SCHWARZ & KONOPIK (2014: Mantodea, Borneo); WIELAND et al. (2014: Mantodea, Kanaren); EHRLMANN & BORER (2015: Mantodea, Nepal); SHCHERBAKOV & SAVITSKY (2015: Mantodea, Russland); TEDROW et al. (2015: Mantodea, Ruanda). Die große Anzahl taxonomischer und systematischer Arbeiten bringt es mit sich, dass durch die Aufarbeitung von Typusmaterial verstärkt Synonymien aufgedeckt werden. In den meisten Fällen betrifft dies wenig bekannte Arten und wird im Rahmen von Gattungsrevisionen behandelt. In einigen Fällen halten die Ergebnisse aber durchaus Überraschungen bereit. *Parymenopus davisoni*, die in Mantodea-Kreisen weithin bekannte und charismatische Schwesterart der Orchideenmantis *Hymenopus coronatus*, wurde jüngst als Juniorsynonym der vermeintlich nahezu unbekannten *Helvia cardinalis* (Abb. 8) erkannt (SCHWARZ 2015). Ein weiteres faszinierendes Beispiel ist *Tri-aenocorypha dobertii*, eine Art, die von WOOD-MASON (1890) beschrieben wurde. Die Originalbeschreibung erfolgte anhand einer frühen Nymphe (vermutlich 1. Stadium), die einzigartige morphologische Strukturen zeigt. Diese umfassen drei lange, dornartige Fortsätze auf dem Kopf, vier ebensolche Dornen auf dem Pronotum sowie lange, lanzettliche Fortsätze an den Seiten des Abdomens. Nach der Erstbeschreibung wurde diese Art nie wieder gefunden, ebenso wenig die zu dieser Art gehörenden adulten Tiere. Erst durch qualitativ hochwertige Fotografien von „*Tri-aenocorypha dobertii*“ im Internet sowie erwachsenen Tieren der Art zeigten, dass es sich bei „*Tri-aenocorypha dobertii*“ um Jungtiere einer Art aus der weithin bekannten Gattung *Pachymantis* handelt (SVENSON et al. 2015). Offenbar verlieren die Jungtiere im Laufe der Postembryonalentwicklung ihre markanten Strukturen, deren Spuren jedoch beim Adultus durchaus noch nachweisbar sind (SVENSON et al. 2015). Solche Effekte sind bei Mantodea bekannt und wurden

Tab. 1: Aktuelle Klassifikation der Mantodea mit 21 Familien und 46 Unterfamilien.

Tab. 1: Current classification of the Mantodea with 21 families and 46 subfamilies.

	Familie	Unterfamilie
1	Acanthopidae	
2	Acontistidae	
3	Amorphoscelidae	Amorphoscelinae Paraoxyphilinae Perlaminantinae
4	Angelidae	
5	Chaeteessidae	
6	Coptopterygidae	
7	Empusidae	Blepharodinae Empusinae
8	Epaphroditidae	
9	Eremiaphilidae	
10	Galinthiadidae	
11	Hymenopodidae	Acromantinae Hymenopodinae Oxyphilinae Phyllocraniinae Phyllothelyinae Sibyllinae
12	Iridopterygidae	Hapalomantinae Iridopteryginae Nanomantinae Nilomantinae Tropidomantinae
13	Liturgusidae	Liturgusinae
14	Mantidae	Amelinae Antemminae Archimantinae Choeradodinae Chroicopterinae Compsotthespinae Deroplattinae Dystactinae Mantinae Mellierinae Miomantinae Orthoderinae Oxyothespinae Schizoccephalinae Stagmatopterinae Stagmomantinae Vatinae
15	Mantoididae	
16	Metallyticidae	
17	Photinaidae	Cardiopterinae Macromantinae Photininae Photiomantinae
18	Stenophyllidae	
19	Tarachodidae	Caliridinae Tarachodinae
20	Thespidae	Bantiinae Miobantiinae Pseudomiopteryginae Pseudopogonogastrinae Thespiinae
21	Toxoderidae	Toxoderinae
	21	46

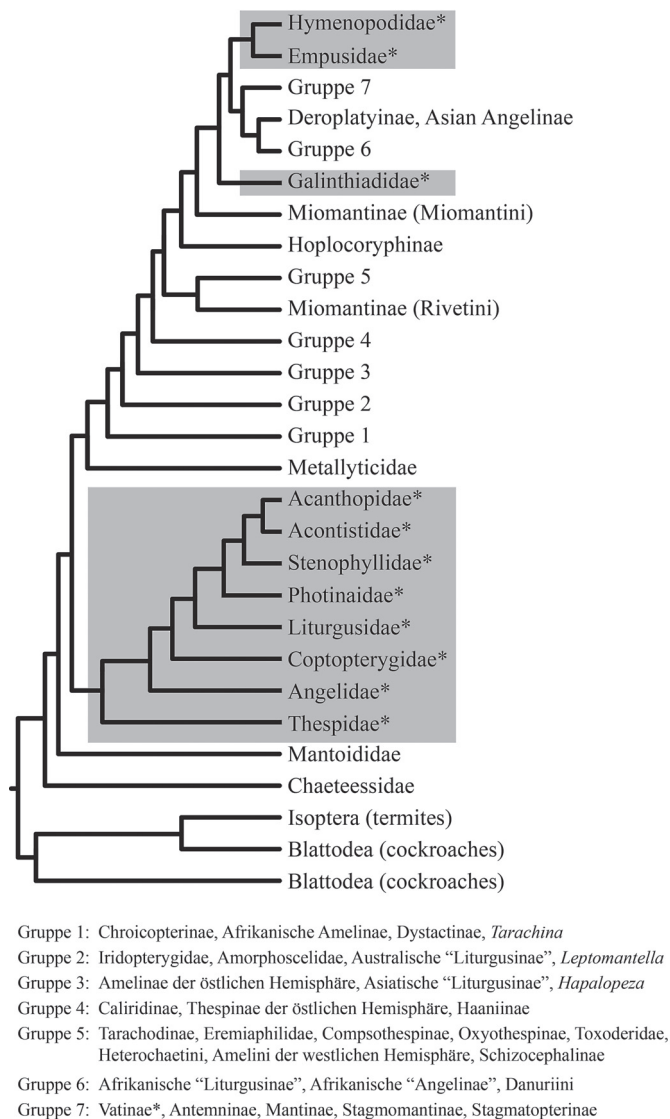


Abb. 14: Darstellung der derzeit bekannten phylogenetischen Verhältnisse innerhalb der rezenten Mantodea, verändert nach WIELAND & SVENSON (im Druck). Die Daten gehen zurück auf molekulare und morphologische Ergebnisse (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016; SVENSON et al. 2016). Graue Unterlegung und ein Stern am Namen des Taxons markieren monophyletische Gruppen, die kürzlich revidiert wurden. Um die phylogenetischen Verhältnisse übersichtlich darzustellen, werden umfangreiche monophyletische Gruppen unter dem Stammbaum als entsprechende Auflistung von Unterfamilien, Gattungen und geographisch begrenzten Teilen von Taxongruppen erläutert.

Fig. 14: The currently known phylogenetic relationships within the extant Mantodea, modified after WIELAND & SVENSON (in press). Data based on molecular and morphological results (SVENSON & WHITING 2009; RIVERA & SVENSON 2016; SVENSON et al. 2016). Monophyletic groups recently revised are shown in grey shading and an asterisk beside the taxon. To clearly represent the phylogenetic relationships, large monophyletic groups are listed below the cladogram with subfamilies, genera and taxa restricted to specific geographic regions.

unter anderem von WIELAND (2013) für unterschiedliche Merkmale verschiedener Arten beschrieben. Zu welcher *Pachymantis*-Art die 1890 beschriebene „*Triaenocorypha*“ gehört, wird sich erst in Zukunft zeigen und kann vermutlich nur durch die Lebendhaltung und Nachzucht aller *Pachymantis*-Arten eindeutig geklärt werden.

Als weitere Beispiele für wichtige Arbeiten seit 1990, die notwendige nomenklatorische Änderungen für Mantodea-Taxa einführen, seien stellvertretend folgende Publikationen genannt:

RIVERA (2014: Synonymie von *Thespoides* und *Angela*); ROY & EHRLMANN (2014: Synonymie von *Laxomantis* und *Aethalochroa*); SVENSON & VOLLMER (2014: Synonymie von *Ephippiomantis* und *Majangella*); AGUDELO & RIVERA (2015: mehrere nomenklatorische Änderungen); IPPOLITO & LOMBARDO (2015: Synonymie von *Paroxyopsis* und *Lobocneme*); WIELAND et al. (2017: nomenklatorische Konservierung des Namens *Ameles limbata*).

Insgesamt wurden allein seit Erscheinen des Kataloges von EHRLMANN (2002) rund 150 taxonomisch relevante Arbeiten publiziert. Einen detaillierteren aktuellen Überblick über die Entwicklung von Klassifikation und Systematik der Mantodea in jüngster Vergangenheit liefern WIELAND & SVENSON (im Druck). Tabelle 1 stellt den aktuellen Stand der Klassifikation dar, nach dem die Mantodea derzeit in 21 Familien mit 46 Unterfamilien unterteilt werden. Abbildung 14 liefert einen schematisierten Überblick über die Phylogenie der Mantodea und die bisher umfangreich revidierten Taxa.

4. Sammlungskataloge seit 1990

Eine weitere wichtige Gruppe von Publikationen sind Kataloge zu Museumssammlungen, hier vor allem des Typusmaterials. Für die Mantodea wurden mehrere Kataloge seit 1990 publiziert und vereinfachen so die Lokalisierung des Typusmaterials. Unter den Typuskatalogen seien genannt:

PARIS (1993: Typusmaterial von I. Bolivar in der Sammlung des Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid)); MUKHERJEE et al. (2005: Typusmaterial der Sammlung des Central Entomological Laboratory des Zoological Survey of India (Kalkutta, Indien)); ROY & CUCHE (2005: Typusmaterial in der Sammlung des Muséum d'histoire naturelle (Genf, Schweiz)); PFÄUTI & HOLLIER (2012: Ergänzungen zum Typusmaterial in der Sammlung des Muséum d'histoire naturelle (Genf, Schweiz)); LAMPE et al. (2010: Typusmaterial in der Sammlung des Zoologischen Forschungsmuseums Alexander Koenig (Bonn)); SVENSON (2014: Typusmaterial in der Sammlung des National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USA)) und SRINIVASAN et al. (2015: Ergänzungen zum Typusmaterial in der Sammlung des Central Entomological Laboratory des Zoological Survey of India (Kalkutta, Indien)).

5. Ausblick und offene Fragen

5.1. Zukünftige Revisionen

Der beschrittene Weg umfangreicher und detaillierter Revisionen monophyletischer Gruppen, die nach total-evidence-Analysen identifiziert werden, ist ein guter methodischer Ansatz zur Aktualisierung der bestehenden Mantodea-Klassifikation. Sinnvollerweise sollte er konsequent für alle Mantodea durchgeführt werden. Dieses Unterfangen ist sicher eine große Aufgabe, aber die Grundsteine sind gelegt. Gezwungenermaßen bleiben auf diesem Weg Gattungen in ungeklärter Zuordnung (*incertae sedis*) stehen, die im Rahmen von Revisionen aus ehemals anerkannten, jedoch als nicht-monophyletisch erkannten Gruppen herausfallen. Hierbei handelt es sich derzeit um rund 180 Arten in rund 40 Gattungen (WIELAND & SVENSON im Druck). Am Ende des Prozesses werden jedoch auch sie ihren Platz in der aktualisierten Klassifikation finden.

5.2. Neue Methoden

Wie in allen Bereichen der Wissenschaft erlauben neue Untersuchungsmethoden auch in der Gottesanbeterinnenforschung frische Blickwinkel auf verschiedene Aspekte der Organismen. Nachdem die molekularen Analysen unser Verständnis der Mantodea-Klassifikation in ein neues Licht gerückt haben, stehen nun die Auswertungen von Transkriptomdaten in den Startlöchern. Im Rahmen des 1KITE-Projektes (z. B. MISOF et al. 2014; www.1kite.org) sollen in naher Zukunft die ersten Auswertungen zur Phylogenie der Mantodea publiziert werden. Ob sie grundlegende Veränderungen zu den Ergebnissen molekularer Analysen bringen, wird sich zeigen.

Die dreidimensionale Rekonstruktion morphologischer Strukturen (Micro-CT) wird bereits seit langer Zeit durchgeführt (z. B. GRIMALDI 2003; WIPFLER et al. 2012; WIELAND 2013). Diese Methode wird zunehmend günstiger und weniger zeitintensiv, sie ist heutzutage bereits mit Tischgeräten durchführbar. Zudem erlaubt sie die Rekonstruktion von Fossilien, die auf diese Weise aus dem Stein oder dem Bernstein digital „herausgelöst“ werden können (z. B. SCHWERMANN et al. 2016). Daher ist anzunehmen, dass die 3D-Rekonstruktion auch in der Mantodeaforschung verstärkt Anwendung finden wird. Mit Sicherheit ist sie in der Lage, viele offene Fragen morphologischer Natur zu klären.

5.3. Morphologie und Verhalten

Die Arbeit von WIELAND (2013) konnte viele Fragen und Probleme in der Evolution der Mantodea seitens der Morphologie näher beleuchten und Hypothesen zur Entstehung verschiedener Strukturen liefern. Es zeigte sich wiederholt, dass vor allem morphologische Veränderungen während der Postembryonalentwicklung wunderbare Einblicke in die Evolution verschiedener

Strukturen gewähren können. Besonders deutlich wird dies im Bereich der Fangbeine. WIELAND (2013) war in der Lage, die aberrante Morphologie des Fangbeins der enigmatischen *Metaltyticus splendidus* (Abb. 4; siehe auch WIELAND 2008) anhand eines Vergleichs der ersten Nymphenstadien und der Adulti im Detail zu beleuchten. Dadurch war es möglich zu zeigen, dass die Discoidaldornen bei dieser Gattung nicht wie bis dahin angenommen primär fehlen, sondern bei den Erstnymphen durchaus noch vorhanden sind und erst im Lauf der Postembryonalentwicklung reduziert werden. Ähnliche Beobachtungen wurden für verschiedenste Strukturen des Körpers gemacht, zum Beispiel für Kopffortsätze, verbreiterte Pronota und Loben an den Beinen. Die Untersuchung der Postembryonalentwicklung von Merkmalen vor allem morphologisch stark abgeleiteter Formen verspricht, spannende Einblicke in die Evolution solcher Strukturen zu eröffnen. Ein Beispiel hierfür ist auch die von RIVERA & SVENSON (2016) beobachtete Entwicklung speziell ausgerichteter „dorsaler“ Tibialdornen. Dieses Merkmal wurde bisher als Argument für die Zusammengehörigkeit verschiedener Gattungen diskutiert (z. B. BEIER 1968; WIELAND 2013). RIVERA & SVENSON (2016) konnten anhand von frisch geschlüpften Nymphen nachweisen, dass es Arten gibt, deren Adulti eine solche Ausprägung der Dornen nicht zeigen, durchaus jedoch als frühe Nymphen.

Gleiches gilt für Lebendbeobachtungen von Verhaltensweisen. Die Orchideenmantis *Hymenopus coronatus* ist in den vergangenen Jahren zu einem beliebten Studienobjekt geworden. Mehrere Untersuchungen widmeten sich der Frage ihrer Effektivität in der Nachahmung von Orchideenblüten (O'HANLON 2014; O'HANLON et al. 2013, 2014a, b; SVENSON et al. 2016). Dabei stellte sich heraus, dass *Hymenopus* bestäubende Insekten effektiver anzulocken vermag als tatsächliche Orchideenblüten (O'HANLON

et al. 2014a). Weiterhin ist von *Hymenopus* seit jeher bekannt, dass das erste Nymphenstadium sich von den weiteren Stadien unterscheidet: Während die Orchideenmantis bereits ab dem zweiten Stadium die typische monochromatische, weiße Färbung zeigt, ist das erste Stadium grell rot mit tiefschwarz gefärbten Beinen und Kopf. Bereits früh wurde beobachtet, dass die Erstnymphen vermutlich die jungen Nymphen der tropischen Raubwanze *Alyes amoenae* nachahmen. Die ähnlichen Farbgebungen wurden bereits von SHELFORD (1902) hervorgehoben. Tatsächlich geht die Mimikry in diesem Fall sogar noch weiter. Die ersten Nymphen von *Hymenopus coronatus* sehen nicht nur so aus, sie bewegen sich auch wie Raubwanzen (WIELAND pers. Beob.). Werden sie gestört, laufen die kleinen Gottesanbeterinnen auf der Flucht schnell und in derselben Art und Weise wie andere Mantodea-Arten auch. Kommen sie jedoch zur Ruhe, bewegen sie alle sechs Beine in langsamen, fließenden Bewegungen – der Fortbewegung von Raubwanzen zum Verwechseln ähnlich.

Für Beobachtungen und Untersuchungen wie die zuvor genannten ist es unabdingbar, die in Frage kommende Arten zu züchten, um so an lebende Tiere sowie verschiedene Altersstadien zu gelangen. Die Zucht von Gottesanbeterinnen bedeutet oft einen großen zeitlichen Aufwand. Jedes der Tiere muss separat aufgezogen werden, um Verluste durch Kannibalismus zu vermeiden. Futtertierzuchten müssen unterhalten werden, darunter von Fruchtfliegen (*Drosophila* spp.), Ofenfischchen (*Thermobia domestica*), Grillen (*Gryllus* spp., *Acheta domestica*) und anderen. Auch, wenn das Züchten vieler Mantodea-Arten unproblematisch ist, fehlt oft die Zeit, die Zuchten in entsprechendem Aufwand zu betreuen. Zudem benötigen viele phylogenetisch interessante Arten besondere Bedingungen. Sie stammen aus Wüsten (Eremiaphilidae, Abb. 3), Bergregenwäldern (einige Choeradodinae, Abb. 13) oder sind spezialisiert auf kleinräumige

klimatische Verhältnisse. Oft ist einfach unbekannt, wie die Arten leben und was sie fressen. Dies war beispielsweise auch bei *Metallyticus splendidus* der Fall. Das Verhalten der Art war nur in zwei Publikationen von SHELFORD (1903, 1916) beschrieben (vgl. WIELAND 2008). Darin wurde erwähnt, dass *M. splendidus* angeblich unter der Rinde von Bäumen lebt und auf die Jagd nach Schaben spezialisiert sei. Beides konnte erst überprüft werden, als die Gattung in Zucht genommen werden konnte. Die Frage nach einer Nahrungsspezialisierung auf Schaben ließ sich – zumindest im Terrarium – nicht nachweisen, harrt aber noch der Freilanduntersuchung. Die Lebensweise unter Rinde konnte jedoch sowohl im Freiland als auch im Terrarium bestätigt werden (SCHÜTTE et al. 2013; WIELAND 2013). Die Beobachtungen an lebenden *Metallyticus* führten letztendlich nicht nur zur Aufklärung der Fangbeinmorphologie (s. o.), sondern auch zu einer Hypothese, aus welchem Grund die Fangbeine dieser faszinierenden Gattung in der Evolution in ihre aktuelle Form abgewandelt wurden (WIELAND 2013). Zudem zeigten die Beobachtungen in der Zucht, dass *Metallyticus* die einzige rezente Gottesanbeterin ist, deren Geschlechter sich nicht in der typischen Endposition (Männchen auf dem Rücken des Weibchens) paaren, sondern mit den Abdomenenenden zueinander gewandt („end-to-end“, siehe Abb. 4) (WIELAND, SCHÜTTE, MATERNA, MEHL, SCHULZE, pers. Beob.). Ob es sich dabei um eine Plesiomorphie handelt – Schabenpaarungen enden grundsätzlich in dieser Position (z. B. BELL et al. 2007) –, ist unklar, da das Paarungsverhalten von *Chaeeteessa* und *Mantoida* bisher nicht untersucht wurde. Es ist denkbar, dass es sich auch hierbei um eine abgeleitete Anpassung von *M. splendidus* an das Leben in engen Spalten unter der Rinde handelt.

Während Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler oft nicht die Zeit oder die Möglichkeiten haben, Gottesanbeterinnen für ihre Untersuchungen zu züchten, existiert

eine große Community von entomologisch interessierten Menschen, die sich in ihrer Freizeit mit Hingabe und Elan ausschließlich der Haltung und Zucht der Mantodea verschrieben haben. Dabei werden alternative Aufzuchtmethoden entwickelt, die Haltungsbedingungen im Terrarium untersucht und optimiert, Rückschlüsse aus dem Verhalten der lebenden Tiere gezogen und in der Zucht umgesetzt. Die Beobachtungen, die diese Menschen machen, sind für die Wissenschaft ausgesprochen wertvoll und werden dankenswerter Weise häufig auch in den populärwissenschaftlichen Organen der Terraristik veröffentlicht (z. B. MÜLLER 2001; TOMASINELLI 2003; KÜHNE 2012; RÖNISCH 2012) und häufig unterstützen auch die Fachwissenschaftler im Bereich der Gottesanbeterinnenforschung die Community durch eigene Publikationen in solchen Organen (z. B. EHREMAN 1997, 2001a, b; SCHÜTTE et al. 2013; SCHÜTTE & WIELAND 2014; SCHWARZ 2014a, b, 2016; SCHWARZ et al. 2006, 2007). Viele der Beobachtungen und Rückschlüsse auf Morphologie und Lebensweise, die von WIELAND (2013) diskutiert wurden, wären ohne die tatkräftige Unterstützung durch die Mitglieder des größten deutschen Zusammenschlusses von Mantodea-Interessierten aus mehreren Nationen (Interessengemeinschaft Mantodea, IGM) mit lebenden Tieren und der Kommunikation über Lebendbeobachtungen niemals möglich gewesen.

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt HARTMUT GREVEN von der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf und SILKE STOLL vom Aquazoo Löbbecke Museum (Düsseldorf) für ihre Einladung zu Vorträgen im Rahmen des Westdeutschen Entomologentages 2010 und 2016. Der IG Mantodea danken wir herzlich für die langjährige unermüdliche Unterstützung mit Nachzuchten, Tipps und Informationen zu verschiedensten Mantodea-Arten.

Unser besonderer Dank gilt REINHARD EHREMAN (Karlsruhe) für sein Lebenswerk, das die Arbeit an Gottesanbeterinnen für uns alle tagtäglich so viel einfacher macht.

Unser herzlicher Dank für Fotos und die Genehmigung, diese hier abdrucken zu können, gilt SÖREN MATERNA (Erlangen; Paarung von *Metalithicus splendidus*), CHRISTIAN SCHWARZ (Ruhr-Universität Bochum; *Acanthops*, *Theopompa*, *Haania*, *Stenopyga*), JOACHIM RHEINHEIMER (Ludwigshafen) und MICHAEL HASSLER (Bruchsal; *Choeradodis*), MATTHIAS BORER (Naturhistorisches Museum Basel; *Eremiaphila*) und CÉSAR FAVACHO (Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, Brasilien; *Chaeteessa*). Weiterhin danken wir ANTONIO AGUDELO (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasilien), JULIAN SALAZAR (Universität von Caldas, Manizales, Kolumbien), JULIO RIVERA (Universidad San Ignacio de Loyola, Lima, Peru) und CÉSAR FAVACHO für den Austausch zu *Chaeteessa* sowie TOBIAS SCHULZE (Erlangen) und SÖREN MATERNA (Erlangen) für die Informationen zur Paarung von *Mantoida*.

GAVIN SVENSON (Cleveland Museum of Natural History, USA) gilt unser Dank für seinen Elan und die großartige Arbeit, die er in das NSF-geförderte „Project Mantodea“ gesteckt hat und die vielen Kooperationen, die dadurch zwischen Mantodeaforschern weltweit zustande gekommen sind.

Zu guter Letzt möchten wir an dieser Stelle all denen danken, die weltweit an „unserer“ faszinierenden Insektengruppe forschen und unseren Horizont tagtäglich erweitern.

Literatur

- AGABITI, B., IPPOLITO, S., & LOMBARDO, F. (2010): The Mediterranean species of the genus *Ameles* Burmeister, 1838 (Insecta, Mantodea: Amelinae) with a biogeographic and phylogenetic evaluation. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 47: 1-20.
- AGUDELO, A.A. (2014): A new genus and species of Mantoididae (Mantodea) from the Brazilian and Venezuelan Amazon, with remarks

- on *Mantoida* Newman, 1838. *Zootaxa* 3797(1): 194-206.
- AGUDELO, A.A., & RIVERA, J. (2015): Some taxonomic and nomenclatural changes in American Mantodea (Insecta, Dictyoptera) – Part I. *Zootaxa* 3936(3): 335-356.
- AHMAD, M. (1950): The phylogeny of termite genera, based on imago-worker mandibles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 95(2): 37-86.
- BATTISTON, R., ORTEGO, J., CORREAS, J.R., & CORDERO, P.J. (2014): A revision of *Apteromantis* (Mantodea: Mantidae, Amelinae): A comprehensive approach to manage old taxonomic and conservation problems. *Zootaxa* 3797(1): 65-77.
- BEIER, M. (1964): Blattopteroidea. Mantodea. Pp. 849-970 in: WEBER, H. (ed.): *Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5. Band: Arthropoda, 3. Abteilung: Insecta, 6. Buch, 5. Lieferung. Geest & Portig; Leipzig.
- BEIER, M. (1968): Mantodea (Fangheuschrecken). Pp. 1-47 in: HELMCKE, J.-G., STARCK, D., & WERMUTH, H. (eds): *Handbuch der Zoologie*, vol. 4(2), 2/12. Walter de Gruyter; Berlin.
- BELL, W.J., ROTH, L.M., & NALEPA, C.A. (2007): *Cockroaches – Ecology, Behavior, and Natural History*. Johns Hopkins University Press; Baltimore.
- BRADLER, S. (2009): Kommen sie nie zurück? Möglichkeiten einer Re-Evolution. Pp. 261-292 in: ELSNER, N., FRITZ, H.-J., GRADSTEIN, R., & REITNER, J. (eds): *Evolution – Zufall und Zwangsläufigkeit der Schöpfung*. Wallstein; Göttingen.
- BRAGG, P.E. (2010): A review of the Liturgusidae of Borneo (Insecta: Mantodea). *Sepilok Bulletin* 12: 21–36.
- DEITZ, L.L., NALEPA, C., & KLASS, K.-D. (2003): Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* 61(1): 69-91.
- EHRMANN, R. (1997): Systematik der Ordnung Mantoptera (Insecta: Dictyoptera). *Arthropoda* 5(2): 1-19.
- EHRMANN, R. (2001a): Gottesanbeterinnen (Mantodea), eine Übersicht. Teil 1: Stammesgeschichte, Systematik, Körperbau, Fortpflanzung. *Reptilia* 28: 26-32.
- EHRMANN, R. (2001b): Gottesanbeterinnen (Mantodea), eine Übersicht. Teil 2: Vorkommen, Lebensweise, Haltung und Zucht, Determination. *Reptilia* 29: 62-67.
- EHRMANN, R. (2002): *Mantodea. Gottesanbeterinnen der Welt*. Natur und Tier-Verlag; Münster.
- EHRMANN, R., & BORER, M. (2015): Mantodea (Insecta) of Nepal: an annotated checklist. Pp. 227–274 in: HARTMANN, M., & WEIPERT, J. (eds.): *Biodiversität & Naturlausstattung im Himalaya*, vol. 5. Erfurt: Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V.
- EHRMANN, R., & KOÇAK, A.Ö. (2009): The neotropical mantids. *Centre for Entomological Studies Ankara-News* 49: 1-18.
- EHRMANN, R., & ROY, R. (2009): Taxonomy and synonymy of *Phyllothelys* Wood-Mason (Dictyoptera: Mantodea). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 45: 67-76.
- GE, D.-Y., & CHEN, X.-S. (2008): Review of the genus *Palaeothespis* Tinkham (Mantodea: Thespidae), with description of one new species. *Zootaxa* 1716: 53-58.
- GIGLIO-TOS, E. (1927): Orthoptera Mantidae. Pp. 1-707 in: SCHULZE, F.E., & KÜKENTHAL, W. (eds): *Das Tierreich, eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*. Fascicle: 50. De Gruyter & Co.; Berlin & Leipzig.
- GRIMALDI, D.A. (2003): A revision of Cretaceous mantises and their relationships, including new taxa (Insecta: Dictyoptera: Mantodea). *American Museum Novitates* 3412: 1-47.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag; Berlin.
- HENNIG, W. (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer; Frankfurt.
- INWARD, D., BECCALONI, G., & EGGLETON, P. (2007): Death of an order: A comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 3: 331-335.
- IPPOLITO, S., & LOMBARDO, F. (2015): Taxonomic considerations on *Lobocneme* Rehn, 1911 and *Paroxyopsis* Rehn, 1911 and a new synonymy (Insecta Mantodea: Stagmatopterinae). *Revue suisse de Zoologie* 122: 201-206.
- JANTSCH, L.J. (1999): *Estudos filogenéticos em mantódeos americanos* (Insecta: Pterygota: Mantodea). Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Dissertationsschrift).
- JARVIS, K.J., HAAS, F., & WHITING, M.F. (2005): Phylogeny of earwigs (Insecta: Dermaptera) based on molecular and morphological

- evidence: Reconsidering the classification of Dermaptera. *Systematic Entomology* 30: 442-453.
- KLASS, K.-D. (1995): Die Phylogenie der Dictyoptera. (Dissertationsschrift, 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., & EHLMANN, R. (2005): 13. Ordnung Mantodea, Fangschrecken, Gottesanbeterinnen. Pp. 182-197 in: DATHE, H.H. (ed.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta*. Spektrum; Heidelberg; Berlin.
- KLASS, K.-D., & MEIER, R. (2006): A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. *Entomologische Abhandlungen* 63: 3-50.
- KLASS, K.-D., NALEPA, C., & LO, N. (2008): Wood-feeding cockroaches as models for termite evolution (Insecta: Dictyoptera): *Cryptocercus* vs. *Parasphaeria boleiriana*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 809-817.
- KÜHNE, J. (2012): Reise in den Mikrokosmos – Auf Mantidensuche in Malaysia. *Reptilia*, 17, 46-51.
- LAMPE, K.-H., ROHWEDDER, D., INGRISCH, S., & RACH, B. (2010): Insect types in the ZFMK collection, Bonn: Blattodea, Dermaptera, Heteroptera, „Homoptera“, Hymenoptera, Mantodea, Orthoptera, Phasmatodea, Phthiraptera and Siphonaptera. *Bonn zoological Bulletin* 58: 89-167.
- LEGENDRE, F., NEL, A., SVENSON, G.J., ROBILLARD, T., PELLENS, R., & GRANDCOLAS, P. (2015): Phylogeny of Dictyoptera: Dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. *PLoS ONE* 10: e0130127.
- LO, N., BENINATI, T., STONE, F., WALKER, J., & SACCHI, L. (2007): Cockroaches that lack *Blattabacterium* endosymbionts: The phylogenetically divergent genus *Nocticola*. *Biology Letters* 3: 327-330.
- LOMBARDO, F., & AGABITI, B. (2001): The mantids from Ecuador, with some biogeographic considerations. *Journal of Orthoptera Research* 10: 89-104.
- LOMBARDO, F., & IPPOLITO, S. (2004): Revision of the species of *Acanthops* Serville, 1831 (Mantodea, Mantidae, Acanthopinae) with comments on their phylogeny. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 1076-1102.
- LOMBARDO, F., & PEREZ-GELABERT, D.E. (2004): The mantids of Hispaniola, with the description of two new species (Mantodea). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 34: 35-48.
- LOMBARDO, F., STIEWE, M.B.D., IPPOLITO, S., & MARLETTA, A. (2014a): A taxonomic revision of *Otomantis* Bolivar, 1890 (Mantodea: Hymenopodidae, Acromantinae) with description of five new species. *Zootaxa* 3797: 169-193.
- LOMBARDO, F., UMBRIACO, R., & IPPOLITO, S. (2014b): Taxonomic revision of the Neotropical genus *Parastagmatoptera* Saussure, 1871 (Dictyoptera, Mantidae, Stagmatopterinae) with a biogeographic comment. *Insect Systematics & Evolution* 46: 221-67.
- MAXWELL, M.R. (1999): 5. Mating behaviour. Pp. 69-89 in: PRETE, F.R., WELLS, H., WELLS, P. H., & HURD, L.E. (eds): *The praying mantids*. John Hopkins; Baltimore.
- MILLEDGE, G.A. (1990): Revision of the genus *Nesoxypilus* Beier (Mantodea: Amorphoscelidae: Paraoxyphilinae). *Memoirs of the Museum of Victoria* 50: 347-355.
- MILLEDGE, G.A. (1997): Revision of the tribe Archimantini (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Memoirs of the Museum of Victoria* 56: 1-63.
- MILLEDGE, G.A. (2005): Revision of the genera *Sphodropoda*, *Trachymantis* and *Zopheromantis* (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Records of the Australian Museum* 57: 191-210.
- MILLEDGE, G.A. (2014): A revision of *Rhodomantis* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Mantidae: Mantinae). *Zootaxa*, 3797: 39-64.
- MISO, 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., VON REUMONT, 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., TIMELTHALER, G., TOMIZUKA, S., TRAUTWEIN, M., TONG, X., UCHIFUNE, T., WALZL, M.G., WIEGMANN, B.M., WILBRANDT, J., WIPFLER, B., WONG, T.K., 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.
- MOHAMMAD, S.K., MOHAMMAD GAD ALLA, S., EL-HAMOULY, H., EHRLMANN, R., & EL-DEN NASSER, M.G. (2011): Mantodea of Egypt. *Zootaxa* 3044: 1-27.
- MÜLLER, H. (2001): Gräber fürs Gelege. Die Gottesanbeterin *Humbertiella ceylonica* Saussure, 1869 (Insecta: Mantodea). *Reptilia* 28: 38-41.
- MUKHERJEE, T.K., HAZRA, A.K., & GHOSH, A.K. (1995): The mantid fauna of India (Insecta: Mantodea). *Oriental Insects* 29: 185-358.
- MUKHERJEE, T.K., DAS, B.C., & HAZRA, A.K. (2005): Types of Mantodea (Insecta: Mantodea) in the collection of Central Entomological Laboratory of Zoological Survey of India, Kolkata, India. *Records of the Zoological Survey of India* 104: 143-149.
- O'HANLON, J.C. (2014): The roles of colour and shape in pollinator deception in the orchid mantis *Hymenopus coronatus*. *Ethology* 120: 652-661.
- O'HANLON, J.C., LI, D., & NORMA-RASHID, Y. (2013): Coloration and morphology of the orchid mantis *Hymenopus coronatus* (Mantodea: Hymenopodidae). *Journal of Orthoptera Research* 22: 35-44.
- O'HANLON, J.C., HOLWELL, G.I., & HERBERSTEIN, M.E. (2014a): Pollinator deception in the orchid mantis. *The American Naturalist* 183: 126-132.
- O'HANLON, J.C., HOLWELL, G.I., & HERBERSTEIN, M.E. (2014b): Predatory pollinator deception: Does the orchid mantis resemble a model species? *Current Zoology* 60: 90-103.
- OTTE, D., & SPEARMAN, L. (2005): Mantida species file. Catalog of the mantids of the world. Insect Diversity Association Publication 1: 1-489.
- PARIS, M. (1993): Catalogo de tipos de ortopteroides (Insecta) de Ignacio Bolivar, 1: Blattaria, Mantodea, Phasmoptera y Orthoptera (Stenopelmatoidea, Rhaphidophoroidea, Tettigonioidae, Grylloidea, Tetrigoidea). *Eos* 69: 143-264.
- PFÄUTI, P., & HOLLIER, J. (2012): Additions to the catalogue of mantid type material deposited in the Muséum d'histoire naturelle de Genève (Insecta: Mantodea). *Revue suisse de Zoologie* 119: 261-267.
- RIVERA, J. (2014): On the identity and taxonomic status of the enigmatic mantid *Thespoides bolivari* Chopard, 1916 (Mantodea: Mantidae, Angelinae). *Zootaxa* 3797: 269-273.
- RIVERA, J., & SVENSON, G.J. (eds) (2014): A revived focus on the praying mantises (Insecta: Mantodea). *Zootaxa* 3797: 1-273.
- RIVERA, J., & SVENSON, G.J. (2016): The Neotropical 'polymorphic earless praying mantises' – Part I: molecular phylogeny and revised higher-level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea). *Systematic Entomology* 41: 607-649.
- RIVERA, J.M., YAGUI, H., & EHRLMANN, R. (2011): Mantids in the mist: Taxonomy of the Andean genus *Pseudopogonogaster* Beier, 1942, a cloud forest specialist, with notes on its biogeography and ecology (Mantodea: Thespidae: Miopteriginae). *Insect Systematics and Evolution* 42: 313-335.
- RODRIGUES, H.M., & MARQUES CANCELLO, E. (2016): Taxonomic revision of *Stagmatoptera* Burmeister, 1838 (Mantodea: Mantidae, Stagmatopterinae). *Zootaxa* 4183: 1-78.
- RÖNISCH, T. (2012): Haltung und Nachzucht von *Parymenopus davisoni*. *Reptilia*, 17: 52-55.
- ROY, R. (1987): General observations on the systematics of Mantodea. Pp. 483-486 in: BACCETTI, B. (ed.): *Evolutionary biology of orthopteroid insects*. Ellis Horwood, Chichester.
- ROY, R. (1996): Révision des Sibyllinae (Mantodea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4: 69-138.
- ROY, R. (2002): Révision du genre néotropical *Macromantis* Saussure, 1871 (Dictyoptera, Mantidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 107: 403-418.
- ROY, R. (2004): Réarrangements critiques dans la famille des Empusidae et relations phylogénétiques [Dictyoptera, Mantodea]. *Revue française d'Entomologie (N.S.)* 26: 1-18.

- ROY, R. (2005): Révision du genre endémique malgache *Tisma* Giglio-Tos (Dictyoptera Mantidae). Bulletin de la Société entomologique de France, 110: 47-57.
- ROY, R. (2006): Analyse d'ouvrage: Daniel Otte & Lauren Spearman. Mantida Species File, Catalog of the Mantids of the World. Bulletin de la Société entomologique de France, 111: 528.
- ROY, R. (2009): Révision des Toxoderini sensu novo (Mantodea, Toxoderinae). Revue Suisse de Zoologie 116: 93-183.
- ROY, R. (2013a): Révision du genre *Pachymantis* Saussure, 1871 (Mantodea, Hymenopodidae). Bulletin de la Société entomologique de France 118: 145-154.
- ROY, R. (2013b): Révision du genre africain *Oxyphloidea* Schulthess, 1898 (Dictyoptera, Mantodea, Hymenopodidae). Zoosystema 35: 277-359.
- ROY, R. (2013c): Mises au point sur le genre *Chrysomantis* Giglio-Tos, 1915 (Mantodea, Hymenopodidae). Bulletin de la Société Entomologique de France, 118: 463-472.
- ROY, R. (2014): A historical review of nomenclature and high-level classification of praying mantises (Mantodea), including a provisional checklist of the names associated to suprageneric ranks. Zootaxa 3797: 9-28.
- ROY, R., & CUCHE, T. (2005): Catalogue du matériel type des mantes conservé au Muséum d'histoire naturelle de Genève (Insecta: Mantodea). Revue suisse de Zoologie 115: 3-24.
- ROY, R., & EHRMANN, R. (2009): Révision du genre *Zoolea* Audinet-Serville (Mantodea, Mantidae, Vatininae). Revue française d'Entomologie (N.S.) 31: 1-22.
- ROY, R., & EHRMANN, R. (2014): Une nouvelle synonymie de genre et d'espèce pour les Mantodea Toxoderidae. Bulletin de la Société entomologique de France, 119 : 306.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2011): Révision du genre néotropical *Orthoderella* Giglio-Tos, 1897 (Mantodea, Mantidae, Photinainae). Bulletin de la Société entomologique de France 116: 43-56.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2014): Révision du genre *Galinthias* Stål, 1877 (Mantodea, Galinthiidae). Bulletin de la Société Entomologique de France 119: 199-215.
- ROY, R., & STIEWE, M.B.D. (2016): Révision du genre afrotropical *Calamothespis* Werner, 1907 (Mantodea: Toxoderinae). Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 52: 26-48.
- ROY, R., & SVENSON, G.J. (2007): Revision of the genus *Ceratantis* Wood-Mason, 1876 (Dictyoptera, Mantodea). Bulletin de la Société entomologique de France 112(4): 433-444.
- ROY, R., & SVENSON, G.J. (2011): Revision of *Platyphyma* Westwood, 1889, and the synonymy of *Ichromantis* Paulian, 1957 (Mantodea, Iridopterygidae, Tropidomantinae). Zootaxa 3014: 1-25.
- SCHERRER, M.V. (2014): A revision of *Miobantia* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Thespidae, Miobantiniinae), with molecular association of dimorphic sexes and immature stages. Zootaxa 3797: 207-268.
- SCHÜTTE, K., MATERNA, S., MEHL, J., & WIELAND, F. (2013): *Metallyticus splendidus* – Metallische Gottesanbeterin. Bugs 2: 37-40.
- SCHÜTTE, K., & WIELAND, F. (2014): Asiatische Mantodeen. Bugs 6: 16-19.
- SCHWARZ, C.J. (2014): Anspruchsvolle Zwerge – Die Tarnkünstler der Gattung *Haamia*. Bugs 6: 24-29.
- SCHWARZ, C.J. (2015): *Parymenopus davisoni* Wood-Mason synonym of *Helvia cardinalis* Stål (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie, 8: 49-52.
- SCHWARZ, C.J. (2016a): Gottesanbeterinnen – Grundlegendes zur Terrarienhaltung. Reptilia 120: 24-33.
- SCHWARZ, C.J. (2016b): Blütenmantis wechsel dich. Zur Bestimmungsproblematik von Gottesanbeterinnen am Beispiel der philippinischen Art *Creobroter meleagris*. Reptilia 120: 38-41.
- SCHWARZ, C.J., & EHRMANN, R. (2017): A new genus and species of bark mantis from Thailand, with an updated key to the bark mantis genera of the Oriental region (Insecta: Mantodea). Zootaxa 4291: 581-587.
- SCHWARZ, C.J., & SCHERBAKOV, E. (2017): Revision of Hestiasulini Giglio-Tos, 1915 stat. rev. (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae) of Borneo, with description of new taxa and comments on the taxonomy of the tribe. Zootaxa 4291: 243-274.
- SCHWARZ, C.J., MEHL, J.E., & SOMMERHALDER, J. (2006): Die Teufelsblume, *Idolomantis diabolica* (Saussure, 1869). Terraria 1: 63-70.
- SCHWARZ, C.J., MEHL, J.E., & SOMMERHALDER, J. (2007): Die Teufelsblume, *Idolomantis diabolica* (Saussure, 1869). Terraria 2: 62-69.

- SCHWERMANN, A.H., WUTTKE, M., DOS SANTOS ROLO, T., CATERINO, M.S., BECHLY, G., SCHMIED, H., BAUMBACH, T., & VAN DE KAMP, T. (2016): The fossil insects of the Quercy Region: A historical review. *Entomologie heute* 28: 127-142.
- SHCHERBAKOV, E., EHLMANN, R., & BORER, M. (2016): Revision of the genus *Heliomantis* Giglio-Tos, 1915 (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae). *Annales des la Société entomologique de France* (N.S.) 52: 135-149.
- SHCHERBAKOV, E.O., & SAVITSKY, V.Y. (2015): New data on the fauna, taxonomy and ecology of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea) from Russia. *Entomological Review* 95: 181-199.
- SHELFORD, R.W.C. (1902): Observations on some mimetic insects and spiders from Borneo and Singapore. Proceedings of the general meetings for scientific business of the Zoological Society of London 1902: 230-284.
- SHELFORD, R.W.C. (1903): Bionomical notes on some Bornean Mantidae. *Zoologist* 7: 293-304.
- SHELFORD, R.W.C. (1916): A naturalist in Borneo. Fisher Unwin; London.
- SRINIVASAN, G., MUKHERJEE, T.K., & CHATTERJEE, P. (2015): Additions to the types of Mantodea and Phasmida at the Central Entomological Laboratory, Zoological Survey of India, Kolkata, India. *Prommalia* 3: 110-115.
- STIEWE, M.D.B., & SHCHERBAKOV, E. (2017): Revision of the genera *Nemotba* Wood-Mason, 1884 and *Tricondylomimus* Chopard, 1930 stat. rev., with description of a new species (Dictyoptera: Mantodea). *Annales des la Société entomologique de France* (N.S.) 53:175-196.
- SVENSON, G.J. (2014): Revision of the Neotropical bark dwelling mantis genus *Liturgusa* Sausure, 1869 (Insecta, Mantodea, Liturgusini). *ZooKeys* 390: 1-214.
- SVENSON, G.J., MEDELLIN, C., & SARMIENTO, C.E. (2016): Re-evolution of a morphological precursor of crypsis investment in the newly revised horned praying mantises (Insecta, Mantodea, Vatinæ). *Systematic Entomology* 41: 229-255.
- SVENSON, G.J., & ROY, R. (2011): Taxonomic treatment of the endemic Malagasy praying mantis genus *Hyalomantis* Giglio-Tos, 1915, with a new synonymy and the description of three new species (Mantodea, Iridopterygidae, Tropidomantinae). *Zootaxa* 2777: 1-24.
- SVENSON, G.J., & VOLLMER, W. (2014): A case of the higher-level classification of praying mantises (Mantodea) obscuring the synonymy of *Majangella* Giglio-Tos, 1915 (Liturgusidae, Liturgusinae) and *Ephippiomantis* Werner, 1922 (Hymenopodidae, Acromantinae). *Zootaxa* 3797: 103-119.
- SVENSON, G.J., & WHITING, M.F. (2004): Phylogeny of Mantodea based on molecular data: Evolution of a charismatic predator. *Systematic Entomology* 29: 359-370.
- SVENSON, G.J., & WHITING, M.F. (2009): Reconstructing the origins of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): The roles of Gondwanan vicariance and morphological convergence. *Cladistics* 25: 468-514.
- SVENSON, G.J., WIELAND, F., HARDY, N.B., & CAHILL WIGHTMAN, H.M. (2015): Of flowers and twigs, a total evidence phylogenetic revision of the plant-mimicking praying mantises (Mantodea: Empusidae and Hymenopodidae) with a new suprageneric classification. *Systematic Entomology* 40: 789-834.
- TEDROW, R., NATHAN, K., RICHARD, N., & SVENSON, G. J. (2015): A survey of the praying mantises of Rwanda, including new records (Insecta, Mantodea). *Zootaxa* 4027(1): 67-100.
- TOMASINELLI, F. (2003): The wandering violin – Captive breeding of the praying mantis *Gongylus gongyloides*. *Reptilia* 35: 35-38.
- VYJAYANDI, M.C. (2007): Mantis fauna of Kerala. Records of the Zoological Survey of India: Occasional Paper 267: 1-186.
- WARE, J.L., LITMAN, J., KLASS, K.-D., & SPEARMAN, L.A. (2008): Relationships among the major lineages of Dictyoptera: The effect of out-group selection on dictyopteran tree topology. *Systematic Entomology* 33: 429-450.
- WHEELER, W.C., WHITING, M.F., WHEELER, Q.D., & CARPENTER, J.M. (2001): The phylogeny of extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- WIELAND, F. (2008): The genus *Metalhyticus* reviewed (Insecta: Mantodea). *Species, Phylogeny & Evolution* 1: 147-170.
- WIELAND, F. (2013): The phylogenetic system of Mantodea (Insecta: Dictyoptera). *Species, Phylogeny & Evolution* 3.1: 3-222.
- WIELAND, F., GOLDBERG, J., & SCHÜTTE, K. (2017): Case 3705 – *Mantis limbata* Brullé, 1838 (currently *Ameles limbata*) (Mantodea, mantidae, amelinæ): proposed conservation

- of the specific name. *Bulletin of zoological Nomenclature* 73: 98-102.
- WIELAND, F., SCHÜTTE, K., & GOLDBERG, J. (2014): A review of the research on Canary Island praying mantises (Mantodea). *Zootaxa*, 3797: 78-102.
- WIELAND, F., & SVENSON, G.J. (im Druck): Biodiversity of Mantodea. Pp. x-y in: FOOTITT, R.G., & ADLER, P.H. (eds): *Insect Biodiversity: Science and society* (2nd ed.). Wiley-Blackwell; Chichester.
- WIPFLER, B., WIELAND, F., DECARLO, F., & HÖRN-SCHEMEYER, T. (2012): Cephalic morphology of *Hymenopus coronatus* (Insecta: Mantodea) and its phylogenetic implications. *Arthropod Structure and Development* 41: 87-100.
- WILLIAMS, E.E. (1972): The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. Pp. 47-89 in: DOBZHANSKY, T., HECHT, M.K., & STEERE, W.C. (eds): *Evolutionary Biology*, vol. 6. Springer/Meredith Corporation; New York.
- WOOD-MASON, J. (1890): Description of *Triacorypha dobertii*, the type of a new genus and species of Mantodea. *Annals and Magazine of Natural History*, 6th Series, 5: 439-440.
- YAGER, D.D., & SVENSON, G.J. (2008): Patterns of praying mantis auditory system evolution based on morphological, molecular, neurophysiological, and behavioural data. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 541-568.
- YANG, C., & WANG, J. (1999): Mantodea. Pp. 74-106 in: BANGKAN, H. (ed.): *Fauna of insects Fujian Province of China*, vol. 1. Fujian Science and Technology Press; Fuzhou.

Dr. Frank Wieland
Pfalzmuseum für Naturkunde
– POLLICHIA-Museum
Hermann-Schäfer-Str. 17
67098 Bad Dürkheim
E-Mail: f.wieland@pfalzmuseum.bv-pfalz.de

Dipl.-Biol. Kai Schütte
Tierökologie und Naturschutz
Zoologisches Institut
Universität Hamburg,
Martin-Luther-King-Platz 3
20146 Hamburg
E-Mail: Kai.schuette@uni-hamburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Wieland Frank, Schütte Kai

Artikel/Article: [Fortschritte und Perspektiven in der Erforschung der Evolution und Phylogenie der Mantodea \(Insecta: Dictyoptera\). Progress and Perspectives in Research on the Evolution and Phylogeny of Mantodea \(Insecta: Dictyoptera\) 1-23](#)