

# Kamelhalse, Schlammfliegen, Ameisenlöwen ... Wer sind sie? (Insecta: Neuropterida: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera)

Ulrike ASPÖCK und Horst ASPÖCK

## Inhaltsverzeichnis

1	Zur Charakterisierung der Neuropterida .....	Seite 3
1.1	Wer sind sie? .....	Seite 3
1.2.	Habitus, Morphologie. ....	Seite 8
1.2.1	Imagines. ....	Seite 8
1.2.2	Larven .....	Seite 11
1.2.3	Puppen. ....	Seite 13
1.2.4	Eier .....	Seite 13
2	Biologie und Ökologie .....	Seite 14
2.1	Nahrung der Imagines. ....	Seite 14
2.2	Paarung .....	Seite 14
2.3	Eiablage .....	Seite 15
2.4	Larven .....	Seite 15
2.5	Puppen. ....	Seite 18
3	Systematik, Phylogenie. ....	Seite 18
3.1	Stellung der Neuropterida innerhalb der Holometabola .....	Seite 18
3.2	Die Monophylie der Neuropterida .....	Seite 19
3.3	Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Neuropterida .....	Seite 19
3.4	Systematisierung der Raphidioptera .....	Seite 20
3.5	Systematisierung der Megaloptera. ....	Seite 20
3.6	Systematisierung der Neuroptera .....	Seite 21
3.7	Wo stehen die Nevrorthiformia wirklich? .....	Seite 23
4	Paläontologie: Im Perm gab es sie alle ... ..	Seite 24
5	Verbreitung, Zoogeographie .....	Seite 26
	Anhang I: Gebräuchliche Trivialnamen .....	Seite 28
	Anhang II: Glossar fachspezifischer Termini .....	Seite 28
	Dank. ....	Seite 31
	Zusammenfassung .....	Seite 31
	Literatur .....	Seite 31

Stapfia 60,  
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,  
Neue Folge Nr. 138 (1999), 1-34

### Abstract:

Camelnecks, Alderflies, Antlions ... What are they? (Insecta: Neuropterida: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera). The superorder Neuropterida and its three constituent orders Raphidioptera, Megaloptera, and Neuroptera are characterized relative to their morphology, biology, ecology, chorology, and biogeography. The systematic position of these insects at the

base of the Holometabola, their phylogenetic heterogeneity and their fossil history are discussed. This reveals them as a fascinating relic group with a long-past evolutionary peak. Questions regarding research results on recent and fossil Neuropterida are raised.

Key words: Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, characterisation, biology, ecology, systematics, phylogeny, biogeography.

Abb. 1:  
Inocelliidae: *Inocellia crassicornis*  
(SCHUMMEL), Niederösterreich  
(Foto H. Rausch).  
Vorderflügelänge (VFIL): 12mm



Abb.1a:  
Inocelliidae: *Parainocellia (P.) braueri*  
(ALBARDA), Kopula (das ♂ heftet  
während der Kopulation mittels  
Hautsäckchen, die von der Antennen-  
Basis hervorquellen, den Kopf an den  
5. Sternit des ♀), Griechenland  
(Foto H. Rausch).  
VFIL des ♀: 10mm



## 1 Zur Charakterisierung der Neuropterida

### 1.1 Wer sind sie?

Der Begriff Netzflüglerartige im weitesten Sinne geht auf den genialen LINNÉ zurück, wurde aber von diesem sonst so scharfsichtigen Geist in erstaunlicher Unbefangenheit viel zu weit gefaßt — sind doch ursprünglich auch Eintagsfliegen (Ephemeroptera), Libellen (Odonata), Steinfliegen (Plecoptera), Köcherfliegen (Trichoptera) und Skorpionsfliegen (Mecoptera) unter diesem Baldachin beheimatet. In der Logistik diverser Museums-sammlungen, aber natürlich auch in der Literatur, haben diese viel zu „weitmaschigen“ Netzflügler tiefe Spuren hinterlassen. Sie umfassen nachgeradezu die am wenigsten miteinander verwandten Enden des Systems — also Nicht-Holometabola und Holometabola gleichermaßen. Diese Neuroptera sensu lato sind nun aber Geschichte. Die Neuroptera sensu lato oder Neuropterida — wie sie heute zumeist genannt werden — umfassen als Überordnung folgende drei Insektenordnungen: Raphidioptera (Kamelhalsfliegen) mit zwei Familien (205 Arten), Megaloptera (Großflügler) mit zwei Familien (270 Arten) und Neuroptera sensu stricto (Planipennia) mit 18 Familien (6000 Arten). Aus den genannten, vergleichsweise geringen Artenzahlen und der noch darzustellenden Heterogenität dieser drei Ordnungen läßt sich schließen, daß sie allesamt ihre Blüte offensichtlich längst hinter sich haben. Fossilfunde bestätigen diese Vermutung durchaus. Die Neuropterida sind weltweit verbreitet, allerdings fehlen z. B. Kamelhalsfliegen heute (das war aber nicht immer so!) auf der Südhemisphäre (siehe Kapitel 5).

Die Zusammenfassung der drei Ordnungen zur Überordnung Neuropterida (= Neuropteroidea) signalisiert enge Verwandtschaft, hat Tradition und ist zur Zeit auch die beste Hypothese, zu der es kaum eine Alternative gibt. Allerdings stehen knallharte Argumente für diese Verwandtschaft, nämlich „handfeste“ abgeleitete Merkmale (Synapomorphien), die auf die Herkunft von einer gemeinsamen Stammart schließen lassen, immer noch aus (aber natürlich gibt es einzelne kryptische



Abb. 2:  
Raphidiidae:  
*Mongoloraphidia*  
(A.) *eklipis* U. A. &  
H. A., sich putzen-  
des ♀, Usbekistan  
(Ugamisches Gebir-  
ge) (Foto A. Schu-  
macher).  
VFIL: 8,4mm



Abb. 3:  
Raphidiidae:  
*Mongoloraphidia*  
*karabaevi* H. A. &  
U. A. & RAUSCH, bal-  
zendes ♂, Kirgisi-  
stan (Alai-Gebirge)  
(Foto H. Rausch).  
VFIL: 8 mm



Abb. 4:  
Raphidiidae:  
*Mongoloraphidia*  
*karabaevi* H. A. &  
U. A. & RAUSCH, bal-  
zendes ♀, Kirgisi-  
stan (Alai-Gebirge)  
(Foto H. Rausch).  
VFIL: 8,2 mm



Abb. 5:  
Raphidiidae:  
*Mongoloraphidia*  
*monstruosa* H. A. &  
U. A. & MARTYNOVA,  
Kopula, Kirgistan  
(Ferganisches  
Gebirge),  
(Foto H. Rausch).  
VFIL: 12 mm

Tabelle 1.  
Die 22 Familien der 3 Ordnungen (Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Neuropterida: Artenzahlen und Verbreitung.

Taxon	Beschr. Arten <sup>1)</sup>	In Mitteleuropa nachgew. Arten	Europa	Asien (Paläarktis)	Asien (Orientalis)	Afrika (Paläarktis)	Afrika (Afrotropis)	Nordamerika (Nearktis)	Zentral- und Südamerika (Neotropis)	Australien	Vorkommen im Arboreal (A) oder Eremial (E)
<b>NEUROPTERIDA</b>	<b>6500</b>	139	● (323)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
<b>RAPHIDIOPTERA</b>	<b>206</b>	16	● (74)	●	● <sup>2)</sup>	●		●	● <sup>3)</sup>		A
INOCELLIIDAE	21	3	● (7)	●	● <sup>2)</sup>	●		●	● <sup>3)</sup>		A
RAPHIDIIDAE	185	13	● (67)	●	● <sup>2)</sup>	●		●	● <sup>3)</sup>		A
<b>MEGALOPTERA</b>	<b>270</b>	3	● (6)								A
CORYDALIDAE	200			● <sup>4)</sup>	●		● <sup>5)</sup>	●	●	● <sup>6)</sup>	A
SIALIDAE	70	3	● (6)	●	● <sup>2)</sup>	● <sup>8)</sup>	● <sup>9)</sup>	●	●	● <sup>10)</sup>	A
<b>NEUROPTERA</b>	<b>6000</b>	120	● (243)								A, E
ASCALAPHIDAE	400	3	● (15)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
BEROTHIDAE	100		● (2)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
CHRYSOPIDAE	1200	35	● (59)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
CONIOPTERYGIDAE	450	22	● (47)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
DILARIDAE	50		● (10)	●	●	●	●	●	●		A
HEMEROBIIDAE	550	43	● (54)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
ITHONIDAE	17							●	●	●	A
MANTISPIDAE	400	1	● (5)	●	●	●	●	●	●	●	A
MYRMELEONTIDAE	2100	11	● (44)	●	●	●	●	●	●	●	A, E
NEMOPTERIDAE	150		● (7)	●	●	●	●		● <sup>11)</sup>	●	A, E
NEVRORTHIDAE	11		● (3)	●	●	●				●	A
NYMPHIDAE	35				● <sup>12)</sup>					●	A
OSMYLIDAE	160	1	● (2)	●	●	● <sup>?</sup>	●		●	●	A
POLYSTOECHOTIDAE	4							●	●		A
PSYCHOPSIDAE	26				●		●			●	A <sup>14)</sup>
RAPISMATIDAE	15			● <sup>13)</sup>	●						A
RHACHIBEROTHIDAE	13						●				A
SISYRIDAE	50	4	● (5)	●	●	●	●	●	●	●	A, (E)

<sup>1)</sup> Zahlen mit ganzer Zehnerstelle gerundet.

<sup>2)</sup> nur in großen Höhen im Übergangsbereich zur Paläarktis.

<sup>3)</sup> nur in großen Höhen südlich bis Südmexiko, also nur im Übergangsbereich Nearktis/ Neotropis.

<sup>4)</sup> nur in Japan und im Übergangsbereich zur Orientalis.

<sup>5)</sup> nur in einem kleinen Gebiet im Süden Südafrikas.

<sup>6)</sup> nur im äußersten Osten.

<sup>7)</sup> nur einzelne Funde in China und Malaysia.

<sup>8)</sup> nur 1 Spezies in Ägypten.

<sup>9)</sup> nur im südlichsten Südafrika und in Madagaskar.

<sup>10)</sup> nur an der Ostküste.

<sup>11)</sup> nur im Norden von Chile und Argentinien.

<sup>12)</sup> nur ein nicht bestätigter Nachweis auf den Philippinen.

<sup>13)</sup> nur im Übergangsbereich zur Orientalis.

<sup>14)</sup> nur in Biotopen mit wenigstens einzelnen Bäumen (z. B. Akazien).

Tabelle 2.1.  
Daten zur Biologie und Ökologie der Neuropterida: Larven (I).

Taxon	terrestrisch	aquatisch	karnivor phytophag
<b>NEUROPTERIDA</b>			
<b>RAPHIDIOPTERA</b>			
INOCELLIIDAE	unter Borke		karnivor
RAPHIDIIDAE	unter Borke, im Boden		karnivor
<b>MEGALOPTERA</b>			
CORYDALIDAE		Fließgewässer	karnivor
SIALIDAE		Fließgewässer, stehende Gewässer	karnivor
<b>NEUROPTERA</b>			
ASCALAPHIDAE	im Boden (selten an Felsen oder Bäumen)		karnivor
BEROTHIDAE	parasitisch - termitophil		karnivor
CHRYSOPIDAE	an Vegetation		karnivor
CONIOPTERYGIDAE	an Vegetation		karnivor
DILARIDAE	im Boden, in Totholz		karnivor
HEMEROBIIDAE	an Vegetation		karnivor
ITHONIDAE	im Boden		phytophag
MANTISPIDAE	parasitisch in Ekokons v. Spinnen u. in Wespenestern		karnivor
MYRMELEONTIDAE	im Boden (selten in Baumull)		karnivor
NEMOPTERIDAE	im und am Boden		karnivor
NEVRORTHIDAE		in Bächen	karnivor
NYMPHIDAE	im Boden, an Vegetation		karnivor
OSMYLIDAE	unter Borke, in Föna	semiaquatisch an Fließgewässern	karnivor
POLYSTOECHOTIDAE	?		phytophag?
PSYCHOPSIDAE	unter Borke		karnivor
RAPISMATIDAE	?		?
RHACHIBEROTHIDAE	parasitisch - termitophil ?		karnivor
SISYRIDAE		parasitisch an Süßwasser-Schwämmen und Bryozen	karnivor

Tabelle 2.2.  
Daten zur Biologie und Ökologie der Neuropterida: Larven (II).

Taxon	Mundwerkzeuge kauend oder stechend-saugend / Saugzangen od. Saugstilette	Zahl der Larvenstadien	Entwicklungsdauer
<b>NEUROPTERIDA</b>			
<b>RAPHIDIOPTERA</b>			
INOCELLIIDAE	kauend	10 – 16	3 – 7 Jahre
RAPHIDIIDAE	kauend	10 – 16	1 – 3 Jahre
<b>MEGALOPTERA</b>			
CORYDALIDAE	kauend	10 – 12	1 – 5 Jahre
SIALIDAE	kauend	10	1 – 3 Jahre
<b>NEUROPTERA</b>			
ASCALAPHIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 – mehrere Jahre
BEROTHIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3	1jährig oder kürzer
CHRYSOPIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen / Jahr
CONIOPTERYGIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3	mehrere Generationen / J. bis 2jähr.
DILARIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3 <sup>1)</sup>	1 Jahr oder länger
HEMEROBIIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen / Jahr
ITHONIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	5 – 9	2-3 jährig ?, 1 jährig ?
MANTISPIDAE	stechend-saugend: teils Saugzangen, teils Saugstilette	3	1 Jahr
MYRMELEONTIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 – 3 Jahre
NEMOPTERIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 – 3 Jahre ?
NEVRORTHIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 Jahr ?
NYMPHIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	1 jährig und länger ?
OSMYLIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3	1 jährig und länger ?
POLYSTOECHOTIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	?	?
PSYCHOPSIDAE	stechend-saugend : Saugzangen	3	2 Jahre
RAPISMATIDAE	?	?	?
RHACHIBEROTHIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3 ?	?
SISYRIDAE	stechend-saugend : Saugstilette	3	1 Generation / Jahr ?

<sup>1)</sup> Unter experimentellen Bedingungen bis zu 12(!) Larvenstadien, ohne daß eine Entwicklung zur Imago erfolgt (MACLEOD & SPIEGEL 1961).

Tabelle 2.3.

Daten zur Biologie und Ökologie der Neuropterida: Imagines.

Taxon	karnivor oder phytophag (Pollen, Algen, Nektar)	tagaktiv, nachtaktiv	durch künstliche Lichtquellen angelockt
<b>NEUROPTERIDA</b>			
<b>RAPHIDOPTERA</b>			
INOCELLIIDAE	? (Pollen ?)	tagaktiv	nein
RAPHIDIIDAE	karnivor (gelegentlich auch Pollen)	tagaktiv	nein (nur ausnahmsweise)
<b>MEGALOPTERA</b>			
CORYDALIDAE	wahrscheinlich wenig karnivor; Nektar	tagaktiv oder nachtaktiv	ja
SIALIDAE	möglicherweise Pollen und Nektar	tagaktiv	nein (nur ausnahmsweise)
<b>NEUROPTERA</b>			
ASCALAPHIDAE	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv	ja (zum Teil und besonders während Dämmerung)
BEROTHIDAE	karnivor	nachtaktiv	ja
CHRYSOPIDAE	karnivor oder phytophag	tagaktiv und / oder nachtaktiv	ja
CONIOPTERYGIDAE	karnivor	tagaktiv und / oder nachtaktiv	ja
DILARIDAE	karnivor ?	tagaktiv ?, nachtaktiv	ja
HEMEROBIIDAE	karnivor	tagaktiv, besonders aber nachtaktiv	ja
ITHONIDAE	karnivor	? Dämmerung	?
MANTISPIDAE	karnivor	tagaktiv und / oder nachtaktiv	ja (zum Teil)
MYRMELEONTIDAE	karnivor	tagaktiv und / oder nachtaktiv	ja (zum Großteil)
NEMOPTERIDAE	(?karnivor und / oder) phytophag	tagaktiv oder nachtaktiv	ja (zum Teil)
NEVRORTHIDAE	?	tagaktiv ?	nein
NYMPHIDAE	karnivor	tagaktiv ?	gelegentlich
OSMYLIDAE	karnivor und / oder phytophag	tagaktiv, nachtaktiv	ja (zum Teil)
POLYSTOECHOTIDAE	?	tagaktiv, nachtaktiv	ja
PSYCHOPSIDAE	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv	ja (zum Teil)
RAPISMATIDAE	?	?	ja
RHACHIBEROTHIDAE	karnivor	nachtaktiv	ja
SISYRIDAE	meist karnivor und phytophag, Pollen, Algen	tagaktiv oder nachtaktiv	ja

Abb. 6:  
Raphidiidae:  
*Dichrostigma  
flavipes*  
(STEIN), ♂,  
beim Fressen  
einer Blatt-  
laus, Nieder-  
österreich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 10 mm



Abb. 7:  
Raphidiidae:  
*Dichrostigma  
flavipes*  
(STEIN), ♂ und  
♀, fressend /  
balzend,  
Niederöster-  
reich (Foto  
H. Rausch).  
VFILdes ♂:  
10 mm



Abb. 8:  
Raphidiidae:  
*Dichrostigma  
flavipes*  
(STEIN), ♀ bei  
der Eiablage  
(siehe Ovipo-  
sitor!), Nie-  
derösterreich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 12 mm



Abb. 9:  
Sialidae:  
*Sialis lutaria*  
(LINNAEUS),  
Niederöster-  
reich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 14 mm



synapomorphe Merkmale — siehe Kapitel 3). Die Neuropterida gelten als die primitivsten Holometabola, stehen somit an der Basis dieser Erfolgsgruppe und werden als nächste Verwandte der Käfer (Coleoptera) betrachtet — auch diese Hypothese hat (seit HENNIG 1969) Tradition.

Das Wissen über die Neuropterida ist in unzähligen Publikationen in unzähligen wissenschaftlichen (und auch weniger wissenschaftlichen) Zeitschriften und Büchern der vergangenen 200 Jahre verstreut. Zu diesen kann man sich über die großen Übersichtsarbeiten und Monographien (z. B. ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HOLZEL 1980; ASPÖCK H., ASPÖCK U. & RAUSCH 1991; NEW 1986, 1989; NEW & THEISCHINGER 1993; CANARD, SÉMÉRIA & NEW 1984) Zugang verschaffen. Wer einen raschen Einstieg in die Neuropterologie über die Fauna Mitteleuropas versucht, dem sei das gelungene Buch von WACHMANN & SAURE (1997) empfohlen.

## 1.2 Habitus, Morphologie

### 1.2.1 Imagines

Die Heterogenität der Imagines (z. B. Abb. 2, 9-16, 21, 28, 29, 31) und auch der Larven (Abb. 44-58) dieser Neuropterida ist enorm, die Größenunterschiede der Imagines mit Flügelspannweiten von nur wenigen bis zu 200 Millimetern beachtlich (Abb. 18 und 33). Die prognathen Köpfe der Raphidioptera (Abb. 3) und Megaloptera sind vorwiegend flach, die sämtlich orthognathen Köpfe der Neuroptera (z. B. Abb. 11) können im Scheitelbereich stark gewölbt, vorne zu einem Rostrum verlängert (z. B. *Laurhervasia damarae* (MACLACHLAN), Nemopteridae, TJEDER 1967, Abb. 1905, 1906) oder bis zur „Gesichtslosigkeit“ (z. B. *Nosybus minutus* TJEDER, Berothidae, TJEDER 1959, Fig. 254) verkürzt sein. Die beißend-kauenden Mundwerkzeuge sind einfach und ursprünglich, einige Megaloptera (*Acanthacorydalis* VAN DER WEELE, *Corydalis* LATREILLE) leisten sich allerdings exorbitant lange (bis zu 30 mm!) sehr bedrohlich erscheinende Mandibeln (*Corydalis cornutus* (LINNAEUS), Corydalidae, NEW & THEISCHINGER 1993, Fig. 1a). Die Komplexaugen sind in der Regel sehr groß, bei einem Teil der Ascalaphi-

dae (Ascalaphinae) durch eine Quernaht (Abb. 40) geteilt. Ozellen sind nur noch bei den Raphidiidae, Corydalidae und den meisten Osmylidae (ASPOCK H., ASPOCK U. & HÖLZEL 1980, Fig. 340) erhalten, bei allen übrigen Neuropterida verschwunden. Die vielgliedrigen, zumeist filiformen (Abb. 27) Antennen sind bei den Ascalaphidae (Abb. 36-40) und Myrmeleontidae (Abb. 32-35) terminal keulig verdickt, bei den ♂♂ der Dilariidae (Abb. 19, 20) und einiger Chauliodinae aber kammförmig.

Parallel und unabhängig haben Raphidioptera (Abb. 1, 2) und die Neuroptera-Familie Mantispidae (Abb. 24) ihren Prothorax auffällig verlängert, gerne wird auch darauf hingewiesen, daß bei ersteren die Vorderbeine am Hinterende dieses Prothorax ansetzen, bei letzteren jedoch vorne. Dabei soll aber doch nicht übersehen werden, daß es auch in anderen Familien (z. B. Osmylidae) zwar nicht so spektakuläre, aber durchaus erhebliche Verlängerungen des Pronotums gibt. Der in der Regel gleichförmige Pterothorax ist bei den Nemopteridae — sie haben fadenförmige Hinterflügel — durch ein gegenüber dem Mesonotum verkleinertes Metanotum gekennzeichnet. Alle drei Thoraxsegmente sind zumeist mit einfachen, aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus zusammengesetzten Schreitbeinen ausgestattet. Der Tarsus ist in der Regel 5gliedrig, mit zwei Klauen, bei Raphidioptera ist das dritte, bei Sialidae das vierte Tarsale herzförmig bzw. lappig verbreitert (ASPOCK H., ASPOCK U. & HÖLZEL 1980, Fig. 4 und 5). Mantispidae (Abb. 24), Rhachiberothidae (Abb. 22, 23 und z. B. *Hoelzeliella manselli* U. ASPOCK & H. ASPOCK (1997, Fig. 35) und einzelne Coniopterygidae, z.B. *Semidalis obscura* (SZIRÁKI & GREVE 1996) haben die Vorderextremitäten zu Fangbeinen evolviert. Die Fangbeine der Mantispidae und der Mantodea (Fangschrecken, Gottesaubeterin) sind seit je ein vielzitiertes Paradebeispiel für Konvergenz; daß es innerhalb der Neuroptera auch noch andere Raubbeinige gibt, die zudem ein feines Beispiel für Parallelismus abgeben, ist im Szenario berühmter Homologien noch ziemlich unbekannt.

Die beiden Flügelpaare sind im großen und ganzen homonom, bei Megaloptera sind allerdings die Hinterflügel zumeist etwas



Abb. 10:  
Nevrorthidae:  
*Nevrorthus  
apatelios* H.  
A. & U.A. &  
HÖLZEL,  
Griechenland  
(Foto  
P. Duelli).  
VFIL: 7 mm



Abb. 11:  
Sisyridae:  
*Sisyra termi-  
nalis* CURTIS,  
Niederöster-  
reich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 5 mm



Abb. 12:  
Hemerobiidae:  
*Hemerobius  
humulinus*  
LINNAEUS,  
Niederöster-  
reich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 7 mm



Abb. 12a:  
Hemerobi-  
idae: *Psectra  
diptera*  
(BURMEISTER),  
Niederöster-  
reich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 3,5 mm

Abb. 13:  
Hemerobiidae:  
*Drepanopteryx  
phalaenoides*  
(LINNAEUS),  
Schweiz  
(Foto  
B. Wermelinger,  
Fotosammlung  
P. Duelli).  
VFIL: 14mm



Abb. 14:  
Hemerobiidae:  
*Drepanopteryx  
algida*  
(ERICHSON), Nie-  
derösterreich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 9mm



Abb. 15:  
Hemerobiidae:  
*Wesmaelius  
concinus*  
(STEPHENS).  
Niederöster-  
reich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 10mm



Abb. 16:  
Osmylidae:  
*Osmylus  
fulvicephalus*  
(SCOPOLI),  
Frankreich  
(Foto  
P. Duelli).  
VFIL: 24mm



größer als die Vorderflügel, mit großem, faltbarem Analfeld (z. B. *Archichauliodes* VAN DER WEELE, Chauliodinae, siehe NEW & THEISCHINGER 1993, Abb. 1c); bei Raphidioptera und Neuroptera sind hingegen die Hinterflügel zumeist etwas kleiner als die Vorderflügel, Nemopteridae haben faden- bzw. bandförmige Hinterflügel (Abb. 31, 30) evolviert. Flügelreduktion ist mehrmals unabhängig eingetreten und z. B. von Coniopterygidae, Hemerobiidae (*Psectra diptera* (BURMEISTER), TJEDER 1961, Abb. 556), Dilaridae und Berothidae (z. B. *Trichoma gracilipenne* TILLYARD, U. ASPÖCK & H. ASPÖCK 1985, vergleiche Abb. 1, ♂, und 2, ♀) bekannt. Völlige Flügellosigkeit (z. B. bei Coniopterygidae) ist allerdings selten. Elytrenartig erhärtete Vorderflügel kennt man bei einzelnen Hemerobiiden-Arten auf Hawaii (*Nesothauma haleakale* PERKINS, ZIMMERMANN 1957, Abb. 44 und 45). Die Flügelmembran ist zumeist hyalin (Abb. 25, 26), selten auffällig bunt gefärbt, wie z. B. bei einigen Ascalaphidae (Abb. 36, 37, *Libelloides*), Myrmeleontidae (Abb. 33a), Nemopteridae (Abb. 30, *Nemoptera*) und Osmylidae (*Porismus*), häufig mit Schattierung oder auch großer Fleckung (Abb. 32, *Palpares* und z. B. Mansell 1992, Abb. 1-5), selten mit Augenflecken — wie etwa bei *Dendroleon pantherinus* (FABRICIUS), (Abb. 35). Pigmentplatten unbekannter Funktion (*Vesicae*) sind bisher nur von einigen Rhachiberothiden (z. B. *Microberotha* TJEDER) bekannt, besonders groß (Abb. 22) jedoch bei *Rhachiberoth pulchra* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, (1997, Abb. 12, 13-15, 31). Das Pterostigma ist bei Raphidioptera besonders auffällig. Das netzartige Flügelgeäder ist durch zahlreiche kleine oder wenige große Zellen charakterisiert, starke Reduktion des Flügelgeäders bei der Familie Coniopterygidae ist möglicherweise auch eine Funktion der geringen Größe dieser kleinsten Neuropteren. Schuppenartig modifizierte Haare am Flügelgeäder (und an Thorax, Beinen, Abdomen) mancher Berothidae (Abb. 21) und z. B. *Podallea arabica* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, (1981, Abb. 25, 27, 28), aber auch einzelner Chrysopidae, sowie an den Antennen und Beinen einiger Coniopterygidae sind ein in mehrfacher Hinsicht interessantes Phänomen: Wie oft sind sie unabhängig entstanden, wie oft bei verwandten Taxa entstanden und teil-

weise wieder unterdrückt? Die Flügel und auch der Körper der Coniopterygidae (Abb. 18) sind von einer wächsernen, weißen oder grauen Substanz bedeckt, die von Drüsen an Kopf und Körper ausgeschieden und mit Hilfe der Beine verteilt wird (was zu Ähnlichkeit mit Aleurodiden, Homoptera, geführt hat!). Die Flügel der Neuropterida werden in der Regel dachartig über dem Körper gehalten, zahlreiche Ausnahmen, etwa flach ausgebreitete Flügel (z. B. diverse Chrysopidae, Hymenoptera nachahmende Mantispidae) oder nach oben geklappte Flügel (Nemopteridae) repräsentieren eindeutig abgeleitete Verhaltensmuster.

Das Abdomen läßt zumeist 10 sichtbare Segmente erkennen, die terminalen Segmente (7, 8, 9, 10+11) sind in unterschiedlichem Ausmaß zu äußeren Genitalapparaten modifiziert, oft mit auffälligen Processus, besonders beim ♂, die als Klammerorgane bei der Kopulation dienen können; die ♀ der Raphidioptera (siehe ASPOCK H., ASPOCK U. & RAUSCH 1991, Abb. 501-1951), der Dilaridae und der Symphrasinae unter den Mantispidae sind mit einem langen Ovipositor ausgestattet.

### 1.2.2 Larven

Die Larven aller drei Ordnungen haben prognathe Köpfe (z. B. Abb. 43-58), die Mundwerkzeuge der Raphidioptera (siehe z.B. *Phaeostigma klimeschiella* H. ASPOCK, U. ASPOCK & RAUSCH (1991, Abb. 55-60) und Megaloptera (siehe z. B. *Sialis lutaria* (LINNAEUS), RÖBER 1942, Abb. 2 und 7) sind beißend-kauend — also sehr ursprünglich — geblieben, die Neuroptera haben durch Verfalzung der Mandibeln mit den Maxillen ein raffiniertes Sauginstrument evolviert, das sich offensichtlich als Erfolgsrezept erwiesen hat. Mandibel und Maxille bilden jederseits ein funktionelles Rohr, das einen Nahrungskanal, bei den meisten Familien auch einen Giftkanal, umschließt (siehe GAUMONT 1976, Abb. 11 und 23); sie imponieren als Saugstilette von teilweise beachtlicher Länge (z. B. Osmylidae, Abb. 46; Sisyridae) oder als Saugzangen (Abb. 52), die geradezu bedrohliche Größen erreichen können (z. B. bei Myrmeleontidae, Abb. 55, Ascalaphidae, Abb. 56-58). Die kräftige larvale Kopfkapsel ist kompakt geschlossen und bei Raphidioptera, Megaloptera und den Nevrothidae noch mit einer riesigen Gula



Abb. 17:  
Coniopterygidae:  
*Aleuropteryx juniperi* OHM,  
Kopula  
Niederösterreich  
(Foto H. Rausch).  
VFL des ♀: 2,5 mm



Abb. 18:  
Coniopterygidae:  
*Coniopteryx* sp.,  
Schweiz  
(Foto P. Duelli).  
VFL: 2,3 mm

Abb. 19:  
Dilaridae: *Dilar parthenopaeus* COSTA, Italien  
(Foto R. Pantaleoni, Fotosammlung A. Letardi,  
A. Lentini). Dieses Bild wurde von Dr. Letardi  
zum Jahreswechsel 1998/99 an die Neuroptero-  
logen geschickt. VFL: ca. 5 mm



Abb. 20:  
Dilaridae: *Dilar dissimilis* NAVÁS,  
Spanien  
(Foto P. Duelli).  
VFL: 10 mm



Abb. 21:  
Berthidae:  
*Podallea  
vasseana*  
(NAVAS), ♀  
Namibia  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 8,5 mm



Abb. 22:  
Rhachiberthi-  
dae:  
*Rhachibertha  
pulchra* U. A. &  
H. A., ♀  
Namibia  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 8,4 mm



Abb. 23:  
Rhachiberthidae:  
*Mucrobertha  
vesicaria*  
TJEDER, ♀ Namibia  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 7 mm



Abb. 24:  
Mantispidae:  
*Mantispa  
styriaca*  
(PODA),  
Frankreich  
(Elsaß)  
(Foto  
P. Duelli).  
VFIL: 10 mm



ausgestattet, bei den Myrmeleontiformia ist diese Gula allerdings stark reduziert und kaum noch erkennbar. Bei den Hemerobiiformia, also den übrigen Neuroptera, ist die Kopfkapsel weniger kompakt, die Gula ist verschwunden, die Unterseite des Kopfes — er gilt als ventral „offen“ — wird vorwiegend von Elementen des Labiums gestaltet (siehe ASPOCK U. 1992, Abb. 2-6). Die Zahl der larvalen Stemmata, sie werden auch als laterale Ozelten bezeichnet — es handelt sich dabei aber um modifizierte, jenen der Imagines homologe Komplexaugen — ist unterschiedlich und beträgt maximal (nur noch bei Raphidioptera) sieben (siehe PAULUS 1986); die Larven der Ithonidae sind blind.

Der Thorax ist zumeist breit und unauffällig (Abb. 47-49), bei Crocinae (Nemopteridae) kann der Prothorax durch die Verlängerung des Zervikalsklerits allerdings extrem schmal und lang (Abb. 53, 54), ja geradezu bizarr erscheinen (was übrigens zur zunächst unbemerkten Erstdarstellung einer Crocinen-Larve aus den ägyptischen Felsengräbern von Giseh als *Necrophilus arenarius* durch ROUX (1833) führte). Die Koxen, Trochanteren, Femora und Tibien der drei Beinpaare sind einfach, die Tarsen der Megaloptera und Neuroptera ungegliedert, jene der Raphidioptera mit langem Basal- und sehr kurzem Endglied. Bei einigen Myrmeleontoidea und den Ithonidae sind Tibia und Tarsus der Hinterbeine fusioniert. Der Tarsus trägt zumeist zwei terminale Klauen (lediglich eine Klaue bei Sisyridae). Ein auffälliges trompetenförmiges Empodium zwischen den Klauen ist charakteristisch, z. B. für Chrysopidae, Berthidae, Rhachiberthidae und Mantispidae (siehe MINTER 1990, *Mucrobertha vesicaria* TJEDER, Abb. 9, *Mantispa capeneri* HANDSCHIN, Abb. 27). Bei Osmylidae ist es zu einer langen Spitze ausgezogen) bei vielen Familien (z.B. Sisyridae, Ithonidae) obliteriert.

Das Abdomen der aquatilen Larven der Megaloptera und des zweiten und dritten Larvenstadiums der Sisyridae trägt sieben (Sialidae, Sisyridae) oder acht (Corydalidae) gegliederte Tracheenkiemen, die den Habitus dieser Larven durchaus prägen und sie zudem urtümlich erscheinen lassen. Die Gliederung der Tracheenkiemen bei Corydalidae ist allerdings umstritten. Die aquatilen Larven der Nevror-

thidae sind kiemenlos (ZWICK 1967, MALICKY 1984). Die Larven zahlreicher Chrysopidae und jene der Nymphidae, Myrmeleontidae und Ascalaphidae sind im Bereich des Thorax und Abdomens mit beborsteten Höckern dekoriert. Die durchwegs terrestrischen Larven der Raphidioptera verfügen über Pygodialschläuche (Enddarmausstülpungen) am Hinterleibsende, die zur Anheftung dienen. Saugscheiben mit Haftfunktion gibt es bei diversen Neuroptera am 10. Abdominalsegment. Die Larven zahlreicher Neuroptera, besonders der Chrysopidae, schleudern die ausgesaugten Nahrungsreste über ihren Kopf hinweg auf den mit Hakenhaaren bestückten Rücken (siehe z. B. GEPP 1983 und in diesem Band); die so eingefangenen Partikel können sich zu einem wahrhaft skurrilen Camouflage-Misthaufen türmen.

### 1.2.3 Puppen

Die Puppen der Neuropterida sind vom Typ der Pupa dectica (Abb. 59-63) und durchwegs terrestrisch; das bedeutet, daß die aquatischen Larven der Megaloptera und der Sisyriidae zur Verpuppung an Land gehen müssen — eine erhebliche Leistung, aber auch ein erhebliches Gefahrenmoment und jedenfalls eine sehr verwundbare Phase im Leben dieser Neuropterida. Es gibt allerdings eine einzige Ausnahme: die Nevrothidae! Sie verpuppen sich im Wasser (MALICKY 1984) in einem doppelwandigen Kokon. Die Puppen der Raphidioptera (ASPOCK H., ASPOCK U. & RAUSCH 1991, Abb. 90 und 2955) und Megaloptera (siehe NEW & THEISCHINGER 1993, Abb. 91) leben frei in kleinen Aushöhlungen, jene der Neuroptera sind in einem Seidenkokon (Abb. 61) eingesponnen (siehe Kapitel 2).

### 1.2.4 Eier

Die Eier der Neuropterida (Abb. 41, 42) sind länglich zigarren- oder bananenförmig (Raphidioptera, Megaloptera, meiste Neuroptera), oder globulär (z. B. Nemopteridae), glattwandig oder skulpturiert (z. B. Mansell 1981, Abb. 4), teilweise mit kleinen Partikeln paniert (siehe auch GEPP 1990). Die Eier werden einzeln oder zahlreich auf das Substrat gelegt oder thronen einzeln oder zu einem „Strauß“ gebündelt auf hauchdünnen Eistielen (aus getrocknetem Sekret der Malpighischen



Abb. 24a:  
Mantispidae  
gen. sp.,  
Papua-Neu-  
guinea (Wau)  
(Foto  
P. Duelli).



Abb. 24b:  
Mantispidae  
gen. sp.,  
Senegal  
(Foto  
M. Stelzl).



Abb. 25:  
Chrysopidae:  
*Nineta flava*  
(SCOPI), Nie-  
derösterreich  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 20 mm



Abb. 26:  
Chrysopidae:  
*Dichochrysa*  
*ventralis* (BUR-  
MEISTER), von  
dem Ektoparasi-  
ten *Forcipomyia*  
*eques* (Diptera:  
Ceratopogoni-  
idae) befallen,  
Niederösterreich  
(Foto H.  
Rausch).  
VFIL: 14 mm

Abb. 27:  
Chrysopidae:  
*Italochrysa*  
sp., Namibia  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 20 mm



Abb. 28:  
Psychopsidae:  
*Silveira*  
*occultus*  
(TJEDER),  
Namibia  
(Windhoek)  
(Foto  
P. Duelli).  
VFIL: 17 mm



Abb. 29:  
Psychopsidae:  
*Cabralis glo-*  
*riosus* NAVAS,  
Südafrika  
(Ingwe)  
(Foto  
P. Duelli).  
VFIL: 19 mm



Abb. 30:  
Nemopteridae:  
*Nemoptera*  
*bipennis*  
(ILLIGER),  
Spanien (Sierra  
Nevada)  
(Foto P. Duelli).  
VFIL: 27 mm



Gefäße). Eistiele findet man bei Chrysopidae, Berothidae, Mantispidae und Nymphidae.

## 2 Biologie und Ökologie

### 2.1 Nahrung der Imagines

Das Leben der Imagines ist kurz und dauert zumeist nur einige Tage bis Wochen — ausgenommen natürlich die wenigen Arten, die als Imagines überwintern. Einige Angaben zur Lebensweise sind in Tab. 2.3. zusammengefaßt. Die Speisekarte ist vielfältig, die Ernährungsweise teilweise räuberisch karnivor (weichhäutige Arthropoden, vorwiegend Milben, Blattläuse), zusätzlich phytophag (Pollen), häufig aber auch ausschließlich phytophag (Pollen, Pilze, Algen). Sialidae nehmen vermutlich so gut wie keine Nahrung auf, naschen aber immerhin Nektar. Bei der wahrscheinlich ausschließlich von Honigtau (Kot von Blattläusen und Zikaden) lebenden *Hypochrysa elegans* (BURM.) (Chrysopidae) wurden symbiotische Hefen in Vorderdarmaussackungen gefunden. Mantispidae haben ihre „Räuberkonzession auf Lebensdauer“ mit ihren Fangbeinen, und zwar als Beute-Lauerer. Flugräuber sind hingegen die Ascalaphidae.

### 2.2 Paarung

Der Lebenszweck des Imaginaldaseins gipfelt in der Paarung. Bei der Partnersuche werden diverse Strategien eingesetzt. Dabei sind natürlich optische Reize, aber besonders auch olfaktorische von Bedeutung — das läßt sich an zahlreichen Duftdrüsen an Thorax und Abdomen und diversen Verteilersystemen wie etwa Haarbüscheln an Flügeln und Abdomen vermuten. Auch artspezifische Vibrationen (z. B. bei Sialidae, RUPPRECHT 1975; Chrysopidae, DUELLI 1999) mit dem Hinterleib — die Übertragung erfolgt via Untergrund über spezielle Rezeptoren — spielen eine wesentliche Rolle. Diese Vibrationsgesänge machen sich auch Systematiker zur Analyse des *Chrysoperla carnea*-Komplexes zunutze. Es handelt sich dabei um eine Gruppe morphologisch nicht — oder so gut wie nicht — differenzierbarer Arten

und Unterarten, deren unterschiedliche Oszillogramme als Identitätsausweise benutzt werden (HENRY, WELLS & PUPEDIS 1993, DUELLI 1996 und in diesem Band). Das Paarungsverhalten (Abb. 3, 4, 7) ist nur vereinzelt gut studiert und sehr unterschiedlich. Die Kopulationsstellungen (Abb. 5, 17, 37) können sogar innerhalb der Familien differieren. Die Kopulationsdauer beträgt kurze Augenblicke bis zu vierundzwanzig Stunden. Spermatophoren (Spermienpakete) unterschiedlicher Größe wurden vereinzelt bei allen drei Ordnungen nachgewiesen, werden jedoch offensichtlich nicht mehr von allen Familien gebildet.

### 2.3 Eiablage

Die Eiablage erfolgt zumeist in die Vegetation (Abb. 42), unter Blätter, in den Boden oder unter die Rinde (♀ mit Legeröhre, z.B. Raphidioptera, Abb. 8). Familien mit aquatischen Larven (z.B. Sialidae, Nevrothidae, Sisyridae) suchen Zweige über dem Wasser auf, in das die schlüpfenden Larven fallen können. Die Eier werden einzeln abgelegt oder in kleinen Gruppen. Es gibt allerdings auch Rekordgelege einzelner Weibchen (bis zu 3000 bei *Corydalus*) oder bei Gemeinschaftsgelegen von Mantispidae (bis zu 150 000).

### 2.4 Larven

Die Larven der Neuropterida sind vorwiegend räuberisch und sehr gefräßig (Tab.2). Die terrestrischen Larven der Raphidioptera ernähren sich von kleinen Arthropoden, manche naschen zusätzlich Pollen. Sie durchlaufen 10 bis 15 Stadien. Sie leben unter der Borke von Bäumen und Sträuchern oder im Boden (besonders Förna des Wurzelbereichs) und sind vorwiegend nachtaktiv. Die Larven überwintern zweimal, selten nur einmal, oft dreimal und öfter; die Verpuppung — sie vollzieht sich in einer kleinen selbst gefertigten Höhlung — erfolgt üblicherweise im Frühjahr, nur bei ganz wenigen Arten schon im Herbst. In jedem Fall ist der Kältereiz für die Vervollständigung der Entwicklung essentiell. Larven, die ohne entsprechenden Kältereiz im Labor gezüchtet wurden, entwickelten sich zu propheten Monstern mit pathologischen Verän-



Abb. 31:  
Nemopteridae:  
*Laurhervasia setacea* (KLUG),  
Namibia  
(Kalahari)  
(Foto P. Duelli).

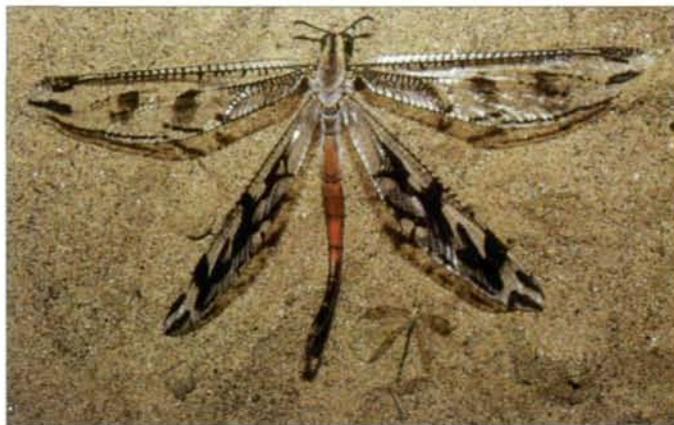


Abb. 32:  
Myrmeleontidae:  
*Palpares immensus* MACLACHLAN  
und *Obus* sp.,  
größte und kleinste Myrmeleontiden-Spezies in  
Namibia  
(Foto P. Duelli).  
VFIL: 42 mm



Abb. 33:  
Myrmeleontidae: *Palpares sobrinus*  
PÉRINGUEY, Namibia (Haasenhof-Farm)  
(Foto H. Rausch).  
VFIL: 55mm



Abb. 33a:  
Myrmeleontidae: *Palparellus flavofasciatus*  
(McLACHLAN), Namibia  
(Foto M. Stelzl).  
VFIL: 42 mm



Abb. 34:  
Myrmeleontidae:  
*Myrmeleon formicarius* LINNAEUS,  
Kirgisistan (Talass-Alatau)  
(Foto H. Rausch).  
VFIL: 40 mm



Abb. 35:  
Myrmeleontidae: *Dendroleon  
pantherinus* (FABRICIUS), Schweiz (Tessin)  
(Foto P. Duelli).  
VFIL: 30 mm

Abb. 36:  
Ascalaphidae:  
*Libelloides  
coccajus*  
(DENIS &  
SCHIFFERMÜLLER),  
Südfrankreich  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 25 mm



Abb. 37:  
Ascalaphidae:  
*Libelloides  
coccajus*  
(DENIS &  
SCHIFFERMÜLLER),  
Kopula,  
Südfrankreich  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 25 mm



derungen an Kopf (Augen), Thorax (Flügelanlagen) und Abdomen (äußere Genitalanhänge) (ASPOCK H., RAUSCH & U. ASPOCK 1974).

Die Larven der Megaloptera sind alle aquatisch und leben in perennierenden Gewässern, einige wenige Überlebenskünstler (*Neohermes* BANKS und *Protochauliodes* VAN DER WEELE an der Pazifikküste) können auch Trockenperioden überdauern (PENNY 1993). Megalopterenlarven schwimmen zunächst frei und graben sich erst später im Bodensediment ein. Diese so sehr unterschiedliche Lebensweise der Jung- und Altlarven hat auch ihr Aussehen entsprechend geprägt (pelagischer zierlicher versus kräftiger Wühl-Habitus), so fehlen z. B. die dicken pinselartigen, für *Corydalus* charakteristischen Kiemenbüschel bei der Junglarve. Megalopterenlarven ernähren sich von Arthropoden, durchlaufen etwa zehn Häutungen und verlassen das Wasser vor der Verpuppung.

Neuroptera haben durchwegs — vermutlich mit nur einer Ausnahme — nur drei Larvenstadien. Bei den Ithonidae wurden bis zu fünf Stadien festgestellt. Unter experimentellen Bedingungen konnten bei Dilariden bis zu 12 Häutungen induziert werden (MACLEOD & SPIEGLER 1961). Die Lebensweise der Larven der Neuroptera ist sehr heterogen, aquatisch (Nevrorthidae, Abb. 45; Sisyridae) oder terrestrisch (übrige Familien) und primär natürlich durch die Saugzangen geprägt — das bedeutet Aufnahme flüssiger, extraintestinal vorverdauter Nahrung. Die meisten Larven sind karnivor (Abb. 50, 51), jene der Ithonidae, vermutlich auch der Polystoechotidae und jene der bisher unbekannteren Rapismatidae hingegen phytophag, wahrscheinlich saugen sie Wurzelsäfte. Die gekrümmten Saugzangen der Nevrorthidae, Chrysopidae, Hemerobiidae und der Myrmeleontiformia sind offensichtlich auch bestens zum Festhalten der Beute geeignet, die geraden, spitzen Saugstilette der meisten übrigen Familien zum Einstechen in weiches Gewebe oder zum Anstechen z. B. von Insekteiern. Die meisten Larven leben in der Vegetation, einige unter Rinde, z. B. Psychopsidae, Dilaridae, zahlreiche im Sand, z. B. Nemopteridae, Ascalaphidae und Myrmeleontidae, allerdings bauen nur einige dieser Ameisenlöwen — etwa 10% — so z. B.

*Myrmeleon formicarius*, die berühmten Trichter (siehe auch GEPP & HÖLZEL 1989). Die Larven der Sisyridae leben in Spongillidae (Süßwasserschwämmen) und Bryozoa (Moostierchen) und stechen das Gewebe ihrer Wirte an, die Erstlarven sind allerdings ein Verbreitungsstadium (WEIBMAIR 1994 und in diesem Band). Die Larven der Berothidae und vermutlich auch der Rhachiberothidae sind termitophil; diese Hypothese beruht auf Beobachtungen an einer amerikanischen *Lomamyia*-Art (TAUBER & TAUBER 1968, JOHNSON & HAGEN 1981). Das erste Larvenstadium ist sehr beweglich und wird von den Termiten (z. B. *Reticulitermes*-Arten) ohne Attacken toleriert. Mit schwingenden Bewegungen des Abdomens wird ein Allomon versprüht, das die Termiten paralyisiert, die dann auch von den Berothidenlarven verspeist werden, sobald sie sich nicht mehr rühren. Auch das dritte Larvenstadium benimmt sich auf ganz ähnliche Weise. Die Zweitlarve hingegen ist weitgehend unbeweglich und frißt nicht, ihre Beine und Mundwerkzeuge sind reduziert. MINTER (1990) hat diese Beobachtung für eine südafrikanische Berothiden-Spezies des Genus *Podallea* NAVÁS bestätigt. Auch die Entwicklung der Mantispidae — sie wird heute manchmal als Hypermetamorphose bezeichnet — durchläuft morphologisch sehr unterschiedliche Larvenstadien. Die Larven der Symphrasinae, einer auf Südamerika und das südliche Nordamerika beschränkten Subfamilie der Mantispidae, parasitieren vorwiegend in Nestern von sozialen Hymenopteren, jene der Mantispiniae ausschließlich in Eisäcken von Spinnen (z. B. Lycosidae, Salticidae). Die Erstlarven dringen in den fertigen Eisack (z. B. *Mantispa styriaca* (PODA), siehe BRAUER 1869, H. ASPOCK in diesem Band) ein oder überwintern auf der Spinne — wie *Mantispa perla* (PALLAS) — und besiedeln den Eisack erst im Frühjahr (LUCCHESI 1956). Die Zweit- und Drittlarven sind madenförmig und stummelbeinig und nehmen keine Nahrung mehr auf. Die Verpuppung erfolgt im Eisack. In den kleinen Eisäcken der mitteleuropäischen Lycosiden kann sich offenbar nur eine einzige *Mantispa*-Larve entwickeln; sie vernichtet die gesamte Spinnenbrut und auch allfällige schwächere oder jedenfalls unterlegene Artgenossen. Das ist nicht Parasitismus im



Abb. 38:  
Ascalaphidae:  
*Tmesibasis* sp.,  
Namibia  
(Foto  
M. Stelzl).  
VFIL: 30 mm



Abb. 39:  
Ascalaphidae:  
*Proctolyra* sp.,  
Namibia  
(Foto  
H. Rausch).  
VFIL: 23 mm



Abb. 40:  
Ascalaphidae  
gen. sp.,  
Kalifornien  
(Bates  
Canion)  
(Foto  
D. Johnson,  
Fotosamm-  
lung  
P. Duelli).



Abb. 41:  
Mantispidae:  
*Mantispa  
styriaca*  
(PODA),  
Eigelege,  
Frankreich  
(Foto  
P. Duelli).



Abb. 42:  
Ascalaphidae: *Ascalaphus festivus*  
(RAMBUR), ♀ bei Eiablage, Senegal  
(Foto M. Stelzl).  
VFIL: 32 mm



Abb. 43:  
Inocelliidae: *Inocellia crassicornis*  
(SCHUMMEL), Larve, Niederösterreich  
(Foto H. Rausch).  
Länge: 15 mm

Abb. 44:  
Raphidiidae:  
*Phaeostigma notata* (FABRICIUS),  
Larve,  
Steiermark  
(Foto H. Rausch).  
Länge: 12 mm



Abb. 45:  
Nevrorthidae:  
*Nevrorthus fallax*  
(RAMBUR),  
Larve im Wasser! Sardinien  
(Foto P. Duelli).  
Länge: 12 mm



strengerem Sinn, sondern glattes Räubertum. Bei den großen Eikokons großer Spinnen im Mittelmeerraum können hingegen zahlreiche Jungspinnen und sogar noch ein oder zwei weitere Mantispiden-Larven überleben und sich entwickeln (SCHREMMER 1983). Das ist Parasitismus nach guter Manier!

## 2.5 Puppen

Raphidioptera verbringen ihr zumeist kurzes Puppensein (10-20 Tage) in einer von der letzten Larve gefertigten einfachen kleinen Höhle. Kurz vor der Häutung sind Raphidiopteren-Puppen verblüffend beweglich und ähneln den Imagines schon sehr. Die Verpuppung der aquatischen Larven der Megaloptera erfolgt an Land, zumeist in Ufernähe, ebenfalls in einer einfachen selbstverfertigten Höhle. Die Puppen der Neuroptera leben komfortabler — um nicht zu sagen: eleganter — in einem doppelwandigen Seidenkokon. Die präpupale Larve produziert Seide in ihren Malpighischen Gefäßen, der Faden wird schließlich unter wogender Bewegung des Abdomens in einer analen Spinndrüse geformt. Der Seidenkokon ist zweischichtig oder nur undeutlich geschichtet, bei einigen Familien sind die Kokons mit Vegetationsteilchen (z. B. Chrysopidae) oder Sandkörnern (z. B. Myrmeleontidae) paniert. Daß Nevrorthidae aquatische Puppen haben, weiß man noch nicht sehr lange (MALICKY 1984) — diese Extravaganz ist innerhalb der Neuropterida einmalig!

## 3 Systematik, Phylogenie

### 3.1 Stellung der Neuropterida innerhalb der Holometabola

Die Neuropterida gelten — wie schon eingangs erwähnt — als die ursprünglichsten Holometabola und Schwestergruppe der Käfer (HENNIG 1969/1981, MICKOLEIT 1973, KRISTENSEN 1991, 1995). Die Begründung dieser Verwandtschaftshypothese ist mühsam und setzt außerdem zwei basale Hypothesen voraus: nämlich die Monophylie jeder dieser beiden Ordnungen. Zur Monophylie der Neuro-

ptera siehe unter 3. 2. An der vom Standpunkt der Neuropterologie bisher beneidenswert sicheren Monophylie der Coleoptera — von der wir nach wie vor auch ausgehen — wurde im Zuge molekularsystematischer Untersuchungen (WHITING & al. 1997) allerdings durchaus auch gerüttelt. Hauptargumente für ein Schwestergruppenverhältnis der Coleoptera + Neuropterida beruhen unter anderem auf Übereinstimmungen im Bau der weiblichen Genitalsegmente und zwar in der Konstruktion des Ovipositors (die Literatur dazu wurde in ASPOCK H., ASPOCK U. & HOLZEL 1980 und ASPOCK H., ASPOCK U. & RAUSCH 1991 zusammengefaßt). Es handelt sich dabei insgesamt um ziemlich kryptische Merkmale, auf die hier auch nicht näher eingegangen werden soll. Es ist der typische Fall einer quasi heimlichen Verwandtschaftsbeziehung, die man den beiden Ordnungen jedenfalls habituell nicht ohne weiteres ansieht. Im übrigen erfährt sie Bestätigung durch eine Untersuchung aus jüngster Zeit auf der Basis der Flügelgelenke (HÖRNSCHEMEYER 1998).

### 3.2 Die Monophylie der Neuropterida

Auch diese ist nur mühsam zu begründen und basiert auf Merkmalskomplexen im Bereich thorakaler und abdominalter tergaler und sternaler Nähte und auf einer ganz speziellen Muskulatur im Ovipositor der Weibchen. Als zusätzliche Kriterien werden Merkmale (Vermehrung der Semperschen Zellen) der larvalen Stemmata vorgebracht (PAULUS 1986). Immerhin hat auch die Molekularsystematik gegen dieses basale „Triumvirat“ nichts einzuwenden (WHITING & al. 1997)

### 3.3 Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Neuropterida

Von den meisten Autoren wird ein Schwestergruppenverhältnis Raphidioptera + Megaloptera angenommen, denen die abgeleiteteren Neuroptera gegenüberstehen (siehe ASPOCK H., ASPOCK U. & RAUSCH 1991). Eine alternative Hypothese — nämlich Megaloptera + Neuroptera als Schwestergruppe der Raphidioptera — wurde vor einiger Zeit vor-



Abb. 46:  
Osmyidae:  
*Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI), Larve, Schweiz (Foto P. Duelli). Länge: 16 mm



Abb. 47:  
Coniopterygidae:  
*Coniopteryx* sp., Larve von *Pinus*, Steiermark (Foto M. Stelzl). Länge: 3 mm



Abb. 48:  
Hemerobiidae:  
*Hemerobius pini* STEPHENS, Larve, Steiermark (Foto M. Stelzl). Länge: 9 mm



Abb. 49:  
Hemerobiidae:  
*Hemerobius micans* OLIVIER, Larve, Steiermark (Foto M. Stelzl). Länge: 9 mm

Abb. 50:  
Hemerobiidae:  
*Micromus  
variegatus*  
(FABRICIUS),  
Larve, eine  
Blattlaus  
aussaugend,  
Steiermark  
(Foto  
M. Stelzl).  
Länge: 7 mm



Abb. 51:  
Chrysopidae:  
*Chrysoperla  
plorabunda*  
(FITCH), Larve,  
*Acyrtosiphon  
pisum* aussaugend,  
Kalifornien  
(Foto  
P. Duelli).  
Länge: 8 mm



Abb. 51a:  
Chrysopidae:  
*Nineta* sp.,  
Larve,  
Steiermark  
(Foto  
M. Stelzl).  
Länge: 11 mm



Abb. 52:  
Psychopsidae:  
*Cabralis  
gloriosus*  
NAVÁS, Larve,  
Südafrika  
(Transvaal),  
(Foto P. Duelli).  
Länge: ca. 10 mm



gestellt bzw. mit völlig neuen Argumenten vorgebracht (ASPOCK U. 1995, Abb. 1). Sie basiert auf der Überlegung, daß die aquatischen Larven der Megaloptera und Neuroptera auf eine gemeinsame Stammart mit aquatischen Larven zurückgehen, aquatische Lebensweise bei den Neuroptera-Familien Sisyridae und Nevrothidae daher nicht — wie bisher angenommen — sekundär entstanden ist. Es wird im Gegenteil ein zumindest zweimaliger, sekundärer Übergang zu terrestrischer Lebensweise der Larven postuliert. Die für terrestrische Larven typische Kryptonephrie (das ist die Kurzschließung von Malpighischen Gefäßen mit dem Enddarm) spricht für diese Hypothese! Weiters scheint die Evolvierung der larvalen Saugzangen der Neuroptera aus Mundwerkzeugen vom Megaloptera-Typ (mit sehr langem Stipes) plausibler als vom Raphidioptera-Typ. Schließlich sind die Trichobothrien, ein Sinnesorgan am letzten Abdominalsegment der Imagines, bei Megaloptera und Neuroptera zu einer Rosette organisiert, bei Raphidioptera hingegen unregelmäßig angeordnet.

### 3.4 Systematisierung der Raphidioptera

Die Ordnung umfaßt die beiden Familien Inocelliidae und Raphidiidae, gemeinsame abgeleitete Merkmale sind unter anderem das herzförmig erweiterte dritte Tarsale, der lange Ovipositor der Weibchen und der verlängerte Prothorax.

### 3.5 Systematisierung der Megaloptera

Die Ordnung umfaßt die beiden Familien Corydalidae und Sialidae.

Bisher konnten keine überzeugenden gemeinsamen abgeleiteten Merkmale bei Imagines gefunden werden. Die aquatische Lebensweise der Larven, die Synapomorphie bisher, kann im Gefolge der neuen Hypothese nicht mehr gelten, da aquatische Lebensweise in diesem Kontext als ursprünglich angesehen wird. Die Tracheenkiemen als Synapomorphie zu interpretieren, ist (wegen des alten Streits,

ob diese Anhänge archaische Extremitäten oder sekundäre Erwerbungen sind, siehe z. B. HINTON 1955, SEITZ 1941) eine nicht ungefährliche Hypothese, es gibt aber vorläufig keine bessere.

### 3.6 Systematisierung der Neuroptera

Spektakulärstes gemeinsames Merkmal der Neuroptera sind die Saugzangen der Larven — diese innerhalb der Ordnung mehrfach abgewandelten Instrumente sind nicht nur das Erfolgsrezept dieser Gruppe, das Markenzeichen zu ihrer Identifikation, sondern eben auch das potente Merkmal ihrer Monophylie. Auch der blinde Verschluss des Mitteldarms der Larven (der gesammelte Larvenkot wird erst von der Imago ausgeschieden) dürfte ein Erbstück der gemeinsamen Stammart sein. Die von den Weibchen mancher Familien produzierten Eistiele und die trompetenförmigen Empodien an den Tarsen diverser Larven sind wahrscheinlich ebenfalls Synapomorphien, die allerdings häufig genug — in Anpassung an diverse Lebensweisen — Reduktionen zum Opfer gefallen und daher nicht durchgehend vorhanden sind.

Die Neuroptera umfassen drei sehr ungleiche monophyletische Gruppen: Nevrothiformia, Myrmeleontiformia und Hemerobiiformia.

Die Nevrothiformia — es handelt sich dabei lediglich um eine Familie mit insgesamt nur zwölf Arten in drei geographisch vikarianten Genera — sind in mehrfacher Hinsicht sensationell. Ihre heutige Verbreitung (Mittelmeerraum, Japan, Taiwan, Südostaustralien) repräsentiert Relikte eines ehemals pangäischen Daseins und markiert sozusagen die Ränder des alten Tethysmeeres. Die Kopfkapsel ihrer Larven ist wahrhaft archaisch, kompakt, an der Unterseite mit einer riesigen Gula ausgestattet und entpuppte sich geradezu als ein Angelpunkt, ja Katalysator für die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Neuroptera und auch der Neuropterida (ASRÖCK U. 1992). Die Myrmeleontiformia (fünf Familien) haben ebenfalls kompakte kräftige Kopfkapseln, die Gula ist jedoch fast verschwunden, Spezialisierungen besonders der Mundwerkzeuge haben den relativ ein-



Abb. 53:  
Nemopteridae:  
*Laurhervasia  
setacea* (KLUG),  
Larve, Namibia  
(Foto P. Duelli).  
Länge: ca. 5 mm



Abb. 54:  
Nemopteridae:  
*Pterocroce  
capillaris* (KLUG),  
Larve, Zypern  
(Foto  
M. Stelzl).  
Länge: ca. 9 mm



Abb. 55:  
Myrmeleonti-  
dae: *Euroleon  
nostras*  
(GEOFFROY in  
FOURCROY),  
Larve, Steier-  
mark  
(Foto  
M. Stelzl).  
Länge: 13 mm



Abb. 56:  
Ascalaphidae:  
*Libelloides  
coccajus*  
(DENIS &  
SCHIFFERMÜL-  
LER), Larve,  
Frankreich  
(Vaucluse)  
(Foto  
P. Duelli).  
Länge: 14 mm

Abb. 57:  
Ascalaphidae:  
*Libelloides macaronius*  
(SCOPOLI), Larve,  
Kirgisistan  
(Ferganisches  
Gebirge)  
(Foto H.  
Rausch).  
Länge: ca. 15 mm



Abb. 58:  
Ascalaphidae:  
*Ascalaphus festivus*  
(RAMBUR),  
Eilarven, Sene-  
gal  
(Foto M. Stelzl).



Abb. 59: Raphi-  
diidae: *Puncha*  
*ratzeburgi*  
(BRAUER), Pup-  
pe, Niederö-  
sterreich  
(Foto  
H. Rausch).  
Länge: ca. 9 mm



Abb. 60:  
Hemerobiidae:  
*Micromus*  
*angulatus*  
(STEPHENS),  
Puppe,  
Steiermark  
(Foto  
M. Stelzl).



heitlichen „myrmeleontiformen“ Typ entstehen lassen. Es herrscht Übereinstimmung, daß Nymphidae und Myrmeleontidae + Ascalaphidae ein Monophylum bilden. Üblicherweise werden die Nymphoptera als Schwestergruppe dieser drei betrachtet, allen zusammen stehen die Psychopsidae gegenüber. Wir vertreten eine alternative Hypothese, nämlich ein Schwestergruppenverhältnis Psychopsidae + Nymphoptera. Argumente dafür sind Übereinstimmungen in den männlichen Genitalstrukturen und in der Skulptur der Kopfkapsel der Larven sowie die Ausbildung einer Vena triplica im Hinterflügel (ASPÖCK U. 1995).

Die Hemerobiiformia sind bedeutend heterogener als die Myrmeleontiformia. Ihre Monophylie ist in der ventralen Kopfarchitektur ihrer Larven begründet, einem „Maxillenkopf“: Die Gula ist völlig verschwunden, die Unterseite rekrutiert sich vorwiegend aus den modifizierten Maxillenbasen (Cardo- und Labiumderivaten) und ist keinesfalls — wie oft behauptet — primitiv.

Eine mögliche Arbeitshypothese ist, daß die „aquatischen“ Sisyridae allen anderen Hemerobiiformia mit terrestrischen Larven (Synapomorphie) gegenüberstehen. Wichtigstes Argument dafür ist die schon erwähnte Kryptonephrie der terrestrischen Larven als Anpassung an geänderte osmotische Verhältnisse.

Die exotischen Polystoechothidae und Ithonidae haben vermutlich als einzige — siehe jedoch unten — phytophage Larven, die Wurzelsäfte saugen. Ob dieses Verhalten und die dazugehörige Kopfmorphologie (sehr hohe Köpfe, plumpe Saugzangen) auf Verwandtschaft beruhen — wie zunächst einmal angenommen — oder parallel entstanden ist, bedarf noch einer Absicherung. Die Rapsimatidae sind die einzige Neuropterenfamilie, deren Larve man noch nicht kennt. Die Entdeckung einer „rapsimatoiden“ Ithonide in jüngster Zeit (PENNY 1996) läßt auf nahe Verwandtschaft beider Familien schließen und die Hypothese einer phytophagen Larve bei Rapsimatidae gerechtfertigt erscheinen.

Die einzige gesicherte, larvalmorphologisch begründete monophyletische Gruppe innerhalb der Hemerobiiformia bilden Dilari-

dae, Berthidae, Rhachiberthidae und Mantispidae. Wie nicht anders zu erwarten, enthält auch diese Gruppe brisante Phänomene, z. B. einen langen Ovipositor bei den Weibchen aller Dilaridae, aber nur einem Teil der Mantispidae (Symphrasinae), z. B. parallel evolvierte Raubbeine bei Mantispidae und Rhachiberthidae und schließlich gekrümmte Saugzangen bei den symphrasinen Mantispidae — das übrige Monophylum saugt mit Stiletten. Das tun im übrigen auch die Larven der Coniopterygidae, deren Kopfmorphologie sie in die Gruppe der höheren Hemerobiiformia weist. Sie werden in den meisten Arbeiten als „early offshoot“ bezeichnet, wofür es jedoch kaum ausreichende Argumente gibt. Wir halten ein Schwestergruppenverhältnis mit obiger Gruppe für die fruchtbarere Arbeitshypothese. Den Hemerobiidae ist mit diesen fünf Familien eine Modifikation der larvalen Maxillenbasen („Parallelmaxillen“) gemeinsam, die als Synapomorphie interpretiert wird. Ob die bei Osmylidae und Chrysopidae entdeckten Prothoraxdrüsen (GUSTEN & DETTNER 1992) nicht nur homolog, sondern auch synapomorph sind — wie als Arbeitshypothese vorläufig angenommen wird — bleibt noch zu erhärten. Jedenfalls läßt sich das seit je alternativ transportierte Naheverhältnis der Chrysopidae und Hemerobiidae vorläufig nicht begründen. Zudem ist bemerkenswert, daß die immer wieder als aquatisch bezeichneten Osmylidae vorwiegend terrestrische und nur vereinzelt semiaquatische Larven (mit Kryptonephrie) haben.

### 3.7 Wo stehen die Nevrorthiformia wirklich?

Die Nevrorthidae — ursprünglich als Teil der Sisyridae, später als deren Nächsterverwandte abgehandelt (ZWICK 1967) — wurden trotz des hemerobiiformen Habitus ihrer Imagines auf der Basis des larvalen Kopfskeletts als eigenständige Unterordnung Nevrorthiformia etabliert und als Schwestergruppe der Myrmeleontiformia interpretiert (ASPOCK U. 1992, 1995). Die ganz spezielle Kopf-Hals-Gelenkung der Larven, sowie die Pleuritocavae, das sind schlauchartige Differenzierungen am Abdomen der Männchen (siehe z. B. *Nevror-*



Abb. 61: Hemerobiidae: *Micromus variegatus* (FABRICIUS), Puppe im Kokon, Steiermark (Foto M. Stelzl).



Abb. 62: Hemerobiidae: *Hemerobius humulinus* LINNAEUS, Puppe, Steiermark (Foto M. Stelzl).



Abb. 63: Nemopteridae: *Pterocroce capillaris* (Klug), Puppe, Zypern (Foto M. Stelzl).

*thus hannibal* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK (1983, Abb. 2), werden als gemeinsame abgeleitete Merkmale angeführt. Möglicherweise wird sogar noch einen phylogenetischen Schritt weiter gegangen werden müssen, es kann (aufgrund der jüngsten noch unpublizierten kladistischen Computeranalyse) nicht ausgeschlossen werden, daß die Nevrothidae das Schwestertaxon aller übrigen Neuroptera sind!

Abb. 64:  
Eine fossile  
Raphidiopteren-  
Spezies aus ober-  
jurassischen, ca.  
140 Mio. Jahre  
alten Ablagerungen  
in Liaoning  
(China). VFIL: 20  
mm. (Coll. H. & U.  
Aspöck.)



Abb. 65:  
Eine fossile  
Raphidiopteren-  
Spezies aus  
unterkreidezeitlichen,  
ca. 110  
Mio. Jahre alten  
Ablagerungen in  
Araripe (Brasilien).  
VFIL: 18 mm.  
(Coll. H. & U.  
Aspöck.)



Abb. 66:  
Eine fossile  
Raphidiopteren-  
Spezies aus  
eozänen, ca. 50  
Mio. Jahre alten  
Ablagerungen in  
Colorado, Green  
River Formation,  
Parachute Creek  
Member (USA).  
VFIL: 10 mm.  
(Coll. H. & U.)



#### 4 Paläontologie: Im Perm gab es sie alle schon ...

Es gibt sie seit dem Perm ... so beginnt die Fossilgeschichte jeder der drei Ordnungen. Seit wann die Vorgänger dieser drei Ordnungen tatsächlich eigene Wege gegangen sind und wie die gemeinsame Stammart ausgesehen haben mag, wissen wir nicht. Wir tun uns dabei auch schwer, weil wir doch kaum Merkmale gefunden haben, an denen wir die gemeinsame Stammart erkennen könnten, und erst recht nicht, wenn sie versteinert ist. Woran sollten wir die gemeinsame Stammart überhaupt erkennen, wenn wir sie wundersamerweise in Händen hielten? Ist sie im Unterperm oder präpermisch anzusetzen? Wir wissen es nicht. Neuropterida haben jedenfalls eine lange Fossilgeschichte (siehe CARPENTER 1992) — auch wenn ein nicht unerheblicher Anteil rekordträchtiger Funde schließlich an andere, vorwiegend orthopteroide Ordnungen abgetreten werden mußte.

Fatjanopteridae, Letopalopteridae, Sojanoraphidiidae — vor diesen Namen permischer Kamelhalsfliegen steht heute ein großes Fragezeichen, und es gibt eigentlich — wenn man von manchen oberflächlichen Ähnlichkeiten absieht — kein wirklich überzeugendes Argument, sie der Stammlinie der Raphidioptera zuzuordnen. Dafür gibt es zahlreiche jurassische und kreidezeitliche fossile Raphidiopteren aus dem Mesozoikum (z. B. Baissopteridae, Mesoraphidiidae), die Zeugnis von einer reichen, üppigen — auch tropischen — Kamelhalsfliegen-Fauna Asiens, Amerikas und Europas ablegen (PONOMARENKO 1988). Es hat nun aber den Anschein, daß diese mesozoische Raphidiopterenfauna zu Ende der Kreidezeit großteils ausgestorben ist, alle tropischen Arten sind verschwunden, nur kaltadaptierte Arten haben überlebt (alle rezenten Kamelhalsfliegen brauchen einen Kälteschub zu ihrer Entwicklung). Tertiäre Raphidiopteren und natürlich alle Bernsteinarten gehören schon den beiden rezenten Familien an. Die heutige Raphidiopterenfauna ist tatsächlich nur ein kleiner relikitärer Rest der einstigen Blüte. Das abrupte Beinahe-Aussterben dieser Gruppe zu Ende der Kreidezeit, ihre heutige Verbreitung, aber auch ihre extreme systematische Konstellation (sehr viele isolierte Taxa)

waren die längste Zeit völlig rätselhafte Parameter. Nun gibt es aber endlich die Hypothese, ein mittlerweile von Geologen, Geochemikern und Geophysikern gut dokumentiertes Impakt-Ereignis, nämlich den Einschlag eines etwa 10 km großen Kometen oder Kleinplaneten im Raum von Yucatan, Mexiko (Chicxulub-Krater), der die dramatische postkretazische Evolution der Kamelhalsfliegen verständlicher erscheinen läßt (ASPÖCK H. 1998) und der natürlich auch andere „Fossilschicksale“ trotz der hervorgerufenen Verdunkelung für uns Heutige beleuchtet wird. Bemerkenswert ist, wie wenig sich der Habitus der Kamelhalsfliegen in den vergangenen 140 Mio. Jahren verändert hat (vgl. Abb. 64–66 mit Abb. 1–8 und dem Titelbild des Bandes); sie sind lebende Fossilien par excellence!

Auch die Fossilgeschichte der Megaloptera beginnt im Perm mit zahlreichen Funden aus dem oberen Perm Europas, Sibiriens und Australiens. Die Megalopterennatur dieser Permosialidae und Choristosialidae bleibt allerdings zweifelhaft und kontrovers. Parasialidae und Tychtodelopteridae aus dem oberen Perm Asiens hingegen gelten uneingeschränkt als Megalopteren (PONOMARENKO 1977). Die wenigen permischen und mesozoischen „Megalopterenlarven“ entpuppten sich zuguterletzt als Coleoptera. Mesozoische Funde sind insgesamt sehr rar — ein Flügel aus der oberen Trias von Südafrika (Euchauliodidae, RIEK 1974) ist daher erwähnenswert. Adulte und Larven aus der Unterkreide von Transbaikalien (PONOMARENKO 1976) werden schon als Corydalidae interpretiert, eine *Chauliosialis* im fossilen Harz der Oberkreide (Asien), ist hingegen eigenständiger als der Name vorgibt. Tertiärfunde sind enttäuschend selten, der baltische Bernstein gibt beide rezente Familien nur spärlich frei. Sensationell ist ein Eigelege mit 2000 Eiern in Lignitschichten aus Colorado, es sind vermutlich die ersten fossilen Insekteneier überhaupt.

Diverse permische „Neuroptera“-Familien von Fundstätten in Asien, Australien, Nordamerika und Südafrika sind ausgestorben, nicht alle waren „echt“. Palaemerobiidae, Permithonidae, Permopsychopsidae sind wohl gewiß Neuroptera-Vorfahren, die Namen signalisieren jedoch Ähnlichkeiten zu rezenten Familien, die mehr als fragwürdig sind. In den Fossil-

funden des Mesozoikums zeichnet sich eine Psychopsiden-Blüte ab. Triasablagerungen Australiens präsentieren schon Psychopsidae im heutigen Sinn und Nymphitidae (Asien). Die psychopsidenähnlichen Kalligrammatidae (Oberjura von Solnhofen) gehören zu den spektakulärsten fossilen Neuropteren überhaupt: sie waren mit einer Flügelspannweite von 24 cm riesig, sie waren bunt und hatten große Augenflecken auf allen Flügeln! Es gibt zahlreiche triassische Osmyliden aus Australien und erstaunlicherweise auch fossile Coniopterygiden aus dem Jura Kasachstans (MEINANDER 1975).

Tertiäre Fossilien, vor allem des Baltischen Bernsteins, sind zahlreich, aber eben rezenten Formen so ähnlich, daß sie vom phylogenetischen Standpunkt nicht so sehr bedeutsam sind — die großen Dinge waren ja längst gelaufen! Aber es gibt höchst bemerkenswerte biogeographische Offenbarungen: z. B. miozäne Osmylidae von Colorado — heute kommt die Familie in Nordamerika nicht mehr vor. Erstaunlich und überraschend ist nicht nur die Anhäufung von Nevrothidae im Baltischen Bernstein (heute nur noch relikitär im Mittelmeerraum, Japan, Taiwan, Australien), sondern auch das Vorkommen von Psychopsidae im Baltischen Bernstein (Unteres Oligozän) und im Raum von Dänemark (Eozän) — heute sind sie auf Südafrika, Australien und Südostasien beschränkt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: 1) Es spricht vieles dafür, daß noch ungeahnte Fossilschätze in bekannten und unbekanntem Lagerstätten auf uns warten. 2) Das in Zusammenhang mit der Fossilgeschichte der Kamelhalsfliegen erwähnte Endkreide-Impakt-Ereignis wird auch für die Interpretation fossiler Megaloptera und Neuroptera einen zusätzlichen Ansatz liefern. 3) Bei der Analyse der rezenten Taxa sind wir vorläufig immer noch allein gelassen, da auch wunderbar erhaltene Fossilien nur ausnahmsweise die wirklich relevanten Merkmale präsentieren.

## 5 Verbreitung, Zoogeographie

Unser Ziel — die Erfassung der Verbreitungsareale aller rezenten Neuropterida-Arten — ist ein utopischer Zukunftstraum. Die Zahl der noch zu entdeckenden Spezies bleibt spekulativ, die Verbreitungsareale der beschriebenen Arten sind Komponenten eines vielschichtigen unvollständigen Mosaiks. Nur von einem Teil der Arten ist das konkrete Verbreitungsareal tatsächlich erfaßt, viele Spezies liegen hingegen disjunkt oder nur von einigen wenigen Fundorten, manche nur vom *Locus typicus*, vor. Die genaue Aufzeichnung der Verbreitung in Punkt-Karten ist ein basales Anliegen. Außer dieser chorologischen Facette der Verbreitung gilt unser Interesse aber auch den kausalen historischen Zusammenhängen, die zu diesem Bild geführt haben. Die Verbreitungsareale vieler nicht verwandter Taxa gleichen einander ganz erstaunlich, ja sie lassen generelle globale Muster erkennen, deren Erforschung sich die Zoogeographie zur Aufgabe gesetzt hat. Es wird also auch versucht, die Verbreitung der einzelnen Taxa unabhängig vom aktuellen Erfassungsgrad einem generellen Verbreitungsmodus zuzuordnen und dabei Gesetzmäßigkeiten zu erfassen.

Neuropterida gibt es weltweit in tropischen und gemäßigten Zonen, sie sind Elemente des Arboreals und Eremials aller Kontinente (Artenzahlen und die Verbreitung der Familien sind in Tab. 1 zusammengefaßt).

Die pleistozänen Eiszeiten haben den rezenten Verbreitungsarealen vor allem des Arboreals der Nordhemisphäre als Folge von Arealfluktuationen und letztlich Rückwanderungen zahlreicher Arten aus gemeinsamen Glazialrefugien einen deutlichen Stempel aufgedrückt. Die Charakterisierung vor allem von Arten der Holarktis als Faunenelemente glazialer Refugien (nach de LATTIN 1967) hat nicht nur zu einer zoogeographischen Analyse der entsprechenden Neuropterenfauna, sondern vielfach auch zu einer differenzierteren Gliederung dieser Zentren geführt. Für globale Phänomene und Disjunktionen von Genera und Familien sind aber ältere Vikarianzergebnisse, z. B. Gebirgsbildungen, Vulkanismus, Kontinentaldrift und damit verbundene Klimaänderungen, von Bedeutung (siehe ein-

schlägige Kapitel in ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL 1980, ASPÖCK H., ASPÖCK U. & RAUSCH 1991, letzteres mit zoogeographischem Glossar, und ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 1994).

Die Verbreitung beider Familien der Raphidioptera umfaßt die arborealen Bereiche der Paläarktis und Übergangszonen zur Orientalis, die Südgrenze verläuft durch N-Afrika, Israel, Syrien, N-Irak, N-Iran, N-Pakistan, N-Indien, Bhutan, Burma, N-Thailand und Taiwan. In der Nearktis ist die Verbreitung auf die südwestlichen Teile des Kontinents beschränkt, die Südgrenze verläuft an der Grenze Mexiko/Guatemala. Kamelhalsfliegen sind extrem stationär, die rezente Verbreitung spiegelt ganz offensichtlich ein altes Muster und stellt uns drei Rätsel: 1) Warum fehlen Raphidioptera heute auf der Südhemisphäre und 2) warum im nördlichen und östlichen Nordamerika — trotz geeigneter Lebensbedingungen? 3) Warum sind blühende mesozoische Raphidiopterenfaunen ausgestorben? Die geringe Vagilität rezenter Arten ist keine ausreichende Erklärung, offensichtlich haben aber nur kälteliebende Arten gewisse erdgeschichtliche Ereignisse überlebt ... — neueste Hypothesen siehe vorne (Kapitel 3) und ASPÖCK H. 1998.

Megaloptera sind weltweit in gemäßigten und tropischen Zonen des Arboreals anzutreffen, es ist jedoch kein einziges kosmopolitisches oder pantropisches Genus unter ihnen. Sie sind nicht gerade ausbreitungsfreudig, und so spiegelt die heutige Verbreitung auch dieser Neuropterida-Ordnung vermutlich Reste alter Muster wider. Nur die Sialidae sind holarktisch und auf den Südkontinenten — in Afrika und Australien allerdings nur relikitär — verbreitet. Die Corydalidae sind in beiden Amerikas und im Osten Asiens vertreten, in Südafrika und im Osten Australiens nur relikitär; die Unterfamilie Corydalinae fehlt allerdings völlig in Australien, Chauliodinae vertreten die Ordnung in Madagaskar. Die Hypothese eines gondwanischen Ursprungs der Corydalidae ist verlockend, bedarf jedoch zusätzlicher Hypothesen, für Sialidae wird eine ältere, laurasische Herkunft angenommen. Die aquatischen Larven der Megaloptera waren einer raschen Ausbreitung gewiß zu allen Zeiten eher hinderlich, ihre

„Bewährungsprobe“ im Zuge der klimatischen Belastungen in Zusammenhang mit der Kontinentalverschiebung haben sie aber glänzend bestanden (PENNY 1993).

Die Verbreitung der Neuroptera umfaßt weltweit das Arboreal und Eremial gemäßigter und tropischer Gebiete und ist heterogen wie die Gruppe selbst. Die meisten Familien — Ascalaphidae, Myrmeleontidae, Sisyridae, Coniopterygidae, Hemerobiidae, Berothidae, Mantispidae — sind im wesentlichen weltweit verbreitet, allerdings fehlen die im übrigen kosmopolitischen Chrysopidae aus unerklärlichen Gründen auf den Hauptinseln Neuseelands, und — Warum gibt es keine Dilaridae in Australien? Weshalb fehlen Nemopteridae und Osmylidae in Nordamerika? Warum sind Rhachiberothidae auf die Afrotropis beschränkt? (siehe dazu ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 1997, Abb. 43, 44). Warum gibt es Psychopsidae nur im Süden Afrikas, in Australien und in einem kleinen Bereich Südasiens? Und Nymphidae vermutlich nur in der Australis? Warum sind die Polystoechotidae auf die beiden Amerikas beschränkt? Warum gibt es Ithonidae disjunkt in Australien / Nord- und Zentralamerika, warum Rapismatidae nur in Südasien? Und schließlich: Wie kommt ein Verbreitungsmodus Mittelmeerraum, Japan, Taiwan, südöstliches Australien — also jener der Nevrorthidae — zustande? Viele unbeantwortete Fragen, die zum großen Teil Reliktgruppen betreffen, die ihre Blüte längst hinter sich haben. Der Schlüssel liegt also in der Vergangenheit. So wird z.B. für die Psychopsidae eine ehemals pangäische Verbreitung postuliert — verbunden mit der Hypothese, daß Südostasien von Australien aus via Malayischer Archipel besiedelt wurde (OSWALD 1993).

Auch für die Nevrorthidae — „lebendes Fossil“ par excellence — wird eine ehemals pangäische Verbreitung angenommen; die rezenten Disjunktionen werden jedoch nicht — wie im Falle der Psychopsidae — ausbreitungsbedingt interpretiert, es wird im Gegenteil angenommen, daß es sich um alte Vorkommen entlang des ehemaligen Tethysmeeres handelt (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 1994, vergleiche auch STARMÜHLNER 1982). Gondwana-Verbreitung ist aber nicht auf Familienniveau beschränkt. Von den Berothidae ist die

Subfamilie Cyrenoberothinae zu nennen (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 1988). Es gibt auch Beispiele gondwanischer Genera, besonders unter den Coniopterygidae (siehe MEINANDER 1990). So gut wie in jeder Familie gibt es enigmatische Arten, oft nur in wenigen Individuen, wie Boten aus einer vergangenen Zeit, deren Herkunft wir (noch) nicht enträtseln können.

Doch manchmal gelingt ein Brückenschlag wie z. B. die Entdeckung der *Adamsia curoei*, PENNY 1996, auf einem isolierten Berggipfel Zentralamerikas, Honduras. Diese im Weibchen flügellose, im Männchen flugschwache, mit Sicherheit „alteingesessene“ Ithoniden-Spezies ist in vielen morphologischen Merkmalen intermediär zu den — wie schon erwähnt — nur aus Südasien bekannten Rapismatidae (einzige Gattung *Rapisma* MACLACHLAN). Systematisch-taxonomische Konsequenz ist die (allerdings noch durch eine genaue Analyse abzusichernde) Fusionierung der beiden Familien. Zoogeographisch ergibt sich 1) die Hypothese einer alten Südkontinentverbreitung (versus Besiedlung von Asien via Nordamerika) dieser heute vorwiegend australischen Familie und 2) die Hypothese noch weiterer, bisher unentdeckter Ithonidae in Südamerika (PENNY 1996).

## Anhang I:

### Gebräuchliche deutsche Trivialnamen

(selten verwendete deutsche Namen und Trivialnamen in anderen Sprachen siehe ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL (1980), sowie ASPÖCK H., ASPÖCK U. & RAUSCH (1991))

Afterjungfern:	Ascalaphidae
Ameisenjungfern:	Imagines der Myrmeleontidae
Ameisenlöwen:	Larven der Myrmeleontidae
Bachhafte:	Osmyliidae
Blattlauslöwen:	Larven der Chrysopidae und Hemerobiidae
Fadenhafte:	Nemopteridae
Fanghafte:	Mantispidae
Florfliegen:	Chrysopidae
Goldaugen:	Chrysopidae
Großflügler:	Megaloptera
Kamelhalsfliegen:	Raphidioptera, Raphidiidae
Landhafte:	Neuroptera
Netzflügler i.e.S.:	Neuroptera (= Planipennia)
Netzflügler i.w.S.:	Neuropterida (= Neuropteroidea)
Schlammfliegen:	Sialidae
Schmetterlingshafte:	Ascalaphidae
Schwammfliegen:	Sisyridae
Staubhafte:	Coniopterygidae
Taghafte:	Hemerobiidae
Uferfliegen:	Sialidae
Wasserflorfliegen:	Sialidae
Zweifalter:	Ascalaphidae

## Anhang II

### Glossar fachspezifischer Termini

**adult:** erwachsen, geschlechtsreif.

**Allomon:** Chemische Substanz, mit der Individuen einer Spezies Individuen einer anderen Spezies beeinflussen.

**Antennen:** Fühler.

**aquatisch:** im Wasser lebend.

**Arboreal:** Lebensräume der Waldformation oder nicht aride (d. h. humide oder semihumide) Lebensräume der Kraut- oder Strauchformation (Moose, Wiesen, Steppenwiesen, Macchien, etc.).

**Arthropoda:** Gliederfüßler (deren weitaus größte Teilgruppe die Insekten sind).

**Ascalaphidae:** Familie der Neuroptera.

**Ascalaphinae:** Unterfamilie der Ascalaphidae.

**Berothidae:** Familie der Neuroptera.

**Cardo** (pl. **Cardines**): basaler Teil der Maxille.

**Chauliodinae:** Unterfamilie der Corydalidae.

**Chorologie:** Arealkunde, Wissenschaft von der Verbreitung von Populationen, Arten, Gattungen etc.

**Chrysopidae:** Familie der Neuroptera.

**Coniopterygidae:** Familie der Neuroptera.

**Corydalidae:** Familie der Megaloptera.

**Corydalinae:** Unterfamilie der Corydalidae.

**Coxa:** basales Beinglied.

**Dilaridae:** Familie der Neuroptera.

**Disjunktion:** unterbrochene Verbreitung.

**dorsal:** die Körperoberseite betreffend.

**Elytren:** Flügeldecken, Deckflügel, versteifte Vorderflügel der Coleoptera (Käfer).

**Empodium:** am terminalen Ende des Tarsus, zwischen dessen beiden Klauen liegender spitzer, keulen- oder trompetenförmiger Processus.

**enigmatisch:** rätselhaft.

**Eozän:** Abschnitt des Tertiärs, vor ca. 54–38 Mio. Jahren

**Eremial:** Lebensbereich der Trockensteppen und Wüsten.

**extraintestinale Verdauung:** außerhalb des Körpers ablaufende Verdauung im Sinne einer durch Enzyme bedingten Verflüssigung der Nahrung.

**Femur** (pl. **Femora**): drittes und zumeist kräftigstes Glied des Insektenbeines.

**filiform:** fadenförmig.

**Förna:** oberste Bodenschicht mit noch nicht zersetztem organischem Abfall.

**Genus** (pl. **Genera**): Gattung; eine systematische Einheit; mit einem eigenen Namen ausgezeichnete monophyletische Gruppe verwandter Arten.

**Gondwana, Gondwanaland:** alte, seit dem Zerfall von Pangäa bestehende Landmasse auf der Südhalbkugel, aus der die heutigen Kontinente der Südhalbkugel und Indien hervorgegangen sind.

**Gula:** Sklerit an der Unterseite des Kopfes prognather Insekten; bei den Larven der Raphidioptera, Megaloptera und Nevrothiformia als große Platte vorhanden, bei den Myrmeleontiformia reduziert, bei den Hemerobiiformia obliteriert.

**Habitus:** äußere Erscheinung.

**Hemerobiidae:** Familie der Neuroptera.

**Hemerobiiformia:** Unterordnung der Neuroptera (mit den Familien Sisyridae, Ithonidae, Rapismatidae, Polystoechoridae, Osmylidae, Chrysopidae, Hemerobiidae, Coniopterygidae, Dilaridae, Berothidae, Rhachberothidae, Mantispidae).

**Holarktis:** biogeographische Region; sie umfaßt Paläarktis und Nearktis.

**Holometabola (= Endopterygota):** Insekten mit vollkommener Verwandlung. Die Larven sind den Imagines ganz unähnlich, wandeln sich aber schließlich in einer dramatischen Phase („Puppenruhe“) zum adulten Insekt. Bilden wahrscheinlich ein Monophylum.

**homolog:** auf eine gemeinsame Stammart zurückgehend, in Herkunft, Lage und Struktur (Organe) oder Sequenzen (Gene) übereinstimmend, nicht aber notwendigerweise in Funktion.

**Homologie:** Gleichheit der Abstammung, Gemeinsamkeit der evolutionären Herkunft.

**Hypermetamorphose:** Sonderfall der Holometabolie mit morphologisch und biologisch stark unterschiedlichen Larven-Stadien.

**Imago (pl. Imagines):** Adultus = erwachsenes = geschlechtsreifes Insekt.

**Ithonidae:** Familie der Neuroptera.

**Jura:** Geologische Periode, 2. Abschnitt des Mesozoikums, vor ca. 210-140 Mio. Jahren.

**karnivor:** fleischfressend.

**Komplexaugen (Facettenaugen):** aus zahlreichen einzelnen Sehelementen (Ommatidien) zusammengesetztes Auge adulter Insekten.

**Konvergenz:** unabhängig entstandene (meist durch gleichartige Funktionen bedingte) Ähnlichkeit oder Übereinstimmung, die nicht auf gemeinsamer Abstammung beruht.

**Kreide:** Geologische Periode, letzter Abschnitt des Mesozoikums, vor ca. 140-65 Mill. Jahren.

**kryptisch:** verborgen, der unmittelbaren Einsicht entzogen.

**Kryptonephrie:** Malpighische Gefäße nicht frei endend (wie bei den meisten Insekten), sondern in den Enddarm mündend (bei den terrestrischen Larven der Neuroptera), oder an diesen angelagert (bei vielen Käfern und Larven von Schmetterlingen).

**Labium:** Unterlippe, fusionierte zweite Maxillen.

**Larve:** Jugendstadium (z. B. eines Insekts).

**Laurasien:** der nach dem Zerfall von Pangäa (dem Urkontinent) entstandene Nordkontinent.

**LINNÉ:** Carolus LINNAEUS (1707-1778), ab 1762 Carl von LINNÉ, bedeutender schwedischer Arzt und Naturforscher, Schöpfer eines Natursystems mit binärer Nomenklatur (Gattungsname und Artnamen [=eigentl. Epitheton zur Gattung]).

**Locus typicus:** Fundort des Typus einer Art, also jenes Individuums, durch das diese Art festgelegt wird.

**Malpighische Gefäße:** Zwischen Mittel- und Hinterdarm entspringende, blind endende (oder sekundär dem Darm angeschlossene) Schläuche mit vielfältiger Funktion, so z. B. Exkretion, Regulation des Wasserhaushalts, Seidenproduktion.

**Mandibel:** Oberkiefer, stets ungegliedert.

**Mantispidae:** Familie der Neuroptera.

**Maxille:** eigentl. 1. Maxille, Unterkiefer, gegliedert in Cardo, Stipes, Maxillarpalpus, Galea und Lacinia.

**Megaloptera:** Ordnung der Neuropterida.

**Mesothorax:** Zweiter Brustabschnitt, an ihm gelenken die Vorderflügel.

**Mesozoikum:** Geologische Periode; vor ca. 245-65 Mio. Jahren.

**Metathorax:** Dritter Brustabschnitt, an ihm gelenken die Hinterflügel.

**Miozän:** Abschnitt des Tertiärs, vor ca. 26-5 Mio. Jahren.

**Monophylie:** Abstammung von einer einzigen Stammart (unter Einschluß aller Nachkommen dieser Art).

**Monophylum:** geschlossene Abstammungsgemeinschaft = Gruppe aller Arten, die von einer einzigen Stammart ausgehen.

**Morphologie:** Lehre von den Formen und Strukturen von Organismen, mit besonderer Berücksichtigung der äußeren Merkmale.

**Myrmeleontidae:** Familie der Neuroptera.

**Myrmeleontiformia:** Unterordnung der Neuroptera (mit den Familien Psychopsidae, Nemopteridae, Nymphidae, Ascalaphidae, Myrmeleontidae).

**Nearktis:** biogeographische Region; sie umfaßt Nordamerika, Grönland und den Norden von Mexiko.

**Nemopteridae:** Familie der Neuroptera.

**Neuroptera (= Planipennia):** Ordnung der Neuropterida.

**Neuropterida (= Neuropteroidea):** die Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera umfassende Überordnung an der Basis der Holometabola.

**Nevrorthidae:** Familie der Neuroptera.

**Nevrorthiformia:** Unterordnung der Neuroptera (mit der Familie Nevrorthidae).

**Nicht-Holometabola:** Insektenordnungen ohne vollkommene Verwandlung. Die Larven der meisten Arten sind den Adulten sehr ähnlich. Die Nicht-Holometabola bilden keine monophyletische Gruppe!

**Nymphidae:** Familie der Neuroptera.

**obliteriert:** verschwunden, verloren (durch völlige Rückbildung).

**Oligozän:** Abschnitt des Tertiärs, vor ca. 38-26 Mio. Jahren.

**Orientalis:** biogeographische Region; sie umfaßt Indien und Südostasien.

**orthognath:** Kopfhaltung, bei der die Mundwerkzeuge nach unten gerichtet sind.

**Osmylidae:** Familie der Neuroptera.

**Ovipositor:** Legeröhre des ♀; aus Elementen des 9. oder 8. und 9. Segments zusammengesetzt.

**Ozellen:** einfache Linsenaugen adulter Insekten.

**Paläarktis:** biogeographische Region; sie umfaßt Europa, Nordafrika, Westasien, Nordasien, Mittelasien, Zentralasien einschl. Nordchina sowie Japan.

**Paläontologie:** Wissenschaft von den Organismen vergangener geologischer Perioden.

**Paläozoikum:** Geologische Periode, vor ca. 570-245 Mio. Jahren.

**Pangäa:** Urkontinent, der die gesamte Landmasse der Erde vereinigte.

**pangäisch:** Pangäa (den großen Urkontinent) umfassend.

**pantropisch:** alle tropischen Gebiete umfassend.

**Parallelismus:** unabhängige Erwerbung von Übereinstimmungen an homologen Organen bei nahe verwandten Arten.

**pelagisch:** im freien Wasser befindlich.

**Perm:** Geologische Periode, vor ca. 290-245 Mio. Jahren.

**Phylogenie (= Phylogenese):** Stammesgeschichte.

**phytophag:** pflanzenfressend.

**Pleistozän:** Geologischer Terminus, Bezeichnung für das jüngste, in vier Abschnitte gegliederte, von wärmeren Zwischeneiszeiten unterbrochene Glazial (= Eiszeit), das vor etwa 10 000 Jahren endete.

**Polystoechotidae:** Familie der Neuroptera.

**Processus:** Fortsatz.

**prognath:** horizontale Kopfhaltung, mit nach vorn gerichteten Mundwerkzeugen.

**Prothetelie:** Vorzeitiges Erscheinen von pupalen oder imaginalen Merkmalen bei Larven; bei Raphidioptera Auftreten von abnormen bis monströsen Bildungen im Bereich der Augen, Flügel- und Genitalanlagen von Larven, denen der winterliche Kälteschub entzogen wurde.

**Prothorax:** Erstes Segment des Thorax.

**Psychopsidae:** Familie der Neuroptera.

**Pterostigma:** Flügelmal.

**Pterothorax:** Die beiden Flügelpaare tragender Brustabschnitt (zweites und drittes Thorakalsegment).

**Pupa dectica:** Puppe mit funktionsfähigen Mandibeln (zum Durchbrechen des Puppenkokons) und freien Beinen und Flügelscheiden.

**Raphidioptera:** Ordnung der Neuropterida.

**Rapismatidae:** Familie der Neuroptera.

**Rhachiberothidae:** Familie der Neuroptera.

**Rostrum:** „Schnabel“, Verlängerung des die Mundwerkzeuge tragenden Teils des Kopfes.

**Sempersche Zellen:** spezielle Zellen im Komplexauge.

**Sisyridae:** Familie der Neuroptera.

**Sklerit:** Skelettelement der Cuticula (= erhärtete Schicht der Haut der Insekten).

**Spezies:** Art; geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaft, die von anderen solchen Gemeinschaften genetisch isoliert ist.

**Stemmata:** larvale Augen der Insekten; es handelt sich dabei um degenerierte Komplexaugen.

**sternal:** den (die) Sternit(e) betreffend.

**Sternit:** ventrale Skleritplatte.

**Stipes:** Auf die Cardo folgender, basaler Sklerit der Maxille, mit Galea, Lacinia und Maxillarpalpus.

**Symphrasinae:** Unterfamilie der Mantispidae.

**Synapomorphie:** Gemeinsamer Besitz eines abgeleiteten (apomorphen) homologen Merkmals bei verwandten Taxa.

**Systematisierung:** Gliederung der Organismen nach phylogenetischen (verwandschaftlichen) Kriterien.

**Tarsus:** Aus ein bis fünf Segmenten bestehendes letztes, an die Tibia anschließendes Glied des Insektenbeines.

**Taxon (pl. Taxa):** eine von anderen Organismen-Gruppen unterscheidbare Gruppe, die einer Einheit in der Natur entspricht.

**tergal:** den (die) Tergit(e) betreffend.

**Tergit:** dorsale Skleritplatte.

**terrestrisch:** landlebend.

**Tertiär:** Geologische Periode, vor ca. 65 bis 1,8 Mio. Jahren.

**Tethys:** Meer, das nach dem Zerfall des Urkontinents (Pangäa) Laurasia (den Nordkontinent) von Gondwana (dem Südkontinent) trennte; es existierte seit dem frühen Mesozoikum. Ein Rest davon ist das heutige Mittelmeer.

**Thorax:** Brust.

**Tibia:** Viertes, zwischen Femur und Tarsus liegendes Glied des Insektenbeines.

**Tracheenkiemen:** Reich durch Tracheen versorgte Anhänge des Körpers wasserlebender Insektenlarven, durch die Sauerstoff aus dem Wasser absorbiert wird.

**Trias:** geologische Periode, erster Abschnitt des Mesozoikums, vor ca. 245-210 Mio. Jahren.

**Trichobothrien:** Spezielle Sinneshaare am letzten Hinterleibssegment (Ektoprokt).

**Trochanter:** Zwischen Coxa und Femur liegendes zweites Glied des Insektenbeines.

**Vena triplica:** Eine durch Subcosta, Radius und RADIUSSEKTOR gebildete charakteristische Geäderformation.

**ventral:** die Körperunterseite betreffend.

**Vikarianz; geographische:** Vorliegen geographisch getrennter Verbreitungsareale nahe verwandter Taxa.

**Zervikalsklerit, Cervicalia:** Halsklerite, die den Kopf mit dem Prothorax verbinden.

## Dank

Prof. Dr. Peter Duelli (Zürich), Dr. Agostino Letardi (Rom), Hubert Rausch (Scheibbs) und Mag. Dr. Michael Stelzl (Graz) haben uns ihre noch unpublizierten Fotografien zur Veröffentlichung zur Verfügung gestellt. Wir möchten ihnen auch an dieser Stelle nochmals unseren herzlichen Dank aussprechen! Die Aufnahme von *M. eklipes* (Abb. 2) verdanken wir Frau Alice Schumacher (Naturhistor. Museum Wien).

## Zusammenfassung

Die Überordnung Neuropterida und die sie konstituierenden drei Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera werden morphologisch, biologisch, ökologisch, chorologisch und biogeographisch charakterisiert. Ihre Stellung im System der Insekten an der Basis der Holometabola, ihre phylogenetische Heterogenität und ihre Fossilgeschichte werden diskutiert; es ergibt sich das Bild einer faszinierenden relikitären Gruppe, deren Blüte weit zurückliegt. Offene Fragen der Rezent- und Fossil-Erforschung werden angesprochen.

## Literatur

- ASPÖCK H. (1998): *Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: updated facts and new hypothesis.* — Acta. Zool. Fennica **209**: 33-44.
- ASPÖCK H. (1999): Beschreibungen und Abbildungen von Mantispiden in der frühen entomologischen Literatur und Österreichs Beitrag zur Erforschung der Fanghafte (Neuropterida: Neuroptera: Mantispidae). — Stapfia: **60**: 209-244.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. HÖLZEL (unter Mitarbeit von H. RAUSCH) (1980): Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas. — 2 Bde.: 495 pp; 355 pp. Goecke & Evers, Krefeld.

- ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. RAUSCH (1991): Die Raphidiopteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). — 2 Bde.: 730 pp; 550 pp. Goecke und Evers, Krefeld.
- ASPÖCK H., RAUSCH H. & U. ASPÖCK (1974): Untersuchungen über die Ökologie der Raphidiopteren Mitteleuropas (Insecta, Neuropteroidea). — Z. angew. Ent. **76**: 1-30.
- ASPÖCK U. (1992): Crucial points in the phylogeny of the Neuroptera (Insecta). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (eds): Current Research in Neuropterology. — Proc. 4th Int. Sympos. Neuropterol. Bagnères-de-Luchon, France 1991. Toulouse, France: 63-73.
- ASPÖCK U. (1995): Neue Hypothesen zum System der Neuropterida. — Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. **10**: 633-636.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1981): Das Genus *Podallea* NAVÁS, 1936 (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Z. ArbGem. öst. Ent. **32**: 81-96.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1983): Über das Vorkommen von *Neurorthis* COSTA in Nordafrika (Neuropteroidea, Planipennia, Neurorthisidae). — Nachrbl. Bayer. Ent. **32**: 48-51.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1988): Die Subfamilie Cyrenoberothinae — ein Gondwana-Element? *Manseliberothera neuropterologorum* n.g. et n.sp. aus S.W.A./Namibia (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Z. ArbGem. öst. Ent. **40**: 1-13.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1994): Paradoxe Verbreitungsbilder von Neuropteroidea (Insecta: Raphidioptera, Neuroptera). — Z. ArbGem. öst. Ent. **46**: 30-44.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **99**: 1-20.
- BRAUER F. (1869): Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* Poda und Betrachtungen über die sogenannte Hypermetamorphose Fabres. — Verh. zool. -bot. Ges. Wien **19**: 831-836.
- CANARD M., SÉMÉRIA Y. & T.R. NEW (eds) (1984): Biology of Chrysopidae. — W. Junk. Hague, 1-294.
- CARPENTER F.M. (1992): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, Volume 4: Superclass Hexapoda. — The University of Kansas, Lawrence, Kansas, 1-655.
- DUELLI P. (1996): Kryptische Arten am Beispiel der Florfliegen: eine Herausforderung für die Systematik, die angewandte Entomologie und den Naturschutz (Neuroptera, Chrysopidae). — Verh. des 14. Internat. Symp. über Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC), München, 4.-9. Sept. 1994: 383-387.
- DUELLI P. (1999): Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuropterida: Neuroptera: Chrysopidae). — Staphia **60**: 35-48.
- GAUMONT J. (1976): L'appareil digestif des larves de Planipennes. — Annl. Sci. nat., Zool. Biol. anim., Paris **18**: 145-250.
- GEPP J. (1983): Schlüssel zur Freilanddiagnose mitteleuropäischer Chrysopidenlarven (Neuroptera, Chrysopidae). — Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark **113**: 101-132.
- GEPP J. (1990): An illustrated review of egg morphology in the families of Neuroptera (Insecta: Neuropteroidea). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK (eds): Advances in Neuropterology. Proc. 3rd Int. Sympos. on Neuropterology. Berg en Dal, Kruger National Park, R.S.A. 1988. Pretoria, R.S.A.: 131-149.
- GEPP J. & H. HÖLZEL (1989): Ameisenlöwen und Ameisenjungfern. — Die Neue Brehm-Bücherei **589**, 108 pp, A. Ziemsen Verlag, Wittemberg.
- GÜSTEN R. & K. DETTNER (1992): The Prothoracic Gland of the Chrysopidae (Neuropteroidea: Planipennia). — In: L. Zombori & L. Peregovits (eds.): Proceedings of the 4th ECE/XIII. SIEEC, Gödöllő 1991. vol. **1**: 60-65. Mus. Hungar. Nat. Hist. Budapest.
- HENNIG W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. W. Kramer, Frankfurt am Main, 436 pp.
- HENNIG W. (1981): Insect Phylogeny. Translated and edited by Adrian C. Pont. - J. Wiley & Sons, New York, 514 pp.
- HENRY C.S., WELLS M.M. & R.J. PUPEDIS (1993): Hidden taxonomic diversity within *Chloroperla plorabunda*: two new species based on courtship songs. — Ann. Entomol. Soc. Am. **86**: 1-3.
- HINTON H.E. (1955): On the structure, function, and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms theory. — Trans. R. Ent. Soc. Lond. **106**: 455-540.
- HÖRNSCHEMEYER T. (1998): Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. — Bonner Zoologische Monographien Nr. **43**, 126 pp.
- JOHNSON J.B. & K.S. HAGEN (1981): A neuropterous larva uses an allomone to attack termites. — Nature, Nr. 5797 **289**: 506-507.
- KRISTENSEN N.P. (1991): Phylogeny of extant Hexapods. — In: CSIRO (ed): The Insects of Australia, 2nd edn, Carlton, Victoria, Melbourne University Press, pp. 125-140.
- KRISTENSEN N.P. (1995): Forty Years' Insect Phylogenetic Systematics. Hennig's „Kritische Bemerkungen ...“, and subsequent developments. — Zool. Beitr. N.F. **36**: 83-124.
- LATTIN G. de (1967): Grundriß der Zoogeographie. — G. Fischer Verlag, Stuttgart, 602 pp.
- LUCCHESI E (1956): Ricerche sulla *Mantispa perla* PALLAS (Neuroptera Planipennia — Fam. Mantispidae). — Ann. Fac. Agr. Univ. Perugia **12**: 83-123.
- MACLEOD E.G. & P.E. SPIEGLER (1961): Notes on the larval habitat and development peculiarities of *Nallachus americanus* (MCLACHLAN) (Neuroptera: Dilaridae). — Proc. ent. Soc. Wash. **63**: 281-286.
- MAUCKY H. (1984): Ein Beitrag zur Autökologie und

- Bionomie der Netzflüglergattung *Neurorthus* (Insecta, Neuroptera, Neurorthidae). — Arch. Hydrobiol. **101**: 231-246.
- MANSELL M.W. (1981): The Crocinae of southern Africa (Neuroptera: Nemopteridae). 2. The genus *Concroce* TIEDER. — J. ent. Soc. sth. Afr. **44**: 91-106.
- MANSELL M. W. (1992): The ant-lions of southern Africa: genus *Pamexis* HAGEN (Neuroptera: Myrmeleontidae: Palparinae: Palparini). — Syst. Ent. **17**: 65-78.
- MEINANDER M. (1975): Fossil Coniopterygidae (Neuroptera). — Notulae Entomol. **55**: 53-57.
- MEINANDER M. (1990): The Coniopterygidae (Neuroptera, Planipennia). A check-list of the species of the world, descriptions of new species and other new data. — Acta Zool. Fennica **189**: 1-95.
- MICKOLEIT G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). — Z. Morph. Tiere **74**: 337-64.
- MINTER L.R. (1990): A comparison of the eggs and first-instar larvae of *Mucroberotha vesicaria* TIEDER with those of other species in the families Berothidae and Mantispidae (Insecta: Neuroptera). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK (eds): Advances in Neuropterology. Proc. 3rd Int. Sympos. on Neuropterology. Berg en Dal, Kruger National Park, R.S.A. 1988. Pretoria, R.S.A.: 115-129.
- NEW T.R. (1986): A review of the biology of the Neuroptera Planipennia. — Neur. Int. Suppl. Ser. **1**: 1-57.
- NEW T. R. (1989): Planipennia, Lacewings. Handbuch der Zoologie, Vol. 4 (Arthropoda: Insecta), Teilband **30**, 132 pp.
- NEW T. R. & G. THEISCHINGER (1993): Megaloptera, Alderflies, Dobsonflies. Handbuch der Zoologie, Vol. 4 (Arthropoda, Insecta), Teilband **33**, 102 pp.
- OSWALD J. (1993): Phylogeny, Taxonomy, and Biogeography of extant silky lacewings (Insecta: Neuroptera: Psychopsidae). — Mem. Amer. Entom. Soc. **40**: 1-65.
- PAULUS H. (1986): Comparative morphology of the larval eyes of Neuropteroidea. — In: GEPP J., ASPÖCK H. & H. Hölzel (eds): Recent Research in Neuropterology. — Proc. 2nd Int. Sympos. Neuropterol, Hamburg: 1984, Graz 1986, 157-164.
- PENNY N.D. (1993): The phylogenetic position of *Chloroniella peringueyi* (Megaloptera: Corydalidae) and its zoogeographic significance. — Ent. News **104**: 17-30.
- PENNY N.D. (1996): A Remarkable New Genus and Species of Ithonidae from Honduras (Neuroptera). — Journal of the Kansas Entomological Society **69**: 81-86.
- PONOMARENKO A.G. (1976): Corydalidae (Megaloptera) from the Cretaceous of northern Asia. — Ent. Obozr., Moskva **55**: 425-433. (English translation: Ent. Rev. **55**: 114-122).
- PONOMARENKO A.G. (1977): Palaeozoic members of Megaloptera (Insecta). — Palaeont Zh **1977** (1): 78-86. (English translation: Palaeont. J. Washington **11**: 73-81).
- PONOMARENKO A.G. (1988): [New mesozoic insects]. — In: [New fossil evertebrates of Mongolia. Joint Soviet-Mongolian palaeontological expedition]. — Trudy, Nauka, Moskva, Vyp. **33**: 71-80.
- RIEK E.F. (1974): The Australian moth-lacewings (Neuroptera: Ithonidae). — J. Aust. ent. Soc., Brisbane **13**: 37-54.
- RÖBER H. (1942): Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von *Sialis flavilatera*. — Zool. Jahrb. Anat., Jena **67**: 61-118.
- ROUX P. (1833): Lettre relative à diverse Coquilles, Crustacés, Insectes, Reptiles et Oiseaux, observés en Égypte. — Ann. Sci. Naturelles., Paris **28**: 72-77.
- RUPPRECHT R. (1975): Die Kommunikation von *Sialis* (Megaloptera) durch Vibrationssignale. — J. Ins. Physiol., Exeter **21**: 305-320.
- SCHREMMER F. (1983): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zum Kokonbau von *Mantispa styriaca*. — Z. ArbGem. öst. Ent. **35**: 21-26.
- SEITZ W. (1941): Zur Frage des Extremitätencharakters der Tracheenkiemen von *Sialis flavilatera* L. im Rahmen allgemeiner biologischer Untersuchungen. — Z. Morph. Ökol. Tiere, Berlin **37**: 214-275.
- STARMÜHLNER F. (1982): Auf der Suche nach „lebenden Fossilien“. — Zool. Garten N.F. Jena **52**: 152-160.
- SZIRÁKI G. & L. GREVE (1996): Some Coniopterygidae (Neuroptera) from a mountain rainforest of Tanzania. — Acta. zool. hung. **42**: 81-88.
- TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1968): *Lomamyia latipennis* (Neuroptera: Berothidae) life history and larval descriptions. — Can. Ent. **100**: 623-629.
- TIEDER B. (1959): Neuroptera-Planipennia. The Lacewings of Southern Africa. 2. Family Berothidae. — S. Afr. Anim. Life, Stockholm **6**: 256-314.
- TIEDER B. (1961): Neuroptera-Planipennia. The Lacewings of Southern Africa. 4. Family Hemerobiidae. — S. Afr. Anim. Life, Stockholm **8**: 296-408.
- TIEDER B. (1967): Neuroptera-Planipennia. The Lacewings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae. — S. Afr. Anim. Life, Stockholm **13**: 290-501.
- WACHMANN E. & C. SAURE (1997): Netzflügler, Schlamm- und Kamelhalsfliegen. Beobachtung — Lebensweise. — Naturbuch-Verl., Augsburg, 159 pp.
- WEIßMAIR W. (1994): Eidonomie und Ökologie zweier europäischer Schwammfliegen-Arten (Neuroptera: Sisyridae). — Entomol. Gener. **18**: 261-272.
- WEIßMAIR W. (1999): Präimaginale Stadien, Biologie und Ethologie der europäischen Sisyridae (Neuroptera: Neuroptera). — Stapfia **60**: 101-128.
- WHITING M., CARPENTER J.C., WHEELER Q.D. & W.C. WHEELER (1997): The Strepsiptera Problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. — Syst. Biol. **46**: 1-68.

ZIMMERMAN E.C. (1957): Insects of Hawaii. VI. Ephemeroptera-Neuroptera-Trichoptera and supplement to vols I-V. — University of Hawaii Press, Honolulu, 209 pp.

ZwICK P. (1967): Beschreibung der aquatischen Larve von *Neurorthus fallax* (RAMBUR) und Errichtung der neuen Planipennierfamilie Neurorthidae fam. nov. — Gewäss. Abwäss., Düsseldorf 44/45: 65-86.

Anschrift der Autoren:

Univ.-Doz. Dr. Ulrike ASPÖCK  
Zweite Zoologische Abteilung  
Naturhistorisches Museum Wien  
Burgring 7  
A-1040 Wien  
Tel. ++43/1/52177-324  
e-mail: [ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at](mailto:ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at)

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK  
Abteilung für Med. Parasitologie  
Klinisches Institut für Hygiene der  
Universität Wien  
Kinderspitalg. 15  
A-1095 Wien  
Tel. ++43/1/40490-79430 od. 79431  
fax: ++43/1/40490-9794  
e-mail: [horst.aspoeck@univie.ac.at](mailto:horst.aspoeck@univie.ac.at)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stapfia](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [0060](#)

Autor(en)/Author(s): Aspöck Ulrike, Aspöck Horst

Artikel/Article: [Kamelhäse, Schlammfliegen, Ameisenlöwen. Wer sind sie? \(Insecta: Neuropterida: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera\) 1-34](#)