

Kamelhalse, Schlammfliegen, Netzflügler – zur Phylogenie der Neuropterida (Insecta: Holometabola)

Ulrike Aspöck

Die Neuropterida, mit ihren etwa 6500 beschriebenen, vermutlich 10 000 tatsächlich existierenden rezenten Arten, sind so etwas wie lebende Fossilien an der Basis der Holometabola. Sie gelten als die Schwestergruppe der Coleoptera, eine Hypothese, für die es zwar einige Argumente und jedenfalls keine Alternative, aber auch keine schwerwiegende fundamentale Begründung gibt. Die Neuropterida umfassen drei Ordnungen, die Raphidioptera mit knapp 230 Arten in zwei Familien, die Megaloptera mit knapp 300 Arten in zwei Familien und die Neuroptera mit zumindest 6000 Arten in 17 Familien. Die geringen Artenzahlen, reiche Fossilbelege, die Heterogenität der Taxa, sowie eigenwillige und häufig vikariante Verbreitungsmuster signalisieren, daß die Blütezeit der Neuropterida längst vorbei ist und ihr „Goldenes Zeitalter“ vermutlich mit dem Mesozoikum zu Ende ging.

Die meisten Neuropterida haben terrestrische Larven, nur die Larven der Megaloptera und, innerhalb der Neuroptera, jene der Nevrothidae und Sisyridae sind aquatisch. Ob diese aquatische Lebensweise auf eine gemeinsame Stammart der Megaloptera und Neuroptera zurückgeht oder in den beiden Ordnungen und innerhalb der Neuroptera in den beiden Familien jeweils unabhängig evolviert wurde, gehört zu den brennenden Fragen, die uns im Zusammenhang mit der Evolution der Neuropterida bewegen. Damit verbunden, ja dadurch induziert ist das Rätsel um die Bedeutung der Kryptonephrie (das ist der Kurzschluß Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm) der terrestrischen Larven der Neuroptera. Schließlich sind die larvalen Saugzangen dieser Ordnung von großer phylogenetischer Bedeutung: Mandibel und Maxille bilden ein Saugrohr, das einen Nahrungskanal zum Aufsaugen der verflüssigten Nahrung umschließt und einen kleineren Giftkanal für den Transport von Sekret, das der extraintestinalen Vorverdauung dient.

Ein Schwestergruppenverhältnis Raphidioptera + Megaloptera ist traditionelle Interpretation, die jüngste kladistische Computer-Analyse (vorwiegend auf der Basis morphologischer Merkmale) weist Megaloptera + Neuroptera als Schwestergruppen aus. Die Hypothese einer aquatischen Larve ihrer gemeinsamen Stammart bedeutet, daß aquatische Larven zur Grundausrüstung dieser Ordnungen gehören. Weitere Synapomorphien betreffen die Genitalsegmente (rosettenartig angeordnete Trichobothrien des Ektoprokt) und die larvalen Maxillen (Integration ihrer basalen Sklerite in die Ventralarchitektur der Kopfkapsel). Die Monophylie der Raphidiop-

tera ist mehrfach belegt (mit einer in den Flügelvorderrand mündenden Subcosta, erweiterten dritten Tarsalia, ringförmig geschlossenem 9. Tergit + Sternit im Männchen, sowie schlauchförmig verlängertem Ovipositor im Weibchen). Die Monophylie der Megaloptera wird mit den Tracheenkiemen der Larven begründet, als imaginale Synapomorphien gelten abgeleitete Gewebemerkmale der Ovarien. Die larvalen Saugzangen der Neuroptera sind nicht nur ein vielfältig modelliertes Erfolgsorgan, sondern auch die spektakulärste Synapomorphie dieser Gruppe.

Das Konzept der drei Unterordnungen Nevrorthiformia + (Myrmeleontiformia + Hemerobiiformia) wurde durch die Sonderstellung der Familie Nevrorthidae katalysiert. Ausschlaggebend dafür sind nicht die unscheinbaren Imagines, sondern die aquatischen Larven mit ihrer archaischen, durch eine riesige Gula imponierenden kompakten Kopfkapsel. Einzigartig unter den Neuropterida ist die aquatische Puppe der Nevrorthidae.

Auch die Unterordnung Myrmeleontiformia ist durch eine kompakte Kopfkapsel der Larven charakterisiert, spezialisierte riesige Saugzangen und ein nach vorne verlagertes Tentorium sind gewichtige Synapomorphien. Die Monophylie der die Unterordnung konstituierenden fünf Familien Psychopsidae, Nemopteridae, Nymphidae, Myrmeleontidae und Ascalaphidae ist vor allem larval begründet, das Erscheinungsbild der Imagines ist sehr heterogen.

Die Begründung der Monophylie der Hemerobiiformia beruht vor allem auf dem „Maxillenkopf“ – damit ist die Ventralarchitektur des larvalen Kopfes gemeint, nämlich die Auflösung der kompakten Kopfkapsel durch ein Mosaik aus Derivaten der Maxillen. Natürlich könnte diese Auflösung auch mehrfach unabhängig vor sich gegangen sein. Die Hypothese der Phytosuccivorie wird für zwei sehr urtümliche Familien, Ithonidae und Polystoechotidae, als Synapomorphie geltend gemacht. Ihre Larven sind von engerlingartigem Habitus, mit dorsoventral gewölbter Kopfkapsel. Larven von Ithonidae wurden im Wurzelbereich von Sträuchern gefunden.

Innerhalb der „Höheren Hemerobiiformia“ erscheint der „Dilarid-clade“ (mit den Familien Dilaridae, Mantispidae, Rhachiberothidae und Berothidae) durch Synapomorphien der larvalen Kopfkapsel gesichert. Ein langer Ovipositor bei Dilaridae und einem Teil der Mantispidae (Symphrasinae) sowie Modifikationen des männlichen Vordertarsus bei Symphrasinae und Rhachiberothidae sind verblüffende Homoplasien. Die berühmte Hypermetamorphose der Mantispidae ist in modifizierter Form auch von Berothidae bekannt.

Die erwogenen möglichen Beziehungen der übrigen Hemerobiiformia sind konfliktreich: die Schwestergruppenverhältnisse Osmylidae + Chrysopidae (larvale Kopfmerkmale und prothorakale Drüsen der Imagines als mögliche Synapomorphien) und Hemerobiidae + ((Sisyridae + Coniopterygidae) + Dilarid clade) mit parallel ausgerichteten Skleriten im larvalen „Maxillenkopf“ als Synapomorphie sind nicht überzeugend abgesichert. Die Einbindung der Coniopterygidae in die „Höheren

Hemerobiiiformia“ ist von großem heuristischem Wert, da sie bisher ohne Begründung als „early offshoot“ stets an die Basis der Neuroptera gestellt wurden. Daß die Familie Sisyridae – ihre Larven parasitieren in Süßwasserschwämmen und Bryozoen – inmitten terrestrischer Familien erscheinen, ist hochinteressant. Bei den terrestrischen Larven der übrigen Familien sind die Malpighischen Schläuche über ein pyriformes Organ mit dem Enddarm kurzgeschlossen. Dieses Phänomen der Kryptonephrie bei Neuroptera wird als Antwort auf sekundär terrestrische Lebensweise der Larven gedeutet. Die aquatischen Larven der Nevrothidae weisen keine Kryptonephrie auf, alle Malpighischen Schläuche enden frei. Bei der aquatischen Larve der Sisyridae ist ein einziger Malpighischer Schlauch kryptonephrisch, die übrigen Malpighis enden frei. Diese schwache, zunächst durchaus rätselhafte Kryptonephrie könnte im Kontext der Analyse als Reminiszenz an ein terrestrisches Intermezzo gedeutet werden.

Bisher unveröffentlichte molekularsystematische Analysen haben eine Bestätigung der Hypothese Megaloptera + Neuroptera ergeben, die basale Stellung der Nevrothidae und das Monophylum Myrmeleontiformia untermauert. Die Hemerobiiiformia bleiben vorläufig der große Konflikt aber auch die faszinierende Herausforderung.

Weiterführende Literatur

- ASPÖCK, U. (2002): Phylogeny of the Neuropterida (Insecta: Holometabola). – *Zoologica Scripta*, 31: 51-55.
- ASPÖCK, U., ASPÖCK, H., HARING, E. (2003): Phylogeny of the Neuropterida - Morphological Evidence and the Molecular Advocatus Diaboli. - *Entom. Abh.* (im Druck)
- ASPÖCK, U., PLANT, J. D. & NEMESCKAL, H. L. (2001): Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). – *Systematic Entomology*, 26: 73-86.
- KRISTENSEN, N. P. (1999): Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. – *European Journal of Entomology*, 96: 237-253.
- WILLMANN, R. (2003): Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. – *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2001*: 1-64.

Prof. Dr. Ulrike Aspöck
Naturhistorisches Museum Wien
Zweite Zoologische Abteilung
Burgring 7
A-1014 Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [2002](#)

Autor(en)/Author(s): Aspöck Ulrike

Artikel/Article: [Kamelhäse, Schlammfliegen, Netzflügler - zur Phylogenie der Neuropterida \(Insecta: Holometabola\) 7-9](#)