

Lehrbuch der Speziellen Zoologie

Begründet von Alfred Kaestner

Band I: Wirbellose Tiere

Herausgegeben von Hans-Eckhard Gruner

3 111
ИИ / 9-702

ДАР

дар Ю.А. Песенко

Wirbellose Tiere

5. Teil: Insecta

Herausgegeben von Holger H. Dathe

Zweite Auflage

16678



Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg · Berlin

Anschrift des Herausgebers:

Prof. Dr. Holger H. Dathe
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und
Landnutzungsforschung (ZALF) e. V.
Schicklerstraße 5
16225 Eberswalde

Gedruckt mit Unterstützung des Förderungs- und Beihilfefonds Wissenschaft der VG WORT.

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

ISBN 3-8274-0930-6

© 2003 Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg · Berlin

Alle Rechte, insbesondere die der Übersetzung in fremde Sprachen, sind vorbehalten. Kein Teil des Buches darf ohne schriftliche Genehmigung des Verlages photokopiert oder in irgendeiner Form reproduziert oder in eine von Maschinen verwendbare Sprache übertragen oder übersetzt werden.

Es konnten nicht sämtliche Rechteinhaber von Abbildungen ermittelt werden. Sollte dem Verlag gegenüber der Nachweis der Rechtsinhaberschaft geführt werden, wird das branchenübliche Honorar nachträglich gezahlt.

Lektorat: Dr. Ulrich G. Moltmann, Jutta Liebau
Produktion: Elke Littmann
Umschlaggestaltung: Kurt Bitsch, Birkenau
Gesamtherstellung: druckhaus köthen GmbH, Köthen

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	VIII	Eumetabola	291
System der Insecta	XII	Paraneoptera	291
Danksagung	XIII	18. Ordnung Zoraptera	291
Phylogene und System der Insecta	1	Acercaria	296
Systematischer Teil	66	Micracercaria	296
Ellipura	66	19. Ordnung Psocoptera ...	296
1. Ordnung Protura	66	20. Ordnung Phthiraptera..	308
2. Ordnung Collembola ...	71	21. Ordnung Thysanoptera.	331
Cercophora	87	Hemiptera	343
3. Ordnung Diplura	87	22. Ordnung Auchenor-	
Ectognatha	97	rhynga	346
4. Ordnung Archaeognatha	97	23. Ordnung Sternorrhyncha	366
Dicondylia	102	24. Ordnung Heteroptera ..	402
5. Ordnung Zygentoma....	102	25. Ordnung Coleorrhyncha	423
Pterygota	108	Holometabola	426
Archipterygota	108	Coleopterida	426
6. Ordnung Ephemeroptera	108	26. Ordnung Coleoptera ...	426
Metapterygota	121	27. Ordnung Strepsiptera ..	526
7. Ordnung Odonata	121	Neuropterida	540
Neoptera	143	28. Ordnung Raphidioptera	542
Polyneoptera	143	29. Ordnung Megaloptera..	552
8. Ordnung Plecoptera	144	30. Ordnung Neuroptera...	564
Pliconeoptera	155	Hymenopterida	585
9. Ordnung Notoptera	155	31. Ordnung Hymenoptera	585
10. Ordnung Mantophas-		Mecopterida	652
matodea	161	Amphiesmenoptera	652
11. Ordnung Embioptera ...	167	32. Ordnung Trichoptera ..	652
12. Ordnung Dermaptera...	173	33. Ordnung Lepidoptera..	672
Dictyoptera	181	Antliophora	734
13. Ordnung Mantodea....	182	34. Ordnung Siphonaptera.	734
14. Ordnung Blattoptera ...	197	35. Ordnung Mecoptera....	746
15. Ordnung Isoptera	223	36. Ordnung Diptera	756
Orthopterida	251	Literatur	861
16. Ordnung Phasmatodea .	251	Register der Tiernamen	903
17. Ordnung Saltatoria	261	Sachregister	951

Orthoptera, Heuschreckenartige Insekten

Ordnungen 16–17

Rund 23 000 rezente Arten beschrieben. Heuschreckenartige Tiere mit ursprünglich zwei, meist aber eingliedrigen Cerci. Gewöhnlich pro- oder orthognath. Vorderflügel (Tegmina) haben ein deutliches Praecostalfeld und liegen in der Ruhe mehr oder weniger dachartig über dem Hinterleib; Hinterflügel fächerförmig gefaltet, Analfächer horizontal, Remigium vertikal entlang des Abdomens. Beine mit kleinen, weit voneinander entfernt stehenden Hüften. Weibchen ohne blattopteroide Genitalkammer; das freie Sternit des 8. Abdominalsegments bildet die Subgenitalplatte. Ovipositor deutlich sichtbar oder reduziert unter der Subgenitalplatte gelegen. In der Regel aus 3 Paar Valven bestehend. Mögliche Synapomorphien siehe Apomorphienkomplex 16 (S.40):

16. Phasmatodea, Gespenstschrecken

SVEN BRADLER

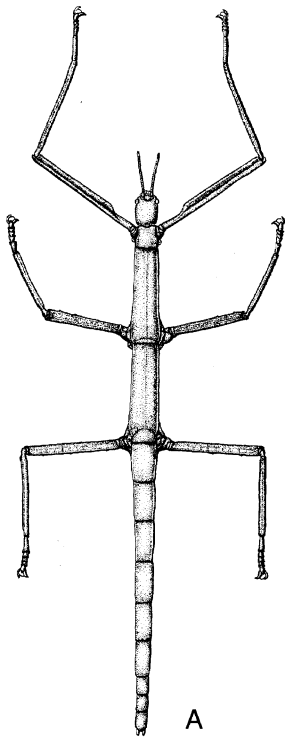
Etwa 3 000 beschriebene Arten. Größe variiert zwischen 11,6 mm (Männchen von *Timema cristinae*) und 328 mm (Weibchen von *Phobaeticus kirbyi*).

Diagnose

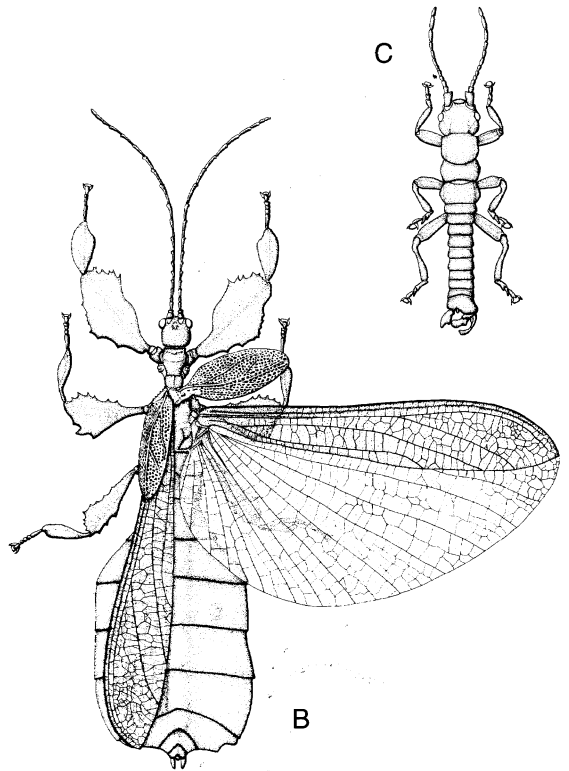
Große bis sehr große Insekten, häufig von stabförmiger Gestalt. Kopf in der Regel prognath, meist mit Gula. Pronotum kurz, mit paarigen Wehrdrüsenausgängen an den Vorderecken. Meso- und Metathorax oft stark gestreckt. Tegmina fast immer deutlich kürzer als Hinterflügel. Flugorgane häufig reduziert. Beine sind gleichförmige Schreitbeine. Trochanter und Femur gewöhnlich starr miteinander verwachsen. Tarsus überwiegend fünfgliedrig, mit Arolium. Metathorax in der Regel unbeweglich mit Abdominalsegment 1 verbunden. Ovipositor verkürzt und weitgehend vom vergrößerten weiblichen Sternum 8 verdeckt. Sternum 9 der Männchen quergeteilt. Gonopoden fehlen. Männliches Sternum 10 zu Vomer umgewandelt. Cerci ungliedert.

Eidonomie

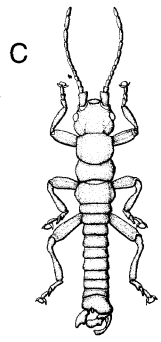
Der **Kopf** ist fast immer deutlich prognath und die Kopfkapsel ventral von einer Gula verschlossen. Letztere fehlt noch im Grundmuster. Die Komplexaugen sind im Umriss kreisförmig und von mäßiger Größe. Die Medianaugen sind überwiegend bei geflügelten Formen und häufiger im männlichen Geschlecht vorhanden. Sie sind gewöhnlich in Dreizahl ausgebildet. Bei einigen Taxa (*Phasma*) fehlt der mittlere Ocellus. Bei flügellosen Formen sind die Ocellen meist reduziert. Die Antennen sind homonom gegliedert und fili- bis setiform, nur in wenigen Fällen leicht gekämmt (Männchen der Phylliinae). Die Antennengeißel besteht aus einem einzigen (*Paragonylopus*) bis über 100 Gliedern. Bei den Phylliinae ist das erste Antennenomer der Weibchen und jungen Männchen als Stridulationsorgan entwickelt, das bei Bedro-



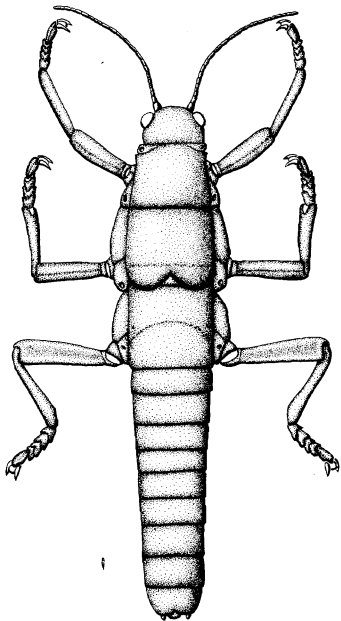
A



B



C



D

Abb. 16.1. Phasmatodea. **A.** Bacillinae: *Bacillus rossius*, Weibchen. **B.** Phylliinae: *Phyllium bioculatum*, Männchen. **C.** Timematodea: *Timema podura*, Männchen. **D.** Agathemeridae: *Agathemera crassa*, Männchen. - Original.

hung eingesetzt wird. Es ist zu diesem Zweck gegenüber den folgenden Antennennernen vergrößert und trägt auf der Innenseite jeweils eine Schrillette und -kante.

Die Frons ist anterolateral charakteristisch angeschwollen, was möglicherweise für die Monophylie der Phasmatodea spricht. Die Mundwerkzeuge sind orthopteroide. Das Labrum ist medial eingebuchtet und erscheint daher zweilappig. Die recht gedrungene Mandibel hat eine stark sklerotisierte Molarfläche. Vorragende Incisivi und mediale Molarzähne finden sich nur noch bei *Timema*. Die Lacinia trägt mit wenigen Ausnahmen drei Zähne. Bei *Timema* sind nur zwei, bei *Phyllium* sogar fünf ausgebildet. Die schlanke Galea ist frei und apikal dicht mit Trichomen besetzt. Der Maxillarpalpus setzt sich stets aus fünf, der Labialpalpus aus drei Gliedern zusammen. Das Mentum erscheint dreigeteilt, mit einem ausgesprochen kleinen mittleren Abschnitt. Die Paraglossen sind vergleichsweise groß und umfassen die deutlich kleineren Glossen seitlich und vorn. Der Hypopharynx ist länglich und einfach gebaut. Die Laterocervicalia sind in zwei hintereinander liegende Teile gegliedert. Bei einigen Formen (*Timema*, *Megacrania*) findet man zudem ein dorsales Cervicalsclerit.

Der **Thorax** setzt sich im Grundmuster aus drei homonomen Segmenten annähernd gleicher Länge zusammen. Bei höheren Taxa sind Meso- und Metathorax gegenüber dem Prothorax immer deutlich verlängert. Letzterer bleibt auch bei extrem stabförmigen Tieren stets ausgestreckt. An den Vorderecken des Pronotum sind die paarigen Ausführgänge der Wehrdrüsen erkennbar. Anapleurit und Coxopleurit des Prothorax sind bei *Timema* und den Aschiphasmatinae getrennt, bei allen übrigen Phasmatodea miteinander fusioniert. Im gestreckten Meso- und Metathorax ist das Episternum gegenüber dem Epimeron stark vergrößert und häufig durch eine Episternalleiste sekundär unterteilt.

Die **Beine** sind relativ lang und für die Fortbewegung im Geäst spezialisiert. Trochanter und Femur sind bei den Euphasmatodea fusioniert. An ihrer gemeinsamen Grenze ist in der Regel eine präformierte Autotomiestelle ausgebildet. Eine Membran verhindert bei Verlust der Extremität den Austritt von Hämolymphe. Im Grundplan befindet sich ventral an der Spitze der Tibien ein dreieckiges, meist eingesenktes Feld, die Area apicalis.

Ursprünglich für die Phasmatodea ist der fünfgliedrige Tarsus, dessen basales Glied stark verlängert sein kann. Das distale Tarsomer trägt paarige Klauen und ein großes Arolium. Auf der Unterseite der Tarsomere sind immer gut ausgebildete Sohlenbläschen (Euplantulae) entwickelt. Bei *Timema* sind die ersten drei Tarsalglieder miteinander fusioniert, so dass der Tarsus hier dreigliedrig erscheint.

Flügel fehlen bei mehr als der Hälfte aller rezenten Phasmatodea und sind in vielen Teilgruppen offenbar unabhängig reduziert worden. Auf der Basis molekularbiologischer Untersuchungen wird auch diskutiert, dass die Flugorgane bereits im Grundmuster der Phasmatodea gefehlt haben und erst bei höheren Taxa wieder zur Ausbildung kamen. Verantwortlich hierfür soll die vorübergehende Blockade eines beteiligten Gens sein.

Daneben sind viele Phasmatodea auch kurzflügelig (brachypter). Die Ausbildung der Flugorgane ist häufig geschlechtsabhängig: So verfügen die Männchen vieler kurzflügeliger oder flügelloser Weibchen über wohl ausgebildete Flugorgane.

Bei geflügelten Tieren unterscheiden sich Vorder- und Hinterflügel immer deutlich voneinander. Die Vorderflügel sind schmale, sklerotisierte Tegmina und in den allermeisten Fällen zu kurzen Schuppen verkürzt. Sie erreichen nur noch bei wenigen Taxa annähernd die Länge der Hinterflügel (*Heteropteryx*, *Phyllium*, *Prisopus*). Das Costalfeld der Hinterflügel ist ebenfalls sklerotisiert. In Ruhelage bedeckt es schützend das große, fächerförmige Analfeld, das darunter zusammengefaltete liegt.

Das Flügelgeäder ist ausgesprochen einheitlich. Im Vorderflügel fehlt die Costa, im Hinterflügel bildet sie den Flügelvorderrand. Die Subcosta ist stets unverzweigt.

Der Radius ist gewöhnlich am kräftigsten entwickelt und entsendet ursprünglich schon nahe der Flügelbasis den Radiussektor. Bei wenigen Gruppen (*Marmessoidea*, Phylliinae) ist diese Verzweigung weiter nach distal verlagert. Der Radiussektor kann auch fehlen (*Necroschia*, *Aschiphasma*). Die Media ist die einzige verzweigte Ader der Tegmina. Im Hinterflügel gabelt sie sich im Grundmuster vermutlich in drei Äste, von denen zwei wiederum reduziert oder fusioniert sein können. Der Cubitus ist immer ungeteilt und liegt in den Hinterflügeln einiger Arten (*Eurycnema*, *Tropidoderus*) ursprünglich noch frei, in den meisten Fällen ist er aber in der basalen Hälfte mit der Media posterior fusioniert. Von den durchweg unverzweigten Analadern trägt der Vorderflügel oft nur eine einzige, in seltenen Fällen eine zweite. Im Hinterflügel ist die erste Analader deutlich schwächer entwickelt als die übrigen und zuweilen mit dem Cubitus streckenweise verschmolzen. Die Analadern 2 bis 7 entspringen gemeinsam an der Flügelbasis. Sie bilden bei allen geflügelten Phasmatodea eine distinkte Gruppe, auf die eine zweite aus weiteren 8 bis 14 Adern folgt. Interkalaradern sind auf die Peripherie des Analfeldes der Hinterflügel beschränkt.

Einige Arten können ihre Flügel zur Stridulation einsetzen. Die Weibchen der neotropischen *Pterinoxylus* erzeugen durch Aneinanderreiben der verkürzten Vorder- und Hinterflügel ein raschelndes Geräusch. Die geflügelten Heteropteryginae gebrauchen hierzu nur ihre Hinterflügel, die zu diesem Zweck auf der Unterseite dicht mit Dörnchen besetzt sind. Derartige Stridulationsorgane dienen nicht der Partnerfindung, sondern der Abwehr von Feinden.

Das **Abdomen** setzt sich aus 11 Segmenten zusammen, von denen das letzte die ungegliederten Cerci trägt. Das Tergum des ersten Abdominalsegments ist nur noch bei *Timema* frei gegen den Thorax beweglich. Bei allen übrigen Phasmatodea ist es mit dem Metathorax zu einer starren Einheit, dem so genannten Mittelsegment (Segmentum medianum), verwachsen. Das Tergum 11 bildet als Epiproct oder Supraanalplatte die dorsale Begrenzung des Anus. Ventral davon liegen die beiden Paraprocte, die zuweilen zu einem unpaaren Lappen verschmolzen sein können (*Agathemera*).

Das Sternum 1 ist immer fest mit dem Thorax verbunden. Das männliche Sternum 9 ist quergeteilt. Der hintere Abschnitt verdeckt als Subgenitalplatte oder Poculum den Aedoeagus. Gonopoden fehlen. Auf der Ventralseite des Abdominalsegments 10 ist ursprünglich der Vomer ausgebildet (Abb. 16.2 A), ein hakenförmiges und durch Muskeln bewegliches Sklerit, das den Männchen während der Kopula-

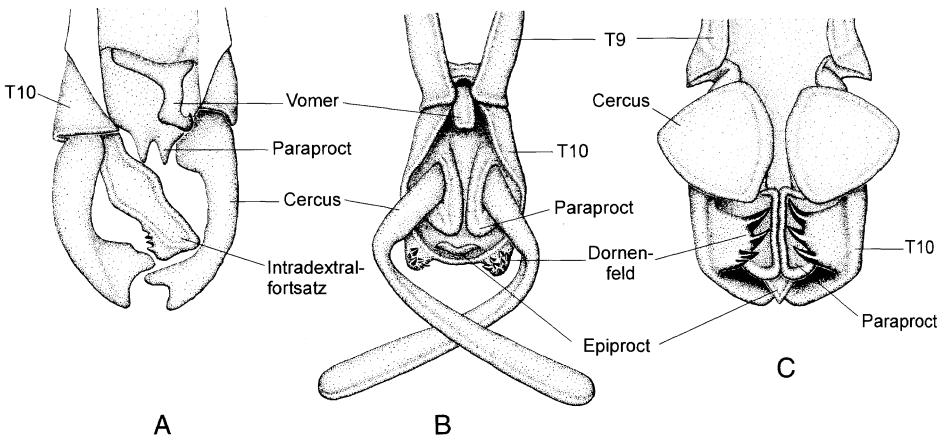


Abb. 16.2. Ventralansicht der männlichen Postgenitalregion. **A.** *Timema californicum* (Timematodea). **B.** *Alienobrota brocki* (Diapheromerinae). **C.** *Acrophylla wuelfingi* (Phasmatinae). T9, T10 Tergum 9, 10. – Original.

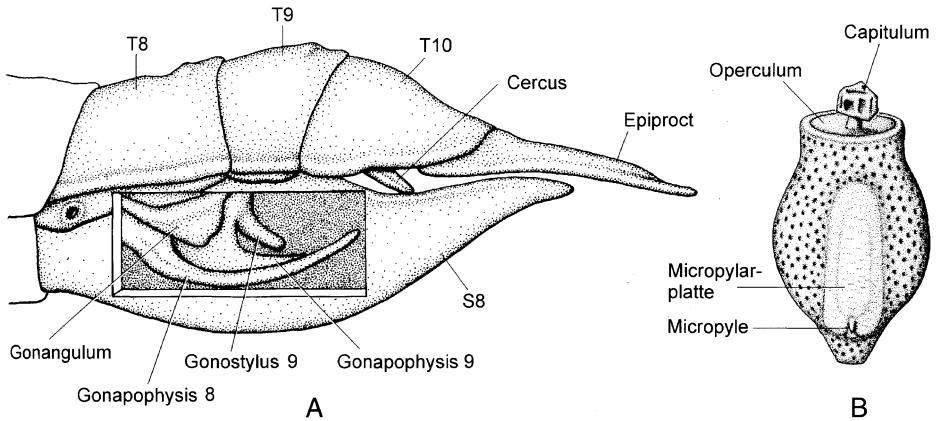


Abb. 16.3. **A.** *Haaniella muelleri* (Heteropteryginae): Lateralansicht der terminalen Abdominalsegmente des Weibchens mit herausgeschnittenem Fenster, um den Blick auf den Ovipositor frei zu geben. **B.** *Lonchodes* sp. (Lonchodinae), Ei von dorsal. T Tergum, S Sternum. – Original.

tion zur Verankerung am Hinterrand des weiblichen Sternum 7 dient. Hierbei wird der Hinterrand des weiblichen Sternum 7 zwischen Vomer und dem häufig mit Dornen besetzten Hinterrand des Tergum 10 eingeklemmt. Weibchen besitzen an dieser Stelle häufig eine stark sklerotisierte Einbuchtung zur Aufnahme der Vomer Spitze, das so genannte Präopercularorgan.

Bei einigen Teilgruppen der Phasmatodea ist der Vomer zurückgebildet. Seine Aufgabe als Halteorgan während der Paarung übernehmen entweder die verlängerten und sichelförmig nach innen gebogenen Cerci (*Alienobostra* Abb. 16.2 B, *Diapheromera*, *Pseudosermyle*) oder das zangenförmig spezialisierte Tergum 10 (*Acrophylla* Abb. 16.2 C, *Baculum*, *Lonchodes*).

Bei den Weibchen bildet das oft vergrößerte Sternum 8 die Subgenitalplatte (Operculum). Darunter verborgen liegt der Ovipositor (Abb. 16.3 A), dessen kurze Valven von außen nicht oder nur zu einem geringen Teil sichtbar sind. Im Grundmuster sind drei Valvenpaare entwickelt: die Gonapophysen 8 und 9, die miteinander verfalzt sind, und die Gonostyli 9. Letztere fehlen häufig (*Aplopus*, *Bacillus*, *Eurycantha*). Bei *Agathemera* sind sämtliche Ovipositorvalven reduziert. Ein Gonangulum als Verbindungssklerit der Gonobasen 8 und 9 ist mit wenigen Ausnahmen deutlich ausgebildet.

Einige Phasmatodea verfügen über sekundäre Ovipositor-Apparate. An diesen beteiligen sich ventral das nach hinten verlängerte Sternum 8 und dorsal entweder das zu einem Rostrum ausgezogene Tergum 10 (*Eurycanthinae*, *Neopromachini*) oder der in ähnlicher Weise vergrößerte Epiproct (*Heteropteryginae*, Abb. 16.3 A).

Anatomie

Das **Integument** trägt häufig lappen- oder dornenförmige Fortsätze. Soweit bekannt, ist die Kutikula zweischichtig mit einer dünnen äußeren Grenzlamelle. Strukturfarben fehlen. Viele Arten sind zu einem physiologischen Farbwechsel befähigt, der sich in der Epidermis durch Wanderung bestimmter ommochromhaltiger Pigmentkörperchen vollzieht. Diese liegen tagsüber an der Basis der Epidermiszellen und verteilen sich bei Dunkelheit distal unterhalb der Kutikula und verursachen so die Dunkelfärbung der Tiere. Niedere Temperaturen und hohe Feuchtigkeit führen in kurzer Zeit ebenfalls zur Dunkelfärbung. Auch der morphologische Farbwechsel ist

von diesen Parametern abhängig, tritt allerdings nur allmählich im Laufe der Postembryonalentwicklung in Erscheinung.

Das **Innenskelett** des Kopfes besteht aus verhältnismäßig langen Postoccipitalleisten und einem Tentorium mit Tentorialbrücke und ursprünglich drei Paar Tentorialarmen. Der dorsale Tentorialarm ist bei einigen Bacteriinae reduziert. Im Prothorax ist eine Furca nur noch bei *Timema* vorhanden, bei allen Euphasmatodea dagegen reduziert.

Die **Muskulatur** des Kopfes unterscheidet sich nur geringfügig von der anderer orthopteroider Insekten, abgesehen vom Vorhandensein eines zusätzlichen Flexormuskels der Paraglossen. Die Muskulatur des Thorax und Abdomen hat in Verbindung mit der Verlängerung des Körpers dagegen einige Abwandlungen erfahren. So erscheinen die abdominalen Längsmuskeln mit Ausnahme einiger primär ungestreckter Taxa (*Timema*, *Agathemera*) verkürzt, da ihr Ursprung jeweils nach hinten verschoben ist. Die Längsmuskulatur durchzieht die einzelnen Segmente somit nicht mehr vollständig. Die abdominale Dorsoventalmuskulatur ist bei allen Phasmatodea aufgeteilt in einzelne isolierte Muskelfasern.

Das **Nervensystem** entspricht weitgehend dem anderer Insekten. Bei den untersuchten Taxa sind 3 Thorakal- und 7 freie Abdominalganglien vorhanden. Das erste Abdominalganglion ist mit dem Metathorakalganglion verschmolzen, das letzte setzt sich aus mehreren Primärganglien zusammen. **Sinnesorgane.** Bei den Komplexaugen der bislang untersuchten Phasmatodea handelt es sich um eucone Appositionsaugen mit geringem zeitlichem Auflösungsvermögen. Sie sind aus vergleichsweise wenigen, stark divergierenden Ommatidien zusammengesetzt. Die Chemo- und Mechanorezeption erfolgt wie bei anderen Insektengruppen durch cuticuläre Sensillen unterschiedlicher Bauweise. Vor allem das distale Antennenglied ist in der Regel dicht mit diesen besetzt. Der Wahrnehmung von Vibration dienen u. a. die subgenualen und distalen Chordotonalorgane in den Tibien.

Das **Verdauungssystem** ist gerade gestreckt. Der Ösophagus setzt sich hinten in einen geräumigen Kropf fort, der caudal mit vielen winzigen Dörnchen ausgekleidet ist. Nur bei *Timema* findet sich noch die ursprüngliche Proventriculus-Bezahlung aus zweimal drei Zähnen. Ein deutlich abgegliederter Proventriculus fehlt jedoch. Der Mitteldarm ist verhältnismäßig lang. Die Caeca sind rudimentär oder vollständig zurückgebildet. Der hintere Teil des Mitteldarms ist extern mit birnen- oder kegelförmigen Drüsen besetzt, die jeweils einen schlauchartigen Anhang tragen. Derartige Sekretampullen sind eine Besonderheit der Phasmatodea. Ihre Anzahl schwankt zwischen 4 (*Timema*) und 130 (*Phyllium*). Die Speicheldrüsen sind beiderseits zweilappig und reichen bis in den Mesothorax.

Das **Blutgefäßsystem** unterscheidet sich nur geringfügig von dem anderer orthopteroider Insekten. Die Ostien sind im Abdomen segmental angeordnet, fehlen jedoch im Thorax. Ihre Anzahl beträgt bei *Carausius* 9 Paar. Die Aorta reicht bis in den Kopf. Das **Tracheensystem** steht bei allen Phasmatodea über je ein Paar meso- und metathorakale sowie 8 Paar abdominale Stigmen mit der Außenwelt in Verbindung (holopneustisch). Im Zuge der Verwachsung des Metathorax mit dem Abdominalsegment 1 bei den Euphasmatodea sind die Stigmen des ersten Abdominalsegments aus der Pleuralmembran in das metathorakale Epimeron verlagert.

Als **Exkretionsorgane** dienen die Malpighischen Gefäße. Sie sind in großer Zahl vorhanden und lassen bei höheren Taxa zwei deutlich unterscheidbare Typen erkennen. Die Schläuche beider Typen treten je nach Taxon in spezifischer Weise gebündelt in den Darmtrakt ein und enden stets frei.

Die paarigen Hoden des männlichen **Geschlechtsapparates** setzen sich aus zahlreichen Follikeln zusammen, die von der Peritonealmembran umgeben sind und äußerlich gewöhnlich als einheitliche Schläuche erscheinen. Nur bei *Timema* sind die Follikel in ihrer traubenförmigen Anordnung auch von außen sichtbar. Die bei-

den Vasa deferentia durchziehen die Hodenschläuche jeweils ventral und sind kurz vor der Vereinigung zum Ductus ejaculatorius zu schlauchförmigen Vesicula seminales erweitert. Der Ductus ejaculatorius ist kurz und mit seinem Anfangsteil sind zahlreiche (mindestens 6) schlauchförmige Drüsen assoziiert.

Im weiblichen Genitalsystem münden jeweils zwischen 7 und 103 panoistische Ovariolen getrennt in einen der paarig angelegten lateralen Oviducte. Die Oviducte vereinigen sich zu einem kurzen unpaaren Eiergang (Oviductus communis), dem dorsal häufig eine Bursa copulatrix aufliegt. Dorsal können der Bursa copulatrix das paarig oder unpaar angelegte Receptaculum seminis sowie unterschiedlich gestaltete paarige Drüsen unbekannter Funktion aufsitzen. Bursa copulatrix und Eiergang münden schließlich ventral zwischen den Gonapophysen 8 in die Befruchtungstasche, die ebenfalls mit Anhangsdrüsen versehen sein kann.

Zytologie: Phasmatodea haben vorwiegend XO- und seltener XY-Männchen. Ihre Chromosomenzahl liegt zwischen 21 und etwa 100 (2n).

Fortpflanzung

Die Fortpflanzung erfolgt in der Regel zweigeschlechtlich. Viele Arten sind darüber hinaus in der Lage, sich fakultativ parthenogenetisch zu vermehren. Einige Phasmatodea (*Carausius morosus*, Populationen von *Bacillus rossius*) betreiben obligatorisch Parthenogenese. Die Parthenogenese ist stets thelytok, unbefruchtete Eier bringen somit nur Weibchen hervor. In Einzelfällen ist jedoch auch die Entstehung von Männchen beobachtet worden.

Die Mechanismen der Parthenogenese sind artverschieden: Bei *C. morosus* und *Siploidea sipylus* findet vor der Meiose eine zusätzliche Replikation der Chromosomen statt, so dass nach der Reduktionsteilung alle Zellen im diploiden Zustand vorliegen. Dagegen gehen bei *Bacillus whitei* aus der Meiose nur haploide Zellen hervor, die anschließend wiederum zu diploiden Eikernen verschmelzen. Bei *B. rossius* führt nach der Reduktionsteilung ein anaphasischer Restitutionsmechanismus zu einer Endomitose, bei der die zunächst haploide Eizelle in den diploiden Zustand überführt wird. Durch einen ähnlichen Mechanismus können bei ausbleibender Befruchtung in der frühen Embryonalentwicklung von *Baculum extradentatum* die haploiden Chromosomensätze der Zellen des Keimstreifens verdoppelt werden.

Ein ausgesprochenes Balzverhalten ist bei Phasmatodea nicht bekannt. Einige Männchen erzeugen in unmittelbarer Nähe weiblicher Tiere mit ihrem Abdomen Klopfgeräusche auf dem Untergrund. Zur Kopulation besteigt das meist deutlich kleinere Männchen das Weibchen gewöhnlich von hinten und krümmt sein Abdomen seitlich unter das des Weibchens. Mit Hilfe des Vomer, der Cerci oder eines entsprechend spezialisierten abdominalen Tergum 10 verankert es seine Abdomenspitze am Hinterrand des weiblichen Sternum 7 oder im Falle vieler australisch-neuseeländischer Formen (Lanceocercata) am Operculum (Sternum 8) selbst. In dieser Position wird das Männchen vom Weibchen meist längere Zeit umhergetragen. Bei einigen Taxa (*Anisomorpha*, *Trachythorax*) verbleiben die Männchen bis zu ihrem Tode in dieser Position verankert. Der Spermatransfer erfolgt mittels einer Spermatophore.

Die verhältnismäßig großen Eier (Abb. 16.3 B) sind artspezifisch sehr unterschiedlich gestaltet und von kugelig bis stark gestreckter Form. Sie sind mit Ausnahme von *Timema* ungewöhnlich hartschalig, mit dickem mehrschichtigen Exochorion und oft charakteristisch gemusterter und skulpturierter Oberfläche: netzartige Reliefs, porenförmige Vertiefungen und rippenförmige Längsleisten verleihen den Eiern große Ähnlichkeit mit Pflanzensamen. Am Vorderpol der Eikapsel befindet sich das Operculum, das die Jungtiere beim Schlupf aufsprengen. Das Operculum kann ein Capitulum tragen. Es gibt Hinweise darauf, dass dieser knopf- bis kegelför-

mige Aufsatz den Abtransport und die Verbreitung der Eier durch Ameisen (Myrmecochorie) mittels attraktiver Lockstoffe auslöst. Als weitere Besonderheit der Phasmideneier ist auf ihrer Dorsalseite eine Narbe oder Micropylarplatte ausgebildet: ein deutlich abgesetztes, meist längliches Feld, in dem die Micropylaröffnung liegt.

Die Anzahl der überwiegend einzeln abgelegten Eier pro Weibchen variiert nach Untersuchungen in der Haltung zwischen unter 100 und über 1000. In den meisten Fällen lässt das Weibchen die Eier einfach fallen oder schleudert sie mit Hilfe des Operculum davon. Je nach Taxon werden die Eier aber auch in den Boden gelegt (*Eurycantha*, *Heteropteryx*), an Zweige oder anderes geeignetes Substrat geklebt (*Gratidia*, *Marmessoidea*, *Trachythorax*) oder in Blätter eingestochen (*Asceles*). Die Weibchen von *Anisomorpha buprestoides* graben im sandigen Boden eine Mulde, krümmen ihr Abdomen über den Kopf und lassen einige Eier hineinfallen. Die Weibchen von *Timema* hüllen ihre dünnwandigen Eier mit Hilfe der Cerci in Erde, die zuvor den Darmtrakt passiert hat.

Entwicklung

Bis zum Schlupf der Jungtiere vergehen je nach Art und in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen zwischen einigen Wochen und wenigen Jahren. In der Embryonalentwicklung der meisten tropischen Arten treten gewöhnlich keine Diapausen auf. Bei Phasmatodea der gemäßigten Breiten sind sie jedoch die Regel. So überdauern die Eier der nordamerikanischen *Diapheromera femorata* regelmäßig zwei Winter, bis die Jungtiere schlüpfen. Dies gilt ebenso für die im Herbst abgelegten Eier der europäischen *Clonopsis gallica*. Unterschiedlich lange Diapausen bestimmen bei der australischen *Extatosoma tiaratum* wesentlich die Länge des Entwicklungszyklus, der ein-, zwei- oder dreijährig sein kann. Auslöser für das Aussetzen der Embryonalentwicklung sind kurze Photoperioden sowie Kälte und Trockenheit.

Die Anzahl der Jugendstadien variiert art- und geschlechtsspezifisch zwischen 4 und 8, wobei Weibchen meist ein Stadium mehr durchlaufen als Männchen. Es treten auch umweltbedingte Schwankungen auf: Bei höheren Temperaturen häuten sich viele Phasmatodea häufiger als bei niedrigen. Die Populationsdichte kann ebenfalls Einfluss auf die Postembryonalentwicklung haben: Individuen von *Eurycantha calcarata*, die sich im Freiland gewöhnlich in größerer Zahl in Baumstümpfen oder unter Steinen zusammenfinden, durchlaufen bei isolierter Aufzucht 7, bei Haltung in Gruppen dagegen nur 6 Jugendstadien. Nach der Häutung wird die Exuvie in der Regel verzehrt.

Die adulten Tiere leben zwischen einigen Wochen und bis zu drei Jahren (in der Haltung). Männchen sind deutlich kurzlebiger als Weibchen.

Vorkommen und Verbreitung

Die Phasmatodea sind weltweit terrestrisch in allen wärmeren, vorwiegend tropischen Gebieten verbreitet. Ihre nördliche Verbreitungsgrenze liegt in Japan, China, im südlichen Zentralasien und im europäischen Mittelmeergebiet, in dem etwa ein Dutzend Arten vorkommt. Es handelt sich überwiegend um Vertreter der Gattung *Bacillus*. Besonders häufig ist *Bacillus rossius* (Abb. 16.1 A), dessen Verbreitungsgebiet sich von Griechenland über Italien und die Iberische Halbinsel bis nach Nordafrika erstreckt. *B. atticus* lebt in Griechenland, Kroatien und Italien. Von Sizilien sind *B. grandii*, *B. lynceorum* und *B. whitei* beschrieben worden. *Clonopsis gallica* ist im gesamten Mittelmeerraum beheimatet. *Leptynia hispanica* findet man in Südfrankreich und Spanien, *L. caprai* und *L. montana* in Spanien und *L. attenuata* vorwiegend in Portugal. In England ist die neuseeländische *Acanthoxyla prasina* eingeschleppt worden und hat sich dort mit einigen Populationen halten können.

In Nordamerika dringt wenigstens eine Art (*Diapheromera femorata*) bis nach Kanada vor.

Lebensweise

Phasmatodea sind durchweg Pflanzenfresser und in der Regel nachtaktiv. Sie bevorzugen als Lebensraum vorwiegend die Strauch- und Baumregion. Daneben gibt es auch Rindenbewohner (*Prisopus*, *Orxines*), Bewohner von Graslandschaften (*Gratidia*, *Leptynia*) und einige Arten, die unter Steinen oder in Baumstümpfen eine versteckte Lebensweise führen (*Agathemera*, *Eurycantha*). Die meisten Arten sind dank ihrer hervorragenden Tarnung im Freiland kaum wahrnehmbar. Die zweig- oder blattähnliche Körperform lässt sie mit ihrer natürlichen Umgebung optisch verschwimmen. Diese Mimese wird durch einen Starrezustand, die Katalepsie, noch weiter optimiert. Einige Taxa mit besonders gut entwickelten Wehrdrüsen (*Anisomorpha*, *Oreophoetes*) besitzen eine aposematische Wartracht.

Feinde der Phasmatodea sind vor allem Vögel, Eidechsen und Spinnen. Als Parasiten sind einige Vertreter der Chalcididae, Cleptinae, Chrysididae und Sphecidae bekannt geworden.

Ökonomische Bedeutung

Wenige Arten besitzen als Pflanzenschädlinge ökonomische Bedeutung. In Australien treten gelegentlich *Podacanthus wilkinsoni*, *Didymuria violescens* und seltener *Ctenomorphodes tessulatus* in großen Massen auf und sind für die großflächige Entlaubung der Eukalyptus-Wälder verantwortlich. Im Südpazifik werden Kokospalmen-Plantagen häufig von *Graeffea cocophaga* und *G. crouani* befallen. In Nordamerika vermehrt sich *Diapheromera femorata* alle zwei Jahre in größeren Mengen an Rose und Eiche.

Stammesgeschichte

Die Stellung der Phasmatodea im System der Pterygota ist nach wie vor ungeklärt. Eine enge Verwandtschaft mit den Embioptera wird vermutet, ist aber derzeit noch nicht überzeugend begründet. Als Argumente für eine Schwestergruppenbeziehung mit den Embien können die folgenden Gemeinsamkeiten angeführt werden: Besitz eines zusätzlichen Flexormuskels der Paraglossen, Eier mit Operculum, Ovipositor verkürzt, Cerci ein- bis zweigliedrig, Fehlen der Gonopoden, Axonem der Spermien mit zwei elektronendichten, blattförmigen Körpern. Als mögliche Schwestergruppe der Phasmatodea werden daneben auch die Orthoptera s. str. oder deren Teilgruppen Caelifera und Ensifera sowie die Dermaptera oder Dictyoptera diskutiert.

Die Annahme der Monophylie der Phasmatodea ist gut begründet und hat durch molekulare Daten weitere Unterstützung erfahren. Als eindeutige Autapomorphien gelten der Besitz paariger thorakaler Wehrdrüsen und birnenförmiger Sekretampullen im hinteren Bereich des Mitteldarms, die Aufteilung der abdominalen Dorsotrunkalmuskulatur in isolierte Fasern und der gemeinsame Ursprung der Analadern 2 bis 7 im Hinterflügel, vermutlich auch die laterale Anschwellung der Frons, der Vomer der Männchen sowie die Micropylarplatte der Eikapsel.

Die ältesten Fossilien, bei denen es sich mit einiger Sicherheit um Vertreter der Phasmatodea handelt, sind aus dem unteren Perm von Chekarda (Russland) bekannt. Im Fossilbericht überliefert sind fast ausschließlich Vorderflügel, deren Flügelgeäder mit dem rezenter Formen lediglich plesiomorphe Übereinstimmungen zeigt: lange parallel verlaufende und wenig verzweigte Adern. Die Tegmina der fossil beschriebenen Vertreter sind in der Regel deutlich länger und somit ursprüng-

licher als bei rezenten Formen. Es ist daher völlig ungewiss, ob es sich in diesen Fällen überhaupt um Vertreter aus der Stammlinie der Phasmatodea handelt. Sichere Phasmatodea sind dagegen eine Reihe von Jugendstadien im Baltischen und Dominikanischen Bernstein.

System

Traditionell wurden die Phasmatodea aufgrund des Vorhandenseins oder Fehlens der tibialen Area apicalis in die „Areolatae“ („Phylliidae“) und „Anareolatae“ („Phasmatidae“) untergliedert. Diese systematische Unterteilung ist nicht länger aufrecht zu erhalten, da die Area apicalis vermutlich ein Grundmuster-Merkmal aller Phasmatodea darstellt und für die „Areolatae“ daher plesiomorph ist. Es gibt außerdem Hinweise, dass die Area apicalis mehrfach unabhängig innerhalb der Phasmatodea reduziert wurde, die „Anareolatae“ somit polyphyletisch sind. Nach derzeitiger Kenntnis steht die nearktische *Timema* in einer Schwestergruppenbeziehung zu allen übrigen Phasmiden, den Euphasmatodea (Abb. 16.4).

Unterordnung Timematodea. Einzige Gattung *Timema* (Abb. 16.1 A), mit 17 beschriebenen Arten in Kalifornien und Mexiko. Kleine (bis 27 mm) flügellose Formen mit dreigliedrigem Tarsus. Männchen mit asymmetrischen Cerci (Abb. 16.2 A). Das abdominale Tergum I ist nicht starr mit dem Thorax fusioniert. Die Weibchen legen Eier mit vergleichsweise dünnwandiger Kapsel ab.

Unterordnung Euphasmatodea. Alle übrigen Stab- und Gespenstschrecken. Geflügelte und flügellose Formen. Tarsus fünfgliedrig. Cerci symmetrisch. Das abdominale Tergum I ist unbeweglich mit dem Metathorax verwachsen. Eier hartschalig, mit Ähnlichkeit zu Pflanzensamen.

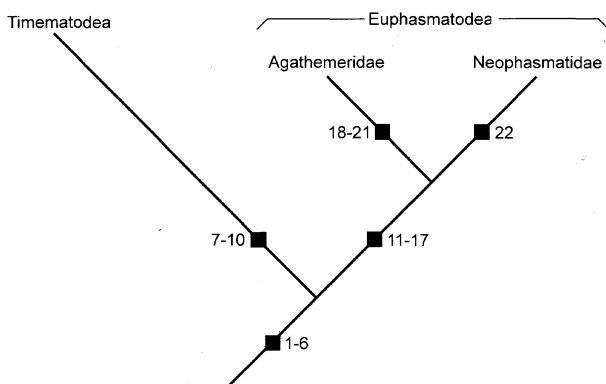


Abb. 16.4. Basale Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phasmatodea. Apomorphe Merkmale sind durch schwarze Quadrate gekennzeichnet:

Phasmatodea: 1 Paarige Wehrdrüsen, die an den Vorderecken des Pronotum ausmünden; 2 birnenförmige Anhangsdrüsen im hinteren Bereich des Mitteldarms; 3 Aufteilung der abdominalen Dorsoventralmuskulatur in einzelne Fasern; 4 Männchen mit Vomer; 5 anterolateraler Bereich des Frons angeschwollen; 6 Analadern 2–7 bilden im Hinterflügel eine charakteristische Gruppe mit gemeinsamer Basis; **Timematodea:** 7 Cerci der Männchen asymmetrisch, rechter Cercus mit Intradextralfortsatz; 8 Tarsus dreigliedrig; 9 Weibchen hüllen Eier in ausgeschiedene Erde; 10 Verlust der Flügel; **Euphasmatodea:** 11 Metanotum mit Abdominaltergum I unbeweglich verwachsen; 12 Anapleurit und Coxopleurit im Prothorax miteinander verwachsen; 13 Coxa und Trochanter starr verbunden; 14 hartschalige Eier; 15 prothorakale Furca reduziert; 16 proventriculare Bezeichnung reduziert; 17 Mola der Mandibel ohne mediale Zähne; **Agathemeridae:** 18 Mesalloben; 19 Ovipositorvalven reduziert; 20 Paraprocte verschmolzen; 21 Verlust der Flügel; **Neophasmatidae:** 22 Verkürzung der abdominalen Längsmuskulatur. – Nach TILGNER et al. 1999 und BRADLER 2000, verändert.

Familie Agathemeridae. Einzige Gattung *Agathemera*, mit rund 10 beschriebenen Arten in Südamerika beheimatet. Robuste, dunkel gefärbte Gespenstschrecken ohne Flügel, mit paarigen Loben am Mesothorax. Körperlänge bis etwa 8 cm. Weibchen ohne Ovipositorvalven. Paraprocte in beiden Geschlechtern unpaar verschmolzen. Sehr wahrscheinlich nimmt *Agathemera* innerhalb der Euphasmatodea eine ausgesprochen ranghohe systematische Position ein (Abb. 16.4).

Familie Neophasmatidae. Alle übrigen Euphasmatodea, etwa 3000 beschriebene Arten in 400 Gattungen, mit weltweit terrestrischer Verbreitung in allen wärmeren, vorwiegend tropischen Gebieten. Gegenüber *Timema* und *Agathemera* zeichnen sich die Neophasmatidae durch einen mehr oder weniger stark gestreckten Mesothorax aus und durch die Fähigkeit, in oft bemerkenswerter Weise Mimikose zu betreiben.

Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gruppe sind noch weitgehend unbekannt. Das System ist in der Entstehung. Die überwiegende Teil der traditionell im Rang von Unterfamilien und Tribus geführten Taxa ist nicht monophyletisch. Die folgenden Gruppen der Neophasmatidae sind mit einiger Sicherheit monophyletisch: **Phylliinae** – Wandelnde Blätter (Abb. 16.1 B). Mit über 30 beschriebenen Arten vorwiegend in Südostasien beheimatet. Weibchen und männliche Nymphen mit antennalem Stridulationsorgan. Größte Art: *Phyllium giganteum* (Weibchen bis 113 mm) aus Malaysia. – **Heteropteryginae**. Weniger als 100 beschriebene Arten in Südostasien und auf Madagaskar. Vergleichsweise gedrungene, meist stark bedornete Tiere. Abgesehen von den Männchen der malaysischen *Heteropteryx dilatata* sind die Flügel immer stark verkürzt oder vollständig reduziert. Weibchen im Grundmuster mit sekundärem Legeapparat aus verlängertem Epiproct und Operculum (Abb. 16.3 A). – **Lanceocercata**. Sehr formenreiche Gruppe, mit über 200 beschriebenen Arten im australisch-melanesischen Raum. Einige Arten auch auf Madagaskar. Gedrungene bis stabförmige Vertreter. Flugorgane im Grundmuster wohlentwickelt, mit langen Tegmina (*Podacanthus*, *Tropidoderus*), jedoch bei vielen Lanceocercata auch verkürzt (Weibchen von *Extatosoma*) oder fehlend (*Acanthoderus*, *Acanthoxyla*, *Pachymorpha*, *Rhaphiderus*). Cerci gewöhnlich blattförmig verbreitert und lanzettförmig verlängert. Operculum gekielt. Männchen ohne Vomer. – **Eurycanthinae**. Robuste flügellose Phasmatodea, die tagsüber eine versteckte Lebensweise in Baumhöhlen und unter Steinen führen. Etwas mehr als 30 Arten sind von Neuguinea und den benachbarten Inseln bekannt. – *Eurycantha calcarata*, *E. horrida*: Männchen ohne Vomer, mit sehr kräftigem Wehrdorn auf der Ventralseite der stark verdickten Hinterfemora. Weibchen im Grundmuster mit sekundärem Legebohrer aus verlängertem abdominalen Tergum 10 und Operculum.

Ferner gehören zu den Neophasmatidae alle stabförmigen Taxa, darunter sämtliche europäischen Vertreter (**Bacillus*, **Clonopsis*, **Leptynia*). Bekannteste Art ist der indische *Carausius morosus*, der seit Beginn des 20. Jahrhunderts der Zoophysiologie als Untersuchungsobjekt dient.

17. Ordnung Saltatoria (Orthoptera), Heuschrecken, Springschrecken

ECKHARD K. GROLL & KURT K. GÜNTHER

Weltweit etwa 20 000, in Europa 974 Arten. Körperlänge von 2 bis 200 mm. Größte flügellose Art: *Proscopia gigantea*, Weibchen bis 200 mm lang. Größte geflügelte Arten: *Tropidacris cristata* und *Macrobrystes imperator*, mit einer Flügelspanne von 250 mm. Kleinste Art: *Myrmecophilus myrmecophilus* 2 bis 2,5 mm lang. Schwerste Art: *Deinacrida heteracantha* bis 71 g.