

**Anatomie des Pterothorax  
der Phasmatodea, Mantophasmatodea und Embioptera  
und seine Bedeutung für die Phylogenie der Polyneoptera (Insecta)**

**Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten  
der Georg-August-Universität zu Göttingen**

vorgelegt von  
Rebecca Klug  
aus Braunschweig

Göttingen 2007

D 7

Referent:

Prof. Dr. R. Willmann

Korreferent:

PD Dr. T. Hörnschemeyer

Tag der mündlichen Prüfung:

23. 01. 2008

## Inhaltsverzeichnis

<b>1 Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2 Material und Methoden</b>	<b>4</b>
2.1 Handpräparationen	4
2.2 Mikro-Computertomographie	4
2.3 Rasterelektronenmikroskopie	4
2.4 Transmissionselektronenmikroskopie	5
2.5 Abbildungen	5
2.6 Terminologie der Muskeln und Nerven	5
2.7 Material	6
2.8 Abkürzungsverzeichnis	8
<b>3 Ergebnisse</b>	<b>10</b>
3.1 Morphologie des Meso- und Metathorax von <i>Timema</i> (Abb. 1a,d)	10
3.2 Thoraxmuskulatur	11
3.3 Meso- und Metathorax der Euphasmatodea (Abb. 2-7)	18
3.4 Thoraxmuskulatur (Abb. 8-11)	28
3.5 Das thoracale Nervensystem der Phasmatodea	46
3.5.1 Nervensystem im Mesothorax (Abb. 8-12)	46
3.5.2 Nervensystem im Metathorax (Abb. 8-11, 13)	50
3.6 Mantophasmatodea	52
3.6.1 Meso- und Metathorax von <i>Austrophasma caledonensis</i>	52
3.6.2 Muskulatur des Meso- und Metathorax von <i>Austrophasma caledonensis</i>	53
3.7 Embioptera	61
3.7.1 Meso- und Metathorax von <i>Antipaluria caribbeana</i> (Embioptera)	61
3.7.2 Muskulatur von <i>Antipaluria caribbeana</i>	62
3.8 Windsensitive Haare bei den Phasmatodea	68
3.9 Postembryonale Entwicklung der Muskulatur der Phasmatodea am Beispiel von <i>Sipyloidea sipylus</i> (Abb. 20a, b)	70
<b>4 Merkmale</b>	<b>73</b>
4.1 Exoskelett des Thorax und Flügelbasis	73
4.2 Nervensystem des Meso- und Metathorax	80
4.3 Muskulatur des Meso- und Metathorax	81
4.4 Muskulatur und deren Innervierung im prägenitalen Abdomen	88
4.5 Matrix	91

<b>5 Diskussion</b>	<b>100</b>
5.1 Variationen im thorakalen Nervensystem der Phasmatodea	100
5.2 Variationen und Übergänge bei flugfähigen und kurzflügeligen Phasmatodea	101
5.3 Ein biologisches Sparsamkeitsprinzip	103
5.4 Beziehungen zwischen den „Ordnungen“ der basalen Neoptera (Abb. 21)	105
5.5 Grundmuster der Phasmatodea	108
5.6 Beziehungen innerhalb der Phasmatodea (Abb. 22)	109
<b>6 Zusammenfassung</b>	<b>112</b>
<b>7 Literaturverzeichnis</b>	<b>114</b>
<b>8 Danksagung</b>	<b>125</b>

### 1 Einleitung

Die Phasmatodea (Stab- und Gespenstschrecken, Wandelnde Blätter) sind in allen wärmeren Zonen der Erde (vorwiegend in den Tropen) mit ungefähr 3000 beschriebenen Arten beheimatet. Sie stellen ein auf der Basis molekularer Daten (Wheeler et al. 2001; Whiting et al. 2003) und etlicher morphologischer Autapomorphien wohl begründetes Monophylum dar. Allen Phasmatodea sind folgende Merkmale gemeinsam: Besitz eines Paares prothorakaler Wehrdrüsen (Hennig 1969, 1994; Kristensen 1975, 1991; Ax 1999; Tilgner 2002; Bradler 2003; Whiting et al. 2003; Willmann 2003a, 2004), birnenförmiger Anhangsdrüsen am hinteren Teil des Mitteldarmes (Marshall & Severin 1906; Kristensen 1975, 1991; Hennig 1994; Ax 1999; Tilgner et al. 1999; Bradler 2003; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), Aufteilung der lateralen Dorsoventralmuskulatur in viele einzelne Muskelfasern (Ford 1923; Kristensen 1975; Saure 1988; Bradler 2003; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), Anordnung der Flügeladern (Ragge 1955; Bradler 2003; Willmann 2003b; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), Vorhandensein eines Vomers im männlichen Geschlecht (Bradler 1999, 2003; Tilgner et al. 1999; Whiting et al. 2003; Willmann 2003a, b; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), Fehlen von Mitochondrien in den Spermatozoen (Baccetti 1987; Jamieson 1987; Kristensen 1991; Ax 1999; Whiting et al. 2003; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006).

Durch etliche morphologische Merkmale wird die Schwestergruppenbeziehung des nearktischen Taxons *Timema* zu den übrigen Phasmatodea, den Euphasmatodea, gestützt: Reduktion der prothorakalen Furca (Kristensen 1975; Tilgner et al. 1999; Tilgner 2002; Bradler et al. 2003; Zompro 2004a; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), Fusion des Metatergum mit dem Abdominaltergum 1 (Kristensen 1975; Tilgner et al. 1999; Tilgner 2002; Bradler et al. 2003; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006), hartschalige Eier mit externer Mikropylarplatte (Sellick 1997; Bradler 2003; Zompro 2004a; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006). Einige molekulare Studien stützen die Annahme der Monophylie der Euphasmatodea ebenfalls (Flook & Rowell 1998; Flook et al. 1999; Maekawa et al. 1999; Thomas et al. 2000; Whiting et al. 2003; Kjer 2004; Wheeler et al. 2004; Terry & Whiting 2005). Zompro (2004a), siedelt *Timema* außerhalb der Phasmatodea als Schwestergruppe zu den Embioptera an. Dieses basiert jedoch auf verschiedenen Symplesiomorphien.

In neuerer Zeit sind widersprüchliche Hypothesen bezüglich der basalen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phasmatodea erschienen (Bradler 1999, 2000, 2003; Tilgner 2002; Whiting et al. 2003; Zompro 2004a; zusammenfassend siehe Bradler et al. 2003; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006). Auf der Basis molekularer Daten werden

Vertreter der nearktischen und neotropischen „Diapheromerinae“ als die mutmaßlich basal stehenden Linien der rezenten Euphasmatodea angesehen. Dies führte zu der Aufsehen erregenden Hypothese, dass die letzte gemeinsame Stammart der Phasmatodea flügellos gewesen sei. Auch basal stehende rezente Vertreter sind flügellos. Flügel wären demnach aus noch vorhandenen genetischen Ressourcen mehrmals innerhalb der Phasmatodea neu entstanden (Whiting et al. 2003; dazu auch Bradler et al. 2003; Bradler 2006). Dies wurde in der Folge kontrovers diskutiert (Trueman et al. 2004; Whiting & Whiting 2004; Willmann 2004; Zompro 2004a).

Informationen über die Anatomie des Flugapparates der Phasmatodea sind äußerst spärlich. Bisher wurde die Thoraxmuskulatur an der flügellosen Stabschrecke *Carausius morosus* von Marquardt (1939) und der geflügelten *Megacrania tsudai* von Maki (1935) beschrieben. Die Innervierung der Thoraxmuskeln ist nur bei *Carausius* bekannt (Marquardt 1939). Informationen über die Variationen in der Ausprägung des Flugapparates geschlechtsdimorpher Arten fehlen ebenso wie Daten über die postembryonale Entwicklung des Phasmidenthorax (insbesondere des Thorax geflügelter Arten). Die Flügelgelenkung der Phasmatodea wurde bisher nur am Rande behandelt (Ragge 1955; Beier 1968a).

Die Stellung der Phasmatodea im System der Insekten ist in hohem Maße umstritten. Jedes Taxon der Polyneoptera ist bereits als potentielle Schwestergruppe vorgeschlagen worden.

Die Polyneoptera (Martynov 1925) umfassen die Plecoptera, Dictyoptera, Dermaptera, Embioptera, Phasmatodea, Ensifera, Caelifera, Notoptera und Mantophasmatodea (Willmann 2003a). Die Annahme der Monophylie dieser Gruppe ist auf der Basis morphologischer Merkmale wenig umstritten (Boudreaux 1979; Wheeler et al. 2001; Willmann 2003a, 2004; Gullan & Cranston 2005; Grimaldi & Engel 2005). Innerhalb der Polyneoptera werden bisweilen die Plecoptera als die Schwestergruppe zu den übrigen, den Pliconeoptera (Hamilton 1971, entspricht den Paurometabola *sensu* Hennig 1969) angesehen. Bislang ist unklar, ob die Grylloblattodea und Mantophasmatodea den Polyneoptera zuzurechnen sind (Willmann 2003a).

Ross (1955, 1965) schlug eine Adelphotaxabeziehung von Phasmatodea und Blattodea + Mantodea vor, Blackith & Blackith (1968) sahen die Dermaptera als Schwestergruppe der Phasmatodea an, ebenso wie Jamieson (1987). Nach Sharov (1968) und Hennig (1969) stellen die Caelifera die Schwestergruppe der Phasmatodea dar. Die Auflistung potentieller Adelphotaxabeziehungen lässt sich fortführen: Matsuda (1970): Phasmatodea + Embioptera + Plecoptera; Kamp (1973): Phasmatodea + [Dermaptera + Notoptera]; Estabrook et al. (1977): Phasmatodea + Eumastacidae; Kukulová-Peck & Brauckmann (1992): Phasmatodea +

Ensifera; Maekawa et al. (1999): Phasmatodea + [Dictyoptera + Notoptera]; Beutel & Gorb (2001): Phasmatodea + Dictyoptera; Klass et al. (2002): Phasmatodea + Mantophasmatodea; Dallai et al. (2003): Phasmatodea + übrige Pliconeoptera; Kjer (2004): Phasmatodea + [Orthoptera + Paraneoptera + Holometabola]. Als Lehrbuchmeinung hat sich die Annahme der Adelphotaxabeziehung Phasmatodea + Orthoptera etabliert (Boudreaux 1979; Willmann 2003 a, b; Wheeler et al. 2004; Grimaldi & Engel 2005). Am häufigsten wurden die Embioptera als Schwestergruppe zu den Phasmatodea favorisiert (Rähle 1970; Flook & Rowell 1998; Thomas et al. 2000; Tilgner 2002; Bradler 2003; Whiting et al. 2003; Terry & Whiting 2005). Eine kritische Diskussion dieser verschiedenen Verwandtschaftshypothesen findet sich in Bradler (2006).

Unklar ist die Stellung der Mantophasmatodea (Klass et al. 2002; Klass et al. 2003; Baum et al. 2007), für die die vorliegende Arbeit erstmals Daten zur Thoraxanatomie liefert. Als Schwestergruppe zu den Mantophasmatodea wurden die Orthoptera vorgeschlagen (Zompro 2005), jedoch werden hierfür keine überzeugenden Merkmale geliefert (Baum et al. 2007). Auf der Basis molekularer Daten allein und in Kombination mit wenigen morphologischen Merkmalen wird eine Adelphotaxabeziehung Mantophasmatodea + Grylloblattodea (= Xenonomia, Terry & Whiting 2005) angenommen. Auf der Basis mitochondrialer Gene lässt sich ein Schwestergruppenverhältnis Mantophasmatodea + Phasmatodea vermuten (Terry & Whiting 2005); molekulare Analysen liefern offenbar widersprüchliche Ergebnisse. Merkmale der Kopfmorphologie deuten ebenfalls auf Mantophasmatodea und Grylloblattodea als Schwesertaxa hin (Baum et al. 2007).

Die Anatomie des Pterothorax insbesondere der Phasmatodea, Mantophasmatodea und Embioptera darzustellen ist Ziel dieser Studie. Damit lassen sich neue Merkmale und Hinweise auf die Stellung der genannten Gruppen im System der Insekten gewinnen. Zudem trägt die vergleichende Analyse der Übergänge und Variationen in der Anatomie des Pterothorax bei geflügelten, kurzflügeligen und flügellosen Phasmiden zur Diskussion der Hypothese über Re-Evolution von Flügeln bei.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Handpräparationen

Der Thorax frisch getöteter oder in Alkohol konservierter Tiere wurde lateral oder entlang der dorsalen Medianlinie aufpräpariert. Die Präparate wurden in einem Schälchen mit 70prozentigem Isopropanol ausgebreitet, so dass Dorsal- und Ventralseite in einer Ebene lagen. Isopropanol härtet Muskeln und Nerven, so dass sich Fettkörper leichter abpräparieren lässt. Die Nerven werden zudem weißlich, was die Identifikation erleichtern kann. Die Tiere wurden unter einem Zeiss Stemi SV 11 Binokular (Vergrößerung 10- bis 176fach) präpariert. Eine Euromex-Schwanenhalskaltlichtquelle diente der Beleuchtung. Die Variation des Lichteinfallwinkels führte teilweise zur Verbesserung des Kontrasts.

Die Präparate wurden häufig mit Coomassie-Blue beträufelt, um die Nervenäste besser sichtbar zu machen. Solch eine Färbung hielt ungefähr eine Stunde an.

### 2.2 Mikro-Computertomographie

Hochauflösende Computertomographien ( $\mu$ CT) wurden an einem adulten Weibchen von *Timema nevadense* angefertigt (Firma RJL Micro & Analytic, Karlsdorf-Neuthard). Die Embie *Antipaluria caribbeana* und ein Vertreter der Mantophasmatodea, *Austrophasma caledonensis*, wurden in der Bundesanstalt für Materialforschung (BAM) in Berlin (Dr. J. Goebels) tomographiert. Die Präparation erfolgte ähnlich wie für die Rasterelektronenmikroskopie (Trocknung am kritischen Punkt, Aufkleben auf Probenteller für REM-Präparate oder auf Nieten). Aus den Datensätzen wurden mit dem Programm Amira 4.0 (TGS, Mercury Computer Systems Inc.) Rekonstruktionen angefertigt.

### 2.3 Rasterelektronenmikroskopie

Zur Vorbereitung für die Rasterelektronenmikroskopie wurden die Objekte schrittweise in 100%igen Alkohol überführt. Anschließend wurden sie am Kritischen Punkt getrocknet (Balzer CPD 030 critical point dryer). Die getrockneten Präparate wurden in einem Balzers SCD 050 sputter coater mit Gold besputtert. Die Untersuchungen wurden an einem LEO 438VP Rasterelektronenmikroskop durchgeführt, ebenso wurden damit digitale Fotos angefertigt.

### 2.4 Transmissionselektronenmikroskopie

Dorsale Längsmuskeln von Adulti und Nymphen von *Sipyloidea sipylos* sowie deren windsensitive Haare an Palpen und Antennen wurden ultrastrukturell untersucht. Die Muskeln wurden frisch getöteten Tieren entnommen und in Primärfixativ (Glutaraldehyd-Lösung) überführt. Die Nachfixierung wurde mit Osmiumtetroxid-Lösung und Natriumcacodylat-Lösung durchgeführt. Die Auswertung fand an einem Transmissionselektronenmikroskop (EM 900) der Firma Zeiss statt.

### 2.5 Abbildungen

Die zeichnerischen Abbildungen des Habitus von lateral stellen die linke Körperseite des Tieres dar.

Die Darstellungen der Anatomie von Muskeln und Nerven sowie des Thorax von innen zeigen die rechte Körperhälfte. Von unten nach oben sind zu erkennen: Zentralnervensystem und ventrale Längsmuskeln, tergopleurale und tergo sternale Muskeln und die dorsalen Längsmuskeln mit ihrer Innervierung. Zur Verdeutlichung sind die verschiedenen Muskelgruppen farblich wie folgt gekennzeichnet: Dorsale Längsmuskeln rosa, Dorsoventralmuskeln blau, Tergopleuralmuskeln grün, Pleuropleuralmuskeln weiß, Sternopleuralmuskeln braun, Pleurocoxalmuskeln gelb, ventrale Längsmuskeln grau, Sternocoxalmuskeln rot.

### 2.6 Terminologie der Muskeln und Nerven

Die Benennung der Muskeln folgt Friedrich & Beutel (2007). Diese Terminologie hat gegenüber denen von Kelér (1963) und von Matsuda (1970) den Vorteil, dass einzelne Bündel eines Muskels nicht extra benannt sind, sondern der Muskel als Ganzes eine Bezeichnung trägt, unabhängig davon, aus wie vielen Bündeln er sich zusammensetzt. Zudem ist die Auflistung der Muskeln vollständiger als die bei von Kelér (1963). Die Terminologie der Hauptnervenäste richtet sich nach Marquardt (1939). In den Abbildungen sind nur die Nervenäste dargestellt, die Muskeln innervieren.

Muskelnamen oder Nummern früherer Arbeiten sind im Text mit einem Stern (\*) gekennzeichnet. Dies gilt nicht für die von Marquardt (1939) und Friedrich & Beutel (2007) übernommenen Bezeichnungen der Nerven und Muskeln.

Bei der erstmaligen Nennung eines Muskels im Text sind zusätzlich die entsprechenden Bezeichnungen nach von Kelér (1963) und Matsuda (1970) angegeben.

**2.7 Material**

Tabelle 1 listet das in dieser Studie untersuchte Material auf. Phasmatodea-Vertreter aus elf der neunzehn traditionellen „Unterfamilien“ nach Günther (1953) sind berücksichtigt, darunter die mutmaßlich basalen, *Timema* und *Agathemera*. Im fortlaufenden Text werden die untersuchten Vertreter mit Gattungsnamen erwähnt. Die Plecoptera werden hier als Außengruppe zu den übrigen basalen Neoptera (Pliconeoptera: Hamilton 1971; Willmann 2003a) gesetzt, da deren Thoraxmorphologie vergleichbarer mit der der übrigen Polyneoptera ist. Die Verwendung der Ephemeroptera als Außengruppe birgt Probleme, die in den zum Teil stark abgewandelten morphologischen Verhältnissen des Pterothorax der Ephemeroptera begründet liegen.

Tabelle 1. In dieser Studie verwendetes Material. Die Plecoptera werden hier als Außengruppe verwendet. Abkürzungen: Alk = Alkohol, Bn = in Bouin'scher Lösung fixiert, F = Frischmaterial, Fg = Flügelgelenk, Mu = Muskeln, Ne = Nerven, Sk = Thoraxskelet.

Taxon	„Unterfamilie“ (nur bei Phasmatodea genannt)	Art	Fixierung	Literaturdaten
Phasmatodea	Timematinae	<i>Timema nevadense</i> Strohecker, 1966	Alk	-
	Pseudophasmatinae	<i>Agathemera crassa</i> (Blanchard, 1851)	Alk	-
		<i>Pseudophasma acanthonota</i> (Redtenbacher, 1906)	Alk	-
	Phylliinae	<i>Phyllium celebicum</i> de Haan, 1842	F, Alk, Bn	-
	Heteropteryginae	<i>Sungaya inexpectata</i> Zompro, 1996	F, Bn	-
		<i>Haaniella dehaanii</i> (Westwood, 1859)	F, Alk	-
		<i>Heteropteryx dilatata</i> (Parkinson, 1798)	F, Alk	-
	Tropidoderinae	<i>Extatosoma tiaratum</i> (Macleay, 1826)	F, Alk	-
	Phasmatinae	<i>Ramulus thaii</i> (Hausleithner, 1985)	F, Alk, Bn	-
		<i>Medauroidea extradentata</i> (Brunner, 1907)	F, Alk	-
		<i>Eurycnema goliath</i> (Gray, 1834)	F, Alk	-
	Eurycanthinae	<i>Eurycantha calcarata</i> Lucas 1870	F, Alk	-
	Necrosiinae	<i>Phaenopharos khaoyaiensis</i> Zompro, 1999	F, Alk, Bn	-
	Pachymorphinae	<i>Sceptrophasma hispidula</i> (Wood- Mason, 1873)	F, Alk	-
		<i>Sipyloidea sipylus</i> (Westwood, 1859)	F	Yoshizawa 2007: Fg
	Lonchodinae	<i>Carausius morosus</i> (Sinéty, 1901)	-	Jeziorski 1918: Mu; Marquardt 1939: Mu +

## 2 Material und Methoden

				Ne, Sk
	Platycraninae	<i>Megacrania tsudai</i> Shiraki, 1932	-	Maki 1938: Mu, Sk
Embioptera		<i>Antipaluria caribbeana</i> Ross, 1987	Alk	-
		<i>Oligotoma saundersi</i> Westwood	-	Maki 1938: Mu, (Sk); Yoshizawa 2007: Fg
		<i>Embia surcoufi</i> Navas 1933	-	Barlet 1985a, b, c: Mu, Sk
Mantophasmatodea		<i>Austrophasma caledonensis</i> Klass, Picker, Damgaard, van Noort & Tojo 2003	Alk	-
Grylloblattodea		<i>Grylloblatta campodeiformis</i> Walker 1914	-	Walker 1938: Mu, Sk
Caelifera		<i>Cephalocoema albrechti</i> Zolessi 1968	-	Covelo de Zolessi 1968: Mu, Sk
		<i>Dissosteira carolina</i> (Linnaeus, 1758)	-	Snodgrass 1929: Mu, Sk
		<i>Locusta migratoria</i> (Linnaeus 1758)		Wootton 1979: Fg
Ensifera		<i>Gryllus domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	-	Voss 1905: Mu, Sk;
		<i>Gryllus assimilis</i> Fabricius, 1775		DuPorte 1920: Mu, Sk
		<i>Tylopsis liliifolia</i> (Fabricius, 1773)	-	Onesto 1963: Fg
Mantodea		<i>Stagmomantis carolina</i> (Johannsson)	-	Levereault 1938: Mu, Sk
		<i>Tenodera aridifolia sinensis</i> Saussure, 1871	-	Liske et al. 1989: Ne
		<i>Ameles decolor</i> (Charpentier, 1825)	-	Onesto 1960: Fg
Blattodea		<i>Periplaneta americana</i> (Linnaeus, 1758)	-	Carbonell 1947: Mu, Sk
		<i>Blatta orientalis</i> Linnaeus, 1758	-	Onesto 1959: Fg
Isoptera		<i>Reticulitermes speratus</i> (Kolbe)	-	Yoshizawa 2007: Fg
Dermaptera		<i>Forficula auricularia</i> Linnaeus, 1758	-	Kleinow 1966: Mu, Sk, Fg; Onesto 1961: Fg
		<i>Labidura riparia</i> (Pallas, 1773)	-	Yoshizawa 2007: Fg
Plecoptera		<i>Perla abdominalis</i> Burmeister, 1839	-	Wittig 1955: Mu +Ne, Sk
		<i>Nemoura</i> sp.	-	Onesto 1965, Brodsky 1979a, b, Yoshizawa 2007: Fg

### 2.8 Abkürzungsverzeichnis

ANP: vorderer Flügelgelenkfortsatz

Ap (ttn): Apodem an Trochantin

Ax 1, 2, 3: erstes, zweites, drittes Axillare

Ba: Basalare

Bs: Basisternum

Cx: Coxa

Cx-Öff.: Öffnung der Coxa (Innenansicht)

d: Dendrit

DMP: distale Medianplatte

Epm: Epimeron

Eps: Episternum

F: Flügel

Fst: Furcasternum

Fu: Furca

G2: Ganglion des Mesothorax

G3 + I: Ganglion von Metathorax und erstem Abdominalsegment

GII: Ganglion des zweiten Abdominalsegmentes

Hp: Humeralplatte

Lig: Flügelligament

MNP: medianer Flügelgelenkfortsatz

na: Nervus anterior

na-na: Anastomose zwischen des beiden Hauptästen des Nervus anterior

nl1: Nervus lateralis 1

nl2: Nervus lateralis 2

nl3: Nervus lateralis 3

nl4: Nervus lateralis 4

nl5: Nervus lateralis 5

nl3-nl5: Anastomose zwischen Nervus lateralis 3 und 5

ncr: Beinnerv (Nervus cruris)

np: Nervus posterior

nt: Nervus transversalis

nt-np: Anastomose zwischen Nervus transversalis und Nervus posterior

Pl: Pleuralleiste

Pla: Pleuralarm

Pln: Pleuralnaht

PMP: proximale Medianplatte

Pn: Postnotum

PNP: hinterer Flügelgelenkfortsatz

Pres: Präepisternum

Prs: Präscutum

Prx: Präcoxale

PWP: pleuraler Flügelgelenkkopf

S I: Sternum des ersten Abdominalsegmentes

Sa: Subalare

Sc: Scutum

Scl: Scutellum

Sp 1: Prospina

Sp 2: Mesospina

sps: Aufhängebänder für das Windhaar

Spst: Spinasternum

St: Sternum

Sti: Stigma

T 2, 3: Mesotergum, Metatergum

T I: Tergum des ersten Abdominalsegmentes

Tg: Tegmen

tb: Tubularkörper

ttn: Trochantin

### 3 Ergebnisse

Im Folgenden werden die äußere Morphologie sowie die Muskulatur und deren Innervierung des Pterothorax der Phasmatodea beschrieben. Zudem wird eine Beschreibung der Morphologie und Muskulatur einer Embie und erstmals eines Vertreters der Mantophasmatodea geliefert. Auf der Basis dieser Daten werden im Anschluss für die Phylogenese-rekonstruktion nützliche Merkmale herausgearbeitet und diskutiert.

#### 3.1 Morphologie des Meso- und Metathorax von *Timema* (Abb. 1a, d)

##### Äußere Morphologie (Abb. 1a)

Mesothorax und Metathorax ähneln sich sehr stark, der Mesothorax ist unwesentlich länger als der Metathorax. Die Terga sind einfach und gleichförmig. Im männlichen Geschlecht sind sie an den Kanten etwas abgerundeter als im weiblichen Geschlecht. Das Tergum des ersten Abdominalsegmentes ist vom Tergum des Metathorax durch eine Intersegmentalmembran getrennt. Die Terga sind sklerotisiert. Die Pleura besitzt verhältnismäßig ausgedehnte membranöse Bereiche, sowohl zwischen Tergum und Episternum/Epimeron als auch zwischen den Segmenten. Das sklerotisierte Episternum und das sklerotisierte Epimeron sind klein im Verhältnis zum Gesamtsegment. Das längliche Episternum ist vorne abgerundet und durch eine schräg liegende Pleuralnaht vom Epimeron abgetrennt. An das Episternum grenzt der dreieckige große Trochantin. Die Coxa ist von einem weiten membranösen Bereich umfasst und selbst sklerotisiert. Die Stigmen des Meso- und Metathorax liegen im vorderen membranösen Bereich ihres Segmentes. Sie sind etwas stärker sklerotisiert als die umgebende Membran. Die Sternalregion ist membranös und einheitlich, ohne deutlich abgesetzte Sklerite.

##### Innere Morphologie (Abb. 1d)

Meso- und Metathorax gleichen sich auch von ihrer inneren Anatomie sehr stark.

Die Pleuralleiste ist schwach sklerotisiert und eher segelförmig ausgebildet. Sie verläuft horizontal vom Beginn des Episternums bis hinter das Epimeron. Vom schräg zur Coxa verlaufenden Teil aus erstreckt sie sich als dorsoventral abgeflachtes schwach sklerotisiertes „Segel“ nach vorne. Am caudolateralen Rand der Coxa findet sich ein Apodem (Ansatzstelle für Tergocoxalmuskeln). Die Furca reicht in beiden Segmenten von der Mitte der sternalen Fläche beginnend weit in den Thorax hinein, bis auf die Höhe des Epimeron. Sie ist an ihrer sternalen Ansatzstelle relativ breit und als Ganzes abgeflacht. Am oberen (freien) Ende ist sie leicht abgebogen. Vom ventralen Rand des Trochantins erhebt sich ein Apodem. Median am

Hinterrand des Prosternums und des Mesosternums ist jeweils eine zapfenförmige kurze Spina vorhanden, die etwas stärker sklerotisiert ist als die Umgebung.

## 3.2 Thoraxmuskulatur

### Muskulatur des Mesothorax

#### Dorsale Längsmuskeln

Iidlm1: M. (= Musculus) prophragma-mesophragmalis (von Kelér 1963: 95\*; Matsuda 1970: t 14\*) ist bei *Timema* ein flacher Muskel, der in zwei sehr dicht nebeneinanderliegende Bündel aufgeteilt ist. Der Muskel bedeckt die tergale Fläche über die ganze Breite von der Medianlinie bis zum lateralen Rand (Abb 1b). Ursprung: am Vorderrand des Mesonotums, Insertio: am Vorderrand des Metanotums, da bei *Timema* keine Phragmen vorhanden sind.

Iidlm2: M mesonoto-phragmalis (von Kelér 1963: 96\*; Matsuda 1970: t 12\*, t 13\*) besteht bei *Timema* aus zwei schräg gegeneinander geneigten Bündeln. Das median gelegene ist breiter als das lateral gelegene Bündel (Abb. 1c). Ursprung: auf der hinteren Hälfte der tergalen Fläche, Insertio: Vorderkante des Metanotums.

#### Dorsoventralmuskeln

Iidvm3: M. mesonoto-trochantinalis posterior (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-ti 3\*), Ursprung: in der Mitte des Mesonotums, Insertio: am Apodem auf dem ventralen Teil des Trochantin. Der Muskel ist zum Tergum hin verbreitert (Abb 1c).

Iidvm4: M. mesonoto-coxalis anterior (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-cx 5\*), im Mesothorax recht voluminös (Abb 1b). Ursprung: auf der Fläche des Mesonotum (intern zu Iidvm3), Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa.

Iidvm5: M. mesonoto-coxalis posterior (von Kelér 1963: 105\*; Matsuda 1970: t-cx 6, 7\*), ist deutlich schmaler als Iidvm4 (Abb. 1c). Ursprung: auf dem Mesonotum lateral von Iidvm4, Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa, lateral von Iidvm4.

Iidvm6: M. mesocoxa-subalaris (von Kelér 1963: 122\*; Matsuda 1970: t-cx 8\*), Ursprung: hinterer Rand der Mesocoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: lateral am hinteren Teil des Mesonotums (Abb. 1c).

Iidvm7: M. mesonoto-trochanteralis (von Kelér 1963: 104\*; Matsuda 1970: t-tr 1\*), ein schlanker Muskel; Ursprung: auf dem Mesonotum, vor Iidvm5 und lateral von Iidvm4, Insertio: am Trochanter (Abb. 1c).

Iidvm8: M. mesofurca-phragmalis (von Kelér 1963: 125\*; Matsuda 1970: t-s 1\*), nicht gefunden, was möglicherweise am Zustand des wenigen verfügbaren Alkoholmaterials lag.

Ildvm9: *M. mesospina-phragmalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-s 8\*), ein schmaler Muskel; Ursprung: am lateralen Rand der Falte zwischen Meso- und Metathorax, nicht an der Spina, Insertio: am hinteren Ende des Mesonotum, kurz vor der Intersegmentalfalte (Abb. 1c).

#### **Tergopleuralmuskeln**

Iltpm13: *M. mesonoto-episternalis*, in dieser Studie als Bezeichnung neu eingeführt. Bei *Timema* als ein breiter Muskel ausgeprägt (Abb. 1b). Ein Teil des Bündels inseriert hinter der segelförmigen Pleuralleiste (Abb. 1c). Ursprung: am lateralen Rand des Mesonotums im vorderen Bereich des Segmentes, Insertio: am Rand des Episternums.

#### **Pleuro-Pleuralmuskeln**

Ippm1 (*M. mesotransanapleuralis*), nicht gefunden

#### **Pleurocoxalmuskeln**

Iipcm2: *M. mesobasalare-trochantinalis* (von Kelér 1963: 116\*; Matsuda 1970: p-ti(cx) 2, 3\*), ein breiter Muskel; Ursprung: auf dem vorderen Teil des Mesepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa (Abb. 1c).

Iipcm3: *M. mesanepisterno-coxalis anterior* (von Kelér 1963: 117\*; Matsuda 1970: p-cx 4, 6\*), relativ schmal (Abb. 1c); Ursprung: hinterer Teil des Episternums, Insertio: posteromedianer Rand der Coxa.

Iipcm5: *M. mesanepisterno-trochanteralis* (von Kelér 1963: 121\*; Matsuda 1970: p-tr 2\*), Ursprung: hinterer Teil des Episternum, Insertio: am Trochanter (Abb. 1c).

#### **Sternopleuralmuskeln**

Ispm2: *M. prospina-mesopleuralis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p-s 2\*), ein kompakter Muskel; Ursprung: im hinteren lateralen Bereich des ersten Sternums, Insertio: am Mesepisternum (Abb. 1b).

Iispm2: *M. mesofurca-pleuralis* (von Kelér 1963: 124\*; Matsuda 1970: p-s 1\*), er ist bei *Timema* verhältnismäßig breit und kurz, da die Furca weit Richtung dorsal reicht. Ursprung: Umgebogene Spitze der Mesofurca, Insertio: an der Pleuralleiste (Abb. 1c, brauner Muskel).

Iispm3: *M. mesospina-metanepisternalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p-s 2\*), ist ein kräftiger Muskel. Ursprung: auf dem Mesosternum, Insertio: vorderer Bereich des Metepisternums (Abb. 1b).

#### **Sternocoxalmuskeln**

Iscm7: *M. prospina-mesocoxalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: s-cx 1, 7\*) ist ein langer schlanker Muskel. Ursprung: an der Prospina, Insertio: am vorderen Rand der Coxa.

Iiscm1: *M. mesofurca-coxalis anterior* (von Kelér 1963: 126\*; Matsuda 1970: s-cx 5\*), Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa (Abb 1c).

Iiscm2: *M. mesofurca-coxalis posterior* (von Kelér 1963: 128\*; Matsuda 1970: s-cx 3\*), Ursprung: schräg hinter der Basis der Mesofurca, Insertio: hinterer Rand der Mesocoxa.

Iiscm3: *M. mesofurca-coxalis medialis* (von Keler 1963: 127\*; Matsuda 1970: s-cx 6\*), Ursprung: an der Basis der Mesofurca, Insertio: mittlerer Rand der Mesocoxa.

#### **Ventrale Längsmuskeln**

IvIm6: *M. profurca-mesospinalis* (von Kelér 1963: 76\*; Matsuda 1970: s 15\*) ist ein sehr schlanker Muskel (Abb. 1b). Ursprung: an der Profurca, Insertio: an der Mesospina.

IvIm7: *M. profurca-mesofurcalis* (von Kelér 1963: 74\*; Matsuda 1970: s 13\*) ist ein breiter Muskel. Ursprung: Profurca, Insertio: Mesofurca (Abb. 1b).

IvIm1: *M. mesofurca-spinalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: s 14\*, s 16\*), bei *Timema* nicht gefunden.

IvIm3: *M. mesofurca-metafurcalis* (von Kelér 1963: 98\*; Matsuda 1970: s 13\*), ein breiter Muskel; Ursprung: hinterer Rand der Mesofurca, Insertio: vorderer Rand der Metafurca (Abb. 1b).

IvIm5: *M. mesospina-metafurcalis* (von Kelér 1963: 99\*; Matsuda 1970: s 12\*), bei *Timema* nicht vorhanden.

#### **Muskulatur des Metathorax**

##### **Dorsale Längsmuskeln**

IIIIdlm1: *M. (= Musculus) mesophragma-metaphragmalis* (von Kelér 1963: 131\*; Matsuda 1970: t 14\*) ist auch im Metathorax von *Timema* ein flacher Muskel, der in zwei sehr dicht nebeneinanderliegende Bündel aufgeteilt ist. Der Muskel bedeckt die tergale Fläche über die ganze Breite von der Medianlinie bis zum lateralen Rand (Abb 1b). Ursprung: am Vorderrand des Metanotuns, Insertio: am Vorderrand des ersten Abdominaltergums, da bei *Timema* keine Phragmen vorhanden sind.

IIIIdlm2: *M. metanoto-phragmalis* (von Kelér 1963: 132\*; Matsuda 1970: t 12\*, t 13\*) besteht bei *Timema* aus zwei schräg gegeneinander geneigten Bündeln. Das median gelegene ist

etwas breiter als das lateral gelegene Bündel (Abb. 1c). Ursprung: auf der hinteren Hälfte der tergalen Fläche, Insertio: Vorderkante des Tergums vom ersten Abdominalsegment.

#### **Dorsoventralmuskeln**

IIIIdvm3: *M. metanoto-trochantinalis posterior* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-ti 3\*), Ursprung: in der Mitte des Metanotums, Insertio: im Apodem auf dem ventralen Teil des Trochantin. Der Muskel ist zum Tergum hin verbreitert (Abb 1c).

IIIIdvm4: *M. metanoto-coxalis anterior* (von Kelér 1963: 140\*; Matsuda 1970: t-cx 5\*), im Metathorax ebenfalls recht voluminös, besteht hier aus zwei Bündeln (Abb 1b). Ursprung: auf der Fläche des Metanotum (intern zu IIIIdvm3), Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa.

IIIIdvm5: *M. metanoto-coxalis posterior* (von Kelér 1963: 140\*; Matsuda 1970: t-cx 6, 7\*), schmaler als IIIIdvm4 (Abb. 1c). Ursprung: auf dem Metanotum lateral von IIdvm4, Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa, lateral von IIIIdvm4.

IIIIdvm6: *M. metacoxa-subalaris* (von Kelér 1963: 153\*; Matsuda 1970: t-cx 8\*), Ursprung: hinterer Rand der Metacoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: lateral am hinteren Teil des Metanotums (Abb. 1c).

IIIIdvm7: *M. metanoto-trochanteralis* (von Kelér 1963: 139\*; Matsuda 1970: t-tr 1\*), ein schlanker Muskel; Ursprung: auf dem Metanotum, vor IIIIdvm5 und lateral von IIIIdvm4, Insertio: am Trochanter (Abb. 1c).

IIIIdvm8: *M. metafurca-phragmalis* (von Kelér 1963: 156\*; Matsuda 1970: t-s 1\*), wurde auch im Metathorax nicht gefunden, was möglicherweise am Zustand des wenigen verfügbaren Alkoholmaterials lag.

#### **Tergopleuralmuskeln**

IIItpm13: *M. metanoto-episternalis*, in dieser Studie als Bezeichnung neu eingeführt. Auch im Metathorax als ein breiter Muskel ausgeprägt. Ursprung: am lateralen Rand des Metanotums im vorderen Bereich des Segmentes, Insertio: am Rand des Episternums (Abb. 1b), ein Teil der Fasern auch hinter der Pleuralleiste inserierend (Abb. 1c).

#### **Pleuro-Pleuralmuskeln**

IIIppm1 (*M. metatransanapleuralis*), nicht gefunden

#### **Pleurocoxalmuskeln**

IIIpcm1: *M. metanepisterno-trochantinalis* (von Kelér 1963: 149\*; Matsuda 1970: p-ti(cx) 1) ist relativ schlank. Ursprung: auf dem Episternum, lateral von IIIpcm2, Insertio: lateral an der Coxa (Abb. 1c).

IIIpcm2: *M. metabasalare-trochantinalis* (von Kelér 1963: 148\*; Matsuda 1970: p-ti(cx) 2, 3\*), ähnlich breit wie im Mesothorax. Ursprung: auf dem vorderen Teil des Metepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa (Abb. 1c).

IIIpcm3: *M. metanepisterno-coxalis anterior* (von Kelér 1963: 151\*; Matsuda 1970: p-cx 4, 6\*), schmal (Abb 1c); Ursprung: hinterer Teil des Episternums, Insertio: posteromedianer Rand der Coxa.

IIIpcm5: *M. metanepisterno-trochanteralis* (von Kelér 1963: 152\*; Matsuda 1970: p-tr 2\*), Ursprung: hinterer Teil des Episternum, Insertio: am Trochanter (Abb 1c).

#### **Sternopleuralmuskeln**

IIIspm2: *M. metafurca-pleuralis* (von Kelér 1963: 165\*; Matsuda 1970: p-s 1\*), ist auch im Metathorax verhältnismäßig breit und kurz, da die Furca weit Richtung dorsal reicht. Ursprung: Umgebogene Spitze der Metafurca, Insertio: an der Pleuralleiste (Abb. 1c: brauner Muskel).

#### **Sternocoxalmuskeln**

IIscm7: *M. mesospina-metacoxalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: s-cx 1, 7\*) ist ebenfalls lang und schmal. Ursprung: Mesospina, Insertio: vorderer Rand der Metacoxa.

IIIscm1: *M. metafurca-coxalis anterior* (von Kelér 1963: 157\*; Matsuda 1970: s-cx 5\*), Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa (Abb 1c).

IIIscm2: *M. metafurca-coxalis posterior* (von Kelér 1963: 159\*; Matsuda 1970: s-cx 3\*), Ursprung: schräg hinter der Basis der Metafurca, Insertio: hinterer Rand der Metacoxa (Abb. 1b).

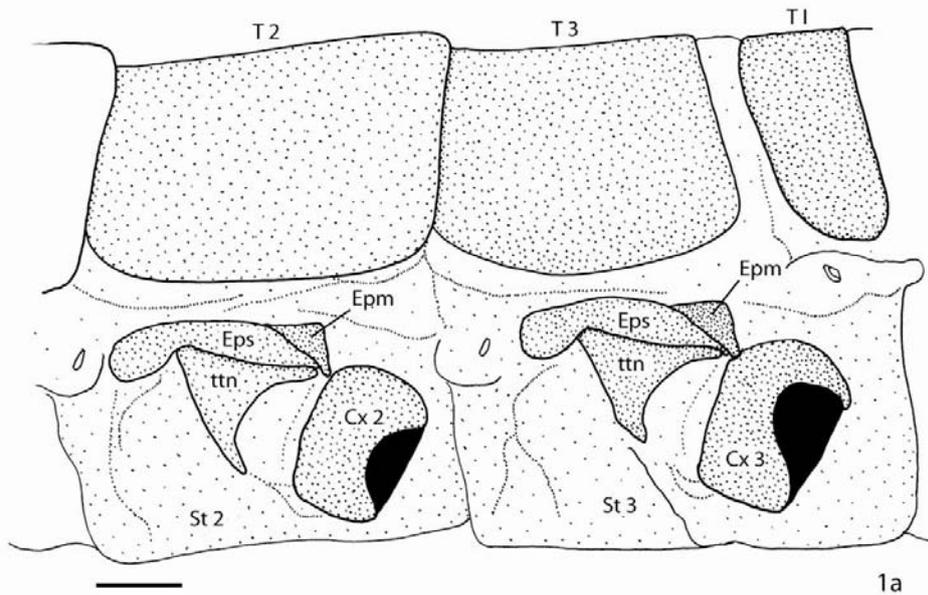
IIIscm3: *M. metafurca-coxalis medialis* (von Keler 1963: 159\*; Matsuda 1970: s-cx 6\*), Ursprung: an der Basis der Metafurca, Insertio: mittlerer Rand der Metacoxa (Abb. 1b).

IIIscm6: *M. metafurca-trochanteralis* (von Kelér 1963: 160\*; Matsuda 1970: s-tr 1\*), Ursprung: posterior im oberen Bereich der Furca, Insertio: am Trochanter (Abb. 1b).

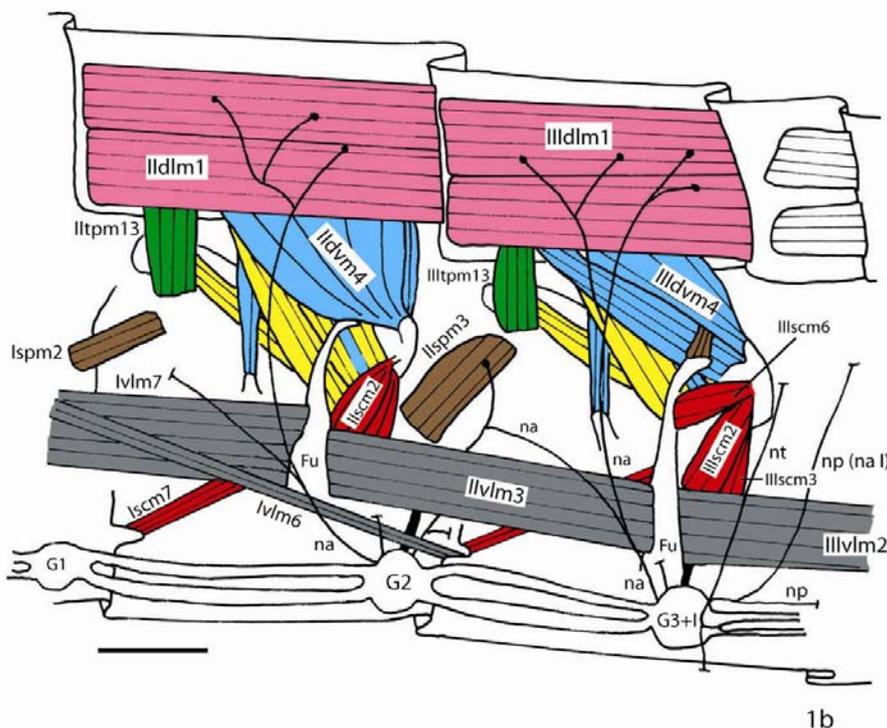
### Ventrale Längsmuskeln

IIIvlm1: M. metafurca-spinalis (von Kelér 1963: -, Matsuda 1970: s 14\*, s 16\*), bei *Timema* nicht gefunden.

IIIvlm2: M. metafurca-abdominosternalis (von Kelér 1963: 134\*; Matsuda 1970: s 20\*), ein breiter Muskel; Ursprung: hinterer Rand der Metafurca, Insertio: vorderer Rand des zweiten Abdominalsternum (Abb. 1b).

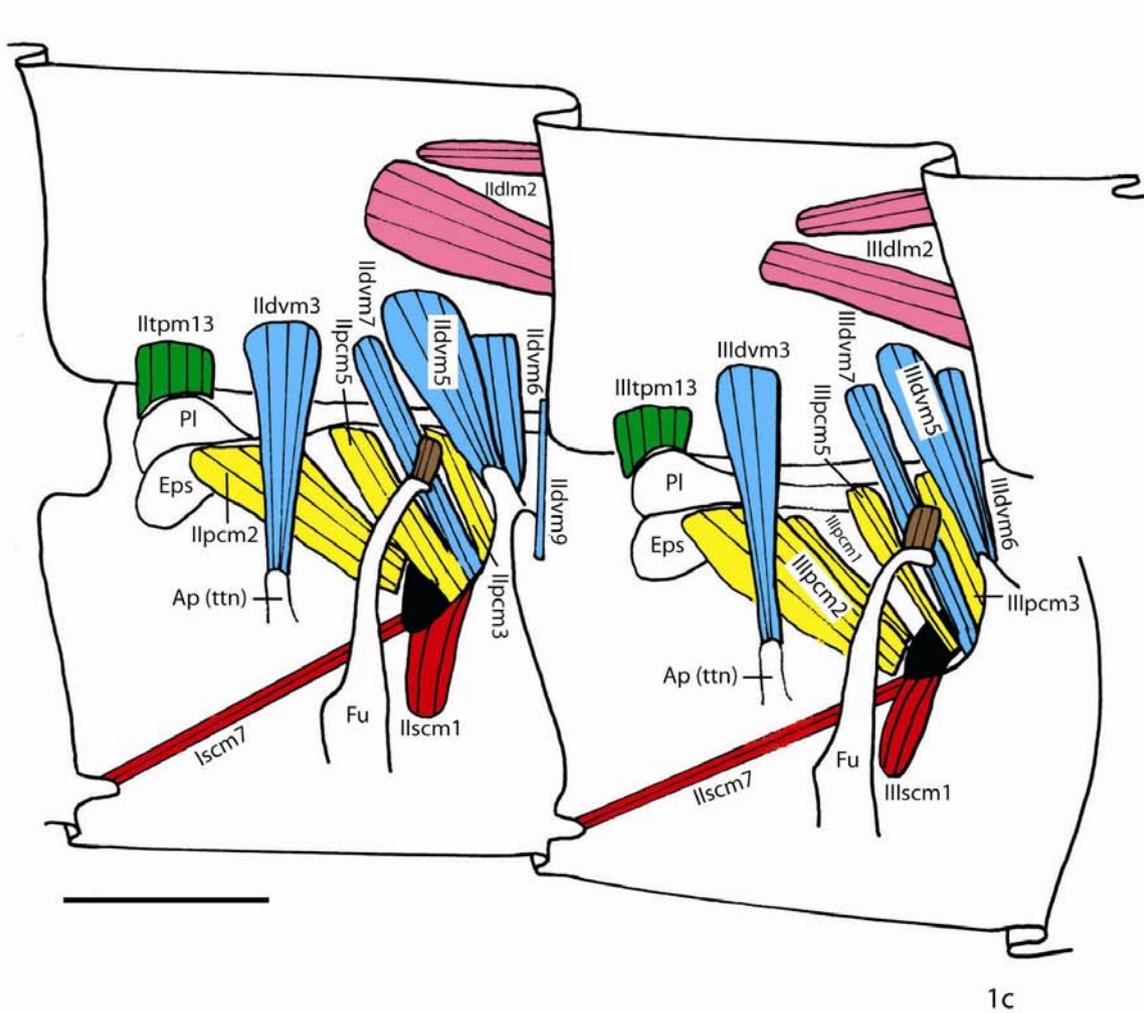


1a

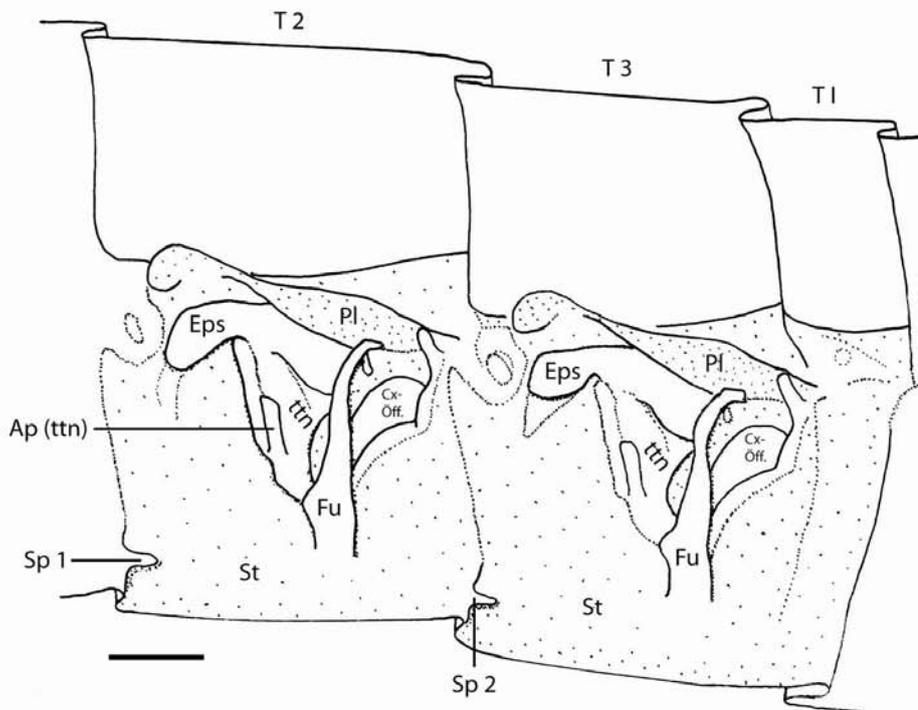


1b

Abb. 1a, b: Meso- und Metathorax von *Timema nevadense*. 1a: Weibchen: linke Seite von lateral, weit gepunktete Bereiche sind membranös. 1b: Männchen: innere Muskelschicht der rechten Seite des Meso- und Metathorax. Maßstab: 0,5 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.



1c



1d

Abb. 1c, d: Meso- und Metathorax von *Timema nevadense*. 1c: Männchen: äußere Muskelschicht der rechten Seite, 1d: Weibchen: rechte Seite des Meso- und Metathorax von innen. Maßstab: 0,5 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

#### **3.3 Meso- und Metathorax der Euphasmatodea (Abb. 2-7)**

##### **Morphologie des Mesothorax**

Die Tergalregion ist bei flügellosen Phasmiden einheitlich gebaut. Das Notum ist nicht deutlich sichtbar untergliedert. *Agathemera* hat am Mesonotum lappenförmige Fortsätze (Abb. 2). Bei geflügelten, gut fliegenden Formen ist es dagegen stark skulpturiert. Bei stark gestreckten Formen wie *Eurycnema* (Abb. 3a) oder *Phaenopharos* ist das Scutum stark verlängert. In der Mitte erhebt sich bei gut fliegenden Arten (Männchen von *Phyllium*, Männchen von *Eurycnema*, *Pseudophasma acanthonota*) das stark gewölbte kleine Scutellum, welches durch die beiderseitige Scuto-Scutellarnaht deutlich vom Scutum geschieden ist. Insgesamt ist das Tergum jedoch eine starre, stark sklerotisierte Einheit. Links und rechts vom Scutellum setzt sich das Scutum fort, welches bei guten Fliegern ebenfalls im hinteren Bereich leicht gewölbt sein kann. Am posterioren Ende des Mesonotums findet sich das Flügelgament, das vom Scutellum ausgeht und in der Mitte eingebuchtet ist (Abb. 3a). Die Tegmina besitzen bei kurzflügeligen Phasmiden, die sie bewegen können (z.B. Weibchen von *Heteropteryx*, beide Geschlechter von *Haaniella*), eine Gelenkung, bei der der freie hintere Flügelgelenkfortsatz häufig reduziert ist. Die Tegmina setzen im posterioren Bereich des Segmentes an.

Die Pleuralregion umfasst das Episternum und das Epimeron sowie bei allen geflügelten Formen Basalare und Subalare. Im Mesothorax der gedrungenen *Agathemera* nimmt das Epimeron das hintere Drittel der Pleura ein, das Episternum ist länger als das Epimeron. Die Pleuralnaht verläuft fast senkrecht zwischen Episternum und Epimeron (Abb. 2). Auch bei *Haaniella* (Abb. 5a) und *Eurycnema* (Abb. 3c) verläuft die Pleuralnaht im Mesothorax nahezu senkrecht. Dies ist tendenziell bei den gedrungenen Arten der Fall. Mit der Streckung des Körpers nimmt das Episternum stark an Länge zu, bis es den größten Teil der Pleura ausmacht (z. B. *Ramulus*, Abb. 6). Die Pleuralnaht ist von innen verdickt und bildet die Pleuralleiste (Abb. 3d, 5b). Sie besitzt einen kleinen Fortsatz, den Pleuralarm, und endet an der lateralen Basis der Coxa in einem kleinen Zapfen (Abb. 3d). Unterhalb von ihrem dorsalen Ende oder kurz davor befindet sich bei allen geflügelten Arten das Basalare (Abb. 3d, 5b). Das Basalare ist im Mesothorax klein und weit dorsal gelegen (Abb. 3c, 5a). Deutlich hinter den pleuralen Flügelgelenkkopf liegt das häufig spangenförmige Subalare in die Membran eingebettet (Abb. 3c, d). Es kann auch rundlich sein, so bei *Haaniella* (Abb. 5a, b). Mit den Coxen gelenkt der Trochantin, der bei *Agathemera* dreieckig ist (Abb. 2), bei den übrigen Phasmiden schmal und spangenförmig.

Die Ventralregion ist ebenfalls zu einer Einheit verschmolzen. In ihr liegt als größter Teil das Basisternum, welches die Streckung erfährt (Abb. 3g). Vor dem Basisternum liegt das Furcasternum des Prothorax, welches bei stabförmigen Arten häufig schwächer sklerotisiert ist. Als Einsenkung ist die Furca erkennbar (Abb. 3g), die bei stabförmigen Arten schmal ist, bei gedrungenen und breiteren Arten jedoch breiter ausfällt, das heißt, die Furcaarme stehen bei letzteren weiter auseinander.

Hinter der Furca liegt das Furcasternum, von dessen lateralem Teil sich vor den Coxen das Präcoxale erhebt (Abb. 3g).

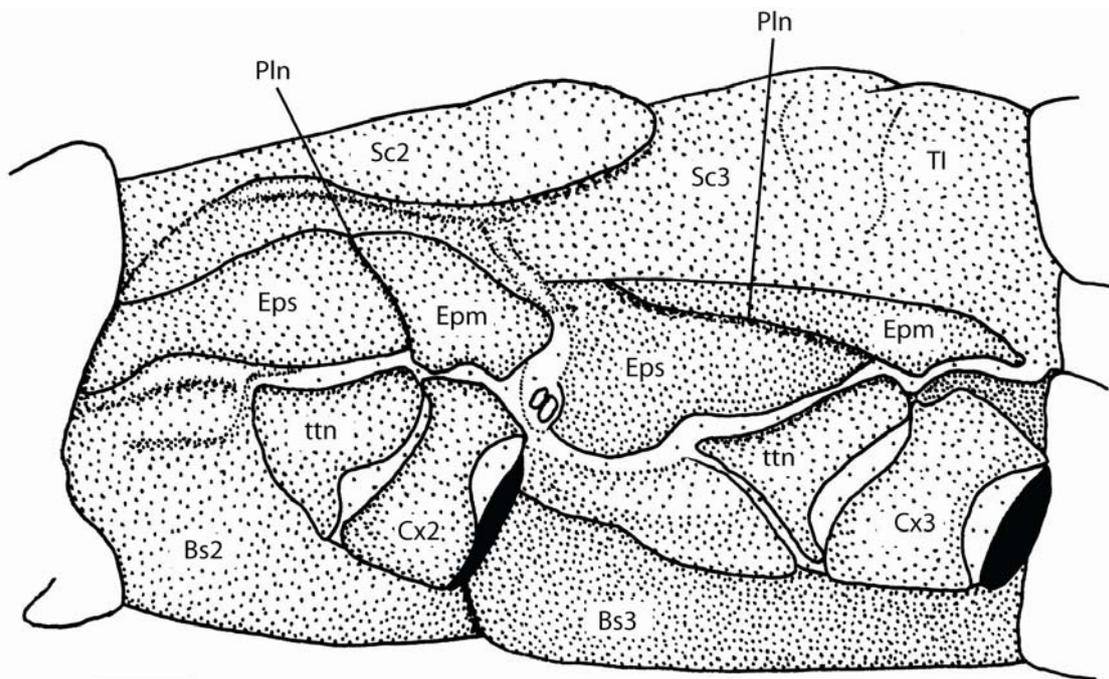


Abb. 2: Meso- und Metathorax des Weibchens von *Agathemera crassa*, lateral. Weit gepunktete Bereiche sind membranös. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

### Morphologie des Metathorax und das Flügelgelenk

Die Tergalregion des Metathorax ist bei flügellosen Phasmodiden ebenfalls nicht sichtbar untergliedert. Auch bei gedrungenen kurzflügeligen Formen ist das Metanotum einheitlich. Bei geflügelten, gut fliegenden Formen ist es dagegen noch stärker skulpturiert als das Mesonotum. Hinter dem Scutum des Mesothorax schließt sich das Präscutum des Metathorax an, das bei gut fliegenden Arten an der Seite von kräftigen Leisten umgrenzt ist (Abb. 3b). Bei gut fliegenden Arten erhebt sich deutlich im hinteren Teil des Metanotums das stark gewölbte kleine Scutellum (Abb. 3b), das wie ein kleiner Zapfen durch die beiderseitige Scuto-Scutellarnaht deutlich vom Scutum abgesetzt ist. Insgesamt ist das Tergum stark sklerotisiert.

Links und rechts vom Scutellum setzt sich das Scutum fort, welches bei guten Fliegern ebenfalls im hinteren Bereich leicht gewölbt sein kann. Am posterioren Ende des Metanotums findet sich wieder ein Flügelligament, das in der Mitte eingebuchtet ist (Abb. 3b).

Das Flügelgelenk des Hinterflügels ist bei gut fliegenden Arten deutlich sklerotisiert und setzt sich folgendermaßen zusammen (Abb. 3i): An der Grenze zum Präscutum liegt der vordere Flügelgelenkfortsatz (ANP, in natürlicher Lage etwas eingesenkt an der Seite, in den Abbildungen ist der Flügel abgespreizt). Auf eine kleine laterale Einbuchtung folgt der mediane Flügelgelenkfortsatz (MNP, Abb. 3i, 4b, 7). An diese beiden Fortsätze ist das lange 1. Axillare angelagert. Es besteht aus einem großen Vorderende, einem sehr schmalen Halsstück und einem schlanken hinteren Teil (Abb. 3i, 4b, 7). In die durch das Vorder- und Hinterteil gebildete Einbuchtung beziehungsweise Aussparung ist das sehr schmale 2. Axillare eingelenkt. Distal vom Vorderende des 1. Axillare befindet sich an der Flügelvorderkante die Humeralplatte, die nur bei gut fliegenden Arten mit kräftiger Sklerotisierung der Cuticula (z. B. *Eurycnema*, Abb. 3i) erkennbar ist. Bei schwächeren Fliegern (z. B. *Sipyloidea*) oder kurzflügeligen Arten ist sie von der umgebenden Membran nicht sicher zu differenzieren. Auch die distale und proximale Medianplatte sind nur bei guten Fliegern auszumachen (Abb. 3i). Das 3. Axillare liegt posterior zur proximalen Medianplatte. Es besitzt ein kräftiges, ovales stark sklerotisiertes Vorderende, das zum Thorax weist (Abb. 3i, 4b, 7). Daran liegt eine Falte in der Membran, unter der Muskel IIItpm9 (*M. metepimero-axillaris tertius*) zum Axillare verläuft. Es ist recht groß und gelenkt mit seinem posterioren Ende mit dem hinteren Flügelgelenkfortsatz (Abb. 3i, 7). Der hintere Flügelgelenkfortsatz ist bei den Phasmatodea nicht mit dem Notum verbunden. Bei kurzflügeligen Arten (*Phaenopharos khaoyaiensis*, *Haaniella dehaanii*, Weibchen von *Heteropteryx dilatata* und *Extatosoma tiaratum*) kann das freie Stück reduziert sein.

Das oben bereits erwähnte Flügelligament bildet eine Verbindung mit dem Flügelhinterrand (Analfächer).

Die Pleuralregion umfasst das Episternum und das Epimeron sowie bei geflügelten Formen Basalare und Subalare. Im Metathorax von *Agathemera* ist das Epimeron schlank, das Episternum ist hier länger als das Epimeron. Die Pleuralnaht verläuft im Gegensatz zum Mesothorax sehr schräg (Abb. 2), ebenso bei *Haaniella* (Abb. 5a) und *Eurycnema* (Abb. 3e). Bei gestreckten Formen nimmt das Episternum den größten Teil der Pleura ein (Abb. 6). Die Pleuralnaht ist von innen verdickt und bildet die Pleuralleiste (Abb. 3f, 5b). Sie hat auch im Metathorax nur einen kleinen Fortsatz, den Pleuralarm, und endet an der lateralen Basis der Coxa in einem kleinen Zapfen (Abb. 3f). Am dorsalen Ende der Pleuralleiste ist ein

wohntwickelter Flügelgelenkkopf vorhanden (Abb. 3f). Das sehr große Basalare liegt im Metathorax schräg unterhalb des pleuralen Flügelgelenkkopfes (Abb. 3f, 5b). Deutlich hinter dem pleuralen Flügelgelenkkopf liegt das häufig spangenförmige Subalare (*Pseudophasma*, *Phyllium*, *Eurycnema*:Abb. 3e, f, *Sipyloidea*, *Phaenopharos*, *Extatosoma*). Es kann auch rundlich sein, so bei *Haaniella* (Abb. 5a, b) und *Heteropteryx*.

Mit den Coxen gelenkt der Trochantin, der bei *Agathemera* auch im Metathorax von der Form her dreieckig ist (Abb. 2), bei den übrigen Phasmiden jedoch schmal und spangenförmig.

Die Sklerite der Ventralregion sind ebenfalls zu einer Einheit verschmolzen. Hier liegt als größter Teil das Basisternum, welches die Streckung erfährt (Abb. 3h). Als Einsenkung ist die Furca erkennbar (Abb. 3h), die bei stabförmigen Arten schmal ist, bei gedrungenen und breiteren Arten jedoch breiter ist, das heißt, die Furcaarme stehen weiter auseinander.

Hinter der Furca liegt das Furcasternum, von dessen lateralem Teil sich das Präcoxale vor den Coxen erhebt (Abb. 3h).

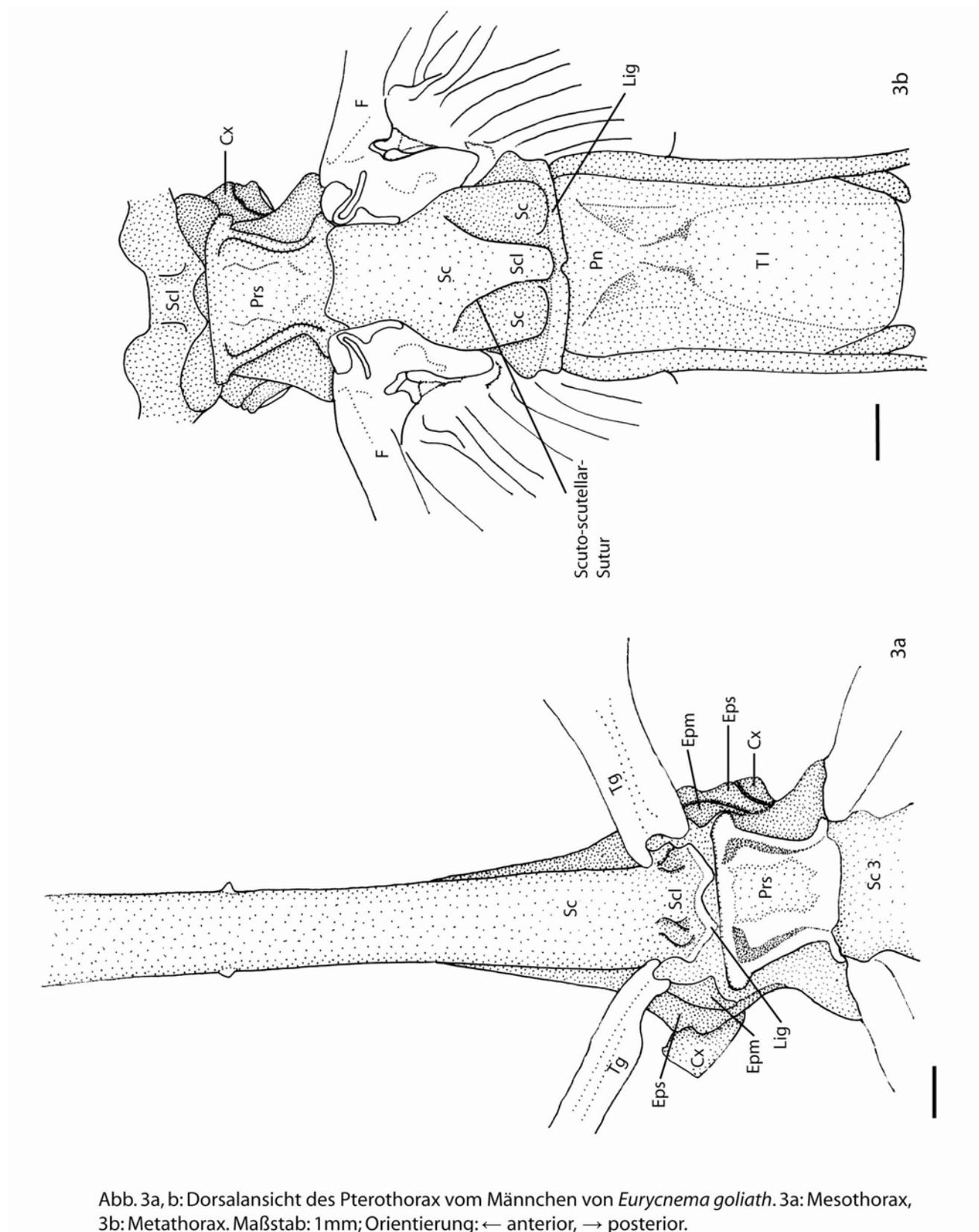


Abb. 3a, b: Dorsalansicht des Pterothorax vom Männchen von *Eurycnema goliath*. 3a: Mesothorax, 3b: Metathorax. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior.

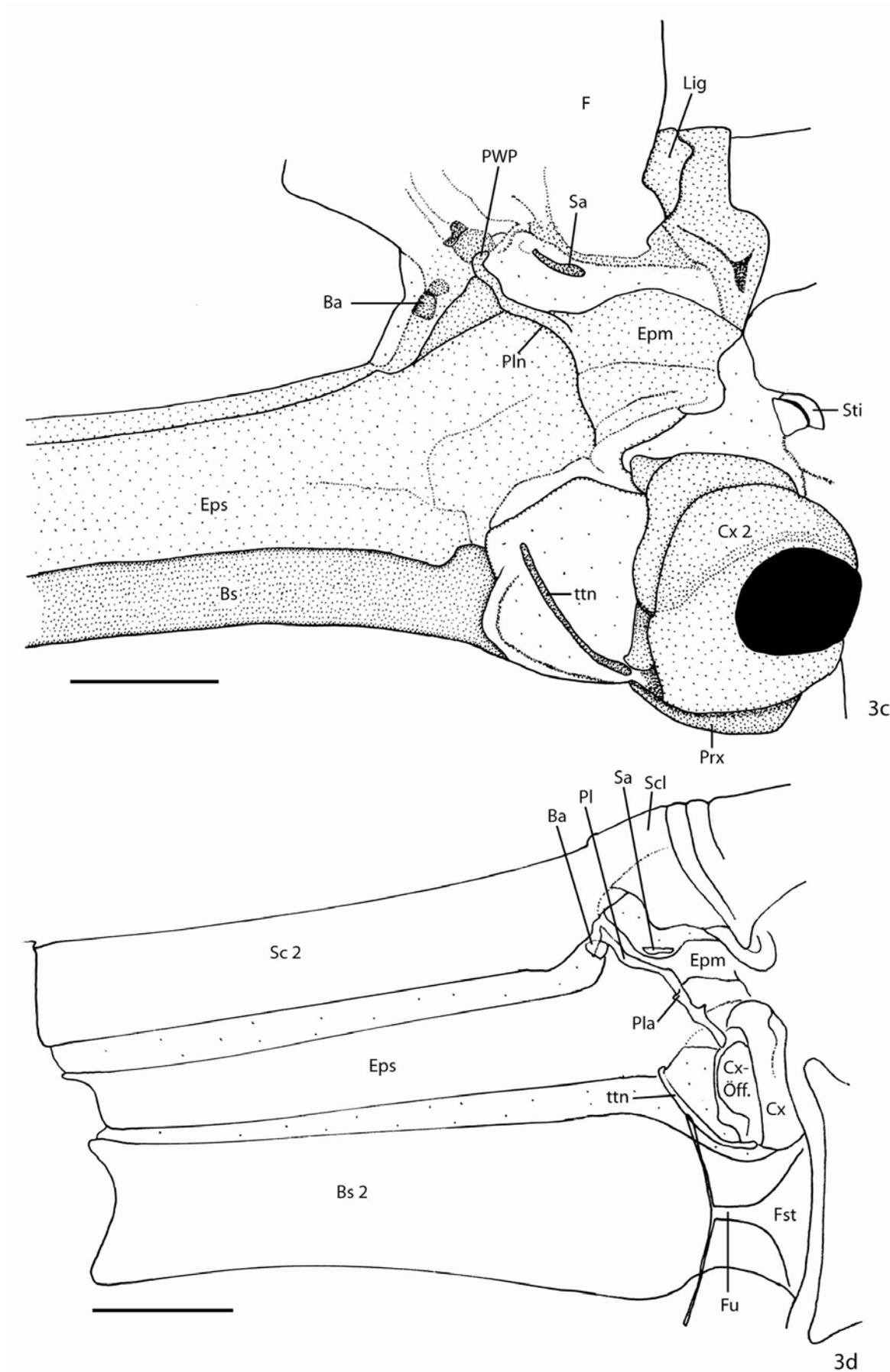


Abb. 3c, d: Mesothorax des Weibchens von *Eurycnema goliath*. 3c: Lateralansicht, 3d: Ansicht des ausgebreiteten Segmentes von innen. Weit gepunktete Bereiche sind membranös. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

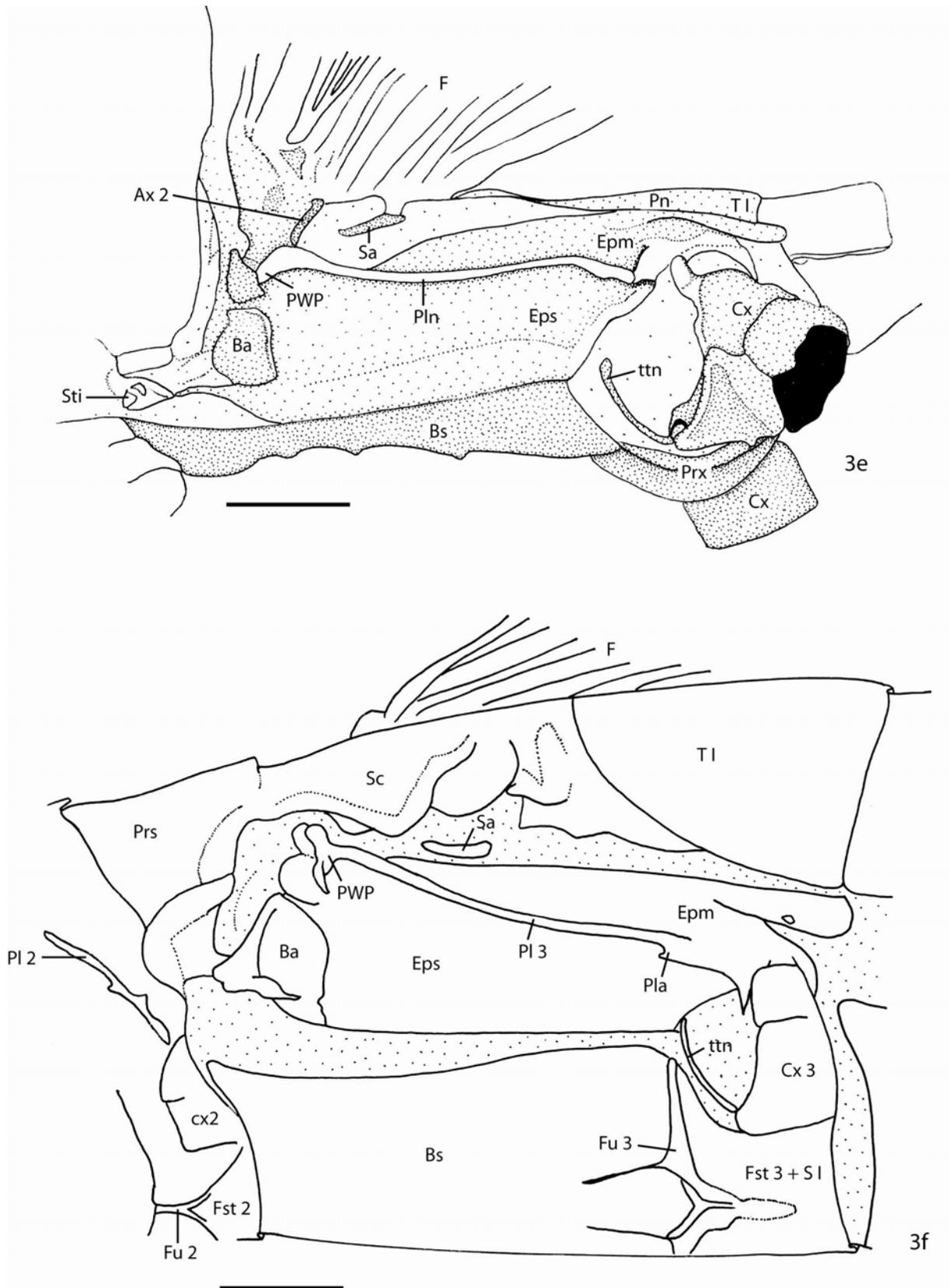


Abb. 3e, f: Metathorax des Weibchens von *Eurycnema goliath*. 3e: Lateralansicht der linken Seite, 3f: Ansicht des ausgebreiteten Segmentes von innen. Weit gepunktete Bereiche sind membranös. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

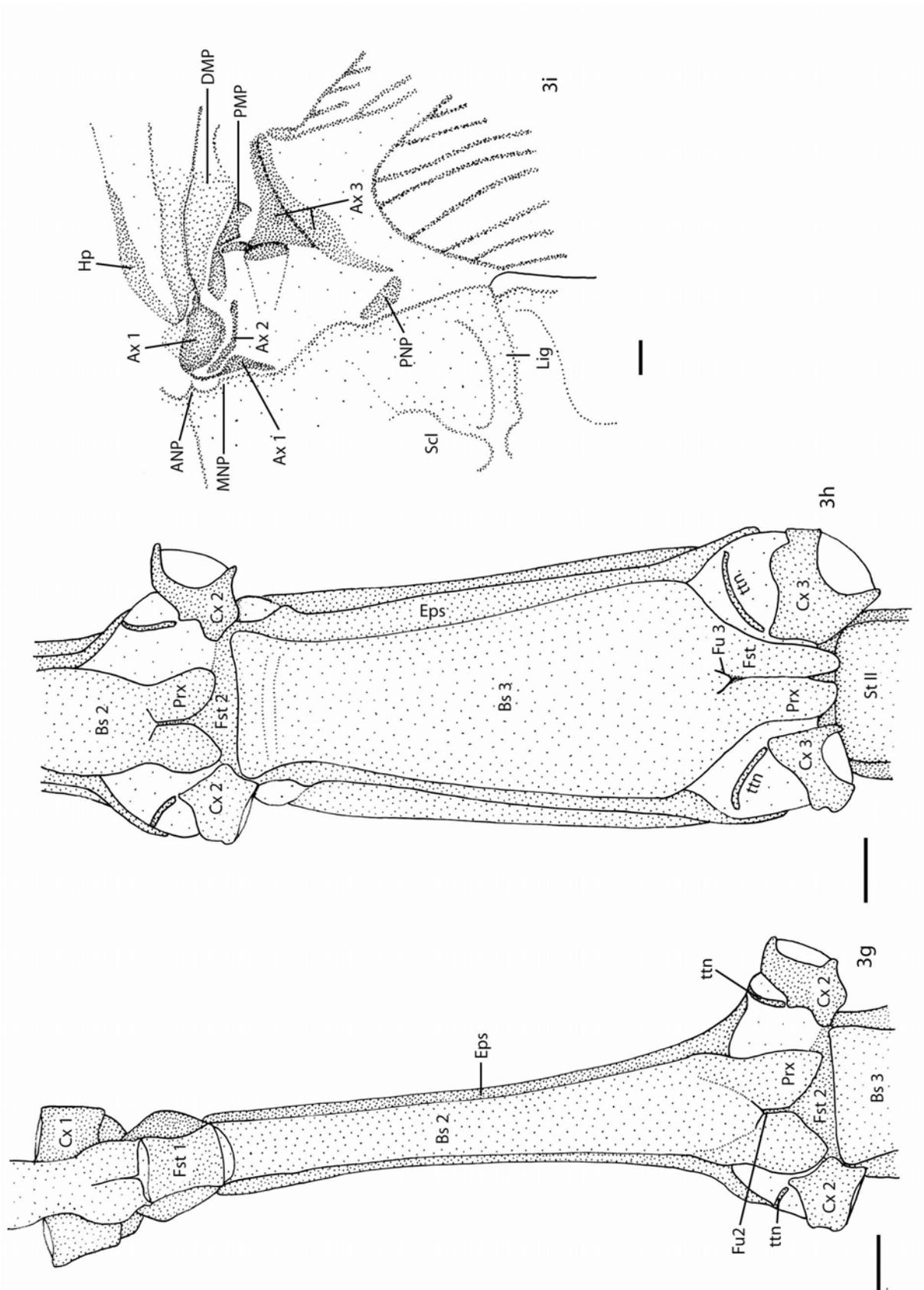


Abb. 3g, h: Pterothorax des Männchens von *Eurycnema goliath*. 3g: Ventralansicht des Mesothorax, 3h: Ventralansicht des Metathorax, 3i: Weibchen von *Eurycnema goliath*: Flügelgelenk des Hinterflügels von dorsal. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior.

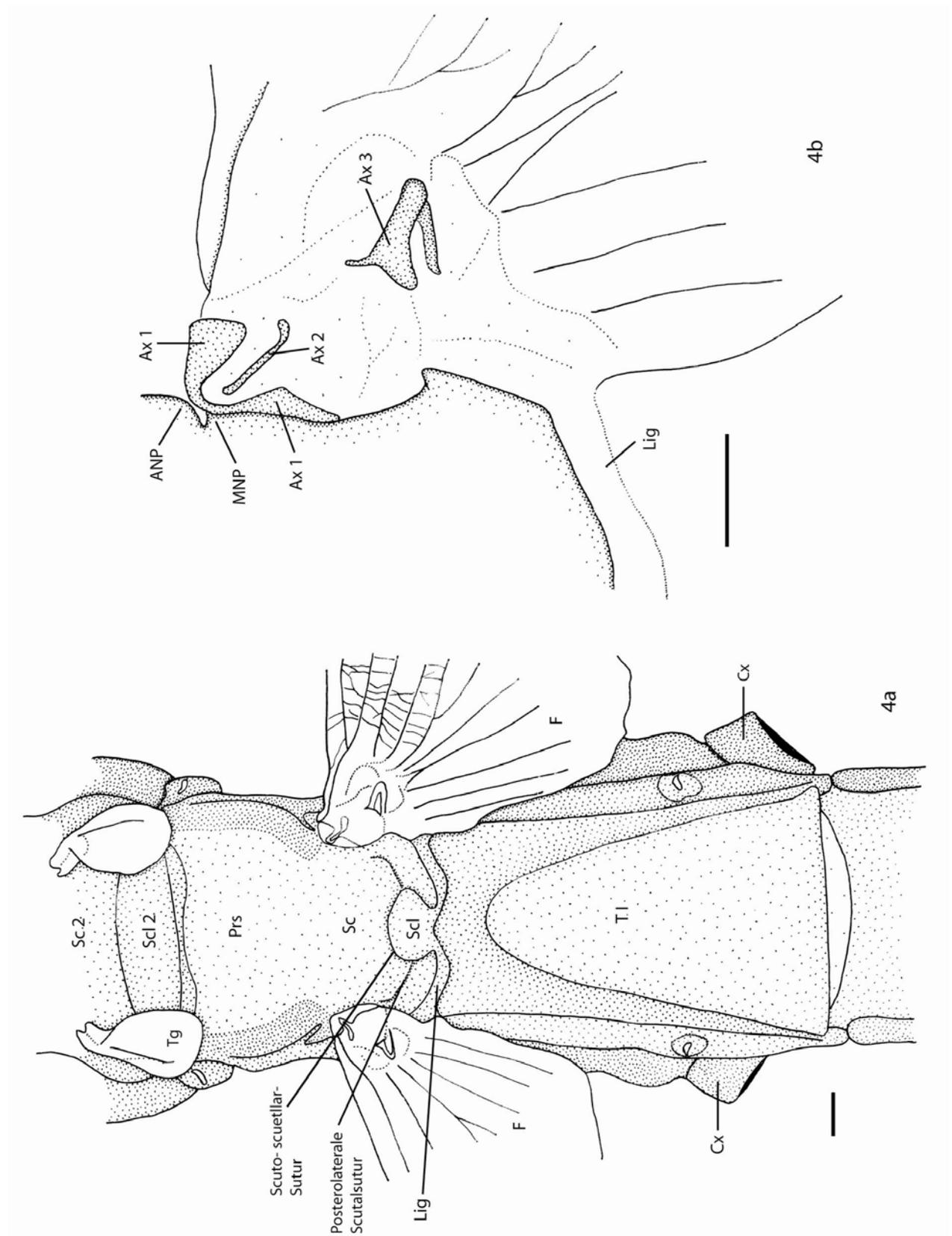


Abb. 4a, b: Weibchen von *Phaenopharos khaoyaiensis*. 4a: Metathorax von dorsal, 4b: Gelenk des Hinterflügels von dorsal. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior.

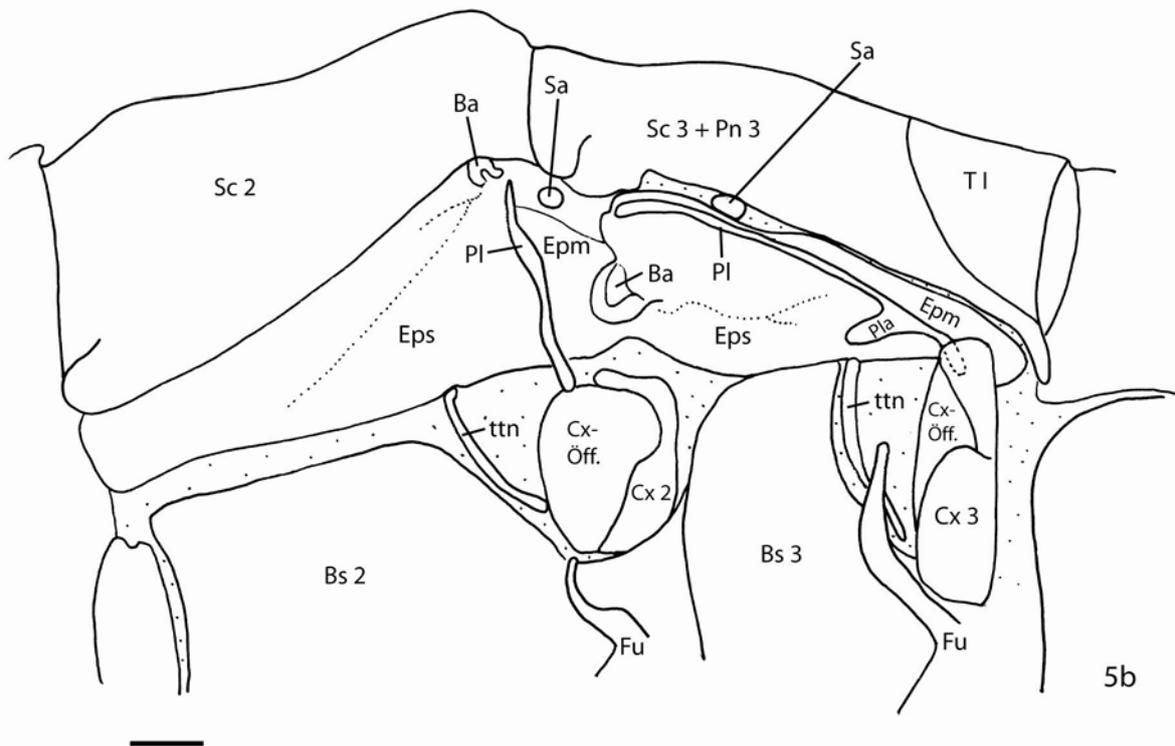
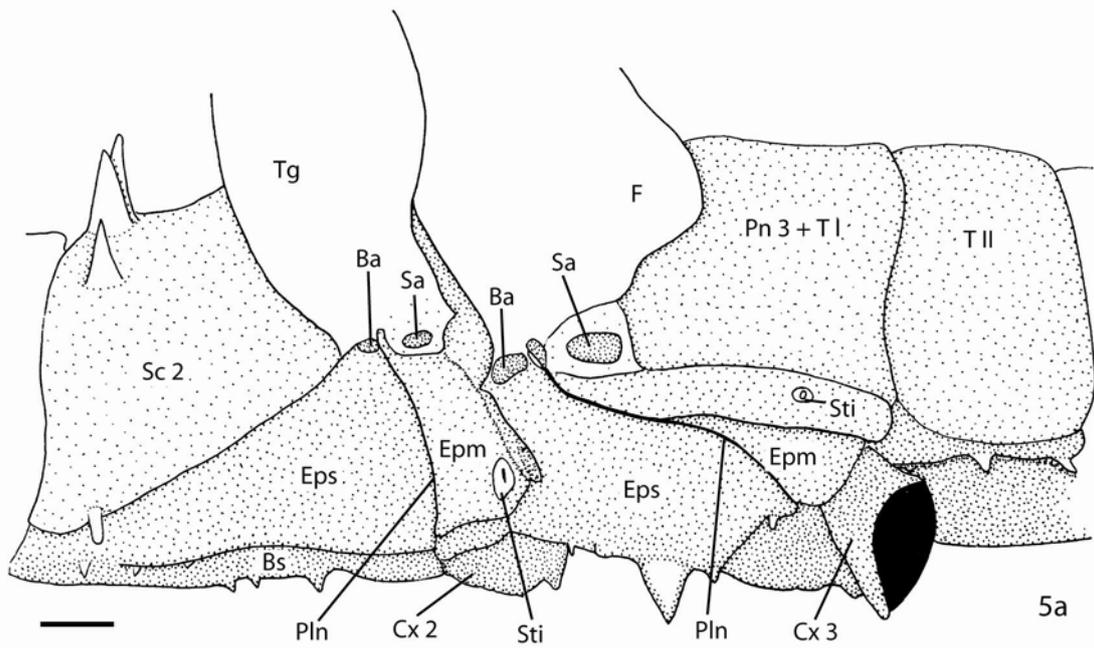


Abb. 5a, b: Meso- und Metathorax des Weibchens von *Haaniella dehaanii*. 5a: Lateralansicht der linken Seite, 5b: Meso- und Metathorax von innen. Weit gepunktete Bereiche sind membranös. Maßstab: 2 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

### 3.4 Thoraxmuskulatur (Abb. 8-11)

#### Muskulatur des Mesothorax

##### Dorsale Längsmuskeln

Iidlm2: Ursprung: auf der Fläche des Mesotergum, Insertio: am Vorderrand des Metatergum. Dieser Muskel ist bei allen Euphasmatodea in mindestens zwei Bündel, die von unterschiedlicher Länge sein können, aufgeteilt (Abb. 8a, b; 9b; 10a; 11a). Der Muskel wird innerviert vom Nervus anterior (na).

##### Dorsoventralmuskeln

Iidvm3: M. mesonoto-trochantinalis posterior, Ursprung: in der Mitte des Mesonotums, Insertio: mit Sehne am Trochantin. Er ist bei allen untersuchten Euphasmatodea zu finden (Abb. 8c; 9c; 10c; 11b). Der Muskel wird innerviert vom Nervus lateralis 2 (nl2).

Iidvm4: M. mesonoto-coxalis anterior, Ursprung: fächerförmig auf der Fläche des Mesonotum (intern zu Iidvm3), Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa. Er ist bei flügellosen und kurzflügeligen Arten häufig kompakter und kräftiger (*Medauroidea*, Abb. 8a, *Phaenopharos*, Abb. 9a) als bei geflügelten Phasmatodea. Erhält einen Nervenast vom Nervus lateralis 5 (nl5). Er kann aus zwei Bündeln bestehen (*Agathemera*: Abb. 10a, b; *Phaenopharos*: Abb. 9 b; *Sungaya*).

Iidvm5: M. mesonoto-coxalis posterior, meist schmaler als Iidvm4. Ursprung: auf dem Mesonotum posterolateral von Iidvm4, Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa, lateral von Iidvm4 (Abb. 8a, b; 9b; 10a, b; 11a). Wird innerviert von nl5.

Iidvm6: Ursprung: hinterer Rand der Mesocoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: bei geflügelten (auch kurzflügeligen) Phasmiden am Subalare (*Eurycnema*: Abb. 11b), bei flügellosen Vertretern lateral am hinteren Teil des Mesonotums (*Agathemera*: Abb. 10c, *Medauroidea*: Abb. 8b). Wird innerviert von nl5.

Iidvm7: ein schlanker, aber kompakter Muskel. Ursprung: auf dem Mesonotum, vor Iidvm5 und lateral von Iidvm4, Insertio: am Trochanter (Abb. 8c; 9c; 10b; 11a). Wird versorgt von nl3.

Iidvm8: ist bei *Agathemera* (Abb. 10a) recht kräftig, bei *Phaenopharos* auch stabil (Abb. 9b), sonst sehr filigran (Abb. 8b; 11a). Ursprung: auf der Spitze des Armes der Mesofurca, Insertio: an der Grenze von Meso- und Metanotum. Er wird versorgt vom Nervus transversus (nt).

Iidvm9: ein meist schmaler Muskel. Ursprung: am hinteren Rand des Furcasternits (Spinac sind bei den hier untersuchten Euphasmatodea nicht vorhanden), Insertio: am hinteren Ende

des Mesonotum, kurz vor der Segmentgrenze (Abb. 8b; 9b; 10b; 11b). Ebenfalls vom nt innerviert.

#### **Tergopleuralmuskeln**

Iltpm5: M. mesonoto-pleuralis medialis (von Kelér 1963:-; Matsuda 1970: t-p 12\*), nur bei langflügeligen Phasmiden (*Eurycnema*: Abb. 11b) und solchen kurzflügeligen Vertretern vorhanden, die die Vorderflügel (Tegmina) bewegen können (*Haaniella*, Weibchen von *Heteropteryx*, beide Geschlechter von *Haaniella*). Ursprung: auf der Pleuralleiste, Insertio: am Rand des Mesonotum.

Iltpm6: M. mesonoto-pleuralis posterior (von Kelér 1963: 109\*; Matsuda 1970: t-p 15\*), selbst bei geflügelten flugfähigen Gespenstschrecken ein filigranes Bündel (*Eurycnema*: Abb. 11 b), bei kurzflügeligen Arten nicht gefunden und möglicherweise durch Wegfall der Insertionsstelle reduziert. Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste, Insertio: am hinteren Flügelgelenkfortsatz.

Iltpm9: M. mesepimero-axillaris tertius (von Kelér 1963: 112\*; Matsuda 1970: t-p 14\*), nur bei Phasmatodea-Arten mit beweglichen Tegmina beziehungsweise flugfähigen Arten (*Eurycnema*, Abb. 11b) zu finden. Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste, Insertio: am 3. Axillare. Wird von nl5 innerviert.

Iltpm10: M. mesepimero-subalaris (von Kelér 1963: 123\*; Matsuda 1970: t-p 16\*). Dieser Muskel ist meist in mehrere feine Bündel aufgeteilt. Bei *Agathemera* (Abb. 10c) sind die Bündel breiter und stehen sehr dicht nebeneinander. Er kann jedoch auch etwas kompakter sein (*Eurycnema*: Abb. 11 b). Er ist im posterioren Bereich des Segmentes zu finden. Ursprung: auf dem dorsalen Rand des Mesepimeron, Insertio: bei geflügelten Arten mit beweglichen Tegmina am Subalare, bei ungeflügelten Arten am Notum. Wird innerviert von nt.

Iltpm13: M. mesonoto-episternalis, in dieser Studie als Bezeichnung neu eingeführt. Bei den Euphasmatodea in viele kleine Bündel aufgeteilt. Ursprung: am lateralen Rand des Mesonotums im vorderen Bereich des Segmentes, Insertio: am Rand des Episternums (Abb. 8a; 9a; 10a, b, c; 11a, b). Wird innerviert von nl2.

#### **Pleuro-Pleuralmuskeln**

Ippm1: M. mesotransanapleuralis (von Kelér 1963: 118\*; Matsuda 1970: p 1\*). Bei allen Euphasmatodea ist dieser Muskel in viele kleine Bündel aufgeteilt (Abb. 8a, b; 9a, b, c; 10a, b, c; 11a, b). Ursprung: am Rand des Basisternits, Insertio: am unteren Rand des Episternums. Wird von nl2 innerviert.

#### **Pleurocoxalmuskeln**

Ipcm1: *M. mesanepisterno-trochantinalis* (von Kelér 1963: 119\*; Matsuda 1970: p-ti(cx) 1\*), Ursprung: am Mesepisternum, Insertio: am anterolateralen Rand der Coxa (Abb. 11b). Wird innerviert durch nl2.

Ipcm2: bei flügellosen Formen (*Medauroidea*, Abb. 8b, c) oft weiter am Episternum ausgedehnt als bei geflügelten Formen. Ursprung: auf dem vorderen Teil des Mesepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa (Abb. 9c; 11a). Bei *Agathemera* aus zwei Bündeln bestehend (Abb. 10c). Wird innerviert von nl2.

Ipcm3: variiert in der Breite bei verschiedenen Vertretern (Abb. 8c; 9c; 10c; 11b), Ursprung: hinterer Teil des Episternums, Insertio: posteromedianer Rand der Coxa. Innerviert von nl3. Wegen der engen Verbindung der Nervi laterales 3 und 5 durch eine Anastomose dicht am Ganglion erhält der Muskel wahrscheinlich auch Axone des nl5.

Ipcm4: *M. mesanepisterno-coxalis posterior* (von Kelér 1963: 120\*; Matsuda 1970: p-cx 5\*), ist nur bei geflügelten Phasmiden vorhanden (Abb. 11b). Ursprung: im hinteren Bereich des Mesepisternum, hinter Ipcm2, Insertio: lateraler Rand der Mesocoxa. Wird versorgt von nl2.

Ipcm5: bei flügellosen Phasmiden meist kräftiger als bei geflügelten (Abb. 8c; 10b; schlank bei *Eurycnema*: Abb. 11b). Ursprung: hinterer Teil des Episternum, Insertio: am Trochanter.

#### **Sternopleuralmuskeln**

Ispm2: Ursprung: am Furcasternit des ersten Thoracalsegmentes, Insertio: am Episternum (Abb. 8a; 9a; 10a; 11a).

Ispm1: *M. mesopleura-sternalis* (von Kelér 1963: 115\*; Matsuda 1970: p 3\*) ist nur bei Formen mit Flügeln vorhanden (Abb. 11a). Bei Formen mit unbeweglichen Tegmina nur rudimentär erhalten (*Phaenopharos*: Abb. 9b, c) Ursprung: vorderer Teil des Mesepisternum bei kurzflügeligen Formen mit unbeweglichen Tegmina oder am Basalare bei geflügelten Formen mit beweglichen Tegmina. Insertio: auf dem Mesosternum. Wird versorgt von nl2.

Ispm2 ist bei *Agathemera* etwas kompakter (Abb. 10c), bei den anderen Phasmiden schlank. Ursprung: Spitze der Mesofurca, Insertio: an der Pleuralleiste.

Ispm3: Ursprung: auf Furcasternit des Mesothorax, Insertio: vorderer Bereich des Metepisternums (Abb. 8a, b, c; 10a; 11a). Wird innerviert von np + nt des zweiten Thoracalganglions.

#### **Sternocoxalmuskeln**

Iscm1: Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa, wird innerviert von nl3 (Abb. 8c; 9c; 10b; 11b).

IIs cm2: Ursprung: schräg hinter der Basis der Mesofurca, Insertio: hinterer Rand der Mesocoxa (Abb. 8a, b; 9b; 10a; 11a). Wird versorgt von nl3/nl5 (siehe Ausführungen zu Muskel Ipc m3).

IIs cm3: Ursprung: an der Basis der Mesofurca, Insertio: mittlerer Rand der Mesocoxa (Abb. 8c; 10a; 11a). Erhält ebenfalls seine Innervierung von nl3/nl5 (siehe oben).

#### **Ventrale Längsmuskeln**

IIV m1: Ursprung: auf dem rechten Arm der Furca, Insertio: auf dem linken Arm der Furca (Abb. 9a; 11a).

IIV m5: ein breiter paddelförmiger Muskel, durch die Streckung des Metathorax an langer Sehne zur Furca (Abb. 8d; 9d; 10d, e; 11c, d, e). Ursprung: Furcasternit des Mesothorax, Insertio: an der Metafurca. Erhält seine Innervierung vom np des Mesothorakalganglions.

#### **Muskulatur des Metathorax**

##### **Dorsale Längsmuskeln**

III d m1 ist bei gut fliegenden Vertretern wie *Pseudophasma* (beide Geschlechter), den Männchen von *Phyllium* und den Männchen von *Heteropteryx* vorhanden. Ursprung: am Mesophragma, welches bei den eben genannten Arten eine vergrößerte Ansatzfläche für diesen Muskel bietet, Insertio: vor der Begrenzungsleiste des ersten Abdominaltergums. Wird innerviert vom Nervus anterior (na).

III d m2: Ursprung: auf der Fläche des Metatergum, Insertio: vor der Begrenzungsleiste des ersten Abdominaltergums (Abb. 11c). Dieser Muskel ist bei den flügellosen und kurzflügeligen Vertretern entweder bis auf einen bindegewebigen Strang reduziert oder nicht mehr vorhanden (Abb. 8d, 9d, 10d). Wird innerviert vom Nervus anterior (na), der immer erhalten bleibt.

##### **Dorsoventralmuskeln**

III d v m3: M. metanoto-trochantinalis posterior, Ursprung: in der Mitte des Metanotums, Insertio: mit Sehne am Trochantin. Er ist im Metathorax bei geflügelten Euphasmatodea zu finden. Wird innerviert vom Nervus lateralis 2 (nl2) (Abb. 9d; 11c, d).

III d v m4: M. metanoto-coxalis anterior, Ursprung: fächerförmig auf der Fläche des Metanotum (intern zu IId v m3), Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa. Er ist auch bei flügellosen und kurzflügeligen Arten weniger kompakt als IId v m4 des Mesothorax (Abb. 9d; 10d). Erhält einen Nervenast vom Nervus lateralis 5 (nl5). Er kann aus zwei Bündeln bestehen (*Medauroidea*: Abb. 8d).

IIIIdvm5: M. metanoto-coxalis posterior, meist schmaler als IIdvm4 (Abb. 8d; 9e; 10d; 11e). Ursprung: auf dem Metanotum posterolateral von IIdvm4, Insertio: Apodem am hinteren Rand der Coxa, lateral von IIdvm4. Wird innerviert von n15.

IIIIdvm6: Ursprung: hinterer Rand der Metacoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: bei geflügelten (auch kurzflügeligen) Phasmiden am Subalare (*Eurycnema*: Abb. 11e), bei flügellosen Vertretern lateral am hinteren Teil des Metanotums (*Agathemera*: Abb. 10d, *Medauroidea*: Abb. 8d). Wird innerviert von n15.

IIIIdvm7: ein langer schlanker Muskel. Ursprung: auf dem Metanotum, vor IIdvm5 und lateral von IIdvm4, Insertio: am Trochanter. Wird versorgt von n13 (Abb. 8e; 9d; 10e; 11c, d).

IIIIdvm8: ist bei manchen Vertretern (*Agathemera*: Abb. 10d), *Phaenopharos* (Abb. 9d), *Eurycnema* (Abb. 11c), *Sungaya*, *Sipyloidea*, *Haaniella* und *Heteropteryx*) zum Tergum hin fächerförmig erweitert. Bei *Haaniella* und *Heteropteryx* ist er kompakt mit zusammenhängenden Fasern, bei den übrigen Vertretern ist er sehr filigran (Abb. 8d) und die Fasern hängen häufig nur lose zusammen. Ursprung: auf der Spitze des Armes der Metafurca, Insertio: an der Grenze von Metanotum und erstem Abdominalsegment. Wird versorgt vom Nervus transversus (nt).

#### **Tergopleuralmuskeln**

IIItpm1: M. mesophragma-metanepisternalis (von Kelér 1963: 142\*; Matsuda 1970: t-p 3\*) ist nur bei geflügelten flugfähigen Phasmatodea vorhanden (Abb. 11c, d; 20a). Ursprung: am vorderen Teil des Metanotums, Insertio: am unteren Rand des Basalare. Innerviert von n12.

IIItpm3: M. metanoto-basalaris (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-p 7, 8\*) ist ebenfalls bei flugfähigen Phasmiden vorhanden (Abb. 11c, d; 20a). Bei *Haaniella* und *Heteropteryx* ist er ebenfalls als sehr kurzer Muskel auszumachen. Ursprung: lateraler Bereich des Metanotum, Insertio: am Basalare des Metathorax. Innerviert von n12.

IIItpm4: M. metanoto-pleuralis anterior (von Kelér 1963: 144\*; Matsuda 1970: t-p 10, 11, 18\*) ist bei geflügelten Phasmiden vorhanden (Abb. 9d; 11c; 20a). Ursprung: am hinteren Rand des Basalare, Insertio: am vorderen Flügelgelenkfortsatz.

IIItpm5: M. metanoto-pleuralis medialis (von Kelér 1963:-; Matsuda 1970: t-p 12\*), nur bei geflügelten Phasmiden vorhanden. Ursprung: auf der Pleuralleiste, Insertio: am Rand des Metanotum.

IIItpm6: M. metanoto-pleuralis posterior (von Kelér 1963: -\*; Matsuda 1970: t-p 15\*), auch im Metathorax bei geflügelten flugfähigen Gespenstschrecken ein filigranes Bündel (*Eurycnema*: Abb. 11f), bei kurzflügeligen Arten nicht gefunden und möglicherweise durch

Wegfall der Insertionsstelle reduziert. Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste, Insertio: am hinteren Flügelgelenkfortsatz.

IIItpm9: *M. metepimero-axillaris tertius* (von Kelér 1963: 146\*; Matsuda 1970: t-p 14\*), bei geflügelten Phasmiden (Abb. 11e, f), auch bei kurzflügeligen recht kompakt (*Phaenopharos*: Abb. 9e). Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste, Insertio: am 3. Axillare. Wird von n15 innerviert.

IIItpm10: *M. metepimero-subalaris* (von Kelér 1963: 154\*; Matsuda 1970: t-p 16\*). Dieser Muskel ist meist in mehrere feine Bündel aufgeteilt (Abb. 8e; 9d; 10e). Er kann jedoch etwas kompakter sein (*Eurycnema*: Abb. 11f) Ursprung: auf dem dorsalen Rand des Metepimeron, Insertio: bei geflügelten Arten mit einigen Faserbündeln am Subalare, bei ungeflügelten Arten am Notum. Wird innerviert von nt.

IIItpm13: *M. metanoto-episternalis*, in dieser Studie als Bezeichnung neu eingeführt. Bei den Euphasmatodea in viele kleine Bündel aufgeteilt (Abb. 8d, e; 9a, c; 10d, e, f). Ursprung: am lateralen Rand des Metanotums im vorderen Bereich des Segmentes, Insertio: am Rand des Episternums. Wird innerviert von n12.

#### **Pleuro-Pleuralmuskeln**

IIIppm1: *M. metatransanapleuralis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p 1\*). Bei allen Euphasmatodea ist dieser Muskel in viele kleine Bündel aufgeteilt (Abb. 8d, e; 9e; 10d, e, f; 11e, f). Ursprung: am Rand des Basisternits, Insertio: am unteren Rand des Metepisternums. Innerviert von n12.

#### **Pleurocoxalmuskeln**

IIIpcm1: *M. metanepisterno-trochantinalis* (von Kelér 1963: 149\*; Matsuda 1970: p-ti(cx) 1\*) ist nur bei flügellosen Phasmiden vorhanden (Abb. 8e; 10f). Ursprung: am Metepisternum, Insertio: am anterolateralen Rand der Coxa. Wird innerviert durch n12.

IIIpcm2, bei flügellosen Formen (*Medauroidea*, Abb. 8e) oft weiter am Episternum ausgedehnt als bei geflügelten Formen. Ursprung: auf dem vorderen Teil des Metepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa (Abb. 9e; 10f). Wird innerviert von n12.

IIIpcm3: variiert in der Breite bei verschiedenen Vertretern; Ursprung: hinterer Teil des Episternums, Insertio: posteromedianer Rand der Coxa (Abb. 8e; 9e; 10e; 11f). Innerviert von n13. Durch die enge Verbindung der Nervi laterales 3 und 5 durch eine Anastomose dicht am Ganglion erhält der Muskel wahrscheinlich auch Axone des n15.

IIIpcm4: *M. metanepisterno-coxalis posterior* (von Kelér 1963: 150\*; Matsuda 1970: p-cx 5\*), nur bei geflügelten Phasmiden vorhanden (Abb. 11f). Ursprung: im hinteren Bereich des

Metanepisternum, hinter IIpcm2, Insertio: lateraler Rand der Metacoxa. Wird versorgt von nl2.

IIIpcm5: bei flügellosen Phasmiden vorhanden. Ursprung: hinterer Teil des Episternum, Insertio: am Trochanter (Abb. 8e; 10d, e, f). Wird innerviert von nl3.

#### **Sternopleuralmuskeln**

IIIspm1: M. metapleura-sternalis (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p 3\*) ist nur bei geflügelten Tieren vorhanden (Abb. 9d; 11c, d). Ursprung: am Basalare, Insertio: auf der sternalen Fläche. Bei guten Fliegern (*Phyllium*-Männchen, *Pseudophasma*) den größten Teil des Basisternits mit der ventralen Ansatzfläche einnehmend. Zum Sternum hin trennen sich die Einzelfasern leicht auf. Wird versorgt von nl2.

IIIspm2 ist bei *Agathemera* etwas kompakter (Abb. 10e), bei den anderen Phasmiden schlank (Abb. 8d; 9d). Ursprung: Spitze der Metafurca, Insertio: an der Pleuralleiste.

#### **Sternocoxalmuskeln**

IIIscm1: Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa, Wird innerviert von nl3 (Abb. 8e; 9e; 11d).

IIIscm2: Ursprung: schräg hinter der Basis der Metafurca, Insertio: hinterer Rand der Metacoxa (Abb. 8d; 9d; 10d; 11c). Wird versorgt von nl3/nl5 (siehe Ausführungen zu Muskel IIIpcm3).

IIIscm3: Ursprung: an der Basis der Metafurca, Insertio: mittlerer Rand der Metacoxa (Abb. 8d; 9d; 10d; 11c). Erhält ebenfalls seine Innervierung von nl3/nl5 (siehe oben).

IIIscm6: M. metafurca-trochanteralis (von Kelér 1963: 160\*; Matsuda 1970: s-tr 1\*), ist nur im Metathorax der Phasmatodea vorhanden (Abb. 8e; 9d; 10e; 11d). Ursprung: an der oberen Hälfte des Armes der Metafurca, Insertio: am Trochanter. Wird versorgt von nl3.

#### **Ventraler Längsmuskel**

IIIvlm1: Ursprung: auf dem rechten Arm der Furca, Insertio: auf dem linken Arm der Furca (Abb 9d; 11c).

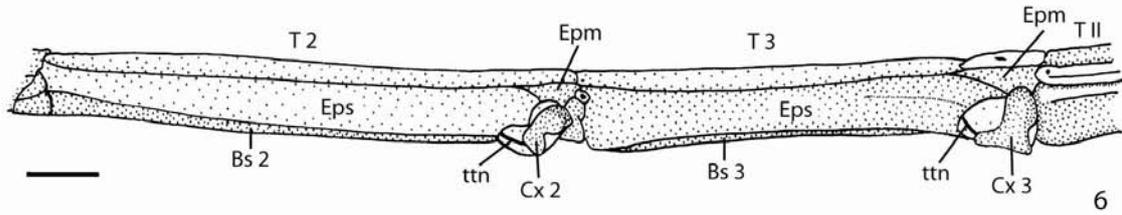


Abb. 6: Weibchen von *Ramulus thalii*, Lateralansicht des Meso- und Metathorax. Maßstab: 2mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

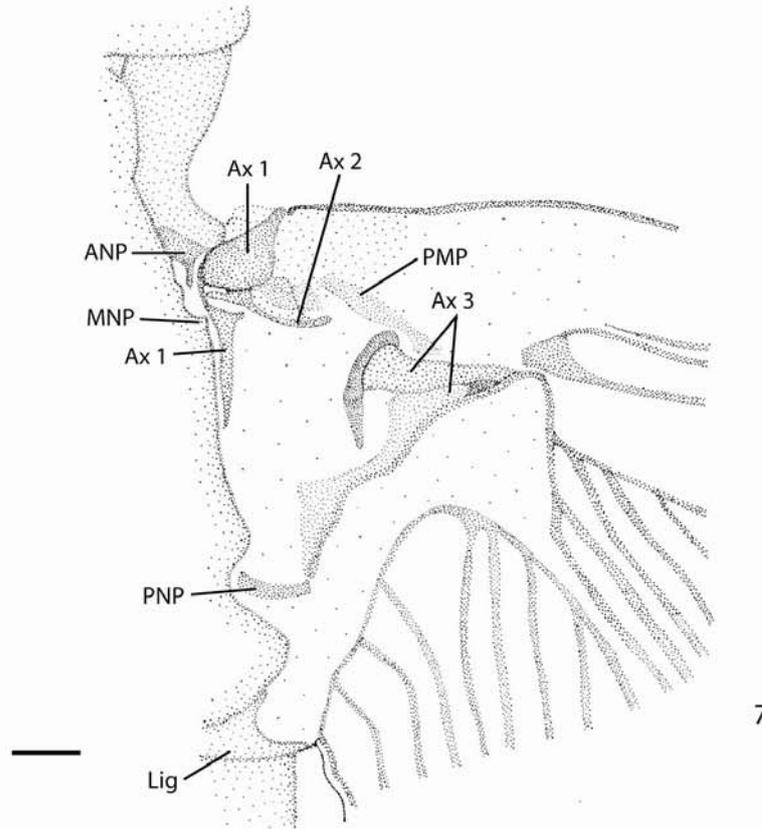


Abb. 7: Gelenkung des Hinterflügels von *Sipyloidea sipylus*, Dorsalansicht. Maßstab: 1mm; Orientierung: ↑ anterior, ↓ posterior.

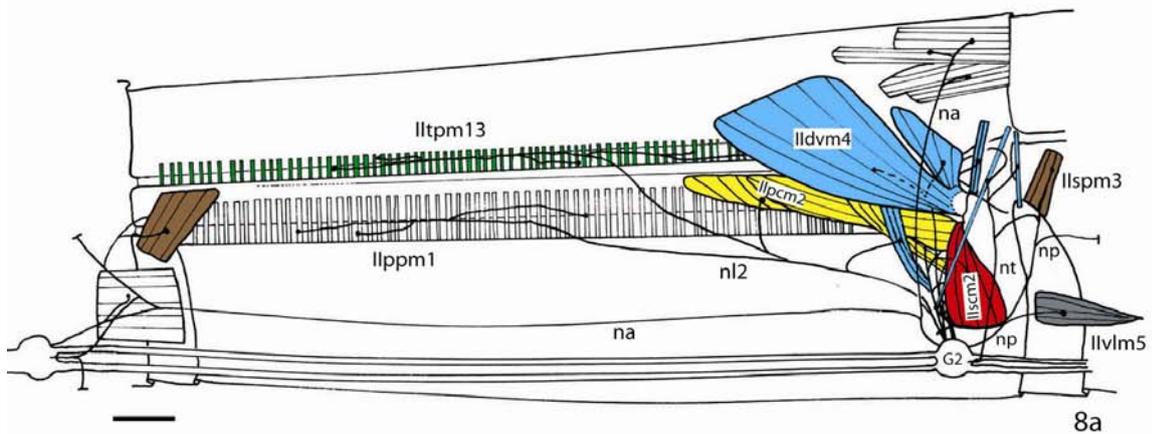


Abb. 8a: Muskulatur des Mesothorax von *Medauroidea extradentata* (Weibchen), Übersicht über die innere Muskelschicht und ihre Innervierung. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

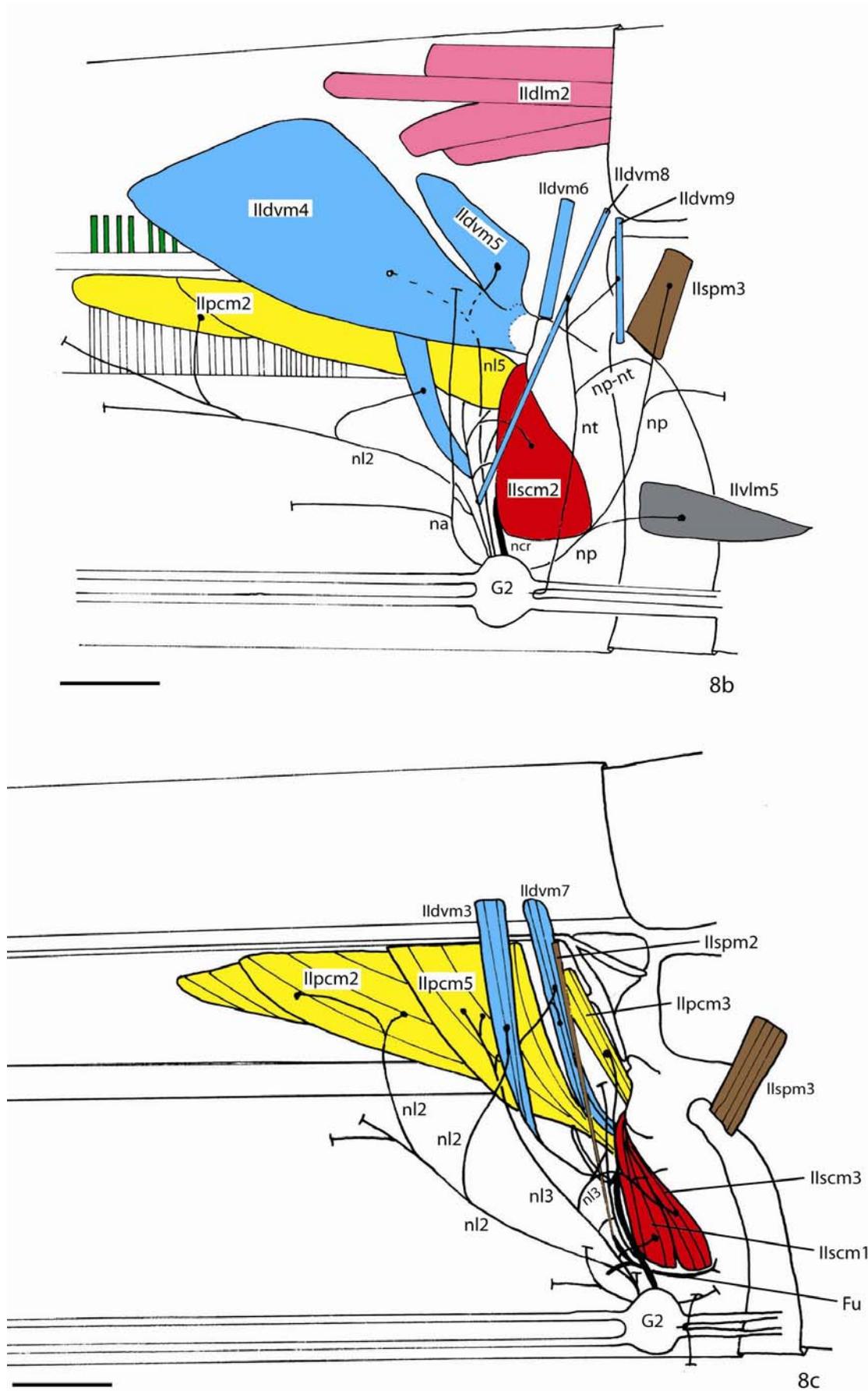
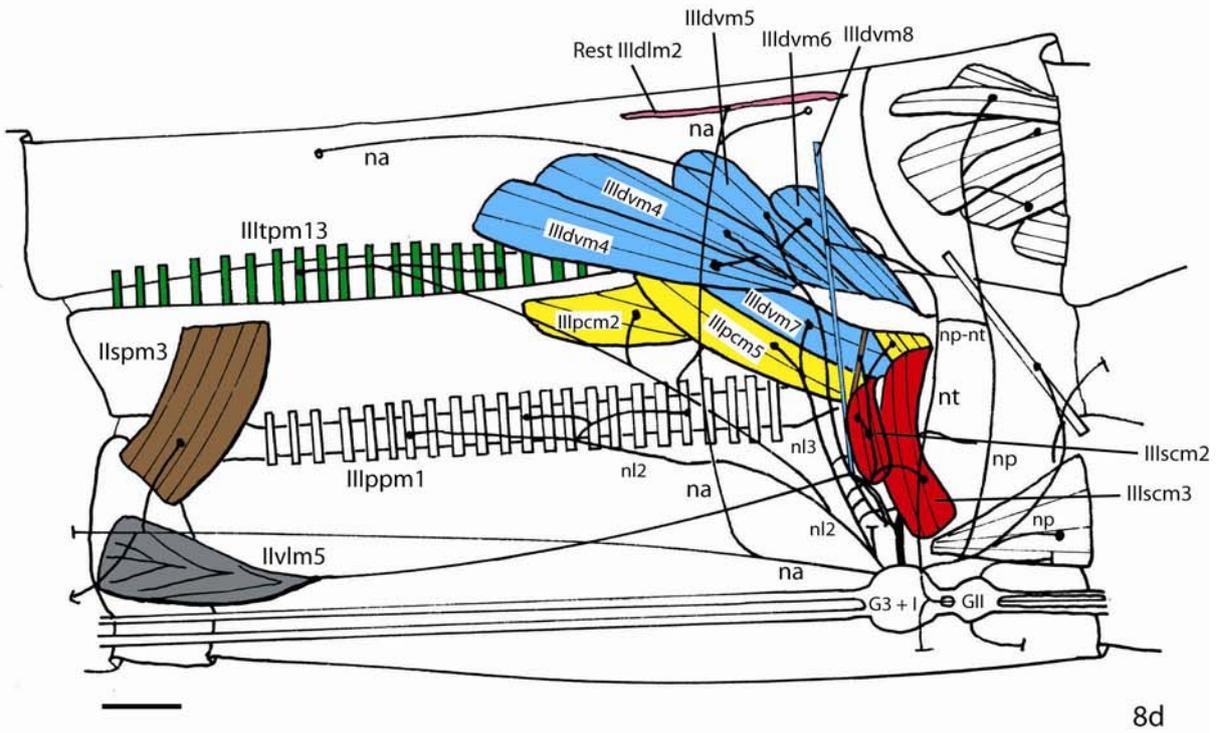
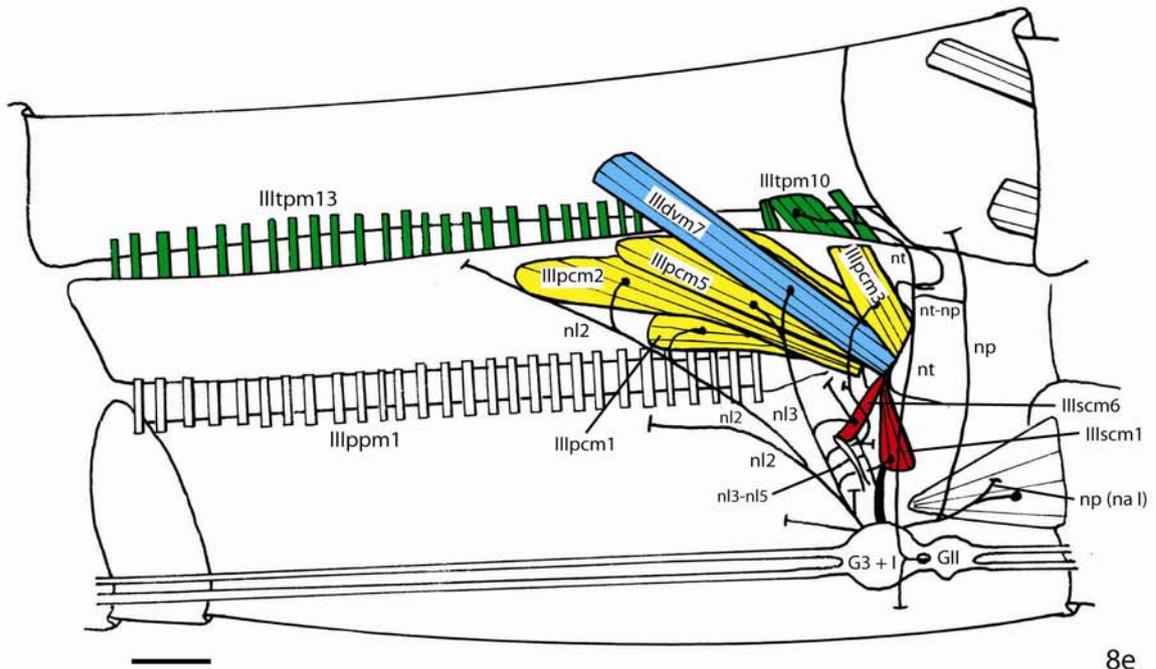


Abb. 8b, c: Muskulatur des Mesothorax von *Medauroidea extradentata*, Weibchen.  
 8b: innere Muskelschicht mit Innervierung im Detail, 8c: äußere Muskelschicht und ihre Innervierung. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ventral.



8d



8e

Abb. 8d, e: Muskulatur des Metathorax von *Medauroidea extradentata* (Weibchen) mit Innervierung. 8d: innere Muskelschicht, 8e: äußere Muskelschicht. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

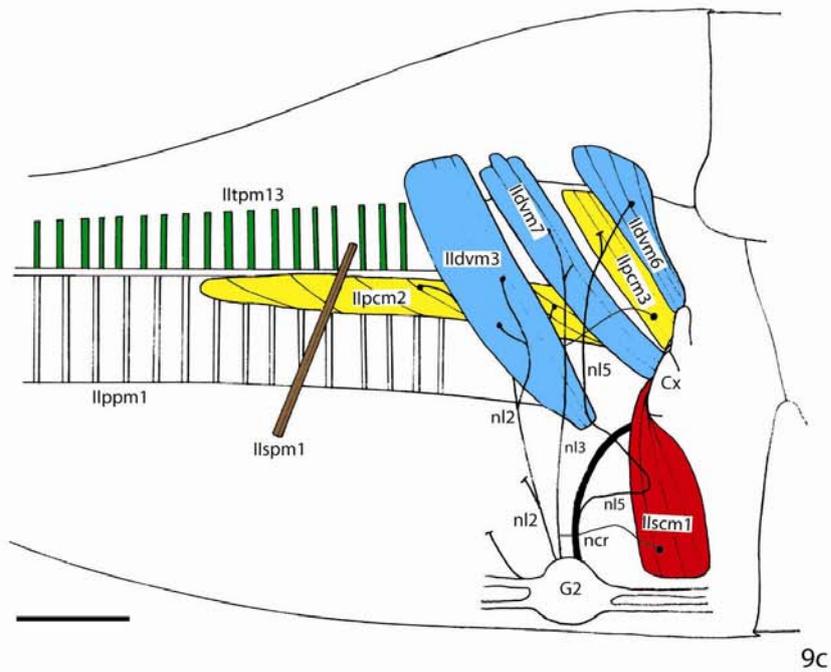
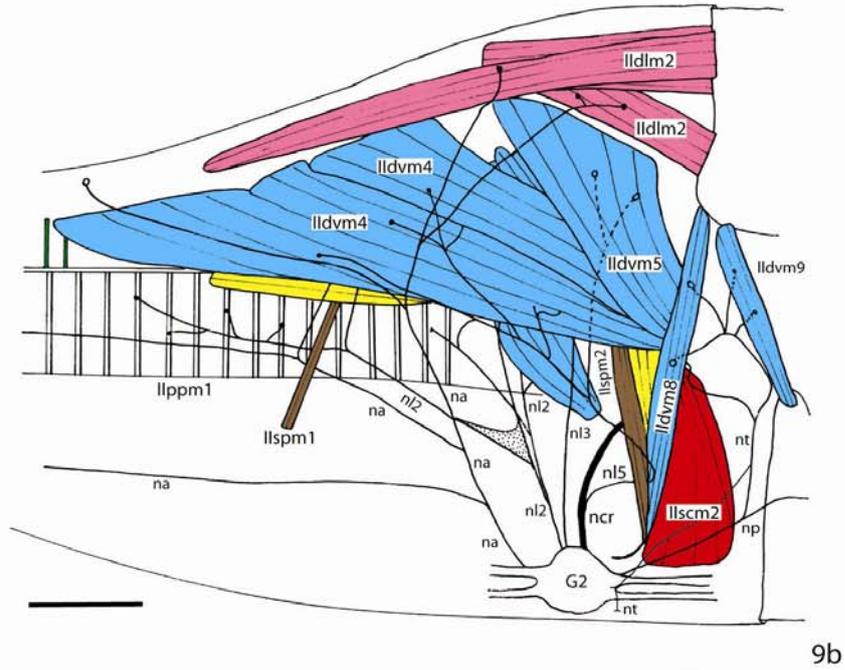
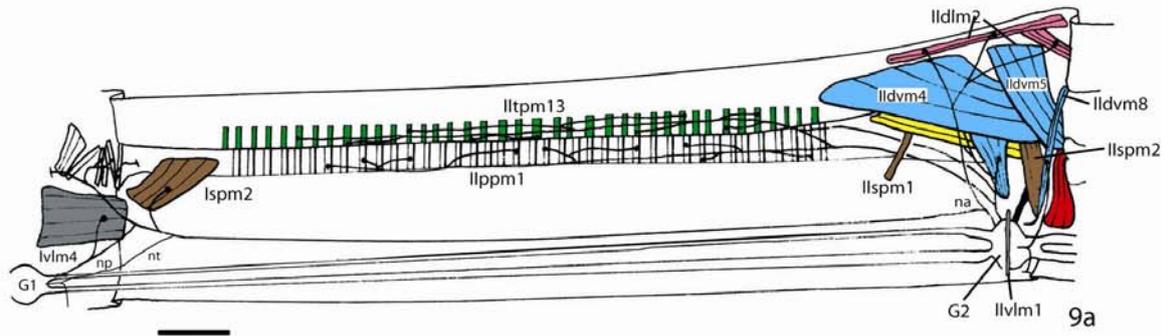


Abb. 9 a-c: Muskulatur mit Nerven des Mesothorax von *Phaenopharos khaoyaiensis*, Weibchen. 9a: Übersicht über den gesamten Mesothorax, 9b: innere Muskelschicht, 9c: äußere Muskelschicht. Bei b und c ist der vordere Teil des Segmentes abgetrennt. Maßstab: 2mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

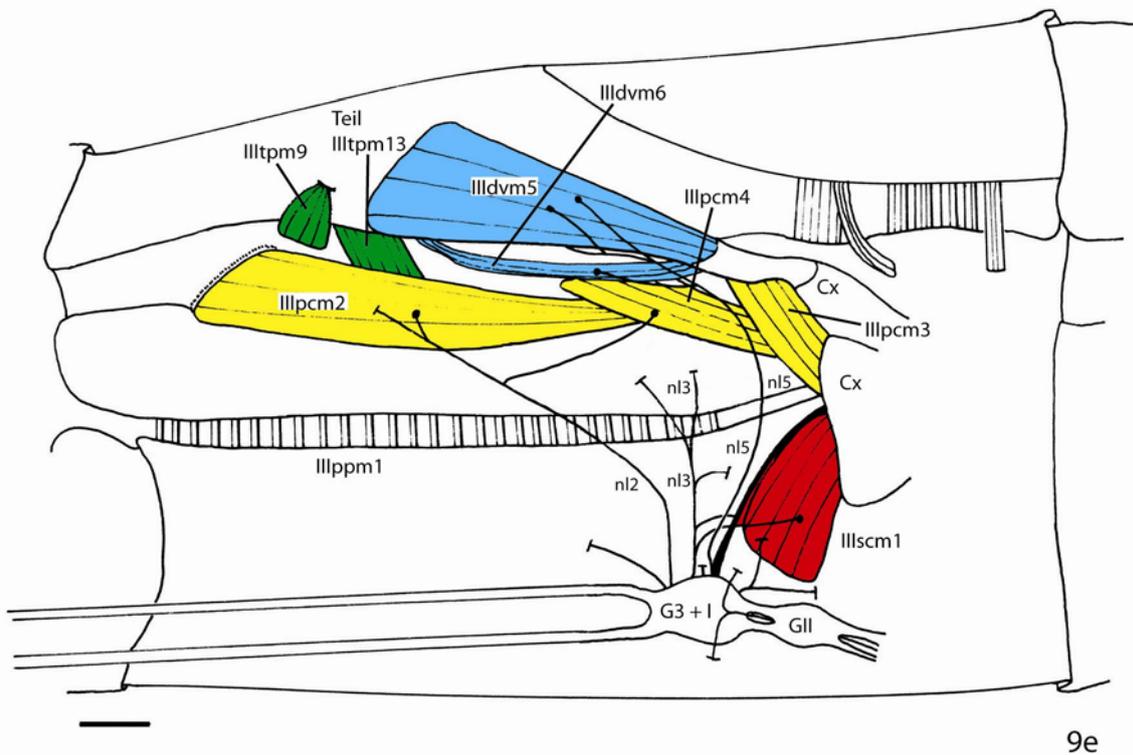
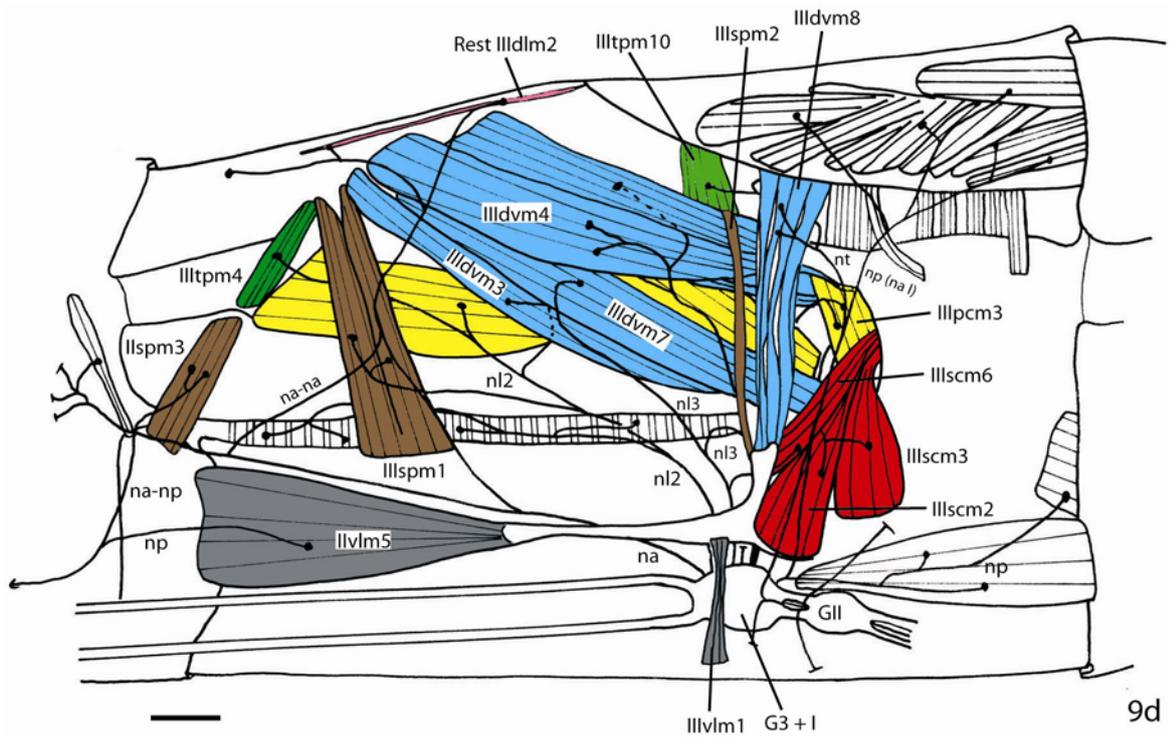
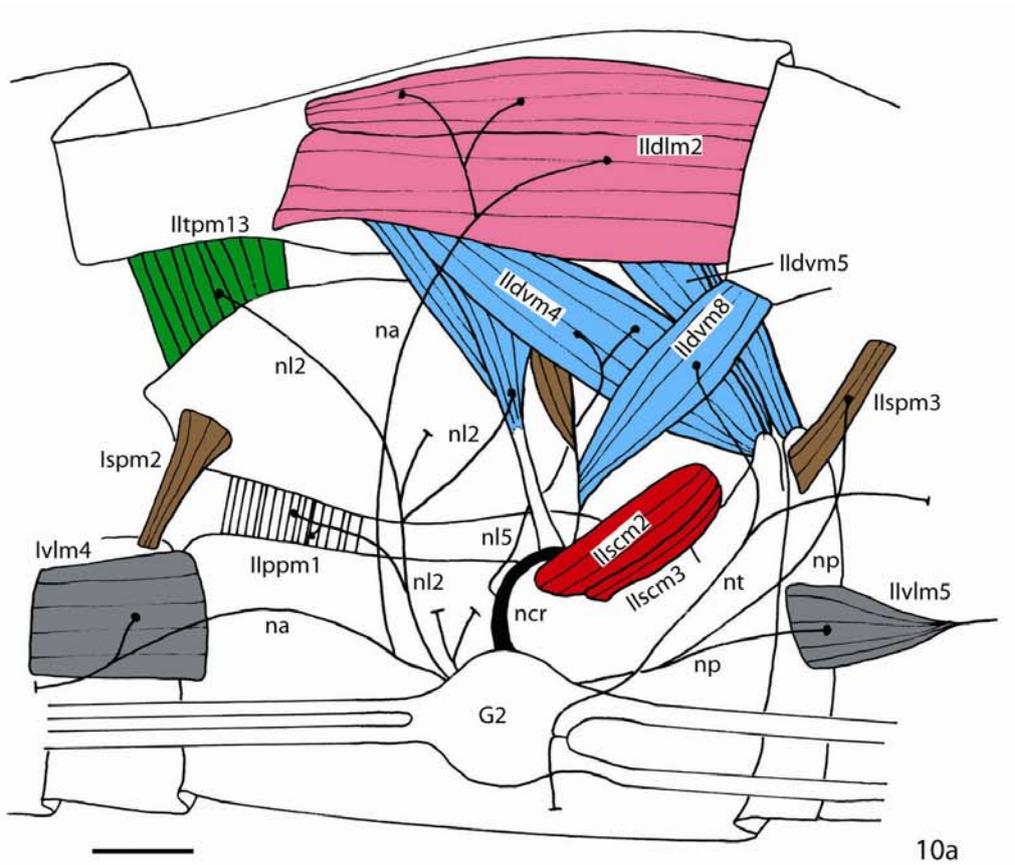
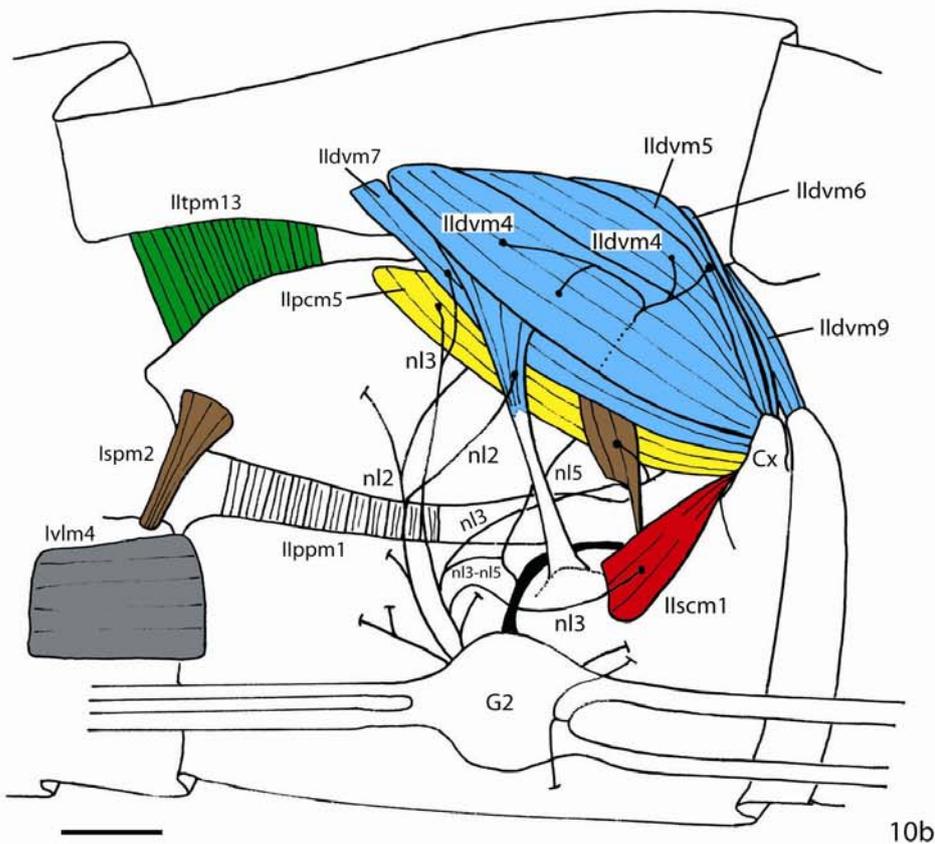


Abb. 9d, e: Muskulatur des Metathorax von *Phaenopharos khaoyaiensis*, Weibchen. 9d: innere Muskelschicht mit Innervierung, 9e: äußere Muskelschicht mit Nerven. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.



10a



10b

Abb. 10a, b: Muskulatur mit Nerven des Mesothorax von *Agathemera crassa*, Weibchen. 10a: innere Muskelschicht, 10b: mittlere Schicht. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

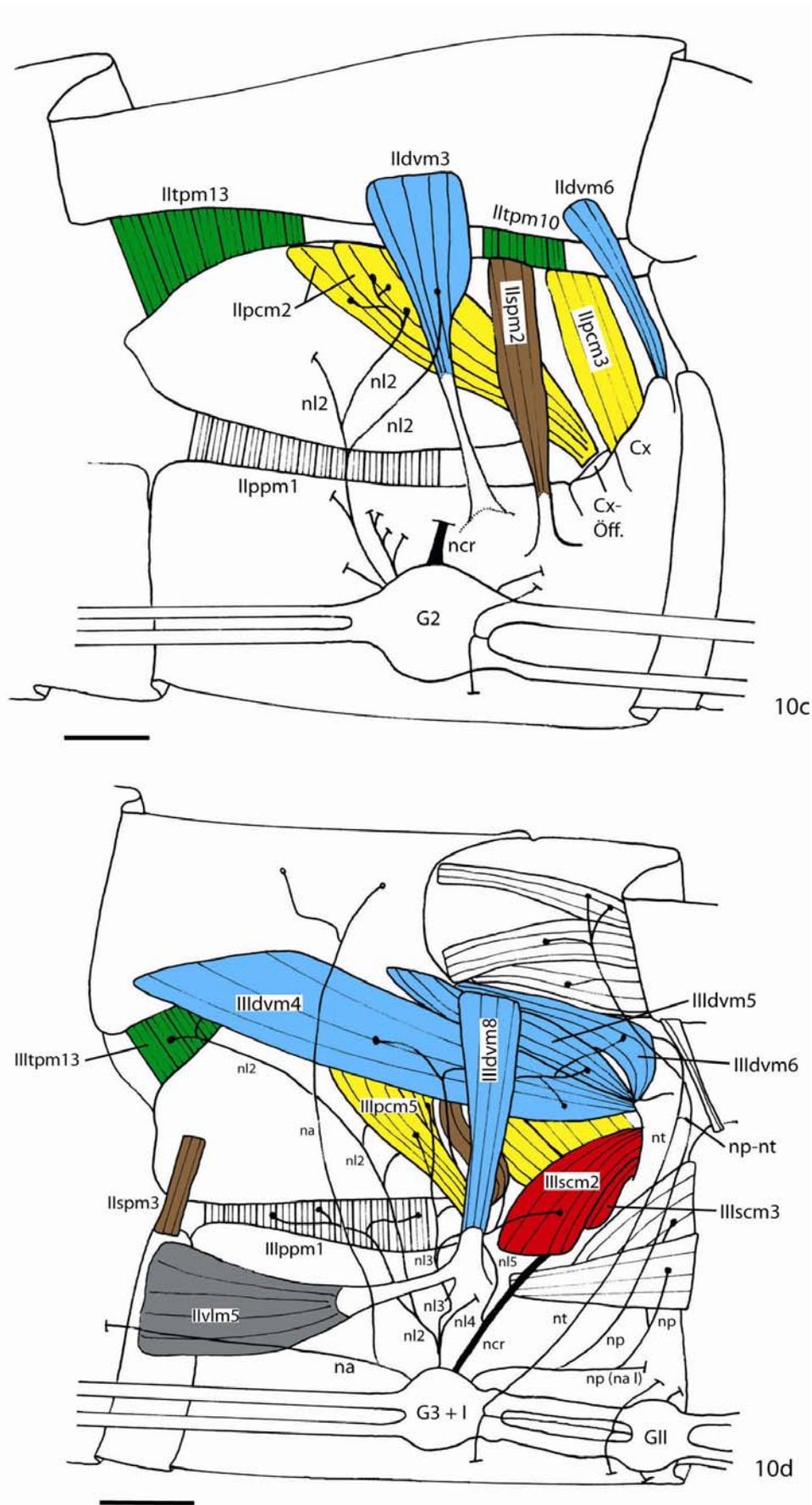


Abb. 10c, d: Muskulatur und ihre Innervierung von *Agathemera crassa*, Weibchen.  
 10c: äußere Muskeln des Mesothorax, 10d: innere Muskelschicht des Metathorax.  
 Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

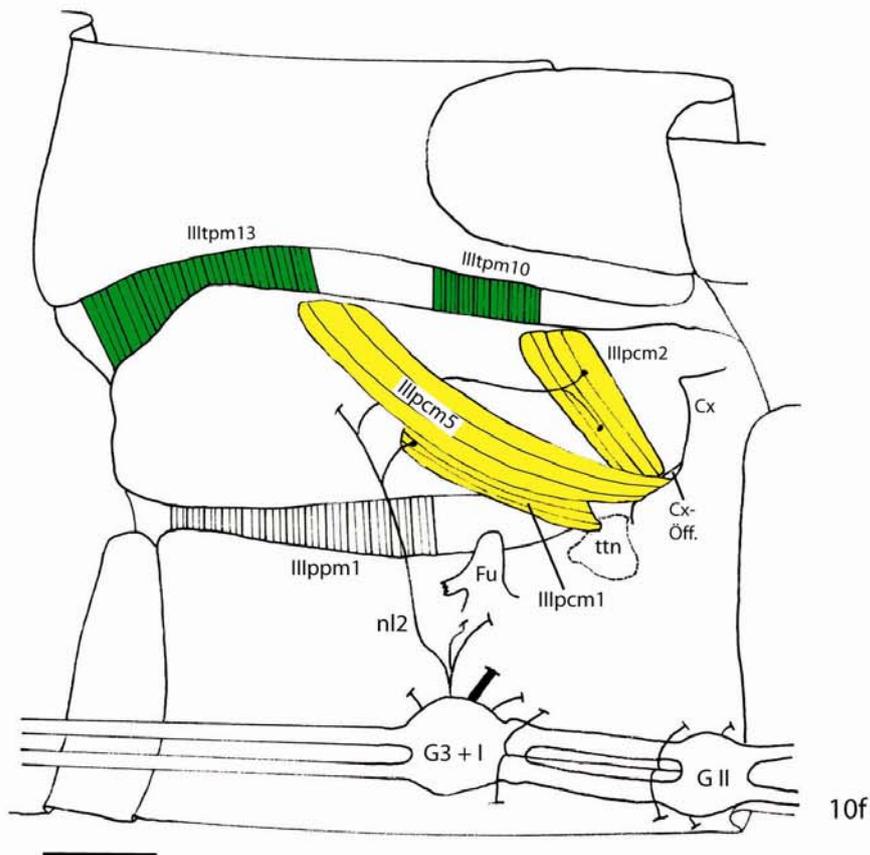
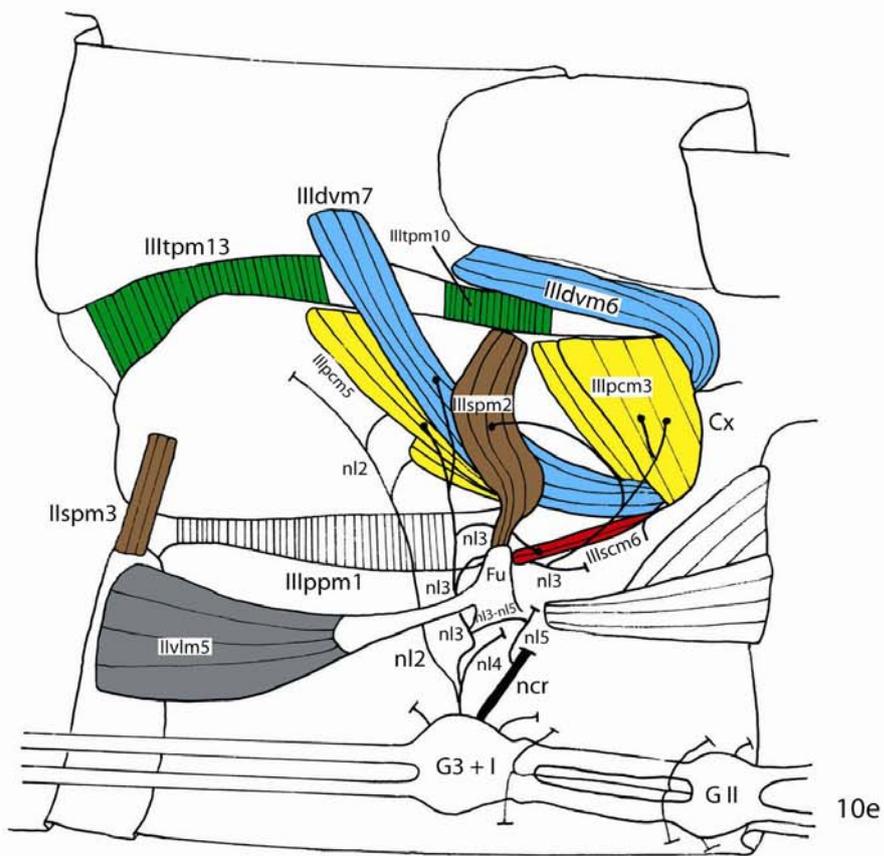


Abb. 10e, f: Muskulatur und Nerven des Metathorax von *Agathemera crassa*, Weibchen.  
 10e: mittlere Muskelschicht, 10f: äußere Muskelschicht. Maßstab: 1 mm;  
 Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

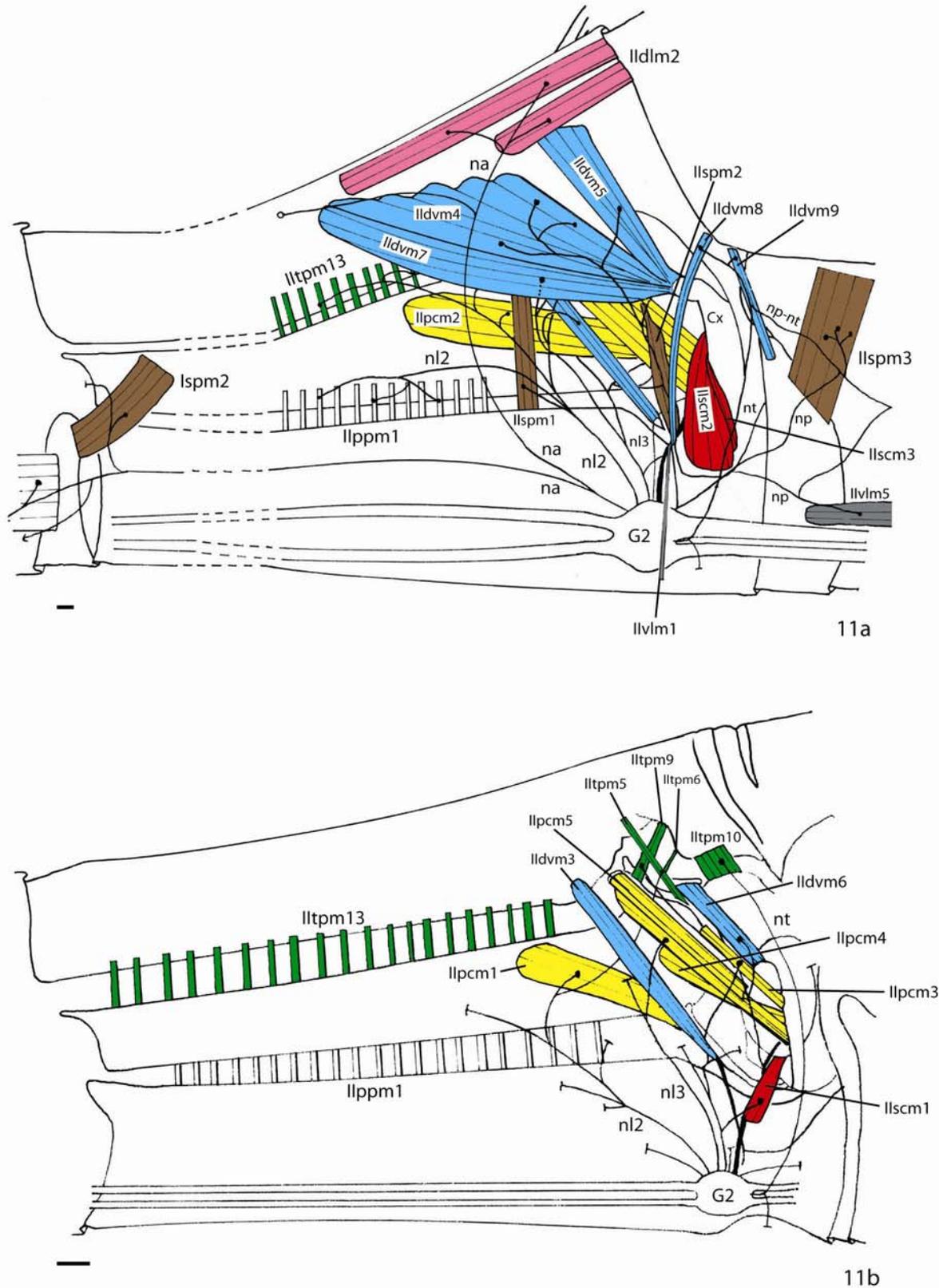


Abb. 11a, b: Muskulatur und Innervierung des Mesothorax von *Eurycnema goliath*, Weibchen. 11a: innere Muskelschicht, 11b: äußere Muskelschicht. Maßstab: 1 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

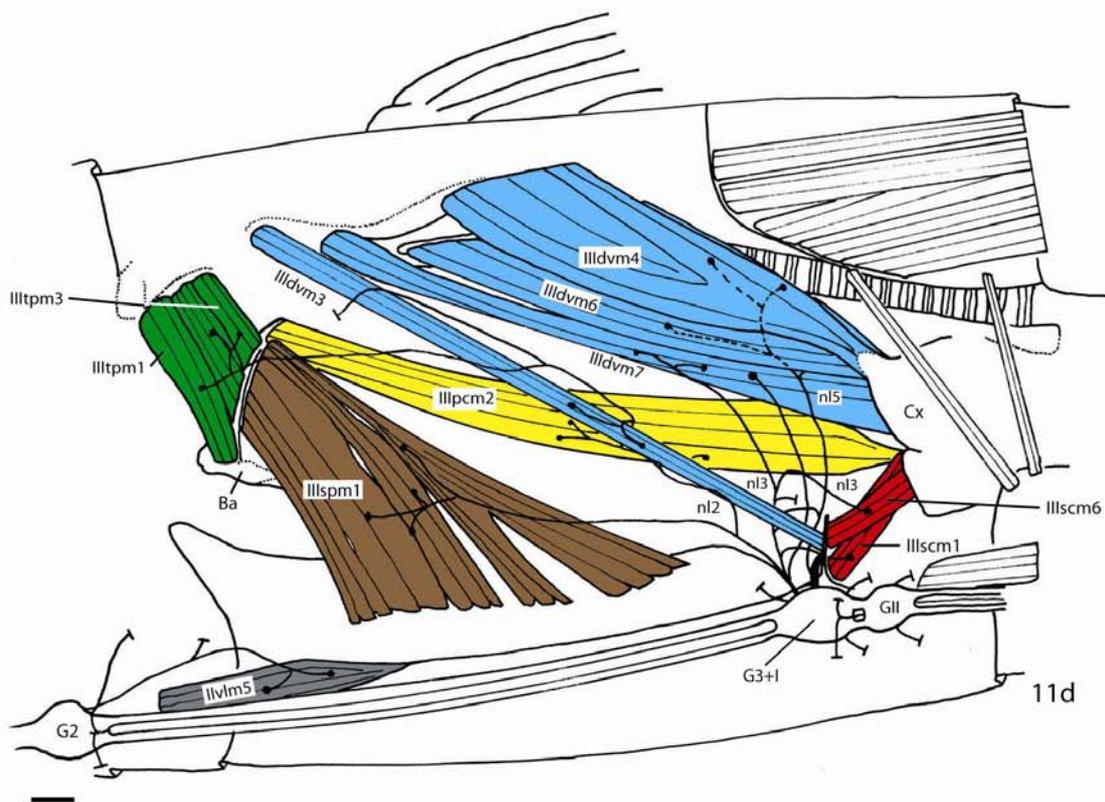
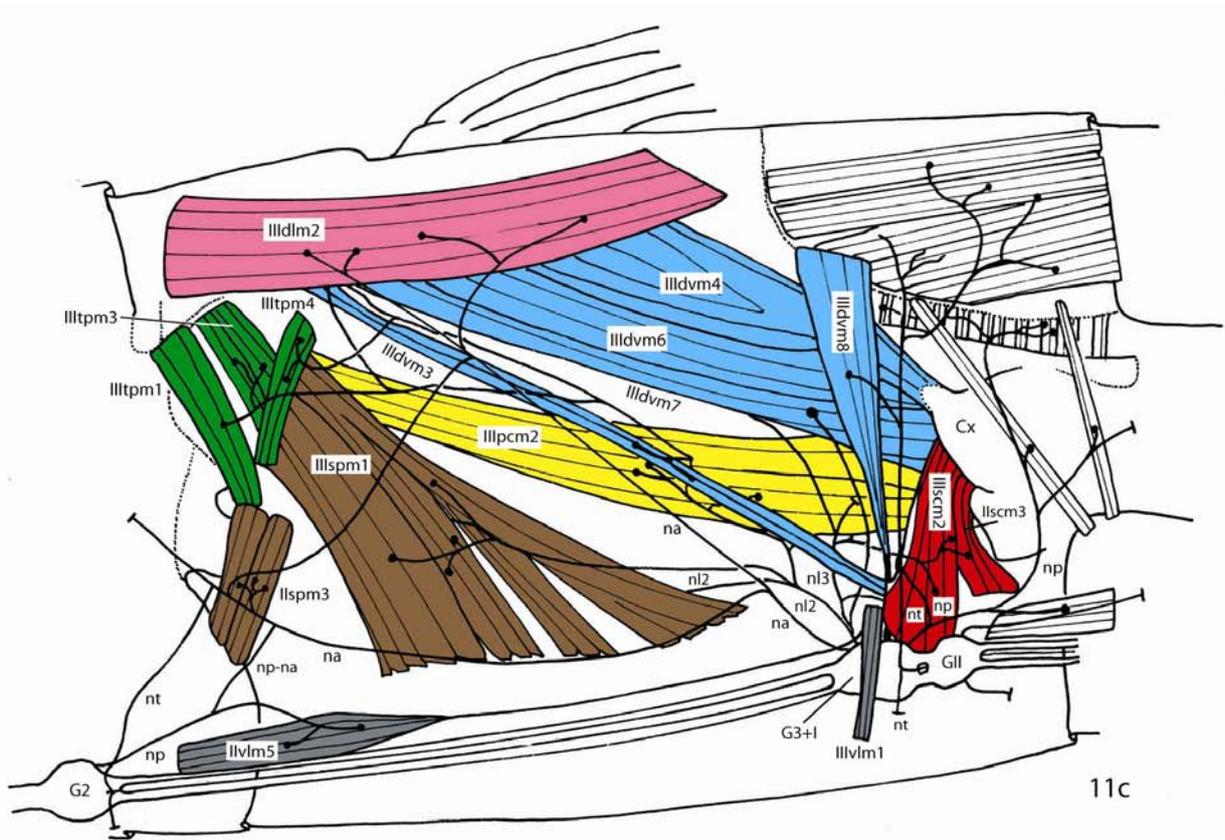
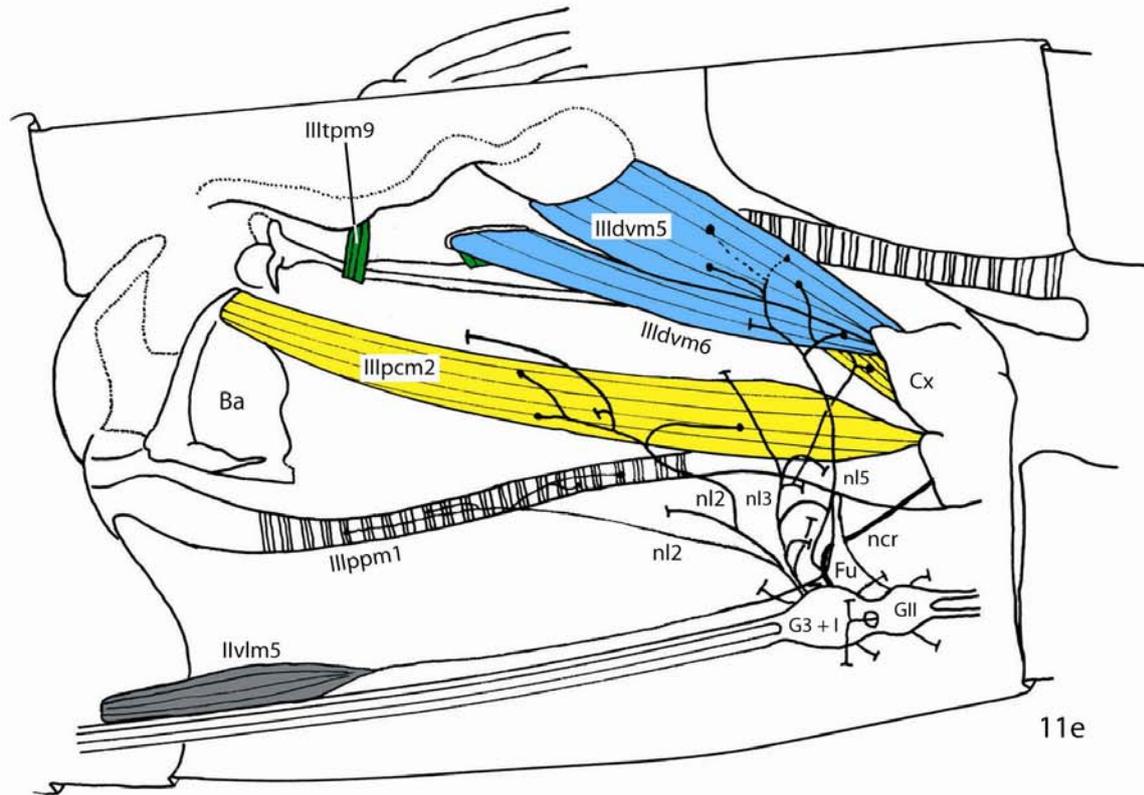
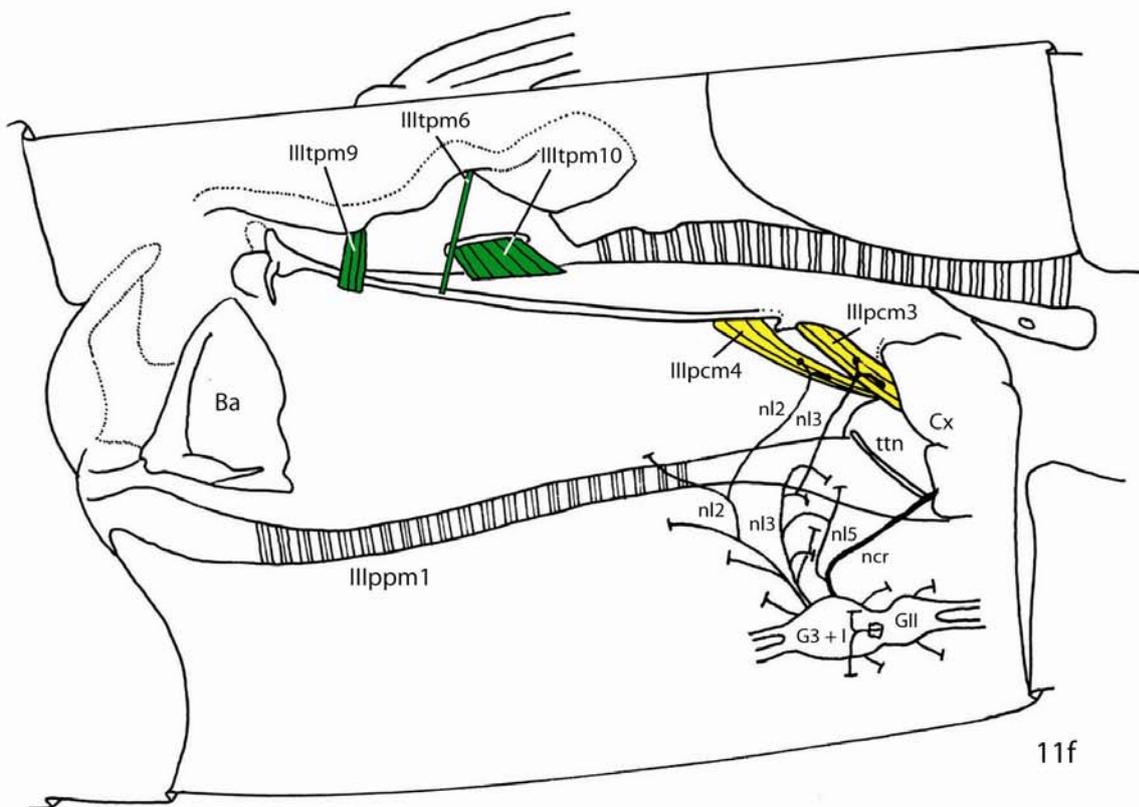


Abb. 11c, d: Muskulatur des Metathorax von *Eurycnema goliath*, Weibchen. 11c: innere Muskelschicht mit Nerven, 11d: innere Schicht ohne IIldm2, IIldvm8, IIltpm4. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.



11e



11f

Abb. 11 e, f: Muskulatur des Metathorax von *Eurycnema goliath*, Weibchen. 11e: äußere Muskelschicht mit Nerven, 11f: äußere Muskeln IIIldvm5, IIIldvm6 und IIIpcm2 entfernt. Maßstab: 1mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

#### 3.5 Das thoracale Nervensystem der Phasmatodea

Die Beschreibung des Nervensystems bezieht sich auf die Innervierung der Muskeln des Meso- und Metathorax der Phasmatodea. Das thoracale Nervensystem ist bislang nur bei der Plecoptere *Perla* (Wittig 1955) und für den Mesothorax der Caelifere *Locusta* (Campbell 1961) beschrieben. Für die Nerven der Phasmatodea findet die Terminologie von Marquardt (1939) Anwendung. Die mutmaßlich homologen Nerven bei *Perla* und *Locusta* werden in Klammern aufgeführt.

##### 3.5.1 Nervensystem im Mesothorax (Abb. 8-12)

Vom Mesothoracalganglion entspringt nach vorn als erster Hauptnervenast der Nervus anterior: na (Wittig 1955: II N1\*; Campbell 1961: 1B\*, 1D\*). Er zieht mit einem ventral verlaufenden Ast im häufig langgestreckten Mesothoracalsegment nach vorne und verbindet sich dort mit dem Nervus posterior (np) des ersten Thoraxsegmentes (Abb. 8a; 9a; 11a; 12). Bei dieser Verbindung findet sich eine Anastomose mit dem Transversalnerv (nt) des ersten Segmentes. Zwischen diesen beiden Anastomosen entspringt ein feiner Abzweig, der Ispm2 (M. prospina-mesopleuralis) innerviert (bei *Phaenopharos*: Abb. 9a, und *Phyllium*). Häufig liegt dieser Nervenzweig auch an der Stelle, an der die Anastomose mit dem Transversalnerv mündet (*Pseudophasma*, *Ramulus*, *Haaniella*). Bei *Sungaya* und *Eurycantha* liegt der Zweig vor den Anastomosen. Der zweite Ast von na zieht nach dorsal zu den dorsalen Längsmuskeln und innerviert diese (Abb. 8a; 9a, b; 10a; 11a; 12) und den dorsalen Transversalmuskel zum Herz (nicht dargestellt). Ebenso innerviert er die Tergalregion mit sensorischen Ästen (Abb. 8d; 9b; 11a). Bei *Medauroidea*, *Ramulus* und *Carausius* ist im Mesothorax eine Anastomose zwischen na und nl2 zu finden. Bei *Medauroidea* und *Ramulus* liegt sie median dicht am Ganglion, bei *Carausius* liegt sie dorso-lateral (Marquardt 1939).

Ein filigraner rein sensorischer Nervenast ist der Nervus lateralis 1: nl1 (Wittig 1955: IIN5\*), der kurz vor dem folgenden Nervenstamm entspringt (Abb. 12). Er verläuft ventral und ist mit dem Fettkörper verbunden. Im Meso- und Metathorax ist er leicht zu übersehen, da er extrem dünn ist und im Fettkörper verschwindet (nicht dargestellt).

Ein großer Nervenstamm entspringt kurz vor der Mitte des Ganglions. In ihm sind häufig drei Hauptnervenäste vereint (Abb. 8a, c), die jedoch knapp über dem Ganglion auseinanderstreben. Einer oder zwei Hauptnervenäste können auch einzeln, aber sehr dicht nebeneinander aus dem Ganglion entspringen (Abb. 10a, b; 11a).

Der zweite große Hauptnervenast ist der Nervus lateralis 2: nl2 (Wittig 1955: II N2\*; Campbell 1961: 3A\*). Er entspringt aus der vorderen Hälfte des Ganglions und zieht nach

lateral. Auf der Höhe der Grenze vom Sternum zur Pleura knapp unterhalb der Pleuralmuskeln Ippm1 teilt er sich in mehrere Äste auf. Der erste dieser Äste verläuft lateral oberhalb des Sternums nach vorn und innerviert dabei die in viele kleine Bündel aufgeteilten Ippm1 (M. mesotransanapleuralis; Abb. 8a; 9a; 10a; 11a). Bei manchen Vertretern zweigt von diesem Nervenast ein kleiner Nerv zum Bündel von Ispm1 (M. mesopleura-sternalis) ab (*Eurycnema*, Abb. 11a). Dieser Ast verläuft dann links vom großen Ast, der den Ippm1 innerviert. Innerhalb einer Art können jedoch Variationen auftreten. Im Metathorax von *Eurycnema* beispielsweise zweigt der Nervenast zu Ispm1 rechts vom ersten Nervenast ab, der die Ippm1-Muskeln versorgt (Abb. 11c). Bei flügellosen Arten fehlt der Muskel Ispm1, es fehlt hier auch der zugehörige Nervenast. Der folgende große Nervenast zieht nach dorsal und auf der Höhe zwischen Tergum und Episternum nach vorn und versorgt die in viele Fasern aufgeteilten Tergopleuralmuskeln (Itpm13, M. mesonoto-mesepisternalis; Abb. 8a; 9a; 10a; 11a) Der letzte (rechts) liegende Ast aus dem Stamm nl2 teilt sich auf und versorgt mit einem Abzweig Ipcm2 (M. mesobasalare-trochantinalis; Abb. 8a, b; 10a; 11a; 12), und die bei geflügelten Formen vorhandenen Ipcm1 und Ipcm4 (Abb. 11b; 12). Der zweite Abzweig dieses Astes innerviert Iidvm3 (Abb. 8b, c; 9c; 10c; 11a; 12). Bisweilen entspringt der Zweig zu Muskel Ipcm2 auch aus dem Nervenast zu Itpm 13 (*Medauroidea*, Abb. 8a). Nervus lateralis 3: nl3 (Wittig 1955: II N4\*; Campbell 1961: 3C\*, 4B\* partim) ist der nächste Hauptnervenast des oben erwähnten Stammes. Bei *Agathemera* und *Eurycnema* entspringt er getrennt von nl2 aus dem Ganglion (Abb. 10a, b, c; 11a, b). Nach kurzem gemeinsamem Verlauf bis etwa zur Mitte des Sternums streben mehrere Äste auseinander. Der erste Ast von links zieht nach dorsal an Muskel Ispm1 vorbei unter Iidvm7 (M. mesonoto-trochanteralis) und innerviert diesen von extern (die der Pleura zugewandte Seite des Muskels; Abb. 11a). Er gibt einen Zweig nach rechts ab, der unter Iidvm7 und Iidvm4 zu Ipcm5 (M. mesanepisterno-trochanteralis) zieht und diesen innerviert (Abb. 11a, b). Bei flügellosen Arten, wie z.B. *Medauroidea* und *Agathemera* innerviert, bedingt durch die Position der Muskeln, der rechte Zweig den Muskel Iidvm7 (Abb. 8c; 10b). Der zweite Nervenast zweigt sich weiter auf. Der obere Abzweig teilt sich auf und versorgt Iiscm2 (M. mesofurca-coxalis posterior), Iiscm3 (M. mesofurca-coxalis medialis), Iisp2 (M. mesofurca-pleuralis) und Iipcm3 (M. mesanepisterno-coxalis anterior) (Abb. 8b, c; 11b; 12). Der untere Abzweig nahe dem Ganglion innerviert Iiscm1 (M. mesofurca-coxalis anterior; Abb. 8c; 9c; 10b; 11b; 12). Von nl3 läuft eine Anastomose zu nl5, so dass die eben erwähnten Muskeln auch von Axonen des nl5 innerviert werden. Die Anastomose nl3-nl5 liegt häufig zwischen der Abzweigung zu Iiscm1 und dem oberen verästelten Teil des nl3 (Abb. 12).

Nervus lateralis 4: nl4 (Wittig 1955: II N3\*; Campbell 1961: 4A\* partim?, 3B\* partim) ist der hintere (rechte) Nervenast, der aus dem gemeinsamen Stamm (nl2, 3, 4) am Ganglion entspringt. Er kann auch separat, dann aber dicht neben nl3 entspringen (Abb. 11a; 12). Er bildet häufig eine Anastomose mit ncr, und entsendet einen Ast in die Coxa. Zudem besitzt er einen unscheinbaren sensorischen Ast in der Coxalregion (nicht abgebildet).

Nervus lateralis 5: nl5 (Wittig 1955: II N7\*; Campbell 1961: 4A\*, 4B\* partim, 4D\*) entspringt oft aus einem gemeinsamen Stamm mit dem Nervus cruris (ncr) in der Mitte des Ganglions (Abb. 9b, c; 10a, b; 12), er kann jedoch auch kurz vor dem ncr separat aus dem Ganglion entspringen, dies variiert auch innerhalb einer Art. Er zieht Richtung dorsal und verläuft bei flügellosen Arten oft unter (extern zu) Ipcm2 und Iidvm7. Er innerviert Iidvm4 (M. mesonoto-coxalis anterior), Iidvm5 (M. mesonoto-coxalis posterior) und Iidvm6 (M. mesocoxa-subalaris; Abb. 8b; 9b; 10a, b; 11a; 12). Hierbei variiert die relative Lage des Nervenastes und der Muskeln zueinander (Abb. 9b, 10b, 11a). Nahe am Ganglion bildet er eine Anastomose mit nl3, so dass es möglich ist, dass die von diesem Nerv innervierten Muskeln (Iispm2, Iipcm3, Iiscm2, Iiscm3) auch von Axonen aus nl5 angesteuert werden.

Nervus cruris: ncr (Wittig 1955: II N6\*; Campbell 1961: 5B\*) ist der kräftigste Hauptnervenast und zieht in das Bein, um die dortigen Muskeln zu versorgen (Abb. 8b; 9b, c; 10a, b, c; 11a, b; 12).

Nervus posterior: np (Wittig 1955: II N8\*; Campbell 1961: M.Rn.a\*, Mt.1a\*) entspringt hinten aus dem Ganglion und zieht caudad, um sich dann mit na des Metathorax zu vereinigen. In der Region dieser Verbindung findet sich eine weitere mit dem Transversalnerv (nt) des zweiten Segmentes (Abb. 8b, 11a). In der Nähe dieser beiden Anastomosen entspringt ein feiner Zweig, der den Iispm3 (M. mesospina-metanepisternalis) innerviert (Abb. 8b; 10a; 11a; 12). Zudem gibt er ventral einen Ast zu Iivlm5 (M. mesospina-metafurcalis) ab (Abb. 8a, b; 10a; 11a).

Der Nervus transversus (nt) zweigt vom Mediannerv im posterioren Bereich des Ganglions oder kurz dahinter ab. Er zieht nach lateral und innerviert dort Iidvm8 (M. mesofurcaphragmalis), Iidvm9 (M. mesospina-phragmalis) und Iitpm10 (M. mesepimero-subalaris; Abb. 8b; 9b; 11a, b; 12).



#### 3.5.2 Nervensystem im Metathorax (Abb. 8-11, 13)

Vom Metathoracalganglion entspringt vorn als erster Hauptnervenast der Nervus anterior: na (Wittig 1955: III N1\*). Er zieht mit einem ventral verlaufendem Ast nach vorne und bildet eine Anastomose mit dem Nervus posterior (np) des zweiten Thoraxsegmentes (Abb. 8d; 9d; 10d; 11d; 13). Kurz vor dieser Anastomose findet sich eine weitere mit dem Transversalnerv (nt) des zweiten Segmentes (Abb. 11c; 13). Zwischen diesen beiden Anastomosen entspringt ein feiner Abzweig, der den IIspm3 (M. mesospina-metanepisternalis) innerviert (Abb. 11c; 13). Der zweite Ast von na zieht nach dorsal zu den dorsalen Längsmuskeln und innerviert diese (Abb. 8d; 9d; 11c; 13) und den dorsalen Transversalmuskel zum Herz (nicht dargestellt). Ebenso innerviert er die Tegalregion mit sensorischen Ästen (Abb. 8d; 9d; 10d). Dieser Nervenast bleibt auch in kräftiger Ausprägung im Metathorax flügelloser Vertreter der Phasmatodea (z.B. *Sungaya*, *Ramulus*, *Carausius*) erhalten, obwohl dort die dorsalen Längsmuskeln häufig bis auf bindegewebige Stränge oder vollständig reduziert sind (Abb. 8d; 9d; 10d). Von oberem Teil dieses Nervenastes besteht bei manchen Arten (*Eurycnema*: Abb. 11c, *Sipyloidea*, *Pseudophasma* und *Phaenopharos*: Abb. 9d; 13) eine lange Anastomose zum ventral gelegenen Teil von na.

Ein filigraner rein sensorischer Nervenast ist Nervus lateralis 1: nl1 (Wittig 1955: III N5\*), der kurz vor dem folgenden Nervenstamm entspringt. Er verläuft ventral und ist mit dem Fettkörper verbunden. Im Meso- und Metathorax ist er leicht zu übersehen, da er extrem dünn ist und im Fettkörper verschwindet (nicht dargestellt).

Es folgt ein weiterer Nervenstamm, der kurz vor der Mitte des Ganglions entspringt. In ihm können drei Hauptnervenäste vereint sein, die jedoch knapp über dem Ganglion auseinanderstreben (Abb. 8d, e; 10d, e). Oft entspringen einer oder zwei Hauptnervenäste einzeln, aber sehr dicht nebeneinander aus dem Ganglion (Abb. 9e; 11e, f; 13).

Der zweite große Hauptnervenast ist der Nervus lateralis 2: nl2 (Wittig 1955: III N2\*). Nach kurzem gemeinsamem Verlauf teilt er sich in vier Äste auf. Der erste dieser Äste zieht nach vorn und innerviert die in viele kleine Bündel aufgeteilten IIIppm1 (M. metatransanapleuralis; Abb. 8d; 9d; 10d; 11e; 13). Der zweite große Ast (dorsal davon) innerviert die Bündel (bei kurzflügeligen Arten ein Bündel) von IIIspm1 (M. metapleura-sternalis; Abb. 9d; 11c, d; 13). Bei flügellosen Arten fehlt dieser Muskel, es fehlt hier auch der zugehörige Nervenast. Der nächste Ast zieht nach dorsal und vorn und innerviert die in viele kleine Bündel aufgeteilten IIItpm13, M. metanoto-metepisternalis (Abb. 8d; 10d). Bei flügellosen Arten ist Muskel IIIpcm1 (M. metanepisterno-trochantinalis) vorhanden. Dieser Muskel erhält einen kurzen Nervenzweig vom zweiten Ast des nl2 (Abb. 8e). Der dritte Ast innerviert IIIpcm2 (M.

metabasalare-trochantinalis) und IIIpcm4 (M. metanepisterno-coxalis posterior) (Abb. 8e; 9d, e; 11d, e; 13). Ein kurzer Abzweig dieses Astes läuft unter IIIidvm3 durch, versorgt diesen Muskel und verläuft dann weiter parallel dazu nach dorsal und vorn (*Eurycnema goliath*: Abb. 11c, d). In der vorderen Hälfte des Segmentes teilt sich dieser Nervenast. Ein Zweig innerviert die Muskeln IIItpm1 (M. mesophragma-metanepisternalis), IIItpm3 (M. metanoto-basalaris), der weiter nach dorsal strebende Zweig innerviert IIItpm4 (M. metanoto-pleuralis anterior; Abb. 11c; 13). Bei flügellosen Arten teilt sich nl2 oft in zwei große Äste auf (Abb. 8d; 9d), IIIpcm1 und IIIpcm2 werden von Abzweigen des Astes zu IIItpm13 innerviert (Abb. 8e; 9e; 10f; 13).

Nervus lateralis 3: nl3 (Wittig 1955: III N4\*) ist der nächste Hauptnervenast des oben erwähnten Stammes. Nahe dem Ganglion teilt er sich in zwei Äste auf. Ein Ast innerviert IIIidvm7 (M. metanoto-trochanteralis; Abb. 8e; 9d; 10e; 11d; 13). Dieser Ast ist bei geflügelten Phasmatodea ungeteilt (*Eurycnema*, Abb. 11d). Der zweite Nervenast zweigt sich weiter auf. Ein Zweig steigt auf zu IIIidvm7 und IIIpcm5 (M. metanepisterno-trochanteralis, nur bei flügellosen Phasmiden in dieser Aufteilung vorhanden: Abb. 8d, e; 10e). Von diesem Zweig gehen in der Nähe der Furca nach rechts weitere Äste ab. Der oberste Abzweig innerviert IIIscm6 (M. metafurca-trochanteralis; Abb. 8e; 10e; 11d; 13). Manchmal bildet dieser Zweig eine Anastomose mit nl5 (Abb. 13). Der mittlere Zweig teilt sich auf und versorgt IIIscm2 (M. metafurca-coxalis posterior), IIIscm 3 (M. metafurca-coxalis medialis), IIIspm2 (M. metafurca-pleuralis) und IIIpcm3 (M. metanepisterno-coxalis anterior) (Abb. 8d, e; 11c, f; 13). Der untere Abzweig nahe dem Ganglion innerviert IIIscm1 (M. metafurca-coxalis anterior; Abb. 8e; 9e; 11d; 13). Nahe dem Ganglion besteht eine Anastomose zwischen nl3 und nl5, so dass die eben erwähnten Muskeln auch von Axonen des nl5 innerviert werden (Abb. 8e; 9e; 10e; 13).

Nervus lateralis 4: nl4 (Wittig 1955: III N3\*) ist der hintere Nervenast, der aus dem gemeinsamen Stamm (nl2, 3, 4) am Ganglion entspringt. Er bildet eine Anastomose mit dem ncr und entsendet einen Ast in die Coxa (Abb. 10d; 13). Zudem besitzt er einen unscheinbaren sensorischen Ast in der Coxalregion (nicht abgebildet).

Nervus lateralis 5: nl5 (Wittig 1955: III N7\*) entspringt oft aus einem gemeinsamen Stamm mit dem Nervus cruris (ncr) in der Mitte des Ganglions (Abb. 9e; 10d, e; 11d, e, f; 13), er kann jedoch auch kurz vor dem ncr separat aus dem Ganglion entspringen; dies variiert auch innerhalb einer Art. Er verläuft unter (extern zu) IIIpcm2 und IIIidvm7. Er innerviert IIIidvm6 (M. metacoxa-subalaris) und IIIidvm4 (M. metanoto-coxalis anterior) und innerviert diese beiden Muskeln mit einigen Aufzweigungen an ihrer Unterseite (Abb. 11d). Dies kann jedoch

stark variieren (Abb. 8d; 9d, e; 10d). IIIIdvm5 (M. metanoto-coxalis posterior) innerviert er ebenfalls (Abb. 8d; 9e; 10d; 11e; 13). Er versorgt auch den IIItpm9 (M. metepimero-axillaris tertius). Nahe am Ganglion bildet er eine Anastomose mit nl3, so dass es möglich ist, dass die von diesem innervierten Muskeln (IIIscm2, IIIscm3, IIIspm2, IIIpcm3) auch von Axonen aus nl5 angesteuert werden (Abb. 8e; 9e; 10e; 11f; 13).

Nervus cruris: ncr (Wittig 1955: III N6\*) ist der kräftigste Hauptnervenast und zieht in das Bein, um die dortigen Muskeln zu versorgen (Abb. 8d, e; 9e; 10d, e; 11e, f; 13).

Nervus posterior: np (Wittig 1955: III N8\*) entspringt hinten aus dem Ganglion und zieht nach caudad, um die Muskeln des ersten Abdominalsegmentes zu innervieren. Er gibt zunächst einen Ast nach dorsal zu den dorsalen Längsmuskeln des ersten Abdominalsegmentes ab (als na des ersten Abdominalsegmentes, Abb. 8e; 9d; 13). Er zieht weiter nach hinten und verzweigt sich dann auf den schlanken Tergosternalmuskeln des Abdomens und zieht zu den zahlreichen kurzen Tergopleuralmuskeln im ersten Abdominalsegment. Zudem gibt er nahe seiner Biegung nach oben Nervenäste zu den ventralen Längsmuskeln des ersten Abdominalsegmentes ab (Abb. 8d, e; 9d; 10d; 13). In manchen Fällen bildet der vordere Teil (na des ersten Abdominalsegmentes) eine Anastomose mit dem Transversalnerv nt (Abb. 8d) oder er verläuft eine längere Strecke gemeinsam mit nt, ohne dass die Nervenstränge genau zu trennen sind (Abb. 9d; 11c).

Der Nervus transversus (nt) zweigt vom Mediannerv im posterioren Bereich des Ganglions ab. Er zieht nach dorsal und innerviert dort IIItpm10 (M. metepimero-subalaris). Ein weiterer Ast innerviert IIIIdvm8 (M. metafurca-phragmalis; Abb. 8d, e; 9d). Die möglichen Verbindungen zu na des ersten Abdominalsegmentes wurden weiter oben erwähnt.

### **3.6 Mantophasmatodea**

Die Morphologie des Meso- und Metathorax wird in der vorliegenden Arbeit erstmalig für einen Vertreter der Mantophasmatodea beschrieben. Es stand ein mikrocomputertomographischer Datensatz zur Verfügung. Im Folgenden wird nur die Muskulatur beschrieben, da Innervierungsdaten bislang nicht vorliegen.

#### **3.6.1 Meso- und Metathorax von *Austrophasma caledonensis***

Meso- und Metathorax sind relativ gleichförmig aufgebaut. Der Mesothorax ist etwas länger als der Metathorax. Die Terga sind einfach und nicht weiter unterteilt. Zwischen Meso- und Metatergum befindet sich eine deutliche Intersegmentalfalte. Das erste Abdominaltergum ist frei vom Metathorax. Sowohl im Meso- als auch im Metathorax ist das Episternum deutlich

größer als das Epimeron (Abb. 14a, b). Die Pleuralleiste verläuft in beiden Segmenten sehr schräg und bildet jeweils im vorderen Teil des Segmentes auch die Obergrenze des Episternums (Abb. 14 b). Vom Hinterende der Pleuralleiste ragt ein langer Pleuralarm in das jeweilige Segment (Abb. 14 c). Der Trochantin ist groß und artikuliert lateral mit der Coxa (Abb. 14a).

Die Coxen sind länglich. Die Stigmen liegen vor dem Episternum in der Pleuralmembran. Ventral sind eine zapfenförmige Prospina und eine zapfenförmige Mesospina vorhanden (Abb. 14c).

Meso- und Metafurca sind jeweils sehr ausladend und kräftig. Sie sind nach vorn zu einem Fortsatz ausgezogen, so dass ihre Basis dreieckig erscheint (Abb. 14c). Die Furcaarme sind kräftig und besitzen ungefähr auf der Höhe der Mitte von der Coxenöffnung einen kräftigen Fortsatz, der nach vorn weist (Abb 14c). Im Mesothorax sind diese Fortsätze breiter als im Metathorax. In der Mitte des Basisternums erhebt sich von der Basis der Furca aus nach vorn eine leistenartige Verdickung (Abb. 14c).

#### **3.6.2 Muskulatur des Meso- und Metathorax von *Austrophasma caledonensis***

##### **Muskulatur des Mesothorax**

###### **Dorsale Längsmuskeln**

Iidlm1 besteht aus zwei unterschiedlich breiten Bündeln. Ursprung: Antecosta des Prothorax, Insertio: Antecosta des Mesothorax (Abb. 15a, b).

Iidlm2 verläuft schräg und extern zu Iidlm1, kürzer als der vorige. Ein weiteres Bündel setzt im posterioren Bereich des Tergums an. Ursprung: auf der Fläche des Mesonotums, Insertio: lateral an der Vorderkante des Metanotums (Abb. 15c).

###### **Dorsoventralmuskeln**

Iidvm2: *M. mesonoto-trochantinalis anterior* (von Kelér 1963: 103\*; Matsuda 1970: t-ti 1, 2\*) ist ein relativ schlanker Muskel; Ursprung: Fläche des Mesonotum, Insertio: auf dem Trochantin vor dessen Gelenkung mit der Coxa (Abb. 15a, b).

Iidvm4 ist ein großer, in drei Bündel aufgeteilter Muskel; Ursprung: in Längsrichtung fast auf der gesamten Länge des Mesonotums (Abb. 15b), Insertio: am hinteren Rand der Mesocoxa.

Iidvm7, ein kräftiger Muskel; Ursprung: auf dem Mesonotum lateral von Iidvm4 (Abb. 15b, c), I: in einer gemeinsamen Sehne mit Iipcm5 am Trochanter.

Iidvm8: ein schlankes, aber kompaktes Muskelbündel; Ursprung: auf der dorsalen Seite der Mesofurca, Insertio: im lateralen Bereich des Mesophragmas (Abb. 15b).

#### **Tergopleuralmuskeln**

Iitpm1: *M. prophragma-mesanepisternalis* (von Kelér 1963: 106\*, Matsuda 1970: t-p 3\*) ist sehr kurz und zweigeteilt, Ursprung: Vorderkante des Mesonotums, Insertio: vorderer Bereich des Mesepisternums (Abb. 15d).

Iitpm5 (*M. mesonoto-pleuralis medialis*) ist ein breiter kurzer Muskel. Ursprung: am Seitenrand des Mesotergums, Insertio: auf dem Pleuralarm der Mesopleura (Abb. 15d).

#### **Sternopleuralmuskeln**

Ispm2: *M. prospina-mesopleuralis*, ein kräftiges Bündel; Ursprung: an der Seite der Prospina, Insertio: vorderer Teil des Mesepisternum (Abb. 15a, c).

Iispm1 (*M. mesopleura-sternalis*) verbreitert sich fächerartig nach vorne. Ursprung: nahe des Vorderrandes des Mesepisternums, Insertio: Mesosternum. (Abb. 15d)

Iispm2: *M. mesofurca-pleuralis*, Ursprung: breit am Pleuralarm, Insertio: an der Spitze der Furca (Abb. 15b, c).

Iispm3: *M. mesopsina-metanepisternalis*, ein kräftiges Bündel, im oberen Bereich zweigeteilt (Abb. 15a); Ursprung: an der Spitze der Mesospina, Insertio: vorderer Rand des Metepisternums.

#### **Pleurocoxalmuskeln**

Iipcm3 (Abb. 15a, b, c): *M. mesanepisterno-coxalis anterior*, ein großer Muskel, der nach vorne fächerförmig ausgebreitet ist. Ursprung: am vorderen Teil des Mesepisternums nahe des Vorderrandes, Insertio: am Rand der Mesocoxa, anterior vor der seitlichen Gelenkung der Coxa.

Iipcm5: *M. mesanepisterno-trochanteralis*, Ursprung: anterodorsaler Teil des Mesanepisternums, Insertio: an der gemeinsamen Sehne mit Iidvm7 am Trochanter.

#### **Sternocoxalmuskeln**

Iscm7: fehlt.

Iiscm1: *M. mesofurca-coxalis anterior*, ein sehr filigraner Muskel; Ursprung: an der Basis der Mesofurca, Insertio: vorderer Rand der Mesocoxa neben deren Gelenkung mit dem Trochantin (Abb. 15d).

Iiscm3: *M. mesofurca-coxalis medialis*, kurz und kräftig; Ursprung: Ventralseite des Armes der Mesofurca, Insertio: mesaler Rand der Coxa (Abb. 15c).

IIs cm4: *M. mesofurca-coxalis lateralis* (von Kelér 1963: 128\*?; Matsuda 1970: s-cx 2\*) ist sehr klein; Ursprung: ventral an der Mesofurca, Insertio: lateral an der Basis der Mesocoxa, hinter deren seitlicher Gelenkung (Abb. 15d).

IIs cm5: *M. mesospina-coxalis* (von Kelér 1963: 130\*; Matsuda 1970: s-cx 4\*), Ursprung: vorderer Teil der Mesospina, Insertio: hinterer Rand (Wand) der Mesocoxa (Abb. 15b).

#### **Ventrale Längsmuskeln**

Iv lm6: *M. profurca-mesospinalis*, ein langer schlanker Muskel; Ursprung: am Hinterrand (Basis) der Profurca, Insertio: an der Spitze der Mesospina (Abb. 15a).

Iv lm7: Ursprung: an der Profurca, Insertio: an der Mesofurca (nicht abgebildet).

Iv lm9 fehlt.

Iv lm3 (*M. mesofurca-metafurcalis*) ist ein breiter in zwei Bündel aufgeteilter Muskel. Ursprung: hinterer Teil der Mesofurca, Insertio: vorderer Teil der Metafurca (15a).

#### **Muskeln des Metathorax**

##### **Dorsale Längsmuskeln**

III d lm1: *M. mesophragma-metaphragmalis*, ein breites Bündel; Ursprung: Mesophragma, Insertio: Metaphragma (Abb. 15a, b).

III d lm2: *M. metanoto-phragmalis*: verläuft schräg und extern zu IId lm1, kürzer als der vorige. Ein zweites Bündel inseriert im hinteren Bereich des Tergums (Abb. 15c). Ursprung: auf der Fläche des Metanotums, Insertio: lateral an der Vorderkante des ersten Abdominalsegmentes.

##### **Dorsoventralmuskeln**

III d vm2: *M. metanoto-trochantinalis anterior* (von Kelér 1963: 138\*; Matsuda 1970: t-ti 1, 2\*) ist relativ groß. Ursprung: Fläche des Metanotum, Insertio: auf dem Trochantin vor dessen Gelenkung mit der Coxa. Er zieht ventral unter III d vm7 zum Trochantin (Abb. 15b).

III d vm4 (Abb. 15a, b): *M. metanoto-coxalis anterior*, ein großer Muskel mit ausgedehnter Ausatzfläche am Tergum. Ursprung: auf dem Metanotum, Insertio: am hinteren Rand der Metacoxa.

III d vm7 (*M. metanoto-trochanteralis*) ist ein kräftiger Muskel. Ursprung: auf dem Metanotum, Insertio: in einer gemeinsamen Sehne mit III pcm5 am Trochanter (Abb. 15b, c).

III d vm8: *M. metafurca-phragmalis*, Ursprung: auf der dorsalen Seite der Metafurca, Insertio: im lateralen Bereich des Metaphragmas.

### **Tergopleuralmuskeln**

IIItpm1: M. mesophragma-metanepisternalis, sehr kurz, zweigeteilt; Ursprung: Vorderkante des Metanotums, Insertio: vorderer Bereich des Metepisternums (Abb. 15d).

IIItpm5: M. metanoto-pleuralis medialis, ist breit und kurz; Ursprung: auf dem Metanotum, ungefähr in der Mitte zwischen Medianlinie und Seitenrand des Metatergums, Insertio: auf dem Pleuralarm der Metapleura (Abb. 15d).

### **Sternopleuralmuskeln**

IIIspm1: M. metapleura-sternalis, nach vorne hin fächerförmig erweitert; Ursprung: nahe des Vorderrandes des Episternums, Insertio: Metasternum (Abb. 15d).

IIIspm2: M. metafurca-pleuralis, ein kleiner Muskel; Ursprung: am Pleuralarm, Insertio: an der Spitze der Furca (Abb. 15d).

### **Pleurocoxalmuskeln**

IIIpcm3: M. metanepisterno-coxalis anterior, relativ groß, nach vorne fächerförmig ausgebreitet (Abb. 15a, c); Ursprung: am vorderen Teil des Metepisternums nahe des Vorderrandes, Insertio: am Rand der Metacoxa anterior vor der seitlichen Gelenkung der Coxa.

IIIpcm5 (M. metanepisterno-trochanteralis) ist ein schlanker Muskel. Ursprung: anterodorsaler Teil des Metanepisternums (zwischen IIdvm4 und IIscm4), Insertio: an der gemeinsamen Sehne mit IIdvm7 am Trochanter (Abb. 15b, c).

### **Sternocoxalmuskeln**

IIscm7: M. mesospina-metacoxalis (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: s-cx 1, 7\*) ist ein flacher breiter Muskel. Ursprung: an der Seite der Mesospina, Insertio: vorderer Rand der Metacoxa (Abb. 15a).

IIIscm1: fehlt.

IIIscm3: M. metafurca-coxalis medialis, ein kleiner Muskel. Ursprung: Ventralseite des Armes der Metafurca, Insertio: mesaler Rand der Coxa (Abb. 15b).

IIIscm4: M. metafurca-coxalis lateralis (von Kelér 1963: 159\*; Matsuda 1970: s-cx 2\*) ist sehr klein, Ursprung: ventral an der Spitze der Metafurca, Insertio: lateral an der Basis der Metacoxa, hinter deren seitlicher Gelenkung.

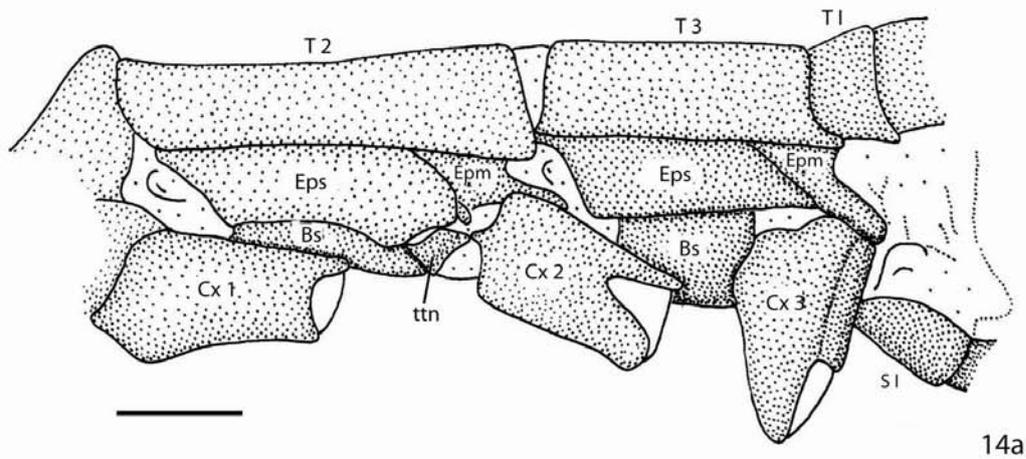
IIIscm5: *M. metaspina-coxalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: s-cx 4\*, Abb. 15c),  
Ursprung: auf dem Hinterrand des Metasternums in der Mitte, Insertio: hinterer Rand (Wand)  
der Metacoxa.

#### **Ventrale Längsmuskeln (Abb. 15a)**

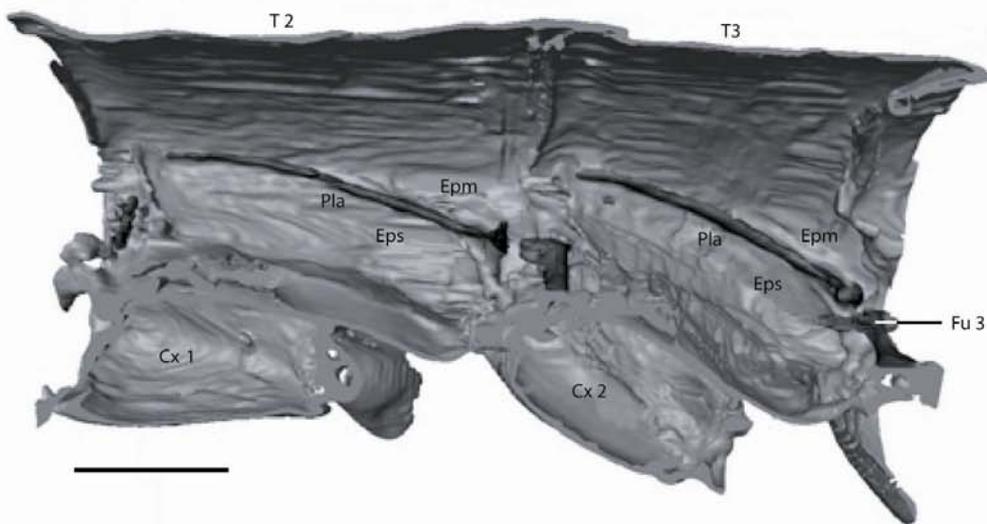
IIvlm5: *M. mesospina-metafurcalis*, ein Muskelstrang, von zweien der kürzere; Ursprung:  
Spitze der Mesospina gemeinsam mit IIvlm6, Insertio: Metafurca.

IIvlm6: *M. mesospina-abdominosternalis* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p-s 13\*), ein  
Muskelstrang, von zweien der längere; Ursprung: Spitze der Mesospina, gemeinsam mit  
IIvlm5, Insertio: lateraler Rand des zweiten Abdominalsternites.

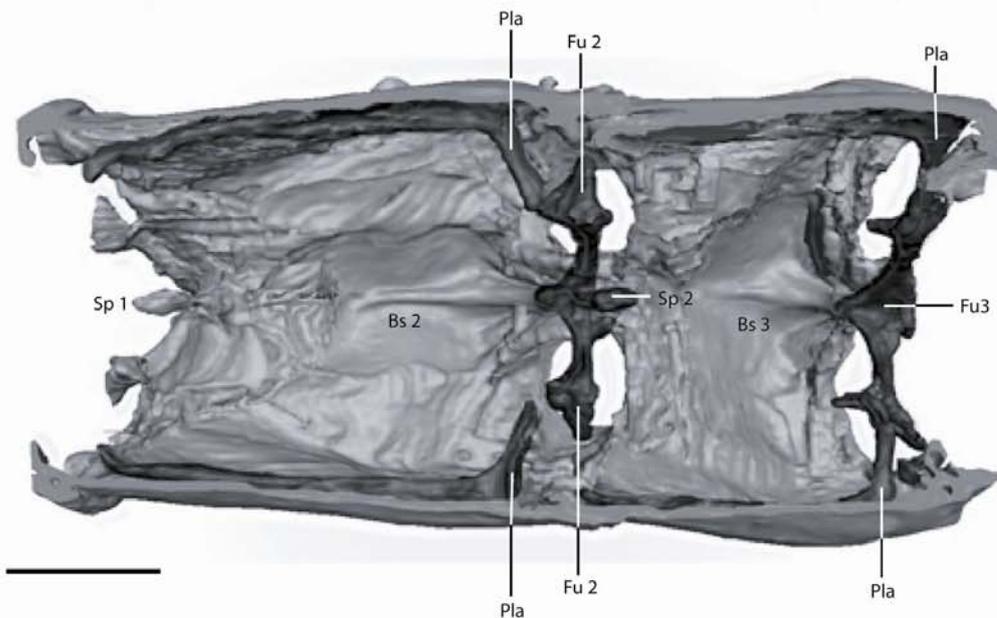
IIIvlm2: *M. metafurca-abdominosternalis* (von Kelér 1963: 134\*; Matsuda 1970: s 20\*) ist  
ein breiter flacher Muskel, Ursprung: Metafurca, Insertio: Vorderrand des zweiten  
Abdominalsternums.



14a



14b



14c

Abb. 14a: Lateralansicht des Meso- und Metathorax von *Austrophasma caledonensis*, Nympe.  
 Abb. 14b, c: Dreidimensionale Rekonstruktion von mikrocomputertomographischen Aufnahmen  
 des Meso- und Metathorax von *Austrophasma caledonensis*. 14b: Lateralansicht; Furca und  
 Pleuralleiste dunkel hervorgehoben, 14c: Ansicht durch das geöffnete Tergum auf die  
 Ventralseite; Furca, Mesospina und Pleuralleiste dunkel hervorgehoben. Maßstab: 0,5 mm;  
 Orientierung: ← anterior, → posterior.

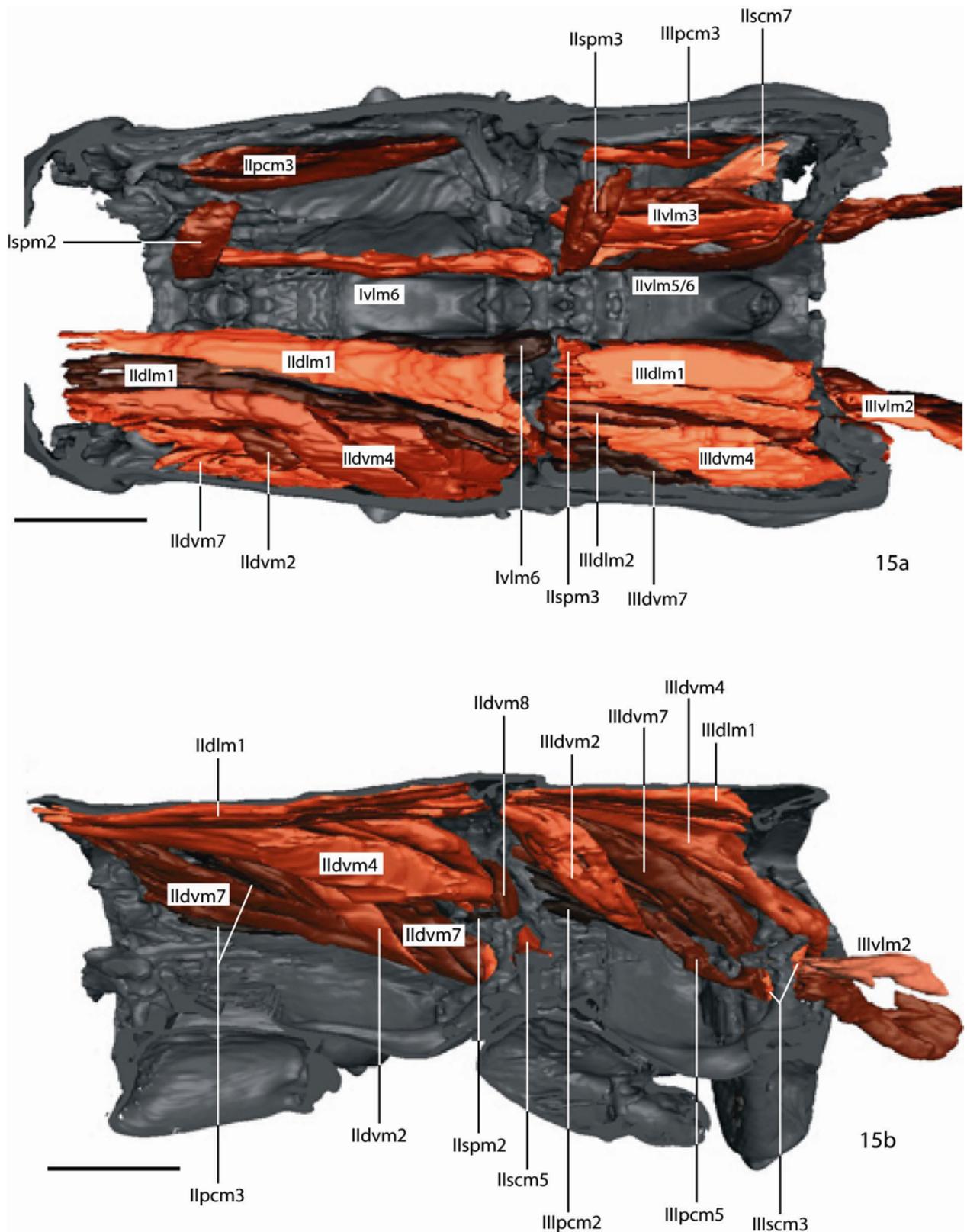


Abb. 15 a,b: *Austrophasma*: Dreidimensionale Rekonstruktion von mikrocomputertomographischen Aufnahmen der Meso- und Metathoraxmuskulatur. 15a: Aufsicht auf die Muskeln durch das geöffnete Tergum, 15b: Lateralansicht der innersten Muskelschicht. Maßstab: 0,5 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior.



### 3.7 Embioptera

Für diese Studie lag nur ein männliches Exemplar vor. Es stand ein mikrocomputertomographischer Datensatz zur Verfügung. Im Folgenden wird wiederum nur die Muskulatur beschrieben, da Innervierungsdaten bislang nicht vorliegen.

#### 3.7.1 Meso- und Metathorax von *Antipaluria caribbeana* (Embioptera)

Meso- und Metanotum sind stark sklerotisiert und im anterioren Bereich stark aufgewölbt (Abb. 17), um den kräftigen Dorsoventralmuskeln Ansatzfläche zu bieten. Phragmata sind vorhanden und gut entwickelt (Abb. 17b). Das Tergum des ersten Abdominalsegmentes ist frei vom Metathorax (Abb. 16a).

Die Pleuren beinhalten ausgedehnte membranöse Bereiche. Das Episternum und das Epimeron sind stark sklerotisiert. Basalare und Subalare waren, bedingt durch die Präparation für die Mikro-Computertomographie, nicht erkennbar, weil der Flügel sie verbirgt. Das Mesepimeron beginnt am anterioren Bereich des Mesothorax und wird durch die schräg und in der hinteren Hälfte leicht bogenförmig verlaufende Pleuralnaht vom großen Episternum getrennt (Abb. 16a). Das Mesepisternum ist in der Mitte stark nach ventral ausgezogen. Aus dem posterioren ventralen Hinterrand des Episternums geht der sehr schmale Trochantin hervor, der ventrolateral mit der Coxa artikuliert (Abb. 16a). Dies ist sowohl im Meso- als auch im Metathorax der Fall (Abb. 16a). Im Metathorax ist die Pleuralnaht in sich gerader, ihr Verlauf ist ähnlich schräg wie im Mesothorax (Abb. 16a).

Das Mesosternum gliedert sich in ein vorderes breites Basisternum, welches sich stark verjüngt und dann in das Furcasternum übergeht (Abb. 16b). Basisternum und Furcasternum sind ohne Grenze miteinander verbunden. Sie sind durch eine Verdickung vom Präepisternum abgegrenzt (Abb. 16a). Das Präepisternum geht beiderseits in das Spinasternit über, das am weitesten caudal im Mesothorax liegt (Abb. 16b). An das Spinasternum des Mesothorax grenzt das Basisternum des Metathorax an, welches wie im Mesothorax in das Furcasternum übergeht (Abb. 16b). Auch im Metathorax ist das Präepisternum durch eine Verdickung des leicht gewölbten Basi- und Furcasternums von letztgenannten differenziert. Auch hier stehen die Sklerite jedoch miteinander in Verbindung, beziehungsweise sind miteinander verschmolzen.

An das Furcasternum des Mesothorax schließt sich das erste Abdominalsternum an (Abb. 16b). Von ventral ist der Trochantin zu erkennen, welcher mit der Coxa artikuliert (Abb. 16b).

### **3.7.2 Muskulatur von *Antipaluria caribbeana***

#### **Muskulatur des Mesothorax**

##### **Dorsale Längsmuskeln (Abb. 17a)**

Iidlm1 besteht aus einem sehr breiten Bündel und einem schmalen daneben. Ursprung: Mitte des Prothorax, Insertio: Mitte des Mesothorax.

Iidlm2: Ursprung: auf der Fläche des Mesothorax, lateral von Iidlm1, Insertio: am Vorderrand des Metathorax.

##### **Dorsoventralmuskeln**

Iidvm1: *M. mesonoto-sternalis* (von Kelér 1963: 100\*, 101\*; Matsuda 1970: t-p 5, 6\*) ist ein sehr kräftiger kompakter Muskel. Ursprung: vorderer Bereich des Mesonotum, Insertio: Mesosternum auf einer großen Fläche vor der Furca (Abb. 17b).

Iidvm2: *M. mesonoto-trochantinalis anterior* (von Kelér 1963: 103\*, Matsuda 1970: t-ti 1, 2\*), schlanker als Iidvm1; Ursprung: vorderer Bereich des Mesonotum lateral von Iidvm1, Insertio: am Trochantin (Abb. 17b).

Iidvm4 ist ein kräftiger Muskel. Ursprung: auf der Fläche des Mesonotum nahe Iidvm1, Insertio: am hinteren Rand der Coxa (Abb. 17b).

Iidvm5: nicht gefunden.

Iidvm6: ein kompakter Muskel; Ursprung: hinterer Rand der Mesocoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: am Subalare (Abb. 17c).

Iidvm7: ein schlanker, aber kompakter Muskel; Ursprung: auf dem Mesonotum, lateral von Iidvm4, Insertio: am Trochanter (Abb. 17c).

Iidvm8: schmal, aber kompakt; Ursprung: auf der Spitze des Armes der Mesofurca, Insertio: ventral am Mesothorax (Abb. 17b).

##### **Tergopleuralmuskeln (Abb. 17d)**

Iitpm1: *M. prothorax-mesepisternalis* (von Kelér 1963: 106\*; Matsuda 1970: t-p 3\*) ist relativ breit und flach. Ursprung: im anterolateralen Bereich des Notum, Insertio: an einer Leiste, die von innen das Anepisternum vom Episternum abteilt (Abb. 17d).

Iitpm5: Ursprung: auf der Pleuralleiste, Insertio: am Rand des Mesonotum.

Iitpm6: Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste direkt hinter Iitpm5, Insertio: am hinteren Flügelgelenkfortsatz.

Iitpm7: *M. mesepisterno-axillaris* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-p 13\*). Breit und flach, Ursprung: dorsal vorn am Episternum, Insertio: am 3. Axillare.

Iltpm10 ist ein zweigeteiltes schlankes Bündel. Ursprung: auf dem dorsalen Rand des Mesepimeron, Insertio: am Subalare, ist hier kürzer.

#### **Pleurocoxalmuskeln**

Iipcm2 ist recht kräftig. Ursprung: auf dem vorderen Teil des Mesepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa (Abb. 17c).

Iipcm4: Ursprung: im hinteren Bereich des Mesepisternum, Insertio: lateraler Rand der Mesocoxa (Abb. 17d).

#### **Sternopleuralmuskeln**

Ispm2 ist recht breit. Ursprung: an der Prospina, Insertio: am Mesepisternum (Abb. 17d).

Ispm1: Besteht bei *Antipaluria* aus zwei kräftigen Bündeln. Ursprung: vorderer Teil des Mesanepisternum, Insertio: auf dem Mesosternum (Abb. 17c).

Ispm2 ist zur Pleuralleiste hin stark fächerförmig erweitert. Ursprung: Spitze der Mesofurca, Insertio: an der Pleuralleiste (Abb. 17d).

Ispm3, ein relativ breiter Muskel, Ursprung: auf der Mesospina, Insertio: vorderer Bereich des Metepisternums (Abb. 17d).

Ispm4: M: mesospina-intersegmentalis (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: p-s 6\*), sehr filigran; Ursprung: ventrolateral an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax, Insertio: Pleuralmembran zwischen Meso- und Metathorax (Abb. 17b, d).

#### **Sternocoxalmuskeln**

Iiscm1: Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa (nicht dargestellt).

Iiscm2: Ursprung: schräg hinter der Basis der Mesofurca, Insertio: hinterer Rand der Mesocoxa (nicht dargestellt).

Iiscm3: Ursprung: an der Basis der Mesofurca, Insertio: mittlerer Rand der Mesocoxa (nicht dargestellt).

Iiscm6 (Abb. 17b) ist ein schmales Bündel. Ursprung: ventral an der Mesofurca, Insertio: am Trochanter.

#### **Ventrale Längsmuskeln (Abb. 17 a)**

IvIm6: Ursprung: an der Profurca, Insertio: an der Mesospina.

IvIm7: Ursprung: an der Profurca, Insertio: an der Mesofurca.

IIVlm3 ist ein großer breiter Muskel. Ursprung: an der Mesofurca, Insertio: an der Metafurca.

IIVlm5 ist sehr filigran. Ursprung: Mesospina, verläuft ein Stück weit lateral von IIVlm3, dann direkt dorsal davon, Insertio: an der Metafurca.

#### **Muskulatur des Metathorax**

##### **Dorsale Längsmuskeln (Abb. 17a)**

IIIdlm1 besteht aus einem sehr breiten ungeteilten Bündel. Ursprung: Mitte des Mesophragma, Insertio: Mitte des Metaphragma.

IIIdlm2: Ursprung: auf der Fläche des Metatergum, lateral von IIdlm1, Insertio: am Vorderrand des ersten Abdominaltergums.

##### **Dorsoventralmuskeln**

IIIdvm1: M. metanoto-sternalis (von Kelér 1963: 135\*, 136\*; Matsuda 1970: t-p 5, 6\*) ist etwas schmaler als im Mesothorax. Ursprung: vorderer Bereich des Metanotum, Insertio: Metasternum auf einer großen Fläche vor der Furca (Abb. 17b).

IIIdvm2: M. metanoto-trochantinalis anterior (von Kelér 1963: 138\*, Matsuda 1970: t-ti 1, 2\*), schlanker als IIdvm1; Ursprung: vorderer Bereich des Metanotum lateral von IIdvm1, Insertio: am Trochantin (Abb. 17b).

IIIdvm4 ist deutlich schlanker als IIdvm4. Ursprung: auf der Fläche des Metanotum nahe IIdvm1, Insertio: am hinteren Rand der Coxa (Abb. 17b).

IIIdvm5: nicht gefunden.

IIIdvm6: ein kompakter Muskel wie IIdvm6; Ursprung: hinterer Rand der Metacoxa, lateral zu den beiden vorigen, Insertio: am Subalare (Abb. 17c).

IIIdvm7 ist etwas schlanker als IIdvm7. Ursprung: auf dem Metanotum, lateral von IIdvm4, Insertio: am Trochanter (Abb. 17c).

IIIdvm8: schmal aber kompakt; Ursprung: auf der Spitze des Armes der Metafurca, Insertio: ventral am Metaphragma (Abb. 17b).

##### **Tergopleuralmuskeln (Abb. 17d)**

IIItpm1: M. mesophragma-metanepisternalis (von Kelér 1963: 142\*; Matsuda 1970: t-p 3\*) ist minimal schmaler als IItpm1. Ursprung: im anterolateralen Bereich des Notum, Insertio: an einer Leiste, die von innen das Anepisternum vom Episternum abteilt (Abb 17d).

IIItpm5: Ursprung: auf der Pleuralleiste, Insertio: am Rand des Metanotum.

IIItpm6: Ursprung: am oberen Teil der Pleuralleiste, hinter IItpm5; Insertio: am hinteren Flügelgelenkfortsatz.

IIItpm7: *M. metanepisterno-axillaris* (von Kelér 1963: -; Matsuda 1970: t-p 13\*), schmaler als IItpm7; Ursprung: dorsal am Episternum, Insertio: am 3. Axillare.

IIItpm10 ist ein schlankes Bündel. Ursprung: auf dem dorsalen Rand des Metepimeron, Insertio: am Subalare, ist hier kürzer.

#### **Pleurocoxalmuskeln (Abb. 17c)**

IIIpcm2: Ursprung: auf dem vorderen Teil des Metepisternums, Insertio: anterolateraler Rand der Coxa.

IIIpcm5: Ursprung: auf dem Metepisternum, Insertio: am Trochanter.

#### **Sternopleuralmuskeln**

IIIspm1: Besteht bei *Antipaluria* auch im Metathorax aus zwei kräftigen Bündeln. Ursprung: vorderer Teil des Metanepisternum, Insertio: auf dem Metasternum (Abb. 17c).

IIIspm2 ist viel schmaler als IIsqm2. Ursprung: Spitze der Metafurca, Insertio: an der Pleuralleiste (Abb. 17d).

#### **Sternocoxalmuskeln**

IIIscm1: Ursprung: auf dem Sternum lateral vom Ursprung der Furca, Insertio: vorderer Rand der Coxa (nicht dargestellt).

IIIscm2: Ursprung: schräg hinter der Basis der Metafurca, Insertio: hinterer Rand der Metacoxa (nicht dargestellt).

IIIscm3: Ursprung: an der Basis der Metafurca, Insertio: mittlerer Rand der Metacoxa (nicht dargestellt).

IIIscm6 (Abb. 17 b, d) ist ein schmales Bündel. Ursprung: ventral an der Metafurca, Insertio: am Trochanter.

#### **Ventraler Längsmuskel (Abb. 17 a)**

IIIvlm2: *M. metafurca-abdominosternalis* (von Kelér 1963: 134\*; Matsuda 1970: s 20\*). Besteht bei *Antipaluria* aus zwei Bündeln. Ursprung: hintere Seite der Metafurca, Insertio: am Vorderrand des zweiten Abdominalsternums.

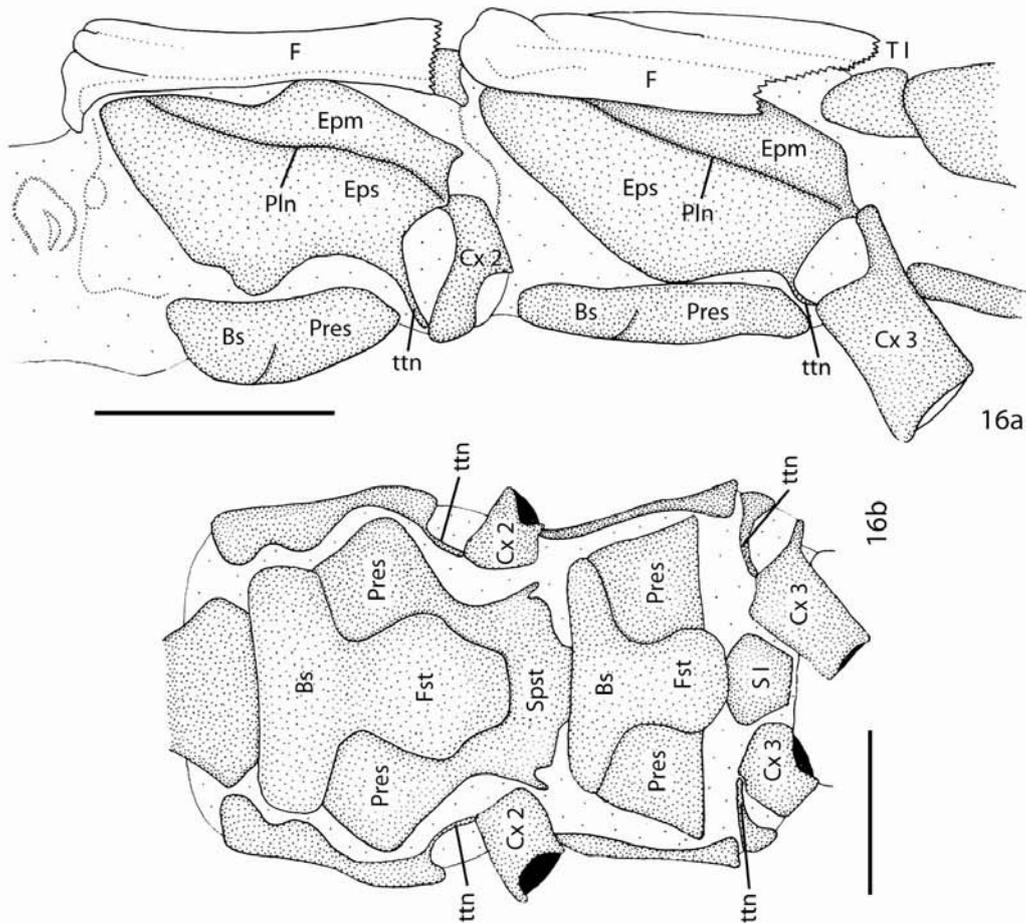


Abb. 16a, b: Meso- und Metathorax des Männchens von *Antipaluria caribbeana*.  
 16a: Lateralansicht. Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.  
 16b: Ventralansicht. Orientierung: ← anterior, → posterior; Maßstab: 2mm.

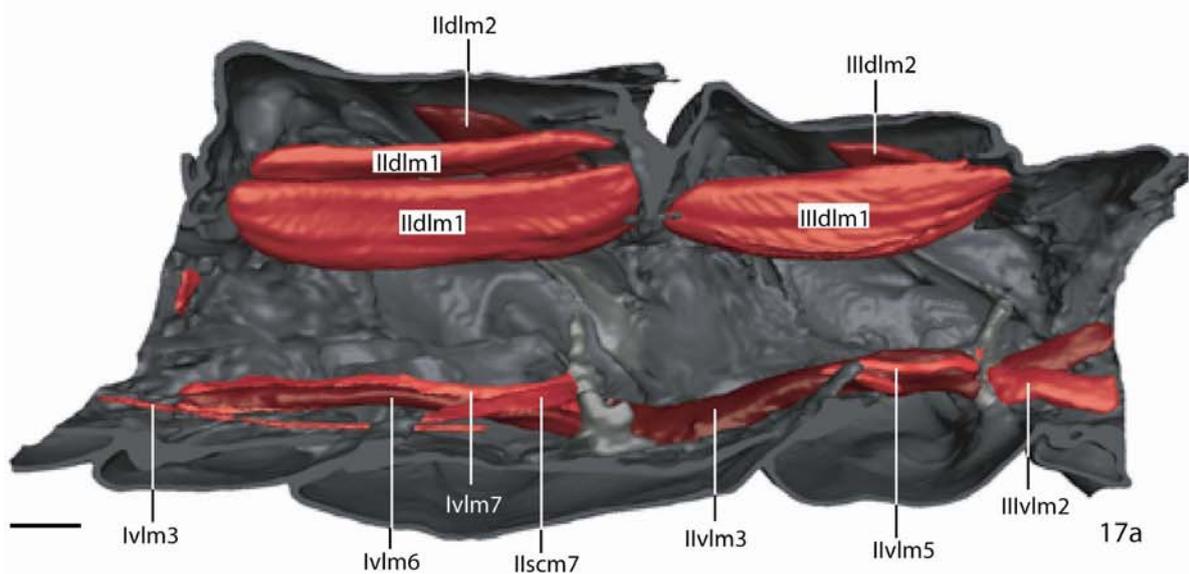


Abb 17a: Dreidimensionale Rekonstruktion von mikrocomputertomographischen  
 Aufnahmen des Meso- und Metathorax von *Antipaluria caribbeana* (Männchen) von innen.  
 Lateralansicht der dorsalen und ventralen Längsmuskeln. Maßstab: 0,5 mm;  
 Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

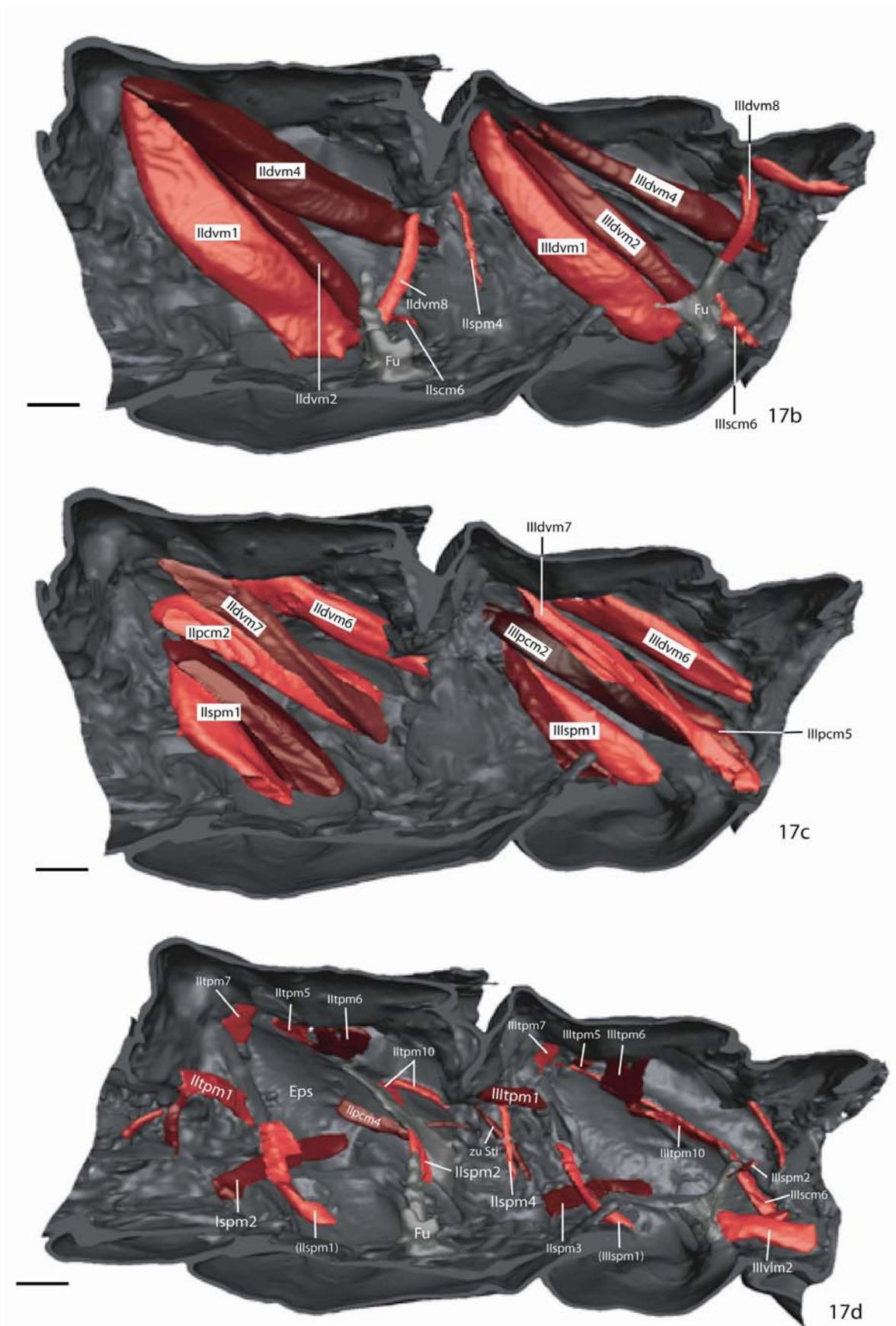


Abb. 17b, c, d: Dreidimensionale Rekonstruktion von mikrocomputertomographischen Aufnahmen des Meso- und Metathorax von *Antipaluria caribbeana* (Männchen). 17b: Lateralansicht der inneren Dorsoventralmuskeln, 17c: Lateralansicht der mittleren Dorsoventralmuskelschicht, 17d: äußere Muskelschicht. Maßstab: 0,5 mm; Orientierung: ← anterior, → posterior, ↑ dorsal, ↓ ventral.

### 3.8 Windsensitive Haare bei den Phasmatodea

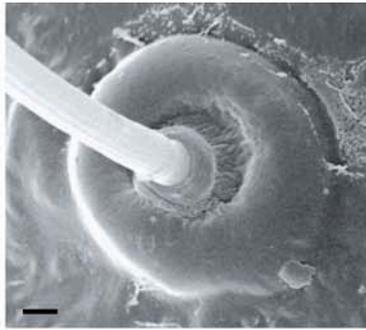
Geflügelte und flugfähige Phasmiden besitzen windsensitive Haare, die bei Reizung mit Wind Flugverhalten auslösen (Klug & Hustert 2007).

Die Haare befinden sich in kleinen Gruppen von zehn bis fünfzehn Stück jeweils lateral an den Gliedern der Maxillar- und Labialpalpen (Abb. 19a). Auch an den Antennen sind windsensitive Haare zu finden. Dort stehen sie an der Basis des Flagellums auf der Ventralseite. Ein Windhaar ist auch auf dem Pedicellus zu finden. Flügellose Phasmiden besitzen keine Windhaare, bei kurzflügeligen Vertretern kommen wenn, nur vereinzelte Haare an den Palpen vor.

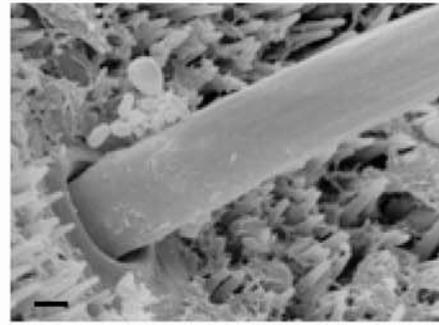
Die Windhaare der Phasmiden sind in einem stark gewölbten Sockel mit einer Membran aufgehängt (Abb. 18 a, 19 b). Sie sind 50 bis 90  $\mu\text{m}$  lang. Ihre Morphologie unterscheidet sich deutlich von derjenigen bei Windhaaren am Kopf von Heuschrecken. Letztere stehen in einem Becher mit sehr schmalen Rand (Abb. 18 b).

Die Ultrastruktur von Windhaaren wird im Folgenden erstmals, und zwar am Beispiel von *Sipyloidea* beschrieben:

An der Basis des wulstigen Sockels befinden sich die Aufhängestrukturen, die die Wand des Sockels und die Basis des Haarschaftes miteinander verbinden (Abb. 19b). Der Haarschaft ist hohl, in ihm ist zelluläres Material zu erkennen (Abb 19b). Das Windhaar wird von einer Nervenzelle versorgt, es ist ein Dendrit vorhanden. Im apikalen Bereich des Dendriten, vor dem Übergang in den Häutungskanal, liegt ein Tubularkörper (Abb. 19 b, c). Er ist distal in mehrere Fortsätze aufgegliedert. Der Tubularkörper hat keinen direkten Kontakt zur Basis des Haarschaftes. Die Windhaare der Phasmiden haben keine spezielle Richtcharakteristik, das heißt, keine Vorzugsrichtung für die Auslenkung.

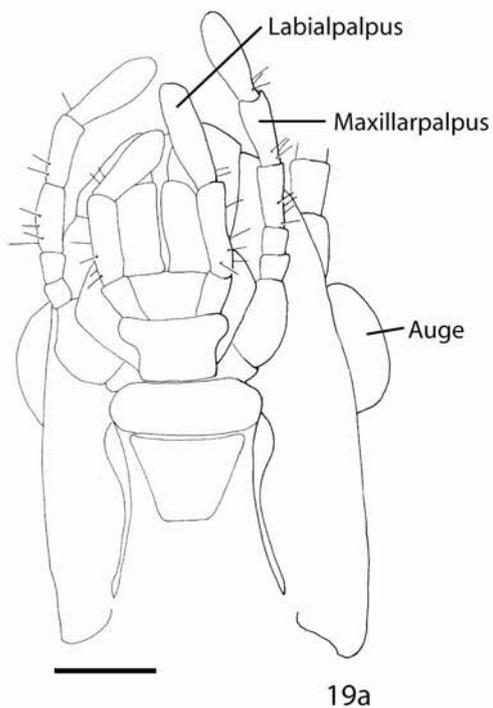


18a

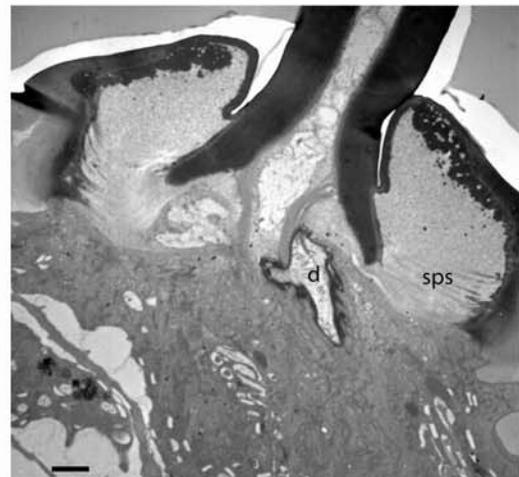


18b

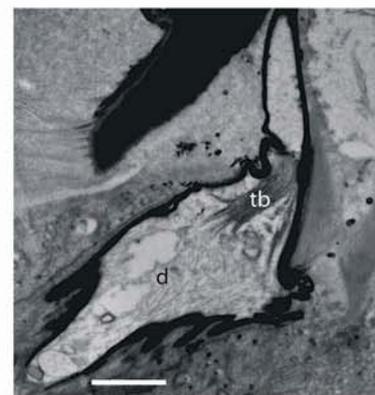
Abb. 18a, b: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von windsensitiven Haaren. 18a: Windhaar eines Maxillarpalpus von *Sipyloidea sipylus* mit großem Sockel, 18b: Windhaar auf dem Kopf von *Locusta migratoria* mit schmalen Becher. Maßstab: 2  $\mu$ m.



19a



19b



19c

Abb. 19a: Lokalisation der Windhaare auf den Palpen von *Sipyloidea sipylus*, schematisch. Maßstab: 1 mm.  
Abb. 19b, c: Ultrastruktur eines antennalen Windhaares von *Sipyloidea sipylus*. 19b: Übersicht, 19c: Spitze des Dendriten mit Tubularkörper im Detail. Maßstab: 2  $\mu$ m.

### 3.9 Postembryonale Entwicklung der Muskulatur der Phasmatodea am Beispiel von *Sipyloidea sipylus* (Abb. 20a, b)

Um abschätzen zu können, ob eine mehrfache Neu-Evolution von Flügeln oder deren wiederholte Reduktion innerhalb der Phasmatodea wahrscheinlicher ist, bietet sich die Beobachtung der anatomischen Verhältnisse bei Nymphen flugfähiger Tiere an.

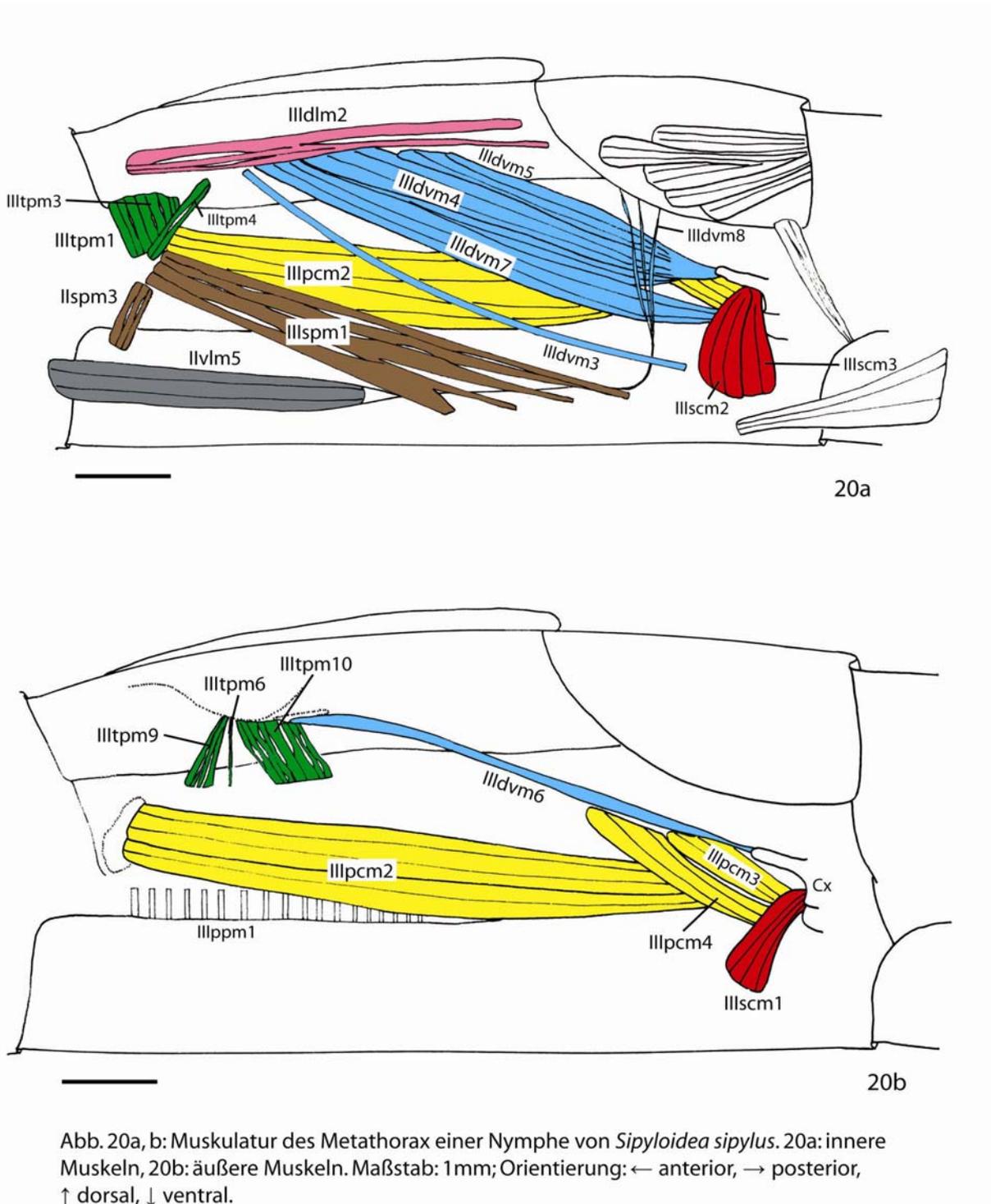
Ab dem dritten Nymphenstadium von *Sipyloidea* sind Flügelanlagen der Hinterflügel äußerlich zu erkennen. Sie liegen dem Notum eng an und sind sehr weich. Eine Flügelgelenkung ist nicht zu erkennen. Das Flügelgelenk mit seinen Komponenten ist erst im Adulttier erkennbar.

Die stärksten Veränderungen macht die Muskulatur des Metathorax bei *Sipyloidea* durch, weshalb hier nur auf den Metathorax eingegangen wird. Die Beinmuskeln sind zu jedem Zeitpunkt der Entwicklung im Verhältnis zum Körper gut ausgebildet. Sie sind natürlich schlanker als im Adulttier, aber gebrauchsfertig. Anders stellt sich die Morphologie der Flugmuskeln dar. Bis zur vorletzten Häutung sind die Tergopleuralmuskeln sehr schwach und filigran ausgebildet. Sie sind nicht mehr als durchscheinende Bänder. Jedoch sind sie bereits vorhanden, auch wenn das Flügelgelenk noch nicht ausdifferenziert ist. Auch der lange IIIspm1 ist noch sehr schlank und filigran. Er teilt sich auf der sternalen Fläche stark in einzelne Fasern auf, die nicht kompakt zusammenstehen. IIIpcm 2 ist hingegen bereits recht kräftig entwickelt. III dvm3 ist ein loses Bündel aus wenigen Fasern. Die Flugmuskulatur ist auch bei den Nymphen von Heuschrecken schwächer ausgebildet als bei der Imago (Atzinger 1952; Wiesend 1957).

Analoges wurde für die Ultrastruktur der dorsalen Längsmuskeln bei *Schistocerca nitens* (Caelifera) beobachtet, wobei die Anzahl der Muskelfasern bereits zwei Häutungen vor dem Adultstadium vollständig erscheint (Mizisin & Ready 1986). Bei Grillen steigt im Laufe der postembryonalen Entwicklung der dorsalen Längsmuskeln die Anzahl der Mitochondrien (Ready & Najim 1985). Eine sprunghafte Massenzunahme dorsaler Längsmuskeln vollzieht sich in einem kurzen Zeitraum vor der Adulthäutung (Ready & Josephson 1982; Novicki 1989a, b). Auch bei *Sipyloidea* nimmt die Muskelmasse erst kurz vor der Häutung zu.

Bemerkenswert ist auch der Verlust an Muskelvolumen, wenn das Tier altert. Mit zunehmendem Alter werden die Flugmuskeln zunächst dünner. Später können sich die Fasern voneinander lösen und die Muskeln wirken wieder durchscheinend. Solche degenerativen Prozesse wurden auch am Beispiel der Ultrastruktur der dorsalen Längsmuskeln bei Grillen beschrieben (Ready & Najim 1985, Novicki 1989a, b). Offenbar werden die Flugmuskeln bei

verschiedenen Insekten erst kurz vor dem Einsatz im Adultstadium optimal gebrauchsfertig. Die voll ausgebildeten Muskeln haben den größtmöglichen Energieumsatz (Grillen: Zera et al. 1997). Wenn die Tiere altern, also nach der Fortpflanzung, wird die Masse der Flugmuskeln reduziert. Offensichtlich ist dies eine sehr erfolgreiche Strategie, um Energie zu sparen. Was noch nicht oder nicht mehr an Muskelmasse benötigt wird, wird durch späte schnelle Entwicklung und danach baldige Degeneration abgebaut. Dieser Abbau vollzieht sich bei *Sipyloidea* einige Zeit, nachdem die Tiere Eier abgelegt haben. Während der Eiablage zeigen die Tiere eine erhöhte Flugaktivität. Das hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass *Sipyloidea* die Eier an das Substrat klebt (Carlberg 1983). Um die Eier in einem weiteren Umkreis zu verteilen, müssen die Tiere eventuell auch per Flug kurze Strecken zurücklegen. *Sipyloidea* ist jedoch nur ein mäßiger Flieger. Ein kurzer Flatterflug wird eingesetzt, um den freien Fall vom Substrat zu kontrollieren, zu bremsen und kontrolliert zu landen (Carlberg 1984).



## 4 Merkmale

Im Folgenden werden diejenigen Merkmale aufgeführt, die sich für eine phylogenetische Analyse nutzen lassen. Für die Phasmatodea, *Antipaluria* und *Austrophasma* beziehen sie sich auf die oben beschriebenen Verhältnisse in der Thoraxmorphologie. Für die übrigen Polyneoptera werden Literaturdaten herangezogen.

### 4.1 Exoskelett des Thorax und Flügelbasis

1) Mesonotum ohne lappenförmige Fortsätze (0); Mesonotum mit lappenförmigen Fortsätzen (1)

Bei *Agathemera* gehen aus dem posterioren Rand des Mesonotums zwei lappenförmige Fortsätze hervor (Abb. 2), die sich über den vorderen Teil des Metanotums legen. Solche Fortsätze sind bei keinem anderen Vertreter der Phasmatodea vorhanden. Sie wurden von Zompro (2004a) als „thick rudiments of alae“ interpretiert. Dies ist jedoch nicht haltbar, da zum einen eine Gelenkung fehlt und zum anderen die Pleuralregion von *Agathemera* keinerlei Modifikation zeigt, die mit dem Vorhandensein von Flügeln zusammenhängt. Bei den anderen Vertretern der Polyneoptera wurden keine derartigen Fortsätze beschrieben.

2) Metanotum und Tergum des ersten Abdominalsegmentes durch Intersegmentalmembran getrennt (0); Metanotum und erstes Abdominalsegment miteinander verschmolzen (1)

Bei allen Phasmatodea mit Ausnahme von *Timema* ist das Abdominaltergum 1 mit dem Metanotum verwachsen. Von innen ist dann nur noch eine schwache bogenförmige Abgrenzung erkennbar. Bei *Timema* ist das Tergum des ersten Abdominalsegmentes vom Metatergum deutlich durch eine Membran getrennt (Abb. 1a). Bei den Orthoptera *sensu stricto* ist das Abdominaltergum 1 ebenso abgetrennt (Beier 1972, Tilgner 2002, Bradler 2006). Gleiches gilt für die Mantodea (Levereault 1938; La Greca & Raucci 1949; Beier 1968b), Isoptera (Weidner 1970), *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Gryllus* (DuPorte 1920).

Bei den Plecoptera ist das Abdominaltergum 1 verkleinert, aber ebenfalls frei vom Metatergum (Zwick 1980; Theischinger 1991; Bradler 2006).

Bei der Proscopiide *Cephalocoema* grenzt das Tergum des ersten Abdominalsegmentes direkt an das Metanotum an, es ist aber deutlich eine Antecosta erkennbar (Covelo de Zolessi 1968).

3) Pleuralnaht im Metathorax gerade (0); Pleuralnaht des Metathorax im hinteren Bereich winkelig abgelenkt (1)

Bei den Plecoptera ist die Pleuralnaht gerade (Wittig 1955; Zwick 1980). Dies ist ebenso der Fall bei den Heuschrecken *Dissosteira* (Snodgrass 1929) und *Locusta* (Albrecht 1953), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968), der Grille *Gryllus* (Voss 1905; DuPorte 1920), der Gottesanbeterin *Stagmomantis* (Leverault 1937), der Schabe *Periplaneta* (Beier 1974), der Termiten *Zootermopsis* (Weidner 1970), dem Ohrwurm *Forficula*, einem Vertreter der Grylloblattodea: *Grylloblatta* (Walker 1938); dem hier untersuchten Vertreter der Mantophasmatodea, *Austrophasma*, den Embien *Oligotoma* (Ross 2000), *Embia* (Barlet 1985a, b, c) und *Antipaluria*. Bei den Phasmatodea ist die Pleuralnaht unterschiedlich ausgeprägt. Unabhängig vom Verlauf zwischen Episternum und Epimeron kann sie in sich gerade sein. Dies ist bei *Timema* (Abb. 1a), *Agathemera* (Abb. 2), *Heteropteryx*, *Haaniella* (Abb. 5a), *Sungaya*, *Phyllium*, *Sipylodea*, *Extatosoma*, *Pseudophasma* und *Eurycnema* (Abb. 3e, f) der Fall. Bei *Carausius*, *Ramulus*, *Medauroidea*, *Sceptrophasma*, *Phaenopharos* und *Eurycantha* ist sie in sich im hinteren Bereich winkelig abgeknickt.

4) Basalare im Mesothorax als ein Sklerit ausgebildet (0); Basalare im Mesothorax in zwei Teile getrennt (1)

Bei Plecoptera ist ein Basalare beschrieben (Zwick 1980), auch für *Perla* ist nur ein Basalare dargestellt. Bei den Phasmatodea besteht das Mesobasalare aus einem Sklerit, durch das eine Suturen laufen kann. Es hängt jedoch fest zusammen, so dass dieser Zustand hier als (0) kodiert wird. Bei *Gryllus* ist das Basalare im Mesothorax ungeteilt (Voss 1905; DuPorte 1920), ebenso bei *Periplaneta* (Beier 1974), bei geflügelten Termiten (Weidner 1970) und Embien (Ross 2000). Bei *Dissosteira* kommen zwei Basalaria im Mesothorax vor (Snodgrass 1929), dies trifft auch auf *Locusta* (Albrecht 1953), *Stagmomantis* (Leverault 1938) und *Forficula* (Kleinow 1966) zu.

5) Basalare im Metathorax als ein Sklerit ausgebildet (0); Basalare im Metathorax in zwei Teile getrennt (1)

Auch im Metathorax ist bei den Plecoptera ein Basalare beschrieben (Wittig 1955; Zwick 1980). Matsuda (1970) unterscheidet bei den Phasmatodea ein kleines am Vorderrand des Metathorax liegendes Sklerit als Basalare und trennt dies vom großen, vorne in der Pleura gelegenen Anepisternum oder „anterior basalare“. Das große Sklerit dient jedoch als Ansatzstelle für die Basalarmuskeln und wird daher hier auch als Basalare bezeichnet. Dorsal davon, aber durch eine stärkere Sklerotisierung mit dem Basalare verbunden, liegt ein kleineres Skleritteil, welches jedoch keinen Kontakt zu einem Muskel hat. Von innen ist es

nicht deutlich auszumachen, weil das anteriore Ende der Pleuralleiste mit dem pleuralen Flügelgelenkkopf in der gleichen Region liegt. Für die Phasmatodea wird dieses Merkmal vorläufig mit (0) kodiert. Ungeteilt ist das Metabasalar auch bei Embien (Ross 2000), geflügelten Termiten (Weidner 1970), und *Periplaneta* (Beier 1974). Geteilt ist das Basalar bei *Gryllus* (DuPorte 1920), *Stagmomantis* (Leverault 1937), *Forficula* (Kleinow 1966) *Locusta* (Albrecht 1953) und *Dissosteira* (Snodgrass 1929).

6) Trochantin der Mesocoxa schmal, sichel- bis spangenförmig (0); Trochantin im Mesothorax breit, von der Form her an ein Dreieck erinnernd (1)

Bei *Perla* ist der Trochantin als schmale Spange dargestellt (Wittig 1955). Die meisten hier berücksichtigten Neophasmatidae haben ebenfalls einen schmalen Trochantin. Der Trochantin von *Dissosteira* ist relativ schmal (Snodgrass 1929). Bei den Embioptera ist der Trochantin ebenfalls schmal (Ross 2000; Abb. 16a, b).

Bei *Timema* und *Agathemera* ist der Trochantin dreieckig und groß (Abb. 1a, 2). Bei *Eurycantha* ist der Trochantin der Mesocoxa eher halbmondförmig und damit etwas breiter als bei den meisten anderen Neophasmatidae. Für *Eurycantha* wird dieses Merkmal daher vorläufig als (1) codiert. Der Trochantin von *Cephalocoema* ist sichelförmig dargestellt (Covelo de Zolessi 1968). Bei *Dissosteira* ist er sichelförmig (Snodgrass 1929), bei *Locusta* schmaler und kleiner dargestellt (Albrecht 1953). Dies zeigt, dass hier Übergänge vorliegen können; daher ist dieses Merkmal eventuell zu schwach für eine phylogenetische Analyse. Bei *Gryllus* ist der Trochantin auch halbmondförmig und nicht spangenförmig, er wird daher hier mit (1) codiert. Groß und von der Form her dreieckig ist der Trochantin bei *Periplaneta* (Beier 1974), *Stagmomantis* (Leverault 1937), *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma*.

7) Trochantin der Metacoxa schmal, spangenförmig (0); Trochantin im Metathorax breit, von der Form her an ein Dreieck erinnernd (1)

Bei *Perla* ist der Trochantin auch im Metathorax als schmale Spange dargestellt (Wittig 1955). Bei den Neophasmatidae ist der Trochantin ebenfalls schmal. Bei *Dissosteira* ist der Trochantin relativ schmal (Snodgrass 1929). Bei den Embioptera ist der Trochantin ebenfalls schmal (Ross 2000).

Bei *Timema* und *Agathemera* ist der Trochantin dreieckig und groß (Abb. 1a, 2). Bei *Eurycantha* ist der Trochantin der Metacoxa eher spangenförmig und schmaler als im Mesothorax. Der Trochantin von *Cephalocoema* ist sichelförmig dargestellt (Covelo de

Zolessi 1968). Bei *Dissosteira* ist er auch im Metathorax sichelförmig (Snodgrass 1929), bei *Locusta* auch schmal und klein dargestellt (Albrecht 1953). Dies zeigt wiederum, dass hier Übergänge vorliegen können; daher ist dieses Merkmal eventuell für phylogenetische Analysen nicht geeignet. Bei *Gryllus* ist der Trochantin auch halbmondförmig und nicht spangenförmig, er wird daher hier mit (1) codiert. Groß und von der Form her dreieckig ist auch der Trochantin im Metathorax bei *Periplaneta* (Beier 1974), *Stagmomantis* (Levereault 1937), *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma*.

8) Pleuralleiste des Mesothorax als kräftig sklerotisierte Leiste ausgeprägt (0); Pleuralleiste im Mesothorax lappenförmig, schwach sklerotisiert (1)

Eine weiche, segelförmige Pleuralleiste tritt nur bei *Timema* auf (Abb. 1d). Dies ist eine Autapomorphie von *Timema*.

9) Pleuralleiste des Metathorax als kräftig sklerotisierte Leiste ausgeprägt (0); Pleuralleiste im Metathorax lappenförmig, schwach sklerotisiert (1)

Auch im Metathorax besitzt von allen hier berücksichtigten Taxa nur *Timema* eine segelförmige Pleuralleiste (Abb. 1d, Autapomorphie).

10) Pleuralarm im Mesothorax nicht vorhanden oder als kleiner Fortsatz ausgebildet (0?); Pleuralarm im Mesothorax deutlich als armförmige Projektion (1?)

Bei *Perla* wurde von Wittig (1955) kein Pleuralarm dargestellt, von Zwick jedoch allgemein für die Plecoptera erwähnt. Die Polarisierung des Merkmals ist daher fraglich.

Bei *Timema* ist infolge der speziellen Ausprägung der Pleuralleiste kein Fortsatz vorhanden. Bei den übrigen Phasmatodea ist nur ein kleiner Fortsatz an der Pleuralleiste ausgebildet (Abb. 3e, f; 5b). Die Länge der Fortsätze kann variieren. Bei den Embioptera ist kein Pleuralarm vorhanden. Bei *Gryllus* ist ein kleiner Fortsatz enthalten (Voss 1905), so auch bei *Grylloblatta* (Walker 1938). *Forficula* besitzt einen deutlichen Pleuralarm (Kleinow 1966), der allerdings kürzer als bei den folgenden Taxa ist. Bei *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Locusta* (Albrecht 1953), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968) und *Austrophasma* (Abb. 14c) ist eine deutliche Projektion zu sehen. Bei *Periplaneta* ist der Pleuralarm stark verbreitert (Carbonell 1947), ebenso wie bei *Stagmomantis* (Levereault 1938).

11) Pleuralarm im Metathorax nicht vorhanden oder als kleiner Fortsatz ausgebildet (0?), Pleuralarm im Metathorax deutlich als armförmige Projektion (1?)

Für *Perla* stellt sich hier das gleiche Problem wie bei Merkmal 10, das heißt, dass auch die Polarisierung dieses Merkmals fraglich ist.

Bei *Timema* ist infolge der speziellen Ausprägung der Pleuralleiste kein Fortsatz vorhanden. Bei den übrigen Phasmatodea ist nur ein kleiner Fortsatz an der Pleuralleiste ausgebildet. *Haaniella* (Abb. 5b) und *Heteropteryx* haben im Metathorax einen etwas längeren Fortsatz als im Mesothorax. Auch hier können Variationen vorkommen, daher ist es schwierig, die Merkmalszustände gegeneinander abzugrenzen. Die übrigen Phasmatodea haben nur einen kleinen Fortsatz am Pleuralarm. Die Embioptera besitzen an der Pleuralleiste des Metathorax ebenfalls keinen Pleuralarm.

*Grylloblatta* besitzt auch im Metathorax einen recht kurzen Fortsatz (Walker 1938).

Der Fortsatz, der bei *Gryllus* ventral von der Pleuralleiste nach vorne ragt, ist etwas länger als der der Mesopleura (Voss 1905). *Forficula* hat einen deutlichen Pleuralarm (Kleinow 1966), der allerdings kürzer als bei den folgenden Taxa ist. Bei *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Locusta* (Albrecht 1953), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968) und *Austrophasma* (Abb. 14c) ist eine deutliche Projektion zu sehen. Bei *Periplaneta* ist der Pleuralarm stark verbreitert (Carbonell 1947), ebenso bei *Stagmomantis* (Leverault 1938).

12) Abdominalsternum 1 von Metasternum getrennt (0); Metasternum und Abdominalsternum miteinander verwachsen (1)

Bei allen Phasmatodea ist das erste Abdominalsternum mit dem Furcasternit des Metathorax verbunden (Beier 1968; Tilgner et al. 1999; Tilgner 2002; Bradler 2006). Bei einigen Vertretern der Plecoptera (Pteronarcyidae, Austroperlidae, Gripopterygidae) ist das Abdominalsternum 1 frei, was vermutlich den Grundmusterzustand darstellt (Zwick 1980; Bradler 2006), der hier zur Codierung verwendet wird. Bei den meisten Embioptera ist das erste Abdominalsternit frei (Giles 1963; Kristensen 1975; Ross 2000; Tilgner 2002; Bradler 2006). Laut Hennig (1969) soll das erste Abdominalsternum bei Embien reduziert sein. Bei *Embia* geht das erste Abdominalsternit in das Metasternum über (Barlet 1985a). Bei *Antipaluria* ist ein freies Abdominalsternit vorhanden (Abb. 16b). Bei *Dissosteira* ist das erste Abdominalsternum nicht mit dem Metasternum verwachsen, es liegt ihm mit einem breiten anterioren Fortsatz, von Snodgrass (1929) „precosta“ genannt, an. Albrecht (1953) interpretiert diese Struktur bei *Locusta* als Spinasternum des dritten Thoracalsegmentes. Die Merkmalscodierung für diese beiden Taxa ist daher unklar. Bei *Cephalocoema* ist es durch

eine schmale Membran vom Thorax abgetrennt (Covelo de Zolessi 1968). Das erste Abdominalsternum ist außerdem frei bei *Periplaneta* (Carbonell 1947; Beier 1974), *Gryllus* (Voss 1905), *Grylloblatta* (Walker 1938), und *Austrophasma*. Bei *Stagmomantis* ist das erste Abdominalsternum bis auf ein kleines rundliches Sklerit reduziert (Levereaault 1937). Bei den Dermaptera ist das erste Abdominalsternit reduziert (Günther & Herter 1974).

13) Pro- und Mesospina vorhanden (0); fehlend (1)

Unter den hier untersuchten Phasmatodea besitzt nur *Timema* die Prospina und Mesospina (Abb. 1d). Bei den übrigen Phasmatodea sind sie reduziert, nur die Aschiphasmatinae besitzen Pro- und Mesospina (Bradler 2006). Die beiden Spinae sind vorhanden bei *Perla* (Wittig 1955), *Periplaneta* (Carbonell 1947; Beier 1974), *Stagmomantis* (Levereaault 1938: furcal apophysis?) *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Locusta* (Albrecht 1953), *Forficula* (Kleinow 1966), *Grylloblatta* (Walker 1938), *Gryllus* (Voss 1905; DuPorte 1920), den Embioptera (Barlet 1985a, b, c; Ross 2000) und *Austrophasma* (Abb. 14c). Covelo de Zolessi (1968) erwähnt explizit nur die Mesospina bei *Cephalocoema*.

14) Tegula des Hinterflügels klein oder fehlend (0?); Tegula groß (1?)

Die Tegula fehlt bei allen untersuchten geflügelten und flugfähigen Vertretern der Phasmatodea: *Sipyloidea* (siehe auch Yoshizawa 2007), *Eurycnema*, *Phyllium*, *Pseudophasma*. Sie ist ebenso bei den kurzflügeligen Gespenstschrecken, wie *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Extatosoma* und *Phaenopharos* nicht vorhanden. In der Außengruppe (Plecoptera) fehlt sie bei *Nemoura* (Yoshizawa 2007; Onesto 1965). Bei *Perla* wird eine Tegula erwähnt (Wittig 1955), jedoch nicht dargestellt. Es wird auch nichts über ihre Größe ausgesagt. Onesto (1965) bezeichnet sie bei *Perla* als klein. Die Polarisierung des Merkmals ist somit fraglich. Innerhalb der Pliconeoptera ist eine große Tegula nur bei *Oligotoma* (Embioptera) ausgeprägt (Yoshizawa 2007).

15) Vorderer Teil des 1. Axillare klein, schmal (0); vorderer Teil des 1. Axillare groß, breit (1)

Bei den geflügelten Vertretern der Phasmatodea legt sich der große vordere Teil des 1. Axillare, der über einen schmalen Hals mit dem hinteren Teil verbunden ist, vor das spangenförmige 2. Axillare (Abb. 3, 4b, 7). Ein vorderer großer Abschnitt ist auch beim 1. Axillare der Embioptera (*Oligotoma*) vorhanden (Yoshizawa 2007). Bei der Steinfliege *Nemoura* ist die vordere Region des 1. Axillare nicht vergrößert (Onesto, 1965; Brodsky

1979a, b; Yoshizawa 2007). Dieser mutmaßlich ursprüngliche Zustand (1. Axillare ohne vergrößerten vorderen Bereich) ist ebenfalls bei den Dermapteren *Labidura* (Yoshizawa 2007) und *Forficula auricularia* (Onesto 1961; Kleinow 1966), der Mantide *Ameles* (Onesto 1960), der Schabe *Blatta orientalis* (Onesto 1959), der Termite *Reticulitermes* (Yoshizawa 2007), der Laubheuschrecke *Tylopsis* (Onesto 1963) und der Caelifere *Locusta migratoria* (Wootton 1979) ausgeprägt.

16) Subalare im Metathorax schmal bis spangenförmig (0); Subalare als rundliches Sklerit ausgebildet, größer (1)

Bei *Perla* und *Nemoura* ist das Subalare als schmales spangenförmiges einfaches Sklerit ausgebildet (*Perla maxima*: Matsuda 1970; *Nemoura cinerea*: Onesto 1965). Unter den Phasmatodea besitzen nur *Haaniella* (Abb. 5) und *Heteropteryx* ein äußerlich rundliches Subalare. Bei *Locusta* ist das Subalare ebenfalls größer (Wootton 1979).

17) 2. Axillare breit, ausgedehnt (0); 2. Axillare schmal, spangenförmig (1)

Das 2. Axillare ist bei *Nemoura* ein annähernd trapezförmiges großes Sklerit (Onesto 1965; Brodsky 1979; Yoshizawa 2007). Sehr groß ist es auch bei *Forficula* (Onesto 1961; Kleinow 1966) und *Labidura* (Yoshizawa 2007). Bei *Reticulitermes* (Yoshizawa 2007), *Ameles* (Onesto 1960), *Blatta* (Onesto 1959), *Oligotoma* (Yoshizawa 2007) und *Locusta* (Wootton 1979) ist es ebenso recht groß. Bei *Locusta* hat es einen langen schmalen Fortsatz, ist aber im anterioren Bereich verbreitert. Schmal und eindeutig spangenförmig ist das 2. Axillare bei allen geflügelten Phasmatodea (Abb. 3; 4b; 7) und *Tylopsis* (Yoshizawa 2007; Onesto 1963).

18) Hinterer Flügelgelenkfortsatz mit dem Notum verbunden (0); hinterer Flügelgelenkfortsatz vom Notum getrennt (1), hinterer Flügelgelenkfortsatz reduziert (2)

Bei *Nemoura* (Plecoptera) ist der hintere Flügelgelenkfortsatz mit dem Notum verbunden, was bedeutet, dass er aus der posterolateralen Region des Notums hervorgeht (Onesto 1965; Brodsky 1979; Yoshizawa 2007). Dies ist ebenso bei den Dermaptera (Onesto 1961; Kleinow 1966; Yoshizawa 2007), den Vertretern der Dictyoptera (*Blatta*: Onesto 1959; *Reticulitermes*: Yoshizawa 2007; *Ameles*: Onesto 1963), und den Orthoptera (*Tylopsis*: Onesto 1963; *Locusta*: Wootton 1979) der Fall. Bei den Phasmatodea wurde das betreffende Sklerit als 4. Axillare angesehen (Beier 1968a), Matsuda (1970) interpretiert es als abgelösten hinteren Flügelgelenkfortsatz, ebenso wie Yoshizawa (2007). Die „concave axillary fold line“ verläuft auch bei *Sipyloidea* zwischen diesem Fortsatz und dem 3. Axillare, nach Yoshizawa (2007)

ein brauchbares Kriterium zur Homologisierung mit dem hinteren Flügelgelenkfortsatz. Dieser Interpretation wird hier gefolgt und das Sklerit hier entsprechend als abgelöster hinterer Flügelgelenkfortsatz für die Phasmatodea codiert. Dieser Zustand kommt bei allen geflügelten flugfähigen Phasmatodea vor (Abb. 3i; 7). Bei denjenigen Vertretern, die kurzflügelig sind (*Phaenopharos*: Abb. 4b, *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Extatosoma*) ist kein abgelöstes Skleritteil mehr auszumachen. Wahrscheinlich ist es infolge der Flügelreduktion verlorengegangen. Der Verlust wird daher hier gesondert codiert (2). Die Embioptera besitzen ebenfalls einen vom Notum abgetrennten Flügelgelenkfortsatz (Yoshizawa 2007).

19) Proximale Medianplatte breit und kräftig sklerotisiert (0); Proximale Medianplatte schmal, schwach sklerotisiert oder fehlend (nicht eindeutig von umgebender Membran zu trennen) (1)

Die proximale Medianplatte ist bei *Nemoura* stark sklerotisiert, von der Form her dreieckig und geht in das 3. Axillare über (Onesto 1965; Brodsky 1979; Yoshizawa 2007). Auch bei *Forficula* (Onesto 1961; Kleinow 1966; Yoshizawa 2007), *Blatta* (Onesto 1959), *Reticulitermes* (Yoshizawa 2007), *Locusta* (Wootton 1979) und *Tylopsis* (Onesto 1963) ist sie deutlich erkennbar. Bei *Eurycnema*: Abb. 3i, *Pseudophasma* und *Phyllium* ist sie als längliche schmale Struktur stark sklerotisiert. Bei *Sipyloidea* ist sie nur schwach sklerotisiert und schwer von der umgebenden Membran zu trennen (Abb. 7), ebenso bei den kurzflügeligen Phasmatodea, wo sie nicht als eigene Struktur erkennbar ist. Bei *Oligotoma* ist sie als schmales kleines Sklerit ausgeprägt (Yoshizawa 2007), ebenso bei *Ameles* (Onesto 1960).

### 4.2 Nervensystem des Meso- und Metathorax

20) Anastomose zwischen Transversalnerv (nt) des Prothorax und des Nervus posterior (np) des Mesothorax vorhanden (0); fehlend (1)

Eine Verbindung des nt vom Prothorakalganglion mit dem np des Mesothorakalganglions existiert nur bei *Perla* (Wittig 1955); bei den übrigen Taxa, für die das Nervensystem bekannt ist, fehlt sie.

21) Kurze Anastomose zwischen Nervus anterior (na) und Nervus lateralis 2 (nl2) des Mesothorakalganglions fehlend (0); vorhanden (1)

Eine solche Anastomose ist nur bei *Medauroidea* (Abb. 8a), *Ramulus* und *Carausius* vorhanden (Marquardt 1939), bei den übrigen Vertretern der Polyneoptera fehlt sie.

22) Anastomose zwischen Nervus lateralis 3 (nl3) und Nervus lateralis 5 (nl5) im Mesothorax fehlend (0); vorhanden (1)

Diese Anastomose ist für *Perla* nicht dargestellt (Wittig 1955). Bei den Phasmatodea, für die ausreichend Informationen zum Nervensystem zur Verfügung stehen, ist sie vorhanden (*Carausius*: Marquardt 1939; Abb. 12).

23) Anastomose zwischen Nervus lateralis 3 (nl3) und Nervus lateralis 5 (nl5) im Metathorax fehlend (0); vorhanden (1)

Diese Anastomose fehlt ebenfalls bei *Perla* (Wittig 1955). Bei den Neophasmatidae ist sie vorhanden (Abb. 8d, e; 10e; 11d; 13).

24) Verbindung des Transversalnervs (nt) und des Nervus anterior (na) im ersten Abdominalsegment: Nervenäste laufen über eine gewisse Strecke gemeinsam (0); als Queranastomose ausgebildet, Nervenäste sind topographisch getrennt (1)

Bei *Perla* sind die entsprechenden Nervenäste (III N 10\* + III N 8\*) nach dem Austritt aus dem Mediannerv, beziehungsweise Ganglion zunächst getrennt, vereinigen sich dann aber ungefähr auf halber Strecke zur Tergalregion, verlaufen dann verbunden weiter und trennen sich wieder auf, um ihre Zielgebiete zu innervieren. Bei den Phasmatodea findet man einen solchen Zustand bei *Eurycnema* (Abb. 11c), *Phyllium* und *Phaenopharos* (Abb. 9d). Bei den übrigen Phasmatodea verlaufen die beiden Äste getrennt mit einer Querverbindung.

25) Anastomose zwischen den beiden Ästen des Nervus anterior (na) im Metathorax fehlend (0); vorhanden (1)

Eine solche Anastomose ist bei *Eurycnema* (Abb. 11c), *Sipyloidea*, *Pseudophasma* und *Phaenopharos* (Abb. 9d) vorhanden, den übrigen untersuchten Phasmatodea fehlt sie. Auch bei *Timema* und *Agathemera* war sie nicht auszumachen. Sie fehlt ebenso bei *Perla* (Wittig 1955) und der Mantide *Tenodera* (Liske et al. 1989). Für *Megacrancia*, *Antipaluria* und *Austrophasma* fehlen Innervierungsdaten.

### 4.3 Muskulatur des Meso- und Metathorax

26) Muskel Ispm2 (M. prospina-mesopleuralis) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel ist bei allen Phasmatodea-Vertretern vorhanden (Abb. 8a; 10a). Ebenso ist er bei *Periplaneta* (Carbonell 1947: 103\*), *Stagmomantis* (Levereault 1938: 45\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 44\*), *Embia* (Barlet 1985c: 22\*), *Antipaluria*, *Grylloblatta* (Walker 1938: 75\*)

und *Austrophasma* vorhanden. Er fehlt bei *Perla* (Wittig 1955), *Forficula* (Kleinow 1966), *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968) und *Gryllus* (Voss 1905; DuPorte 1920), siehe auch Friedrich & Beutel (2007).

27) I vlm6 (M. profurca-mesospinalis) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel fehlt bei *Perla* (Wittig 1955), *Stagmomantis* (Levereault 1938), *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968) und allen Euphasmatodea. Bei *Timema* ist er hingegen vorhanden (Abb. 1b). Er ist ebenso vorhanden bei *Periplaneta* (Carbonell 1947: 101\*), *Gryllus* (Voss 1905: Ivlm<sub>6</sub>\*; DuPorte 1920: 17\*), *Forficula* (Kleinow 1966: 76\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 35\*), *Embia* (Barlet 1985c: 6\*), *Antipaluria* (Abb. 17a), *Grylloblatta* (Walker 1938: 81\*) und *Austrophasma* (Abb. 15a).

28) Ivlm7 (M. profurca-mesofurcalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt bei den Euphasmatodea und *Stagmomantis* (Levereault 1938). Bei *Timema* (Abb. 1b), *Perla* (Wittig 1955: I vlm 13\*) und den übrigen Polyneoptera ist er vorhanden (*Austrophasma*; *Grylloblatta*: Walker 1938: 57\*; *Oligotoma*: Maki 1938: 34\*; *Embia*: Rähle 1970: M82\*; *Antipaluria*: Abb. 17a; *Periplaneta*: Carbonell 1947: 100\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 74\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 60\*; *Cephalocoema*: Covelo de Zolessi 1968: 60\*; *Gryllus*: Voss 1905: Ivlm<sub>4</sub>\*, Ivlm<sub>5</sub>\*; DuPorte 1920: 16\*; Friedrich & Beutel 2007).

29) Ildlm1 (M. prophragma-mesophragmalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt den meisten Phasmatodea. Er fehlt ebenso bei *Carausius* (Jeziorski 1918, Marquardt 1939) und der geflügelten *Megacrana* (Maki 1935). Auch bei *Stagmomantis* und *Cephalocoema* fehlt er (Levereault 1938; Covelo de Zolessi 1968). Vorhanden ist er hingegen bei *Timema* (Abb. 1b). Bei *Perla* ist er vorhanden (Wittig 1955: II dlm 35\*), ebenso bei den übrigen Polyneoptera-Vertretern, für die die Muskulatur bekannt ist (*Austrophasma*: Abb. 15a; *Grylloblatta*: Walker 1938: 82\*; *Antipaluria*: Abb. 17a; *Oligotoma*: Maki 1938: 31\*; *Embia*: Barlet 1985c: 1\*; *Periplaneta*: Carbonell 1947: 110\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 95\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 81\*; *Gryllus*: Voss 1905: Ildlm1\*, Ildlm2\*; DuPorte 1920: 35\*, 36\*; Friedrich & Beutel 2007).

30) IIdlm1 bestehend aus einem Bündel (0); in 2 Bündel aufgeteilt (1)

Ein kräftiges Muskelbündel ist bei *Perla* (Wittig 1955: II dlm 35\*), *Embia* (Barlet 1985c: 1\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 31\*), *Forficula* (Kleinow 1966: 95\*), *Periplaneta* (Carbonell 1947: 110\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 81\*), und *Grylloblatta* (Walker 1938: 82\*) vorhanden. *Gryllus* (Voss 1905: IIdlm<sub>1</sub>\*, IIdlm<sub>2</sub>\*; Du Porte 1920: 35\*, 36\*), *Austrophasma* (Abb. 15a) und *Antipaluria* (Abb. 17a) besitzen 2 Bündel. *Timema* besitzt einen dünnen, eng am Tergum anliegenden Muskel, der aus zwei sehr dicht nebeneinander liegenden Bündeln besteht (Abb. 1b).

31) IIdlm2 (M. mesonoto-phragmalis) aus zwei oder mehr Bündeln bestehend (0); aus einem Bündel bestehend (1)

Zwei oder mehr Bündel dieses auf der tergalen Fläche ansetzenden Muskels existieren bei allen Phasmatodea. Hier liegen oft zwei Schichten übereinander (Maki 1935: 93\*, 94\*, 95\*, 96\*; Marquardt 1939: D\*, D<sub>1-4</sub>\*). IIdlm2 besteht bei *Perla* (Wittig 1955: II dlm 36\*, II dlm 37\*), *Gryllus domesticus* (Voss 1905: IIdlm<sub>3</sub>\*, IIdlm<sub>4</sub>\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 32\*, 33\*), *Embia* (Barlet 1985b, c: 2\* im Männchen, aber 2\* und 3\* im Weibchen) und *Austrophasma* (Abb. 15c) aus zwei Bündeln. Bei *Stagmomantis* (Leverault 1938: 52\*, 53\*, 54\*) und *Periplaneta* (Carbonell 1947: 111\*, 112\*, 113\*) besteht er aus drei Bündeln. Bei *Gryllus assimilis* ist nur ein Muskelbündel vorhanden (DuPorte 1920: XXXVI\*). Ein Bündel ist bei *Antipaluria* (Abb. 17a), *Forficula* (Kleinow 1966: 96\*), *Grylloblatta* (Walker 1938: 83\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 82\*) und *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968: F\*) vorhanden.

32) IIVlm1 (M. mesofurca-spinalis) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel wurde bei *Timema* und *Agathemera* nicht gefunden. Er fehlt auch den übrigen Vertretern der Polyneoptera (Friedrich & Beutel 2007). Der Muskel, der die beiden Arme der Furca miteinander verbindet, wurde bislang nur bei den Neophasmatidae gefunden (Abb. 9a), was eine potentielle Synapomorphie für die Neophasmatidae darstellt.

33) IIVlm3 (M. mesofurca-metafurcalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt bei den Euphasmatodea. Bei *Timema* ist er vorhanden (Abb. 1b). Er ist auch bei *Antipaluria* (Abb. 17a), *Oligotoma* (Maki 1938: 65\*), *Embia* (Barlet 1985c: 12\*) und *Austrophasma* (Abb. 15a) zu finden. Auch bei den übrigen Polyneoptera ist er vorhanden (*Perla*: Wittig 1955: II vlm 38\*; *Grylloblatta*: Walker 1938: 84\*; *Periplaneta*: Carbonell

1947: 148\*; *Stagmomantis*: Levereault 1938: 84\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 98\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 116\*; *Gryllus*: Voss 1905: Iivlm<sub>4</sub>\*, Iivlm<sub>5</sub>\*; DuPorte 1920: 34\*; Friedrich & Beutel 2007).

34) Iivlm<sub>6</sub> (*M. mesospina-abdominosternalis*) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel ist bei *Periplaneta* (Carbonell 1947: 189\*), *Grylloblatta* (Walker 1938: 111b\*) sowie bei *Austrophasma* (Abb. 15a) vorhanden, allen anderen Taxa fehlt er (Friedrich & Beutel 2007).

35) Iidvm<sub>5</sub> (*M. mesonoto-coxalis posterior*) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel ist bei allen untersuchten Phasmatodea sowie den meisten anderen Polyneoptera vorhanden (Friedrich & Beutel 2007), mit Ausnahme von *Stagmomantis*, bei der der von Levereault (1938) als 65\* bezeichnete Muskel auch diesen Muskel darstellen könnte, nicht nur dem *M. mesonoto-coxalis anterior* (Friedrich & Beutel 2007). Jedoch setzen bei *Stagmomantis* beide Muskelbündel auf gleicher Höhe an. Iidvm<sub>5</sub> setzt bei den anderen Insekten etwas weiter hinter Iidvm<sub>4</sub> an (posterolateral zu Iidvm<sub>4</sub>). In der vorliegenden Matrix wird daher das Fehlen von Iidvm<sub>5</sub> bei *Stagmomantis* angenommen, Iidvm<sub>4</sub> von *Stagmomantis* bestünde dann aus zwei Bündeln. Muskel Iidvm<sub>5</sub> fehlt zudem bei *Grylloblatta* (Walker 1938), *Antipaluria* und bei *Austrophasma*.

36) Iidvm<sub>6</sub> (*M. mesocoxa-subalaris*) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt nur bei *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma*.

Er ist bei allen untersuchten Phasmatodea vorhanden, bei den geflügelten inseriert er am Subalare (Abb. 11b), bei den ungeflügelten inseriert er am hinteren Rand des Notums (Abb. 8a). Vorhanden ist er in der Außengruppe (*Perla*: Wittig 1955: II cpm 53\*) und den übrigen Polyneoptera (*Antipaluria*: Abb. 17c; *Oligotoma*: Maki 1938: 52\*; *Embia*: Barlet 1985c: 34\*; *Periplaneta*: Carbonell 1947: 128\*; *Stagmomantis*: Levereault 1938: 70\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 122\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 99\*; *Gryllus*: Voss 1905: Iipm<sub>6</sub>; DuPorte 1920: 44\*; Friedrich & Beutel 2007). Der Verlust von Iidvm<sub>6</sub> ist damit eine Synapomorphie der Grylloblattodea und Mantophasmatodea.

37) Ildvm9 (M. mesospina-phragmalis) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel ist bei allen Phasmatodea vorhanden. Er fehlt allen übrigen Polyneoptera-Vertretern (Friedrich & Beutel 2007). Der Besitz von Ildvm9 ist wahrscheinlich eine Synapomorphie aller Phasmatodea-Vertreter.

38) Ippm1 (M. mesotransanapleurialis) vorhanden (0); fehlend (1)

Ein Muskelbündel ist beschrieben bei *Perla* (Wittig 1955: II im 65a\*) und *Gryllus* (Voss 1905: Iipm<sub>5</sub>\*, DuPorte 1920: 43\*). Bei den Euphasmatodea ist dieser Muskel in viele kleine Bündel aufgeteilt (Abb. 8a; 10a-c; 11a, b). Bei *Timema* wurde der Muskel nicht gefunden.

39) Ippm2 (M. mesobasalare-intersegmentalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt allen hier untersuchten Taxa bis auf die Plecoptera (Wittig 1955: II ppm 54 a, b\*). Der Verlust von Ippm2 ist eine potentielle Synapomorphie für die Pliconeoptera.

40) Iispm3 (M. mesospina-metanepisternalis) fehlend (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel ist bei *Perla* (Wittig 1955), *Stagmomantis* (Leverault 1938), *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968), *Gryllus* (Voss 1905, DuPorte 1920) und *Forficula* (Kleinow 1966) nicht vorhanden. Bei den Phasmatodea (Abb. 1b; 8c; 10a; 11a), den Embioptera (Maki 1938: 74\*; Barlet 1985c: 51\*), *Grylloblatta* (Walker 1938: 106\*), *Austrophasma* (Abb. 15a) und *Periplaneta* (Carbonell 1947: 149\*) ist er zu finden.

41) Iispm4 (M. mesospina-intersegmentalis) fehlt (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel fehlt allen Phasmatodea. Er ist nur bei *Stagmomantis* (Leverault 1938: 83\*), *Gryllus* (Voss 1905: Iifm\*; DuPorte 1920: 51\*) und *Antipaluria* (Abb. 17b, d) vorhanden. Den übrigen Polyneoptera fehlt er (Friedrich & Beutel 2007).

42) Iipcm2 (M. mesobasalare-trochantinalis) aus einem Bündel bestehend (0); aus zwei oder mehr Bündeln bestehend (1)

Bei *Perla* besteht dieser Muskel aus einem Bündel (Wittig 1955: II cpm 51\*), ebenso bei *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 98\*), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968: 96\*) und *Antipaluria* (Abb. 17c). Bei folgenden Vertretern der Phasmatodea ist dieser Muskel ungeteilt: *Carausius* (Marquardt 1939), *Timema* (Abb. 1c), *Medauroidea* (Abb. 8a-c), *Ramulus*, *Eurycantha*, *Sceptrophasma*, *Extatosoma*, *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Phaenopharos* (Abb. 9c), *Eurycnema* (Abb. 11a), *Sipylodea* und *Pseudophasma*. Iipcm2 ist in zwei Bündel

aufgeteilt bei *Gryllus* (Voss 1905: I<sub>pm1</sub>\*, I<sub>pm2</sub>\*; DuPorte 1920: 45\*, 46\*), *Stagmomantis* (Levereault 1938: 61\*, 63\*), *Agathemera* (Abb. 10c), und *Sungaya*. Bei *Megacrania* ist er in drei Bündel aufgeteilt (Maki 1935: 123\*, 125\*, 126\*).

43) I<sub>scm2</sub> (M. mesofurca-coxalis posterior) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt bei *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma*. Bei den übrigen Polyneoptera ist er vorhanden (*Perla*: Wittig 1955: II<sub>bm</sub> 60\*; *Antipaluria*; *Oligotoma*: Maki 1938: 53\*; *Embia*: Barlet 1985c: 40\*; *Periplaneta*: Carbonell 1947: 132\*; *Stagmomantis*: Levereault 1938: 68\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 126\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 101\*; *Cephalocoema*: Covelo de Zolessi 1968: 69\*; *Gryllus*: Voss 1905: II<sub>bm2</sub>\*; DuPorte 1920: 53\*; Friedrich & Beutel 2007).

Der Verlust von I<sub>scm2</sub> ist eine potentielle Synapomorphie der Grylloblattodea und Mantophasmatodea.

44) I<sub>scm3</sub> (M. mesofurca-coxalis medialis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt bei *Periplaneta* (Carbonell 1947) und *Stagmomantis* (Levereault 1938). Dies ist eine Synapomorphie der beiden Taxa.

Er ist bei allen Phasmatodea und den übrigen Polyneoptera vorhanden (*Austrophasma*: Abb. 15c; *Grylloblatta*: Walker 1938: 93\*; *Antipaluria*; *Oligotoma*: Maki 1938: 55\*; *Embia*: Barlet 1985c: 41\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 126\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 100\*; *Cephalocoema*: Covelo de Zolessi 1968: 69a\*; *Gryllus*: Voss 1905: II<sub>bm3</sub>\*, II<sub>bm6</sub>\*; DuPorte 1920: 54\*; Friedrich & Beutel 2007).

45) III<sub>dlm1</sub> (M. prophragma-mesophragmalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt vielen Euphasmatodea. Er fehlt ebenso bei *Carausius* (Jeziorski 1918, Marquardt 1939) und der geflügelten *Megacrania* (Maki 1935). Auch bei *Stagmomantis* fehlt er (Levereault 1938). Vorhanden ist er hingegen bei *Timema* (Abb. 1b), *Phyllium* (Männchen), *Heteropteryx* (Männchen) und *Pseudophasma*. Bei *Perla* ist er vorhanden (Wittig 1955: III<sub>dlm</sub> 35\*), ebenso bei den übrigen Polyneoptera-Vertretern, für die die Muskulatur bekannt ist (*Austrophasma*: Abb. 15a, b; *Grylloblatta*: Walker 1938: 112\*; *Antipaluria*: Abb. 17a; *Oligotoma*: Maki 1938: 62\*; *Embia*: Barlet 1985c: 3\*; *Periplaneta*: Carbonell 1947: 153\*; *Forficula*: Kleinow 1966: 131\*; *Dissosteira*: Snodgrass 1929: 112\*; *Gryllus*: Voss 1905: III<sub>dlm1</sub>\*; DuPorte 1920: 57\*; Friedrich & Beutel 2007).

46) IIIIdlm2 vorhanden (0); zu einem dünnen bindegewebigen Strang reduziert oder fehlend (1)

Dieser Muskel ist bei den meisten Vertretern der Polyneoptera vorhanden: *Forficula* (Kleinow 1966: 132\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 112\*, mit wenigen Fasern), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968: Fa\*), *Grylloblatta* (Walker 1938: 113\*) *Embia* (Barlet 1985b, c: Männchen 4\*, Weibchen 5\*), *Antipaluria* (Abb. 17a), *Austrophasma* (Abb. 15c), *Perla* (Wittig 1955: III dlm 36\*, III dlm 37\*), *Gryllus domesticus* (Voss 1905: IIIIdlm<sub>3</sub>\*, IIIIdlm<sub>4</sub>\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 63\*, 64\*), *Stagmomantis* (Leverault 1938: 90\*, 98\*) und *Periplaneta* (Carbonell 1947: 154\*, 155\*, 156\*; Friedrich & Beutel 2007). *Gryllus assimilis* (DuPorte 1920: -) fehlt er. Er ist bei *Carausius* zu einem bindegewebigen Strang reduziert (Marquardt 1939). Ebenso ist bei *Agathemera*, *Sungaya*, *Haaniella* (beide Geschlechter), *Heteropteryx* (Weibchen), *Medauroidea* (Abb. 8d) *Sceptrophasma* und *Ramulus* wenn überhaupt, nur ein solcher Rest zu finden. Bei *Phaenopharos* (Abb. 9d) ist ebenfalls nur ein rudimentärer Strang zu finden. Ein großer Nervenast des Nervus anterior bleibt jedoch auch in solchen Fällen erhalten. Bei *Timema* (Abb. 1c) sind zwei schräg verlaufende Muskelbündel IIIIdlm2 vorhanden.

47) IIIIdlm2 in zwei oder mehrere Bündel aufgeteilt (0); als ein Bündel vorhanden (1)

Ein externes dorsales Längsmuskelbündel ist bei *Forficula* (Kleinow 1966: 132\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 112\*, mit wenigen Fasern), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968: Fa\*), *Eurycnema* (Abb. 11c), *Phyllium*, *Grylloblatta* (Walker 1938: 113\*), *Embia* (Barlet 1985b, c: Männchen 4\*, Weibchen 5\*) und *Antipaluria* (Abb. 17a) vorhanden. *Austrophasma* (Abb. 15c) besitzt zwei Muskelbündel, ebenso *Timema* (Abb. 1c), *Sipyloidea*, *Pseudophasma*, *Perla* (Wittig 1955: III dlm 36\*, III dlm 37\*), *Gryllus domesticus* (Voss 1905: IIIIdlm<sub>3</sub>\*, IIIIdlm<sub>4</sub>\*), *Oligotoma* (Maki 1938: 63\*, 64\*), und *Stagmomantis* (Leverault 1938: 98\*, 90\*). Bei *Periplaneta* sind drei Bündel vorhanden (Carbonell 1947: 154\*, 155\*, 156\*), *Megacrana* hat vier Muskelbündel (Maki 1935: 133\*, 134\*, 135\*, 136\*).

48) IIIIdvm6 (M. metacoxa-subalaris) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel ist bei folgenden Taxa vorhanden: *Perla* (Wittig 1955: IIIc<sub>pm</sub> 53\*), allen Phasmatodea: Abb. 1c; 8c; 9d; 10d, e; 11c, d; *Antipaluria* (Abb. 17c), *Oligotoma* (Maki 1938: 82\*), *Embia* (Barlet 1985c: 65\*), *Periplaneta* (Carbonell 1947: 169\*), *Stagmomantis* (Leverault 1938: 107\*), *Forficula* (Kleinow 1966: 153\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 129\*) und *Gryllus* (Voss 1905: IIIIp<sub>m</sub><sub>6</sub>\*; DuPorte 1920: 65\*).

Er fehlt jedoch bei *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma*. Dies ist eine Synapomorphie der beiden Taxa.

49) IIIppm2 (M. metabasalare-intersegmentalis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel kommt nur bei *Perla* (Wittig 1955: III ppm 54a, IIIppm 54b\*) vor. Den Pliconeoptera fehlt er (Friedrich & Beutel 2007), was eine Autapomorphie der Pliconeoptera darstellen könnte.

50) IIIscm5 (M. metaspina-coxalis) fehlt (0); vorhanden (1)

Dieser Muskel ist nur bei *Grylloblatta* (Walker 1938: 120\*) und *Austrophasma* (Abb. 15c) vorhanden. Dies ist eine Synapomorphie der beiden Taxa. Allen übrigen Polyneoptera-Vertretern fehlt er (Friedrich & Beutel 2007).

51) IIIscm6 (M. metafurca-trochanteralis) vorhanden (0); fehlend (1)

Dieser Muskel fehlt bei *Grylloblatta* (Walker 1938) und bei *Austrophasma* (Abb. 15c). Dies wäre ebenfalls eine Synapomorphie der beiden Taxa.

Bei den übrigen untersuchten Vertretern ist er vorhanden: *Perla* (Wittig 1955: IIIbm58\*), alle Phasmatodea, *Antipaluria* (Abb. 17b), *Oligotoma* (Maki 1938: 90\*), *Embia* (Barlet 1985c: 68\*), *Periplaneta* (Carbonell 1947: 177b\*), *Stagmomantis* (Levereault 1938: 103b\*), *Forficula* (Kleinow 1966: 160\*), *Dissosteira* (Snodgrass 1929: 133d\*), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968: 133d\*) und *Gryllus* (Voss 1905: IIIbm<sub>4</sub>\*, DuPorte 1920: LV\*).

### 4.4 Muskulatur und deren Innervierung im prägenitalen Abdomen

52) Innere dorsale Längsmuskeln durchspannen die prägenitalen Abdominalsegmente vollständig (0); innere dorsale Längsmuskeln sind verkürzt und durchspannen höchstens die Hälfte des Segmentes (1)

Die inneren dorsalen Längsmuskeln sind bei allen Phasmatodea mit Ausnahme von *Timema* und *Agathemera* verkürzt (Klug & Bradler 2006; Klug & Klass 2007). Bei *Cephalocoema* sind sie ebenfalls verkürzt (Covelo de Zolessi 1968), dies ist jedoch als Konvergenz zum Zustand bei den Neophasmatidae anzusehen, da auch die Proscopiiden einen langgestreckten Habitus haben. Bei einigen Vertretern der Caelifera und Ensifera (*Locusta*, *Dissosteira*, *Tettigonia*, *Gryllus*: Klug & Klass 2007) und bei Mantodea (Klass 1999) sind die inneren dorsalen Längsmuskeln kürzer, sie inserieren jedoch noch in der vorderen Hälfte des Segmentes, was hier mit (0) codiert wird.

53) Innere, vom Dorsalnerv (A) innervierte ventrale Längsmuskeln vorhanden (0); innere Längsmuskeln fehlend (1)

Bei allen Phasmatodea mit Ausnahme von *Timema* fehlen innere, vom Dorsalnerv innervierte Längsmuskeln. Dort sind nur die äußeren vom Ventralnerv versorgten Muskeln vorhanden (Klug & Bradler 2006; Klug & Klass 2007). Die übrigen Vertreter der Polyneoptera besitzen beide ventrale Längsmuskelgruppen (Klug & Klass 2007).

54) Männchen: äußere ventrale Längsmuskeln kurz (0); äußere ventrale Längsmuskeln lang (1)

Von allen berücksichtigten Taxa sind nur bei *Agathemera* die ventralen Längsmuskeln des prägenitalen Abdomens verlängert (Klug 2005; Klug & Bradler 2006), was eine Autapomorphie darstellt.

55) Weibchen: äußere ventrale Längsmuskeln kurz (0); äußere ventrale Längsmuskeln lang (1)

Die ventralen Längsmuskeln sind bei *Agathemera*, *Haaniella* und *Phyllium* verlängert. *Phyllium* weist zusätzlich die Besonderheit auf, dass nur der mediane ventrale Längsmuskel verlängert ist (Klug & Bradler 2006). Bei den übrigen Polyneoptera sind sie kurz (Klug & Klass 2007).

56) Wenige Lateralmuskeln (0); Lateralmuskeln in viele Bündel aufgeteilt (1)

Bei den meisten Polyneoptera sind nur wenige Lateralmuskelbündel vorhanden (Übersicht in Klug & Klass 2007). Die Lateralmuskeln aller Phasmatodea sind in den prägenitalen Abdominalsegmenten in viele Bündel aufgeteilt (Kristensen 1975; Klug 2005; Klug & Bradler 2006; Klug & Klass 2007). Viele Lateralmuskelbündel sind nur noch bei der Proscopiide *Cephalocoema*, einem Vertreter der Caelifera (Covelo de Zolessi 1968) und bei Vertretern der Morabinae vorhanden (Blackith & Blackith 1967). Bei den letztgenannten Taxa ist die Innervierung unbekannt. Dieser Zustand ist sehr wahrscheinlich unabhängig von dem Merkmalszustand bei den Phasmatodea entstanden, da diese wenigen Caelifera ebenfalls einen gestreckten Körper besitzen (Blackith & Blackith 1967; Covelo de Zolessi 1968; Klug & Klass 2007).

57) Paratergo-coxosternaler von Nerv B\* versorgter Muskel einfach, mit einem Bündel vorhanden (0); Muskel in mehrere Bündel (mindestens 2) aufgeteilt (1)

Dieser Muskel ist in der Außengruppe mit nur einem Bündel vorhanden; die einzige Ausnahme bildet *Antipaluria*. Dort ist er in mindestens zwei Bündel aufgeteilt (Klug & Klass 2007). Bei allen Vertretern der Phasmatodea ist er in viele Bündel aufgeteilt (Klug & Bradler 2006; Klug & Klass 2007). Die Aufteilung des Muskels könnte eine Synapomorphie für Phasmatodea und Embioptera darstellen.

58) Laterale, tergo-coxosternale Muskeln 1a\* und 1b\* als jeweils ein Bündel vorhanden (0); tergo-coxosternale Muskeln 1a und 1b jeweils in mehrere parallele Bündel aufgeteilt (1)

Diese beiden Muskeln sind bei den meisten Polyneoptera (die Heuschrecken *Dissosteira* (Snodgrass 1929) und *Locusta* (Albrecht 1953), *Cephalocoema* (Covelo de Zolessi 1968), der Grille *Gryllus* (Voss 1905; DuPorte 1920), der Gottesanbeterin *Stagmomantis* (Leverault 1937), der Schabe *Periplaneta* (Beier 1974), der Termite *Zootermopsis* (Weidner 1970), den Ohrwurm *Forficula*, einem Vertreter der Grylloblattodea: *Grylloblatta* (Walker 1938); dem hier untersuchten Vertreter der Mantophasmatodea, *Austrophasma*) jeweils als einzelne Muskelbündel vorhanden. Nur bei den Phasmatodea und *Antipaluria* sind sie beide jeweils in mehrere Bündel aufgeteilt (Klug & Klass 2007), was eine potentielle Synapomorphie der Phasmatodea und Embioptera darstellt.

59) Intrasegmentale laterale Muskelbündel vom Dorsalnerv (A\*) innerviert (0); laterale Muskelbündel von Nerv B\* innerviert (1)

*Perla* besitzt intrasegmentale laterale tergo-sternale Muskelbündel, die von einem Ast des Dorsalnervs versorgt werden. Die übrigen Vertreter der Polyneoptera haben intrasegmentale Dorsoventralmuskeln, die von einem neuen Hauptnervenast (B\*) versorgt werden (Klug & Klass 2007). Das Vorhandensein eines neuen Nervenastes B ist eine Apomorphie für ein Taxon Pliconeoptera.

60) Nerv A\* entspringt vor dem zugehörigen Abdominalganglion (0); Nerv A\* entspringt aus seinem Abdominalganglion (1)

Bei den Plecoptera hat Nerv A\* einen vor dem zugehörigen Ganglion liegenden Ursprung, wohingegen bei den übrigen Vertretern der Polyneoptera Nerv A\* aus dem Ganglion entspringt (Klug & Klass 2007). Auch dies ist eine potentielle Synapomorphie aller Pliconeoptera.

## 4.5 Matrix

Taxon	Merkmal																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Timema nevadense</i>	0	0	0	-	-	1	1	1	1	0?	0?	1	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agathemera crassa</i>	1	1	0	-	-	1	1	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Pseudophasma acanthonota</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	1	0	1
<i>Phyllium celebicum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	1	0	1
<i>Sungaya inexpectata</i>	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Haaniella dehaanii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	1?	1	1	0?	1	1	1	2	1	1
<i>Heteropteryx dilatata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	1?	1	1	0?	1	1	1	2	1	1
<i>Extatosoma tiaratum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	2	1	1
<i>Medauroidea extradentata</i>	0	1	1	-	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Ramulus thaii</i>	0	1	1	-	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Eurycnema goliath</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	1	0	1
<i>Eurycantha calcarata</i>	0	1	1	-	-	1	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Sceptrophasma hispidula</i>	0	1	1	-	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Sipyloidea sipylus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	1	1	1
<i>Carausius morosus</i>	0	1	1	-	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	1

## 4 Merkmale

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Phaenopharos khaoyaiensis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	1	0?	1	0	1	2	1	1
<i>Megacrania tsudai</i>	0	1	-	0	-	0	0	0	0	0?	0?	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antipaluria caribbeana</i>	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0?	0?	0	0	?	-	-	-	-	-	-
<i>Embia surcoufi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	1	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oligotoma saundersi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	0	0	1?	1	0	0	1	1	-
<i>Austrophasma caledonensis</i>	0	0	0	-	-	1	1	0	0	1?	1?	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Grylloblatta campodeiformis</i>	0	0	0	-	-	1	1	0	0	0?	0?	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dissosteira carolina</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1?	1?	?	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Locusta migratoria</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1?	1?	?	0	0?	0	1	0	0	0	-
<i>Cephalocoema albrechti</i>	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1?	1?	0	?	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gryllus domesticus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0?	1?	0	0	0?	-	-	-	-	-	-
<i>Tylopsis liliifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0?	0	0	1	0	0	-
<i>Stagmomantis carolina</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1?	1?	0	?	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tenodera aridifolia</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0?	-	-	-	-	-	-
<i>Ameles decolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0?	0	0	0	0	1	-
<i>Periplaneta americana</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1?	1?	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Blatta orientalis</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0?	0	0	0	0	0	-

4 Merkmale

---

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Reticulitermes speratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	-
<i>Forficula auricularia</i>	0	0	0	1	1	-	-	0	0	1?	1?	-	0	0?	0	0	0	0	0	-
<i>Labidura riparia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0?	0	-	0	0	0	-
<i>Perla abdominalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0?	0?	0	0	0?	-	-	-	-	-	0
<i>Nemoura sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	-

## 4 Merkmale

Taxon	Merkmal																			
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Timema nevadense</i>	-	-	-	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Agathemera crassa</i>	0	1	-	-	0	1	0	1	1	-	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Pseudophasma acanthonota</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Phyllium celebicum</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Sungaya inexpectata</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Haaniella dehaanii</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Heteropteryx dilatata</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Extatosoma tiaratum</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Medauroidea extradentata</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Ramulus thaii</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Eurycnema goliath</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Eurycantha calcarata</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Sceptrophasma hispidula</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Sipyloidea sipylus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Carausius morosus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1

## 4 Merkmale

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Phaenopharos khaoyaiensis</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Megacrania tsudai</i>	-	-	-	-	-	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Antipaluria caribbeana</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Embia surcoufi</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Oligotoma saundersi</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Austrophasma caledonensis</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Grylloblatta campodeiformis</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Dissosteira carolina</i>	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Locusta migratoria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalocoema albrechti</i>	-	-	-	-	-	0	0	0	1	-	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Gryllus domesticus</i>	-	-	-	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tylopsis liliifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stagmomantis carolina</i>	-	-	-	-	-	1	0	1	1	-	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Tenodera aridifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ameles decolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Periplaneta americana</i>	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Blatta orientalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

4 Merkmale

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Reticulitermes speratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Forficula auricularia</i>	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Labidura riparia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Perla abdominalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nemoura sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

## 4 Merkmale

Taxon	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Timema nevadense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Agathemera crassa</i>	0	1	0	0	1	1	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pseudophasma acanthonota</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Phyllium celebicum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1/0	1	1	1	1	1
<i>Sungaya inexpectata</i>	0	1	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Haaniella dehaanii</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Heteropteryx dilatata</i>	0	0	0	0	0	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Extatosoma tiaratum</i>	0	0	0	0	1	0/1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Medauroidea extradentata</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Ramulus thaii</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Eurycnema goliath</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Eurycantha calcarata</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Sceptrophasma hispidula</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Sipyloidea sipylus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Carausius morosus</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1

## 4 Merkmale

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Phaenopharos khaoyaiensis</i>	0	0	0	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Megacrania tsudai</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	-	0	0	-	-	-	-	-
<i>Antipaluria caribbeana</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Embia surcoufi</i>	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oligotoma saundersi</i>	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Austrophasma caledonensis</i>	0	-	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Grylloblatta campodeiformis</i>	0	-	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Dissosteira carolina</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Locusta migratoria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cephalocoema albrechti</i>	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	?	?	-	-
<i>Gryllus domesticus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tylopsis liliifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stagmomantis carolina</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tenodera aridifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ameles decolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Periplaneta americana</i>	0	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Blatta orientalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

4 Merkmale

---

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Reticulitermes speratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Forficula auricularia</i>	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Labidura riparia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Perla abdominalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nemoura sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

## 5 Diskussion

### 5.1 Variationen im thoracalen Nervensystem der Phasmatodea

#### Ursprung der Hauptnervenäste vom Ganglion

Die Hauptnervenäste (Nervi laterales) nl2, nl3 und nl4 entspringen bisweilen mit einem gemeinsamen Stamm aus dem Ganglion (Abb. 8a, c). Sie können jedoch auch teilweise getrennt voneinander (nl2; nl3 + nl4, bei *Agathemera*, Abb. 10a, b) aus dem Ganglion ausmünden. Die eben erwähnten Variationen können innerhalb einer Art auftreten (bei *Eurycnema* beobachtet). Selten entspringen nl2, nl3 und nl4 jeder für sich aus dem Ganglion (Abb. 11a, b). Diese Nervenäste liegen jedoch immer sehr dicht beieinander. Sie entspringen aus der vorderen Hälfte des Ganglions.

Der Nervenast nl5 verläuft nach dem Austritt aus der Mitte des Ganglions oft ein kurzes Stück gemeinsam mit dem Beinnerv ncr. Selten tritt er dicht neben dem Beinnerven aus.

#### Aufzweigung des nl3 im Metathorax

Kurz nach dem Austritt aus dem Ganglion teilt sich der Nervus lateralis 3 (nl3) in zwei Äste auf, von denen einer den Dorsoventralmuskel dvm7 innerviert. Dieser Ast bleibt bei geflügelten Phasmiden ungeteilt. Er entsendet auch einen Abzweig zu IIIpcm5, der nur bei ungeflügelten Phasmiden vorkommt (z.B. *Medauroidea*: Abb. 8d, e, *Agathemera*: Abb. 10e, f, *Sungaya*). Bei geflügelten und kurzflügeligen Vertretern fehlt dieser Nervenzweig. Der rechte Ast entsendet die Verzweigungen zu den übrigen von nl3 versorgten Muskeln. Bei geflügelten Phasmiden verläuft ein den Muskel dvm7 innervierender Zweig des nl3 häufig rechts, über die weiteren Abzweigungen des nl3 hinweg (*Eurycnema*: Abb. 11d).

#### Anastomosen

Zwischen dem ventral verlaufenden Ast und dem nach dorsal ziehenden Ast des Nervus anterior (na) im Metathorax existiert bei *Eurycnema*, *Sipyloidea*, *Pseudophasma* und *Phaenopharos* eine Anastomose. Bei den anderen untersuchten Arten – das sind *Timema*, *Agathemera*, *Phyllium*, *Sungaya*, *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Eurycantha*, *Sceptrophasma*, *Carausius*, *Extatosoma*, *Medauroidea* und *Ramulus* – fehlt sie.

Bei *Medauroidea*, *Ramulus* und *Carausius* tritt im Mesothorax eine Anastomose zwischen na und nl2 auf. Bei *Medauroidea* und *Ramulus* liegt sie median dicht am Ganglion, bei *Carausius* liegt sie dorso-lateral (Marquardt 1939).

Zwischen Nervus lateralis 3 und Nervus lateralis 5 tritt bei allen untersuchten Vertretern der Phasmatodea, bei denen die Innervierung erkennbar war, eine Anastomose auf. Es können jedoch auch im Metathorax zwei Anastomosen zwischen diesen beiden Hauptnervenästen vorkommen, so bei *Ramulus* und *Medauroidea* (Abb. 8d und generelles Schema, Abb. 13). Eine Anastomose liegt immer median dicht am Ganglion. Die zweite verbindet den Ast des n13 zu Muskel IIIscm6 mit dem Nerv n15. Bei *Carausius* verbindet die Anastomose n13b (der Zweig zu den Muskeln scm2, scm3, spm2 und pcm3) mit n15 (Marquardt 1939).

### **Verbindung des Nervus transversus (nt) des Metathorax mit dem Nervus anterior (na) des ersten Abdominalsegmentes**

Diese beiden Nervenäste verlaufen im posterioren Segmentbereich des Metathorax parallel zueinander. Bei *Sipyloidea*, *Pseudophasma*, *Carausius*, *Ramulus*, *Medauroidea*, *Eurycantha* und *Sungaya* sind die Äste topographisch getrennt voneinander und sind im dorso-lateralen Bereich durch eine Anastomose miteinander verbunden (Abb. 8d). Bei *Eurycnema*, *Phyllium* und *Phaenopharos* entspringen die Äste getrennt: nt aus dem Mediannerv, der zum ersten Abdominalsegment gehörige Nerv na aus np + n12 des ersten Abdominalsegmentes. Kurz oberhalb ihrer Ursprünge verbinden sie sich jedoch und verlaufen bis auf die Höhe des Epimerons gemeinsam, bevor sie sich dort wieder auftrennen.

### **Innerartliche Variationen**

Das Aufzweigungsmuster der Hauptnervenäste kann sich bei mehreren Individuen einer Art unterscheiden. Dies ist häufig beim Ast des Nervus anterior, der die dorsalen Längsmuskeln im Mesothorax versorgt, der Fall. Die innerartliche Variation des Ursprungs der Hauptnervenäste vom Ganglion aus wurde bereits weiter oben erwähnt.

Als Merkmale für die phylogenetische Analyse eignen sich folglich nur solche Verzweigungsmuster, die keiner individuellen Variation unterliegen.

## **5.2 Variationen und Übergänge bei flugfähigen und kurzflügeligen Phasmatodea**

Im Pterothorax können sowohl Unterschiede zwischen den Geschlechtern einer Art bestehen als auch Unterschiede zwischen verschiedenen geflügelten Arten. Sexualdimorphismus dieser Art ist auch zum Beispiel bei Heuschrecken (Gäde 2002) oder Wanzen (Socha & Zemek 2000) bekannt.

Hierbei sind die Männchen ebenfalls leichter, fliegen besser und öfter, und die Flugmuskeln sind im Verhältnis zum Körpergewicht größer (Gäde 2002). Auch der Energieumsatz ist bei

Männchen von Heuschrecken effektiver als bei den Weibchen (Gäde 2002). Ähnliches muss für die Phasmatodea postuliert werden, wenn man die hier vorkommenden Geschlechtsdimorphismen betrachtet.

Die Tendenz zur Reduktion von Flügeln und dem dazugehörigen Flugapparat ist verbreitet und wahrscheinlicher als das Beibehalten von Strukturen, um ihnen eine neue Funktion zukommen zu lassen (Arbas 1983a, b, c).

### **Muskulatur**

Bei flügellosen Vertretern der Phasmatodea sind viele Flugmuskeln reduziert. Dies betrifft insbesondere die Tergopleuralmuskeln. Die Muskeln M. metanoto-basalaris (IIItpm3), M. metanoto-pleuralis anterior (IIItpm4), M. meso-/metanoto-pleuralis medialis (II/IIItpm5), M. meso-/metanoto-pleuralis posterior (II/IIItpm6), M. mesepimero/metepimero-axillaris tertius (II/IIItpm9) fehlen bei allen untersuchten flügellosen Phasmatodea und im Mesothorax solcher Arten, die die Tegmina nicht bewegen (*Phaenopharos*). Der Basalarmuskel II/IIIspm1 ist nur bei geflügelten Vertretern vorhanden. Bei Arten mit unbeweglichen Tegmina ist er im Mesothorax nur rudimentär und sehr dünn (*Phaenopharos*). Bei sehr guten Fliegern (z. B. *Phyllium*-Männchen) ist er deutlich voluminöser als bei mäßig fliegenden Phasmatodea (z. B. *Sipyloidea*). Hier liegen offenbar auch bei flugfähigen Arten noch Variationen und Übergänge vor. Gleichermäßen verhält es sich mit dem dorsalen Längsmuskel IIIIdlm1. Er ist bei guten Fliegern wie beispielsweise männlichen *Phyllium*, männlichen *Heteropteryx* und beiden Geschlechtern von *Pseudophasma* vorhanden und setzt an ausgeprägten Phragmata an. Bei mäßigen Fliegern ist er reduziert.

Bei flügellosen Phasmatodea sind hingegen die Beinmuskeln oft voluminöser als bei geflügelten Tieren.

### **Flügelgelenksklerite**

Auch im Flügelgelenk treten Reduktionen auf. Der hintere freie Flügelgelenkfortsatz ist bei kurzflügeligen Vertretern nicht mehr auszumachen. Die drei Axillaria sind hingegen noch vorhanden. Bei schwachen Fliegern (*Sipyloidea*) und kurzflügeligen Arten sind einige Komponenten des Flügelgelenks (Humeralplatte, proximale und distale Medianplatte) schwach sklerotisiert oder nicht mehr von der umgebenden Membran zu unterscheiden. Das Flügelgelenk ist somit nur mit den notwendigsten Strukturen zur Flügelbewegung ausgestattet, Stabilisierungselemente und Elemente zur Flächenvergrößerung (großer Analfächer) zeigen die Tendenz zur Reduktion. Beide Geschlechter von *Haaniella* und die

Weibchen von *Heteropteryx* setzen ihre Flügel zur Abwehrstridulation ein. Hierfür sind Muskeln wie z. B. der Flexor des Flügels (II/IIItpm9) sowie das zugehörige Axillare notwendig. Sobald bewegliche Tegmina und Flügel vorhanden sind, existieren auch die wesentlichen Komponenten der Flügelgelenkung.

### **Nerven**

Auch im Nervensystem bleiben teilweise Strukturen bei flügellosen Tieren erhalten. Der Ast des Nervus anterior, der die dorsalen Längsmuskeln versorgt, bleibt auch nach Verlust dieser Muskeln als großer Nervenast erhalten. Kleinere Nervenäste können mit dem Verlust des zugehörigen Muskels reduziert werden (z. B. die Äste zu II/IIIspm1 oder zu einigen Tergopleuralmuskeln).

Für die Phasmatodea ist erwiesen, dass die neuronalen Projektionen des Subalarmuskels auch bei flügellosen Phasmatodea noch vorhanden sind, so auch ihre flugspezifische neuronale Aktivität (Kutsch & Kittmann 1991). Ähnliches ist bei flugunfähigen Heuschrecken bekannt (Kutsch et al. 2002).

Das Zentralnervensystem ist folglich konservativer als die Peripherie.

Flugfähige Phasmatodea (*Pseudophasma*, *Eurycnema*, *Sipyloidea*, Männchen von *Phyllium* und *Heteropteryx*) besitzen windsensitive Haare an den Palpen. Bislang sind an dieser Stelle keine Windhaare beschrieben worden (Pringle 1976; Klein 1981; Sen 1988; Bland & Rentz 1991; Prakash et al. 1995; Ignell et al. 2000). Auf dem Kopf von *Locusta* sind windsensitive Haare zu finden (Smola 1970; Pflüger & Tautz 1982). Bei flugunfähigen Phasmiden fehlen die flugauslösenden windsensitiven Haare. Derartige Sensillen können wahrscheinlich leicht unabhängig voneinander entstehen.

Es können jedoch auch zentrale Strukturen erhalten bleiben. In der Muskulatur der Phasmatodea bleibt der Subalarmmuskel (II/IIIidvm6) erhalten, er verlagert seine Ansatzstelle bei flügellosen Phasmiden an den hinteren Teil des Notums.

### **5.3 Ein biologisches Sparsamkeitsprinzip**

Der Flugapparat stellt ein energetisch kostspieliges System dar (Mole & Zera 1993, 1994).

Energie, die über die Nahrung aufgenommen wird, muss bei langflügeligen Insekten unter anderem zur Unterhaltung der Flugmuskeln verbraucht werden. Kurzflügelige flugunfähige weibliche Morphen von *Gryllus rubens* beispielsweise haben größere Ovarien im Vergleich zu langflügeligen flugfähigen Formen (Mole & Zera 1993). Dies bedeutet, dass die

Unterhaltung von Flugmuskulatur Energiressourcen beansprucht, die dann an anderer Stelle im Organismus fehlen.

Die Bedeutung der Reduktion des Flugapparates für Entwicklung und Evolution der Phasmoden wird im Folgenden erörtert.

Die Beobachtungen zur Ausprägung der Flügel und Flugmuskulatur sowie zur Individualentwicklung liefern mögliche Hinweise zur Beantwortung der Frage, ob bei den Phasmoda die Flügel wiederholt aus alten genetischen Ressourcen neu evolviert seien, wie von Whiting et al. (2003) und Whiting & Whiting (2004) angenommen, oder ob sie bei flügellosen Linien reduziert wurden.

Es wurde bislang angenommen, dass die Wahrscheinlichkeit der Reduktion komplexer Merkmale wahrscheinlicher ist als deren Neuentstehung. Dabei wird davon ausgegangen, dass mit der Reduktion des Merkmales im Phänotyp auch die zugrunde liegende genetische Information verloren geht (Stone & French 2003; Telford & Budd 2003; Angelini & Kaufmann 2005). Whiting et al. (2003) halten dem das Argument entgegen, dass Flügel und Beine gemeinsame Anlagen im Embryo besitzen und dass die genetische Information für Flügel dadurch wahrscheinlich nicht durch die Anhäufung von Mutationen gestört werden wird. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist auch der Einfluss der Autotomiefähigkeit der Phasmoda auf das Flugvermögen. Wenn Phasmoden in einem Nymphenstadium ein Bein durch Autotomie verlieren, benötigen sie mindestens zwei, oft drei Häutungen, um das verlorene Bein vollständig zu regenerieren (Carlberg 1992). Bei *Sipyloidea* wurde nachgewiesen, dass nach einem Autotomieereignis die Größe der Flügel im Adultus reduziert ist, und auch das Flugvermögen verringert ist (Maginnis 2006). Es gibt also einen Konflikt um energetische Ressourcen zwischen Beinregeneration und Flügelentwicklung (Maginnis 2006).

Die Individualentwicklung lässt darauf schließen, dass das Ansammeln überschüssiger Körpermasse und Muskelmasse vermieden wird, da ein Tier immer einen Kompromiss zwischen Energieaufnahme durch Fressen und Energieverbrauch eingehen muss. Flügel und Flugmuskulatur zu bilden und zu unterhalten ist sehr energieaufwändig (Mole & Zera 1993, 1994).

Auf der Basis genetischer Analysen wird der Neuerwerb von Flügeln innerhalb der Phasmoda als wahrscheinlich angesehen (Whiting et al. 2003; Bradler 2006). Nach dem Parsimonieprinzip, also dem Prinzip der sparsamsten Erklärung bei phylogenetischen Rekonstruktionen, hätten weniger Linien innerhalb der Phasmoda unabhängig voneinander

Flügel evolviert. Die Annahme eines mehrfachen Verlustes von Flügeln innerhalb der Phasmatodea wäre weniger sparsam (Whiting et al. 2003; Bradler 2006).

Jedoch muss angesichts der vielfältigen Reduktionsmechanismen in einem einzelnen Individuum überlegt werden, ob ein anderes Sparsamkeitsprinzip, das sich weniger an statistischer Auswertung von Kladogrammen, sondern vielmehr an der Biologie der Tiere orientiert, nicht ebenso tragfähig wäre.

Mir erscheint ein biologisches Parsimonieprinzip denkbar, das von der individuellen Strategie ausgeht, erfolgreich mit tragbarem Energieverbrauch zur Fortpflanzung zu gelangen. Da die Phasmatodea über vielerlei Verteidigungsstrategien verfügen, sind nicht alle Vertreter auf den Besitz von Flügeln, die eine Flucht erleichtern würden, angewiesen. Ein Verlust der Flügel im Laufe der Evolution der Phasmatodea ist auf der individuellen Ebene unter Umständen eine energiesparende Anpassung. Auch ihre sehr gute Tarnung ermöglicht es den Stabschrecken, tendenziell auf Flügel zu verzichten oder sie so zu verkleinern, dass sie nur Stridulation eingesetzt werden, wie bei *Heteropteryx* (Carlberg 1989) oder bei *Haaniella*. *Phaenopharos* hat winzige Flügel mit leuchtend rotem Analfächer, die zur Abschreckung aufgestellt werden können. Auch von Gottesanbeterinnen ist bekannt, dass Flügel reduziert werden können (Wagner & Liebherr 1992).

Bei vielen weiblichen Insekten sind die Flügel zugunsten der Produktion einer höheren Anzahl Eier und einer höheren Fortpflanzungsrate reduziert (Roff 1986; Roff & Fairbain 1991; Mole & Zera 1993), so auch bei den Phasmatodea.

All dies sind Hinweise darauf, dass Flügel in der Evolution der Phasmatodea mehrfach unabhängig voneinander reduziert worden sein könnten. Evolutiver Erfolg kann beinhalten, dass ein Überleben und die Fortpflanzung nach einem Autotomieereignis gewährleistet sind, womit Autotomiefähigkeit zu einem wichtigen Faktor in der Evolution von Stabschrecken geworden war (Maginnis 2006). Ebenso ist das Bereitstellen von ausgeprägter Flugmuskulatur bei *Sipyloidea* wahrscheinlich nur in den Lebensphasen um die Reproduktion herum notwendig.

Die Reduktion energieaufwändiger Strukturen ist damit aller Wahrscheinlichkeit nach ein ebenso wichtiger Evolutionsfaktor bei Insekten wie die Fähigkeit zur Mimese.

### **5.4 Beziehungen zwischen den „Ordnungen“ der basalen Neoptera (Abb. 21)**

In der vorliegenden Studie werden insgesamt Vertreter aus allen zehn Linien der Polyneoptera *sensu* Kristensen (1991, mit den Mantophasmatodea als elfter Gruppe) berücksichtigt. Für die hier mental erfolgte Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen wurden 35 Merkmale

(Thoraxmuskulatur und Muskulatur der prägenitalen Abdominalsegmente) verwendet. Für die übrigen Merkmale lagen nicht zu allen Vertretern Daten vor.

Einige Merkmale liefern eindeutige Hinweise auf Adelphotaxabeziehungen von einzelnen Großgruppen innerhalb der basalen Neoptera.

### **Pliconeoptera**

Zunächst wird eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Plecoptera und den übrigen Polyneoptera, die als Pliconeoptera zusammengefasst werden (Hamilton 1971; Willmann 2003) durch vier weitere Merkmale gestützt. Allen Pliconeoptera-Vertretern (Grylloblattodea, Mantophasmatodea, Phasmatodea, Embioptera, Dictyoptera, Dermaptera, Caelifera, Ensifera) fehlen die Pleuro-Pleuralmuskeln Ippm2 (Merkmal 39: 1) und IIIppm2 (Merkmal 49: 1). Diese beiden Muskeln sind nur bei den Plecoptera vorhanden (Wittig 1955; Friedrich & Beutel 2007). Ferner treten im prägenitalen Abdomen bei den Pliconeoptera Neuerungen auf. Sie haben einen neuen Lateralnerv, der die intrasegmentalen lateralen tergesternalen Muskelbündel innerviert (Merkmal 59: 1; Klug & Klass 2007). Dies wurde als mögliche Synapomorphie aller Pterygota außer der Plecoptera angenommen (Klug & Klass 2007), jedoch werden bei *Chauliodes* (Megaloptera) einige vordere Lateralmuskeln im Abdominalsegment vom Dorsalnerv innerviert und andere vom Lateralnerv (Vc 2\*, Vd 2, 3\* bei Maki 1936). Der Dorsalnerv zu den dorsalen Längsmuskeln entspringt aus seinem zugehörigen Abdominalganglion (Merkmal 60: 1; Klug & Klass 2007) und nicht davor, wie noch bei den Plecoptera. Somit zeichnen sich die Pliconeoptera durch vier potentiell apomorphe Merkmale aus. Auch *Grylloblatta* und *Austrophasma* teilen die erwähnten Merkmale, womit ihr Einschluss in die Pliconeoptera zu rechtfertigen ist. Dies war bislang unklar (Willmann 2003a).

### **Mantophasmatodea + Grylloblattodea**

Die Stellung der Mantophasmatodea im System der Insekten ist bislang weitgehend ungeklärt (Klass et al. 2002; Klass et al. 2003; Baum et al. 2007).

Die vorliegende Studie liefert fünf Merkmale, die als potentielle Synapomorphien der Mantophasmatodea und Grylloblattodea anzusehen sind. Die verfügbaren Vertreter, *Austrophasma* und *Grylloblatta* besitzen einen zusätzlichen Sternocoxalmuskel (IIIscm5: Merkmal 50: 1), der nur bei diesen beiden Taxa vorkommt. Den übrigen Polyneoptera fehlt er (Walker 1938; Friedrich & Beutel 2007). Zudem zeichnen sich *Austrophasma* und *Grylloblatta* durch den gemeinsamen Verlust von vier weiteren Muskeln aus. Es fehlen: der

Dorsoventralmuskel IIdvm6 (Merkmal 36: 1), der Sternocoxalmuskel IIsclm2 (Merkmal 43: 1), der Dorsoventralmuskel IIIIdvm6 (Merkmal 48: 1) und der Sternocoxalmuskel IIIIsclm6 (Merkmal 51: 1). Dies stützt die Annahme einer Adelphotaxabeziehung der Notoptera, hier repräsentiert durch *Grylloblatta*, und der Mantophasmatodea (repräsentiert durch *Austrophasma*). Dies deckt sich mit der hauptsächlich auf der Basis molekularer und weniger morphologischer Merkmale postulierten Xenonomia-Hypothese (Terry & Whiting 2005). Merkmale des Kopfes weisen ebenfalls auf Mantophasmatodea und Grylloblattodea als Schwestertaxa hin (Baum et al. 2007).

Ein Schwestergruppenverhältnis von Phasmatodea und Mantophasmatodea (mitochondriale Gene: Terry & Whiting 2005) erfährt in dieser Studie keine Stütze. Als Schwestergruppe zu den Mantophasmatodea wurden des Weiteren die Orthoptera vorgeschlagen (Zompro 2005), jedoch wurden hierfür keine überzeugenden Merkmale geliefert (Baum et al. 2007).

Auch die vorliegende Studie liefert keine Merkmale, die diese Hypothese unterstützen würden.

### **Phasmatodea + Embioptera**

Eine Adelphotaxabeziehung der Phasmatodea und der Embioptera ist wiederholt postuliert worden (Rähle 1970; Flook & Rowell 1998; Thomas et al. 2000; Tilgner 2002; Bradler 2003; Whiting et al. 2003 und Terry & Whiting 2005). Auch die vorliegende Studie liefert zwei Merkmale für die Embioptera als Schwestergruppe der Phasmatodea. Im prägenitalen Abdomen beider Gruppen sind paratergo-sternale Lateralmuskeln vorhanden, die in mindestens zwei Bündel aufgeteilt sind (Klug & Klass 2007; Merkmal 57: 1). Zudem gibt es zwei laterale tergo-sternale Muskeln im prägenitalen Abdomen, die jeweils in mehrere parallele Bündel aufgeteilt sind (Merkmal 58: 1).

### **Blattodea + Mantodea**

*Periplaneta* und *Stagmomantis* fehlt der Muskel IIsclm3 (Carbonell 1947; Levereault 1938; Merkmal 44: 1). Bei allen übrigen Vertretern der Polyneoptera ist dieser Muskel hingegen vorhanden (Friedrich & Beutel 2007). Dies wäre eine weitere zusätzliche potentielle Apomorphie der Dictyoptera. Die Monophylie der Dictyoptera ist jedoch auch anderweitig gut gestützt (Kristensen 1991, 1995; Klass 1995; Wheeler et al. 2001; Beutel & Gorb 2001, 2006). Für die Dictyoptera werden zudem zwei Merkmale des Flügels genannt: das 2. Axillare hat einen ohrenförmigen Körper, die Basis des Radius ist kurz und gebogen (Hörnschemeyer & Willkommen 2007).

Für die Verwandtschaftsverhältnisse der übrigen Polyneoptera liegen keine konfliktfreien Merkmalsätze vor, so dass hierfür keine eindeutige Rekonstruktion erfolgen kann. Dieser Umstand liegt in der geringen Menge an untersuchten Taxa begründet.

### 5.5 Grundmuster der Phasmatodea

Die Schwestergruppenbeziehung von *Timema* zu den übrigen Phasmatodea gilt als gut gesichert (Kristensen 1975; Tilgner et al. 1999; Wheeler et al. 2001; Tilgner 2002; Whiting et al. 2003; Bradler et al. 2003; Wheeler et al. 2004; Klug & Bradler 2006; Bradler 2006). Daraus lässt sich auf die Merkmalsausstattung des Grundplanvertreters der Phasmatodea schließen.

*Timema* hat ein freies durch eine Intersegmentalmembran abgegrenztes erstes Abdominaltergum, welches bei den übrigen Phasmatodea mit dem Metathorax fusioniert ist. *Timema* hat an Meso- und Metacoxa einen großen Trochantin, ebenso *Agathemera*. Bei den übrigen Phasmatodea ist er schmal ausgeprägt. Bei *Periplaneta* (Beier 1974), *Stagmomantis* (Levereaault 1937), *Grylloblatta* (Walker 1938) und *Austrophasma* ist der Trochantin jeweils ebenfalls groß.

Die Pleuralleiste im Meso- und Metathorax ist bei *Timema* speziell ausgebildet: sie ist weich und segelförmig. Dies ist eine Autapomorphie für *Timema*.

Nur *Timema* besitzt eine Prospina und eine Mesospina mit der zugehörigen Muskulatur, bei den meisten übrigen Phasmatodea sind die Spinae reduziert (Chadwick 1959), jedoch besitzen die Aschiphasmatinae Spinae (Bradler 2006). Im Grundplan der Phasmatodea waren somit die beiden Sternocoxalmuskeln Iscm7 und Iiscm7 noch vorhanden. Den Euphasmatodea fehlen diese Muskeln. Beide Spinae sind vorhanden bei *Perla* (Wittig 1955), *Periplaneta* (Carbonell 1947; Beier 1974), *Stagmomantis* (Levereaault 1938: furcal apophysis?) *Dissosteira* (Snodgrass 1929), *Locusta* (Albrecht 1953), *Forficula* (Kleinow 1966), *Grylloblatta* (Walker 1938), *Gryllus* (Voss 1905; DuPorte 1920), den Embioptera (Barlet 1985; Ross 2000) und *Austrophasma*.

Einige ventrale Muskeln sind daher bei *Timema* zu finden, die bei den übrigen Phasmiden reduziert sind. Es sind dies die Muskeln Ivlm7 und Iivlm3. Ivlm7 fehlt neben den Euphasmatodea auch bei *Stagmomantis* (Levereaault 1938). Iivlm3, der die Mesofurca und die Metafurca verbindet, ist bei *Timema* vorhanden, ebenso bei den übrigen Polyneoptera (Friedrich & Beutel 2007). Bei den Euphasmatodea ist er reduziert. Im Grundmuster der

Phasmatodea waren wahrscheinlich mehr ventrale Muskeln vorhanden als bei den meisten rezenten Vertretern.

Die inneren dorsalen Längsmuskeln des Meso- und Metathorax, IIdlm1 und IIIIdlm1, sind bei *Timema* vorhanden. Bei den Euphasmatodea ist IIdlm1 reduziert, IIIIdlm1 ist nur bei sehr gut fliegenden Phasmiden zu finden. Die übrigen Vertreter der Polyneoptera, bis auf *Stagmomantis*, besitzen die inneren dorsalen Längsmuskeln.

Im Grundmuster der Phasmatodea waren die inneren dorsalen Längsmuskeln somit offenbar vorhanden. Sie stellen indirekte Flugmuskeln dar. Durch die Streckung des Körpers der Euphasmatodea fehlen dorsale Längsmuskeln, die das gesamte Segment durchspannen. Die kurzen vorhandenen dorsalen Längsmuskeln der Euphasmatodea werden daher mit den kurzen dorsalen Längsmuskeln (IIdlm2 und IIIIdlm2) der übrigen Polyneoptera homologisiert. Die Innervierung lässt keine Aussage darüber zu, ob die dorsalen Längsmuskeln der Euphasmatodea allesamt äußere Längsmuskeln sind, da sie alle vom Nervus anterior innerviert werden.

Im Grundmuster der Phasmatodea war wahrscheinlich ein indirekter Flugmuskel vorhanden (dlm1). Jedoch fehlten dem Grundmustervertreter einige kleinere Tergopleuralmuskeln, namentlich IIItpm3, IIItpm4, II/IIItpm5, II/IIItpm6 und II/III tpm9. Letzterer inseriert bei flugfähigen Phasmatodea am 3. Axillare und fungiert als Flügelflexor. Der Basalarmuskel II/IIIspm1 fehlte ebenfalls im Grundmuster der Phasmatodea. Einige für den Flug bedeutsame Muskeln waren wahrscheinlich im Grundmuster der Phasmatodea nicht vorhanden.

*Timema* besitzt mithin auf der Ebene der Phasmatodea viele ursprüngliche Merkmale. Bei den Euphasmatodea treten einige Reduktionen auf.

Im Folgenden werden potentiell informative Merkmale für die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phasmatodea erörtert.

### **5.6 Beziehungen innerhalb der Phasmatodea (Abb. 22)**

In die vorliegende Analyse sind sechzehn Vertreter der Phasmatodea eingegangen. Auch hier sind bedingt durch die geringe Anzahl konfliktfreier Merkmale Polytomien im resultierenden Stammbaum enthalten. Einige Merkmale ermöglichen jedoch konfliktfreie Aussagen.

#### **Phasmatodea**

Alle Phasmatodea besitzen den M. mesospina-phragmalis (IIdvm9: Merkmal 37: 1). Dies ist ein zusätzliches Merkmal, das die gut gesicherte Monophylie der Phasmatodea (Marshall & Severin 1906; Ford 1923; Ragge 1955; Hennig 1969; Baccetti 1987; Jamieson 1987; Saure 1988; Kristensen 1975, 1991; Hennig 1994; Ax 1999; Tilgner et al. 1999; Tilgner 2002;

Wheeler et al. 2001; Whiting et al. 2003; Willmann 2003a, b, 2004; Bradler 1999, 2003, 2006; Klug & Bradler 2006) stützt. Zompro (2004a) bildet eine Ausnahme, da er *Timema* außerhalb der Phasmatodea als Schwestergruppe zu den Embioptera „ansiedelt“. Dieses basiert jedoch nur auf Symplesiomorphien und ist damit nicht haltbar.

### **Euphasmatodea**

Auch die Euphasmatodea sind bezüglich ihrer Monophylie unbestritten, wie bereits an mehreren Stellen erwähnt. Aus dieser Studie kommen zwei weitere Apomorphien hinzu: Muskel IIVlm3 fehlt bei den Euphasmatodea (Merkmal 33: 1). Zudem fehlen ihnen im prägenitalen Abdomen die inneren ventralen Längsmuskeln (Merkmal 53: 1).

### **Neophasmatidae**

Für die Neophasmatidae liegt ein vereinendes Merkmal vor: Muskel IIVlm1, der die beiden Arme der Furca verbindet, ist nur bei ihnen vorhanden (Merkmal 32: 1). Jeziorski (1918) hat ihn bei *Carausius* übersehen, Marquardt (1939) erwähnt ihn und stellt ihn auch bei *Carausius* dar.

Die hier resultierende Annahme zur basalen Aufspaltung der Phasmatodea steht in Einklang mit den Hypothesen von Bradler (2003), Klug & Bradler (2006) und Bradler (2006).

Sie widerspricht Tilgner (2002), bei dem *Agathemera* erst als zweiter Abzweig innerhalb der Phasmatodea erscheint. Auf der Basis molekularer Daten (Whiting et al. 2003) stünde *Agathemera* an subordinierter Stelle als abgeleitetes Taxon im System.

### **Weitere Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Phasmatodea**

Bei vielen Phasmatodea verlaufen der Transversalnerv und der Nervus anterior des ersten Abdominalsegmentes getrennt voneinander und sind über eine Queranastomose verbunden (Merkmal 24: 1). Dies trifft auf *Sungaya*, *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Sipyloidea*, *Pseudophasma*, *Medauroidea*, *Ramulus*, *Carausius*, *Eurycantha*, *Phaenopharos*, *Sceptrophasma* und *Extatosoma* zu.

Bei *Medauroidea*, *Ramulus*, *Carausius*, *Eurycantha*, *Phaenopharos*, *Sceptrophasma*, *Extatosoma*, *Agathemera*, *Haaniella*, *Heropteryx* und *Sungaya* ist Muskel IIIIdlm 2 reduziert (Merkmal 46:1). Er ist höchstens noch als bindegewebiger Strang vorhanden. Die Reduktion ist bei *Agathemera* wahrscheinlich unabhängig von den übrigen Vertretern geschehen (Abb. 22).

*Medauroidea*, *Ramulus* und *Carausius* ist eine Anastomose zwischen Nervus anterior und Nervus lateralis 2 des Mesothorakalganglions gemeinsam (Merkmal 21: 1).

Die übrigen Merkmale lassen sich nicht konfliktfrei analysieren. Jedoch sind auch auf der Grundlage der vorliegenden Topologie Aussagen möglich. Die traditionellen Unterfamilien Pseudophasmatinae, Phasmatinae und Pachymorphinae sind wahrscheinlich nicht monophyletisch. Dies deckt sich mit der Analyse von Bradler (2006), die auf einer weitaus größeren Auswahl an Taxa beruhte.

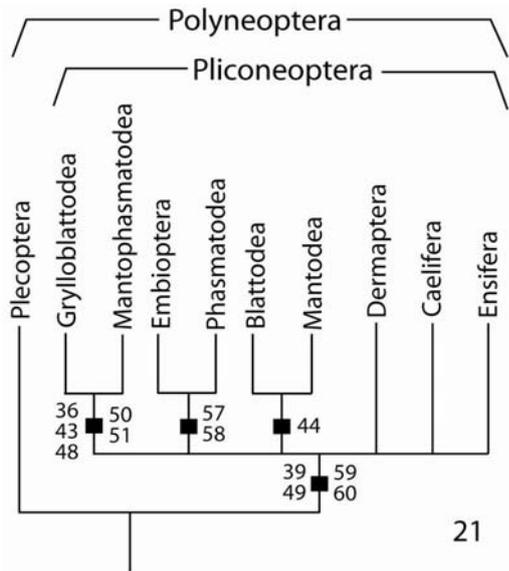


Abb. 21: Stammbaum der Polyneoptera nach vorliegender Analyse.

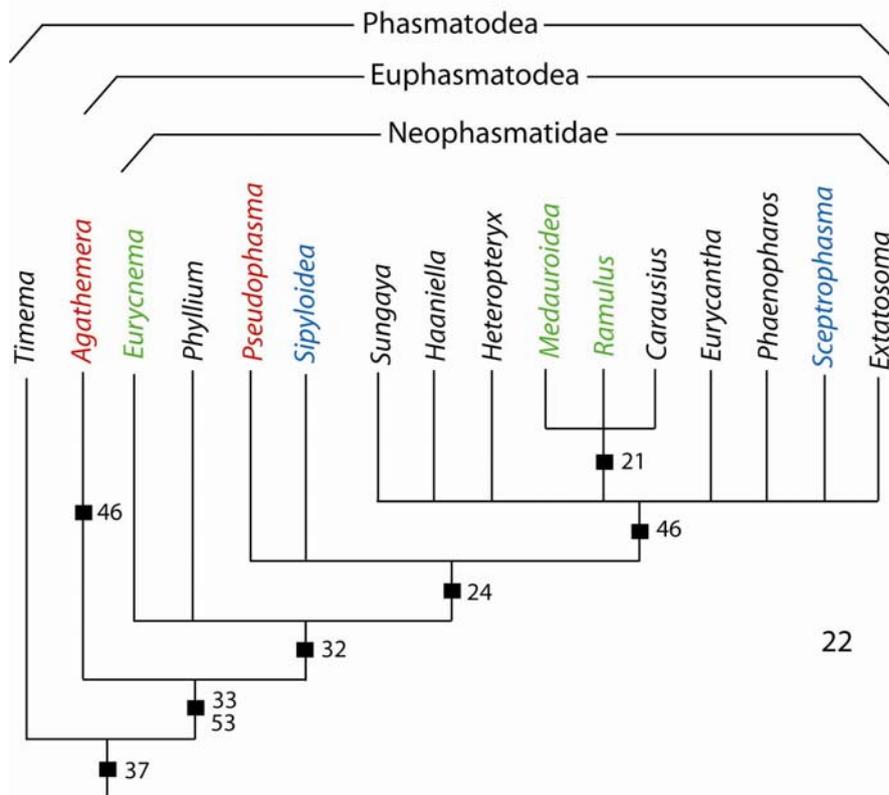


Abb. 22: Stammbaum der Phasmatodea nach vorliegender Analyse. Pseudophasmatinae, Phasmatinae und Pachymorphinae sind vermutlich nicht monophyletisch.

### 6 Zusammenfassung

Sowohl die Beziehungen innerhalb der Polyneoptera als auch die Beziehungen zwischen einigen Taxa der Phasmatodea wurden auf der Basis von 60 Merkmalen vorwiegend des Thorax und des Flügelgelenkes untersucht. Dabei fanden auch anatomische Daten des Meso- und Metathorax jeweils eines Vertreters der Embioptera und erstmals auch der Mantophasmatodea Berücksichtigung. Die Muskulatur wurde in der vorliegenden Arbeit an der Embie *Antipaluria caribbeana* und an *Austrophasma caledonensis* (Mantophasmatodea) beschrieben.

Die Monophylie der Pliconeoptera (Grylloblattodea, Mantophasmatodea, Phasmatodea, Embioptera, Dictyoptera, Dermaptera, Caelifera, Ensifera) wird durch zwei Merkmale der Thoraxmuskulatur gestützt: Fehlen der Pleuro-Pleuralmuskeln Ippm2 und IIIppm2. Zudem findet sich im prägenitalen Abdomen bei den Pliconeoptera ein neuer Lateralnerv, der die intrasegmentalen lateralen tergo-sternalen Muskelbündel innerviert. Der Dorsalnerv zu den dorsalen Längsmuskeln entspringt aus seinem zugehörigen Abdominalganglion und nicht davor, wie dies bei den Plecoptera der Fall ist.

Auf der Basis der Untersuchung des Meso- und Metathorax von *Austrophasma* lässt sich eine Adelphotaxabeziehung zwischen den Mantophasmatodea und Grylloblattodea postulieren. Die verfügbaren Vertreter, *Austrophasma* und *Grylloblatta* besitzen einen Sternocoxalmuskel (IIIscm5), der bei keinem weiteren Vertreter der Polyneoptera vorkommt. Zudem sind wahrscheinlich bei *Austrophasma* und *Grylloblatta* vier weitere Muskeln verlorengegangen. Beiden fehlen: der Dorsoventralmuskel IIdvm6, der Sternocoxalmuskel IIsclm2, der Dorsoventralmuskel IIIIdvm6 und der Sternocoxalmuskel IIIIsclm6.

Das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Embioptera und den Phasmatodea erhielt weitere Stütze. Auf der Basis der Anatomie des prägenitalen Abdomens finden sich zwei neue Merkmale: das Vorhandensein paratergo-sternaler Lateralmuskeln, die in mindestens zwei Bündel aufgeteilt sind und zweier lateraler tergo-sternaler Muskeln, die jeweils in mehrere parallele Bündel aufgeteilt sind.

Innerhalb der Phasmatodea wird die basale Aufspaltung *Timema* + (*Agathemera* + Neophasmatidae) bestätigt.

Die Euphasmatodea (*Agathemera* + Neophasmatidae) zeichnen sich durch den Verlust des ventralen Längsmuskels IIvlm3 und das Fehlen der inneren ventralen Längsmuskeln im prägenitalen Abdomen aus.

Allen Neophasmatidae ist der ventrale Längsmuskel IIVlm1 gemeinsam, der die beiden Arme der Furca verbindet.

Innerhalb der Phasmatoidea finden sich folgende Beziehungen: *Medauroidea*, *Ramulus* und *Carausius* haben eine Anastomose zwischen Nervus anterior und Nervus lateralis 2 des Mesothoracalganglions.

Bei *Sungaya*, *Haaniella*, *Heteropteryx*, *Sipyloidea*, *Pseudophasma*, *Medauroidea*, *Ramulus*, *Carausius*, *Eurycantha*, *Phaenopharos*, *Sceptrophasma* und *Extatosoma* verlaufen der Transversalnerv und der Nervus anterior des ersten Abdominalsegmentes getrennt voneinander und sind über eine Queranastomose verbunden.

Bei *Medauroidea*, *Ramulus*, *Carausius*, *Eurycantha*, *Phaenopharos*, *Sceptrophasma*, *Extatosoma*, *Agathemera*, *Haaniella*, *Heropteryx* und *Sungaya* ist Muskel IIIIdlm 2 reduziert. Die Reduktion ist bei *Agathemera* wahrscheinlich unabhängig von den übrigen Vertretern geschehen.

Die traditionellen Phasmatoidea-Unterfamilien Phasmatinae, Pseudophasmatinae und Pachymorphinae sind wahrscheinlich nicht monophyletisch.

Die Untersuchung der postembryonalen Entwicklung der Muskulatur insbesondere des Metathorax bei *Sipyloidea sipylus*, einer flugfähigen Phasmide, bot Aufschluss über die Frage nach der Wahrscheinlichkeit von Flügelreduktionen bei den Phasmatoidea.

Gerade die Flugmuskulatur wird im juvenilen Tier erst spät zur vollen Funktionstüchtigkeit aufgebaut. Auch im alternden Tier, nach der Eiablage, degenerieren die Flugmuskeln als erstes. Während der Individualentwicklung werden energetisch kostspielige Strukturen wie die Muskelmasse des Flugapparates nur während der Fortpflanzungsperiode aufrecht erhalten und recht schnell danach abgebaut. Diese Beobachtungen sprechen für einen wiederholten Verlust von Flügeln und zugehörigen Muskeln bei den Phasmatoidea.

## 7 Literaturverzeichnis

- Albrecht, F.O. 1953. The anatomy of the Migratory Locust. London: The Athlone Press.
- Angelini, D.R. & Kaufmann, T. C. 2005. Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans. *Annual Review of Genetics* 39: 95-119.
- Arbas, E. A. 1983a. Thoracic morphology of a flightless Mexican grasshopper, *Barytettix psolus*: Comparison with the locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Morphology* 176: 141-153.
- Arbas, E. A. 1983b. Neural correlates of flight loss in a Mexican grasshopper, *Barytettix psolus*. I. Motor and sensory cells. *Journal of Comparative Neurology* 216: 369-380.
- Arbas, E.A., 1983c. Aerial manoeuvring reflexes in flightless grasshoppers. *The Journal of Experimental Biology* 107: 509-513.
- Atzinger, L. 1952. Vergleichende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Ausbildung der Flügel, der Flugmuskulatur und des Flugvermögens bei Feldheuschrecken. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 76: 199-222.
- Ax, P. 1999. Das System der Metazoa II. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm: Gustav Fischer Verlag.
- Baccetti, B. 1987. Spermatozoa and phylogeny in othopteroid insects. In: Baccetti, B. (Hrsg.) *Evolutionary Biology of orthopteroid Insects*. Horwood, Chichester, UK: Horwood: 12-112.
- Barlet, J. 1985a. Le squelette pterothoracique d'une femelle d'*Embia* (Insectes, Embioptères). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 54: 133-139.
- Barlet, J. 1985b. La musculature pterothoracique d'une *Embia* femelle (Insectes, Embioptères). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 54: 140-148.
- Barlet, J. 1985c. Le pterothorax du male d'*Embia surcoufi* Navas (Insectes, Embioptères). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 54: 349-362.
- Baum, E., Dressler, C. & Beutel, R.G. 2007. Head structures of *Karoophasma* sp. (Hexapoda, Mantophasmatodea) with phylogenetic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45 (2): 104-119.
- Beier, M. 1968a. Phasmida (Stab- oder Gespenstschrecken). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4 (2) 2/10. Berlin: De Gruyter: 1-56
- Beier, M. 1968b. 12. Mantodea (Fangheuschrecken). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4 (2) 2/12. Berlin: De Gruyter: 1-47.

- Beier, M. 1972. Saltatoria (Grillen und Heuschrecken). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/9. Berlin: De Gruyter: 1-217.
- Beier, M. 1974. 13. Blattariae (Schaben). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 4 (2) 2/13. Berlin: De Gruyter: 1-127.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2001. Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 177-207.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2006. A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda with special emphasis on Mantophasmatodea. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64 (1): 3-25.
- Blackith, R.E. & Blackith, R.M. 1968. A numerical taxonomy of orthopteroid insects. *Australian Journal of Zoology* 16: 111-131.
- Bland, R.G. & Rentz, D.C.F. 1991. External morphology and abundance of mouthpart sensilla in Australian Gryllacrididae, Stenopelmatidea, and Tettigoniidae. *Journal of Morphology* 207: 315-325.
- Boudreaux, H.B. 1979. *Arthropod Phylogeny*. New York: John Wiley & Sons.
- Bradler, S. 1999. The vomer of *Timema* Scudder, 1895 (Insecta, Phasmatodea) and its significance for phasmatodean phylogeny. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 215: 43-47.
- Bradler, S. 2000. On the systematic position of *Agathemera* Stål 1875 within the Phasmatodea (Insecta). *Zoology* 103, Supplement III (DZG 93.1): 99.
- Bradler, S. 2003. Phasmatodea, Gespenstschrecken. In: Dathe, H. (Hrsg.): *Kaestner Lehrbuch der speziellen Zoologie*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag: 251-261.
- Bradler, S., Whiting, M. F. & Klug, R. 2003. Basal diversification and the evolution of wings within stick insects (Phasmatodea). *Proceedings of 1<sup>st</sup> Dresden Meeting on Insect Phylogeny*. *Entomologische Abhandlungen* 61 (2): 132-133.
- Bradler, S. 2006. *Die Phylogenie der Stab- und Gespenstschrecken*. Dissertation an der Georg August Universität Göttingen.
- Brodsky, A.K. 1979a. Evolution of the flight apparatus in Plecoptera. Part I. Functional morphology of the wings. *Entomological Review* 58: 31-36.
- Brodsky, A.K. 1979b. Evolution of the flight apparatus in Plecoptera. Part II. Functional morphology of the axillary apparatus, the skeleton, and the musculature. *Entomological Review* 58 (4): 16-26.

- Campbell, J.I. 1961. The anatomy of the nervous system of the mesothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R.&F. Proceedings of the Zoological Society of London 137 (3): 403-432.
- Carbonell, C.S. 1947. The thoracic muscles of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). Smithsonian Miscellaneous Collections 107 (2): 1-23.
- Carlberg, U. 1983. A review of the different types of egg-laying in the Phasmida in relation to the shape of the eggs and with a discussion of their taxonomic importance (Insecta). Biologisches Zentralblatt 102: 587-602.
- Carlberg, U. 1984. Flight in female *Sipyloidea sipyilus*. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Physiologie der Tiere 88: 9-14.
- Carlberg, U. 1989. Defensive stridulation in *Heteropteryx dilatata* Parkinson (Insecta: Phasmida). Zoologischer Anzeiger 223: 165-173.
- Carlberg, U. 1992. Cost of autotomy in the Phasmida (Insecta). I. Species with low autotomy frequency. Zoologischer Anzeiger 228 (5/6): 229-237.
- Chadwick, L.E. 1959. Spinasternal musculature in certain insect orders. Smithsonian Miscellaneous Collections 137: 117-156.
- Covelo de Zolessi, L. 1968. Morphologie, endosquelette et musculature d'un acridien aptère (Orthoptera: Proscopiidae). Transactions of the Royal Entomological Society of London 120 (3): 55-113.
- Dallai, R., Frati, F., Lupetti, P. & Adis, J. 2003. Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). Zoomorphology 122: 67-76.
- DuPorte, E.M. 1920. The muscular system of *Gryllus assimilis* Fabr. (= *pennsylvanicus* Burm.). Annals of the Entomological Society of America 13: 16-52.
- Estabrook, G.F., Strauch, G.G.Jr., Fiala, K.L. 1977. An application of compatibility analysis of Blackith's data on orthopteroid insects. Systematic Zoology 26: 269-276.
- Flook, P.K. & Rowell, C.H.F. 1998. Inferences about orthopteroid phylogeny and molecular evolution from small subunit nuclear ribosomal DNA sequences. Insect Molecular Biology 7 (2): 163-178.
- Flook, P.K., Klee, S. & Rowell, C.H.F. 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. Systematic Biology 48 (2): 233-253.
- Ford, N.B.A. 1923. A comparative study of the abdominal musculature of orthopteroid insects. Transactions of the Royal Canadian Institute 14: 207-319.

- Friedrich, F. & Beutel, R.G. 2007 (im Druck). The thorax of *Zorotypus* (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. *Arthropod Structure and Development* (2007) doi: 10.1016/j.asd.2007.04.003.
- Gäde, G. 2002. Sexual dimorphism in the pyrgomorphid grasshopper *Phymateus morbillosus*: from wing morphometry and flight behaviour to flight physiology and endocrinology. *Physiological Entomology* 27: 51-57.
- Giles, E.T. 1963. The comparative external morphology and affinities of the Dermaptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London A* 115: 95-164.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Gullan, P.J. & Cranston, P.S. 2005. *The Insects. An outline of entomology*. Third edition. Oxford: Blackwell Publishing.
- Günther, K. 1953. Über die taxonomische Gliederung und geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. *Beiträge zur Entomologie* 3: 541-563.
- Günther, K., Herter, K. 1974. Dermaptera (Ohrwürmer). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4 (2) 2/11. Berlin: De Gruyter: 1-158.
- Hamilton, K.G.A. 1971. The insect wing, part I. Origin and development of wings from paranotal lobes. *Journal of the Kansas Entomological Society* 44: 421-433.
- Hennig, W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt am Main: Kramer.
- Hennig, W. 1994. *Wirbellose II. Gliedertiere*. 5. Auflage. Gustav Fischer.
- Hörnschemeyer, T. & Willkommen, J. 2007. The contribution of flight system characters to the reconstruction of the Phylogeny of the Pterygota. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 65 (1): 15-23.
- Ignell, R., Anton, S. & Hansson, B.S. 2000. The maxillary palp sensory pathway of Orthoptera. *Arthropod Structure & Development* 29: 295-305.
- Jamieson, B.G.M. 1987. *The ultrastructure and phylogeny of Insect spermatozoa*. Cambridge University Press.
- Jeziorski, L. 1918. Der Thorax von *Dixippus (Carausius) morosus*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 117: 727-815.
- Kamp, J.W. 1973. Numerical classification of the orthopteroids, with special reference to the Grylloblattodea. *The Canadian Entomologist* 105: 1235-1249.
- Kéler, S.v. 1963. *Entomologisches Wörterbuch*. Akademie-Verlag Berlin.
- Kjer, K.M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology* 53 (3): 506-514.
- Klass, K.-D. 1995. *Die Phylogenie der Dictyoptera*. Dissertation Universität München, Göttingen: Cuvillier Verlag.

- Klass, K.-D. 1999. The pregenital abdomen of a mantid and a cockroach: musculature and nerve topography, with comparative remarks on other Neoptera (Insecta: Dictyoptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 46: 3-42.
- Klass, K.-D., Zompro, O., Kristensen, N.P. & Adis, J. 2002. Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science* 296: 1456-1459.
- Klass, K.-D., Picker, M.D., Damgaard, J., van Noort, S. & Tojo, K. 2003. The taxonomy, genitalic morphology, and phylogenetic relationships of Southern African Mantophasmatodea (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* 61 (1): 3-67.
- Klein, U. 1981. Sensilla of the cricket palp. Fine structure and spatial organization. *Cell and Tissue Research* 219: 229-252.
- Kleinow, W. 1966. Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 56: 363-416.
- Klug, R. 2005. Pregenital abdominal musculature and its innervation in nymphs and adults of Phasmatodea (Insecta), in: Burckhardt, D. & Mühlethaler, R. (eds.) 8<sup>th</sup> GfBS Annual Conference Abstracts. *Organisms Diversity & Evolution* 5, Electr, Suppl. 13, 76.
- Klug, R. & Bradler, S. 2006. The pregenital abdominal musculature in phasmids and its implications for the basal phylogeny of Phasmatodea (Insecta: Polyneoptera). *Organisms, Diversity & Evolution* 6 (3): 171-184.
- Klug, R. & Klass, K.-D. 2007. The potential value of the mid-abdominal musculature and nervous system in the reconstruction of interordinal relationships in lower Neoptera. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 65 (1): 73-100.
- Klug, R. & Hustert, R., 2007. The taste of wind – wind sensitive hairs on the palps of Phasmatodea (Insecta). Abstract: 7<sup>th</sup> meeting of the German Neuroscience Society. 31<sup>st</sup> Göttingen Neurobiology Conference. *Neuroforum* 13 (1) Supplement-CD, ISSN 0947-0875.
- Kristensen, N.P. 1975. The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 13: 1-44.
- Kristensen, N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. In CSIRO (Hrsg.): *The Insects of Australia*, 2<sup>nd</sup> ed. Ithaca, New York: Cornell University Press: 125-140.
- Kristensen, N.P. 1995. Forty Years’ Insect Phylogenetic Systematics. Hennig’s “Kritische Bemerkungen...” and subsequent developments. *Zoologische Beiträge (NF)* 36: 83-124.
- Kukulová-Peck, J. & Brauckmann, C. 1992. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids; major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 70: 2452-2473.

- Kutsch, W. & Kittmann, R. 1991. Flight motor pattern in flying and non-flying Phasmida. *Journal of Comparative Physiology A* 168: 483-490.
- Kutsch, W., Martz, H. & Gäde, G. 2002. Flight capability and flight motor pattern in a sedentary South African grasshopper, *Phymateus morbillosus* – a comparison with migratory species. *Physiological Entomology* 27: 39-50.
- La Greca, M. & Raucci, A. 1949. Il dermascheletro e la muscolatura del torace di *Mantis religiosa*. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli* 1 (3): 1-41.
- Levereault, P. 1937. The morphology of the Carolina Mantis. Section I: the exoskeleton. *The University of Kansas Science Bulletin* 24: 205-259.
- Levereault, P. 1938. The morphology of the Carolina Mantis. Section II: the musculature. *The University of Kansas Science Bulletin* 25: 577-633.
- Liske, E., Köchy, K. & Wolff, G. 1989. The thoracic system of the chinese praying mantis, *Tenodera aridifolia sinensis*: peripheral distribution of the nerves and the musculature they supply. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie und Ontogenie der Tiere* 118: 191-199.
- Maekawa, K., Kitade, O. & Matsumoto, T. 1999. Molecular phylogeny of orthopteroid insects based on the mitochondrial Cytochrome Oxidase II gene. *Zoological Science* 16: 175-184.
- Maginnis, T.L. 2006. Leg regeneration stunts wing growth and hinders flight performance in a stick insect (*Sipyloidea sipyilus*). *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1811-1814.
- Maki, T. 1935. A study of the musculature of the phasmid *Megacrania tsudai* SHIRAKI. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University* 12: 181-279.
- Maki, T. 1936. Studies of the skeletal structure, musculature and nervous system of the alder fly *Chauliodes formosanus* Petersen. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University* 16: 117-243.
- Maki, T. 1938. Studies on the thoracic musculature of Insects. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University* 24: 1-343.
- Marquardt, F. 1939. Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus* Br. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 66: 63-128.
- Marshall, W.S. & Severin, H.H. 1906. Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke, *Diapheromera femorata* Say. *Archiv für Biontologie* 1: 211-244.

- Martynov, A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 4: 465-501.
- Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 76: 1-431.
- Mizisin, A.P. & Ready, N.E. 1986. Growth and development of flight muscle in the locust (*Schistocerca nitens*, Thünberg). *The Journal of Experimental Zoology* 237: 45-55.
- Mole, S. & Zera, A.J. 1993. Differential allocation of resources underlies the dispersal-reproduction trade-off in the wing-dimorphic cricket, *Gryllus rubens*. *Oecologia* 93: 121-127.
- Mole, S. & Zera, A.J. 1994. Differential resource consumption obviates a potential flight-fecundity trade-off in the sand cricket (*Gryllus firmus*). *Functional Ecology* 8: 573-580.
- Novicki, A. 1989a. Rapid postembryonic development of a cricket flight muscle. *The Journal of Experimental Zoology* 250: 253-262.
- Novicki, A. 1989b. Control of growth and ultrastructural maturation of a cricket flight muscle. *The Journal of Experimental Zoology* 250: 263-272.
- Onesto, E. 1959. La regione articolare delle ali di *Blatta orientalis* L. (Insecta, Blattodea). *Annuario dell'Instituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli* 11 (6): 1-40.
- Onesto, E. 1960. La regione articolare di *Ameles decolor* (Charp.) (Insecta, Mantoidea) e il suo significato morfologico per la filogenesi dei Blattotteroidei. *Annuario dell'Instituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli* 12 (2): 1-27.
- Onesto, E. 1961. Morfologia della regione articolare alare di *Forficula auricularia* L. (Insecta, Dermaptera). *Annuario dell'Instituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli* 13 (4): 1-31.
- Onesto, E. 1963. Studio sulla morfologia comparata del dermascheletro dei Tettigonioidei. *Annuario dell'Instituto e Museo di Zoologia della Università di Napoli* 15 (6): 1-38.
- Onesto, E. 1965. Morfologia della regione articolare alare e delle pleure nei Plecotteri. *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli* 74: 22-39.
- Pflüger, H.J., Tautz, J. (1982): Air movement sensitive hairs and interneurons in *Locusta migratoria*. *Journal of Comparative Physiology A* 145: 369-380.
- Prakash, S., Mendki, M.J., Rao, K.M., Singh, K. & Singh, R.N. 1995. Sensilla on the maxillary and labial palps of the cockroach *Supella longipalpa* Fabricius (Dictyoptera: Blattellidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology* 24: 13-34.

- Pringle, J.W.S. 1976. The muscles and sense organs involved in insect flight. In: Rainey, R.C. (Hrsg.): Insect flight. Symposia of the Royal Entomological Society of London 7. Oxford, London: Blackwell Scientific Publications: 3-15.
- Ragge, D.R. 1955. The wing-venation of the order Phasmida. Transactions of the Royal Entomological Society of London 106: 375-392.
- Rähle, W.C. 1970. Untersuchungen an Kopf und Prothorax von *Embia ramburi* Rimsky-Korsakoff 1906 (Embioptera, Embiidae). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere 87: 248-330.
- Ready, N.E. & Josephson, R.K. 1982. Flight muscle development in a hemimetabolous insect. The Journal of Experimental Zoology 220: 49-56.
- Ready, N.E. & Najim, R.E. 1985. Structural and functional development of cricket wing muscles. The Journal of Experimental Zoology 233: 35-50.
- Roff, D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. Evolution 40: 1009-1020.
- Roff, D.A. & Fairbain, D.J. 1991. Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the Insecta. American Zoologist 31: 243-251.
- Ross, H.H. 1955. The evolution of the insect orders. Entomological News 66: 197-208.
- Ross, H.H. 1965. A textbook of entomology. 3. Auflage. John Wiley & Sons, Ltd.
- Ross, E.S. 2000. EMBIA: Contributions to the biosystematics of the insect order Embiidina, part 1: origin, relationships and integumental anatomy of the insect order Embiidina. Occasional Papers of the California Academy of Sciences 149: 1-53.
- Saure, C. 1988. Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur einiger Phasmida-Imagines (Insecta). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A 413: 1-30.
- Sellick, J.T.C. 1997. The range of egg capsule morphology within the Phasmatodea and its relevance to the taxonomy of the order. Italian Journal of Zoology 64: 97-104.
- Sen, A. 1988. Ultrastructure of the sensory complex on the maxillary and labial palpi of the Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Journal of Morphology 195: 159-175.
- Sharov, A. 1968. Filogeniya ortopteroidnykh nasekomykh. Trudy Paleontologicheskogo Instituta 118: 1-216.
- Smola, U. 1970. Untersuchung zur Topographie, Mechanik und Strömungsmechanik der Sinneshaare auf dem Kopf der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 67, 382-402.
- Snodgrass, R.E. 1929. The thoracic mechanism of a grasshopper, and its antecedents. Smithsonian Miscellaneous Collections 82 (2): 1-111.

- Socha, R. & Zemek, R. 2000. Locomotor activity in adult *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera) in relation to sex, physiological status and wing dimorphism. *Physiological Entomology* 25: 383-389.
- Stone, G. & French, V. 2003. Evolution: Have wings come, gone and come again? *Current Biology* 13: R436-R438.
- Telford, M.J. & Budd, G.E. 2003. The place of phylogeny and cladistics in Evo-Devo research. *International Journal of Developmental Biology* 47: 479-490.
- Terry, M.D. & Whiting, M.F. 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* 21: 240-258.
- Theischinger, G. 1991. Plecoptera (Stoneflies). In: CSIRO (Hrsg.): *The insects of Australia*. Second edition, Vol. 1. Cornell University Press: 311-319.
- Thomas, M.A., Walsh, K.A., Wolf, M.R., McPheron, B.A. & Marden, J.H. 2000. Molecular phylogenetic analysis of evolutionary trends in stonefly wing structure and locomotor behaviour. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 97: 13178-13183.
- Tilgner, E.H. 2002. Systematics of Phasmida. Dissertation, University of Georgia, USA.
- Tilgner, E.H., Kiselyova, T.G. & McHugh, J.V. 1999. A morphological study of *Timema christinae* Vickery with implications for the phylogenetics of Phasmida. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 46: 149-162.
- Trueman, J.W.H., Pfeil, B.E., Kelchner, S.A. & Yeates, D.K. 2004. Did stick insects really regain their wings? *Systematic Entomology* 29: 138-139.
- Voss, F. 1905. Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Zweiter Teil. Die Muskulatur. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 78 (3): 355-521.
- Wagner, D.L. & Liebherr, J.K. 1992. Flightlessness in insects. *Trends in Ecology and Evolution* 7 (7): 216-220.
- Walker, E.M. 1938. On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. 3. Exoskeleton and musculature of the neck and thorax. *Annals of the Entomological Society of America* 31: 588-640.
- Weidner, H. 1970. 14. Isoptera (Termiten). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4 (2) 2/14. Berlin: De Gruyter: 1-147.
- Wheeler, W.C., Whiting, M.F., Wheeler, Q.D. & Carpenter, J.M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.

- Wheeler, W.C., Giribet, G. & Edgecombe, G.D. 2004. Arthropod Systematics. The comparative study of genomic, anatomical, and paleontological information. In: Cracraft, J. & Donoghue, M.J. (Hrsg.): Assembling the tree of life. Oxford University Press: 281-295.
- Whiting, M.F., Bradler, S., Maxwell, T. 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421: 264-267.
- Whiting, M.F. & Whiting, A.S. 2004. Is wing recurrence *really* impossible? A reply to Trueman et al. *Systematic Entomology* 29: 140-141.
- Wiesend, P. 1957. Die postembryonale Entwicklung der Thoraxmuskulatur bei einigen Feldheuschrecken mit besonderer Berücksichtigung der Flugmuskeln. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 46: 529-570.
- Willmann, R. 2003a. Phylogenie und System der Insecta. In: Dathe, H. (Hrsg.): *Kaestner Lehrbuch der speziellen Zoologie*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag: 1-65.
- Willmann, R. 2003b. Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2001*: 1-64.
- Willmann, R. 2004. Phylogenetic relationships and evolution of insects. In: Cracraft, J. & Donoghue, M.J. (Hrsg.): *Assembling the Tree of Life*. Oxford: Oxford University Press: 330-344.
- Wittig, G. 1955. Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* Burm. (Larve und Imago) unter besonderer Berücksichtigung des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 74: 491-570.
- Wootton, R.J. 1979. Function, homology and terminology in insect wings. *Systematic Entomology* 4: 81-93.
- Yoshizawa, K. 2007. The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera + Embiodea from the wing base. *Systematic Entomology* 32: 197-204.
- Zera, A.J., Sall, J., & Grudzinski, K. 1997. Flight-muscle polymorphism in the cricket *Gryllus firmus*: muscle characteristics and their influence on the evolution of flightlessness. *Physiological Zoology* 70 (5): 519-529.
- Zompro, O. 2004a. Revision of the genera of the Areolatae, including the status of *Timema* and *Agathemera* (Insecta, Phasmatodea). *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* 37: 1-327.

- Zompro, O. 2004b. A key to the stick-insect genera of the “Anareolatae” of the New World, with descriptions of several new taxa (Insecta: Phasmatodea). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39: 133-144.
- Zompro, O. 2005. Inter- and intra-ordinal relationships of the Mantophasmatodea, with comments on the phylogeny of polyneopteran orders (Insecta: Polyneoptera). *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg* 89: 85-116.
- Zwick, P. 1980. 7. Plecoptera (Steinfliegen). In: Helmcke, J.G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 4 (2) 2/7. Berlin: De Gruyter: 1-115.

## 8 Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand am Johann-Friedrich-Blumenbach-Institut für Zoologie und Anthropologie in der Abteilung Morphologie.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. Rainer Willmann für die aufmerksame Begleitung meiner wissenschaftlichen Tätigkeit während der letzten Jahre, die es mir ermöglicht hat, unter sehr guten Arbeitsbedingungen in großer gedanklicher Freiheit zu forschen. Ebenso bedanke ich mich herzlich für die Betreuung der Arbeit und für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Weiter gilt mein Dank Herrn PD Dr. Thomas Hörnschemeyer für die Übernahme des Korreferates und seine vielfältige Unterstützung bei Computerproblemen, aber auch bei der Bearbeitung der Computertomographiedaten.

Herrn Dr. Gert Tröster danke ich herzlich für computertechnische Hilfe, fachlichen Rat, Ermutigung und von Fall zu Fall auch kritischen Einspruch. Das hat mir zu großem Erkenntnisgewinn verholfen.

Dankbar denke ich auch an den Austausch mit Herrn Professor Dr. Ulrich Ehlers, der mir für manche Fragestellung wichtig gewesen ist.

Herrn Dr. Jürgen Goebels (Bundesanstalt für Materialforschung, Berlin) verdanke ich die computertomographischen Datensätze von *Antipaluria* und *Austrophasma*.

Für die ergebnisreiche Kooperation der letzten Jahre danke ich Sven Bradler. Ihm gebührt außerdem Dank für die großzügige Überlassung von Untersuchungsmaterial.

Dr. Klaus-Dieter Klass (Museum für Tierkunde, Dresden) danke ich für die gute Kooperation und die Überlassung von Untersuchungsmaterial.

Herrn Professor Dr. Reinhold Hustert danke ich für tatkräftige Unterstützung bei der neurophysiologischen Untersuchung der Windhaare und für die Kooperation.

Für exzellente technische Unterstützung bei der Erstellung von Schnittserien der Windhaare danke ich besonders Frau Silvia Gubert.

Zudem unterstützten mich in neurobiologischen Arbeitstechniken Juniorprofessor Dr. Ralf Heinrich, Dr. Thomas Reischig und Frau Margret Winkler. Bei der Elektronenmikroskopie half zudem Frau Alexandra Zeise.

Benjamin Wipfler spreche ich meinen Dank für die vorzügliche Unterstützung bei den Rekonstruktionen der computertomographischen Datensätze aus.

Des Weiteren möchte ich mich bei allen Kollegen aus der Abteilung Morphologie für ihr Interesse am Fortgang meiner Arbeit bedanken, ebenso bei den Kollegen aus den Abteilungen Ökologie und Neurobiologie.

Mein Dank gilt auch der Förderung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG).

Abschließend danke ich meinen Eltern, die mir nicht nur mein Studium ermöglicht haben, für ihr stetes Interesse an meiner Forschungsarbeit. Sie boten mir jederzeit in besonderer Weise Rückhalt.

## CURRICULUM VITAE

### **Rebecca Klug**

\*20. April 1978 in Braunschweig, ledig

Staatsangehörigkeit: Deutsch

### **Schulbildung**

1984 bis 1988	Gerhart-Hauptmann-Grundschule in Bad Harzburg
1988 bis 1990	Burgberg-Gymnasium in Bad Harzburg
1990 bis 1997	Niedersächsisches Internatsgymnasium in Bad Harzburg
9. 6. 1997	Abitur am Niedersächsischen Internatsgymnasium Bad Harzburg

### **Studium**

1. 10. 1997	Aufnahme des Studiums an der Georg-August-Universität Göttingen: Biologie und Französisch für das Höhere Lehramt (Lehramt an Gymnasien)
1997-1999	Grundstudium Biologie und Französisch an der Georg-August-Universität Göttingen
Juli 1999	Zwischenprüfung in Biologie
Oktober 1999	Zwischenprüfung in Französisch
1999-2002	Hauptstudium Biologie und Französisch an der Georg-August-Universität Göttingen
2001-2003	Beschäftigung als studentische Hilfskraft im Zoologischen Museum des Institutes für Zoologie und Anthropologie; studentische Hilfskraft im Praktikum der Biologie für Studierende der Medizin, Teil Zoologie (Genetik, Entwicklungsbiologie, Parasitologie, Herzevolution, Säugeranatomie) Betreuung des Zoologisch-anatomischen Anfängerpraktikums für Diplombiologen und für Lehramtskandidaten als studentische Hilfskraft
7/2002-1/2003	Anfertigung der Staatsexamensarbeit: <i>Morphologische Untersuchungen am Abdomen der Phasmatodea (Insecta)</i> im Institut für Zoologie und Anthropologie, Abteilung Morphologie unter Betreuung von Herrn Prof. Dr. Rainer Willmann
Juni 2003	Abschluss des Studiums
Anschließend	Beschäftigung als wissenschaftliche Hilfskraft im Institut für Zoologie und Anthropologie in folgenden Praktika: Zoologisch-anatomisches Anfängerpraktikum für Diplombiologen und Lehramtskandidaten, Praktikum der Biologie für Studierende der Medizin, Teil Zoologie (Genetik, Entwicklungsbiologie, Parasitologie, Herzevolution, Säugeranatomie); Mitwirkung im DFG-Projekt Early Zoological Literature Online (EZOLO) der Niedersächsischen Staats- und Universitätsbibliothek (SUB) Göttingen als wissenschaftliche Hilfskraft
Juni 2003	Zulassung als Doktorandin an der Georg-August-Universität Göttingen bei Herrn Prof. Dr. Rainer Willmann
Während der Promotion	Studium der Wissenschaftsgeschichte
Seit Januar 2005	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Johann-Friedrich-Blumenbach-Institut für Zoologie und Anthropologie in der Abteilung Morphologie, gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG)