Lehrbuch der Speziellen Zoologie

Begründet von Alfred Kaestner

Band I: Wirbellose Tiere

Herausgegeben von Hans-Eckhard Gruner

Wirbellose Tiere

5. Teil: Insecta

Herausgegeben von Holger H. Dathe

Zweite Auflage

Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg · Berlin

Anschrift des Herausgebers:

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

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

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

ISBN 3-8274-0930-6

© 2003 Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg · Berlin

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

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

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

Autoren

Prof. Dr. Joachim U. Adis
(10. Mantophasmatodea part.)
Max-Planck-Institut für Limnologie
Arbeitsgruppe Tropenökologie
Postfach 1 65, 24302 Plön

Univ. Prof. Dr. Horst Aspöck
(Neuropterida, 28. Raphidioptera, 29. Megaloptera, 30. Neuroptera; part.)
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Klinisches Institut für Hygiene und Medizinische Mikrobiologie der Universität, Kinderspitalgasse 15,
A-1095 Wien, Österreich

Univ. Prof. Dr. Ulrike Aspöck
(Neuropterida, 28. Raphidioptera, 29. Megaloptera, 30. Neuroptera; part.)
Naturhistorisches Museum Wien
2. Zoologische Abteilung
Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich

Dr. Ernst Bauernfeind
(6. Ephemeroptera)
Naturhistorisches Museum Wien
1. Zoologische Abteilung
Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich

Privatdozent Dr. Rolf Georg Beutel
(26. Coleoptera ohne UO Polyphaga)
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie
Erbertstraße 1, 07743 Jena

Prof. Dr. Horst Bohn
(Dictyoptera part., 14. Blattoptera, 15. Isoptera)
Ludwig-Maximilians-Universität München, Zoologisches Institut
Luisenstraße 14, 80333 München

Diplom-Biologe Sven Bradler
(16. Phasmatodea)
Universität Göttingen
Institut für Zoologie und Anthropologie
Berliner Str. 28, 37073 Göttingen

Prof. Dr. Holger H. Dathe
(31. Hymenoptera, Zwischentitel part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Dr. Jürgen Deckert
(24. Heteroptera part., 25. Coleorrhyncha part.)
Humboldt-Universität zu Berlin
Museum für Naturkunde
Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Prof. Dr. Wolfram Dunger
(1. Protura, 2. Collembola, 3. Diplura, 4. Archaeognatha, 5. Zygentoma)
Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
Am Museum 1, 02826 Görlitz

Reinhard Ehrmann
(13. Mantodea part.)
Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Abteilung Entomologie
Erbprinzenstr. 13, 76133 Karlsruhe

Dr. Reinhard Gaedike
(33. Lepidoptera part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Dr. Ursula Göllner-Scheiding
(21. Thysanoptera part., 24. Heteroptera part., 25. Coleorrhyncha part.)
Humboldt-Universität zu Berlin
Museum für Naturkunde, Institut für Systematische Zoologie
Invalidenstraße 43, 10115 Berlin

Dr. Eckhard K. Groll
(17. Saltatoria part.)
Deutsches Entomologisches Institut
Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung
Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde

Insecta (962 500)
- **Ellipura** (7 200)
  - 1. Ordnung Protura (680)
  - 2. Ordnung Collembola (6 500)
- **Cercophora** (955 300)
  - 3. Ordnung Diplura (850)
  - **Ectognatha** (954 500)
    - 4. Ordnung Archaeognatha (450)
    - **Dicondylia** (954 000)
    - 5. Ordnung Zygentoma (425)
    - **Pterygota** (953 600)
      - **Archipterygota** (2 500)
        - 6. Ordnung Ephemeroptera (2 500)
      - **Metapterygota** (951 100)
        - 7. Ordnung Odonata (5 600)
        - **Neoptera** (945 500)
          - **Polyneoptera** (36 800)
            - 8. Ordnung Plecoptera (2 200)
            - Pliconeoptera (34 600)
              - 9. Ordnung Notoptera (26)
              - 10. Ordnung Mantophasmatodea (2)
              - 11. Ordnung Embioptera (250)
              - 12. Ordnung Dermaptera (2 000)
              - Dictyoptera (9 300)
                - 13. Ordnung Mantodea (2 300)
                - 14. Ordnung Blattoptera (4 000)
                - 15. Ordnung Isoptera (3 000)
              - Orthopterida (23 000)
                - 16. Ordnung Phasmatodea (3 000)
                - 17. Ordnung Saltatoria (20 000)
          - **Eumetabola** (908 700)
            - **Paraneoptera** (113 850)
              - 18. Ordnung Zoraptera (30)
              - Acercaria (113 800)
                - Micracercaria (14 400)
                - Psocodea (9 000)
                - 19. Ordnung Psocoptera (4 000)
                - 20. Ordnung Phthiraptera (5 000)
                - 21. Ordnung Thysanoptera (5 350)
                - Hemiptera (99 500)
                - 22. Ordnung Auchenorrhyncha (42 550)
                - 23. Ordnung Sternorrhyncha (16 400)
                - Heteropterida (40 525)
                - 24. Ordnung Heteroptera (40 500)
                - 25. Ordnung Coleorrhyncha (25)
            - **Holometabola** (794 900)
              - Coleopterida (360 600)
                - 26. Ordnung Coleoptera (360 000)
                - 27. Ordnung Strepsiptera (600)
              - Neuropterida (6 500)
                - 28. Ordnung Raphidioptera (206)
                - 29. Ordnung Megaloptera (270)
                - 30. Ordnung Neuroptera (6 000)
              - Hymenopterida (132 000)
                - 31. Ordnung Hymenoptera (132 000)
              - Mecopterida (295 800)
                - Amphiesmenoptera (159 000)
                - 32. Ordnung Trichoptera (10 500)
                - 33. Ordnung Lepidoptera (148 500)
                - Antliophora (136 800)
                - 34. Ordnung Siphonaptera (2 200)
                - 35. Ordnung Mecoptera (600)
                - 36. Ordnung Diptera (134 000)

Im vorliegenden Buch verwendetes System der Insecta und die genannten Artenzahlen (gerundet).

Danksagung

Die Autoren danken herzlich den zahlreichen Kolleginnen und Kollegen, die mit ihrem fachlichen Rat, mit Auskünften, Anregungen, Materialien oder genereller Unterstützung der Manuskriptarbeiten zum Werk beigetragen haben. Unser Dank richtet sich namentlich an Dr. M. Asche, Berlin, Dr. G. Bechly, Stuttgart, Prof. Dr. J. Bitsch, Toulouse, Herrn DB S. M. Blank, Eberswalde. Dr. D. Burckhardt, Basel, Prof. Dr. K. Dettner, Bayreuth, Prof. Dr. H.-E. Gruner, Berlin, Prof. Dr. H.-J. Hannemann, Berlin, Dr. Fritz Hieke, Berlin, Herrn J. P. Duffels, Amsterdam, Herrn A. Kaiser, Heidelberg, Dr. E. Königsmann, ehemals Berlin, Frau Dr. M. Kotrba, München, Prof. Dr. N. P. Kristensen, Kopenhagen, Dr. A. Martens, Braunschweig, Prof. Dr. L. F. Mendes, Lisboa, Dr. B. Merz, Genf, Prof. Dr. L. A. Mound, ehemals London, Prof. Dr. C. M. Naumann, Bonn, Dr. J. Pelikán, Brno, Prof. Dr. G. Peters, Zepernick, Prof. Dr. W. L. Peters, ehemals Tallahassee, Prof. Dr. J. Rust, Bonn, Prof. Dr. G. Schliephake, Köthen, Dr. H. Schumann, Berlin, Prof. Dr. U. Sedlag, Eberswalde, Prof. Dr. T. Soldan, České Budějovice, Prof. Dr. A. Szeptycki, Kraków, Dr. A. Taeger, Eberswalde, Prof. Dr. A. Thomas, Toulouse, Dr. G. Tröster, Göttingen, Dr. M. von Tschirnhaus, Bielefeld, Dr. H.-P. Tschorsnig, Stuttgart, Prof. Dr. E. Wachmann, Berlin, Prof. Dr. R. Wagner, Schlitz, Prof. Dr. Dieter Waloszek, Ulm, Dr. L. Zerche, Eberswalde.

Die bibliographischen Verzeichnisse hat mit bewährter Sachkenntnis Herr Dr. R. Gaedike auf der Grundlage des neuen Index Litteraturae Entomologicae (DEI Eberswalde) überarbeitet. Auch ihm sehr herzlichen Dank.

Für technische Unterstützung danken wir stellvertretend Herrn Bernd Baumgart, Göttingen, und den Mitarbeitern des Deutschen Entomologischen Instituts Eberswalde, Herrn Lutz Behne, Frau Birgit Ehwald und Frau Bärbel Köseling. Frau Isolde Dorandt und Frau Vera Heinrich, beide Museum für Naturkunde Berlin, haben die grafische Ausstattung der Kapitel Psosoptera, Zoraptera, Embioptera sowie zahlreicher weiterer Kapitel vorbereitet, wofür ihnen besonders zu danken ist. Ebenso gilt unser Dank für Zeichnungen, Präparationen und vielfältige Mitarbeit an den Kapiteln Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha Frau Ursula Frerichs und Frau Ilona Rehmann, beide Zoologisches Museum Hamburg.

Pterygota, Fluginsekten

Ordnungen 6–35

Rund 952 800 rezente Arten beschrieben. Primär mit je einem Paar Flügeln am Meso- und Metathorax ausgestattet. Im Zusammenhang mit dem Flugvermögen sind die flügeltragenden Brustsegmente, insbesondere deren Pleuren, meist stärker entwickelt und oft als Pterothorax eng miteinander verbunden. Praeabdomen der Imagines bei den rezenten Gruppen ohne Extremitätenreste. Die Monophylie ist unstrittig (Apomorphienkomplex **9**, S. 23). Die Pterygota verzweigen sich in die Schwestergruppen Archipterygota und Metapterygota (= Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera)).

Archipterygota

Ordnung 6

Rund 2 500 rezente Arten beschrieben. Larven aquatisch; die Imagines haben reduzierte Mundwerkzeuge und nehmen keine Nahrung mehr auf. Die Ephemeroptera können auf Grund ihres einfachen Flügelgelenks – wie die Odonata – die Flügel nicht nach hinten schwenken und über dem Hinterleib aufeinander legen, weswegen diese Ordnungen (einschließlich der † Palaeodictyopterida) auch als Palaeoptera zusammengefasst wurden. Allerdings ist bei den Ephemeroptera die Basalplatte der Flügelgelenksklerite starr, bei den Odonata in drei Einzelplatten geteilt, und eine ganze Reihe wahrscheinlicher Synapomorphien legt die engere Beziehung von Odonata und Neoptera (= Metapterygota) nahe (Apomorphienkomplex **10**, S. 27).

6. Ordnung Ephemeroptera, Eintagsfliegen

Ernst Bauernfeind

Bisher wurden rund 2 500 rezente Arten beschrieben, was erst etwa der Hälfte des zu erwartenden Artenspektrums entspricht. Größte Vertreter in der Gattung *Proboscidoplocia* (Madagaskar) mit über 50 mm Körperlänge; kleinste Arten etwa 2–3 mm (*Afrobaetodes pusillus*); Durchschnittsgröße rund 10 mm.

Diagnose

Palaeoptere Prometabola mit ausschließlich merolimnischer Lebensweise (Larven obligat aquatisch, Imagines terrestrisch bzw. luftgebunden).

Larven (Abb. 6.1 A, B): campodeid mit langen Cerci und unpaarem Terminalfilum, das nur wenigen Gattungen fehlt. Mundwerkzeuge prognath bis hypognath

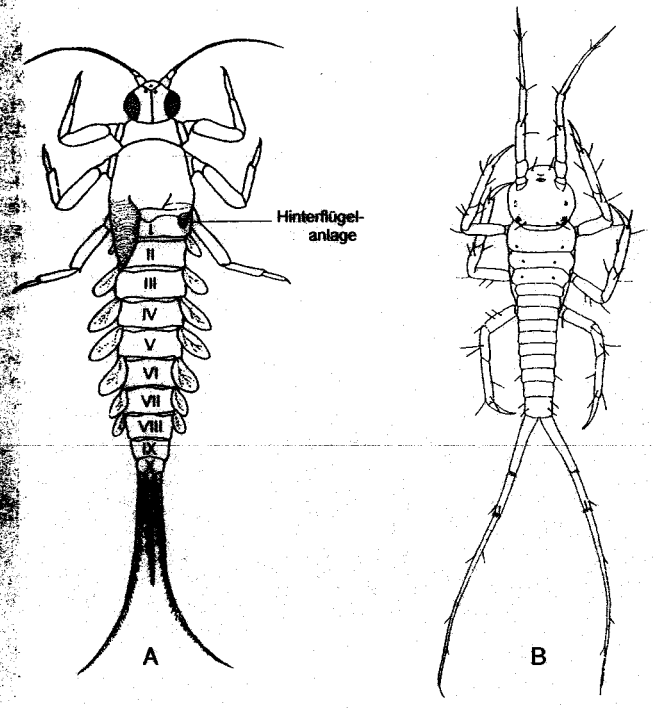

Abb. 6.1. Larvenstadien der Ephemeroptera. **A.** Nymphe (*Baetis* sp.), rechte Vorderflügelscheide entfernt. **B.** Eilarve (*Cloeon* sp.). **I–X** Abdominalsegmente. – **B** nach Degrange 1960.

(Abb. 6.2), Maxille distal zu Galeolacinia verschmolzen, Hypopharynx mit gut entwickelten Superlinguae (selten reduziert). Meist sieben Paar metamer angeordneter abdominaler Tracheenkiemen, Tarsen eingliedrig mit einfacher Kralle. Sexuell dimorph, Komplexaugen der Männchen vergrößert, ähnlich Imagines.

Imagines (Abb. 6.3): Aus dem letzten, schlupfreifen Larvenstadium (Nymphe) schlüpft die voll geflügelte Subimago, die sich zur Imago häutet (Exklusivmerkmal!). Mundwerkzeuge funktionslos, vielfach bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Meist zwei Paar Flügel mit gruppentypischer Aderung (Abb. 6.4), Vorderflügel mit Costalbrücke, die Hinterflügel immer kleiner, nicht selten auch völlig reduziert. Flügelhaltung aufrecht, nicht über dem Hinterleib faltbar (palaeopter). Tarsen gewöhnlich vier- oder fünfgliedrig, an den Vorderbeinen der Männchen stark verlängert. Zwei lange Cerci, in einigen Familien auch ein gleich langes Terminalfilum. Weibchen meist deutlich größer, Komplexaugen und Ocellen der Männchen (fast immer) stärker entwickelt.

Eidonomie

Der Kopf der Larven ist stumpf dreieckig bis quer ellipsoid mit stark chitinisierter Kopfkapsel. Die Mundwerkzeuge (Abb. 6.2) entsprechen dem orthopteroiden Grundtypus mit zahlreichen, z. T. arttypischen, Abwandlungen als Anpassung an Lebensraum und Ernährungstypus (Grabschaufeln, Planktonbürsten, Filtereinrichtungen). Die Mandibel trägt zwischen Incisivi und Mola einen gelenkig verbunde-

nen Fortsatz (oder eine Borstengruppe), die Prostheca, die als Rudiment des Exopoditen der Crustaceen-Mandibel gedeutet wird. Bisweilen finden sich Schlauchkiemen an der Basis der Maxillen (Oligoneuriidae, Coloburiscidae u. a.). Dorsal oder dorsolateral liegen die (meist) kurzen, vielgliedrigen Antennen, drei Ocellen und ein Paar Komplexaugen. Bei den Imagines (Abb. 6.3) sind die Mundwerkzeuge stark reduziert und funktionslos. Die Komplexaugen der Männchen und männlichen Nymphen sind vergrößert und gewöhnlich in einen lateralen und einen dorsalen Abschnitt geteilt. Der Dorsalteil ist bisweilen gestielt, die Oberseite pilzhutförmig verbreitert („Turbanaugen" der Baetidae, einige Leptophlebiidae). Die Antennen sind kurz, Scapus und Pedicellus vergrößert, das Flagellum filiform und fast immer ungegliedert.

Der kräftige dreigeteilte **Thorax** weist außer den dorsalen Scuta lateral und ventral eine wechselnde Zahl von Skleriten auf, die als Insertionsstellen für den thorakalen Bewegungsapparat dienen und verschiedentlich zur systematischen Großgliederung verwendet wurden. Der Prothorax ist schmal, das Pronotum, Prosternum und die hornförmig ins Innere ragenden Furcae sind bei den Larven meist stärker

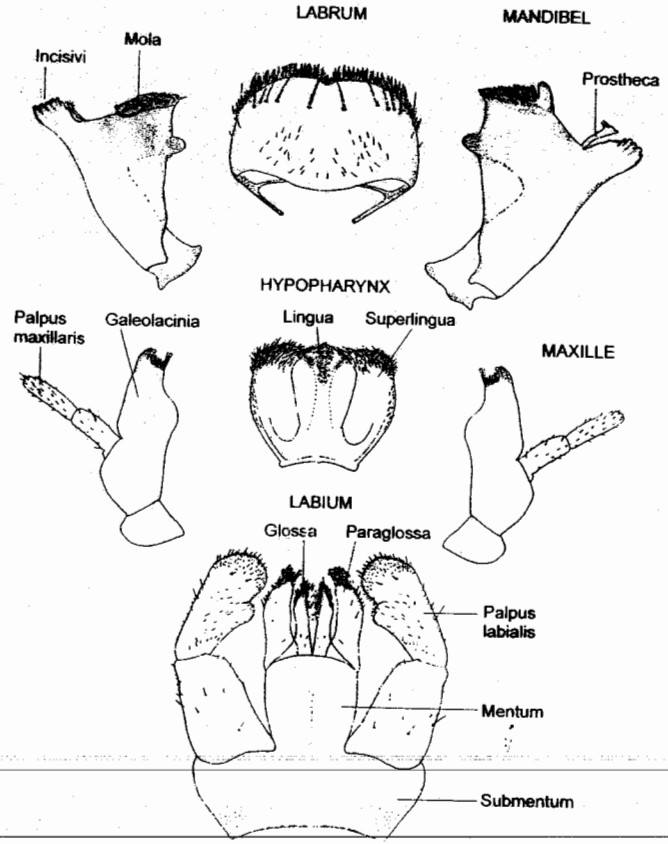

Abb. 6.2. *Baetis* sp. Mundwerkzeuge der Larve. – Nach GRANDI 1960.

chitinisiert als bei Imagines. Der Mesothorax ist dorsal kräftig gewölbt und mit dem folgenden Abschnitt verwachsen. Während die Formen mit (im Larvenstadium) mediobasal weitgehend verschmolzenen Vorderflügelscheiden eine phylogenetische Einheit darstellen dürften (Pannota), ist die Ausprägung mit deutlich getrennten Vorderflügelansätzen („Schistonota") wohl als der plesiomorphe Zustand anzusehen. Der Metathorax ist in allen Stadien schwächer entwickelt und bildet larval und imaginal eine funktionelle Einheit mit dem davor liegenden Mesothorax. Nur bei einigen hoch spezialisierten, abgeleiteten Familien zeigt der larvale Mesothorax eine Tendenz zur Vergrößerung und Überwölbung benachbarter Tergite (Baetiscidae), die bei Prosopistomatidae schließlich zur Bildung eines regulären Carapax führt, der auch die Abdominalsegmente 1–6 (7) überdeckt.

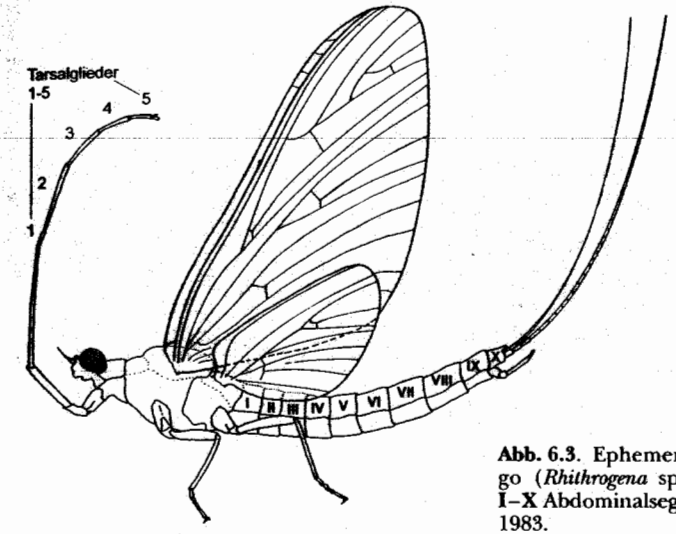

Abb. 6.3. Ephemeroptera, männliche Imago (*Rhithrogena* sp.). – **1–5** Tarsalglieder, **I–X** Abdominalsegmente. – Nach MIZZARO 1983.

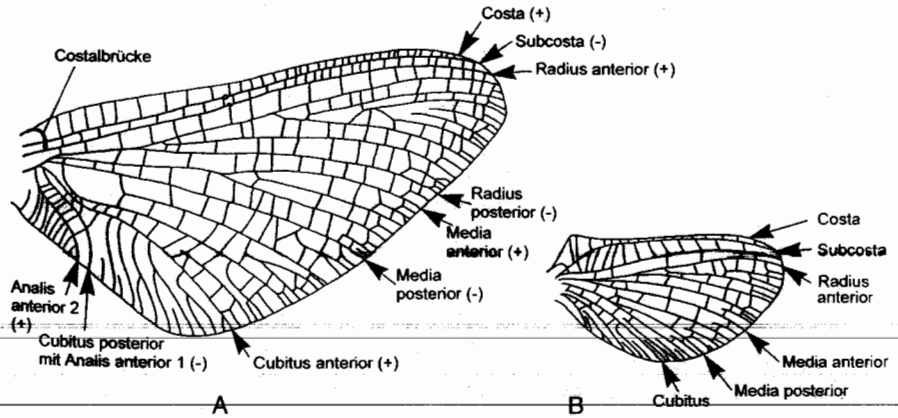

Abb. 6.4. *Ephemera* sp., Flügeladerung. **A.** Vorderflügel, **B.** Hinterflügel. (+) Adern erhaben, (–) Adern eingesenkt. – Nach LANDA 1969 und KUKALOVÁ-PECK 1985.

Die großen **Vorderflügel** sind durchwegs kräftig, ihr Vorderrand ist durch die Ausbildung einer Costalbrücke (Humeralbogen) und starke Sklerotisierung der ersten Längsadern deutlich versteift. Bei vielen Arten ermöglichen die Bullae (auf Sc und RA) ein teilweises Einknicken der Flügelfläche bei der Aufwärtsbewegung. Vorder- und Hinterflügel – soweit letztere vorhanden – bilden eine funktionale Einheit, doch fehlen spezielle Koppelungsstrukturen. Die Bewegung erfolgt über direkte und indirekte Flugmuskeln, der Hinterflügel stützt den überlappenden Analteil des Vorderflügels. Konvexe (erhabene, +) und konkave (eingesenkte, –) Flügeladern sind alternierend angeordnet. In der Benennung wird heute fast übereinstimmend die Homologisierung der Flügeladern in Abb. 6.4 gebraucht. In einigen Familien sind die Queradern im Vorderflügel sekundär stark reduziert (Oligoneuriidae, Prosopistomatidae). Rückbildung der Hinterflügel (bis zum völligen Verlust) ist nicht selten (Caenidae, viele Baetidae) und scheint auch innerhalb einzelner systematischer Gruppen mehrfach unabhängig aufgetreten zu sein. Während der Larvalentwicklung bilden sich Flügelscheiden aus, in denen die schließlich vielfach gefalteten Flügel liegen. Bei schlüpfreifen Nymphen sind diese Flügelscheiden pechschwarz gefärbt (Kennzeichen!).

Die **Beine** entsprechen dem Grundbauplan der rezenten Pterygota und sind bei den Larvenstadien fast durchwegs kräftig ausgebildet und einkrallig. Vereinzelt tragen sie Säume langer Filterborsten an den Vordertibiae (Oligoneuriidae, Isonychiidae), oder diese sind schaufelig verbreitert (grabende Formen wie Ephemeridae, Palingeniidae); nur selten finden sich Schlauchkiemen an der Basis der Coxae (*Isonychia, Murphyella, Baetodes* u. a.). Psammophile Larven haben meist deutlich verlängerte Beine mit sehr langen, dünnen Krallen (*Baetopus, Pseudocentroptilum*), nur bei den Behningiidae sind die Extremitäten distal reduziert und basal verbreitert (Sandgräber). Bei Imagines sind die Beine durchwegs schwächer entwickelt und besitzen je ein Paar prätarsaler Klauen, die gleich- (hakenförmig) oder verschiedengestaltig sein können. In einigen Gruppen sind die Beine (z. T. geschlechtsspezifisch) mehr oder weniger verkümmert (z. B. Oligoneuriidae, Prosopistomatidae, Asthenopodinae), doch besitzen alle Männchen an den (meist) verlängerten Vorderbeinen ein akzessorisches, rückdrehendes Gelenk zwischen der Tibia und dem ersten (basalen) Tarsalglied (Kopulationshaltung im Flug).

Das **Abdomen** besteht ursprünglich aus 11 Segmenten, von denen die letzten beiden nur unvollständig erhalten sind (Abb. 6.5 B): an Segment 10 fehlt das Ster-

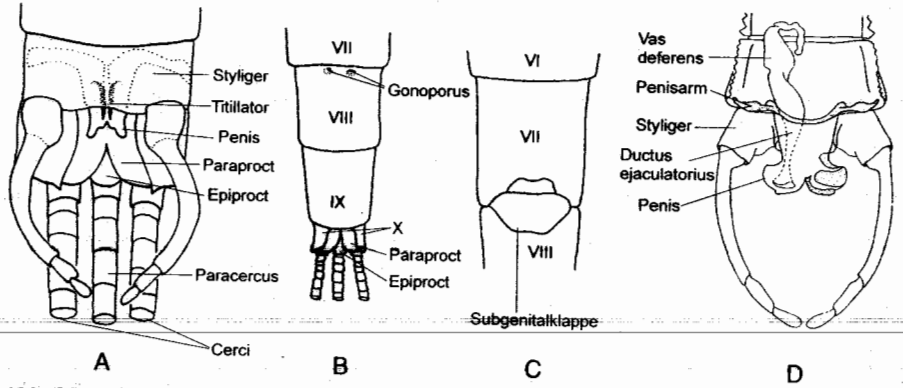

Abb. 6.5. Abdomenende von Ephemeroptera. **A.** *Ephemera* sp., Männchen; **B.** *Baetis* sp., Weibchen; **C.** *Rhithrogena* sp., Weibchen; **D.** männliche Genitalien (*Ecdyonurus* sp.). **VII–X** Abdominalsegmente. – A–C nach LANDA 1969, D nach GRANDI 1964.

nit, ein ventrales Sklerit (Paraproct) an der Basis der Cerci wird als Rest von Segment 11 gedeutet. Vereinzelt finden sich (larvel) dornförmige Fortsätze an den Tergiten, die vielleicht als Retentionseinrichtungen interpretiert werden können (*Echinobaetis, Notacanthurus*, viele Ephemerellidae). Die langen, fadenförmigen Cerci und das Filum terminale (Paracercus) sind vielgliedrig, das letztere kann völlig reduziert sein. Im Larvenstadium sind überwiegend sieben Paar Tracheenkiemen ausgebildet, die meist lateral, seltener dorsal (z. B. Ephemerellidae) oder ventral (z. B. *Afrobaetodes*) an den Segmenten 1 bis 7 inserieren. Die überwiegend dünnhäutigen Kiemen sind blättchen- oder büschelförmig, häufig zweiteilig, in einigen Gruppen kann ein Kiemenpaar (meist das zweite) die restlichen elytrenartig überdecken (Caenidae, Neoephemeridae, Ephemerellidae). Das erste Kiemenpaar ist nicht selten vergrößert oder verkleinert und von anderer Gestalt als die übrigen. Nur der südamerikanischen Gattung *Murphyella* fehlen abdominale Kiemen vollständig. Bei Imagines liegen die paarigen Geschlechtsöffnungen der Weibchen (Abb. 6.5 B, C) am Hinterrand von Sternit 7, das (selten) ähnlich einem Ovipositor verlängert sein kann (Leptophlebiidae) oder als Subgenitalklappe ein Vestibulum bedeckt (Heptageniidae, Siphlonuridae, u. a.). Bei Ephemeridae und Baetidae münden die Gonoporen frei in der unmodifizierten Intersegmentalhaut. Die männlichen Geschlechtsorgane (Abb. 6.5 D) sind artspezifisch ausgebildet und entsprechend von diagnostischem Wert. Eine gelenkig gelagerte Styliger-Platte (Forcepsbasis, Gonocoxit) bildet die kaudale Fortsetzung des 9. Sternits. An ihr inserieren die meist (sekundär?) gegliederten Gonopoden (Gonostyli), die gemeinsam als Haltezange (Forceps) während der Kopulation fungieren. Der paarig angelegte Penis ist durch die stärker sklerotisierten Penisarme mit dem 9. Segment beweglich verbunden und oft durch (diagnostisch bedeutsame) Sklerite versteift. Die stets getrennten Gonodukte münden apikal oder lateral, vielfach finden sich an den Penisloben akzessorische Haltestrukturen in Form von Dornen, Borstenfeldern und Titillatoren.

Anatomie

Das Exoskelett ist elastisch, relativ dünn und weichhäutig, und nur an den Muskelansatzstellen stärker sklerotisiert. Die Cuticula der Larven weist bereits lichtmikroskopisch erkennbare Strukturelemente (Chagrinfelder, Chloridzellen, Microtrichien, Borsten) und eingelagerte Sinnesorgane (Sensillen) auf, die mitunter diagnostisch bedeutsam sind. Färbungselemente finden sich in Form von Cuticularfarbstoffen und/oder Epidermispigmenten. Strukturfarben sind selten und treten nur wenig ausgeprägt bisweilen bei Imagines auf (Augen, Flügel).

Das **Zentralnervensystem** weist entsprechend dem hohen phylogenetischen Alter der Ordnung ausgesprochen plesiomorphen Charakter auf, Tendenzen zur Zentralisation im Thoraxbereich finden sich nur bei wenigen, stark abgeleiteten Gruppen (Baetiscidae, Prosopistomatidae). Dem Normaltyp entsprechen ein gut entwickeltes Oberschlundganglion (stärker entwickelt bei Männchen zur optischen Orientierung), Unterschlundganglion (bei Imagines stark reduziert, denn die Mundwerkzeuge sind atrophiert) und segmentale Thorakal- und Abdominalganglien (höchstens bis Segment 8).

Hoch spezialisierte **Sinnesorgane** sind die Komplexaugen der männlichen Imagines, deren Ommatidien nach dem Prinzip des Appositionsauges (z. T. kombiniert mit Superpositionsaugen) gebaut sind. Mechanorezeptorische Hautsinnesorgane unterschiedlichen Typs sind häufig und in Form von trichoiden und campaniformen Sensillen besonders bei Larven reich entwickelt. Propriorezeptoren (Chordotonalorgane) finden sich im Pedicellus der Antennen, Chemorezeption wurde oft vermutet aber bisher nicht eindeutig nachgewiesen.

Das **Verdauungssystem** besteht aus einem einfachen, röhrenförmig gestreckten Darmrohr ohne Divertikel. Bei Imagines erfolgt keine Nahrungs- oder Flüssigkeitsaufnahme, der Mitteldarm ist gegen Stomodaeum und Proctodaeum abgeschlossen und luftgefüllt. Er wirkt so als aerostatisches Organ und als elastisches Binnenskelett, das dem weichhäutigen Körper die nötige Stabilität für das Luftleben verleiht. Die Exkretion erfolgt über etwa 40–160 Malpighische Gefäße (Tubuli) ektodermaler Herkunft. Diese sind als gekrümmte, bulbenförmige Erweiterungen schlauchförmiger Ausstülpungen im kaudalen Bereich des Mitteldarms erkennbar. Struktur und Anordnung geben Hinweise auf Verwandtschaftsgruppen, die Anzahl scheint mit der Körpergröße korreliert.

Der **Blutkreislauf** führt über 10 paarige, segmentale Ostien in das Rückengefäß, von dessen distalem Ende („Aorta") direkt über dem Oberschlundganglion in die Körperhöhle und über das Lückensystem des Körpers und der Extremitäten zurück zu den Ostien. Die Hämolymphe ist wässrig und dicht mit farblosen, kernhaltigen Blutkörperchen gefüllt. Das Atmungssystem besteht aus zwei großen dorsalen Tracheen-Längsstämmen, die bei den Larven über segmentale Tracheenwurzeln in die Kiemen reichen, wo sie fein verästelt sind und der Gasaustausch über die Haut erfolgt („geschlossenes Tracheensystem"). Supraoesophageal liegt das so genannte Palménsche Organ, eine bullaförmig aufgetriebene Anastomose der Kopftracheen, deren konzentrisch abgelagerte Intima-Schichten der Anzahl der vorangegangenen Häutungen entsprechen. Bei Imagines enden die Tracheenwurzeln offen in (maximal 10) lateralen Stigmen am Meso- und Metathorax und den folgenden Abdominalsegmenten 1 bis 8.

Das durchgehend und in beiden Geschlechtern paarig angelegte **Fortpflanzungssystem** entspricht in seiner Grundorganisation dem plesiomorphen Zustand innerhalb der Insekten. Die zahlreichen Hodenfollikel der Männchen liegen den Samenleitern (Vasa deferentia) an, deren Endabschnitte zu mächtigen Samenblasen (Vesiculae seminales) anschwellen, die die reifen Spermien enthalten. Die Gonodukte münden getrennt an der Penisspitze. Bei den Weibchen füllen die in den panoistischen oder meroistischen Ovariolen entstandenen Eier die tubenförmigen Eileiter, die sich mit zunehmender Entwicklung entsprechend vergrößern und zuletzt das gesamte Abdomen und die hinteren Thoraxabschnitte ausfüllen. Die Oviducte münden getrennt am Hinterrand von Tergit 7, meist unter einer Subgenitalplatte verborgen. Die Eianzahl (rund 100 bei *Prosopistoma* bis 12 000 bei *Palingenia*) ist im allgemeinen mit der Körpergröße korreliert.

Die Entwicklung der Gonaden und Genitalien erfolgt bereits in den älteren Larvenstadien und ist in der schlupfreifen Nymphe weitgehend abgeschlossen. Einige imaginale Bestimmungsmerkmale (Struktur des Eichorions, Borstenfelder und Penisklerite, nicht aber der Gesamtumriss von Penis und Gonopoden) sind daher bereits bei Nymphen in ihrer arttypischen Form ausgebildet. Apomorphien auf höherer systematischer Ebene sind in der Genitalstruktur im Allgemeinen nur undeutlich erkennbar, und Parallelevolution kann häufig nicht sicher ausgeschlossen werden.

Die phylogenetische Deutung gruppentypischer Merkmale und ihrer Polarität ist noch umstritten, doch kann derzeit als relativ gesichert angenommen werden:

Plesiomorphe Merkmale (innerhalb der Pterygota): aquatische Larven mit segmental angeordneten Tracheenkiemen, zahlreiche Larvalhäutungen, lange Cerci und Paracercus, Flügeltracheen mit einfacher Wurzel (Neotenie?), voll geflügeltes subimaginales Stadium.

Apomorphe Merkmale (innerhalb der Pterygota): Reduktion der imaginalen Mundwerkzeuge und der Hinterflügel, filiformes Flagellum, Interkalaradern der Flügel, telotrophe Ovariolen.

Autapomorphien (gegenüber Odonata + Neoptera): Mandibulargelenk und Anordnung der tentoriolacinialen Muskulatur, Hypopharynx mit wohlentwickelten Superlinguae, Palménsches Organ, Turbanaugen der Männchen, aerostatische Funktion des Mitteldarms, Costalbrücke im Vorderflügel, Ultrastruktur der Spermatozoen (Axonemmuster 9 + 9 + 0), Basensequenz der ribosomalen DNA.

Cytologie. Chromosomensätze (soweit bekannt) 2n = 8 bis 18 + XY (XO) [Männchen] bzw. XX (OO) [Weibchen].

Fortpflanzung

Während der kurzen, ausschließlich der Fortpflanzung dienenden Zeit des Imaginallebens lassen sich die Abschnitte Schwarmflug, Paarung und Eiablage unterscheiden. Die meisten Arten zeigen ein typisches Flugverhalten, das als Hochzeitsflug bezeichnet wird. Die Männchen bilden oft dichte Schwärme, die durch einen rhythmischen vertikalen Auf- und Abflug („Tanzflug") charakterisiert sind, wozu häufig Landmarken wie Gebüsche oder Schneisen gewählt werden. Nur bei relativ wenigen Arten findet der Flug reißend schnell über der Wasseroberfläche in horizontaler Richtung statt, wobei die Einzelindividuen rasche Wendungen im Schwarm vollführen (*Oligoneuriella, Palingenia, Ecdyonurus insignis*). Ortswahl, Tageszeit und Flughöhe scheinen als zusätzliche Isolationsmechanismen zwischen nahe verwandten Arten wirksam zu sein. Anfliegende Weibchen werden sofort von kopulationswilligen Männchen ergriffen, worauf die Paarung in charakteristischer Haltung in der Luft erfolgt: Das Männchen ergreift das Weibchen von unten mit den langen Vorderbeinen, wobei die distalen Tarsalglieder nach hinten geschlagen werden und die Vorder- und Hinterflügelwurzel des Weibchens umfassen. Der Forceps umgreift das Abdomen, und die Schwanzanhänge werden zwischen den Flügeln des Weibchens waagerecht nach vorne geklappt, wodurch eine stabile Fluglage erreicht wird. Unmittelbar nach der Kopulation fliegen die Weibchen meist einzeln, seltener im Weibchenschwarm (*Ephemerella*) zur Eiablage. Diese erfolgt mitunter erheblich weit stromauf, was als Kompensation zur Abdrift der Larven während der Entwicklung gedeutet werden kann („Kompensationsflug"). Die Eiabgabe selbst erfolgt auf der Wasseroberfläche sitzend (*Ephemera*), im Flug (*Siphlonurus*), oder auch unter Wasser (*Baetis*), bei *Caenis* durch Aufplatzen des Hinterleibes. Fakultative Parthenogenese (thelytok und deuterotok) ist von mehreren Gattungen bekannt (*Metreletus*), experimentell konnte sie vielfach beobachtet werden. In wenigen Fällen kommt Ovoviviparie vor (*Cloeon, Callibaetis*), wobei sich die Eier während einer Ruhezeit im Körper des Weibchens entwickeln, so dass dann bei der Eiablage (Kontakt mit dem Wasser) sofort die Eilarven (Larvulae) schlüpfen.

Entwicklung

Die durchschnittlich 150–200 µm großen Eier (*Behningia* bis 1020 µm) sind rund oder oval (diskusförmig bei *Cheirogenesia*) mit meist mehreren Mikropylen und suprachorionischem Mikropylarkanal („sperm-guide"). Ihr Exochorion ist oft arttypisch gestaltet und weist in vielen Fällen eine Vielzahl von Anheftungsstrukturen auf, die in Epithemata an einem oder beiden Eipolen konzentriert sein können. Zur Embryogenese liegen detaillierte Arbeiten vor. Die Entwicklungsdauer der Eier ist sehr unterschiedlich, obligate und fakultative Ei-Diapause ist ebenso häufig wie das Phänomen der „retardierten Schlüpfzeit", doch sind die Steuerungsfaktoren mit Ausnahme der Wassertemperatur erst ungenügend bekannt. Die frisch geschlüpften Eilarven besitzen noch keine Kiemen und weisen viele Eigentümlichkeiten auf (Abb. 6.1 B). Nach 20–40 Häutungen in 6 Tagen bis 3 Jahren (und eventuell larvaler Diapause) ist die Larvalentwicklung mit dem Erreichen des Nymphenstadiums abgeschlossen. Die Nymphe häutet sich unter Wasser (auch auf der Wasseroberfläche oder knapp darüber am Gewässerrand) zur voll geflügelten

Subimago, die durch glanzlose, trübe Farben und kürzere Körperanhänge charakterisiert ist. Nur in Einzelfällen (Palingeniidae) unterbleibt die Imaginalhäutung bei Weibchen („sekundäre Hemimetabolie"). Die subimaginale Cuticula ist durchgehend mit Microtrichien besetzt (Schutz vor Benetzung). Nach kurzer Zeit (wenige Minuten bis 48 Stunden) häutet sich die Subimago zur Imago, die mit der Fortpflanzung (s. d.) den Zyklus schließt. Synchroner Schlupf führt in einigen Gruppen zu spektakulärer Massenemergenz (*Ephoron, Palingenia, Hexagenia* u. a.). In den Tropen konnte vereinzelt auch Lunarperiodik nachgewiesen werden (*Povilla adusta*).

Vorkommen und Verbreitung

Larven finden sich in den verschiedensten aquatischen Habitaten (Brackwasser bis hygropetrische Lebensräume und hyporheischen Interstitial) mit einem deutlichen Schwerpunkt in Fließgewässern. Von wenigen Taxa mit sehr breiter ökologischer Amplitude (*Cloeon dipterum*) abgesehen, herrschen stenöke, meist stenoxybiont-rheophile Formen vor. Mit Ausnahme der Polarzonen und isolierter Inseln sind Ephemeroptera weltweit verbreitet. Höchste Diversität wird in den Tropen erreicht, Mittel- und Nordeuropa weisen aufgrund der Klimageschichte (pleistozäne Eiszeiten) eine deutlich verarmte Fauna auf. *Ameletus inopinatus* kann als typisches Beispiel arkto-alpiner Disjunktion genannt werden. Entsprechend dem hohen phylogenetischen Alter und geringer Ausbreitungsgeschwindigkeit treten Endemismen vom Artniveau (*Rhithrogena gorganica*/Karpaten; *Maheathraulus scotti*/Seychellen) bis zu Familien (Rallidentidae, Siphlaenigmatidae/Neuseeland) relativ häufig auf. Auch reliktär disjunkte Verbreitung (lokal relativ eng begrenztes Vorkommen bei insgesamt sehr weiter Verbreitung; z. B. Prosopistomatidae: Alte Welt und Australien) kommt nicht selten vor. Die Unterfamilie Asthenopodinae zeigt pantropische Verbreitung. Eine Reihe von Gattungen ist holarktisch verbreitet, oft unter Einschluss der Orientalis (*Epeorus, Ephemerella*) oder der Afrotropis (*Choroterpes*). Als Entstehungszentrum einiger altertümlicher Taxa (*Metamonius*-Gruppe) wurde der amphinotische Raum diskutiert, doch ist jedenfalls die Verbreitungsgeschichte insgesamt infolge von Lücken in der faunistischen Dokumentation, aber auch in der taxonomischen Erfassung des Formenreichtums, erst ungenügend bekannt. Als wesentlichste Refugialzentren für die postglaziale Ausbreitung in Europa gelten der pontokaspische Raum, die Mediterraneis und Sibirien, doch werden für Wasserinsekten auch grundsätzlich unterschiedliche Konzepte diskutiert, die ein Überdauern außerhalb orealer oder arborealer Refugien wahrscheinlich machen.

Anthropogen bedingt sind in Zentraleuropa die Populationen typischer Potamalbewohner (*Palingenia longicauda, Ephoron virgo, Neoephemera maxima* u. a.) inselartig zersplittert oder lokal erloschen. In jüngster Zeit scheint partiell auch eine Trendumkehr möglich (Rhein: *Ephoron virgo*), wenngleich die Ursachen nicht restlos geklärt sind.

Lebensweise

Trotz vielfacher Spezialanpassungen an unterschiedliche Mikrohabitate des aquatischen Lebensraums lassen sich im Wesentlichen 5 Lebensform-Typen unterscheiden: grabende Larven (Ephemeridae, Polymitarcyidae u. a.), die im feinkiesigen (Mikrolithal) bis schlammigen (Pelal) Substrat der Flusssohle, seltener der Uferböschungen (Palingeniidae) leben. Dazu zählen auch die wenigen holzbohrenden Larven (*Asthenopus, Povilla*). Dorsoventral abgeflachte Steinklammerer rasch fließender Abschnitte (*Epeorus, Ecdyonurus, Kirrara*) halten sich in der (fast) strömungsfreien dünnen Grenzschicht auf der Oberseite von Blöcken auf oder leben in Hohlräumen unter Steinen. Als Strömungsanpassung dienen auch saugnapfähnliche

Strukturen (*Rhithrogena* – Kiemen, *Prosopistoma* – Carapax) und dichte Haarsäume (*Ephemerella doddsi*). Schwimmende Larven (*Siphlonurus, Baetis*) mit kräftiger abdominaler Längsmuskulatur, rundem bis mäßig abgeflachtem Körperquerschnitt und dicht beborsteten Schwanzanhängen könnten dem ancestralen Typus habituell nahe kommen. Sie leben vorwiegend in submersen Pflanzenbeständen und Falllaub-Ansammlungen aber auch in oberflächlichen Lückenräumen im Kiesbett. Ähnliche Lebensräume, auch Quellmoos-Rasen und schlammige Abschnitte, werden von Kriechern (Ephemerellidae, Caenidae) und Schlänglern (Leptophlebiidae) besiedelt. Einen aberranten Typus bieten die Bewohner des driftenden Sandgrundes großer Ströme, die durch extrem verlängerte Extremitäten (Ametropodidae) oder dichte Microtrichienpolster (Behningiidae) auffallen. Detritus, Bakterien-, Pilz- und Algenrasen stellen die Hauptnahrungsquelle für Filtrierer (*Oligoneuriella, Isonychia*), Zerkleinerer und Aufwuchsfresser (Baetidae, Leptophlebiidae) dar, karnivore Ernährung kommt nur selten vor (*Baetopus*, Acanthametropodidae, Behningiidae).

Ökonomische Bedeutung

Nur die wenigen holzbohrenden Formen der Tropen sind (in sehr untergeordnetem Ausmaß) von direkter wirtschaftlicher Bedeutung (*Povilla*). Massenemergenzen können fallweise oder periodisch lokal Verkehrsverbindungen unmöglich machen (USA: *Hexagenia limbata*, Mitteleuropa: *Ephoron virgo*) oder wurden ehemals als Tierfutter genutzt („Theißblüte" *Palingenia longicauda* in Ungarn). Von unschätzbarer Bedeutung sind Eintagsfliegen aber weltweit als Sekundärproduzenten in Fließgewässern, wenngleich der exakte (hohe) Anteil an der Gesamtstoffbilanz kaum quantifizierbar ist. Erhebliches wirtschaftliches Interesse genießen Ephemeroptera auch in der Sportfischerei auf Salmoniden (USA, England, Nord- und Zentraleuropa), wo insbesondere Gewässerstrecken mit Massenemergenzen (z. B. *Ephemera* – „Maifliege") hohe Pachtpreise erzielen. In der angewandten Forschung zählen Eintagsfliegen zu den wesentlichen Indikatorarten für saprobiologische Gewässergüte-Untersuchungen und ökologisches Monitoring.

Stammesgeschichte

Die Ordnung Ephemeroptera stellt zweifellos ein Monophylum dar und repräsentiert die phylogenetisch älteste Gruppe innerhalb der rezenten Pterygota. Die basale Aufspaltung wird weiterhin kontrovers diskutiert, wobei verschiedene Gruppierungen möglich erscheinen (Abb. 6.6). Über die verwandtschaftlichen Beziehungen höherer Taxa innerhalb der Ephemeroptera sind derzeit ebenso wenig gesicherte Aussagen möglich wie zu einer Ableitung rezenter systematischer Gruppen von den bisher beschriebenen Fossilformen.

Die fossile Dokumentation beginnt im Ober-Karbon vor ca. 310 Mill. Jahren mit den Bojophlebiidae († *Bojophlebia prokopi*, Imago und Larve; Westphal-C, Böhmen. Zusammengehörigkeit bisweilen angezweifelt), die Flügelspannweiten um 50 cm erreichten (Unterordnung † Permoplectoptera). Von ähnlicher Größe wenig später † *Triplosoba pulchella* (nur Imago bekannt; Stephanien, Frankreich), die als Vertreter einer weiteren Unterordnung († Protephemeroptera) betrachtet wird. Aus dem Perm sind mit den † Protereismatidae bereits verschiedene Formen bekannt, die aus der direkten Ahnenreihe der heutigen Ephemeroptera stammen könnten. Ab dem Erdmittelalter finden sich neben ausgestorbenen Familien († Hexagenitidae: † *Ephemeropsis*) auch Formen, die rezenten Familien zugeordnet werden (z. B. † *Stackelbergisca*: Acanthametropodidae). Die aus dem Tertiär nachgewiesene reiche Fauna gehört bereits überwiegend modernen Gruppen an (z. B. † *Succinogenia*: Heptageniidae), besonders formenreich im oligozänen Bernstein.

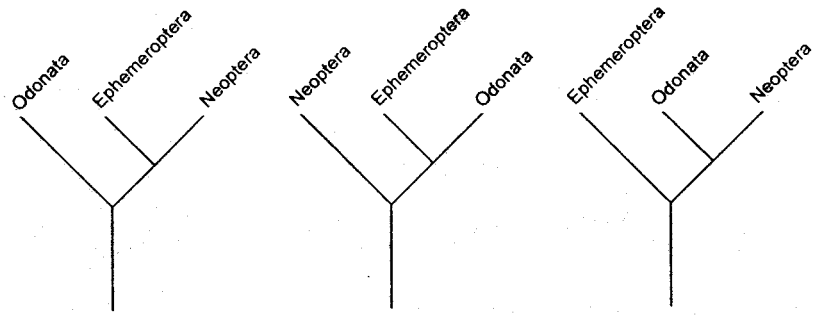

Abb. 6.6. Phylogenetische Stellung der Ephemeroptera. 3 Hypothesen. – Nach KRISTENSEN 1989.

System

Infolge der ungenügenden taxonomischen Erfassung des Formenreichtums wird die systematische Gliederung der Ordnung noch sehr unterschiedlich gesehen, wobei kontroverse Auffassungen über Abgrenzung und Monophylie der höheren Taxa diskutiert werden (MCCAFFERTY 1991, KLUGE et al. 1995). Eine kladistische Analyse unter durchgehender Berücksichtigung larvaler und imaginaler Strukturen ist derzeit nicht verfügbar, selbst einige rezente Familien (Oniscigastridae, Coloburiscidae u. a.) sind nur für das Larvenstadium eindeutig definiert. Die Berücksichtigung fossiler Taxa erweist sich auch unter diesem Gesichtspunkt als besonders problematisch. Über Anzahl und Umfang der Unterordnungen besteht derzeit keinerlei Konsens, phylogenetische Studien liegen erst vereinzelt zu rezenten Überfamilien/Familien vor. Konvergenzerscheinungen und (vermutlich häufig erfolgte) Parallelevolution sowie stark unterschiedlicher Selektionsdruck auf die verschiedenen Entwicklungsstadien erschweren das eindeutige Erkennen synapomorpher Merkmale außerordentlich, so dass die Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen zum gegenwärtigen Zeitpunkt nur sehr eingeschränkt möglich ist. Hier wird im Wesentlichen LANDA & SOLDÁN (1985) und HUBBARD (1990) gefolgt, wobei jedoch nur rezente Überfamilien und Familien berücksichtigt werden.

Zur groben Orientierung wird die Anzahl der derzeit bekannten Arten sowie zumindest ein typischer Vertreter für jede Familie angegeben. In Zentraleuropa vorkommende Taxa sind mit * gekennzeichnet. Die taxonomische Bearbeitung ist noch im Fluss, und jährlich werden zahlreiche Taxa neu beschrieben. Verbreitungsangaben beziehen sich jeweils auf die Familie. Die Bestimmung von Material auf dem Artniveau ist meist schwierig und sollte von Spezialisten überprüft werden.

Überfamilie Siphlonuroidea

Eine im Wesentlichen altertümliche Gruppe, viele z. T. monotypische Taxa mit sehr eingeschränkter Verbreitung wurden jüngst als Familien definiert. Möglicherweise paraphyletisch. Meist größere Formen, Larven vom schwimmenden Typ, Caudalfilamente mit Schwimmhaaren. Ähnlich Baetoidea, durch Beborstung der Mundwerkzeuge (larval), Thoraxstruktur und 5 Tarsalsegmente (imaginal) abgrenzbar.

Familien: Siphlonuridae, ca. 60 Arten, holarktisch. **Siphlonurus lacustris*. **Dipteromimidae**, monotypisch, Japan. *Dipteromimus tipuliformis*. **Ameletidae**, ca. 50 Arten, holarktisch. **Ameletus inopinatus*, **Metreletus balcanicus*. **Metretopodidae**, ca. 10 Arten, holarktisch. **Metretopus borealis*. **Acanthametropodidae**, ca. 5 Arten, holarktisch. *Acanthametropus nikolskyi*. **Ametropodidae**, ca. 5 Arten, holarktisch. **Ametropus fragilis*. **Oniscigastridae**, ca. 7 Arten, Neotropis, Australien, Neuseeland. *Tasmanophlebia lacustris*. **Nesameletidae**, ca. 3 Arten, Neotropis, Australien, Neuseeland. *Metamonius anceps*. **Rallidentidae**, ca. 2 Arten, Neuseeland. *Rallidens mcfarlanei*. **Ameletopsidae**, ca. 8 Arten, Neotropis, Australien, Neuseeland. *Chiloporter eatoni*.

Überfamilie Baetoidea

Eine im Wesentlichen apomorphe Gruppe durchwegs kleinerer Formen. Flügeladerung und Hinterflügel teilweise reduziert, Männchen mit Turbanaugen, Imagines mit 3–4 Tarsalgliedern, Larven ähnlich Siphlonuridae. Systematische Stellung der (? relativ ursprünglichen) Siphlaenigmatidae strittig, vermitteln zu Nesameletidae/Siphlonuroidea. Baetidae mit sehr vielen, z. T. monotypischen Gattungen. Die Gruppe ist weltweit sehr artenreich, und auch in Zentraleuropa in Fließgewässern mit teilweise hoher Abundanz vertreten.

Familien: Baetidae, mehr als 600 Arten, kosmopolitisch, nicht Neuseeland. **Baetis rhodani*, **Cloeon dipterum*, **Baetopus tenellus*, **Centroptilum*, *Baetodes*, *Afrobaetodes*, *Echinobaetis*. **Siphlaenigmatidae**, monotypisch, Neuseeland. *Siphlaenigma janae*.

Überfamilie Heptagenioidea

Eine relativ heterogene Verwandtschaftsgruppe, die neben plesiomorphen Zügen vielfache Spezialanpassungen aufweist. Fast durchwegs größere Formen, Larven der Oligoneuriidae und Isonychiidae sind passive Filtrierer mit Borstensäumen an den Vorderbeinen. Flügeladerung bei Oligoneuriidae extrem reduziert. Die einzelnen Familien sind durch Autapomorphien vergleichsweise gut definiert, Heptageniidae auch in Zentraleuropa artenreich, vorwiegend kalt-stenotherm und torrenticol. *Pseudiron* (Heptageniidae) wird bisweilen als monotypische Familie betrachtet.

Familien: Isonychiidae, ca. 30 Arten, Holarktis, Orientalis. **Isonychia ignota*. **Coloburiscidae**, ca. 10 Arten, Australien, Neuseeland, Nearktis, Orientalis. *Chromarcys magnifica*. **Oligoneuriidae**, ca. 35 Arten, Holarktis, Neotropis, Orientalis, Afrotropis. **Oligoneuriella rhenana*, *Murphyella*. **Arthropleidae**, 2 Arten, holarktisch. **Arthroplea congener*. **Heptageniidae**, mehr als 450 Arten, Holarktis, Orientalis, Afrotropis. **Rhithrogena gorganica*, **Epeorus sylvicola*, **Ecdyonurus venosus*, **E. insignis*, *Notacanthurus*, *Compsoneuria*, *Afronurus*.

Überfamilie Leptophlebioidea

Eine sehr artenreiche Verwandtschaftsgruppe mit vielen Spezialanpassungen und Konvergenzen. Meist mittelgroße Formen. Larven vom Schlängler-Typ, leicht abgeplattet, Maxille distal mit Haarbürste. Weibchen z. T. mit ovipositorartig verlängerter Subgenitalklappe. Männchen der *Atalophlebiinae* mit quadratischen Ommatidien im dorsalen Abschnitt der Komplexaugen. Verbreitung nahezu kosmopolitisch, mit Radiationsschwerpunkten im pantropischen Raum inklusive Australien. Sehr viele z. T. monotypische Gattungen. Als einzige Familie auch auf Neukaledonien (australisch-melanesische Inselwelt).

Familie Leptophlebiidae. Mehr als 500 Arten: **Atalophlebiinae**: vorwiegend tropisch, **Choroterpes picteti*, **Thraulus*, *Maheathraulus*, *Kirrara*, *Ulmeritus*, *Petersula*. – **Leptophlebiinae**: vorwiegend holarktisch, orientalisch, **Habrophlebia lauta*, **Paraleptophlebia submarginata*, **Leptophlebia*, *Calliarcys*, *Gilliesia*, *Habrophlebiodes*.

Überfamilie Ephemeroidea

Larven fast durchwegs vom grabenden Typ mit entsprechend modifizierten Mandibelfortsätzen. Flügeladerung meist reich entwickelt, im Vorderflügel MP2 basal abrupt abgebogen. Vorwiegend auffällige und große Formen mit charakteristischer Massenemergenz. Die Familien sind fast durchwegs gut abgrenzbare Monophyla, weit (aber reliktär) verbreitet, im australischen Raum fehlend. *Cheirogenesia* ist voll geflügelt aber flugunfähig (Schlitterflug). Behningiidae mit aberranten, hochspezialisierten Larven und reduzierter Flügeladerung (auch als eigene Überfamilie betrachtet).

Familien: Behningiidae, ca. 6 Arten, holarktisch. **Behningia ulmeri*, *Dolania*. **Potamanthidae**, ca. 25 Arten, weltweit außer Australien. **Potamanthus luteus*, *Rhoenanthus*. **Euthyplociidae**, ca. 20 Arten, pantropisch. *Proboscidoplocia sykorai*. **Polymitarcyidae**, ca. 75 Arten, vorwiegend tropisch. **Ephoron virgo*, *Povilla adusta*, *Campsurus*, *Asthenopus*. **Ephemeridae**, ca. 80 Arten, weltweit außer Australien. **Ephemera danica*, *Hexagenia munda*, *Ichthybotus*. **Palingeniidae**, ca. 35 Arten, vorwiegend paläarktisch-orientalisch, Madagaskar. **Palingenia longicauda*, *Cheirogenesia*, *Pentagenia*.

Überfamilie Ephemerelloidea

Larvale Flügelscheiden weitgehend verschmolzen. Kiemen fast durchwegs dorsal mit elytrenartiger Deckkieme. Gemeinsamer Ursprung mit den Caenoidea wahrscheinlich (Pannota). Möglicherweise paraphyletisch, die Zuordnung einzelner Taxa strittig (*Dicercomyzon, Melanemerella*). Mittelgroße bis kleine Formen, viele mit auffälliger Massenemergenz.

Familien: Ephemerellidae, ca. 200 Arten, die plesiomorphe Unterfamilie Teloganodinae wird bisweilen als eigene Familie abgetrennt. Fast weltweit verbreitet, in der Neotropis nur *Melanemerella*. **Ephemerella notata*, **Torleya, Ephemerellina, Vietnamella*. **Leptohyphidae**, ca. 120 Arten, Nearktis, Neotropis. *Allenhyphes, Tricorythodes*. **Tricorythidae**, ca. 10 Arten, vorwiegend Afrotropis. *Dicercomyzon, Ephemerythus, Neurocaenis*.

Überfamilie Caenoidea

Larvale Flügelscheiden weitgehend verschmolzen. Kiemen dorsal mit elytrenartiger Deckkieme. Gemeinsamer Ursprung mit den Ephemerelloidea wahrscheinlich (Pannota). Caenidae mit stark reduzierten Queradern, Hinterflügel fehlen. Vorwiegend kleine Formen, z. T. mit Massenemergenz. Neoephemeridae auch als eigene Überfamilie betrachtet, verwandtschaftliche Beziehungen strittig (Schwestergruppe ?Baetiscidae).

Familien: Neoephemeridae, ca. 11 Arten, Holarktis, Orientalis. **Neoephemera maxima, Potamanthellus*. **Caenidae**, ca. 110 Arten, kosmopolitisch. **Caenis luctuosa, *Brachycercus, Caenodes, Tasmanocoenis*.

Überfamilie Baetiscoidea

Larvaler Thorax carapaxartig entwickelt, Nervensystem im thorakalen Bereich weitgehend verschmolzen, Abdominalganglien fehlen. Eine stark abgeleitete Gruppe, Verwandtschaftsbeziehungen strittig. Prosopistomatidae wird bisweilen als Schwestergruppe der Caenidae betrachtet und mit Ephemerellidae in einer Überfamilie vereinigt.

Familien: Baetiscidae, ca. 15 Arten, nearktisch. *Baetisca obesa*. **Prosopistomatidae**, ca. 17 Arten, weltweit außer Amerika. **Prosopistoma pennigerum*.

Metapterygota

Ordnungen 7–36

Rund 950 300 rezente Arten beschrieben. Die Basalplatte des Flügelgelenks ist in Subcostal-, Radiomedial- und Analplatte geteilt. Flügel und Beine des Pterothorax werden von Tracheen des eigenen und des folgenden Segments versorgt. Die Mandibeln sind mit einem vorderen Kugelgelenk (Condylus) stärker befestigt und funktionell verbessert. Keine Imaginalhäutungen mehr. Mögliche Synapomorphien der Odonata und Neoptera siehe Apomorphienkomplex **10** (S. 27).

7. Ordnung Odonata, Libellen

Willi E. R. Xylander & Kurt K. Günther

Mehr als 5 600 rezente Arten und etwa 600 fossile Arten bekannt. Größte lebende Art: *Megaloprepus caerulatus*, bis 150 mm lang; Flügelspannweite max. 200 mm. Größte fossile Arten: † *Meganeuropsis permiana* und † *M. americana* († Meganisoptera, † Odonatoptera; bis 370 mm lang bei einer Flügelspannweite bis 750 mm). Vorherrschende Körperlänge der rezenten Arten: 30–90 mm. Kleinste Formen: Arten der Gattungen *Agriocnemis* und *Ischnura* mit jeweils 15–16 mm Körperlänge und ca. 20 mm Flügelspannweite.

Diagnose

Imagines. Räuberisch lebende Pterygota mit vier langen, ± gleichartigen, starren Flügeln mit distalem Pterostigma, knitterig plissiert, netzartig geädert. Prothorax klein und beweglich, Pterothorax schräg gestellt. Beininsertion nach vorn verlagert. Tarsen dreigliedrig. Abdomen schlank bis zigarrenförmig, beim Männchen mit sekundärem Kopulationsorgan ventral am 2. und 3. Sternum. Cerci eingliedrig. Mundwerkzeuge beißend, stark ausgebildet. Keine Häutung des flügeltragenden Stadiums.

Larven. In der Regel wasserbewohnend, selten semiterrestrisch oder terrestrisch; campodeiform, mit Komplexaugen und großem, als Fangapparat ausgebildetem Labium (Abb. 7.11). Atmung mit Tracheenkiemen im Enddarm, in Form von drei blattförmigen Anhängen am Hinterleibsende oder (selten) segmental seitlich am Abdomen. Tarsen fast immer dreigliedrig mit paarigen Krallen. Unvollkommene Verwandlung, bei der sich die Flügelanlagen mit jeder Häutung vergrößern und ein größerer Entwicklungsschritt mit der Imaginalhäutung erfolgt (Archimetabolie).

Eidonomie

Odonata haben einen langen, oft schlanken, manchmal zigarrenförmigen Körper. Ihr Kopf ist gekennzeichnet durch das Vorhandensein von ungewöhnlich großen, halbkugeligen Komplexaugen. Er ist frei beweglich und trägt kurze Antennen, deren Scapus meist groß ist und deren Geißel aus 3 bis 6 Gliedern besteht, sowie

– & BACH DE ROCA, C. B.: Entomologia Generalis, Stuttgart **18** (1993): 55–90 (Phylogenie und System der Archaeognatha).
WATSON, J. A. L. & SMITH, G. B.: Archaeognatha, Microcoryphia (Bristletails). In: Naumann, I. D. (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2nd edition. Volume I, CSIRO, Division of Entomology. Carlton: Melbourne University Press, 1991: 272–274.

5. Ordnung Zygentoma

DALLAI, R.: Acta zoologica Fennica, Helsinki **195** (1994): 23–27 (Spermienstruktur der Apterygota).
DENIS, R.: Ordre des Thysanoures. In: Grassé, P.-P. (ed.), Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie. Insectes. Paléontologie, Géonémie, Aptérygotes, Éphémeroptères, Odonatoptères, Blattoptèroides, Orthoptèroides, Dermapèroides, Coléoptères. Tom IX, Paris: Masson et Cie., 1949: 209–275.
KUKALOVÁ-PECK, J.: Canadian Journal of Zoology, Ottawa **65** (1987): 2327–2345 (Paläontologie und Phylogenie der Monura und Zygentoma).
LARINK, O.: In: Dunger, W. & Voigtländer, K. (eds), Importance, Situation, and Development of Systematics in Soil Zoology. Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz **69** (1997): 119–134 (Anatomie, Phylogenie der Archaeognatha und Zygentoma).
– Pedobiologia, Jena **41** (1997): 1–3 (apomorphe und plesiomorphe Merkmale bei Archaeognatha, Monura und Zygentoma).
MENDES, L. F.: Boletim da Sociedade Portoguesa de Entomologia, Lisboa, Supplemento **2** (1988): 1–236.
– In: Veeresh, G. K. et al. (eds): Advances in management and conservation of soil fauna. New Delhi, 1991: 3–13 (Phylogenie der Genera der Zygentoma).
NEUHAUS, G., SIEBER, H. & THURM, U.: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Stuttgart 71 (1978): 295 (Wasseraufnahme bei *Lepisma*).
PALISSA, A.: Apterygota – Urinsekten. In: Brohmer, P., Ehrmann, P. & Ulmer, G., Die Tierwelt Mitteleuropas, Band IV, Lieferung 1a, Leipzig: Quelle & Meyer, 1964: 1–407.
SMITH, G. B. & WATSON, J. A. L.: Thysanura, Zygentoma (Silverfish). In: Naumann, I. D. (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2nd edition. Volume I, CSIRO, Division of Entomology. Carlton: Melbourne University Press, 1991: 275–278.
ŠTYS, P. & BILIŃSKI, S.: Biological Revue **65** (1990): 401–429 (Ovariolentypen und Phylogenie der Insekten).
THYS, K.: In: Dallai, R.: 3rd International Seminar on Apterygota, Siena 1989: 245–252 (Spermatophorenbildung bei Zygentoma).
ZINKLER, D. & GÖTZE, M.: Comparative Biochemistry and Physiologie, London **B 88** (1987): 661–627 (Zelluloseverdauung bei *Thermobia*).

6. Ordnung Ephemeroptera

BAUERNFEIND, E.: Wasser & Abwasser, Supplement **4**/94 (2 Bde.), Wien, 1994/1995: 92 / **96** S. (Bestimmung).
– & HUMPESCH, U. H.: Die Eintagsfliegen Zentraleuropas – Bestimmung und Ökologie. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2001: 240 S.
– & MOOG, O.: Hydrobiologia, Den Haag **422/423** (2000): 71–83 (Bestimmung, angewandte Ökologie).
–, WEICHSELBAUMER, P. & MOOG, O.: Ephemeroptera. In: Moog, O.: Fauna Aquatica Austriaca, Wien: Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, 2. Aufl., 2001: 21 S. (Taxonomie, Ökologie, Saprobiologie).
BOHLE, H. W.: Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Jena **86** (1969): 493–575 (Embryogenese, „retardiertes Schlüpfen").
BOUDREAUX, H. B.: Arthropod Phylogeny: with special reference to insects. New York, u. a.: Wiley, 1979: 320 pp.
BRINK, P.: Opuscula Entomologica, Lund **22** (1957): 1–37 (Paarung und Kopulation).
CLIFFORD, H. F.: Quaestiones Entomologicae, Edmonton **18**, 1–4 (1982): 15–90 (Entwicklungszyklen).
EDMUNDS, G. F.: Annual Review of Entomology, Palo Alto **17** (1972): 21–42 (Biogeographie und Evolution).
– & MCCAFFERTY, W. P.: Annual Review of Entomology, Palo Alto **33** (1988): 509–529 (Subimago).
GAINO, E. & BONGIOVANNY, E.: International Journal of Insect Morphology & Embryology, New York u. a. **22** (1993): 41–48 (Eier).
– & REBORA, M.: In: Landolt, P. & Sartori, M.: Ephemeroptera & Plecoptera. Fribourg: M. T. L., 1997: 317–325 (Ultrastruktur, Sensillen).
GOTTANKA, J. & BÜNING, J.: Roux's Archives of Developmental Biology, Berlin u. a. **203** (1993): 18–27 (telotrophe Ovariolen).
HEYMONS, R.: Sitzungsberichte der Gesellschaft der Naturfreunde Berlin **1896**: 82–96 (Entwicklung).
HUBBARD, M. D.: Fossil. Cat. Anim., Pars **129**. Amsterdam: Kugler, 1987: 1–99 (Checklist fossiler Taxa).
– Mayflies of the World. Sandhill Crane Press, Florida, 1990: 1–119 (Checklist Familien, Gattungen).
HUMPESCH, U. H.: Journal of Animal Ecology, Oxford **49**, 1 (1980): 317–333 (Eientwicklung & Temperatur).
ILLIES, J.: 5. Ephemeroptera (Eintagsfliegen). In: Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. (Hrsg.), Handbuch der Zoologie **4**, 2. Hälfte: Insecta, 2. Auflage, 2. Teil: Spezielles, Lieferung 7, Berlin: Walter de Gruyter, 1968: 1–63, 70 Fig.
KLUGE, N. Yu.: Bulletin de la Société Entomologique de France, Paris **99**, 1 (1994): 41–61 (Thoraxstruktur, Systematik).
–, STUDEMANN, D., LANDOLT, P. & GONSER T.: Mitteilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft, Zürich **68** (1995): 103–132 (Systematik Siphlonuroidea).
KOSS, R. W. & EDMUNDS, G. F.: Zoological Journal of the Linnean Society, London **55** (1974): 267–349 (Eier).
KRISTENSEN, N. P.: Phylogeny of extant Hexapods. In: Naumann, I. D. (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2nd edition. Volume I, CSIRO, Division of Entomology. Carlton: Melbourne University Press, 1991: 125–140 (Phylogenese).
KUKALOVÁ-PECK, J.: Canadian Journal of Zoology, Ottawa **63** (1985): 933–955 (Flügeladerung).
KURECK, A.: Decheniana – Beihefte, Bonn **35** (1996): 17–24 (*Ephoron virgo*).
LANDA, V.: Vestnik Ceskoslovenské Zoologické Spolecnosti, Praha **12** (1948): 25–82 (Tracheensystem).
– Acta entomologica bohemoslovaca, Praha **65** (1968): 276–284 (Entwicklungszyklen).
– Jepice. In: Fauna CSSR **18**. Praha: Ceskoslovenska Akademie Ved, 1969: 1–347.
– & SOLDÁN, T.: Studie Ceskoslovenska Academie Ved, Praha **4** (1985): 1–12 1 (Anatomie, Systematik-Vergleich).
MALICKY, H.: Archiv für Hydrobiologie, Stuttgart **96**, 2 (1983): 223–244 (Chorologie, Glazialrefugien).
MCCAFFERTY, W. P.: Annals of the Entomological Society of America, Lanham/Maryland **84** (1991): 343–360 (Phylogenetische Systematik).
PETERS, W. L. & CAMPBELL, I. C.: Ephemeroptera (Mayflies). In: Naumann, I. D. (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2nd edition. Volume I, CSIRO, Division of Entomology. Carlton: Melbourne University Press, 1991: 279–293.
PICTET, F. J.: Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Nevroptères. Famille des Éphémérides. 1–300. Genève, Kessmann & Cherbuliez, Paris, Ballière, (1843–1845): Livr. **14** (p. 1134): 1843, Livr. **57** (p. 135230): 1844, livr. **89** (p. 231294): 1843, livr. **10** (p. 295300+119): 1845.
SOLDÁN, T.: In: Landolt, P. & Sartori, M.: Ephemeroptera & Plecoptera: 514–519. Fribourg: M. T. L., 1997 (Phylogenese, Literaturübersicht).
STYS, P. & SOLDÁN, T.: Acta Universitatis Carolinae, Biologia, Praha **1978** (1980): 409–435 (Tracheensystem).
TJONNELAND, A.: Univ. Bergen Arbok 1960, mat. nat. Serie, Bergen **1** (1960): 1–88 (Lunarperiodik).
WHEELER, W. C.: In: Fernholm, B., Bremer, K. & Jörnvall, H.: The Hierarchy of Life:. Proceedings of the Nobel Symposium, Amsterdam: Excerpta Medica **70** (1989): 307–321 (ribosomale DNA).
WICHARD, W., KOMNICK, H. & ABEL, J. H.: Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie, Heidelberg, Berlin **132** (1972): 533–551 (Chloridzellen).
WILLMANN, R.: In: Landolt, P. & Sartori, M.: Ephemeroptera & Plecoptera: 499–510. Fribourg: M. T. L., 1997 (Phylogenetische Systematik).

7. Ordnung Odonata

ASKEW, R. R.: The Dragonflies of Europe. Colchester Essex: Harley Books, 1988: 291 pp.
BECHLY, G. (1998): Phylogenetic Systematics of Odonata. http://members.tripod.de/GBechly/intro.htm
BECKER, E.: Biologisches Zentralblatt, Jena **61** (1941): 588–602 (Pigmente, Imagines).
BELLMANN, H.: Libellen: beobachten – bestimmen. Augsburg: Weltbild Verlag, 1993: 274 S.
BELYSEV, B. F. & CHARITONOV, A. JU.: Geografija Strekoz (Odonata) boreal'nogo faunisticeskogo carstva. Novosibirsk: Izdatelstvo Nauka, 1981 (Zoogeographie).
CARLE, F. L.: Société internationale de Odonatology, rapid Communication No. 4