

Nr. 49 Ur-Geziefer

GÜNTER BECHLY



Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie C

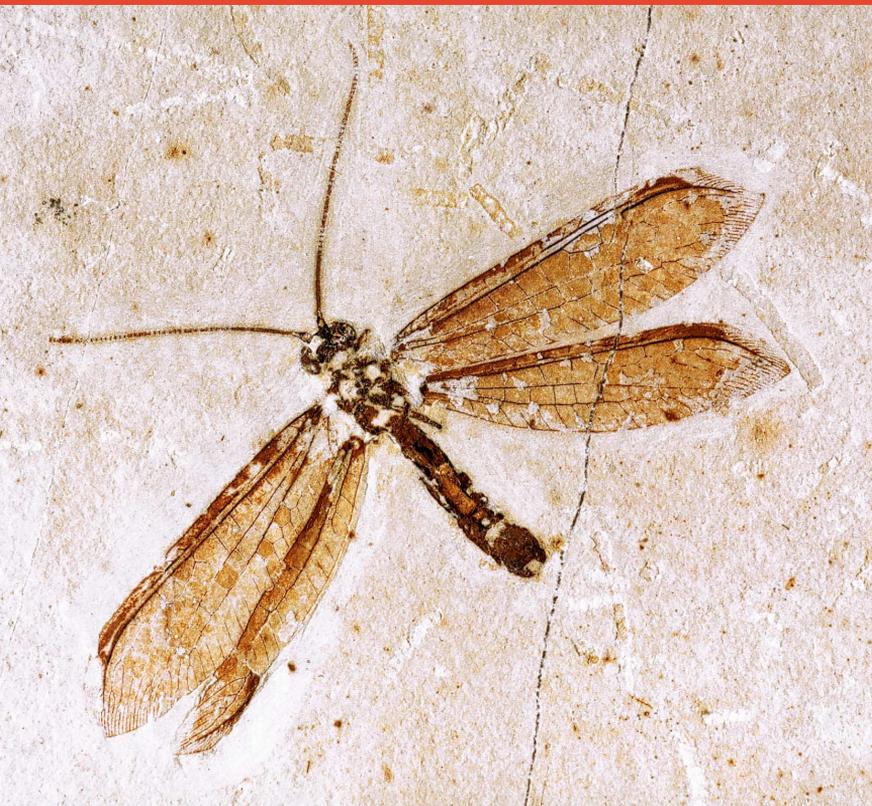
Die faszinierende Evolution der Insekten

Ur-Gezieler

Die Skorpionsfliege Panorpa (hier ein weibliches Exemplar aus Tirol) gehört zur Ordnung der Schnabelhafte, die nahe mit den Flöhen und Zweiflüglern verwandt ist (Flügelänge 13 mm). Charakteristisch ist der zu einer langen Schnauze ausgezogene Kopf. Die ältesten Fossilnachweise der Schnabelhafte stammen aus dem Perm. Foto: H. SCHMALFUSS.



Dieser fossile Netzflügler (Planipennia) hat eine Flügelspannweite von 25 mm und lebte vor 120 Millionen Jahren während der unteren Kreidezeit im Nordosten des heutigen Brasiliens als Zeitgenosse von Dinosauriern und Flugsauriern. Zu jener Zeit hatte die Evolution der Blütenpflanzen gerade erst ihren Anfang genommen, und der Südatlantik öffnete sich als schmaler Spalt durch das beginnende Auseinanderdriften des afrikanischen und südamerikanischen Kontinents. Foto: B. SCHUSTER.



„Tausendfüßer“

Krebse



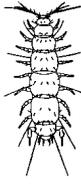
Hundertfüßer



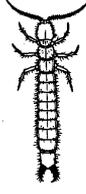
Zwergfüßer



Doppelfüßer



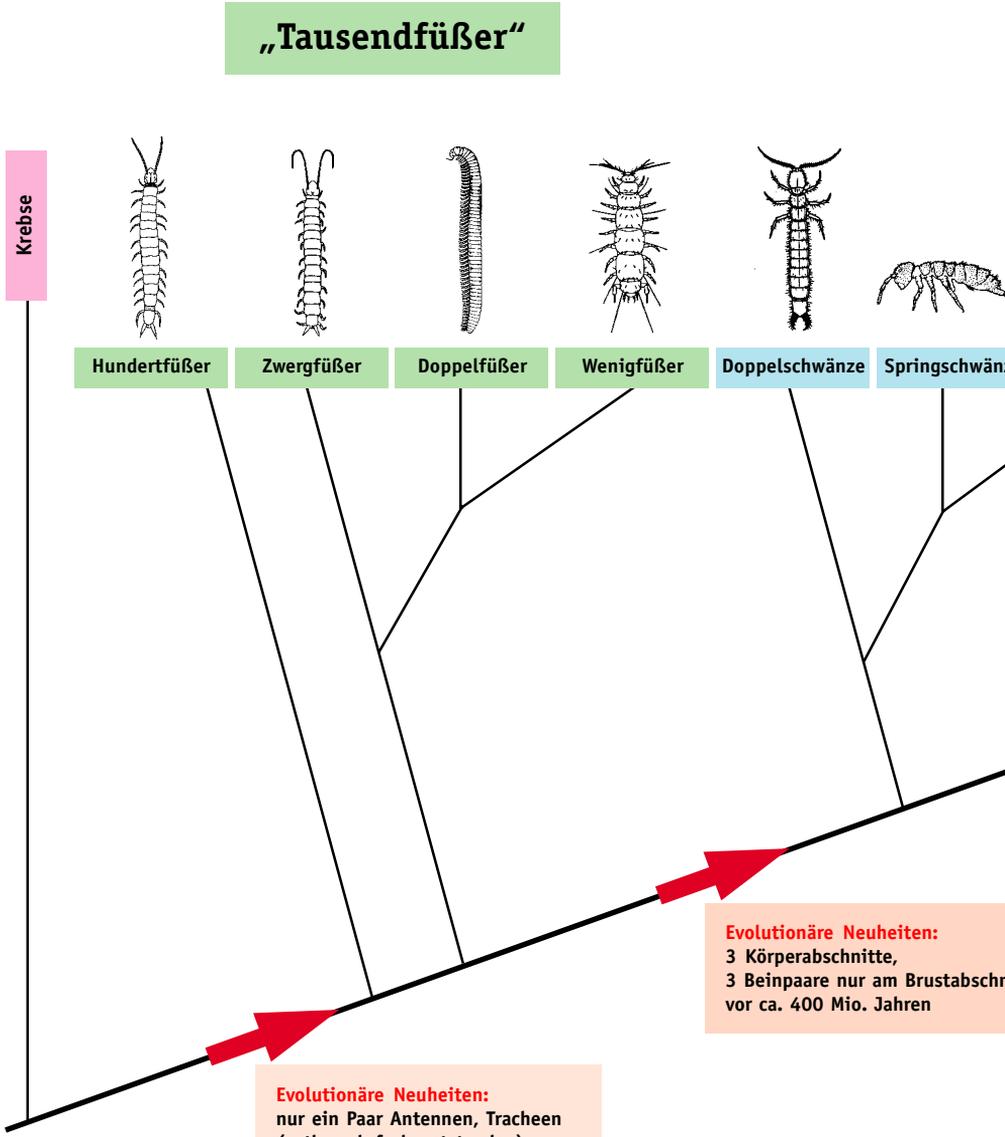
Wenigfüßer



Doppelschwänze



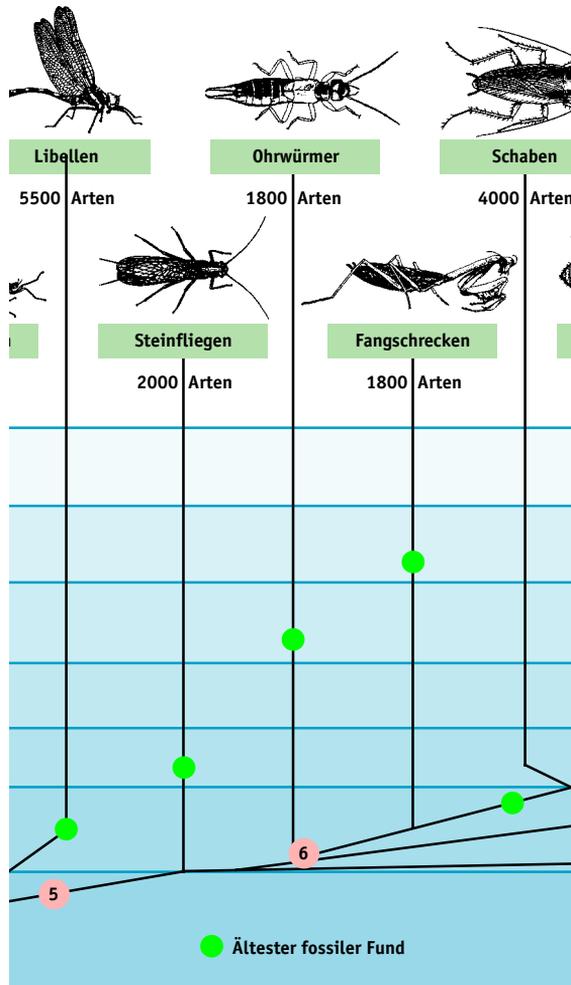
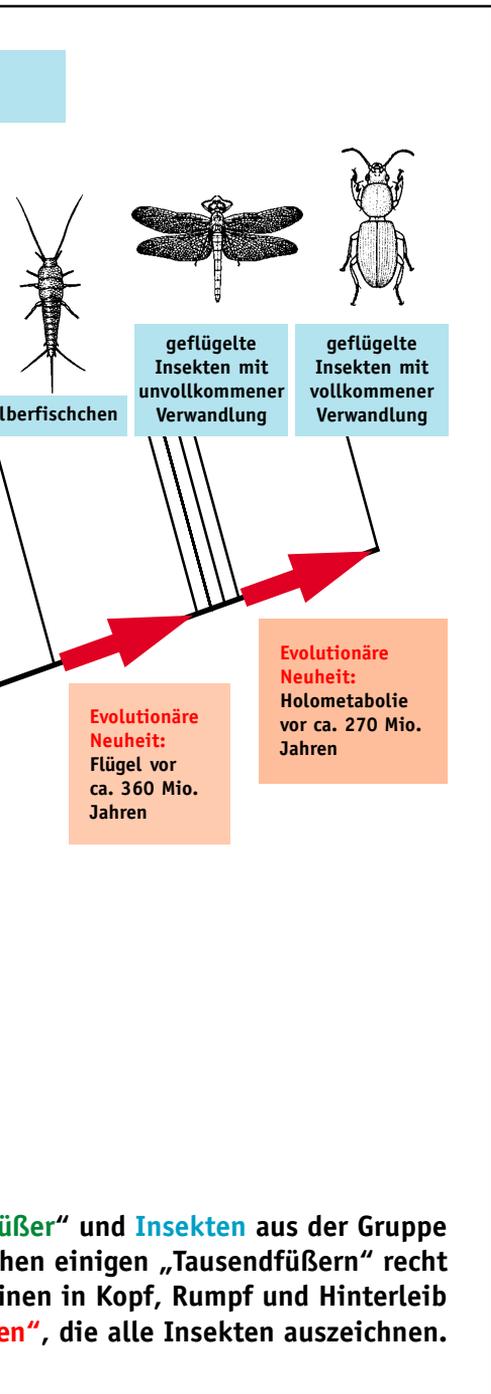
Springschwänze



Evolutionäre Neuheiten:
nur ein Paar Antennen, Tracheen
(evtl. mehrfach entstanden)

Evolutionäre Neuheiten:
3 Körperabschnitte,
3 Beinpaare nur am Brustabschnitt
vor ca. 400 Mio. Jahren

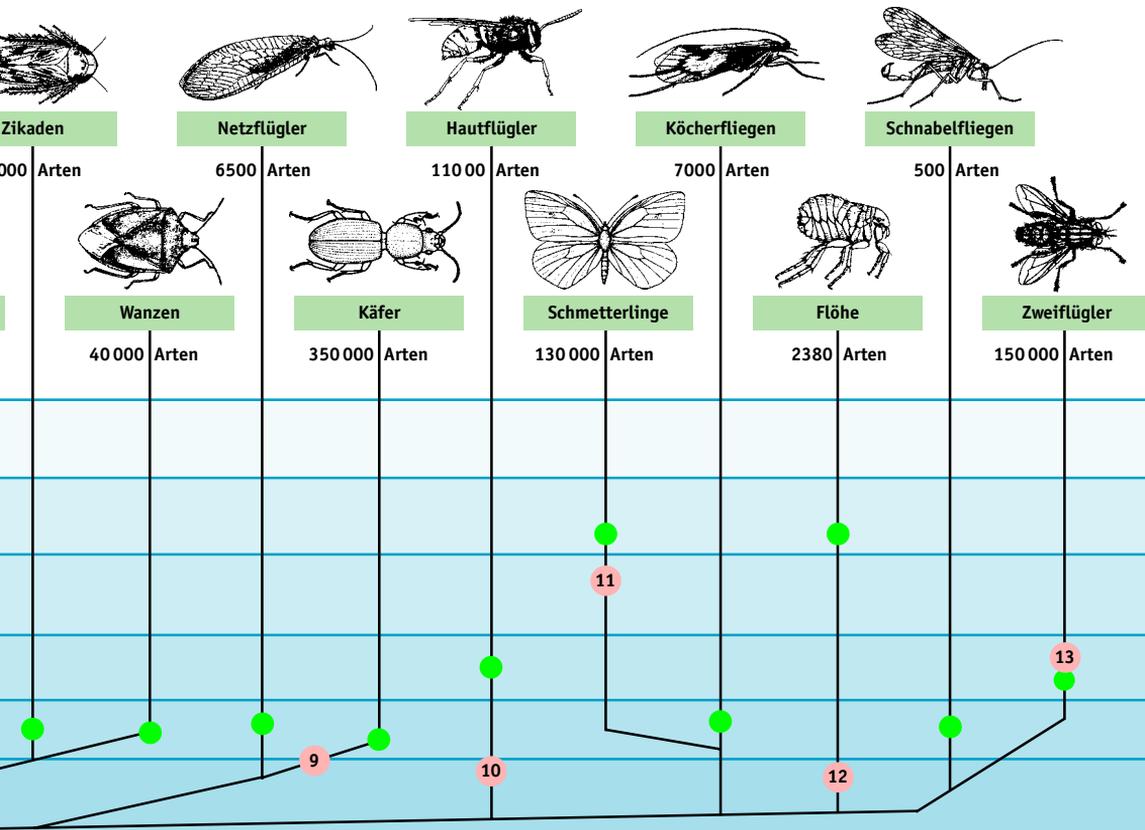
Vereinfachter Stammbaum der Gliederfüßer: Die p...
ähnlich, sie haben je...
unterteilten Körper; dies s...



verstärkte Vorderflügel

stiletartiger Stechrüssel

Vereinfachter Stammbaum der Insekten. Da



- Flügeldecken
- 10 Männchen aus unbefrucht. Eiern
- 11 Flügelschuppen
- 12 spezielle Sprungbeine
- 13 zwei Flügel, Schwingkolbchen

Gruppen, eine Auswahl ihrer evolutionären Neuheiten und die Anzahl der beschriebenen Arten.

| | |
|-----------|--|
| 6 | Vorwort |
| 7 | Was ist ein Insekt? |
| 16 | Die Vorfahren der Insekten |
| 20 | Wie wird ein Insekt zum Fossil? |
| 31 | Schritte an Land |
| 35 | Die Eroberung der Lüfte |
| 39 | Das Sterben der Riesen |
| 43 | Die Sache mit den Bienen und den Blüten |
| 46 | Rätselhafte Funde |
| 51 | Südamerikanische Asiaten? |
| 56 | Was uns fossile Insekten über ihre Lebensräume verraten |
| 61 | Lebenszyklen im Stein |
| 65 | Die Ordnung der Vielfalt |
| 82 | WILLI HENNIG: Moderne stammesgeschichtliche Forschung |
| 87 | Epilog: Eine Welt ohne Insekten |
| 89 | Dank |
| 90 | Weiterführende Literatur |
| 93 | Die Autoren |

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie C – Wissen für alle
Heft 49, 2001



GÜNTER BECHLY

mit Beiträgen von

FABIAN HAAS

WOLFGANG SCHAWALLER

HELMUT SCHMALFUSS

ULRICH SCHMID



Ur-Geziefer

Die
faszinierende
Evolution
der
Insekten

Ur-Geziefer

Impressum *Stuttgarter Beiträge
zur Naturkunde
Serie C – Wissen für alle
Heft 49, 2001*

Herausgeber *Staatliches Museum für
Naturkunde Stuttgart und
Gesellschaft zur Förderung
des Naturkundemuseums
in Stuttgart*

© 2001 *Alle Rechte vorbehalten*

Redaktion und
Gestaltung *Dr. HELMUT SCHMALFUSS*

Druckerei *Oehler Offset, Fellbach*
Buchbinderei *Großbuchbinderei Weinsberg*

*Lieferbar nur vom Herausgeber,
Formular am Ende des Heftes*

ISSN *0341-0161*

*Herausgeber, Autoren und Redaktion
sind zu erreichen unter:
Staatliches Museum
für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1
70191 Stuttgart*

Tel.: 0711-8936-0

Fax: 0711-8936-100

Internet: www.naturkundemuseum-bw.de



Abb. 1. Der tropische Segelfalter *Graphium agamemnon* aus Südost-Asien hat eine Spannweite von knapp 70 mm. Foto: J. HOLSTEIN.

Vorwort

Die meisten Menschen denken beim Thema Insekten eher an lästige Plagegeister denn an Wunderwerke der Natur, und doch sind diese Tiere ohne Zweifel die erfolgreichsten Lebewesen auf unserem Planeten. Dies gilt keineswegs nur deshalb, weil sie Millionen von verschiedenen Arten hervorbrachten - mehr als alle anderen Organismen zusammen - sondern vor allem wegen ihrer vielfältigen Anpassungen an die unterschiedlichsten Lebensbedingungen.

Insekten eroberten fast alle Lebensräume, von den heißen Wüstengebieten bis zu den kalten Tundren, vom Hochgebirge bis zu den tropischen Regenwäldern sowie die entferntesten Inseln. Lediglich die Eiswüsten der Pole und die Weltmeere blieben ihnen weitgehend verschlossen. Sie gruben unter der Erde, bohren sich durch festes Holz, tummeln sich im Wasser der Flüsse und Seen und waren auch die ersten Herrscher der Lüfte. Aus dem scheinbar einfachen Bauprinzip ihres Körpers entwickelten sie einen enormen Formenreichtum und wurden zu Meistern des Täuschens und Tarnens. Ohne Insekten gäbe es weder prächtige Blüten noch nahrhafte Früchte, und es muss sogar bezweifelt werden, ob der Mensch überhaupt existieren würde, wenn die Evolution nicht auch diese kleinen Wunderwerke hervorgebracht hätte.

Auf Grund der enormen Bedeutung der Insekten und auch wegen der zahlreichen Insektenliebhaber und Sammler fehlt es nicht an populären Werken über diese Tiere. Zu fast jeder größeren Insektengruppe findet sich auch ein buntes Bestimmungsbuch für die heimische Fauna. Obwohl es auch zahlreiche allgemein verständliche und reich bebilderte Bücher zu den unterschiedlichsten Fossiliengruppen gibt, mangelt es jedoch bislang völlig an solchen über fossile Insekten (einmal abgesehen von Büchern zum

Thema Bernsteineinschlüsse).

Diese Lücke versucht das vorliegende Heft zu schließen, in dem Sie erfahren, welche Insekten in früheren Erdzeitaltern lebten und wie sich die Insekten im Laufe der Jahrmillionen veränderten. Es wird anschaulich erklärt, wie zarte Insektkörper überhaupt fossil erhalten werden konnten, und in zahlreichen Beispielen erläutert, was uns diese Fossilien über die Vergangenheit berichten können. Sie erzählen unter anderem von der Veränderung des Erdklimas im Laufe der Jahrmillionen, von der Veränderung der Landschaften und sogar der Stellung der Kontinente sowie natürlich von der Veränderung der Pflanzen- und Tierwelt im Laufe der Evolution.

Haben Sie sich auch schon gefragt, warum die riesigen Fluginsekten der Steinkohlezeit ausgestorben sind oder wie überhaupt die Flugfähigkeit in der Evolution entstanden sein mag? Woher weiß man, welche Insektengruppen miteinander verwandt sind? Wie sahen die Ahnen der Insekten aus? Warum gibt es gewisse Insekten nur in bestimmten Gebieten der Erde, und wie ist die ungeheure Vielfalt zu erklären? Wer sind die ältesten oder die größten Insekten der Erdgeschichte? Die folgenden Seiten geben nicht nur Antworten auf diese und viele andere Fragen, sondern sollen auch Ihre Begeisterung wecken für jene kleinen, aber ungeheuer erfolgreichen Mitgeschöpfe, die schon existierten, als gerade die ersten Pflanzen und Lurche das Festland eroberten.

Was ist ein Insekt?

Körperbau

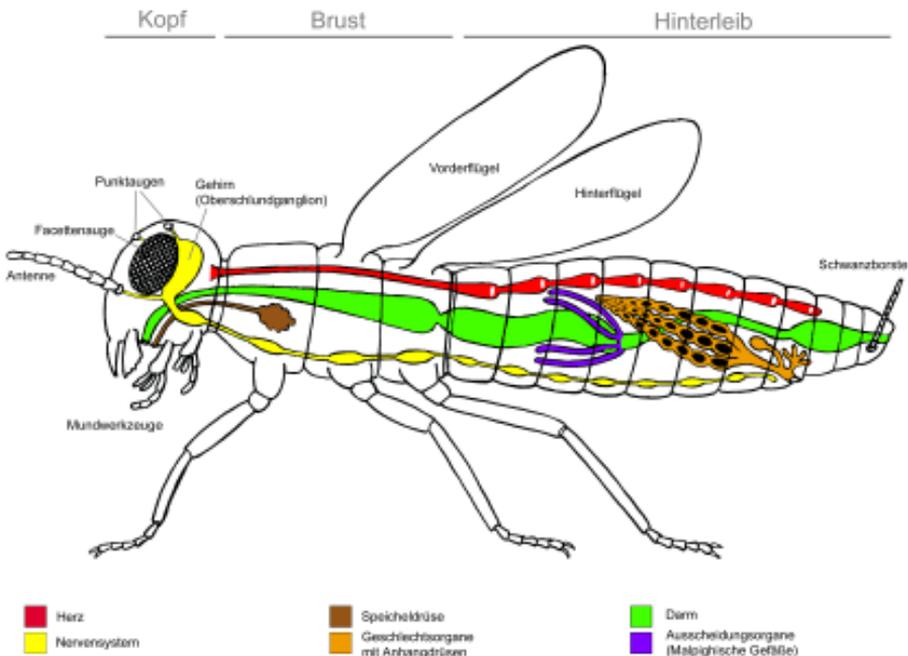
U. SCHMID

Eigentlich ist es ganz einfach, ein Insekt zu erkennen. Es genügt meist schon, die Beine zu zählen. Alle Insekten haben sechs. Der wissenschaftliche Zweitname der Insecta lautet denn auch Hexapoda, also Sechsfüßer. Bei den Flügeln wird es schon schwieriger. Zwar gehören vier Flügel zur Standardausrüstung, aber es gibt gar nicht so wenige Ausnahmen. So sind die verschiedenen Gruppen der Ur-Insekten von jeher flügellos, während andere Insekten, von geflügelten Vorfahren abstammend, die Schwingen wieder verloren haben wie z.B. Läuse und Flöhe oder die Arbeiter/innen bei den Termiten (Abb. 47) und Ameisen (Abb. 75). Außerdem kommen alle Fliegen und Mücken nur auf zwei Schwingen daher. Aus den Hinterflügeln wurden bei ihnen die Schwingkölbchen (Halteren), kleine Keulen mit einem Endknopf, die beim Fliegen mitschwingen und den Flug stabilisieren

(Abb. 70). Bei den Fächerflüglern sind es die Vorderflügel der Männchen, die zu solchen Halteren umgebildet wurden, während die Weibchen ganz flügellos sind.

Die enorme Artenzahl und Mannigfaltigkeit der Insekten bringt es mit sich, dass es nur wenige Merkmale gibt, für die sich nicht unzählige Variationen, Abweichungen oder Ausnahmen finden lassen. Einige Kennzeichen gehören allerdings zum Grundbauplan jedes Insekts: Das lateinische Wort „insectus“ heißt „eingeschnit-

Abb. 2. Schematischer Bauplan eines geflügelten Insekts (Weibchen). Grafik: U. SCHMID in Anlehnung an HADORN & WEHNER (1978): Allgemeine Zoologie. 20. Auflage. Stuttgart (Thieme).



ten“. Damit wird ebenso auf die deutliche Dreigliederung der Insekten angespielt wie mit dem deutschen Begriff „Kerbtier“. Die Einschnitte trennen den Kopf vom Bruststück (Thorax) und dieses vom Hinterleib (Abdomen) (Abb. 2).

Am KOPF sitzt (wie bei uns Menschen) die Mehrzahl der Sinnesorgane. Typisch für Insekten (und die meisten anderen Gliederfüßer) sind die großen, aus zahlreichen Einzelaugen zusammengesetzten Facettenaugen. Diese Komplexaugen funktionieren ganz anders als ein Wirbeltierauge. Jedes einzelne Teilauge hat seine eigene Linse und mehrere Sehzellen. Je mehr Einzelaugen ein solches Facettenauge zusammensetzen, desto mehr Bildpunkte entstehen. Und – wie bei einer Computergrafik – je mehr Bildpunkte, desto schärfer das Bild. Bei der Stubenfliege besteht jedes Auge aus 4000 Einzel-

augen, beim Maikäfer aus gut 5000 und bei Libellen aus bis zu 30000, denn wer im Flug nach Beute jagt, braucht eben einen guten Gesichtssinn. Die eigentliche Stärke des Insektenauges ist aber nicht seine Schärfe, sondern die zeitliche Auflösung von bis zu 250 Bildern pro Sekunde (gemessen bei einer Schmeißfliege). Dadurch können schnelle Bewegungen extrem fein aufgelöst werden. Während

Abb. 3. Detailfoto vom Kopf einer tropischen Ameise im Dominikanischen Bernstein (20-30 Millionen Jahre alt). An diesem Tier sieht man die Mandibeln, welche die wichtigsten Teile der beißenden Mundwerkzeuge bei Insekten sind, besonders deutlich. Foto: D. SCHLEE.



Abb. 4. Detailfoto vom Kopf eines Kleinschmetterlings im Dominikanischen Bernstein (20-30 Millionen Jahre alt). Mit Ausnahme einiger primitiver Familien besitzen alle Schmetterlinge einen sehr langen Saugrüssel, der aufgerollt werden kann. Er ist im Laufe der Evolution aus den normalen beißenden Mundwerkzeugen entstanden. Foto: D. SCHLEE.



für uns Menschen eine Fliege von einem Moment zum anderen verschwunden ist, sieht ein Artgenosse Start und Abflug in allen Einzelheiten.

Neben den großen Facettenaugen, die bei manchen Arten fast den ganzen Kopf einnehmen, haben viele Insekten noch drei kleine Punktaugen auf dem Scheitel. Alle Insekten besitzen zudem ein Paar Fühler, die durchaus mehr sind als reine Tastorgane. Bei vielen Insekten sitzt hier der Geruchssinn, der unglaublich fein sein kann. So löst jedes einzelne Duftstoff-Molekül eines Weibchens beim männlichen Seidenspinner einen Nervenimpuls aus. Unvorstellbar geringe Konzentrationen genügen ihm schon, um sein Weibchen zu orten und aus mehreren Kilometern Entfernung zielsicher anzusteuern. Stechmücken-Männchen dient der Fühler als Ohr. Dabei wird der buschig gefiederte Endfortsatz des Fühlers von Schallwellen in Schwingungen versetzt. Auch als Tachometer können Fühler eingesetzt werden. Das tun zum Beispiel Wanderheuschrecken,

indem sie die Kräfte messen, die bei der Auslenkung der Fühlerspitze im Fahrtwind entstehen.

Messer und Gabel, Pinsel oder Trinkhalm haben Insekten immer dabei. Die rund um die Mundöffnung stehenden Mundwerkzeuge sind sehr unterschiedlich ausgebildet, je nachdem, ob ein Insekt räuberisch lebt (Abb. 3), Pflanzen frisst oder Nektar saugt (Abb. 4).

Das BRUSTSTÜCK ist für die Fortbewegung zuständig. Sowohl die Beine als auch die Flügel (sofern vorhanden) sind hier befestigt. Im Inneren befinden sich kräftige Muskelpakete. Der Antrieb der Flügel erfolgt entweder direkt durch diese Muskeln (wie beim Flügelabschlag der Libellen) oder indirekt (wie beim Flügelaufschlag der Libellen und dem Flügelschlag aller anderen Fluginsekten). Dabei versetzen zwischen den oberen und unteren Brustplatten gespannte Muskeln und ihre von vorne nach hinten verlaufenden Gegenspieler den gesamten elastischen „Brustkorb“ in Schwingungen, die dann

auf die Flügel übertragen werden.

Die Beine lassen sofort erkennen, warum Insekten zu den Gliederfüßern gezählt werden. Sie bestehen, vereinfacht ausgedrückt, aus Röhrenabschnitten, die gelenkig miteinander verbunden sind. Jedes Bein ist aus vier solchen Abschnitten zusammengesetzt und endet in einem mehrgliedrigen Fußteil, der mit paarigen Klauen und verschiedenen Härchen und Häkchen zum Festhalten ausgestattet ist.

Schließlich folgt der HINTERLEIB. Er birgt den größten Teil der inneren Organe. Eingepackt in einen weißlichen Fettkörper, der Reserven für schlechte Zeiten enthält, findet sich hier alles, was ein Insekt zum Leben so braucht: Verdauungs-, Ausscheidungs- und Fortpflanzungsorgane. Ihre Versorgung mit Nährstoffen und Sauerstoff läuft über zwei Systeme. Insekten haben ein schlauchförmiges Herz, das den ganzen Körper durchzieht und das „Blut“ (auch Hämolymphe genannt) in die Körperhöhle hinein- und aus ihr herauspumpt. Blutgefäße (Adern) fehlen, die Organe werden frei umspült. Während bei den Wirbeltieren das Blut nicht nur den Nährstoff-, sondern auch den Gastransport übernimmt, besitzen Insekten dafür gesonderte Luftkanäle, die Tracheen. Diese durch Spangen verstärkten Röhren führen von Öffnungen an der Körperoberfläche ins Innere und verästeln sich überall so fein, dass sämtliche Gewebe erreicht und mit Sauerstoff versorgt werden. Die Gase bewegen sich in den Tracheen durch Diffusion. Regelmäßige Atembewegungen fehlen meist. Wenn aber der Maikäfer vor dem Start „pumpt“, dient das der verstärkten Frischluftzufuhr in die Tracheen, die während des Flugs besonders viel Sauerstoff heranschaffen müssen.

Bleibt noch als gemeinsames Merkmal aller Insekten eines zu erwähnen, das mit Sicherheit viel zu ihrem überwältigenden Erfolg beigetragen hat: das Außenskelett.

Insekten sind im Gegensatz zu Wirbeltieren außen hart und innen weich, was neben der größeren Beinzahl wohl einer der Gründe ist, dass uns Insekten so fremdartig erscheinen. Dabei sind die harten, aber elastischen Panzerplatten durch biegsamere Gelenkhäute verbunden. Sowohl die Panzerplatten als auch die Gelenkhäute bestehen aus komplexen Eiweißverbindungen, in die mehr oder weniger viel Chitin eingelagert ist, ein äußerst widerstandsfähiges stickstoffhaltiges Kohlenhydrat mit fantastischen Materialeigenschaften. Es sorgt bei geringem Gewicht für hohe Stabilität, ist kaum wasserduchlässig und auch gegen chemische Einflüsse weit gehend immun. Einen Nachteil hat der Außenpanzer: Je stabiler er ist, desto weniger kann er mit dem Wachstum Schritt halten. Daher sind die Larven der Insekten oft ziemlich weichhäutig, um wenigstens ein geringfügiges Wachstum zu ermöglichen. Größeren Wachstumsschritten geht aber immer eine Häutung voran, bei der die alte Hülle abgestreift wird. Erwachsene Insekten häuten sich (mit Ausnahme der Eintagsfliegen) nie, wachsen also auch nicht mehr.

Insekten sind klein. Wenige Millimeter bis Zentimeter messen die meisten Arten. Die Kleinsten sind gerade etwa 0,2 mm große Erzwespen, die nur soviel wiegen wie ein Staubkorn. Die Riesen unter den heutigen Insekten finden sich mit etwa 30 cm Körperlänge unter den Gespenstschrecken. Wenn's um die Masse geht, sind einige Käfer die Spitzenreiter. So erreicht etwa der zentralafrikanische Goliathkäfer beachtliche 70 Gramm.

Vom Ei zum Vollkerf

Insekten führen ein Doppelleben. Als Jungtiere sehen sie oft nicht nur völlig anders aus als ihre Eltern, sondern besiedeln meist auch unterschiedliche Lebensräume und ernähren sich ganz anders. Lange blieb das verborgen. Erst Beobachtungen wie die von MARIA SIBYLLA MERIAN (1647-1717), die erkannte, dass sich in einer wunderbaren Verwandlung aus hässlichen Raupen prächtige Schmetterlinge entwickeln, offenbarten den wahren Zusammenhang zwischen diesen so unterschiedlich erscheinenden Geschöpfen. Dennoch sind bis heute die Jugendstadien selbst vieler einheimischer Insektenarten noch völlig unbekannt.

Zwei unterschiedliche Entwicklungswege sind möglich. Bei der unvollständigen Verwandlung schlüpfen aus den Eiern Larven, denen man schon ansieht, was später daraus werden wird. Ein Heuschrecken- oder Wanzenbaby zum Beispiel ist im

Wesentlichen eine Kleinausgabe der Eltern (Abb. 54-55), allerdings ohne Flügel und natürlich auch ohne funktionsfähige Geschlechtsorgane.

Ganz anders bei der vollständigen Verwandlung. Die Larven von Käfern (Abb. 53), Schmetterlingen (Abb. 72), Hautflüglern, Fliegen (Abb. 5) und einiger kleinerer Insektenordnungen gleichen ihren Eltern überhaupt nicht. Oft fällt es schon schwer, sie überhaupt als Insekten zu erkennen. Schon die Umgangssprache spiegelt das wider: Der Wurm im Apfel ist keiner, sondern die Raupe eines Schmetterlings, des Apfelwicklers. Unter der Lupe

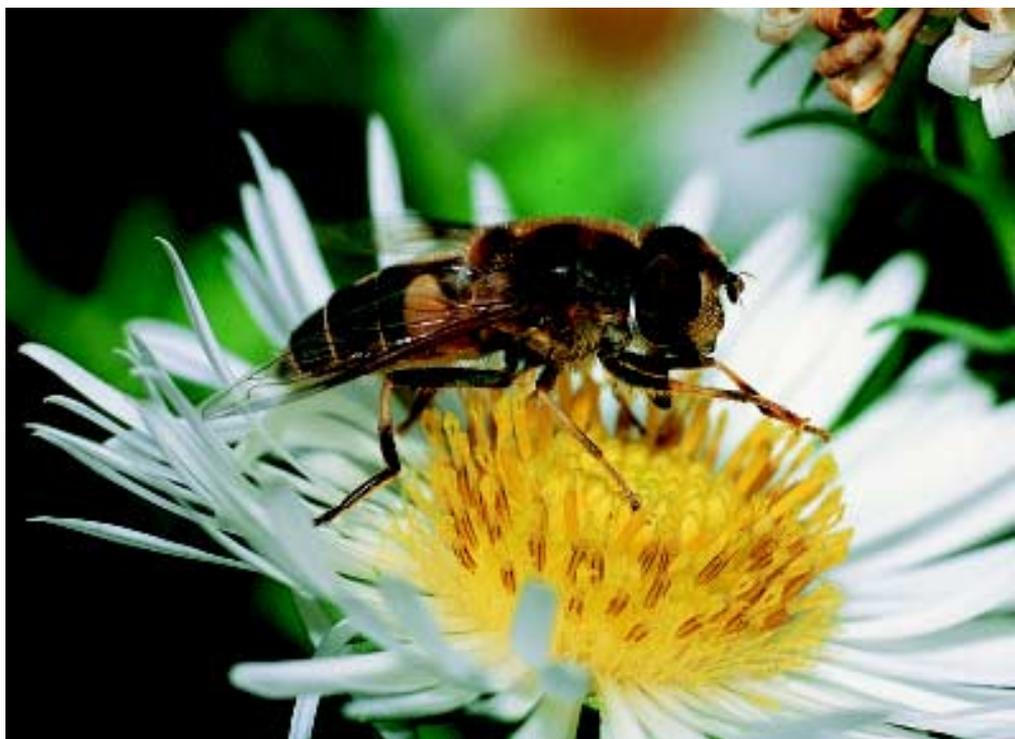
Abb. 5. Larven der Schwebfliegen-Gattung Eristalis leben im Wasser und fressen verrottende organische Stoffe und Mikroorganismen. Der bis zu 40 mm lange, teleskopartig ausfahrbare Schnorchel am Hinterende der „Rattenschwanzlarve“ ist ein Atemrohr. Foto: U. SCHMID.





Abb. 6. Bei Insekten mit vollständiger Verwandlung – dazu gehört auch die Schwebfliege *Eristalis tenax* – findet der Umbau von der Larve zum geflügelten Insekt in einem speziellen Puppenstadium statt. Foto: U. SCHMID.

Abb. 7. Die Imago der Schwebfliege *Eristalis pertinax* ernährt sich von Pollen und Nektar. Körperlänge 13 mm. Foto: U. SCHMID.



sind die sechs Beinchen hinter der Kopfkapsel deutlich zu erkennen. Am schwierigsten wird es bei den Larven der Fliegen, den Maden. Sie haben nämlich weder Beine noch einen deutlich erkennbaren Kopf.

Die vollständige Verwandlung geschieht unter Ausschluss der Öffentlichkeit in der Puppe (Abb. 6). In dem äußerlich meist unbeweglichen Kokon findet ein kompletter Umbau statt. Später schlüpft das erwachsene, geschlechtsreife Insekt (Abb. 7), als Vollkerf oder Imago (Mehrzahl: Imagines) bezeichnet –ein völlig anderes Tier, nicht nur vom Aussehen, sondern auch ökologisch betrachtet.

Wer allerdings meint, die Imago sei das „eigentliche“ Insekt und die Larve nur die unbedeutende Vorstufe, liegt falsch. Das Larvendasein dauert oft wesentlich länger als das Leben als „fertiges“ Insekt. Extrem sind die Verhältnisse bei den Eintagsfliegen (Abb. 28 und 30), die als Larven ein bis zwei Jahre im Wasser zubringen, bevor die Imago schlüpft, die ihren Namen dann durchaus zu Recht trägt. Paarung und Eiablage sind ihre einzigen Aufgaben. Hirschkäferlarven fressen sich fünf Jahre durch mulmiges Eichenholz; erst dann verpuppen sie sich. Die nordamerikanische 17-Jahr-Zikade braucht gar volle 17 Jahre, bevor sie sich zur Imago häutet, die dann nur noch vier bis acht Wochen lebt. Etwas vereinfacht könnte man also sagen, dass die Larve ein (eher stationäres) langlebiges Fress- und Wachstumsstadium ist, die Imago dagegen ein kurzlebiges Verbreitungs- und Vermehrungsstadium.

Stellung im System der Tiere

Das gesamte Tierreich wird von den Zoologen in Großeinheiten verwandter Gruppen eingeteilt, die Stämme. Innerhalb dieser Stämme wird dann weiter unterschieden. Wir Menschen gehören beispielsweise zum Stamm der Wirbeltiere.

Wozu gehören nun die Insekten? Ihr Stamm heißt Gliedertiere (Articulata). Der Prototyp eines Gliedertiers ist der aus lauter gleichartigen Einheiten bestehende Ringelwurm (denken Sie an den Regenwurm). Dass auch Insekten im Prinzip aus solchen Segmenten aufgebaut sind, erkennt man am einfachsten am gegliederten Hinterleib. Eine genauere Analyse ergab, dass im Kopf wohl fünf oder sechs solcher Segmente verschmolzen sind, im Bruststück drei (von denen jedes ein Beinpaar trägt) und im Hinterleib elf. Innerhalb der Gliedertiere lassen sich die Ringelwürmer (Annelida) von den Gliederfüßern (Arthropoda) unterscheiden. Diese Namen sind so sprechend, dass offensichtlich ist, wozu die Insekten gehören. Zusammen mit den Spinnentieren (Abb. 8), den Krebsen und den Tausendfüßern (Abb. 9) (um die wesentlichen Gruppen zu nennen), die alle ein Außenskelett und gegliederte Beine haben, bilden sie die Gruppe der Gliederfüßer (siehe Schaubild im vorderen Innenumschlag).



Abb. 8. Spinnentiere, wie diese Tarantel (*Lycosa narbonensis*) aus der Crau in Südfrankreich, sind leicht an den acht Laufbeinen zu erkennen, die am vorderen Teil des zweigegliederten Körpers sitzen. Körperlänge 35 mm. Foto: U. SCHMID.

Abb. 9. Einer der wenigen fossilen Hundertfüßer, die bisher in den Plattenkalken aus der Unterkreide von Brasilien gefunden wurden. Das Tier ist 51 mm lang und 120 Millionen Jahre alt. Foto: U. OBERLI.



Nahe Verwandte

Insekten lassen sich am ehesten mit anderen Gliederfüßern verwechseln – was im Alltag auch oft geschieht. Dabei gibt es wirklich einfache Methoden, sie von ihren Verwandten zu unterscheiden. Meist genügt es schon, die Körperabschnitte und Beine zählen.

Die Spinnentiere sind nur in zwei Körperabschnitte unterteilt und haben acht Beine (Abb. 8). Beides ist allerdings nicht immer ganz einfach zu erkennen. Bei den Skorpionen zum Beispiel ist die Hinterleibsspitze lang ausgezogen und mündet in einen Giftstachel. Sie erscheinen dadurch dreigliedrig wie die Insekten. Der zweite Blick verrät aber, dass Skorpione auf acht Beinen unterwegs sind (nicht auf sechs) und dass diese Beine am Vorderkörper sitzen (nicht am Bruststück, das es bei Spinnentieren so nicht gibt). Anders die Milben, zu denen auch die gefürchteten Zecken gehören: Bei ihnen sind Vorder- und Hinterkörper so miteinander verwachsen, dass eine Gliederung kaum mehr erkennbar ist. Auch das zweite Merkmal, die Zahl der Beine, hat seine Tücken. Bei vielen Spinnentieren sind die vor den Beinen liegenden Taster (Pedipalpen) kaum von diesen zu unterscheiden, so dass sie scheinbar zehnbeinig sind. Und die jungen Larven von Zecken haben nur sechs Beine. Besteht Unsicherheit über die Zuordnung, muss der Kopf noch etwas genauer unter die Lupe genommen werden. Fühler fehlen bei allen Spinnentieren. Neben der Mundöffnung tragen sie kleine Scheren (Cheliceren). Bei den Webspinnen (das sind hierzulande die „Standardspinnen“) mündet die Giftdrüse auf diesen Cheliceren, die hier als kieferartige Giftklauen ausgebildet sind.

Die Krebse besiedeln in überwältigender Vielfalt die Meere, wo Insekten nur ganz

ausnahmsweise vorkommen. Im Süßwasser treffen sich beide Gruppen. Dort leben einerseits sehr viele Insekten(larven), andererseits gehören Kleinkrebse in großer Zahl zum Plankton von Seen und Teichen, Bächen und Flüssen. Das feste Land ist hingegen weitgehend die Domäne der Insekten. Mit den Landasseln haben die Krebse es aber geschafft, sich ebenfalls auf dem Trockenen zu etablieren. Durch ihre sieben Laufbeinpaare sind sie dennoch leicht von Insekten zu unterscheiden.

Auch die Tausendfüßer gehören zu den landlebenden Gliederfüßern (Abb. 9). Ihre gleichartigen Segmente sind nicht zu Körperabschnitten zusammengefasst. Die bekanntesten sind die flachen, räuberisch lebenden Hundertfüßer, die pro Segment ein Beinpaar haben und vorne zwei auffällige Giftklauen tragen sowie die Doppelfüßer mit zwei Beinpaaren an jedem Segment. Viele Tausendfüßer schlüpfen nicht mit der vollen Segmentzahl aus dem Ei. Manche Jungtiere haben anfangs sogar nur sechs Beine. Trotzdem dürfte es bei genauer Betrachtung nicht schwerfallen, sie als Tausendfüßer zu erkennen.

Die Vorfahren der Insekten

F. HAAS

Wie alle heute existierenden Lebewesen besaßen die Insekten sicherlich Vorfahren, die sich in ihrer Körperform und Lebensweise deutlich von ihren heute lebenden Nachkommen unterscheiden. Bis vor kurzem kannte man leider keinerlei Fossilien aus der Ahnengruppe der Insekten. Hinsichtlich deren Aussehen war man daher weit gehend auf hypothetische Rekonstruktionen und Spekulationen angewiesen.

Die ältesten, eindeutig als Insekten erkennbaren Fossilien stammen aus den mitteldevonischen Hornsteinen von Rhynie in Schottland und sind etwa 400 Millionen Jahre alt. Bemerkenswerterweise ähneln diese Fossilien verblüffend den heutigen Springschwänzen und wurden daher von jeher als solche bestimmt.

Auf der Grundlage der modernen Stammesgeschichtsforschung (auch Phylogenetische Systematik genannt; siehe Kapitel „WILLI HENNIG: Moderne stammesgeschichtliche Forschung“) lässt sich generell feststellen, dass zwei nächstverwandte Gruppen, die so genannten Schwestergruppen, das gleiche geologische Alter aufweisen müssen, da diese beiden Gruppen gemeinsam durch das gleiche Artspaltungsereignis entstanden sind. Wenn man also die Verwandtschaftsverhältnisse der heutigen Insekten korrekt rekonstruiert hat, muss man aus dem Fund eines mitteldevonischen Springschwanzes folgern, dass die nächstverwandten Gruppen der Springschwänze ebenso alt sind. Diese sind die Beintastler und Doppelschwänze sowie die Felsenspringer und Silberfischchen, die somit ebenfalls bereits im Unterdevon existiert haben

müssen. Durch Fossilfunde sind sie aber nicht belegt, abgesehen von ein paar zweifelhaften Augen-Fragmenten und Mundwerkzeugen, die aus devonischen Feuersteinen mit Säure herausgelöst werden konnten.

Erst aus dem unteren Ober-Karbon (etwa 320 Millionen Jahre alt) sind weitere Funde fossiler Insekten bekannt. Diese dokumentieren aber bereits eine überraschende Vielzahl von noch heute existierenden Gruppen wie beispielsweise Felsenspringer, Silberfischchen, Eintagsfliegen, Libellen, Schaben und Heuschrecken. Offensichtlich haben die Insekten innerhalb der 80 Millionen Jahre, die zwischen den ältesten Fossilfunden und der Steinkohlezeit liegen, nicht nur eine enorme Vielfalt entwickelt, sondern auch den Luftraum erobert, mit all den notwendigen morphologischen Anpassungen, wie einem effizienten Tracheen-Atmungssystem und natürlich den Flügeln.

Dieser Explosion der Insekten-Vielfalt im Devon und Karbon ging ein sehr langer Zeitraum voraus, in dem scheinbar nichts passierte. Die ersten Springschwänze tauchten, wie bereits erwähnt, erst vor etwa 400 Millionen Jahre auf und sind damit fast 200 Millionen Jahre jünger als die schon aus dem Kambrium bekannten Spinnen- und Krebstiere. Für Letztere liegen zahlreiche, zum Teil exzellent erhaltene Fossilien vor, die keinen Zweifel an ihrer Bestimmung zulassen.

Daher stellt sich die Frage, wo sich die Vorfahren der Tausendfüßer und Insekten befinden. Wurde bislang etwa an der falschen Stelle gesucht? Waren es vielleicht nur kleine, lokale Populationen von Tieren, deren Nachkommen später zu den Insekten werden sollten, so dass durch die Zufälligkeiten der Fossilierung kaum ein Chance besteht diese zu finden, oder lebten die Tiere –aus Sicht der Fossilierungsfähigkeit –einfach im falschen

Lebensraum?

Es gibt jedoch auch eine ganz andere Möglichkeit. Sahen die Vorfahren der heutigen Insekten vielleicht noch eher wie Krebse oder Tausendfüßer aus, so dass man sie gar nicht so leicht als solche erkennen kann? Die erste und wichtigste Frage muss daher lauten: Wie müsste der gesuchte Vorfahre eigentlich ausgesehen haben? Welche Kombination von Merkmalen sind auf Grund der bisherigen Kenntnisse über die ursprünglichsten Insekten und des Vergleichs mit den verwandten Gliederfüßern (Krebstiere und Tausendfüßer) bei diesen Insektenvorfahren zu erwarten?

Betrachten wir zunächst die heutigen Insekten. Auffällig sind sicherlich die Flügel, die die meisten Insekten wie z.B. Libellen, Käfer und Schmetterlinge ja besitzen. Den ursprünglichsten Insekten (z.B. Springschwänzen, Felsenspringern und Silberfischchen) –oft nicht ganz korrekt Ur-Insekten genannt –fehlen die Flügel allerdings primär, das heißt, bei ihnen sind die Flügel nicht zurückgebildet, da sie gar nicht von geflügelten Vorfahren

abstammen. Daraus folgt zwangsläufig, dass auch die frühesten Ahnen der Insekten noch ungeflügelt gewesen sein müssen. Neben einer Vielzahl morphologischer Details, die zum Teil bei Fossilien nur selten oder gar nicht erkennbar sind, zeichnen sich alle Insekten vor allem durch eine nur ihnen gemeinsame Besonderheit aus: Ihr Körper ist strikt in drei Teile gegliedert. Kopf, Bruststück mit immer genau drei Segmenten, die jeweils ein Paar Laufbeine tragen, und Hinterleib, der bei den heutigen Insekten aus maximal elf Segmenten besteht. Durch diese Merkmale unterscheiden sich die Insekten von allen anderen Gliedertieren.

Abb. 10. Ein 400 Millionen Jahre altes Gliedertier (Körperlänge etwa 70 mm) aus dem unterdevonischen Hunsrückschiefer von Bundenbach, das alle Merkmale aufweist, die von einem Urahnen aller Insekten zu erwarten wären.

Foto: F. HAAS.



Die Tausendfüßer (Abb. 9) haben zwar ebenfalls einen klar abgegrenzten Kopf, jedoch fehlt eine Unterteilung in Bruststück und Hinterleib. Auf den Kopf folgt bei ihnen nur eine mehr oder minder lange Reihe gleich gebauter Segmente, von denen jedes ein oder zwei Beinpaare trägt. Wie die Insekten besitzen die Tausendfüßer, im Unterschied zu den Krebstieren, nur ein einziges Paar langer, einästiger Fühler. Die Insekten unterscheiden sich von den Krebstieren zudem dadurch, dass am Hinterleibsende nur zwei Anhänge statt eines dreiteiligen Schwanzfächers sitzen. Auf Grund der engen Verwandtschaft der Insekten mit den Krebsen und Tausendfüßern wäre allerdings zu erwarten, dass frühe Ahnen der Insekten wie diese auch noch Beine an den Hinterleibssegmenten trugen.

Zusammenfassend kann man also feststellen, dass der gesuchte Urahne aller Insekten, neben den allgemeinen Gliedertiermerkmalen (z.B. Komplexaugen), folgende Merkmale aufweisen müsste: Ein deutlich abgegrenzter Kopf mit nur einem Fühlerpaar, ein dreigliedriger Brustabschnitt mit drei Laufbeinpaaren und ein längerer Hinterleib mit zahlreicheren (vermutlich verkleinerten) Beinpaaren und zwei Schwanzanhängen.

Es ist ein wirklicher Glücksfall, dass kürzlich in der Tat ein fossiler Organismus in den unterdevonischen Hunsrückschiefern entdeckt wurde, der genau diese beschriebene Merkmalskombination zeigt (Abb. 10). Auf den Kopf, mit nur einem Fühlerpaar, folgt ein Bruststück, das drei Paar lange, recht dünne Beine trägt. Darauf folgt der Hinterleib mit etwa 30 Segmenten, der ähnlich wie bei den heutigen Tausendfüßern je ein kurzes Beinpaar trägt. Am Hinterleibsende finden sich zwei merkwürdig geformte Schwanzanhänge.

Zur Zeit wird dieses hochinteressante

Fossil noch wissenschaftlich beschrieben. Da die neue Tierart somit noch nicht wissenschaftlich benannt wurde (wofür es feste Regeln gibt), sei sie hier vorläufig nur als Devon-Hexapode bezeichnet.

Die enge Verwandtschaft dieses Devon-Hexapoden mit den tausendfüßerähnlichen Vorfahren zeigt u.a. das Vorhandensein von kurzen, aber wohl definierten Beinen am Hinterleib. Diese Beine sind bei den heutigen Tausendfüßern genauso gebaut wie die ersten drei Beinpaare. Bei den rezenten (das heißt den heute lebenden) Insekten sind sie in aller Regel stark reduziert und abgeändert, so dass sie gar nicht mehr als Beine erkennbar sind und völlig fehlen. Tatsächlich sind die Schwanzfäden (Cerci) der Heuschrecken oder die Zangen der Ohrwürmer nichts anderes als abgewandelte Beinpaare, ebenso wie die Sprunggabel der Springschwänze. Allerdings ist der Devon-Hexapode nicht das einzige Insekt, bei dem die Beine am Hinterleib noch als solche erkennbar sind. Aus den viel späteren Ablagerungen der nordamerikanischen Steinkohlezeit von Mazon Creek sind bereits vor einigen Jahren Doppelschwänze, Felsenspringer und „Silberfischchen“ bekannt geworden, die zwar drei starke Laufbeinpaare am Bruststück haben, aber überraschenderweise keinen beinlosen Hinterleib, sondern acht weitere kurze und recht dünne Beinpaare, die allesamt auch noch paarige Klauen besitzen (Abb. 11). Auch die ganz am Hinterende liegenden Genital- und Schwanzanhänge, welche beide aus Beinen entstanden sind, weisen noch Segmentierung und Krallen auf. Einen schlagenderen Beweis dafür, dass sich Insekten aus tausendfüßerähnlichen Vorfahren entwickelt haben, kann man sich kaum vorstellen.

Der Devon-Hexapode entstammt einer rein marinen Ablagerung, könnte aber theoretisch auch ins Meer gespült worden



Abb. 11. Dieses flügellose Insekt (Körperlänge etwa 30 mm) aus dem oberen Karbon von Mazon Creek in Nordamerika besitzt noch kleine Beinchen mit paarigen Klauen an den Hinterleibssegmenten. Es repräsentiert somit eine 300 Millionen Jahre alte evolutionäre Übergangsform zwischen den tausendfüßerähnlichen Ahnen der Insekten und den modernen (sechsbeinigen) Insekten. Sammlung J. KUKALOVÁ-PECK in Ottawa. Foto: G. BECHLY.

sein. Im letzteren Falle sollte man aber erwarten, dass andere landlebende Tiere und Pflanzen ebenfalls in das Ablagerungsgebiet eingetragen wurden. Dies ist jedoch nicht der Fall, so dass man annehmen muss, dass es sich bei diesem Tier tatsächlich um einen Meeresbewohner handelte. Es lebte im Zeitalter des Unteren Devons, so wie der schon mehrfach erwähnte Springschwanz. Geologisch ge-

sehen ist es somit nicht älter als der schottische Springschwanz, dennoch weist es noch die erwähnten Merkmale auf, die man für einen ursprünglichen Ahnen der Insekten annehmen muss, sowie zusätzlich auch noch eine rein marine Lebensweise. Bedeutend ist der Devon-Hexapode daher nicht durch sein hohes Alter, sondern durch den erstmaligen und direkten Beleg, dass die Insekten unmittelbar von meereslebenden Vorfahren abstammen und nicht etwa von schon landlebenden Tieren, wie man bislang eher vermutete.

Zweifelsohne haben sich alle großen Gruppen der uns bekannten Gliederfüßer bereits im Meer getrennt und dann eigene Wege verfolgt. Spinnen, Tausendfüßer und Insekten eroberten das Land unabhängig voneinander, während die meisten Krebstiere im Meer und Süßwasser blieben und dort ebenfalls eine große Formen- und Artenvielfalt hervorbrachten.

Wie wird ein Insekt zum Fossil?

G. BECHLY

Angesichts der Zartheit der meisten Insekten erscheint es geradezu wunderbar, dass überhaupt Überreste solcher Tiere Jahrmillionen überdauern konnten. Die Mehrzahl der Fossilien in den Sammlungen repräsentieren ja eher Hartteile von Lebewesen wie Knochen von Wirbeltieren oder Panzer und Gehäuse von hartschaligen Meerestieren (z.B. Korallen, Muscheln, Schnecken und Ammoniten). Überreste von weichhäutigen Tieren wie Quallen oder Würmern sind dagegen überaus selten und nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen fossil erhaltungsfähig. Bei Insekten kommt erschwerend hinzu, dass die Mehrzahl der Arten nicht im Wasser lebt und somit auch nur versehentlich ins Wasser von Seen oder Meeren gerät. Mit wenigen Ausnahmen können sie aber nur dort dauerhaft konserviert werden.

Die meisten Insekten sind terrestrisch, das heißt sie leben ausschließlich an Land und sind daher nur schwer fossil erhaltungsfähig (Ausnahme: Bernstein). Einige Gruppen kommen allerdings auch im Süßwasser vor, wie zum Beispiel die Wasserwanzen (Abb. 54-55) und Wasserkäfer (Abb. 53) sowie die Larven der Eintagsfliegen (Abb. 28) und Libellen (Abb. 56), die sich in Fließgewässern oder in Seen entwickeln. Dementsprechend besser ist auch der Fossilbericht für diese Tiergruppen. Nur sehr wenige Insektenarten leben im Brackwasser oder am Spülsaum der Meere, und nur eine einzige kleine Untergruppe der Wanzen wurde tatsächlich „hochseetauglich“: *Halobates* ist eine rezente Gattung der Wasserläufer-

Wanzen (Gerridae) und sicher erst in der jüngeren erdgeschichtlichen Vergangenheit zu der Lebensweise auf der Meeresoberfläche übergegangen.

Die erste und wichtigste Voraussetzung zur Fossilisation ist also, dass ein Insekt in eine Umgebung geraten muss, in der es unter Wasser eingebettet werden kann. Landlebende Insekten müssen beispielsweise durch Hochwasserfluten in Seen gespült werden und Fluginsekten durch Stürme auf die Wasseroberfläche von Seen oder Meeren geweht werden. Wasserinsekten, die in stehenden Gewässern leben, können unter Umständen in den Bodensedimenten dieser Gewässer als Fossilien erhalten werden, aber Bewohner von fließenden Gewässern müssen wiederum in Seen, Flussdeltas, Lagunen oder ins Meer eingespült werden, da in den Flüssen selbst keine geeigneten Ablagerungsbedingungen gegeben sind.

Auch wenn dies geschehen ist, müssen zusätzlich eine ganze Reihe weiterer Faktoren erfüllt sein, damit eine Fossilisation des Insektenkörpers möglich ist: Zunächst muss das Tier unter die Oberfläche absinken. Dies geschieht am ehesten, wenn das Tier lebend ins Wasser gelangt und ertrinkt, da sich dann der Magen-Darm-Trakt und die Luftkanäle mit Wasser füllen. Auch Insekten, die sich in Algenflößen verfangen haben (Abb. 12), können mit diesen unter Umständen beschleunigt absinken. Insekten, die tot und sogar schon ausgetrocknet ins Wasser befördert werden, können dagegen sehr lange an der Oberfläche driften, was dazu führt, dass durch Verwesung und Tierfrass meist nur einzelne Körperteile (z.B. die Flügel) absinken und isoliert eingebettet werden. Der Erhaltungszustand fossiler Insekten verät also auch etwas über die Driftzeiten. Werden tote Insekten durch Flüsse in ein Gewässer eingespült, so sinkt mit der Dauer des Transportes die Wahrscheinlich-



Abb. 12. Ein Geflecht aus Algenfäden (11 cm lang) mit zahlreichen darin verfangenen Insekten. Vermutlich handelte es sich um ein Floß von treibenden Grünalgen, das gemeinsam mit den Insekten abgesunken ist und eingebettet wurde. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt). Foto: B. SCHUSTER.

keit, dass die Tierkörper unversehrt in das Ablagerungsgebiet gelangen. Auch hier gibt der Erhaltungszustand also Hinweise auf die Umstände der Ablagerung (Abb. 13). Ein weiterer Faktor ist die Wasserqualität des Gewässers, in dem die Ablagerung stattfindet. Gibt es dort eine Zone in der Wassersäule, die günstige Bedingungen für ein reiches Fischleben

bietet (z.B. ausreichend Sauerstoff), werden viele der absinkenden Insekten in dieser Zone von Fischen gefressen und niemals am Gewässergrund ankommen.

Selbst wenn es ein Insektenkörper „geschafft“ hat, mehr oder minder unbeschadet bis zum Grund des Gewässers zu gelangen, ist noch lange nicht sichergestellt, dass dieses Insekt auch zum Fossil wird. Ist nämlich auch am Grund noch ausreichend Sauerstoff vorhanden, so existiert meist eine vielfältige Bodenfauna an Würmern, Krebsen und anderen wirbellosen Tieren, die organische Produkte wie tote Insektenkörper in kürzester Zeit restlos vertilgen.

Eine weitere Voraussetzung sind also lebensfeindliche Umweltbedingungen am Grunde des Gewässers. Diese ergeben sich in der Regel nur bei größeren Wassertiefen



Abb. 13. Eine durch Verwesung zerfallene Heuschrecke aus dem oberjurassischen Plattenkalk von Solnhofen in Bayern (150 Millionen Jahre alt). Der Verbleib der abgefallenen Flügel und Beine direkt beim Körper beweist, dass die Einbettung am Meeresgrund in einer Zone ohne Wasserbewegung erfolgte. Foto: H. TISCHLINGER.

(mindestens 10 m) und fehlender Wasserdurchmischung und Strömung in Bodennähe, so dass es zur Übersalzung oder durch Fäulnisprozesse zu Sauerstoffarmut und der Bildung von giftigen Schwefelwasserstoffverbindungen kommt, die ein Bodenleben unmöglich machen.

Schließlich muss ein Insekt oder ein anderer Tierkörper am Grund auch noch möglichst rasch durch neue Sedimente eingebettet werden, damit der Körper als Fossil erhalten bleibt, wenn sich diese Sedimentpakete später zu Stein verfestigen. Meistens findet eine solche Sedimentablagerung in mehr oder weniger regelmäßigen Phasen statt, was dazu führt, dass die daraus entstehenden Gesteine an den Grenzflächen plattenartig aufgespalten werden können (Abb. 14). Liegen die Fossilien an den Plattenoberflächen, sind



Abb. 14. Steinbruch im Nordosten von Brasilien, wo Plattenkalke als Bausteine abgebaut werden. Diese Plattenkalke liefern eine Vielzahl von fossilen Gliedertieren (insbesondere Insekten), Wirbeltieren und Pflanzen aus der unteren Kreidezeit. Die leicht aufzuspaltenden Schichten entstanden vor 120 Millionen Jahren als periodische Ablagerungen in einer Brackwasserlagune. Foto: M. SCHWICKERT.

sie beim Spalten sofort zu erkennen und bedürfen oft auch nur geringfügiger Präparationsarbeiten. Liegen die fossilen Insekten dagegen innerhalb der Platten, so sind sie nur durch eine unauffällige Aufwölbung und/oder Verfärbung an der Plattenoberfläche zu erkennen und müssen mit geeigneten Werkzeugen (Druckluft- und Handstichel) mühsam freipräpariert werden, ohne dabei das Fossil zu beschädigen.

In welcher Form ein Insekt als Fossil überliefert wird, hängt stark davon ab, um welche Art von Sedimenten es sich handelt und welche Stoffe im Bodenwasser gelöst sind. Oft werden die Körper im Laufe der Zeit völlig zersetzt und es bleibt nur ein Abdruck des Tieres erhalten. Dies gilt für die Mehrzahl der Insektenfossilien, beispielsweise in den Kohleschichten



Abb. 15. Die Edellibelle *Cymatophlebia longialata* hat eine Flügelspannweite von 14 cm und gehört zu den häufigsten Libellen in den Solnhofener Plattenkalken (150 Millionen Jahre alt). Bei diesem schönen Exemplar ist das Flügelgeäder durch Eisenoxid-Ausfällungen nachgezeichnet. Paläontologische Staatssammlung in München.
Foto: X. MARTÍNEZ-DELCLÓS.

ehemaliger Steinkohlesümpfe oder in den Ölschiefern aus dem Unteren Jura sowie in den diversen Plattenkalken aus aller Welt. Obwohl es sich bei diesen Fossilien nur um Abdrücke handelt, können bestimmte Körperteile deutlich farbig hervorgehoben sein, wenn eisenhaltige Lösungen in die Hohlräume eingedrungen sind und dort rötliche Eisenoxid-Dendriten gebildet haben, die diese Strukturen quasi nachzeichnen. Letzteres findet man nicht selten bei dem Flügelgeäder fossiler Libellen aus den Solnhofener Plattenkalken (Abb. 15). Je feinkörniger die Sedimente sind, umso detailreicher sind die erhaltenen Abdrücke der Insekten, so dass unter Umständen sogar feine Borsten (Abb. 28) oder die Einzelaugen der Komplexaugen erkennbar sein können. Wenn die Sedimentschichten im Laufe der Steinwerdung eine starke Zusammenpressung (Kompaktierung) erfahren haben, sind die Abdrücke meist völlig platt gedrückt. Sind die Schichten jedoch relativ schnell erhärtet, dann können die Abdrücke auch die Dreidimen-

sionalität der Insektenkörper bewahren (Abb. 15).

Unter besonderen chemischen Bedingungen kann die organische Substanz der Insekten durch mineralische Stoffe imprägniert oder ersetzt werden, was dazu führt, dass die Tiere vollkörperlich erhalten bleiben. Dies ist beispielsweise bei den fossilen Insekten aus den kreidezeitlichen Plattenkalken von Brasilien der Fall, die in Brauneisen (Limonit) umgewandelt wurden und sich daher sehr kontrastreich von den hellen Steinplatten abheben (Abb. 16). Durch diese besondere Fossilisation sind gelegentlich sogar Reste von Weichteilstrukturen wie Flugmuskulatur oder Kau-magen erhalten geblieben. In wenigen

Einzelfällen sind selbst Farbmuster auf den Flügeln von Schaben (Abb. 17), Netzflüglern und Käfern (Abb. 18) überliefert, was überaus selten ist und Informationen liefert, die normalerweise bei Fossilien nicht erkennbar sind.

Eine ganz andere Form der Erhaltung entsteht dann, wenn durch die Verwesungsprozesse des Insektenkörpers bestimmte chemische Reaktionen in Gang gesetzt werden, die dazu führen, dass sich Mineralstoffe um die Insektenleiche herum abscheiden. Es kommt dadurch zur Bildung von Knollen, so genannten Geoden, in deren Innern das Fossil plastisch erhalten ist. Auf diese Weise sind zum Beispiel die fossilen Insekten von Mazon Creek erhalten (Abb. 11), einer berühmten Fundstelle aus der Steinkohlezeit von Nordamerika. Auch durch Inkrustierung mit Sinterkalken können Insekten als Hohlräume und/oder plastische Abdrücke überliefert sein (Abb. 19).

Abb. 16. Ein fossiler Ohrwurm aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) mit völlig plastischer Erhaltung. Körperlänge 18 mm. Foto: B. SCHUSTER.



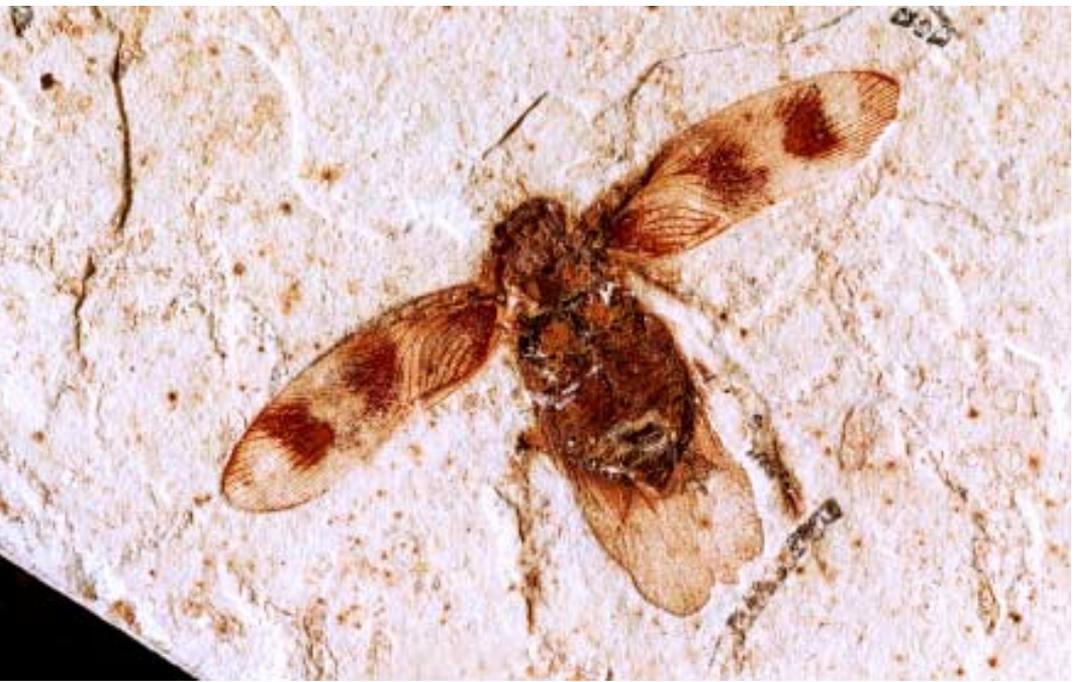


Abb. 17. Unter besonderen Umständen können bei fossilen Insekten auch Farbmuster erhalten sein, so wie bei dieser Schabe aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt). Flügelspannweite 19 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Abb. 18. Bei diesem drei Millionen Jahre alten Alpenbockkäfer (Länge 44 mm) aus dem Pliozän von Willershausen im Vorharz ist sogar die Bänderung der Flügeldecken erhalten, die auch für die noch lebenden Vertreter der Gattung *Rosalia* kennzeichnend sind. Foto: H. LUMPE.



Eine der merkwürdigsten Erhaltungsweisen ist sicher der Einschluss von Insekten in Kristallen. Ein Beispiel für diesen extrem seltenen Sonderfall ist die Libellenlarve in einem Marienglas-Gipskristall aus dem Miozän von Italien (Abb. 20). Dieser Kristall entstand in einem austrocknenden Küstengewässer zu einer Zeit im Tertiär, als das Mittelmeer vom Atlantik völlig abgetrennt war. Dieses Gewässer war aber sicher nicht der Lebensraum der eingeschlossenen Larve. Bei dem Einschluss handelt es sich auch gar nicht um den vollständigen Körper, sondern nur um die ausgetrocknete Hülle (Exuvie) einer geschlüpften Larve. Vermutlich wurde sie in das betreffende Gewässer eingeweht.

Wie bereits erwähnt, gibt es auch Ausnahmen von der Regel, dass Insekten nur unter Wasser fossil erhalten werden können. Die wichtigste dieser Ausnahmen betrifft die Einschlüsse von Insekten im Bernstein. Die in fossilisiertem Baumharz konservierten Tiere sind in ihrer natürlichen Form mit allen Details erhalten und zwar in einer Qualität, wie sie keine andere Fossilisationsweise bieten kann (Abb. 21-22). Die ältesten bekannten fossilen Insekteneinschlüsse finden sich im Bernstein aus der unteren Kreidezeit des Libanons und sind etwa 120 Millionen Jahre alt. Die Insekten des berühmten

Baltischen Bernsteins und des Dominikanischen Bernsteins aus der Karibik sind hingegen sehr viel jünger („nur“ 45-15 Millionen Jahre alt) und stammen aus dem unteren bis mittleren Tertiär. Die darin enthaltenen Insekten sind bereits sehr viel „moderner“ als die sechsfüßigen Zeitgenossen der Saurier im Libanon-Bernstein.

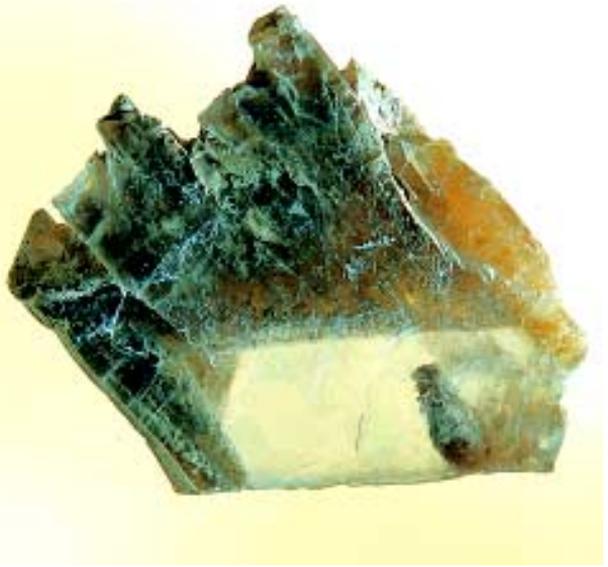
Eine Erhaltung der ursprünglichen Körpersubstanz Chitin ist nur bei relativ jungen fossilen Insekten zu erwarten und auch dann nur unter günstigsten Bedingungen. Häufig ist Chitin-Erhaltung lediglich bei subfossilen Insekten aus der jüngsten Vergangenheit, z.B. von den pleistozänen Asphaltseen von La Brea bei Los Angeles, die etwa 8000-40000 Jahre

Abb. 19. Diese Großlibelle der Gattung Gomphaeschna aus dem Cannstatter Travertin hat eine Flügelspannweite von 54 mm und wurde vor 250000 Jahren in einem Thermalsinterkalk eingeschlossen, in dem sie als Abdruck erhalten blieb. Foto: R. HARLING.



Abb. 20. Die leere Hülle einer Libellenlarve (Körperlänge 14 mm) in einem sieben Millionen Jahre alten Gipskristall aus dem Obermiozän von Norditalien. Solche in Kristallen eingeschlossene Fossilien sind extrem seltene Wunder der Natur.

Foto: R. HARLING.



alt sind. Bislang stammen die ältesten bekannten Insekten mit Chitin-Erhaltung aus dem Tertiär. Allerdings deutet die Erhaltung von Schillerfarben bei einigen Kleinlibellen aus der Unterkreide von Brasilien darauf hin, dass auch hier Chitin erhalten sein könnte. Diese Vermutung bedarf aber noch der weiteren Bestätigung durch chemische Untersuchungen. Eine „Chitin-Erhaltung“ kann aber auch eine ganz andere Ursache haben, wie das Beispiel in Abb. 23 zeigt.

Abschließend sei noch eine kleine Anekdote erzählt, die zeigt, dass bestimmte Umstände die Suche nach fossilen Insekten derart erschweren können, dass sich der Erfolg bei manchen Fundstellen erst nach über 100 Jahren Fossilienuche

einstellte: Aus dem Zeitalter des unteren Jura (Schwarzer Jura) gibt es in Deutschland eine ganze Reihe von bedeutenden Fundstellen für fossile Insekten. Bekannt geworden sind u.a. die Tongrube Klein Lehmhagen bei Grimmen und die Fundstelle Dobbertin (beide Mecklenburg-Vorpommern), Schandelah und Hondelage bei Braunschweig sowie Kerkhofen und Sulzkirchen am Rhein-Main-Donaukanal in der Frankenalb. Alle diese Fundstellen sind etwa 180 Millionen Jahre alt (Lias epsilon) und weisen auch eine sehr ähnliche Insektenfauna auf. Die fossilen Insekten werden durchweg in den schwarzen Schiefen gefunden, die dem Posidonienschiefer der württembergischen Fossilagerstätte Holzmaden entsprechen.

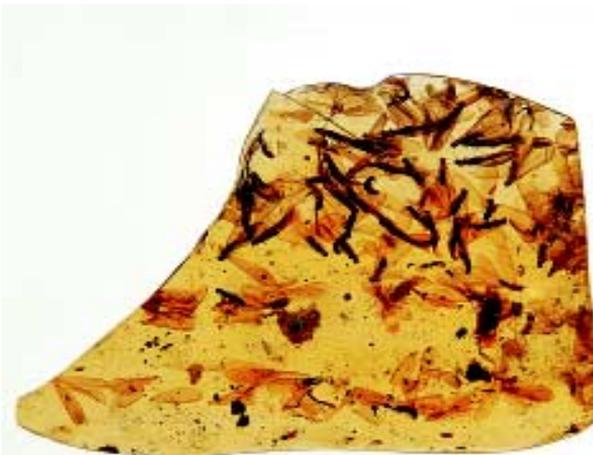


Abb. 21. Ein 14 cm großes Stück Kopal aus Kolumbien mit einem Massenfang geflügelter Termiten. Kopal ist ein subfossiles Harz mit einem Alter zwischen einigen Jahrzehnten und einigen hunderttausend Jahren, also wesentlich jünger als echter Bernstein. Foto: R. HARLING.



Diese Holzmadener Schiefer sind vor allem durch die ausgezeichnet erhaltenen Ichthyosaurier-Funde weltberühmt geworden, die zum Beispiel im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, dem Hauff-Museum in Holzmaden und dem Paläontologischen Museum der Universität Tübingen zu bewundern sind. Überraschenderweise waren aus Holzmaden jedoch bis in allerjüngste Vergangenheit keinerlei fossile Insekten bekannt. Das führte sogar dazu, dass renommierte Paläontologen die Auffassung vertraten, bei dieser Fundstelle könnten auch niemals Insekten gefunden werden, da sie auf Grund besonderer Umweltbedingungen hier grundsätzlich nicht fossil erhaltungsfähig gewesen seien. Zum Glück ließ sich der Fossilinsektenkundler Dr. JÖRG ANSORGE durch solche Aussagen nicht entmutigen und fand innerhalb weniger Sammeltage eine

Abb. 22. Diese kleine Erzwespe (Körperlänge 3 mm) im Baltischen Bernstein zeigt noch die ursprünglichen grünen Schillerfarben, obwohl dieses Fossil immerhin 45 Millionen Jahre alt ist. Eine so perfekte Farberhaltung ist bei Fossilien außerordentlich selten. Foto:

D. SCHLEE.

Vielzahl von unterschiedlichen fossilen Insekten (z.B. Libellen, Heuschrecken und Verwandte der Mücken und Fliegen) im so genannten Unteren Stein von Holzmaden. Die Gründe für das vorherige Fehlen von entsprechenden Funden lagen nicht etwa darin, dass diese extrem selten sind, sondern die Fossilien sucher stets nach größeren Wirbeltierresten Ausschau hielten und gar nicht auf die sehr unscheinbaren



Abb. 23. Bei dieser vermeintlich fossilen Libelle aus Brasilien handelt es sich in Wahrheit um eine geschickte Fälschung, bei der eine heutige Libelle auf eine Kalksteinplatte geklebt wurde. Paläontologische Staatssammlung München. Foto: K.A. FRICKHINGER.

Insektenabdrücke geachtet haben, die nur als undeutliche Schatten im schwarzen Gestein zu erahnen sind. Sie erweisen sich zwar unter dem Mikroskop und nach Bedeckung mit Alkohol als durchaus detailreich erhalten und zeigen beispielsweise alle Einzelheiten des Flügelgeäders, sind aber dennoch im Gelände nur von einem geschulten Auge überhaupt als Fossilien zu erkennen. Außerdem liegen diese fossilen Insekten nicht auf den leicht zugänglichen Spaltflächen der Gesteine, wie oft in den Solnhofener Plattenkalken, sondern verborgen im Inneren, so dass diese sehr harten Gesteine unter erheblichen Anstrengungen zerklopft werden müssen. Diese Arbeit hatte sich zuvor jedoch kaum jemand gemacht, da die Mehrzahl der begehrten Wirbeltierfossilien beim wesentlich weniger aufwändigen Spalten der Schieferplatten zu finden ist.

Schritte an Land

G. BECHLY

Im oberen Silur und unteren Devon, vor über 400 Millionen Jahren, kam es zu einer der wichtigsten Veränderungen für die spätere Entwicklung des Lebens auf unserer Erde: Ermöglicht durch einen gestiegenen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre und die damit verbundene Ausbildung eines Ozonschutzschirmes gegen die gefährliche UV-Strahlung, begannen die ersten, noch sehr einfach gebauten Pflanzen das Festland zu besiedeln, bald gefolgt von den ersten landlebenden Gliedertieren und vierfüßigen Wirbeltieren. Zuvor gab es zwar bereits eine vielfältige Lebensgemeinschaft in den Weltmeeren, insbesondere entlang der Küstenregionen, aber die Kontinente waren noch unbelebte Steinwüsten, die eher der Marsoberfläche ähnelten als irgendwelchen Regionen der heutigen Erde. Die Vorfahren der Insekten lebten zu dieser Zeit noch im Meer, und vor kurzem wurde in den unterdevonischen Hunsrückschiefern tatsächlich erstmals ein fossiles Gliedertier entdeckt (Abb. 10), das der Gruppe der noch meereslebenden Urahnen der Insekten zugerechnet werden kann (siehe Kapitel „Die Vorfahren der Insekten“).

Zu den ersten Pionieren des Landlebens gehörten diverse Algen und so genannte Nacktfarne wie *Psilophyton* und *Rhynia*, die lediglich kahle Stängelchen ohne richtige Blattoorgane und Wurzeln besaßen. Diese primitiven, krautigen Gewächse waren an die Uferzonen flacher Küstengewässer und Sümpfe gebunden, also eigentlich noch keine „richtigen“ Landpflanzen. Dennoch finden sich mit den Fossilien dieser frühesten Gefäßpflanzen bereits auch die ältesten fossilen Insekten, und auch Urlurche sind aus dieser Zeit schon bekannt, wobei letztere sicher ebenfalls noch stark an das Wasser als Lebensraum gebunden waren.

Obwohl Hundertfüßer, Tausendfüßer und Insekten sehr nahe verwandt sind, gilt auf

Grund der sehr unterschiedlich gebauten Luftatmungsorgane inzwischen als recht wahrscheinlich, dass diese Landgliedertiere auf verschiedene meeresbewohnende Vorfahren zurückzuführen sind, also keinen gemeinsamen landlebenden Vorfahren besitzen. Das gleiche gilt im Übrigen auch für die Spinnentiere und die ursprünglichsten Gliederfüßer, die so genannten „gehenden Würmer“ (*Onychophora*), bei denen die stammesgeschichtliche und systematische Stellung klar belegt, dass auch sie unabhängig den Weg an Land beschritten haben müssen, da sie jeweils von anderen, im Meer lebenden Gruppen abstammen. Sogar manche Krebstiere (z. B. Asseln) haben gesondert landbewohnende Formen entwickelt.

Da alle diese landlebenden Gliedertiere bereits aus dem Devon und Karbon fossil überliefert sind, stellt sich natürlich die Frage, was die Ursachen für diese vielfach unabhängige Eroberung des Festlandes in jener frühen Epoche der Erdgeschichte waren. Zweifellos war die Besiedelung des Festlandes durch die Pflanzen eine notwendige Voraussetzung für den Landgang der verschiedenen Gliedertiergruppen. Es liegt auf der Hand, dass diese Pflanzen die Nahrungsgrundlagen für die ersten landlebenden Gliedertiere schufen. In Hornsteinen aus dem unteren Devon von Schottland wurden sogar unmittelbare Fossilbelege entdeckt, welche das Anfressen von Pflanzen durch Tausendfüßer und das Anstechen zum Saugen von Pflanzensäften durch (noch unbekannt) Insekten belegen. Die ersten Insekten waren alle noch flügellos und offenbar eher kleinwüchsige, bodenlebende Formen wie z. B.



Abb. 24. Der fossile Doppelschwanz Ferrojapyx vivax (Körperlänge 16 mm) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) ist der einzige Fossilnachweis für die Insektenordnung Diplura aus dem Erdmittelalter. Foto: R. HARLING.

Abb. 25. Der flügellose Felsenspringer Machilis ist 11 mm lang und gekennzeichnet durch drei Schwanzfäden, große Augen und verlängerte Kiefertaster. Die Ähnlichkeiten mit den Silberfischchen beruhen auf Primitivmerkmalen und sind daher kein Indiz für eine nähere Verwandtschaft. Foto: J. HOLSTEIN.





Springschwänze und Doppelschwänze (Abb. 24) sowie Felsenspringer (Abb. 25) und Silberfischchen (Abb. 26). Wie ihre heute lebenden Verwandten haben sie sich sehr wahrscheinlich auch zu einem großen Teil von so genanntem Detritus ernährt, also einer organischen Bodensubstanz aus Abbauprodukten von verrottenden Pflanzenresten, vermischt mit Bakterienkolonien und Pilzgeflechten. Viele der anderen frühen Gliedertiergruppen wie Hundertfüßer und Spinnentiere waren hingegen eher Räuber, die sich u.a. auch von diesen Kleininsekten ernährt haben müssen, sich aber vermutlich auch gegenseitig gefressen haben.

Der vielfach unabhängige Landgang der Gliedertiere wurde, sobald durch die Veränderungen der Atmosphäre und die Landpflanzen entsprechend günstige Umweltbedingungen geschaffen worden

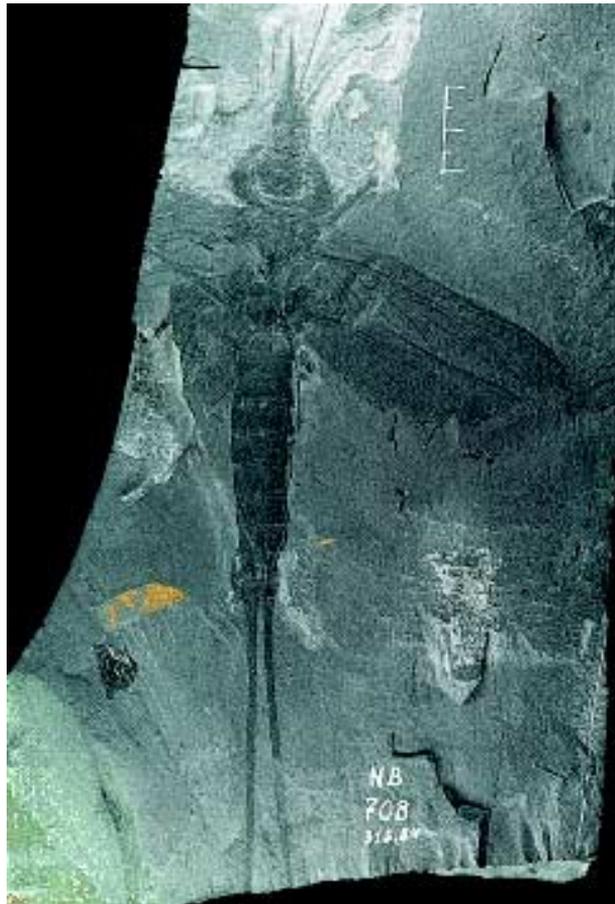
waren, durch bestimmte Eigenschaften des Gliedertierbauplans erleichtert, die sich bereits im Meer entwickelt hatten. Dazu zählt das Außenskelett, das beim Übergang zum Landleben einen neuen Zweck als Schutzpanzer gegen die Verdunstung der Körperflüssigkeit erfüllte und den Körper stützte, der nun nicht mehr vom Wasser getragen wurde. Hinzu kommt das

Abb. 26. Das primär flügellose Silberfischchen *Lepisma saccharina* (aus einem schwäbischen Haus) ist mit den Fluginsekten enger verwandt als mit anderen flügellosen „Ur-Insekten“, was z.B. durch das gemeinsame doppelte Kiefern Gelenk belegt wird. Körperlänge 9 mm. Foto: J. HOLSTEIN.

Vorhandensein von Laufbeinen, die ohne große Veränderungen auch eine aktive Fortbewegung an Land ermöglichten.

Wie bereits erwähnt wurde, sind die Luftatmungsorgane bei den verschiedenen Landgliedertiergruppen so unterschiedlich gebaut, dass man davon ausgehen muss, dass diese unabhängig voneinander entwickelt worden sind. Innerhalb dieser Gruppen (z.B. bei den Insekten) ist deren Struktur allerdings einheitlich. Gemeinsam ist den Atmungsorganen der Insekten und der meisten anderen landlebenden Gliedertiere, dass sie als schlauchartige Einstülpungen der Körperoberfläche ausgebildet sind, die über fein verästelte Röhrensysteme, die Tracheen genannt werden, alle Organe mit Sauerstoff versorgen. Die primitiveren Ahnenformen waren vermutlich sehr kleine Tiere, die sowohl im Wasser als auch an Land über die Diffusion von Luft durch die Haut atmen konnten, was jedoch keine sehr effektive Form der Atmung ist. Mit zunehmenden Anforderungen an die Leistungsfähigkeit der Atmung wurde diese Hautoberflächenatmung dann in verschiedenen Gruppen unabhängig durch die besagten Einstülpungen perfektioniert. Ähnliche Ausgangsbedingungen und ähnliche evolutive Anpassungszwänge führten somit zu einer mehrfachen Entstehung von ähnlichen konstruktiven Verbesserungen.

Abb. 27. Homioiptera vorhallensis ist ein Vertreter der ausgestorbenen Palaeodictyoptera aus dem unteren Oberkarbon von Hagen-Vorhalle (320 Millionen Jahre alt). Kennzeichnend sind die stehend-saugenden Mundwerkzeuge, kleine „Vorflügel“ an der Vorderbrust und zwei reich gäderte Flügelpaare sowie zwei Schwanzfäden. Die Körperlänge ohne die Fühler und Schwanzfäden beträgt 137 mm. Sammlung SIPPPEL (Ennepetal).
Foto: L. KOCH.



Die Eroberung der Lüfte

G. BECHLY

Bei der Erschließung völlig neuer Lebensräume handelte es sich stets um überaus bedeutende Ereignisse in der Evolution. Dazu gehörte der im vorigen Kapitel besprochene Landgang der Pflanzen, Gliedertiere und Wirbeltiere im Devon sowie die spätere Eroberung des Luftraumes durch Insekten, Flugsaurier, Fledermäuse und Vögel. Schon lange bevor die ersten fliegenden Wirbeltiere entstanden, entwickelten die Insekten als erste Tiere ein aktives Flugvermögen.

In welcher Periode der Erdgeschichte die Evolution bei den Insekten die Flügel hervorbrachte, lässt sich derzeit noch nicht genau feststellen. Aus dem unteren Oberkarbon sind jedenfalls schon eine ganze Reihe unterschiedlicher Fluginsektengruppen bekannt wie z.B. frühe Verwandte der Libellen, Eintagsfliegen und Schaben. Das älteste Fluginsekt überhaupt wurde vor kurzem in Deutschland entdeckt und zwar in einem Bohrkern aus Delitzsch in der Nähe von Bitterfeld. Dieses Insekt aus dem obersten Unterkarbon (etwa 325 Millionen Jahre) zählt zwar zu der ausgestorbenen Gruppe der Palaeodictyopteren (Abb. 27), ist jedoch vom Bau der Flügel her bereits ein vollausgebildetes Fluginsekt. Die Entstehung der Insektenflügel mit ihrem komplizierten Geäder und dem raffiniert gebauten Flügelgelenk muss also spätestens im Verlaufe des Unterkarbons stattgefunden haben, vielleicht aber auch schon im oberen Devon.

Leider sind aus dem Devon nur sehr vereinzelt fossile Insekten bekannt, die allerdings alle zu den primär flügellosen Insekten (z.B. Springschwänze und Borstenschwänze) gehören. Lange Zeit glaubte man, dass *Eopterus devonicum* aus dem Mittel-Devon von Russland ein Fossil eines Ur-Insektes mit extrem primitiven Flügeln sei, bis sich vor einigen Jahren herausstellte, dass es sich bei den

vermeintlichen Flügeln in Wirklichkeit nur um ein isoliertes Fragment vom Schwanzfächer eines Krebses handelt.

Bedauerlicherweise wurde somit bis heute noch kein einziges Fossil gefunden, das den Übergang zwischen ungeflügelten und geflügelten Insekten konkret belegt, so dass man hinsichtlich der Rekonstruktion dieses wichtigen Evolutionsschrittes auf indirekte Hinweise und plausible Spekulationen angewiesen ist. Dies führte u.a. zu sehr unterschiedlichen und teilweise sehr gegensätzlichen Hypothesen zur Evolution der Insektenflügel.

Es kann derzeit nicht einmal als hinreichend geklärt gelten, aus welchen Körperteilen der Insekten deren Flügel in der Evolution ausgebildet wurden. Im Gegensatz zu allen geflügelten Wirbeltieren handelt es sich bei den Insektenflügeln nämlich nicht um umgewandelte Laufbeine. Es werden heute vor allem zwei alternative Theorien diskutiert:

Die Exit-Theorie geht davon aus, dass die Flügel aus seitlichen Anhängseln (so genannten Exiten) der Laufbeine gebildet wurden, die u.a. auch bei einigen flügellosen Insekten zu finden sind. Diese Theorie stützt sich insbesondere auf (teilweise umstrittene) Fossilhinweise sowie auf die Tatsache, dass die Flügel aller heutigen Insekten durch einen Seitenast der Beintracheen mit Luft versorgt werden. Zusätzlich werden funktionale Argumente angeführt, wie der Umstand, dass diese Strukturen von vornherein flexibel waren und somit eine evolutive Umbildung in aktiv bewegliche Anhänge leichter vorstellbar wäre. Im Rahmen der Exit-Theorie gibt es auch Argumente dafür, dass die Umbil-

dungen dieser Anhänge zunächst gar nicht als Flugorgane dienten, sondern eine Funktion als bewegliche Kiemenplatten bei wasserlebenden Larven dieser Insekten erfüllten. Das Flügelgeäder wäre demnach ursprünglich als ein Sauerstofftransportsystem entstanden. Solche beweglichen Kiemenplatten finden sich heute noch am Hinterleib von Eintagsfliegenlarven (Abb. 28) und haben teilweise eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Anlagen der Flügel an der Brust dieser Larven. Bei einigen fossilen Eintagsfliegenlarven aus dem Perm der USA ist diese Ähnlichkeit sogar noch so groß, dass im Bau kaum ein Unterschied zwischen Flügelanlagen und Kiemenplatten zu erkennen ist (Abb. 29), zumal bei diesen fossilen Vertretern offenbar auch die Flügelanlagen bei den jungen Larven schon beweglich waren (im Gegensatz zu den heutigen Insektenlarven).

Erwähnenswert ist der Umstand, dass eine ganze Reihe unterschiedlicher früher

Fluginsektengruppen aus der Steinkohlezeit auch ein kleines drittes Flügelpaar an der Vorderbrust besaßen, während alle späteren Fluginsekten nur noch zwei Flügelpaare an der Mittel- und Hinterbrust tragen. Diese kleinen Vorflügelchen wurden offensichtlich im Laufe der Evolution reduziert, deuten aber darauf hin, dass es sich bei den Flügeln in der Tat um paarige Anhänge handelt, die ursprünglich an mehr Körpersegmenten vorhanden waren als heute. Dies könnte ein weiteres Indiz für eine Übereinstimmung mit den Kiemenanhängen am Hinterleib der Eintagsfliegenlarven sein.

Die alternative Paranotal-Theorie, die derzeit noch als Lehrbuchmeinung gelten kann, geht hingegen davon aus, dass die Flügel ursprünglich als ungelinkte, tragflächenartige Auswüchse der Rückenschilde der Insektenbrust entstanden sind. Dies wird insbesondere durch die Larvalentwicklung der heutigen Insekten ge-



Abb. 28. Eine Eintagsfliegenlarve (*Protoligoneuria limai*) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt). Deutlich erkennbar sind die seitlichen Kiemenblätter am Hinterleib und die Flügelanlagen an der Brust. Körperlänge einschließlich der beborsteten Schwanzfäden 21 mm. Foto: G. BECHLY.

stützt, deren Flügelanlagen zunächst als kleine ungelinkte Auswüchse in der entsprechenden Körperregion der Larven entstehen. Ein weiteres Argument könnte der Umstand sein, dass die ursprünglichsten und stammesgeschichtlich ältesten Fluginsekten (Libellen und Eintagsfliegen, Abb. 30) noch ein einfacheres Flügelgelenk besitzen. Mit diesem ist es ihnen nicht möglich, die Flügel über dem Hinterleib flach zusammenzufalten, wie es sonst fast alle der moderneren Fluginsekten (Ausnahme: z.B. Tagfalter) können. Die meisten Befürworter der Paranotal-Theorie gingen davon aus, dass die seitlichen Rücken- auswüchse bei den erwachsenen Tieren als Tragflächen entstanden, die zunächst nur weitere Sprünge im Gleitflug ermöglichten und erst später zu beweglichen Flügeln wurden. Die im Zusammenhang mit der Exit-Theorie geäußerte Annahme, dass diese Anhänge zunächst gar nicht als Flügel, sondern als Kiemenplatten entstanden sein könnten, wäre allerdings durchaus auch mit der Paranotal-Theorie in Einklang zu bringen.

Dieses Beispiel zu unterschiedlichen Auffassungen hinsichtlich des Verlaufs der Evolution zeigt auch eindrücklich, dass die Evolutionsbiologie vor allem eine historische Wissenschaft ist, deren Methoden denen eines Geschichtskundlers, der die Welt der Antike zu rekonstruieren sucht, oft mehr ähnelt als den Methoden manch anderer Naturwissenschaften, die mittels Experimenten ihre Theorien oft eindeutig bestätigen oder widerlegen können. Diese vermeintliche Schwäche der Evolutionsforschung wurde von so manchen eifrigen Verfechtern des biblischen Schöpfungsgedankens, die vor allem in Amerika in jüngerer Zeit wieder auf dem Vormarsch sind, als Argument verwendet, um die ganze Evolutionstheorie als seriöse Wissenschaft in Frage zu stellen. Dies geschieht offenbar ohne darüber nachzuden-



Abb. 29. Abguss einer fossilen Insektenlarve (Körperlänge 70 mm) aus dem Oberkarbon von Mazon Creek in Nordamerika (300 Millionen Jahre alt). Diese Larve zeigt auffällige, seitliche Auswüchse an den Hinterleibssegmenten, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Flügelanlagen besitzen. Abguss in Sammlung J. KUKALOVÁ-PECK in Ottawa. Foto: G. BECHLY.



ken, dass nicht nur unsere ganze Geschichtsforschung, sondern zum Beispiel auch die Wahrheitsfindung im Rahmen von Gerichtsprozessen auf sehr ähnlichen Methoden und Argumentationsweisen beruht. In allen diesen Fällen wird nämlich versucht, vergangene Ereignisse mit Hilfe von Beweisstücken und Indizien sowie mit rationalen Argumenten und logischen Schlussfolgerungen so genau wie möglich zu rekonstruieren.

Abschließend mag sich nun die Frage aufdrängen, warum ausgerechnet die Insekten als einzige wirbellose Tiere Flügel entwickelt haben. Eine solche Frage nach dem „Warum“ ist in der Evolutionsforschung jedoch generell nicht sinnvoll, da in der Evolution der Zufall oft eine große Rolle gespielt hat und die natürliche Entwicklung ohnehin niemals auf ein bestimmtes Ziel hin gerichtet verläuft. Änderungen in der Evolution bestimmter Strukturen, die sich im Laufe der Jahrtausende erhielten und fortschreitend verbesserten, müssen natürlich Vorteile für den Erfolg der betreffenden Arten mit sich gebracht haben. Eine ganze Reihe solcher möglicher Überlebensvorteile lässt sich für

Abb. 30. Die zarten Eintagsfliegen blieben nur sehr selten so perfekt fossil erhalten wie dieses schöne Exemplar aus der Unterkreide von Brasilien. Es hat eine Körperlänge (ohne Schwanzfäden) von 13 mm und ist 120 Millionen Jahren alt.

Foto: B. SCHUSTER.

das Flugvermögen plausibel machen wie z.B. die leichtere Besiedlung von neuen Gebieten und das Auffinden geeigneter Lebensräume bei lokalen Verschlechterungen der Lebensbedingungen, genauso wie die aussichtsreichere Partnersuche (wie im Kapitel „Was ist ein Insekt“ bereits erwähnt wurde, ist das erwachsene Insekt ja vor allem ein Vermehrungsstadium!), die leichtere Suche nach Nahrungsquellen und die raschere Flucht vor Feinden. Außerdem mögen auch die bessere Durchmischung des Genpools und ein leichter Austausch von vorteilhaften Erbgutveränderungen zwischen räumlich entfernten Populationen gewisse Vorteile geboten haben.

Das Sterben der Riesen

G. BECHLY

Vor etwa 300 Millionen Jahren lag Mitteleuropa in Höhe des Äquators und es erstreckten sich in den Tälern und Küstenregionen ausgedehnte subtropische Sumpfbereiche mit dichten Säulenwäldern aus Riesenschachtelhalmen, Siegelbäumen und Schuppenbäumen, die bis zu 40 m Höhe erreichten. Da diese Gewächse alle hochstämmig und spärlich beblättert waren, handelte es sich zweifellos um ausgesprochen lichte Wälder. Die fossilen Überreste dieser Wälder bilden unsere heutigen Steinkohlevorräte. Auf Grund von entsprechenden Fossilfunden weiß man, dass die Steinkohlesümpfe u.a. von Urtieren und diversen Gliedertieren bewohnt wurden. Zu letzteren zählen Tausendfüßer, Spinnentiere und zahlreiche Insekten wie z.B. Vorfahren der Schaben und anderer Geradflügler sowie Palaeodictyopteren (Abb. 27), Eintagsfliegen und Uribellen.

Auffällig ist gerade bei den drei letztgenannten Gruppen das Vorkommen von Riesenformen. Die durchschnittliche Flügelspannweite der meisten Arten betrug zwar „nur“ etwa 10-20 cm, aber die größten Palaeodictyopteren und Eintagsfliegen (z.B. *Bojophlebia prokopi*) erreichten eine Flügelspannweite von etwa 40-50 cm, und die größten karbonischen Uribellen aus der Familie Meganeuridae erreichten sogar maximale Spannweiten von 65 cm. In der auf die Steinkohlezeit folgenden Periode des Perms gab es in Nordamerika sogar Riesenlibellen der Gattung *Meganeuropsis* mit bis zu 75 cm Flügelspannweite, die somit die größten Insekten aller Zeiten waren (Abb. 31).

Auch heute gibt es durchaus noch sehr große Insekten wie z.B. den Riesenbockkäfer *Titanus giganteus* im Amazonasgebiet mit einer Körperlänge von maximal 16 cm oder die südostasiatische Stabschrecke *Phobaeticus kirbyi*, mit 33 cm das längste lebende Insekt. Allerdings sind

keine dieser heutigen Großinsekten ausgesprochene „Vielflieger“, mit Ausnahme von ein paar Arten großer Nachtschmetterlinge wie zum Beispiel der brasilianische Eulenschmetterling *Erebus agrippina* mit einer Flügelspannweite von über 30 cm. Die größten heutigen tagaktiv fliegenden Insekten sind einige Libellenarten mit 17-20 cm Flügelspannweite, die somit deutlich kleiner sind als die fossilen Riesenformen.

Warum gab es verschiedene riesige Fluginsekten mit 40-75 cm Flügelspannweite nur im Karbon und Perm, aber in keiner Epoche der Erdgeschichte danach? Verschiedentlich wurde versucht, Veränderungen in der Erdatmosphäre (z.B. Schwankungen im Sauerstoffgehalt) als Erklärung anzuführen, aber keine dieser Hypothesen war wirklich überzeugend. Eine andere Deutung ist hingegen sehr viel naheliegender: Zur Lebenszeit der riesigen Fluginsekten im Karbon und Perm gab es noch keine Bedrohung durch fliegende Wirbeltiere als potenzielle Fressfeinde. Dadurch konnten diese Insekten bis zu derjenigen Maximalgröße wachsen, die auf Grund ihres Bauplans physikalisch möglich war. Insbesondere die Tracheenatmung dürfte (da basierend auf Diffusion) einer der wichtigen Faktoren gewesen sein, der diese Größe begrenzt hat und keine noch größeren Formen unter den Insekten zuließ. Vermutlich gab es in den Steinkohlewäldern eine Art evolutiven „Wettlauf“ in der Zunahme der Körpergröße zwischen den pflanzensaugenden Palaeodictyopteren und ihren Hauptfeinden, den räuberischen Uribellen. Unter den bodenlebenden Insekten dieser Zeit kam



Abb. 31. Die Urlibelle Meganeuropsis (Meganeuridae) war mit 75 cm Flügelspannweite das größte Insekt aller Zeiten. Sie lebte vor etwa 280 Millionen Jahren im Zeitalter des Perms in Nordamerika. Diese lebensgroße Rekonstruktion eines männlichen Exemplars wurde von Frau S. LEIDENROTH (Foto) am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart angefertigt. Foto: G. BECHLY.



es nicht zur Entwicklung von derart großen Formen, da vermutlich Fressfeinde wie Urlurche, frühe Reptilien und große Spinnentiere eine zu große Gefährdung dargestellt hätten.

In der Obertrias von Italien wurden die ältesten bekannten Flugsaurier (*Eudimorphodon*) gefunden, die ein ausgesprochenes Insektenfressergebiss besaßen. Da diese frühen Flugsaurier bereits den gleichen perfekten Flügelbau aufweisen wie die späteren Vertreter, muss man davon ausgehen, dass die Flugsaurier schon deutlich früher im Verlaufe der Triasperiode entstanden sind. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass zwischen dem Auftreten von frühen Flugsauriern und dem Verschwinden der Riesenformen unter den Fluginsekten zu Beginn der Triaszeit ein

unmittelbarer Zusammenhang besteht. Der hohe Luftwiderstand der großen Flügelflächen und die, im Verhältnis zur Flügelgröße, schwächere Flugmuskulatur erlaubte diesen Insekten sicherlich nicht einen so schnellen und geschickten Flug, wie ihn z.B. die modernen Libellen beherrschen. Offensichtlich konnten diese schwerfälligen Giganten daher nicht gegen die neuen, gewandteren und intelligenteren Fressfeinde bestehen und starben somit aus. Mit dem Niedergang der Flugsaurier in der oberen Kreidezeit übernahmen die Vögel ihre Rolle als Beherrscher der Lüfte, so dass es auch nach der Triaszeit nie wieder günstige Rahmenbedingungen zur Evolution riesiger Fluginsekten gab.

Abb. 32. Diese Fliege aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) ist der älteste Fossilnachweis der Familie Mydidae, deren Vertreter als gelegentliche Blütenbesucher auch zur Bestäubung beitragen können. Körperlänge 19 mm.
Foto: B. SCHUSTER.



Die Sache mit den Bienen und den Blüten

G. BECHLY

Einige der faszinierendsten Aspekte in der Natur überhaupt sind die eng aufeinander abgestimmten Beziehungen zwischen den Blütenpflanzen und den sie bestäubenden Insekten. Diese Zusammenhänge wurden erstmals vor über 200 Jahren von dem Spandauer Gymnasiallehrer und Theologen CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL erkannt und beschrieben. Damals stießen SPRENGELS Ansichten, die er 1793 in seinem Buch „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ detailliert darlegte, auf weitgehendes Unverständnis, und selbst GOETHE machte sich über ihn lustig und warf ihm vor, der Natur einen menschlichen Verstand zu unterstellen. Ohne die Grundlage der Evolutionstheorie waren merkwürdige Phänomene wie Blüten, die Insekten mit speziellen Nahrungsquellen anlocken oder gar Orchideenblüten, die Bienenweibchen in Aussehen und Geruch imitieren, auch kaum zu erklären. Heute weiß man, dass es einer langen gemeinsamen Evolution von Insekten und Blütenpflanzen bedurfte, um diese wunderbar anmutenden Symbiosen von so unterschiedlichen Organismen hervorzubringen und stetig zu perfektionieren.

Die primitivsten Pflanzen, wie Moose, Bärlappe, Schachtelhalme und Farne, besitzen alle noch begeißelte männliche Keimzellen, die durch Regenwasser oder Bodenwasser zu den weiblichen Keimzellen gespült werden und diese befruchten. Selbst bei dem bekannten Ginkgobaum, der als lebendes Fossil gilt, gibt es noch diese ursprüngliche Form der wasser gebundenen Befruchtung. Erst innerhalb der so genannten Gymnospermen, zu denen auch alle Nadelbaumgewächse zählen, kam es zur Evolution der Windbestäubung. Bei den Gnetales, den nächsten Verwandten der Blütenpflanzen, erfolgt die Bestäubung sowohl durch den Wind als auch schon fakultativ durch diverse Insekten-

gruppen wie Käfer oder Fliegen (Abb. 32). Nur bei den Angiospermen, also den echten Blütenpflanzen, dominiert die Bestäubung mittels Insekten. Einige tropische Blütenpflanzen haben sich jedoch auf die Bestäubung durch kleine Vögel (z.B. Kolibris) und Fledermäuse spezialisiert, was allerdings zweifellos eine relativ junge Anpassung ist, da solche Vögel und Fledermäuse erst sehr viel später in der Evolution auftauchen als die Blütenpflanzen. Nur die echten Blütenpflanzen besitzen auch die vielfältigen Anpassungen der Blütenorgane, wie spezielle Lockfarben und Lockdüfte, Nektardrüsen als besondere Nahrungsattraktionen für bestäubende Insekten und oftmals hochgradig komplexe Blütenformen, die nur ganz bestimmten Insektenarten den Zugang zum Blüteninneren gestatten, nämlich den auf diese Blüten spezialisierten Bestäuberarten.

Die ursprünglichen Bestäuber sind vermutlich verschiedene Käfer gewesen, die sich von Pollen ernährten und beim Besuch der nächsten Blüte diese durch anhaftenden Pollen quasi aus Versehen bestäubten. Eine solche Käferbestäubung findet sich übrigens auch heute noch bei einigen ursprünglichen Blütenpflanzen wie den Seerosen und, völlig unabhängig von den Blütenpflanzen, auch bei den Palmfarnen. Diese Form der Bestäubung durch pollenfressende Insekten ist für die Pflanzen jedoch recht teuer erkauft, da die Pollenkörner zahlreiche Nährstoffe und

Substanzen enthalten, deren Herstellung die Pflanze viel Energie gekostet hat. Wohl aus diesem Grunde entwickelten die Blütenpflanzen weniger aufwändige Lockfütterangebote für ihre Bestäuber, und zwar in Form von Nektardrüsen, die eine wässrige Zuckerlösung absondern und vor allem Hautflügler (z.B. Bienen) und Tagfalter anlocken (Abb. 1).

Die ältesten fossilen Blütenpflanzen finden sich in Schichten aus der unteren Kreidezeit (etwa 120 Millionen Jahre alt), aus denen auch bereits die meisten modernen Insektengruppen fossil überliefert sind. In brasilianischen Plattenkalken aus dieser Zeit wurden jüngst, neben frühen Blütenpflanzen, auch die ältesten bekannten Bienenvorfahren (Abb.

Abb. 33. Die älteste bekannte Biene (Flügelspannweite 12 mm) lebte vor 120 Millionen Jahren während der unteren Kreidezeit in Brasilien. Von dort sind auch einige der frühesten Blütenpflanzen als Fossilien überliefert, die vermutlich zum Teil durch diese „Ur-Bienen“ bestäubt wurden. Foto: B. SCHUSTER.





33) und Kleinschmetterlinge (Abb. 34) entdeckt, aber noch keine Tagfalter, deren älteste Vertreter erst im unteren Tertiär (vor etwa 50 Millionen Jahren) auftauchen und zwar in den Zementsteinen aus der Moler-Formation in Dänemark sowie im Baltischen Bernstein.

Die große Artenvielfalt der heutigen Blütenpflanzen und Insekten ist sicherlich auch eine Folge der engen biologischen Beziehungen zwischen diesen Gruppen und der vielfältigen Spezialisierungen von bestimmten Bestäubern auf ganz bestimmte Blüten, die eine gemeinsame Existenz durch die Vermeidung von Konkurrenz erlauben. Dadurch ist es möglich, dass zahlreiche Arten im selben Lebensraum nebeneinander bestehen können.

Abb. 34. Dieser primitive Kleinschmetterling aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) war vermutlich ein Blütenbesucher und Bestäuber bei einigen der frühesten Blütenpflanzen. Körperlänge 5 mm. Foto:

B. SCHUSTER.

Rätselhafte Funde

G. BECHLY

Die meisten Neufunde von fossilen Insekten lassen sich, zumindest vom Spezialisten, ohne große Probleme bereits bekannten Gruppen fossiler oder rezenter Insekten zuordnen. Probleme treten in der Regel nur dann auf, wenn die Exemplare so unvollständig oder undeutlich erhalten sind, dass eine genauere Bestimmung mangels geeigneter Merkmale schlicht unmöglich ist.

Natürlich wird die Einordnung um so schwieriger, je älter die Fossilien sind, da sie mit zunehmendem Alter meist auch immer weniger Ähnlichkeiten mit heutigen Insektengruppen haben (Abb. 35). So

kennt man aus der Steinkohlezeit, vor etwa 300 Millionen Jahren, eine ganze Reihe von Großgruppen, die keine heute lebenden Nachfahren besitzen. Dazu zählen beispielsweise die bereits erwähnten Palaeodictyopteren (Abb. 27), die zwar einen recht ursprünglichen Körperbau aufwiesen und die Flügel noch nicht über dem Hinterleib flach zusammenfalten konnten (ähnlich wie die heutigen Eintagsfliegen und Libellen), andererseits jedoch hochgradig spezialisierte, stechend-saugende Mundwerkzeuge besaßen, mit denen sie offenbar an Samenfarne und anderen ausgestorbenen Pflanzen wie Cordaiten und Lycopoden saugten. Diese Gruppe war im Erdaltertum sehr arten- und formenreich vertreten, und einige Riesenformen erreichten sogar Flügelspannweiten von 40-50 cm. Mit Beginn des Erdmittelalters sind die Palaeodictyopteren jedoch



Abb. 35. Auch Fachleute konnten diesen 8 mm langen Käfer aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) bislang keiner bekannten Familie zuordnen. Foto: B. SCHUSTER.



restlos ausgestorben. Dennoch macht es in der Regel keine Probleme, bei neuen Fossilfinden zu erkennen, ob es sich um solche Palaeodictyopteren handelt oder nicht. Auch ist auf Grund des Körperbaus weit gehend geklärt, dass diese Tiere mit den Libellen und/oder Eintagsfliegen nahe verwandt sein müssen.

Gelegentlich werden jedoch fossile Insekten gefunden, die selbst Spezialisten vor große Rätsel stellen, da sie in keine der bekannten Insektengruppen zu passen scheinen. Die beiden folgenden Beispiele sind insofern besonders außergewöhnlich, als die betreffenden Fossilien nicht nur sehr gut und vollständig erhalten sind, sondern auch noch aus einem jüngeren Erdzeitalter stammen, in dem die Insekten ansonsten der heutigen Fauna schon sehr

ähnlich sind. Es handelt sich bei diesen überraschenden Funden um fossile Insekten in Plattenkalken aus der unteren Kreidezeit von Nordost-Brasilien.

In diesen Plattenkalken wurden merkwürdige ungeflügelte Insekten gefunden, die von ihrer Gestalt eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Bachflohkrebsen zeigen (Abb. 36). Zunächst war gar nicht klar, ob

Abb. 36. Eine seltsame Insektenlarve mit gelenkigen Flügelanlagen. Sehr wahrscheinlich gehört diese Larve zu der gleichen Art wie die Imago in Abb. 37. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt); Körperlänge 26 mm. Foto: B. SCHUSTER.



es sich um ungeflügelte Insekten aus der Verwandtschaft der Silberfischchen oder um eintagsfliegenähnliche Larven von geflügelten Insekten handelt. Dann tauchten allerdings einige Stücke auf, bei denen deutlich Flügelanlagen in unterschiedlichen Wachstumsstadien zu erkennen sind, so dass es sich also um Larven handeln muss.

Die Sensation war nun, dass diese Flügelanlagen noch gelenkig und somit offensichtlich beweglich an der Brust verwurzelt sind, was bei heutigen Insektenlarven niemals vorkommt und nur von sehr primitiven Fluginsektenlarven aus dem Erdaltertum bekannt ist, die 150-200 Millionen Jahre älter sind! Die sonstigen Merkmale, wie drei Schwanzfäden und ein-klauige Füße, deuten auf eine Verwandt-

Abb. 37. Dieses geflügelte Insekt war schon zu Lebzeiten ein Relikt aus grauer Vorzeit, denn es ähnelt frühen Ahnen der Eintagsfliegen, von denen man bislang glaubte, dass sie mit dem Ende der Perm-Zeit vor mehr als 250 Millionen Jahren ausgestorben seien. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt); Flügelspannweite 42 mm. Foto: B. SCHUSTER.

schaft mit den Eintagsfliegen hin, deren Larven jedoch niemals seitlich abgeplattet sind wie diese fossilen Tiere. Diese zweifellos wasserlebenden Larven hatten somit höchst wahrscheinlich eine Lebensweise, die sehr verschieden von derjenigen heute lebender Wasserinsektenlarven war.

Vor kurzem wurden nun auch zwei erwachsene Fluginsekten von dieser Fundstelle entdeckt (Abb. 37), deren Flügelgeäder dem von 150 Millionen Jahre älteren Eintagsfliegenvorfahren aus der Familie Protereismatidae ähnelt und deren Körpergröße zu derjenigen der größten gefundenen Larven passen würde. Es handelt sich daher mit großer Wahrscheinlichkeit um unterschiedliche Lebensstadien derselben rätselhaften Tierart, die damals schon ein „lebendes Fossil“ war, so wie heute der Quastenflosser *Latimeria* oder das Perlboot *Nautilus*. Das Gleiche gilt auch für schabenähnliche Fossilien von derselben Fundstelle, die jedoch zu der ohrwurmverwandten Ordnung Protocoleoptera gehören und die bislang nur aus dem Erdaltertum

bekannt waren (Abb. 38).

Ein weiteres Beispiel für rätselhafte Funde ist ein kleines, geflügeltes Insekt von etwa 13-14 mm Länge (Abb. 39). Es ist wunderbar plastisch erhalten und zeigt alle Merkmale, die normalerweise für eine sichere Bestimmung der Gruppenzugehörigkeit ausreichen sollten. Man kann den Bau der Fühler erkennen, die Anzahl (3) der Segmente der Hinterleibsanhänge abzählen, und auch das so wichtige Flügelgeäder ist recht deutlich erhalten.

Da die Flügel über dem Hinterleib gefaltet sind, ist zumindest klar, dass dieses Tier in die systematische Gruppe der so genannten Neoptera gehört, die allerdings die Mehrzahl aller Fluginsekten beinhaltet. Versucht man jedoch dieses Tier auf der Grundlage seiner Merkmale mit einer der bekannten Insektenordnungen – Ordnungen sind die Großgruppen wie z.B. Schaben, Wanzen oder Käfer – innerhalb der Neoptera in Verbindung zu bringen, so stellt man fest, dass es nirgends richtig hineinpasst. Weder in der heutigen Fauna

Abb. 38. Dieses Insekt aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) gehört zur ohrwurmverwandten Ordnung Protocoleoptera, von der man bislang glaubte, dass sie schon gegen Ende des Perms vor mehr als 250 Millionen Jahren ausgestorben sei. Körperlänge 10 mm. Foto: B. SCHUSTER.





50

noch unter den ausgestorbenen Formen findet sich irgendeine Insektengruppe, die eine ähnliche Merkmalskombination aufweist. Gegebenenfalls wird es daher notwendig sein, für dieses Tier eine eigene, neue Insektenordnung zu beschreiben, deren verwandtschaftliche Stellung im System der Insekten jedoch noch weitgehend unklar ist.

Schon diese wenigen Beispiele zeigen eindrucksvoll, dass auch in der heutigen Zeit, von der oft fälschlich vermutet wird, dass bereits alles erforscht und bekannt sei, im Bereich der fossilen Insekten immer wieder überraschende Funde auftauchen. Gelegentlich bringen solche Funde Licht in ungeklärte Fragen, aber manchmal stellen sie die Wissenschaft eben auch vor neue spannende Rätsel, zu deren Lösung Antworten auf Fragen gesucht werden müssen, die zuvor noch gar nicht gestellt werden konnten.

Abb. 39. Trotz bester Erhaltung stellt dieses fossile Insekt die Spezialisten vor große Rätsel, denn es scheint in keine der bekannten Insektenordnungen zu passen. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt); Körperlänge 14 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Süd- amerikanische Asiaten?

G. BECHLY

Betrachtet man die heutige Tierwelt und ihre Verbreitung, so fällt auf, dass bestimmte Gruppen nur in ganz bestimmten Regionen der Erde zu finden sind: Eisbären gibt es nur in der Arktis und Pinguine nur in der Antarktis sowie den angrenzenden Gebieten; Kängurus findet man nur in Australien und Flusspferde nur in Afrika. Bei den Insekten ist die Situation nicht anders. Hinsichtlich dieser Verbreitungsmuster gibt es unterschiedliche historische Erklärungsmöglichkeiten: Zum einen ist es denkbar, dass eine Gruppe in einer geographisch isolierten Region entstanden ist und diese nie verlassen konnte (z.B. Kängurus in Australien); zum anderen ist aber auch möglich, dass das Verbreitungsgebiet in früheren Zeiten viel größer war und Veränderungen der Umwelt (z.B. Klima) dazu führten, dass die betreffende Tiere in manchen Regionen ausstarben (z.B. Flusspferde in Europa), während sie sich in günstigeren Regionen halten konnten. Ein bekanntes Beispiel sind die Ameisenbären, von denen man lange Zeit glaubte, dass sie von jeher nur im tropischen Amerika leben, bis man schließlich bei Ausgrabungen in Messel

zur allgemeinen Überraschung einen fossilen Ameisenbären aus dem Eozän von Deutschland fand.

Sehr ähnlich ist der Fall bei den Chlorogomphidae, einer Libellenfamilie aus der Verwandtschaft der Quelljungfern. Diese artenarme Familie ist heute ausschließlich aus dem südlichen Asien bekannt, und

Abb. 40. Auf Grund des typischen Flügelgeäders können diese Großlibellenflügel aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) der Familie Chlorogomphidae zugeordnet werden, deren heutige Vertreter ausschließlich in Ost- und Südostasien beheimatet sind. Privatsammlung MURATA in Kyoto. Foto: B. SCHUSTER.

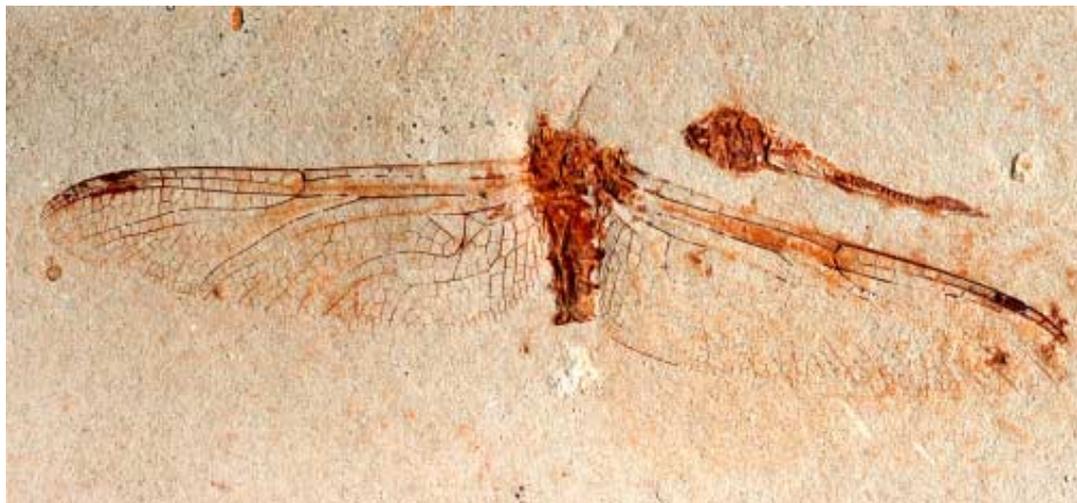




Abb. 41. Eine weibliche Kamelhalsfliege (Körperlänge 20 mm) mit Legestachel. Dieses Fossil aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) belegt, dass diese Insektenordnung damals auch in Südamerika beheimatet war, wo sie heute völlig fehlt. Foto:

B. SCHUSTER.

Fossilfunde gab es keine. Vor kurzem konnte in einer japanischen Privatsammlung jedoch eine merkwürdige neue Libelle aus der Unterkreide von Brasilien tatsächlich als erste fossile Chlorogomphidae identifiziert werden (Abb. 40). Offensichtlich war das Verbreitungsgebiet dieser Tiere früher also sehr viel größer als heute. Warum die Chlorogomphiden in Südamerika inzwischen ausgestorben sind,

obwohl es dort bis heute ähnliche Lebensräume wie in Südostasien gibt, ist noch völlig rätselhaft. Das gleiche gilt für die Ordnung der Kamelhalsfliegen, die fossil ebenfalls in den Plattenkalken der Unterkreide von Brasilien gefunden wurden (Abb. 41), aber heute in Südamerika nicht mehr vorkommen. Die rezenten Kamelhalsfliegen sind in der gesamten Nordhalbkugel der Erde verbreitet und gehören auch zu unserer heimischen Fauna.

Ein anderes verblüffendes Beispiel findet sich unter den tropischen Wanzen. In Kuba lebt die Königspalmenwanze (*Xylastodoris luteolus*), die ausschließlich an Palmenwedeln Pflanzensäfte saugt. Diese Tierart wurde in jüngerer Vergangenheit durch den Menschen auch in Florida eingeschleppt. Vor einigen Jahren wurde im Bernstein aus der Dominikanischen Repu-



Abb. 42. Solche Riesenzikaden aus der Überfamilie Palaeontinoidea waren bislang nur aus dem Erdmittelalter der Alten Welt bekannt. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt); Flügelspannweite 71 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Abb. 43. Ein isolierter Flügel (Flügelänge 73 mm) von einem Vertreter der ausgestorbenen Netzflüglerfamilie Kalligrammatidae. Auch diese Gruppe war bislang nur der Alten Welt bekannt. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt). Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt. Foto: G. BECHLY.





Abb. 44. Der „Wasserläufer“
Propygotlampis (Körperlänge mit
Fühlern und Flügeln 44 mm) aus
der Unterkreide von Brasilien ist
120 Millionen Jahre alt und
gehört zu einer ausgestorbenen
Insektenordnung, die bisher nur
aus dem Erdmittelalter der Alten
Welt bekannt war. Foto:
B. SCHUSTER.

blik eine fossile Palmenwanze (*Palaeodoris lattini*) beschrieben, die mit der heutigen Gattung aus Kuba nahe verwandt ist. Die Autoren der betreffenden Publikation erwähnten u.a. auch, dass dieser Fund eine weitere Verbreitung dieser Wanzen im Tertiär belegt. Um wie viel größer das damalige Verbreitungsgebiet wirklich war, stellte sich allerdings erst kürzlich heraus, als zwei Exemplare einer neuen Palmenwanzenart (*Xylastodoris gerdae*) im Bernstein des Baltikums entdeckt wurden (Abb. 49), die sogar mit der heutigen kubanischen Art noch viel näher verwandt ist als die Form aus dem Dominikanischen Bernstein. Zudem ist dieser Fund natürlich auch ein indirekter Hinweis auf das Vorkommen von Palmen im ehemaligen Bernsteinwald Nordosteuropas. Durch die Veränderungen des Klimas im Laufe des

Tertiärs verschwanden die Palmenwanzen offensichtlich zusammen mit den Palmen aus dieser Region.

Überraschende neue Erkenntnisse über die wechselhafte Verbreitungsgeschichte gibt es keineswegs nur im Vergleich von heutigen und fossilen Insekten, sondern nicht selten auch bei ausgestorbenen Gruppen, die nur als Fossilien bekannt sind. So kennt man z.B. aus dem Erdmit-

telalter von Europa und Nordasien riesige Zikaden (Palaeontinoidea) mit bis zu 17 cm Flügelspannweite, schmetterlingsartige, große Netzflügler (Kalligrammatidae) sowie eine merkwürdige Gattung von stab-heuschrecken-ähnlichen Insekten (*Pro-pygolampis*, früher bekannt unter dem falschen Namen „*Chresmoda*“) mit extrem langen und dünnen Beinen. Von Letzteren vermutet man, dass sie auf der Oberfläche des Wasser gelaufen sind, ähnlich wie das manche der heutigen Wasserläuferwanzen tun, mit denen sie aber nicht näher verwandt sind. Beide Insektengruppen waren bislang nur von jurassischen und kreidezeitlichen Fundstellen in Europa (z.B. Solnhofen) und Nordasien (z.B. Westchina) bekannt. Inzwischen wurden sowohl verschiedene Riesenzikaden (Abb. 42) als auch die besagten Netzflügler

(Abb. 43) und mehrere Exemplare der „Wasserläufer“ (Abb. 44) in Plattenkalken aus der Unterkreide von Brasilien gefunden, die somit die ersten Nachweise dieser Tiergruppen für die Neue Welt darstellen (Abb. 45). Ohne diese Funde wären die Wissenschaftler weiterhin davon ausgegangen, dass diese Tiere nur in der Alten Welt vorkamen und hätten vielleicht sogar Vermutungen über die Ursachen dieser (vermeintlich) beschränkten

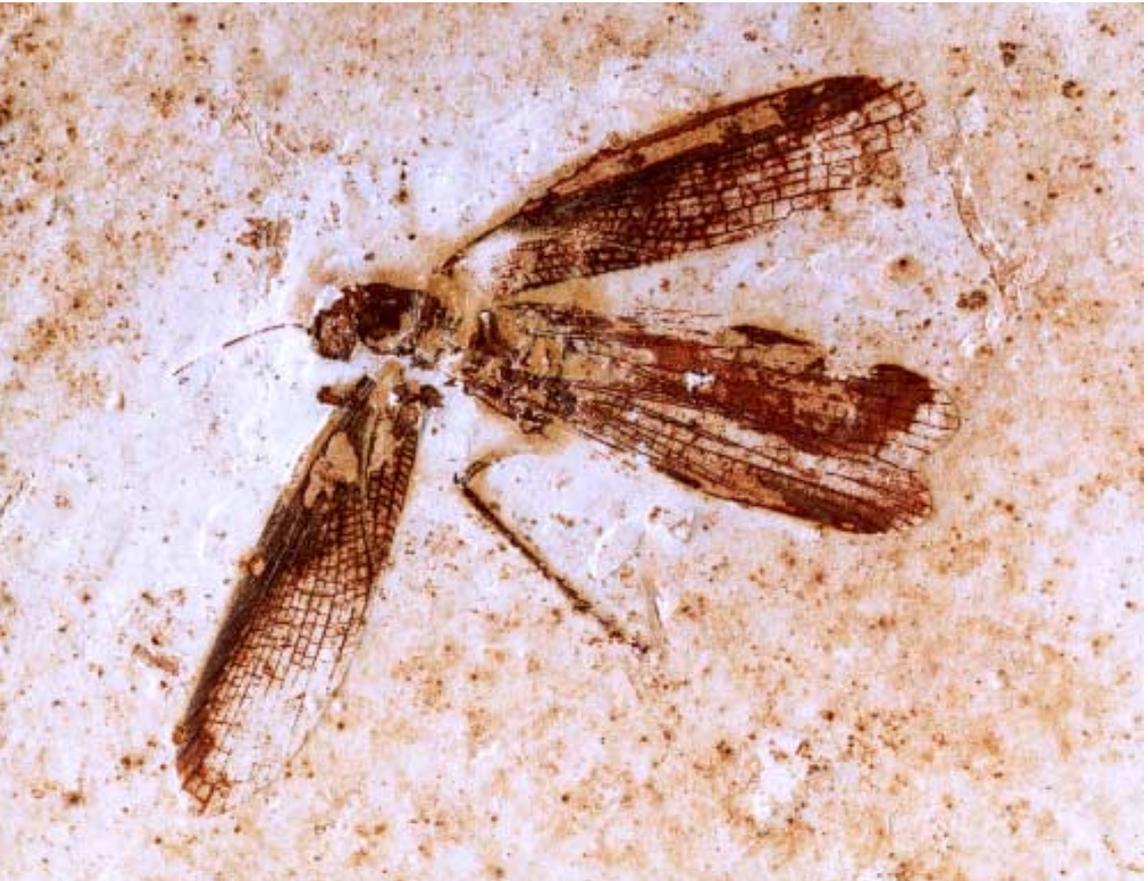
Abb. 45. Dieser Netzflügler ist der erste neuweltliche Nachweis einer ausgestorbenen Gruppe mit verkürzten Hinterflügeln, die erst kürzlich aus der Unterkreide von Spanien und China beschrieben wurde. Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt); Flügelspannweite 86 mm. Foto: B. SCHUSTER.



Was uns fossile Insekten über ihre Lebensräume verraten

G. BECHLY

Abb. 46. Diese Gottesanbeterin („Chaeteessidae“) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) ist der älteste Fossilnachweis für diese Insektenordnung und zudem ein Hinweis auf warmes Klima. Flügelspannweite 26 mm. Foto: B. SCHUSTER.



Verbreitung angestellt.

Da heutzutage Reisen in die wärmeren Regionen der Erde ein allgemein erschwingliches Erlebnis geworden sind, haben zahlreiche Touristen bereits selbst erfahren können, dass in den subtropischen und tropischen Ländern nicht nur das Klima anders ist, sondern sich auch Flora und Fauna deutlich von den Pflanzen und Tieren der gemäßigten Breiten unterscheiden. Dies gilt insbesondere auch für die Insektenfauna: Gottesanbeterinnen (Abb. 46), Termiten (Abb. 47), Singzikaden (Abb. 48), Stabheuschrecken und viele andere Insekten sind offensichtlich an ein warmes Klima angepasst und daher nicht in den kühleren Regionen der Erde zu finden.

Es ist inzwischen auch allgemein bekannt, dass im Laufe der Erdgeschichte die Gestalt unserer Erde und somit auch das Klima einen großen Wandel durchlaufen hat. Die Lage und Gestalt der Kontinente veränderte sich, Ozeane entstanden und vergingen, Meeresströmungen änderten ihre Richtung, die Polkappen schmolzen völlig ab oder wuchsen dramatisch an. Regionen wie die Antarktis, die heute zu den kältesten der Erde zählen, hatten früher einmal ein warmes Klima mit üppiger Vegetation, und auch in Mitteleuropa gab es Zeiten von wüstenhaftem und feuchttropischem Klima genauso wie Perioden von arktischer Kälte.

Wichtige Hinweise, um die Veränderungen des Weltklimas im Laufe der Erdgeschichte zu rekonstruieren, liefern uns die fossilen Überreste der damaligen Lebewelt. Handelt es sich dabei um Organismen, deren heutige Verwandte ausschließlich in warmen Klimazonen zu finden sind, so liegt der Schluss nahe, dass diese zu ihrer Zeit in einem ähnlichen Klima lebten. Natürlich besteht die Möglichkeit, dass sich die Lebensgewohnheiten und An-

passungen der betreffenden Lebewesen im Laufe der Evolution geändert haben und somit die Rückschlüsse auf das frühere Klima irrig sein könnten. Daher ist es wichtig, nicht nur einige wenige Organismen zum Vergleich heranzuziehen, sondern den gesamten Fossilbericht einer bestimmten Fundstelle auszuwerten. In vielen Süßwasserablagerungen aus vergangenen Epochen finden sich z.B. sowohl fossile Pflanzen als auch wirbellose Tiere wie Insekten und Spinnentiere sowie verschiedene Wirbeltiere. Wenn die Mehrzahl der Vertreter dieser Gruppen auf ein bestimmtes Klima hinweist und die übrigen Funde dem zumindest nicht widersprechen (z.B. in dem häufigen Fall von Gruppen, die in verschiedenen Klimaten vorkommen können) so kann eine relativ zuverlässige Aussage über das damalige Klima gemacht werden.

Als Beispiel sei die berühmte Fossilfundstelle Messel in der Nähe von Darmstadt erwähnt: In den eozänen Seeablagerungen wurde eine ganze Reihe von fossilen Insekten gefunden, die auf ein tropisches Klima hindeuten (u.a. Stabheuschrecken). Auch andere Fossilfunde wie z.B. Halbaffen und Krokodile bestätigen ein derartiges Klima. Ein weiteres Beispiel ist der Baltische Bernstein, in dem u.a. Palmenwanzen (Abb. 49), bestimmte tropische Kleinlibellen, Tarsenspinner, Stabheuschreckenlarven, Gottesanbeterinnen und Termiten gefunden wurden. Auch in diesem Falle weisen die Funde zumindest auf ein subtropisches Klima im Bernsteinwald hin. Dies passt sehr gut zu den erwähnten Ergebnissen aus Messel, denn der Baltische Bernstein hat ein ähnliches Alter. Offensichtlich war es also in ganz Mitteleuropa im frühen Tertiär vor etwa 45 Millionen Jahren deutlich wärmer als heute.

Fossile Insekten wie Gottesanbeterinnen und Termiten können aber nicht nur Hinweise auf das damalige Klima geben,



Abb. 47. Geflügelte Termiten
(Hodotermitidae) aus der
Unterkreide von Brasilien (120
Millionen Jahre alt). Körperlänge
7 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Abb. 48. Diese fossile Singzikade
(Tibicinidae) ist der erste
Nachweis dieser Insektenfamilie
für die Unterkreide von Brasilien
(120 Millionen Jahre alt).
Körperlänge 29 mm. Foto:
B. SCHUSTER.





Abb. 49. Die Palmenwanze *Xylastodoris gerdae* (*Thaumastocoridae*) aus dem Baltischen Bernstein ist nur 3 mm lang und lebte vor 45 Millionen Jahren im subtropischen Bernsteinwald.
Foto: G. BECHLY.

sondern auch auf die vorherrschende Vegetation und die Landschaftsgestalt. Auch hierbei ist es wichtig, die Zusammensetzung der gesamten Artengemeinschaft zu betrachten und nicht nur einzelne, vermeintlich aussagefähige Arten herauszugreifen. Ein gutes Beispiel hierfür sind die Insekten der Santana-Formation aus der unteren Kreidezeit von Brasilien. Die relativen Häufigkeiten bestimmter Insektengruppen (z.B. Heuschrecken und Zikaden) sowie das Vorkommen von lebensraumspezifischen Charakterformen (Singzikaden, Ameisenjungfern, Fadenhafte, Raubfliegen usw.) weisen mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine savannenartige Trockenvegetation hin (Abb. 48, 50, 51), was auch durch die Funde anderer fossiler Gliedertiere (z.B. Walzenspinnen) und vor allem durch die fossilen Pflanzen dieser Fundstelle bestätigt wird. Außerdem müssen einige Flüsse und Bäche diese Landschaft durchzogen haben, was durch die zahlreichen Funde von wasserlebenden Insektenlarven aus der Gruppe der Eintagsfliegen und der Großlibellen zweifelsfrei

belegt wird. Diese fossilen Larven lassen sich in ihrer großen Mehrheit Untergruppen zuordnen, deren Larven heute ausschließlich in Fließgewässern oder gar nur in schnell fließenden und sauerstoffreichen Bäche zu finden sind. Aus geologischen Gründen können die Plattenkalke dieser Fundstelle aber nur in einem salzigen See oder in einer geschützten Brackwasserlagune abgelagert worden sein. Auf Grund der Fossilfunde kann man daher feststellen, dass an diesen See oder diese Lagune eine Savannenlandschaft grenzte, die von kleineren Flussläufen durchzogen wurde, die in den See oder die Lagune mündeten. Die erwähnten Larven wurden somit alle in das Ablagerungsgebiet eingeschwemmt.

Fossile Insekten können uns also helfen, Umwelten zu rekonstruieren, die schon viele Jahrmillionen verschwunden waren bevor überhaupt die ersten Menschen entstanden. Die entsprechenden Fossilfunde sind daher nicht nur für einige Insektenspezialisten von Interesse, sondern



Abb. 50. Dieser Fadenhaft aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahren alt) gehört zu der Netzflüglerfamilie Nemopteridae, deren Hinterflügel zu langen, schmalen Bändern umgebildet sind. Flügelspannweite 24 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Abb. 51. Eine Raubfliege (Asilidae) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt). Körperlänge 11 mm. Foto: B. SCHUSTER.



Lebenszyklen im Stein

G. BECHLY



Abb. 52. Eine Segellibelle (Libellulidae) und eine Larve (25 mm lang) derselben Familie. Ob beide Tiere zur gleichen Art gehören, ist dennoch unsicher, da auch an heutigen Seen oft mehrere Segellibellenarten gemeinsam vorkommen. Miozän des Randecker Maars (17 Millionen Jahre alt). Rieskrater-Museum in Nördlingen. Foto: K. A. FRICKHINGER.

ganz allgemein für all diejenigen, die sich für die erdgeschichtliche Vergangenheit interessieren.

In der Regel werden Vertreter von fossilen Insektenarten nur vereinzelt gefunden. Von zahlreichen Fundstellen, z.B. den berühmten Solnhofener Plattenkalken aus dem Oberjura von Süddeutschland, sind zudem ausschließlich erwachsene Insekten (Imagines) bekannt (Abb. 15).

Bei denjenigen Fundstellen, wo sowohl erwachsene Insekten als auch Insektenlarven gefunden wurden, stellt sich meist das Problem, dass eine eindeutige Zuordnung von bestimmten Larven zu bestimmten Imagines kaum möglich ist (Abb. 52). Dies liegt vor allem daran, dass die arttypischen Bestimmungsmerkmale der Imagines nur selten schon bei den Larven ausgeprägt sind, während die Larven



Abb. 53. Larve eines Wasserkäfers (Familie Hydrophilidae) aus der Unterkreide von China. Die Larve unseres Kolbenwasserkäfers ist von recht ähnlicher Größe und Gestalt wie dieses 24 mm lange und etwa 120 Millionen Jahre alte Fossil. Foto: R. HARLING.

Abb. 54. Diese Larve einer Riesenwasserwanze (Belostomatidae) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) zeigt bereits deutlich entwickelte Flügelanlagen. Körperlänge 10 mm. Foto: B. SCHUSTER.



Abb. 55. Eine Riesenwasserwanze (*Belostomatidae*) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) mit immerhin 47 mm Körperlänge. Identisch aussehende Tiere gibt es auch heute noch in Brasilien und anderen tropischen Regionen. Foto: B. SCHUSTER.



Abb. 56. Etwa 60 % aller fossilen Libellenlarven aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) gehören zur Familie der Flussjungfern (*Gomphidae*). Die Larven dieser Libellengruppe leben fast ausschließlich in Fließgewässern. Körperlänge 20 mm. Foto: G. BECHLY.

oftmals Eigenmerkmale aufweisen, die den erwachsenen Tieren fehlen. Als Beispiel seien hier nur die fossilen Eintagsfliegen erwähnt, bei denen die erwachsenen Tiere hauptsächlich am Flügelgeäder unterschieden werden (Abb. 30), das bei ihren wasserlebenden Larven natürlich noch nicht erkennbar ist. Die Larven sind dagegen insbesondere durch ihre verschiedenen Kiemenanhänge zu unterscheiden (Abb. 28), die wiederum den erwachsenen Tieren fehlen. Zu diesem sehr verschiedenartigen Aussehen von Larven und Imagines sowie dem Umstand, dass die Larven von verwandten Arten sich oft sehr viel ähnlicher sind als die Imagines, kommt als zusätzliche Erschwernis hinzu, dass oft mehrere nahe verwandte Arten im gleichen Lebensraum gelebt haben, deren Larven so ähnlich sein können, dass sie fossil kaum unterscheidbar sind. Aus diesen Gründen ist es nur in sehr seltenen Fällen möglich, die Artgleichheit von fossilen Insektenlarven und Imagines zu belegen. Einer dieser Ausnahmefälle ist ein einzigartiges Fossil aus dem Baltischen Bernstein (45 Millionen Jahre alt), das eine Kleinlibelle beim Schlupf aus der Larvenhaut zeigt, so dass hier die Zugehörigkeit von Larve und Imago unmittelbar bewiesen ist. Ähnliche Fälle aus dem Bernstein sind Ameisen, die beim Transport ihrer Puppen vom Harz eingeschlossen wurden, oder ganze Gruppen von Blattläusen in unterschiedlichsten Wachstumsstadien in einem Bernsteinstück.

In manchen Fällen lässt sich jedoch durch einen Vergleich mit den heutigen Verwandten recht leicht feststellen, ob die gefundenen Larven und erwachsenen Insekten zumindest zur gleichen Insektenfamilie gehören (Abb. 53). Wenn dann noch die betreffenden Larven und Imagines eine vergleichbare Fundhäufigkeit und Körpergröße besitzen, so kann durchaus plausibel postuliert werden, dass Larven

und erwachsene Insekten zusammengehören. Ein Beispiel aus den Plattenkalken der Unterkreide von Brasilien sind die larvalen und adulten Wasserwanzen der Familien Naucoridae (Schwimmwanzen) und Belostomatidae (Riesenwasserwanzen) (Abb. 54-55), oder auch die Libellenlarven der gleichen Fundstelle: Etwa zwei Drittel aller fossilen Libellenlarven dieser Fundstelle lassen sich auf Grund verschiedener Merkmale (zweigliedrige Füße, gebogene Oberschenkel, kleine Köpfe mit kurzen und dicken Fühlern) der Familie der Flussjungfern (Gomphidae) zuordnen (Abb. 56), die Hälfte davon zu relativ kleinwüchsigen Vertretern, denn diese Larven besitzen mit einer Größe von 1-1½ cm bereits voll entwickelte Flügelscheiden mit einer Länge, wie sie für späte Larvenstadien kennzeichnend ist. Unter den erwachsenen Libellen kann fast die Hälfte der Funde auf Grund ihres Flügelgäders ebenfalls als Flussjungfer identifiziert werden und zwar als verschiedene Arten der kleinwüchsigen Gattung *Cordulagomphus*. Es liegt daher nahe, dass es sich bei den erwähnten Larven mit großer Wahrscheinlichkeit um Larven dieser Flussjungfergattung handelt. Von diesen Tieren ist somit ein großer Teil ihres Lebenszyklus überliefert, von sehr frühen bis zu späten Larvenstadien sowie die erwachsenen Tiere in beiden Geschlechtern.

Die Ordnung der Vielfalt

W. SCHAWALLER und G. BECHLY

Keine andere Tiergruppe kann sich mit dem großen Formenreichtum und der ungeheuren Artenvielfalt der Insekten messen. Mindestens 75 % aller Organismen-Arten auf unserem Planeten sind Insekten. Hinsichtlich der Individuenzahlen entfallen auf jeden Menschen der Erde schätzungsweise 150 Millionen Insekten. Man vermutet, dass vor allem in den tropischen Regenwäldern der Erde noch viele Millionen unentdeckte Insektenarten leben: Die niedrigsten Schätzungen gehen von immerhin zwei Millionen unbekannt Insektenarten aus, während einige Wissenschaftler sogar 15-80 Millionen unbekannte Arten für möglich halten. Um Tierarten näher untersuchen und schützen zu können, muss man sie natürlich erst einmal kennen. Die Entdeckung, Beschreibung, Benennung und Klassifizierung aller Lebewesen ist die Aufgabe der Biosystematik.

Der Systematiker ordnet alle Tiere und Pflanzen in einem hierarchischen System, in welchem die Insekten eine Klasse innerhalb der Gliedertiere bilden, die wiederum in zahlreiche Ordnungen, z.B. Libellen, Käfer, Schmetterlinge, eingeteilt wird. Jede dieser Ordnungen zeichnet sich durch bestimmte Merkmale aus und bildet eine natürliche Einheit als stammesgeschichtliche Verwandtschaftsgruppe (geschlossene Abstammungsgemeinschaft). Die moderne Systematik spiegelt also rekonstruierte Verwandtschaftsbeziehungen wider und nicht einfach nur eine Sortierung auf Grund ähnlichen Aussehens. Die Insektenordnungen werden hauptsächlich begründet und klassifiziert durch die Form der Embryonalentwicklung, die Ausbildung und Modifikation der Flügel und durch die Struktur und Funktionsweise der Mundwerkzeuge. Folgende Ordnungen werden heute unterschieden (siehe Schaubild im hinteren Innenumschlag):

Springschwänze (Collembola)

Springschwänze sind eine Ordnung der primär ungeflügelten Insekten und stehen an der Basis des Systems der Insekten. Neben der Flügellosigkeit zeichnen sich Springschwänze durch die namensgebende Sprunggabel am Hinterende des Körpers aus, die in der Ruhelage unter den Körper geklappt ist. Bei Beunruhigung wird diese Gabel plötzlich nach hinten geschlagen, und die Tiere springen dadurch um ein Vielfaches ihrer Körperlänge. Springschwänze sind winzig, meist nur 1-2 mm groß, leben aber oft in großer Zahl in der Bodenstreu von Wäldern (bis zu 2000 Exemplare in einem Kubikdezimeter), wo sie wesentlich an der Humusbildung beteiligt sind. Gelegentlich sind die kleinen weißen „Hüpfer“ auch im heimischen Blumentopf zu finden. Weltweit kennt man etwa 6000 Arten vor allem in feuchten Lebensräumen, aber auch in arktischen oder hochalpinen Gebieten (Gletscherfloh).

Zusammen mit den nahe verwandten **Beintastlern (Protura, 500 Arten)** und **Doppelschwänzen (Diplura, 800 Arten)** (Abb. 24), beides ebenfalls kleinwüchsige, bodenlebende Organismen, bilden die Springschwänze die Gruppe der Entognatha, die durch eine taschenartige Umwachsung der Mundwerkzeuge gekennzeichnet ist.

Felsenspringer (Archaeognatha)

Auch die Felsenspringer gehören zu den primär flügellosen Insekten, das heißt, ihre Vorfahren haben die Flügel nicht etwa reduziert, sondern gehen auf einen Zweig



Abb. 57. Frisch geschlüpftes Männchen von *Ephemerella ignita* aus Süddeutschland (Körperlänge ohne Schwanzfäden 12 mm). Als einzige Fluginsekten häuten sich die Eintagsfliegen noch einmal im geflügelten Zustand (*Subimago*) und sind erst dann geschlechtsreif. Foto: J. HOLSTEIN.

des Insektenstammbaumes zurück, der noch vor der evolutionären Entstehung der Flügel liegt. Sie haben eine längliche Gestalt und besitzen drei Schwanzfäden, verlängerte Unterkiefertaster sowie vergrößerte Augen, die sich in der Kopfmittle berühren. Sie leben gewöhnlich zwischen Moos und auf Baumrinde (Abb. 25), einige Arten aber auch in der Spritzwasserzone der Meeresküsten. Weltweit sind etwa 350 Arten beschrieben.

Silberfischchen (*Zygentoma*)

Die Silberfischchen sind ebenfalls flügellose Insekten und den meisten Menschen sicherlich schon einmal als unge-

betene Gäste im Haus begegnet (Abb. 26). Im Gegensatz zu den Felsenspringern besitzen sie jedoch nur kleine Punktaugen und haben auch keine verlängerten Kiefertaster. Sonstiger Körperbau und Lebensweise ähneln den Felsenspringern jedoch so sehr, dass man die beiden Gruppen früher als Borstenschwänze (*Thysanura*) zusammengefasst hat. Später entdeckte man jedoch, dass die Silberfischchen eine ganze Reihe von evolutiven Neuerungen mit den Fluginsekten teilen wie z.B. das Vorhandensein eines doppelten Kiefergelenkes, und somit mit diesen näher verwandt sind als mit den Felsenspringern. Dies ist ein gutes Beispiel dafür, dass eine große allgemeine Ähnlichkeit nicht gleichbedeutend mit naher Verwandtschaft sein muss. Weltweit gibt es ungefähr 370 verschiedene Arten von Silberfischchen.

Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*)

Die Eintagsfliegen sind eine der ursprünglichsten Insektenordnungen unter den geflügelten Insekten, die als *Pterygota* zusammengefasst werden (einschließ-

lich vieler sekundär flügelloser Insekten wie z.B. die Flöhe). Wie bei allen anderen Fluginsekten gibt es bei den Eintagsfliegen eine echte Paarung mit innerer Befruchtung, im Gegensatz zu den vorher besprochenen flügellosen Insekten, die alle noch freie Spermatropfen (Spermatophoren) absetzen. Als einzige Fluginsekten häuten sich die Eintagsfliegen noch einmal im geflügelten Stadium (Subimago) und sind dann erst geschlechtsreif (Abb. 57). Wie die Libellen können auch die Eintagsfliegen ihre Flügel noch nicht über dem Hinterleib flach zusammenlegen, anders als die moderneren Fluginsekten. Die Hinterflügel sind stets bedeutend kleiner als die Vorderflügel oder fehlen sogar ganz. Charakteristisch sind auch drei lange Schwanzborsten am Hinterleibsende, von denen die mittlere bei manchen Arten reduziert ist. Diese drei Schwanzborsten treten auch bei den Larven auf, die am Hinterleib äußere Kiemenpaare tragen und

ausschließlich im Süßwasser leben (Abb. 28). Sie ernähren sich von tierischen und pflanzlichen Abfallprodukten, dem sogenannten Detritus. Bei den erwachsenen Tieren sind die Mundwerkzeuge reduziert und funktionslos, da keine Nahrungsaufnahme mehr stattfindet. Deshalb beträgt das Lebensalter der erwachsenen Tiere oft nur wenige Stunden oder Tage, während die Larven mehrere Monate leben. Von den weltweit etwa 2000 Arten kommen in Mitteleuropa nur 70 vor.

Abb. 58. Das Weibchen der einheimischen Plattbauchlibelle Libellula depressa ist unscheinbar gefärbt (Körperlänge 40 mm), während das Männchen einen himmelblau bereiften Hinterleib besitzt. Dass Libellen stechen können ist leider ein immer noch weit verbreiteter Irrglaube. Foto: H. R. SCHWENNINGER.



Libellen (Odonata)

Libellen besitzen zwei Paar große und ähnlich gebaute Flügel mit stark spezialisiertem Flügelgeäder, die an einem dicken Brustabschnitt mit kräftiger Flugmuskulatur entspringen. Der Hinterleib ist schmal und langgestreckt und dient als Balancierstange (Abb. 58). Die Komplexaugen am sehr beweglichen Kopf sind extrem gut entwickelt, die Fühler sind hingegen stets sehr kurz. Diese Eigenschaften erlauben den räuberischen Libellen einen geschickten und rasanten Flug (ganz im Gegensatz zu den eher flatternden Eintagsfliegen) mit leistungsfähiger optischer Orientierung. Das Hinterleibsende des Männchens trägt einen Klammerapparat, mit dem das Weibchen am Vorderkörper ergriffen wird. Das festgehaltene Weibchen biegt seinen Hinterleib dann nach vorne und verbindet sich mit einem merkwürdigen sekundären Kopulationsapparat auf der Unterseite der vorderen Hinterleibsegmente des Männchens. Wegen dieser auffälligen Paarungsstellung („Paarungsrads“) werden die Libellen in Frankreich auch „Papillon d’amour“, also Liebes-schmetterling, genannt. Die Larven der Libellen leben im Wasser und sind durch eine ausklappbare Fangmaske am Kopf gekennzeichnet. Das letzte Larvenstadium verlässt das Wasser beispielsweise an einem Schilfhalm, und aus dieser Larve schlüpft dann die erwachsene Libelle. Etwa 5500 Libellenarten sind aus allen Kontinenten (mit Ausnahme der Antarktis) beschrieben, von denen nur etwa 80 Arten auch in Deutschland vorkommen.

Steinfliegen (Plecoptera)

Die Steinfliegen sind die ursprünglichste Gruppe der modernen Fluginsekten (Neoptera = alle heutigen Fluginsekten außer Eintagsfliegen und Libellen), die durch stark modifizierte und faltbare Flügel gekennzeichnet sind. Die Steinfliegen sind

auch die einzigen dieser modernen Fluginsekten, die als Primitiv-Merkmal noch zwei lange Schwanzfäden am Hinterleibsende tragen. Die Larven der Steinfliegen leben wie die Eintagsfliegenlarven und Libellenlarven im Wasser, und auch die erwachsenen Tiere halten sich meist in Wassernähe auf, weswegen sie im Volksmund früher auch als „Uferbolde“ bezeichnet wurden. Etwas mehr als 2000 Arten sind weltweit bekannt.

Heuschrecken (Saltatoria)

Bei den Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken sind die Vorderflügel verstärkt und ungefaltet, darunter liegen die breiteren und längs gefalteten Hinterflügel. Die Tiere sind meist keine gewandten Flieger, und bei einigen Formen sind die Flügel mehr oder minder reduziert. Die Hinterbeine sind als kräftige und oft auch verlängerte Sprungbeine mit dicken Hinterschenkeln ausgebildet (Abb. 59). Auffällig ist auch die Fähigkeit zur Lauterzeugung mit Schriallorganen, die bei den Langfühlerschrecken (Ensifera = Laubheuschrecken und Grillen) meist an der Basis der beiden Vorderflügel liegen, während sie sich bei den Kurzfühlerschrecken (Caelifera = Feldheuschrecken) in der Regel an den Hinterschenkeln und Vorderflügeln befinden. Die Töne entstehen durch Aneinanderreiben dieser Organe. Einhergehend mit dem Singvermögen ist das Gehör mit Hilfe von speziellen Tympanalorganen gut entwickelt, die bei den Langfühlerschrecken an den Schienen der Vorderbeine sitzen, während sie bei den Kurzfühlerschrecken beiderseits im ersten Hinterleibsring ausgebildet sind. Über 20000 Arten wurden bislang gezählt, überwiegend in den wärmeren Erdteilen. In Mitteleuropa leben immerhin knapp 200 Arten (Abb. 60). Einige Arten entwickeln riesige Schwärme, die wegen ihrer enormen Schäden an den Ernten schon in der



Abb. 59. Ein Weibchen der Eichenschrecke *Cyrtaspis scutata* aus Mittelitalien mit sichelförmigem Legebohrer. Körperlänge mit Legebohrer etwa 20 mm. Foto: J. HOLSTEIN.

Bibel als eine der sieben Plagen erwähnt wurden. Die größten Schwärme können mehr als 12 Milliarden Tiere umfassen und ungeheure Ausdehnungen von 300 km² bis maximal 5200 km² erreichen.

Früher wurden auch die **Gespens-** und **Stabschrecken (Phasmatodea, 2500 Arten)** zur Verwandtschaft der Heuschreckenartigen gezählt. Inzwischen gibt es aber Hinweise, dass sie eher mit der kleinen Ordnung der **Tarsenspinner (Embioptera, knapp 200 Arten)** verwandt sind, deren Stellung im System aber ebenfalls noch unklar ist.

Ohrwürmer (Dermaptera)

Die Vorderflügel dieser Insektengruppe sind verstärkt und haben eine Schutzfunktion; allein die darunter liegenden und kompliziert gefalteten Hinterflügel dienen dem Fluge. Der Hinterleib ist von den Vorderflügeln nicht komplett bedeckt und trägt am Ende ein Paar oft gefährlich aussehende Zangen mit ganz vielfältigen Aufgaben: Ergreifen von Beute und Abwehr von Artgenossen sowie Hilfe bei der Paarung und bei der Flügelentfaltung. Diese Zangen sind bei Männchen und Weibchen meist unterschiedlich geformt. Bei den Ohrwürmern sind die erwachsenen Tiere und die Larven gleichermaßen Landbewohner, und die Jungen leben oft gesellig mit den Eltern, die dann ein ausgeprägtes Brutpflegeverhalten zeigen. Die etwa 1800 bekannten Arten leben fast ausschließlich in den wärmeren Ländern, in Mitteleuropa sind nur sieben zum Teil



Abb. 60. Die europäische Maulwurfsgrille *Gryllotalpa* (*Gyllotalpidae*) ist durch die Umbildung der Vorderbeine zu speziellen Grabbeinen gekennzeichnet. Körperlänge 45 mm. Foto: H.-P. TSCHORSNIG.

Abb. 61. Ein Männchen des Sandohrwurms *Labidura riparia* an einem sardischen Sandstrand. Körperlänge mit Zangen 20 mm. Foto: J. HOLSTEIN.





Abb. 62. Die mediterrane Gottesanbeterin *Empusa* (*Mantodea*), durch ein markantes Kopfhorn gekennzeichnet, ist in trockener Buschvegetation gut getarnt. Körperlänge 65 mm.
Foto: H.-P. Tschornig.

weltweit verbreitete Arten nachgewiesen (Abb. 61).

Möglicherweise mit den Ohrwürmern und Dictyoptera (= Schaben, Termiten und Gottesanbeterinnen) näher verwandt ist die nur wenig bekannte Ordnung der **Grillenschaben (Grylloblattodea)**. Die 26 beschriebenen Arten sind alle flügellos und leben ausschließlich in feuchtkühlen Bergregionen von Nordamerika und Nordasien.

Schaben (Blattodea)

Die Schaben besitzen derbe Vorderflügel und häutige Hinterflügel. Beide Flügelpaare liegen in Ruhe flach auf dem Rücken. Oft sind die Flügel verkürzt, zumal bei den Weibchen. Die Fühler sind sehr lang, und am Körperende befinden sich zwei kürzere Körperanhänge (Cerci). Die drei bedornen Beinpaare unterscheiden

sich kaum voneinander und sind typische Laufbeine, denn Schaben sind sehr flinke Läufer. Man kennt bislang etwa 4000 Arten, die überwiegend in den wärmeren Ländern verbreitet sind. In Deutschland leben nur etwa ein Dutzend Arten, von denen einige eingeschleppt sind und bei uns nur in Häusern, Bäckereien usw. als „Schädlinge“ vorkommen.

Eng mit den Schaben verwandt sind die räuberischen **Gottesanbeterinnen (Mantodea)**, 1800 Arten; Abb. 62) und die im Folgenden besprochenen Termiten

Abb. 63. Sekundär flügellose Termiten-Nasensoldaten aus Neuguinea (Körperlänge 5 mm).

Diese Kaste hat ihre Mundwerkzeuge rückgebildet und dafür eine riesige Drüse im vergrößerten Kopf entwickelt, deren Leim aus der rüssel-förmigen Stirn gegen Feinde ausgespritzt wird. Foto: A. RIEDEL.



(Isoptera). Gemeinsam ist ihnen insbesondere der Umstand, dass die Eier in großen, umhüllten Paketen (so genannten Ootheken) abgelegt werden, die in einer Genitalkammer der Weibchen gebildet werden. Aus diesem Grunde ist bei allen diesen Gruppen, die oft auch als Dictyoptera zusammengefasst werden, der weibliche Legebohrer völlig zurückgebildet, da er für diese Form der Eiablage ungeeignet wäre.

Termiten (Isoptera)

Termiten besitzen wie die eng verwandten Schaben kauende Mundwerkzeuge und zwei kurze Körperanhänge. Die beiden gleich gestalteten Flügelpaare sind nur bei den erwachsenen Geschlechtstieren entwickelt und werden selbst dort nach der Paarung mittels einer Sollbruchstelle abgeworfen. Die Arbeiter und Soldaten sind flügellos (Abb. 63). Staatenbildung und Kastenbildung (Polymorphismus) treten

bei den Termiten im Verlauf der Insekten-evolution erstmalig auf. Sie werden oft auch fälschlich als „weiße Ameisen“ bezeichnet, mit den eigentlichen Ameisen sind sie aber nicht näher verwandt. Wie im Ameisen- oder Bienenstaat ist eine hochkomplizierte Kommunikation entwickelt, meist über chemische Botenstoffe. Zum Teil werden in den Termitenbauten besondere Pilzgärten auf zerkautem pflanzlichen Material angelegt. Viele Arten besitzen außerdem in einer Erweiterung des Enddarmes symbiontische Geißeltierchen (Flagellaten), welche die Hauptnahrung Holz wesentlich aufschließen. Diese Darmbewohner gehen bei der Häutung meist verloren, werden aber durch Verfüttern von Kot ersetzt. Die etwa 2300 Arten sind nur in tropischen und subtropischen Ländern verbreitet; bei uns werden sie manchmal eingeschleppt, können hier aber nicht dauerhaft überleben.

Früher wurde nicht selten auch die

kleine Ordnung der **Bodenläuse (Zoraptera)**, die weltweit nur 30 bekannte Arten umfasst, in die Nähe der Termiten gestellt. Diese Einordnung hat sich inzwischen zwar als unzutreffend erwiesen, aber derzeit sind die wahren Verwandtschaftsverhältnisse dieser rätselhaften Tierchen immer noch unklar.

Rindenläuse und Tierläuse (Psocoptera und Phthiraptera)

Bei diesen beiden Gruppen handelt es sich um ausgesprochen kleinwüchsige Insekten. Die Rindenläuse (auch Staub- oder Bücherläuse genannt) ernähren sich hauptsächlich von Schimmelpilzen, Algen und Flechten. Ihre Stirn ist halbkugelig hervorgewölbt, da an deren Innenseite einer großer Muskel ansetzt, der einen hoch komplexen Pumpenapparat bewegt. Dieser verleiht ihnen die außergewöhnliche Fähigkeit, aktiv Wasserdampf aus der Luft zu absorbieren.

Die Tierläuse umfassen die Haarlinge und Federlinge (Mallophaga) sowie die echten Läuse (Anoplura), die sämtlich als flügellose Ektoparasiten an Vögeln und Säugetieren leben. Viele der parasitischen Formen sind an ganz bestimmte Wirtstiergruppen angepasst. Auf Grund dieser engen Bindung verläuft oft auch die Evolution der Parasiten parallel zu derjenigen ihrer Wirte, das heißt, wenn eine Wirtstierart sich in mehrere Tochterarten aufspaltet, dann geschieht dies auch mit ihren Parasiten. So kam es durchaus schon vor, dass unklare Verwandtschaftsverhältnisse von bestimmten Wirbeltiergruppen durch einen Vergleich ihrer Parasiten erhellt werden konnten. Sowohl von den Rinden- und Bücherläusen als auch von den Tierläusen sind weltweit jeweils über 3000 Arten bekannt.

Die Rinden- und Tierläuse werden mit den folgenden fünf Insektenordnungen (Fransenflügler, Pflanzenläuse, Zikaden,

Coleorrhynchen und Wanzen) auch als Acercaria zusammengefasst, da die völlige Reduktion der kurzen Schwanzfäden (Cerci) und bestimmte Eigenheiten im Bau der Mundwerkzeuge auf eine nahe Verwandtschaft hindeuten.

Fransenflügler (Thysanoptera)

Die Fransenflügler, auch Blasenfüße oder Thripse genannt, sind so manchem Gärtner als Pflanzenschädling ein Begriff. An schwülen Sommerabenden fliegen die winzigen Tierchen mitunter gerne in die Augen von Spaziergängern und sind deshalb auch unter dem Namen „Gewitterfliegen“ bekannt. Ihren Namen bekamen die Fransenflügler wegen ihrer charakteristischen Flügel, deren Flügelfläche zu einem schmalen Band reduziert ist und deren Ränder mit einem dichten Saum von langen Fransen besetzt sind. Weltweit gibt es etwa 4500 verschiedene Arten.

Pflanzenläuse (Sternorrhyncha)

Zusammen mit den Zikaden, Coleorrhynchen und den Wanzen gehören die Pflanzenläuse zur Gruppe der Schnabelkerfe (Hemiptera), deren Mundwerkzeuge zu einem ganz charakteristisch gebauten „Saug schnabel“ umgebildet sind, während die meisten vorangehenden Gruppen beißende Mundwerkzeuge besitzen. Bei den Pflanzenläusen ist die Basis dieses Saugrüssels nach hinten zwischen die Vorderhüften verlagert. Innerhalb der Pflanzenläuse unterscheidet man als Untergruppen die Blattflöhe (Psyllina) und die Weißen Fliegen (Aleyrodina) sowie die Blattläuse (Aphidina) und die Schildläuse (Coccina). Weltweit gibt es etwa 15000 Arten. Obwohl viele Arten eher als Pflanzenschädlinge auffallen, gibt es auch bedeutende „Nutztiere“ unter den Pflanzenläusen: So werden aus bestimmten Schildlausarten die roten Karmin- und Cochenille-Farbstoffe hergestellt, während

die Lackschildläuse für die Herstellung von Schell-Lack große Bedeutung hatten. Eine weitere Schildlausart hat es sogar zu biblischem Ruhm gebracht, denn sie produziert einen sirupartigen Honigtau, der als Manna bekannt ist.

Zikaden (Auchenorrhyncha)

Zikaden sind ebenfalls reine Pflanzensauger (Abb. 64). Die Fühler sind kurz und borstenförmig. Beide Flügelpaare sind gut ausgebildet und liegen in Ruhe dachförmig auf dem Rücken. Die Flügel sind in der Regel dünnhäutig, zuweilen sind die Vorderflügel nach Art von Flügeldecken stärker sklerotisiert. Einzigartig für Insekten sind die Lautorgane (Trommelorgane, Tympanalorgane): Eine Platte am Hinterleib wird durch Eindellen (Muskelzug) und Zurückschnellen zum Schwingen gebracht (Frequenz bis 8000 Schläge pro Sekunde). Der Zikadengesang dient dem Finden der Geschlechter. Zu den Zikaden zählen 30000 Arten, die vor allem in den Subtropen und Tropen zu Hause sind, in Mitteleuropa leben etwa 500 Arten.

Wanzen (Heteroptera)

Die Wanzen gehören wie alle vorgehenden Insektenordnungen zu den Insekten mit so genannter unvollkommener Verwandlung (hemimetabole Insekten), das heißt, es gibt kein Puppenstadium zwischen den Larvenstadien und den erwachsenen Tieren. Anders gesagt: Die Larven ähneln von Häutung zu Häutung immer mehr dem erwachsenen Zustand.

Neben den stechend-saugenden Mundwerkzeugen zeichnen sich Wanzen vor allem durch die charakteristischen Vorderflügel aus, die auch Halbdecken (Hemelytren) genannt werden, da nur der vordere Teil verdickt und verhärtet ist, während der hintere Teil membranös bleibt. Beide Flügelpaare liegen in Ruhe flach auf dem Körper, wobei die häutigen Hinter-

flügel unter den Vorderflügeln verborgen sind (Abb. 65). Die Fühler der Wanzen bestehen aus nur wenigen Gliedern. Die Beine sind oft modifiziert, neben den gewöhnlichen Laufbeinen können Sprungbeine, Fangbeine oder Schwimmbeine ausgebildet sein. Lauterzeugung mittels Schrillorganen kommt vereinzelt vor. Mit dem Saugrüssel werden tierische oder pflanzliche Säfte aufgenommen, zu den Wanzen gehören also Räuber (z.B. auch die Bettwanze) und Pflanzensauger. Einige Gruppen leben auch im Süßwasser (Rückenschwimmer, Ruderwanzen). Weiterhin charakteristisch für Wanzen sind Stinkdrüsen an verschiedenen Stellen des Körpers, die den charakteristischen Wanzengeruch erzeugen und mit denen sie sich vor Fressfeinden schützen. Von den 40000 Arten der Erde sind etwa 800 in Mitteleuropa bekannt. Nur ganz wenige dieser Arten sind Lästlinge und Krankheitsüberträger, aber dennoch denken die meisten Menschen bei Wanzen zuerst an Bettwanzen, während sie die oft bunt gefärbten Arten fälschlich für Käfer halten.

Die nächst verwandte Gruppe der Wanzen sind die **Coleorrhyncha**, für die es noch keinen deutschen Namen gibt, und die selbst vielen Insektenkundlern kaum bekannt sind. Sie wurden früher fälschlich zu den Zikaden gezählt und bilden nun eine eigene kleine Insektenordnung mit nur 25 bekannten Arten. Diese Tiere leben ausschließlich in den feuchtkühlen Südbuchenwäldern von Chile und Neuseeland.

Netzflügler und Haften (Planipennia)

Die Netzflügler und alle folgenden Insektenordnungen werden als Holometabola zusammengefasst und zeichnen sich durch eine so genannte vollkommene Entwicklung aus, das heißt, zwischen Larvenstadien und erwachsenem Tier wird ein besonderes Puppenstadium eingeschoben, in dem der Larvenkörper aufgelöst und

Abb. 64. Die Käferzikade *Issus* (*Issidae*) lebt bei uns an trockenwarmen Standorten und saugt an Eichen, Buchen und anderen Gehölzen. Körperlänge 6 mm. Foto: J. HOLSTEIN.



umorganisiert wird. Das hat zur Folge, dass die Larven einen abrupten Verwandlungsprozess durchmachen und völlig anders aussehen als die erwachsenen Tiere.

Die Netzflügler besitzen zwei Paare reich geäderte Flügel, die in Ruhe meist dachförmig auf dem Körper liegen. Der Flug ist in der Regel eher träge, außer bei den Schmetterlingshaften (Abb. 66). Die Fühler sind stets relativ lang, im Gegensatz zu den ähnlich aussehenden, aber nicht näher verwandten Libellen. Netzflügler und deren Larven sind Räuber, ihre Mundwerkzeuge sind bei den erwach-

senen Tieren beißend, während die Kiefer der Larven zu Saugzangen umgebildet sind. So lauern beispielsweise die Larven der Ameisenjungfern (auch als „Ameisenlöwen“ bekannt) oft in selbstgebauten Bodentrichtern auf vorbeilaufende Beutetiere, die sie ergreifen, mit Verdauungssäften einspeicheln und dann aussaugen. Etwa 6000 Arten von Netzflüglern sind wissenschaftlich beschrieben, in Mitteleuropa kennt man allerdings nur recht wenige.



Abb. 65. Eine Lederwanze (*Coreidae*) mit flügelartig erweitertem Halsschild aus Nepal. Körperlänge etwa 30 mm. Foto: W. SCHAWALLER.



Abb. 66. Der Schmetterlingshaft Libelloides italicus (Ascalaphidae) aus Mittelitalien gehört zu den Netzflüglern und unterscheidet sich von Libellen unter anderem durch die langen Fühler. Flügelspannweite etwa 50 mm. Foto: J. HOLSTEIN.

Abb. 67. Der wehrhafte Stachelblattkäfer Dicladispa testacea (Chrysomelidae: Hispinae) ist im gesamten Mittelmeergebiet verbreitet. Körperlänge etwa 4 mm. Foto: J. HOLSTEIN.



In die engere Verwandtschaft der Netzflüglerartigen (Neuroptera) gehören auch die merkwürdig anmutenden **Kamelhalsfliegen (Raphidioptera, 175 Arten)** (Abb. 41) und die **Schlammfliegen (Megaloptera, 300 Arten)** mit ihren wasserlebenden Larven.

Käfer (Coleoptera)

Bezeichnend für die Käfer sind die stark sklerotisierten Vorderflügel, die als Deckflügel (Elytren) die darunter kompliziert gefalteten häutigen Hinterflügel und den Hinterleib bedecken (Abb. 67). Ausnahmsweise können die Flügeldecken auch verkürzt sein, z.B. bei den Kurzflüglern (Staphylinidae). Außerdem ist die Bauchseite der Brust und des Hinterleibes stark verhärtet, so dass der Körper von einem festen Panzer umschlossen wird. Die Mundwerkzeuge der Käfer sind kauend mit oft kräftig entwickelten Oberkiefern und unteren Teilen, die zuweilen auch zum Aufleckern von Säften geeignet sind. Die Fühler sind sehr vielgestaltig, in der Regel aber 11-gliedrig. Bei den Rüsselkäfern ist der Kopf stark nach vorn verlängert, so dass die Mundwerkzeuge an der Spitze des „Rüssels“ gelegen sind (Abb. 68). Die Beine der Käfer sind meistens Laufbeine, oft aber auch zu Grab- oder Schwimmbeinen umgebildet. Schrill- oder Zirporgane sowie auch Leuchtorgane (Glühwürmchen) kommen bei erwachsenen Käfern ebenso wie bei den Larven vor. Käfer und ihre Larven leben an Land oder im Süßwasser entweder räuberisch oder als reine Pflanzenfresser, dabei ist oft Spezialistentum ausgeprägt (z.B. Fressen von Blattläusen, Aas, Schnecken, Pilzen, Holz oder Dung). Die Lebensweise kann bei den Larven und Erwachsenen einer Art ganz unterschiedlich sein.

Die Käfer sind eine extrem artenreiche Gruppe und vielleicht die größte Insektenordnung. Weltweit sind bislang mehr als

350000 Käferarten beschrieben worden, und man vermutet, dass es mindestens doppelt so viele unentdeckte Käferarten gibt, vor allem in den nur wenig erforschten Regenwäldern der Tropen. Allein in Baden-Württemberg konnten über 5000 Arten nachgewiesen werden.

In die Verwandtschaft der Käfer (oder gar in eine Untergruppe der Käfer!?) gehört auch eine kleine Ordnung von merkwürdigen Insekten, deren Larven u.a. als Parasiten in Bienen leben: Es handelt sich um die **Fächerflügler (Strepsiptera, 532 Arten)**. Bei den Männchen dieser Tiere sind nur die Hinterflügel zum eigentlichen Flug geeignet, während die Vorderflügel zu so genannten Schwingkölbchen umgebildet sind (ähnlich wie die Hinterflügel der Zweiflügler). Die Weibchen sind flügellos und verbleiben, wie die Larven, meist als Parasiten in den Wirtstieren, aus denen nur der Hinterleib zur Befruchtung herausragt.

Hautflügler: Wespen, Ameisen und Bienen (Hymenoptera)

Hautflügler sind wie die Käfer eine überaus artenreiche Ordnung der holometabolen Insekten. Sie sind u.a. gekennzeichnet durch zwei miteinander verhakte häutige Flügelpaare sowie durch Mundwerkzeuge mit kräftigen Oberkiefern und mit kurzen leckenden oder leckend-saugenden unteren Teilen. Die Körper sind bei manchen Gruppen lebhaft metallisch glänzend, bei den Bienen im Zusammenhang mit dem Pollensammeln stark behaart. Der Hinterleib ist bei vielen Hymenopteren (mit Ausnahme der Pflanzenwespen) stielartig vom Brustteil abgesetzt (Wespentaille) und trägt bei den Weibchen einen komplizierten Legeapparat, der bei zahlreichen Arten (Stechimmen) zu einem Stechapparat mit Giftdrüse umgebildet ist. Wie schon bei den hemimetabolen Termiten treten auch



Abb. 68. Dieser schöne Rüsselkäfer (Überfamilie Curculionoidea) aus der Unterkreide von Brasilien (120 Millionen Jahre alt) ist bislang noch namenlos. Körperlänge 10 mm. Foto: B. SCHUSTER.

bei den Ameisen (Abb. 75), Wespen und Bienen Staaten- und Kastenbildung nicht selten auf, stets verbunden mit einem hochgradig komplexen Brutpflegeverhalten. Bei den sozial lebenden Arten werden in den einzelnen Kasten oftmals Flügel und Mundwerkzeuge reduziert oder umgebildet. Männchen entstehen bei allen Hautflüglern stets aus unbefruchteten Eiern und haben daher nur einen einfachen Chromosomensatz.

Abb. 69. Die Grabwespe *Ammophila* (*Sphecidae*) aus dem Wallis hat eine Eulenfalter-Raupe erbeutet und vergräbt diese als Nahrung für ihre eigenen Larven. Körperlänge der Wespe etwa 18 mm. Foto: H.-P. TSCHORSNIG.



Die Larven und ihre Ernährung sind außerordentlich vielgestaltig. So leben die Larven mehrerer artenreicher Hymenopteren-Gruppen beispielsweise als Innen- oder Außenparasiten bei anderen Insekten (insbesondere bei deren Larven, Abb. 69) und bei Spinnen. In den warmen Regionen Amerikas gibt es sogar riesige Wespen, die selbst Vogelspinnen als Nahrungsreservoir für ihre Brut überwältigen können. Die Zahl der heute bekannten Hautflüglerarten liegt bei etwa 110000, in Mitteleuropa bei etwa 8000, aber vor allem bei den parasitischen Formen ist der überwiegende Teil wohl noch lange nicht erfasst.

Zweiflügler: Schnaken, Mücken und Fliegen (**Diptera**)

Das auffälligste Merkmal der Zweiflügler ist das Vorhandensein von nur einem häutigen Flügelpaar (Name!), nämlich der Vorderflügel, während die Hinterflügel extrem verkleinert und zu so genannten Schwingkölbchen (Halteren) umgebildet sind. Diese Schwingkölbchen dienen der Stabilisierung und Steuerung des äußerst gewandten und schnellen Fluges (Frequenz bis 500 Flügelschläge pro Sekunde). Die Mundwerkzeuge sind stark spezialisiert und entweder leckend-saugend (überwiegend Fliegen) oder stechend-saugend (Mücken, Bremsen). Die Systematiker unterteilten die Zweiflügler auf Grund der unterschiedlichen Fühlerformen früher in zwei Hauptgruppen: die Schnaken (Abb. 70) und Mücken (Nematocera) mit langen fadenförmigen Fühlergeißeln sowie die Fliegen (Brachycera) mit kurzen borstenförmigen Fühlergeißeln (Abb. 5, 71). Aus Sicht der modernen stammesgeschichtlichen Systematik sind die Nematocera jedoch als künstliche Gruppierung abzulehnen, da einige Mücken näher mit den Fliegen verwandt sind. Die Dipteren registrieren mit einem besonderen Organ

an den Fühlern (Johnstonsches Organ) den Luftstrom und können damit ihren Flug kontrollieren. Dieses Organ ist bei den Männchen der Stechmücken zu einem hoch differenzierten Hörorgan zur Wahrnehmung des Flugtones der Weibchen umgebildet. Die Ernährungsweisen der erwachsenen Fliegen und Mücken sowie deren Larven sind außerordentlich vielseitig. Auch Parasitismus kommt vor (z.B. Raupenfliegen und Lausfliegen). Einige blutsaugende Arten sind Überträger von schlimmen Tropenkrankheiten bei Menschen und Vieh: Beispielsweise ist das „gefährlichste“ Tier der Welt die *Anopheles*-Mücke, welche die Tropenkrankheit Malaria überträgt, an der jährlich Millionen von Menschen sterben. Ein anderes Beispiel ist die Tsetse-Fliege, welche die Schlafkrankheit sowie die gefürchtete Nagana-Viehseuche überträgt und so die Nutztierhaltung in weiten Teilen Afrikas fast unmöglich macht.

Aus allen Teilen der Welt kennt man mindestens 150000 Arten von Zweiflüglern, in Mitteleuropa leben immerhin etwa 7500 Arten.

In die nähere Verwandtschaft der Zweiflügler gehören auch die **Schnabelhafte (Mecoptera, 500 Arten**, siehe Abbildung in der vorderen Umschlaglasche) und die sekundär flügellosen **Flöhe (Siphonaptera, 2380 Arten und Unterarten)**, die früher als Überträger der Pest gefürchtet waren.

Schmetterlinge (Lepidoptera)

Wichtige Kennzeichen der Schmetterlinge sind die stark modifizierten Mundwerkzeuge mit reduzierten Kieferladen und einem außerordentlich langen, oft aufgerollten Saugrüssel sowie zwei Paar große, mit Schuppen besetzte Flügel. Die meist artspezifische Färbung und Zeichnung der Flügel ist bedingt durch die Verteilung verschieden gefärbter und gestalteter Schuppen (Pigment- und Strukturfarben)



Abb. 70. Die europäische Kohlschnake *Tipula* (*Tipulidae*) zeigt deutlich das Hauptkennzeichen aller Zweiflügler, nämlich die zu Schwingkölbchen umgebildeten Hinterflügel. Vorderflügelänge 22 mm. Foto: H.-P. Tschorsch-Nig.

Abb. 71. Die Larven der europäischen Raupenfliege *Tachina fera* (*Tachinidae*) entwickeln sich parasitisch in Eulenfalter-Raupen, die erwachsenen Fliegen sind hingegen Blütenbesucher. Körperlänge 12 mm. Foto: H.-P. Tschorsch-Nig.





Abb. 72. Die Schmetterlingsraupen der tropisch verbreiteten Asselspinner (Cochilidae) sind durch auffällige Farbmuster und Stachelpolster gekennzeichnet.

Foto: H.-P. Tschorsnig.

(Abb. 1). Die Schmetterlingsraupen ernähren sich (Abb. 72) meist von ganz bestimmten Pflanzenarten, mit einer Vorliebe für ganz bestimmte Inhaltsstoffe der Futterpflanzen. Die erwachsenen Schmetterlinge ernähren sich mittels ihres langen Saugrüssels in der Regel von Blütennektar. Von den über 130000 bekannten Arten leben die meisten in wärmeren Lebensräumen, etwa 3000 Arten kommen in Mitteleuropa vor. Bei der traditionellen Klassifikation der Schmetterlinge in Klein- und Großschmetterlinge sowie in Nacht- und Tagfalter bilden nur die Tagfalter eine natürliche Verwandtschaftsgruppe.

Die nächsten Verwandten der Schmetterlinge sind die **Köcherfliegen (Trichoptera)**, über 7000 Arten), deren Larven im Wasser leben und skurrile Gehäuse aus Steinchen, Pflanzenteilen oder gar kleinen Schneckenhäuschen bauen. Die erwachsenen Tiere ähneln manchen Nachtfaltern, besitzen aber behaarte Flügel ohne Schuppen und längere, fadenartige Fühler.

WILLI HENNIG: Moderne stammes- geschichtliche Forschung

H. SCHMALFUSS

Der deutsche Entomologe WILLI HENNIG (1913-76) hat die stammesgeschichtliche Forschung aus einem subjektiven Gedankendunst in das Licht eindeutiger und rationaler Argumentation gerückt und somit erst zu einer richtigen Wissenschaft gemacht (Abb. 73). Hatte man früher die allgemeine Ähnlichkeit als Maß für den Verwandtschaftsgrad benutzt – je „ähnlicher“, desto näher verwandt – so wurde von HENNIG klargestellt, dass nur der gemeinsame Besitz von weiterentwickelten Merkmalen Aussagen über den Verwandtschaftsgrad zulässt.

Ein Beispiel: Obwohl der 1938 im Indischen Ozean als lebendes Fossil entdeckte Fisch *Latimeria* (Quastenflosser) viel mehr Gemeinsamkeiten („Ähnlichkeit“) mit einem Karpfen als mit einem Menschen hat, zeigt z.B. der Aufbau der Brustflosse, die schon einen Oberarmknochen sowie Elle und Speiche besitzt, dass *Latimeria* mit den Landwirbeltieren näher verwandt ist als mit den modernen Knochenfischen. HENNIG hat zur Klarstellung dieser Methodik ein Argumentationsschema entwickelt (Abb. 74), in das nur solche gemeinsamen abgeleiteten Merkmale (die er Synapomorphien nennt) eingebracht werden dürfen. Ein Merkmalszustand wird als „abgeleitet“ bezeichnet, wenn er in der betreffenden Gruppe neu erworben wurde. Einfache Merkmalsabänderungen, die

leicht unabhängig voneinander entstehen können (z.B. Vergrößerung oder Verkleinerung von Strukturen, Reduktionen, Proportionsverschiebungen usw.), dürfen in dieser Argumentation nicht verwendet werden, obwohl dies heute leider oft bei der computergestützten Systematik gemacht wird. Ebenso wenig dürfen gemeinsame Primitivmerkmale (Symplesiomorphien) als Argumente für die Verwandtschaftsanalyse eingebracht werden wie z.B. die Vierbeinigkeit bei Echsen und Schildkröten im Gegensatz zur abgeleiteten Beinlosigkeit bei Schlangen.

Grundsätzlich muss bedacht werden, dass allgemeine Aussagen wie „Taxon A und Taxon B sind nahe verwandt“ sinnlos sind. Sinnvoll sind nur Verwandtschaftshypothesen, die mindestens drei Taxa berücksichtigen, und zwar in der Form „Taxon A (z.B. Mensch) ist mit Taxon B (z.B. Schimpanse) näher verwandt als mit Taxon C (z.B. Gorilla).“

HENNIG hat sich zu Lebzeiten immer dagegen verwahrt, eine neue phylogenetische Methode entwickelt zu haben. Was er gemacht habe, sei „nur“ eine präzise und logisch durchdachte Formulierung dessen, was aus Sicht der Erkenntnistheorie über die Ermittlung stammesgeschichtlicher Verwandtschaft zu sagen sei. Eine erkenntnistheoretisch durchdachte Argumentation wurde auch vor HENNIG von scharfsinnigen Forschern angewandt, sie allgemeinverbindlich formuliert zu haben ist aber HENNIGS großes Verdienst.

Bemerkenswert ist, dass ein erster Entwurf dieser Darstellung schon 1931 von dem 18-jährigen Schüler WILLI HENNIG als Hausaufsatz angefertigt wurde (HENNIG 1978). 1950 veröffentlichte HENNIG die „Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik“, in denen er die Thematik auf 370 Seiten bearbeitet. Da der Prophet oft nichts gilt im eigenen Lande, blieb das Buch zunächst weit gehend ohne



Abb. 73. Professor Dr. phil. Dr. rer. nat. h. c. WILLI HENNIG muss als der bedeutendste biologische Theoretiker Deutschlands betrachtet werden, der heute weltweites Ansehen genießt. Seine scharfsinnige und erkenntnistheoretisch stichhaltige Methodik zur Ermittlung stammesgeschichtlicher Verwandtschaft erhob die stammesgeschichtliche Forschung und die biologische Systematik

zu objektiven Wissenschaftszweigen, deren Ergebnisse eine kritische Überprüfung erlauben. Von 1963 bis zu seinem frühen Tod 1976 wirkte WILLI HENNIG am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Zweigstelle Ludwigsburg). Foto: P. H. ARNAUD Jr. (August 1976).

Resonanz oder wurde sogar diskussionslos abgelehnt. Erst als 1966 in den USA eine englische Übersetzung erschien, kam der Stein ins Rollen. Weltweit setzte eine heftige Diskussion über die Brauchbarkeit dieser Theorie ein, die bis heute anhält. Um die Ursachen für diese Diskussion nachvollziehen zu können, müssen zunächst kurz die wesentlichen Punkte und Gedankenschritte des HENNIGSchen Theorie-Gebäudes dargestellt werden. Nach dem heutigen Kenntnisstand sind alle Organismen in Arten gegliedert. Die Arten mit sexueller Fortpflanzung sind Fortpflanzungsgemeinschaften, in denen sich alle Individuen fruchtbar miteinander kreuzen können. Alle heutigen Arten sind durch Artaufspaltung aus Vorfahren-Arten hervorgegangen – die Evolution hat sich immer auf der Artebene abgespielt. Der gemeinsame Vorfahr mehrerer Organismengruppen war immer eine einzige Art, die in einem Stammbaumschema durch einen Strich symbolisiert wird.

Die Grundfrage bei der stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsforschung ist die Frage, welche zwei von drei untersuchten Taxa (Arten oder höhere systematische Kategorien) näher miteinander verwandt sind als mit der dritten, d. h. in welcher Reihenfolge die beiden Aufspaltungsprozesse stattgefunden haben. Und diese Frage kann nur mit Hilfe der von HENNIG definierten gemeinsamen abgeleiteten Merkmale (Synapomorphien) gelöst werden. Die Synapomorphien verdanken ihre Existenz der Tatsache, dass sie bei der Vorfahren-Art als Neubildungen vor der Aufspaltung entwickelt wurden. Dabei sollte es sich immer um komplexe Merkmale handeln, deren unabhängige (konvergente) Entstehung unwahrscheinlich ist. Welche Merkmale für diese Argumentation geeignet sind, muss der betreffende Wissenschaftler herausfinden. Es muss dann nach weiteren Merkmalen gesucht

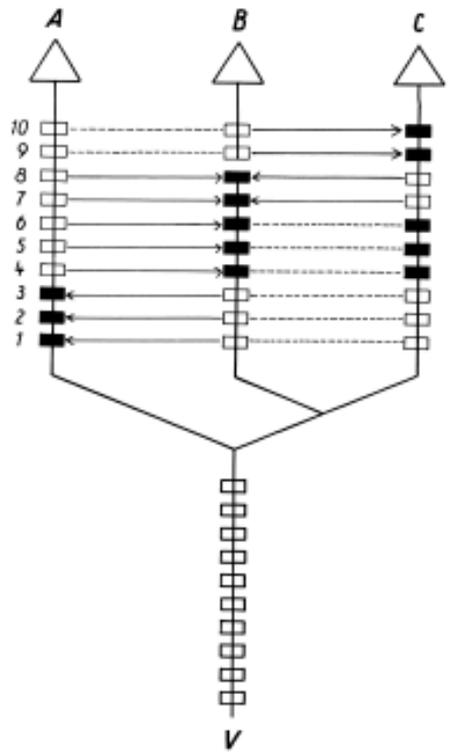


Abb. 74. Beispiel für ein HENNIGSches Argumentationsschema, mit dessen Hilfe stammesgeschichtliche Verwandtschaftsbeziehungen belegt werden können. Die Kästchen kennzeichnen Zustände eines bestimmten (nummerierten) Merkmals. Schwarze Kästchen bedeuten eine abgeleitete (apomorphe) Ausprägung dieses Merkmals, bezogen auf den ursprünglichen (plesiomorphen) Merkmalszustand beim gemeinsamen Vorfahr (V). Übereinstimmende abgeleitete Zustände bei mehreren Taxa werden als Synapomorphien bezeichnet und als Argument für eine nähere Verwandtschaft betrachtet (in der Grafik die Merkmale 4, 5 und 6 für die Taxa B und C). A, B und C sind gleichzeitig existierende Arten oder höhere monophyletische Taxa. Grafik: H. SCHMALFUSS.

werden, die die getroffene Aussage unterstützen. Computer-Programme, die möglichst viele Merkmale von unterschiedlicher Aussagekraft gleichwertig berücksichtigen, sind aus erkenntnistheoretischen Gründen für die Ermittlung dieser Verwandtschaftsverhältnisse ungeeignet, da sie letztlich statistische Berechnungen darstellen. Verwandtschaftsverhältnisse können jedoch nicht statistisch berechnet, sondern nur rekonstruiert werden, und zwar mit Hilfe einer sorgfältigen Analyse aller untersuchten Merkmale.

Die HENNIGSche Phylogenetische Systematik umfasst zwei Schritte. Der erste ist die Frage der methodischen Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen. Diese von HENNIG geforderte Methodik wurde von vielen Forschern akzeptiert. Die Diskussion entzündete sich am zweiten Schritt. Dieser besteht aus dem zwangsläufig daraus folgenden Postulat, dass die systematischen Gruppen in einer konsequent-phylogenetischen Klassifikation nur monophyletische Gruppen sein dürfen. Monophyletische Gruppen sind systematische Kategorien über der Artebene (Gattungen, Familien, Ordnungen etc.), die alle Nachfahren eines gemeinsamen Vorfahren und nur diese umfassen. Damit dürfen Taxa wie „Reptilien“, „Fische“, „Apterygoten“ (primär flügellose Insekten) und mit zunehmenden Erkenntnissen viele weitere systematische Gruppen-Namen nicht mehr in der biologischen Systematik verwendet werden, da sie nicht alle Nachfahren eines gemeinsamen Vorfahren enthalten. Dagegen sträubten sich viele renommierte Wissenschaftler vehement, z. B. gab es eine bis zu HENNIGS Tod andauernde heftige öffentliche Diskussion über diesen Punkt zwischen WILLI HENNIG und ERNST MAYR, der durch die Entwicklung des biologischen Artbegriffs berühmt geworden war. Letztlich gibt es jedoch nur die Alternative, entweder das Monophylie-Postulat zu

akzeptieren und so eine allgemein verbindliche biologische Systematik zu schaffen, oder aber der völligen Subjektivierung und damit einer unwissenschaftlichen Unverbindlichkeit der biologischen Systematik ausgeliefert zu sein.

Bei den heute vielfach durchgeführten Vergleichen des biochemischen Aufbaus der Gene („DNA“-Analyse) handelt es sich entgegen verbreiteter Vorstellungen nicht um eine neue objektivere Methodik, sondern lediglich um weitere Merkmalskomplexe, die in die Untersuchung mit einbezogen werden können und sollen. Für diese molekularen Merkmale muss genauso gründlich wie bei Struktur- oder Verhaltens-Merkmalen erarbeitet werden, warum sie als Synapomorphien betrachtet werden können. Wenn die daraus gewonnenen Aussagen im Widerspruch stehen zu Ergebnissen, die mit Hilfe anderer Merkmalskomplexe gewonnen wurden, müssen alle vorliegenden Analysen nach möglichen Fehlerquellen untersucht werden. Erst wenn die Aussagen deckungsgleich sind, können die Ergebnisse als gesichert betrachtet werden. Wenn diese molekularen Untersuchungen kritisch genug durchgeführt werden, können sie neue Perspektiven eröffnen. Mit ihrer Hilfe können z.B. bei merkmalsarmen Gruppen oder bei nahe verwandten Arten Verwandtschafts-Aussagen gemacht werden, die mit anderen Merkmalskomplexen nicht möglich sind.

WILLI HENNIG, Lebensdaten

Geboren 20. April 1913 bei Zittau in Sachsen.

1932 Abitur am Reformgymnasial-zug der Landesschule Dresden.

1932-36 Studium der Fächer Zoologie, Botanik und Geologie an der Universität Leipzig.

April 1936 Abschluss der Dissertation „Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der Cyclorrhaphen Dipteren“.

1936 Volontär am Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden.

Ab Januar 1937 am Deutschen Entomologischen Institut in Berlin, zunächst als Stipendiat der Deutschen Forschungsgemeinschaft, ab 1939 auf einer Planstelle als Assistent.

Bis 1939 hat der 26-jährige WILLI HENNIG bereits 41 Arbeiten mit über 1000 Seiten publiziert.

1939-45 Kriegsdienst in verschiedenen Teilen Europas, gegen Ende des Krieges zur Malaria-bekämpfung in Griechenland und Italien tätig.

1945-47 Kommissarischer Leiter des Zoologischen Instituts der Universität Leipzig.

1947-61 wieder am Deutschen Entomologischen Institut, das in Ost-Berlin angesiedelt war.

Zwischen 1948 und 1952 wird das Monumentalwerk „Die Larvenformen der Dipteren“ mit fast 1300 Seiten Umfang publiziert, das zu einem guten Teil in der Kriegszeit angefertigt wurde.

1950 erscheinen die „Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik“. Das Manuskript war zum Teil in britischer Kriegsgefangenschaft geschrieben worden.

Nach dem Mauerbau im August 1963 kündigt der in West-Berlin wohnende W. HENNIG seine Mitarbeit

beim in Ost-Berlin ansässigen Deutschen Entomologischen Institut, da er sonst „genötigt“ worden wäre, im Ostteil der Stadt seinen Wohnsitz zu nehmen.

1961-63 lehrt HENNIG an der Technischen Universität Berlin.

1963 übernimmt HENNIG eine ihm angebotene Abteilung für Stammes-geschichtliche Forschung am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Stellenangebote der Smithsonian Institution in Washington und der Universität von Honolulu schlägt er aus, da er im abend-ländischen Kulturraum verbleiben möchte.

1970 erhält HENNIG eine Honorar-Professur an der Universität Tübingen. Dort hält er Seminare ab, in denen phylogenetische Fragen bei vielen verschiedenen Tiergruppen behandelt werden, und er betreut Doktorarbeiten.

Am 5. November 1976 wird WILLI HENNIG im 63. Lebensjahr unvermittelt durch einen Schlaganfall aus seinem schaffensreichen Leben gerissen.

Das wissenschaftliche Lebenswerk WILLI HENNIGS umfasst 165 Publikationen mit insgesamt über 9000 Seiten und tausenden von eigenhändig angefertigten Zeichnungen. Ein vollständiges Verzeichnis von HENNIGS Publikationen findet sich in der Zeitschrift Beiträge zur Entomologie 28 (1978), S. 169-177. Das Spektrum reicht von Artbeschreibungen über zusammenfassende Darstellungen einzelner systematischer Gruppen (vor allem Dipteren) bis zu den erkenntnis-theoretischen Abhandlungen über stammesgeschichtliche Methodik und biologische Systematik, die ihm weltweiten Ruhm eingebracht haben und durch die die gesamte biologische Systematik auf ein neues wissen-schaftliches Niveau gehoben wurde.

Epilog: Eine Welt ohne Insekten

G. BECHLY

Nachdem Sie nun dieses Heft gelesen haben, werden Sie sicherlich nicht (mehr) zu den zahlreichen Zeitgenossen gehören, die Insekten immer noch als Ungeziefer ansehen, das einem im Sommer den Aufenthalt auf der Terrasse verleidet, gefährliche Krankheiten überträgt, eklige Löcher in unsere Früchte frisst, in Schwärmen die Ernten in der Dritten Welt vernichtet und überhaupt doch eigentlich völlig überflüssig zu sein scheint. Natürlich könnte man diesen verbreiteten Auffassungen auch entgegenen, dass bunte Schmetterlinge das Auge des Betrachters erfreuen, und fleißige Bienen die Blüten bestäuben und uns schmackhaften Honig liefern, doch solche „Kleinigkeiten“ dürften die kerbtierverachtenden Mitmenschen kaum überzeugen. Diese würden ihre Meinung jedoch vermutlich rasch ändern, wenn sie sich einmal vorstellen würden, wie die Evolution verlaufen sein könnte und unsere Welt heute vermutlich aussähe, wenn die Ahnen der Insekten im Devon nicht den Schritt an Land vollzogen hätten und die Welt vom Geziefer „verschont“ geblieben wäre.

In dieser hypothetischen Welt hätten vor etwa 400 Millionen Jahren die ersten Gefäßpflanzen wohl ebenfalls das feste Land besiedelt und in der Steinkohlezeit große Sumpfwälder von Farnen und Schachtelhalmgewächsen gebildet. Mit Ausnahme des Fehlens der Insekten und einiger insektenfressender Tierarten wären bis hierher kaum Veränderungen zu bemerken. Bis zum Ende der Jurazeit wäre vermutlich auch in dieser Welt eine Vielzahl von Nadelbaumgewächsen entstanden, da diese keine Insekten zur Bestäubung benötigen. Es wäre jedoch danach nicht zur Entwicklung von Blütenpflanzen gekommen, denn diese entstanden ja durch eine gemeinsame Evolution von Blütenorganen und bestäubenden Insekten, und so hätte sich die Pflanzenwelt

vermutlich kaum mehr wesentlich weiterentwickelt.

In der Triaszeit hätten einige große, reptilartige Lebewesen ihre räuberische Lebensweise beibehalten und keine kleinen, nachtlebenden Formen hervorgebracht, die sich überwiegend von Insekten ernährten. Die Konsequenzen wären beträchtlich, denn diese Tiere waren die Ahnen der Säugetiere und damit auch unsere Vorfahren! Die Herrscher des Erdmittelalters, die Dinosaurier, würden vermutlich ebenfalls entstanden sein und eine ähnliche Vielfalt erreicht haben. Da es keine Konkurrenz durch Säugetiere gegeben hätte, wäre die Artenzahl der Dinosaurier in der oberen Kreidezeit vielleicht nicht so stark zurückgegangen und einige kleine, zweibeinige Raubsaurierarten hätten den Meteoriteneinschlag am Ende der Kreidezeit möglicherweise überleben können und sich im Verlaufe des Tertiärs vielleicht sogar zu hochintelligenten Wesen weiterentwickelt.

In der Jetztzeit würde man unseren Planeten folglich kaum wiedererkennen: Die Lebewelt der Weltmeere wäre zwar fast unverändert, aber man würde weder Robben noch Wale finden. Die Zahl der Süßwasserfischarten wäre vermutlich deutlich geringer, da sich viele von Wasserinsekten und deren Larven ernähren. Obwohl in den feuchten Tropen ebenfalls üppige Wälder wüchsen, wären diese ungleich ärmer an Pflanzen- und Tierarten. Keinerlei Blüten wären zu sehen und nirgendwo hingen Früchte in den Bäumen. Keine malerischen Palmenhaine

würden die Küsten der Tropeninseln säumen. In den trockenen Regionen würden nur vereinzelte Flechten die Steine bedecken, denn es gäbe weder Kakteen noch Gräser oder Strauchwerk, denn diese Gewächse gehören alle zu den Blütenpflanzen. Dort, wo heute in Ostafrika riesige Tierherden die Grassavanne bevölkern, wäre nur ödes Land mit spärlichen Zeichen von Leben. In den gemäßigten und nördlichen Breiten gäbe es lediglich dunkle Nadelwälder, denn kein Laubbaum würde existieren und keine bunten Blätter würden den Herbst schmücken. Keine mit Tautropfen behangenen Spinnennetze würden in der Morgensonne glitzern, da es keine Insekten gäbe, die sich in solchen Spinnennetzen fangen könnten. Durch das Fehlen von Gräsern und Heidegewächsen wären waldfreie Bereiche auch hier nur von bodendeckenden Flechten und Moosen besiedelt. In den Flüssen und Seen würden natürlich auch Fische schwimmen, vielleicht gejagt von Lurchen und Reptilien, aber kein Frosch würde am Seeufer quaken und keine Eidechsen durchs Gebüsch huschen, denn auch Frösche und Eidechsen sind überwiegend Insektenfresser. Falls es überhaupt Vögel geben würde, so wären es nur wenige räuberische oder fischfressende Arten mit bezahnten Schnäbeln wie der Urvogel *Archaeopteryx*. In völliger Stille würden die Tage beginnen, ohne das allmorgendliche Konzert der Singvögel, denn diese ernähren sich hauptsächlich von Insekten oder Früchten und Samen der Blütenpflanzen.

Jede Suche nach Spuren von Zivilisation wäre erfolglos, denn nirgends gäbe es hochentwickelte Kulturen und Städte auf dieser Erde. Wenn es sie wider Erwarten doch geben sollte, so wären sie nicht von Menschen geschaffen, sondern vielleicht von hochintelligenten Nachfahren der Dinosaurier. Letzteres klingt allerdings nicht nur recht abenteuerlich, sondern ist

in der Tat auch höchst unwahrscheinlich, denn nach derzeitiger Erkenntnis setzt die Entwicklung von Hochkulturen nicht nur eine entsprechende Intelligenz voraus, sondern zudem eine sesshafte Lebensweise mit Ackerbau: Sämtliche Kultur- und Nutzpflanzen sind allerdings Blütenpflanzen, und so wäre diese insektenlose Welt wohl doch ein Ort ohne jegliche Technik und Bauwerke, ohne Kunst und Wissenschaft, ohne Verstand und Moral.

Wenn Sie also das nächste Mal ein gutes Buch lesen oder sich an den Klängen Ihrer Lieblingsmusik erfreuen und dabei eine aufsässige Stubenfliege Ihren Kunstgenuss stört, dann vergessen Sie nicht, dass Sie denselben und sogar Ihre eigene Existenz letztlich auch den kleinen Plagegeistern der Insektenwelt verdanken.

Abb. 75. Diese Ameise (Formicidae) aus der Unterkreide von Brasilien ist ungefähr 40 Millionen Jahre älter als die bislang ältesten Fossilnachweise von Ameisen im Bernstein aus der Oberkreide von New Jersey. Körperlänge 9 mm. Foto: B. SCHUSTER.

Wir danken den Herren K.A. FRICKINGER (Emmering), Dr. J. HOLSTEIN (SMNS), L. KOCH (Ennepetal), U. OBERLI (St. Gallen), Dipl.-Biol. A. RIEDEL (SMNS), Dr. D. SCHLEE (ehemals SMNS), H. TISCHLINGER (Stammham), Dr. H.-P. TSCHORSNIG (SMNS) und Prof. Dr. X. MARTÍNEZ-DELCLÒS (Barcelona) sowie H.R. SCHWENNINGER (Stuttgart) für das freundlicherweise zur Verfügung gestellte Bildmaterial. Herrn J. REIBNITZ (SMNS) sind wir für die aufwändige Erstellung der Stammbaumtafeln im Innenumschlag sehr dankbar. Herrn B. SCHUSTER (Hünstetten) gebührt besonderer Dank für die Überlassung von zahlreichen Aufnahmen der Santana-Fossilien und deren sorgfältige Bearbeitung am Computer für den Druck. Frau R. HARLING (SMNS) und Herrn H. LUMPE (SMNS) danken wir für zusätzliche Aufnahmen und Fotoarbeiten. Wir bedanken uns bei Herrn M. SCHWICKERT (Sulzbachtal) für Fotos und gestiftetes Material sowie für seine Unterstützung und umfangreiche Informationen zu den fossilen Insekten aus der Unterkreide von Brasilien. Frau Dipl.-Geol. A. GOTTMANN (SMNS), Frau Dr. K. WOLFSCHWENNINGER (SMNS) und Herrn Dr. M.

KÜHNAPFEL (Stuttgart) sei für die gründliche Durchsicht des Manuskriptes und zahlreiche Verbesserungsvorschläge gedankt.

Für tatkräftige Mitarbeit bei der Organisation der Sonderausstellung „*Ur-Geziefer – die faszinierende Evolution der Insekten*“ im Jahre 2002 im Museum am Löwentor, die dieser Band begleitet, geht unser herzlicher Dank an alle beteiligten Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (SMNS). Herrn Prof. Dr. WASCHKOWSKI und der Landesbank Baden-Württemberg danken wir für eine ansehnliche Spende zu dieser Ausstellung.

Der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart danken wir sehr für die großzügige Finanzierung des Ankaufs einer überaus bedeutenden Sammlung von fossilen Insekten aus der Unterkreide von Brasilien, die das Kernstück der erwähnten Sonderausstellung bildet und von der zahlreiche Objekte in diesem Heft abgebildet sind.

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart



Weiterführende Literatur

Fundstellen, fossile Insekten und Evolution der Gliedertiere

- ANSORGE, J. (1996): Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). –Neue Paläontologische Abhandlungen **2**: 1-132, 17 Tafeln; Dresden.
- AX, P. (1999): Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. 383 S.; Stuttgart (Fischer).
- BACHOFEN-ECHT, A. v. (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. 204 S.; Wien (Springer). [Nachdruck 1996; Straubenhardt (J. Wunderlich Verlag)]
- BECHLY, G. (1998): Santana –Die Schatzkammer fossiler Insekten aus der Unterkreide Brasiliens. –Fossilien, 2/98: 95-99, 3/98: 148-156; Korb.
- BERGSTRÖM, J., DOHLE, W., LAUTERBACH, K.-E. & WEYGOLDT, P. (1980): Arthropoden-Phylogenie. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) **23**: 1-327; Hamburg und Berlin.
- BRAUCKMANN, C. (1991): Arachniden und Insekten aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (Ober-Karbon; West-Deutschland). –Veröffentlichungen aus dem Fuhlrott-Museum **1**: 1-275; Wuppertal.
- CARPENTER, F. (1992): Superclass Hexapoda. –In: MOORE, R.C. & KAESLER, R.L. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, 3-4. XXII + 655 S.; Boulder (The Geological Society of America), Lawrence (University of Kansas).
- DETTNER, K. & PETERS, W. (Hrsg.) (1999): Lehrbuch der Entomologie. 921 S.; Stuttgart etc. (Fischer).
- FRICKINGER, K. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S.; Korb (Goldschneck).
- FRICKINGER, K. (1999): Die Fossilien von Solnhofen 2. 190 S.; Korb (Goldschneck).
- GRIMALDI, D. (Hrsg.) (1990): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. –Bulletin of the American Museum of Natural History **195**: 1-191; New York.
- HANDLIRSCH, A. (1906-1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. IX+1430 S., 51 Tafeln; Leipzig (Engelmann).
- HANDLIRSCH, A. (1925): Palaeontologie. –In: SCHRÖDER, C. (Hrsg.): Handbuch der Entomologie, Band 3: 117-306; Jena (Fischer).
- HANDLIRSCH, A. (1939): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf Phylogenetische, Palaeogeographische und allgemeine biologische Probleme. –Annalen des Naturhistorischen Museums **49**: 1-240, 16 Tafeln; Wien.
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 S.; Frankfurt a.M. (W. Kramer).
- HENNIG, W. (1986): Taschenbuch der speziellen Zoologie, Teil 2, Wirbellose II. 335 S.; Thun und Frankfurt a.M. (Harri Deutsch).
- KLAUSNITZER, B. & RICHTER, K. (1981): Stammesgeschichte der Gliedertiere. - Die Neue Brehm-Bücherei Band 541: 160 S.; Wittenberg (Ziemsen)
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1991): Chapter 6: Fossil history and the evolution of hexapod structures. –In: NAUMANN I. D. (Hrsg.): The insects of Australia, A textbook for students and research workers (2nd ed.), vol. 1: 141-179; Melbourne (Melbourne University Press).

- KUKALOVÁ-PECK, J. (1997): Chapter 19: Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. –In: F ORTEY, R.A.; THOMAS, R.H. (Hrsg.): Arthropod relationships, S. 249-268; London (Chapman & Hall).
- MAISEY, J.G. (Hrsg.) (1991): Santana fossils: an illustrated atlas. 459 S.; Neptune City (T.H.F. Publications).
- MALZ, H. & SCHRÖDER, H. (1979): Fossile Libellen –biologisch betrachtet. –Kleine Senckenberg-Reihe, 9: 1-46; Frankfurt a.M.
- MARTILL, D.M., BRITO, P.M., WENZ, S. & WILBY, P.R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. –In: J ARZEMBOWSKI E. A. (Hrsg.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils, 5. - 159 S.; London (The Palaeontological Association).
- MEISCHNER, D. (Hrsg.) (2000): Europäische Fossilagerstätten. 264 S.; Berlin (Springer).
- POINAR, G. (1992): Life in Amber. XIII + 350 S.; Stanford (Stanford University Press).
- POINAR, G. (1999): The Amber Forest. XVIII + 239 S.; Princeton (Princeton University Press).
- RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1998): Die Plattenkalke von Solnhofen. 94 S. (Reihe gelbe Taschenbuch-Führer); Treuchtlingen (Keller).
- ROHDENDORF, B. B. (Hrsg.) (1991): Fundamentals of Paleontology, Band 9: Arthropoda, Tracheata, Chelicerata. XXXI + 894 S.; New Dehli (Amerind Publications) [Übersetzung der russischen Originalausgabe von 1962].
- ROSS, A.J. & JARZEMBOWSKI, E.A. (1993): Arthropoda (Hexapoda; Insecta). –In: B ENTON, M.J. (Hrsg.): The Fossil Record 2, Chapter 21, S. 363-462; London (Chapman & Hall).
- SCHLÜTER, T. (1990): Fossil insect localities in Gondwanaland. –Entomologia generalis **15**: 61-76; Stuttgart.
- SCHMITT, M. (1994): Wie sich das Leben entwickelte –Die faszinierende Geschichte der Evolution. 176 S.; München (Mosaik).
- TISCHLINGER, H. (im Druck): Bemerkungen zur Insekten-Taphonomie der Solnhofener Plattenkalke. –Archaeopteryx; Eichstätt.
- WEITSCHAT, W. & WICHARD, W. (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. 256 S., 92 Tafeln; München (Pfeil).
- WESTHEIDE, W. & RIEGER, R. (Hrsg.) (1996): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere. XXI + 909 S.; Stuttgart (Fischer).
- WILLMANN, R. (1997): Chapter 20: Advances and problems in insect phylogeny. –In: F ORTEY, R. & THOMAS, R. (Hrsg.), Arthropod relationships, S. 269-279; London (Chapman & Hall).

Phylogenetische Systematik

- AX, P. (1988): Systematik in der Biologie. –UTB 1502: 181 S.; Stuttgart (Fischer).
- BECHLY, G. (1998): Glossary of Phylogenetic Systematics with a critic of mainstream cladism. –Webseite im Internet: <http://www.bechly.de/glossary.htm>.
- BECHLY, G. (2000): Mainstream Cladistics versus Hennigian Phylogenetic Systematics. –Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A, Nr. 613: 1-11; Stuttgart.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. 370 S.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. 263 S.; Urbana, Chicago, London (University of Illinois Press).

- HENNIG, W. (1978): Die Stellung der Systematik in der Zoologie. – *Entomologica germanica* **4**: 193-199; Stuttgart.
- HENNIG, W. (1982): *Phylogenetische Systematik*. – Pareys Studentexte 34: 246 S.; Berlin und Hamburg (Parey).
- SCHLEE, D. (1978): In Memoriam WILLI HENNIG 1913-1976. Eine biographische Skizze. – *Entomologica germanica* **4**: 377-391; Stuttgart.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992): *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. 241 S.; Stuttgart (Fischer).
- WÄGELE, J.-W. (2000): *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. 315 S.; München (Pfeil).

Insektenseiten im Internet

- Meganeura Palaeontological Newsletter (Informationen über fossile Insekten):
<http://www.ub.es/dpep/meganeura/meganeura.htm>
- The Tree of Life (Das phylogenetische System der Insekten):
<http://phylogeny.arizona.edu/tree/eukaryotes/animals/arthropoda/hexapoda/insecta.html>
- Insekten-Box - Fotos und Angaben zur Lebensweise heimischer Insekten (in Deutsch):
<http://www.insektenbox.de>
- Homepage über staatenbildende Insekten (in Deutsch):
http://www.geocities.com/steffie_und_christoph/insekten.html
- Entomology Index of Internet Resources (Sammlung von Weblinks zum Thema Insektenkunde):
<http://www.ent.iastate.edu/List/>
- BIOSIS Internet Resource Guide for Zoology - Insecta (eine weitere Sammlung von Weblinks zum Thema Insektenkunde):
http://www.biosis.org/zrdocs/zoolinfo/grp_ins.htm
- Homepage des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (in Deutsch):
<http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/>
- Libellenkundliche Homepage von Dr. G. BECHLY, u.a. mit einer synoptischen Zeittafel der Erdzeitalter und einem kommentierten Glossar zur Phylogenetischen Systematik:
<http://www.bechly.de>

Abbildungen

Wenn nicht anders angegeben, befinden sich die abgebildeten Fossilien in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (SMNS).

Die Autoren

Dr. GÜNTER BECHLY

Jahrgang 1963. Studium der Biologie und Paläontologie an der Universität Tübingen. Seit 1999 als Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Konservator) in der Abteilung Paläontologie des Naturkundemuseums Stuttgart (Museum am Löwentor) tätig und für die Betreuung der Bernsteinammlung zuständig. Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Bernsteininsekten, die fossilen Insekten in den Plattenkalken aus der Unterkreide von Brasilien und dem Oberjura von Süddeutschland sowie insbesondere die Stammesgeschichte der Libellen (Odonata).

Dr. FABIAN HAAS

Jahrgang 1967. Studium der Biologie an der Universität Tübingen. Seit 1999 als Wissenschaftlicher Mitarbeiter und Systemadministrator an der Sektion Biosystematische Dokumentation der Universität Ulm. Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Systematik und Evolution der Ohrwürmer (Dermaptera) und die Funktionsmorphologie des Flugapparates der Insekten (insbesondere Flügelfaltung).

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER

Geboren 1950. Studium der Biologie an der Universität Mainz. Seit 1983 Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Konservator) und seit 1995 Abteilungsleiter in der Entomologischen Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart. Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Systematik und Verbreitung verschiedener Käfergruppen, insbesondere Silphidae, Agyrtidae, Prostomidae und Tenebrionidae.

Dr. HELMUT SCHMALFUSS

Jahrgang 1942. Studium der Biologie, Geologie und Paläontologie an der Universität Tübingen. Seit 1977 als Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Konservator) in der Abteilung für Stammesgeschichtliche Forschung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart tätig. Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Systematik, Verbreitung, Funktionsmorphologie und Stammesgeschichte der Asseln (Isopoda).

ULRICH SCHMID

Jahrgang 1957. Studium der Biologie und Geographie an der Universität Tübingen. Seit 1987 Biologe und Museumspädagoge am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Schloss Rosenstein). Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Taxonomie und Ökologie der Schwebfliegen (Syrphidae).



*Abb. 76. Ein Ohrwurm mit
ausgebreiteten Flügeln aus dem
Dominikanischen Bernstein (20-30
Millionen Jahre alt). Flügelspann-
weite 10 mm. Foto: D. SCHLEE.*

Lieferbare Hefte

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie C

| | | | |
|---|------------|-------------|---|
| Bitte jeweils gewünschte Anzahl Hefte eintragen. | Nr. | Euro | Vogelschutz |
| | 2 | 0.50 | Käfer – die erfolgreichste Tiergruppe der Welt |
| | 3 | 0.50 | Ammoniten |
| | 4 | 3.-- | Pflanzenwelt im Wandel |
| | 5 | 3.-- | Meteorite und Meteorkrater |
| | 6 | 3.-- | Beuteltiere |
| Lieferung erfolgt gegen Rechnung. | 9 | 3.-- | Vogelnester und Gelege |
| | 10 | 4.-- | Flechten |
| | 12 | 4.-- | Höhlen |
| | 13 | 3.-- | Winterschlaf |
| 20% Rabatt ab 10 Exemplare einer Nummer. | 14 | 3.-- | Der Mensch im Eiszeitalter |
| | 15 | 3.-- | Staatenbildende Insekten und ihre Bauten |
| | 16 | 4.-- | Asseln |
| | 17 | 3.-- | Vulkanismus |
| | 20 | 4.-- | Das Museum am Löwentor |
| | 21 | 3.-- | Umwelt in Gefahr |
| | 22 | 3.-- | Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb |
| | 23 | 4.-- | Das Stuttgarter Quartär |
| | 25 | 4.-- | Spinnentiere |
| | 26 | 4.-- | Führer durch das Museum am Löwentor |
| | 27 | 4.-- | Das Bernstein-Kabinett |
| | 28 | 5.-- | Heilpflanzen |
| | 29 | 4.-- | Aus der Geschichte des Stgt. Naturkundemus. |
| | 30 | 4.-- | Bilder aus der Gesch. des Stgt. Naturkundemus. |
| | 31 | 3.-- | Mineralien in der Technik |
| | 32 | 4.-- | Das Tertiär in Südwestdeutschland |
| | 33 | 4.-- | Schloß und Park Rosenstein |
| | 34 | 4.-- | Führer durch das Museum Schloß Rosenstein |
| | 35 | 4.-- | Der Posidonien-Schiefer und seine Fossilien |
| | 36 | 4.-- | Wirbellose Meeresbewohner |
| Bestellung per Fax, Brief oder telefonisch an: | 37 | 6.-- | Die Pflanzenwelt Australiens |
| | 38 | 4.-- | Miozäne Großsäugetiere |
| | 39 | 4.-- | Auf gläsernen Schwingen: Schwebfliegen |
| | 40 | 5.-- | Mythos Schlange |
| | 41 | 5.-- | Parasiten – Leben und leben lassen |
| | 42 | 5.-- | Das Randecker Maar |
| Gesellschaft zur Förderung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart | 43 | 6.-- | Urmenschen |
| | 44 | 5.-- | Nusplinger Plattenkalk |
| | 45 | 6.-- | Tiere im Stadtpark |
| | 46 | 7.-- | Natur in der Stadt |
| | 47 | 7.-- | Regenwald |
| | 48 | 7.-- | |

Rosenstein 1
70191 Stuttgart

Name

Straße

Telefon 0711-

8936-103

Postleitzahl, Ort

Fax 0711-

8936-100

Telefon

Fax