Über die taxonomische Gliederung und die geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea

Von Klaus Günther, Berlin-Lankwitz
(Mit 4 Textfiguren)

Das System der Phasmatodea erfuhr, im Anschluß an die wegeweisenden Arbeiten von Staal (1875, 1876), seine in den Grundzügen bis heute anerkannte Gliederung durch die bekannte Monographie von Brunner & Redtenbacher (1906—1908). Spätere Bemühungen um das System der Gespenstheuschrecken haben nur zu unwesentlichen Abänderungen geführt. Sie bestehen einmal in nomenklatorischen Berichtigungen des Werkes von Brunner & Redtenbacher durch Karny (1923); die eigentlichen systematischen Änderungen beschränkten sich darauf, daß man die von Brunner & Redtenbacher gleichwertig nebeneinander gestellten "Tribus" zu einigen wenigen Familien miteinander vereinigte (Handlirsch, 1930; Brues & Melander, 1932; Chopard, 1949). Für diese Zusammenfassungen aber wurden nur die Kriterien von Brunner & Redtenbacher benutzt, die ihre Tribus nach Maßgabe des längeren oder kürzere "Segmentum medianum" (=1. Abdominal-Segment) gruppenweise zueinander geordnet hatten.

Mit der Auffassung der so gekennzeichneten Gruppen als Familien, wie sie von den genannten späteren Autoren vorgenommen wurde, erfuhr die taxonomische Gliederung unserer Ordnung einen Rückschritt. Die verschiedenartige Länge des Segmentum medianum bei den Phasmatodea — es kann entweder deutlich kürzer sein als das Metanotum s. str., oder aber so lang wie dieses und gar länger — ist allenfalls als Merkmal in einer dichotomischen Tabelle brauchbar. Die relative Länge des Segmentum medianum ist nämlich in erster Linie ein funktionell und nicht so sehr ein phylogenetisch bedingtes Merkmal. Denn es ist kürzer als das Metanotum s. str. bei den meisten ganz ungeflügelten, länger als das Metanotum vor allem bei den geflügelten oder mit Flügelrudimenten ausgerüsteten Formen. Wenn wir also dies Kriterium für die Kennzeichnung und Gruppierung von Familien oder Unterfamilien benutzen, stehen sich mit den gebildeten

Kategorien im wesentlichen die ungeflügelten Formen auf der einen Seite und die geflügelten auf der anderen gegenüber.

Tatsächlich aber bestehen die phylogenetisch engeren Beziehungen in den beiden obersten Gruppen der Phasmatodea nicht so vorzugsweise zwischen den geflügelten Formen auf der einen, und den ungeflügelten auf der anderen Seite. Sondern die phylogenetisch zweifellos engeren Beziehungen bestehen mehrfach grade von den geflügelten zu den ungeflügelten Gattungsgruppen, wie sich dies bei unbefangener Betrachtung auch von vornherein erwarten läßt. Dieser Umstand ist für eine Revision des Systems der Phasmatodea zu berücksichtigen. Freilich wird sich zeigen, daß dies System danach unhandlicher erscheint, als es vordem nach seiner Konzeption durch Brunner & Redtenbacher und die an sie sich anschließenden Autoren der Fall war.

Hennig (1950) hat in seinen so durchdachten und umfänglich fundierten, "Grundzügen einer Theorie der phylogenetischen Systematik" die grundsätzlichen Möglichkeiten klassifizierenden Vorgehens in der speziellen Zoologie erörtert. Wir finden die Überlegenheit einer folgerecht phylogenetisch orientierten Systematik bei ihm so eingehend dargelegt, daß wir den Versuch einer möglichst konsequenten Behandlung auch der Phasmatodea nach diesen Gesichtspunkten nicht mehr zu begründen brauchen. Und ebensowenig braucht hier eine Erörterung der für solch Vorgehen sich anbietenden Methoden stattzufinden; auch sie sind von Hennig (l. c.) ausführlich dargelegt.

Die Phasmatodea stellen zweifellos eine alte, in vielen Kennzeichen noch heute recht urtümliche Entwicklungslinie der orthopteroiden Insekten dar. Aber man kann nur mit guten Gründen vermuten, daß die Ursprünge dieser selbständigen Entwicklungslinie bis ins Paläozoikum zurückreichen. Und auch die Zuordnung mesozoischer Insektenfamilien, wie der Chresmodidae Handl., der Necrophasmidae Mart. und Aeroplanidae Mart., zu den Phasmatodea ist fraglich, obwohl man sie immer wieder versucht hat. Unzweifelhafte Angehörige unserer Ordnung sind fossil nur aus dem baltischen Bernstein in ganz wenigen Einzelstücken bekannt, aber nie ausreichend beschrieben worden.

Im Gegensatz zu dem hohen Alter, das der Ordnung selbst zukommen muß, gelingt jedoch nicht, die Differenzierung auch ihrer höheren, rezenten taxonomischen Kategorien mit Sicherheit auch nur bis ins mittlere Mesozoikum zurückzuführen. Für die oberhalb der Gattungen liegenden taxonomisch-systematischen Kategorien hat Hennig (1950) in seiner "Vicarianztypenlehre" gezeigt, wie ganz bestimmte und typische rezente Verbreitungsbilder von Verwandtschaftsgruppen auf deren Entstehung im mittleren Mesozoikum, und wieder andere auf deren Entstehung gegen Ausgang des Mesozoikums deuten. Grade mit den hier gemeinten, speziellen Verbreitungsbildern und Zeitansätzen hat Hennig (l. c.) die Entstehung der Kategorien der "Familie" und der "Unterfamilie" verbinden

wollen; es liegt hier der Versuch vor, die taxonomisch-systematischen Kategorien für die gesamte spezielle Zoologie chronologisch zu fixieren und evolutionshistorisch vergleichbar und gleichwertig zu definieren.

Von höheren systematischen Kategorien der Phasmatodea kennen wir zunächst die beiden, die von Brunner & Redtenbacher (1906-1908) als die Divisionen der Arcolatae und der Anarcolatae, von Karny (1923) als die Familien der Phylliidae und der Phasmidae, von Brues & Melan-DER (1932) als die Unterordnungen der Phasmatoidea und der Bacterioidea unterschieden worden sind. Das unterscheidende Merkmal ist das Vorhandensein oder Fehlen eines schmalen, dreieckigen und leicht eingesenkten Feldes am distalen Ende der Schienen auf deren Unterseite, der sogen. "area apicalis". Unabhängig aber von diesem Unterschied treten in den beiden Gruppen völlig vergleichbare und oft einander extrem ähnliche Erscheinungsformen des Phasmatodeen-Typus auf, gradezu überraschend bei der in ungewöhnlicher Weise spezialisierten Ausprägung, wie sie uns fast ganz gleichartig bei den Gattungen Prisopus Serv. (Südamerika), Pseudoleosthenes Redt. (Madagaskar) und Phaeophasma Redt. (Borneo), die zu den Areolatae gehören, und bei Leosthenes Staal (Neu-Guinea) und Cotylosoma Wood- Mas. (Melanesien, cf. Uvarov 1935), die zu den Anareolatae gehören, entgegentritt. Wir müssen hier, wie auch sonst im Fall großer Formenähnlichkeit über die Grenze zwischen den beiden genannten Gruppen hinweg, an das Bestehen besonders spezialisierter Funktionsgestalten denken. wenn uns auch deren spezielle ökologisch- und physiologisch-funktionellen Bedingtheiten noch unbekannt sind. Sonderbar ist auch das anscheinend ganz vereinzelte Auftreten so einzigartiger Bildungen, wie der paarigen, lappen- oder trichterförmigen Anhänge seitlich an den 8. Abd.-Segmenten der QQ von Canuleius Staal und Donusa Staal (REDT. 1906; Arcolatae Südamerika) und Calynda Staal (GÜNTHER 1933; Anareolatae, Südamerika). Man ist für gewöhnlich geneigt, nach Analogieschlüssen solche vereinzelt auftretenden Sondereinrichtungen für funktionell bedingte, phylogenetische Späterwerbungen zu halten, was sie jedoch in unserem Falle nicht wohl sein können. Im übrigen aber ist der in den verschiedenen Untergruppen der Anareolatae so zahlreich entwickelte, gestreckt stabförmige und schmale Funktionstypus der Phasmatodea bei den Areolatae nur spärlich und nur in gemäßigterer Ausprägung vertreten.

Die Angehörigen beider Hauptgruppen kommen im gesamten Verbreitungsgebiet der rezenten Phasmatodeen nebeneinander vor, außer in Australien, wo die Areolatae fehlen. Auch auf Neu-Guinea und in Melanesien sind sie nur mit wenigen, deutlich spät dorthin gelangten Arten vertreten. Das Fehlen der Phylliidae (= Areolatae) in Australien könnte zunächst entweder darauf deuten, daß diese Familie von ihrem Ausbreitungszentrum her nach Australien nicht mehr gelangen konnte, bevor es endgültig isoliert war, also nicht vor dem Ausgang des Mesozoikums. Dann wäre diese Familie vielleicht nicht älter als die jüngere Kreide. Oder aber die Phyl-

liidae (= Areolatae) könnten alter holarktischer Herkunft sein und einen alten, nördlichen Vicarianzpartner für die gondwanische Gruppe der Phasmidae (= Anareolatae) darstellen. Tatsächlich leben noch heute deren ursprünglichste Vertreter im australisch-melanesischen Gebiet, und die gegenseitige Isolierung und selbständige Differenzierung beider Gruppen wäre dann durch das Tethys-Meer bewirkt worden.

Jedoch sind beide hier als Alternative erwogene Möglichkeiten unwahrscheinlich. Gegen die zweite spricht, daß die Phylliidae - ebenso wie übrigens die Phasmidae — die Holarktis heute nur an ihrem Südrande mit ganz wenigen, abgeleiteten Formen besiedeln. Die fast ausschließliche Masse der Phylliidae gehört den Tropen an, und wir können als die urtümlichsten Angehörigen dieser Familie bedenkenlos einige Tribus in der Unterfamilie der Pseudophasminae bezeichnen, die hauptsächlich der Neogaea angehört. Gegen die erste oben vorgeschlagene Möglichkeit eines vergleichsweise jungen und etwa südamerikanischen Ursprunges der Phyllijdae sprechen wieder andere Gründe: einmal gehören zu den Phyllidae die rein gondwanisch verbreiteten Unterfamilien der Phylliinae und der Heteropteryginae; von ihnen stehen die Phylliinae den Prisopini an Primitivität kaum nach und sind vielleicht wirklich näher verwandt mit ihnen, während die spezialisierten Heteropteryginae nur unklare und gar nicht so rezent anmutende Verwandtschaftsbeziehungen zu den südamerikanischen Phylliidae erkennen lassen. Zum anderen sind die Prisopini außer in der Neogaea mit einigen Gattungen auch auf Madagaskar und sogar auf Borneo vertreten. Alle diese Tatsachen aber sprechen gegen einen nur bis ins ausgehende Mesozoikum zurückführenden Ursprung der Phylliidae (=Areolatae).

In der Familie der Phasmidae (=Anareolatae) halten wir für die ursprünglichsten Unterfamilien die Podacanthinae, die australisch-südgondwanisch, und die Phasminae, die mit ihren primitiveren Gattungen australisch-melanesisch verbreitet sind. Von dort sind die Phasminae auch nach Madagaskar und vor allem nach Insulinde und den Philippinen, und mit spezialisiert flügellosen Gattungen schließlich bis nach Indien und China vorgedrungen. Ihnen am nächsten stehen vielleicht die Phibalosiminae, die fast ganz in Süd- und Mittelamerika, mit einer Gattung aber auch auf Madagaskar vertreten sind.

Es ist deutlich, daß eine zoogeographische Analyse zur Frage des Alters und der jeweiligen Herkunft der beiden hier als Familien aufgefaßte Gruppen in der Ordnung Phasmatodea nur wenig beizutragen vermag. Eingehendere Kenntnis des noch existierenden Formenbestandes der Phasmatodeen drängt die Überzeugung auf, daß der Grund für dies unbefriedigende Ergebnis in einer ganz bestimmten Richtung zu suchen ist. Offenbar haben nämlich die Phasmatodea in jüngerer geologischer Vergangenheit eine im ganzen beträchtliche, aber in den verschiedenen Arealen ihrer Gesamtverbreitung verschieden intensive "Ausholzung" oder Re-

duktion ihres Typenbestandes erfahren. Die danach verbliebenen Reste doch wohl meist schon vortertiär ausgebildeter Unterfamilien haben dann in Teilen der ihnen verbliebenen Verbreitungsgebiete, und mit nur einigen Gattungen, eine anscheinend vergleichsweise intensive Spätblüte ermöglichen können. Sie führte zur wohl relativ rezenten Ausdifferenzierung einer größeren Fülle voneinander oft sehr nahestehenden Arten in bestimmten Gattungsgruppen. Hierher gehören einmal so "moderne" Formen, wie die ganz flügellosen, schmalen und stab- oder grashalmförmigen Arten der Genera Staelonchodes Kby., Carausius Staal, Baculum Sauss, in Südost-Asien, Ramulus Sauss, und Leptinia Pant, in Afrika, Dyme Staal und Heteronemia Grayin Südamerika. Bei den Phylliidae ist dieser moderne Typus nur spärlich, allenfalls von den Gattungen Canuleius Staal und Orobia Staal erreicht worden. Der andere, wohl ebenfalls oft erst recht rezent in zahlreiche Arten auseinander differenzierte Gestalttypus ist der viel ursprünglichere jener kleinen bis mittelgroßen Arten, die in beiden Geschlechtern mit wohl entwickelten Alae, aber kleinen, höchstens cycloiden Elytren versehen sind. Sie treten bei den Phylliidae mit den südamerikanischen Gattungen Stratocles Staal, Pseudophasma Kby, und Paraphasma Redt., bei den Phasmidae mit den südostasiatischen Gattungen Sipyloidea Br., Necroscia Serv., Nescicroa Karny u. a. zahlreich auf. Als einen dritten Typus von offenbar auch erst jüngerer, erfolgreicher Differenzierung könnte man noch den der "Wandelnden Blätter" (Phylliidae, Phylliinae) im Bereich des indischen Ozeans nennen.

Wir geben anschließend den Versuch einer dichotomischen Tabelle der Familien und Unterfamilien der Phasmatodea, um diese dann noch im einzelnen zu diskutieren.

- A. Schienen am distalen Ende mit einer "area apicalis" auf der Unterseite Fam. Phylliidae Karny 1923 (= Areolatae Redt.)
- 1 (2) Ränder des Abdomens auffällig blattartig erweitert, blattartige Erweiterungen auch an den Schenkeln und zuweilen Schienen. Elytren der Ω decken fast das ganze Abdomen, die der Ω sind kaum länger als der Thorax. Antennen der Ω kaum so lang wie der Kopf, die der Ω bedeutend länger und beborstet

subfam. Phylliinae (REDT.) KARNY 1923

- 2 (1) Antennen bei 33 und Ω nicht auffällig verschiedenartig, Gestalt nicht vom Typus der "Wandelnden Blätter"
 - 3 (14) Tarsen normalerweise fünfgliederig
- 4 (9) Segmentum medianum (= 1. Abdominal-Segment) so lang wie, oder meist deutlich länger als das Metanotum s. str., meist mit Flügeln oder Flügelrudimenten, aber area apicalis der vier hinteren Schienen nie in ein Dörnchen ausgezogen und die Schenkel, falls vierkantig, nie gleichmäßig stark und spitz gedornt

- 5 (8) Klauen auf der Unterseite ohne feine Kammzähnelung
- 6 (7) Schenkel undeutlich vierkantig, ohne ventralen Mittelkiel und unbewehrt; Vorderschenkel auch an der Basis nicht komprimiert, keine Ocellen, Fühler sehr fein, körperlang, undeutlich gegliedert. Borneo

subfam. Korinninae nov.

7 (6) Wenn die Schenkel wie unter 6 gebildet sind, dann haben die Tiere entweder Ocellen oder sie sind flügellos; sonst sind die Schenkel entweder mit deutlich ausgeprägtem oder gedörneltem Mittelkiel versehen, oder die Vorderschenkel sind — besonders an der Basis — deutlich komprimiert. Mit oder ohne Flugorgane, amerikanische Gattungen, einige auch auf Madagaskar, eine auf Borneo

subfam. Pseudophasminae Heb. 1919

8 (5) Elytren, falls vorhanden, faden- oder pfriemförmig, Klauen ventral fein gekämmt. Orientalische Region

subfam. Aschiphasminae (KBY. 1904, REDT.) KARNY 1923

- 9 (4) Segmentum medianum deutlich und meist viel kürzer als das Metanotum s. str., flügellos; oder die area apicalis der vier Hinterschienen in je ein Dörnchen ausgezogen, dann sind meist Flügelrudimente vorhanden und die deutlich vierkantigen Schenkel sind fast stets gleichmäßig stark gedornt
- 10 (11) Fühler kürzer als die Vorderschenkel (nur bei Xylica Karsch länger), ungeflügelt. Aethiopis, Madagaskar; Mediterrangebiet

subfam. Bacillinae (REDT.) KARNY 1923

- 11 (10) Fühler deutlich länger als die Vorderschenkel; geflügelt und ungeflügelt. Nicht in Afrika oder dem Mediterrangebiet
- 12 (13) Wenn geflügelt oder mit Flügelrudimenten, dann areae apicales mit je einem kleinen Dörnchen, wenn ganz ohne Flügelrudimente, dann areae apicales oft ohne Dörnchen, aber Vorderbrust mit 2 rauhen Höckern nebeneinander. Hinterindien, Insulinde, Molukken, Philippinen, Neu-Guinea, Mikro- und Melanesien; Madagaskar

subfam. Heteropteryginae (Redt.) Karny 1922

13 (12) Ungeflügelt mit stets ungedornten areae apicales, stets ohne rauhen Doppelhöcker des Prosternums. Südamerika, Madagaskar

subfam. Pygirrhynchinae (REDT.) KARNY 1923

- 14 (3) Tarsen nur mit 3 Gliedern, ungeflügelt, klein. Kalifornien subfam. Timeminae CAUDELL 1903
- B. Schienen am distalen Ende ohne eine "area apicalis" auf der Unterseite Fam. Phasmidae Karny 1923

(=Anareolatae Redt.)

1 (14) Antennen kürzer als die Vorderschenkel; wenn länger, dann nie fast körperlang, doch kräftig und deutlich gegliedert, in diesem Fall sind die unteren Kanten der 4 hinteren Schenkel meist deutlich und gleichmäßig gesägt oder gezähnt, und die Tiere sind entweder geflügelt oder ihr Segmentum ist so lang oder länger wie das Metanotum s. str.

2 (3) Antennen deutlich kürzer als die Vorderschenkel, diese und die unteren Kanten der 4 Hinterschenkel glatt, nie gesägt oder gezähnt; Gestalt entweder stabförmig gestreckt oder gedrungen, aber dann klein, meist unbewehrt; Analsegment der 33 nicht gespalten oder in Loben ausgezogen. Afrika, Madagaskar, Australien, Neuseeland; vereinzelt Zentralund Südasien, Insulinde, Neu-Guinea

subfam. Pachymorphinae Karny 1923

- 3 (2) Antennen entweder länger als die Vorderschenkel, oder diese sind wenigstens bei den ♀♀ an der Basis oben deutlich gesägt; mit Flügeln (Flügelrudimenten) oder ungeflügelt
- 4 (5) Vorderschenkel im Querschnitt beinahe dreikantig, wenigstens an der Basis oben gesägt, mit Flügeln (Flügelrudimenten) oder einem Segmentum medianum, das länger als das Metanotum s. str. ist; bei zumindest an der Basis oben nicht gesägten Vorderschenkeln und kürzerem Segmentum medianum: schmale, stabförmige, ungeflügelte Arten in Indien, Hinterindien und Indonesien, deren 33 ein gespaltenes, in 2 Loben ausgezogenes Analsegment tragen. Südostasien, Australien, Neuseeland

subfam. Phasminae Karny 1923

- (4) Vorderschenkel selten im Querschnitt dreieckig, dann auch an der Basis nicht gesägt oder gezähnt (Ausnahme: die flügellosen Cladoxerini, Phibalosominae, Südamerika, Madagaskar); Vorderschenkel meist deutlich vierkantig und dann nie nur an der Basis und nur an den oberen Kanten gesägt.
- 6 (7) Südamerika, Antillen, 1 Genus auf Madagaskar; außer bei einigen der Antillengattungen ist das Operculum der $QQ \pm$ weit über das Ende des Abdomens hinaus verlängert subfam. Phibalosominae Redt.
 - 7 (6) Nicht in Südamerika
- 8 (9) Das Operculum der \$\pi\$ bildet mit der verlängerten oft nahtlos angesetzten lamina supraanalis einen vogelschnabel-ähnlichen Ovipositor-Apparat, und (oder) die Hinterschenkel der \$\frac{1}{2}\$ sind oft unförmig verdickt und auf der Unterseite auffällig bewehrt (Ausnahme von beidem: \$Cnipsus\$ auf Neukaledonien). Neu-Guinea, Melanesien bis Fidschi und Lord-Howe-Insel (cf. die Tribus Neopromachini, Neu-Guinea, bei den Lonchodinae) subfam. Eurycanthinae (Redt.)
 - 9 (8) Ohne die unter 8 genannten Kennzeichen
- 10 (11) Alle oder einige Schenkel mit ± zahlreichen, stumpfen Höckerzähnen oder Lappen auf den Kanten, Vorderschenkel oft deutlich komprimiert. Melanesien, Neu-Guinea; Australien, Celebes; Tonkin?

subfam. Xeroderinae nov.

11 (10) Die 4 hinteren Schenkel an den unteren Seitenkanten entweder fein und scharf gesägt oder gezähnt oder glatt; Vorderschenkel nie an der Basis komprimiert

Beitr. Ent. 3

- 12 (13) Wangen breiter als ein Auge, Flugorgane, vor allem die Elytren, kurz oder fehlend. Neu-Guinea, Philippinen, Molukken; *Platycrana* auch auf den Großen Sunda-Inseln, *Xenomachus* auf Rodriguez
 - subfam. Platycraninae (REDT.)
- 13 (12) Wangen nicht breiter als ein Auge, Flugorgane (in Australien) meist wohl entwickelt mit für die Ordnung sehr langen, langovalen, nur schwach gebuckelten Elytren. Australien, einige Arten gehen nach Neu-Guinea; Maskarenen, Madagaskar: subfam. Podacanthinae nov.
 - Zentral- und Südafrika: subfam. Palophinae (REDT.) CHOP. 1949
- 14 (1) Antennen länger als die Vorderschenkel, häufig fast körperlang, fadenförmig, besonders in der Mitte und zum Ende hin undeutlich gegliedert; ungeflügelte Arten meist schmal, stabförmig, die unteren Kanten ihrer 4 Hinterschenkel nicht gleichmäßig gesägt, meist nur mit wenigen kleinen Zähnchen vor dem distalen Ende oder unbewehrt
- 15 (16) Geflügelt oder mit deutlichen Flügelrudimenten; wenn völlig ungeflügelt, dann Segmentum medianum länger als das Metanotum s. str. oder wenigstens das Analsegment der ♂♂ nicht gespalten und in 2 Loben ausgezogen und das Analsegment der ♀♀ nicht mit vogelschnabelähnlichem aus dem Operculum und der verlängerten lamina supraanalis gebildetem Ovipositor-Apparat. Südostasien, Neu-Guinea bis Nordaustralien (zugehörige ungeflügelte Formen in Südaustralien?)
 - subfam. Necrosciinae (REDT.) KARNY 1923
- 16 (15) Ungeflügelt (Ausnahme: *Phantasca* Redt., Amazonasgebiet), Segmentum medianum fast stets viel kürzer als das Metanotum s. str.
- 17 (18) Analsegment der 33 nie gespalten und in 2 Loben ausgezogen. Süd- und Mittelamerika, einige auf den Antillen; Bactricia Kby. in Südafrika subfam. Heteronemiinae Hebard 1919
- 18 (17) Analsegment der 33 gespalten und in 2, in Profilansicht nach hinten verjüngte Loben ausgezogen, oder am Hinterrande wenigstens mit 2 oft schwachen, stets deutlichen fingerförmigen, nach innen und unten gekrümmten Fortsätzen. Südostasien, Neu-Guinea, vereinzelt Australien subfam. Lonchodinae (REDT.)

Die taxonomische Begrenzung der einzelnen, hier anerkannten Subfamilien weicht z. T. erheblich von der der Tribus bei Brunner & Redtenbacher (1906—1908) oder derjenigen der Familien und Unterfamilien der späteren Autoren ab, die sich auf die genannten Monographen stützten. Unser Vorgehen verlangt also noch eine kurze Diskussion, die sich auch auf die spezielle Verbreitung der einzelnen Subfamilien erstrecken soll. Die angewendete Nomenklatur schließt sich den von Karny (1923) gegenüber der Monographie von Brunner & Redtenbacher gegebenen Berichtigungen an, folgt ihm allerdings nicht in schon früher geklärten Ungenauigkeiten, und nicht in der Ersetzung älterer, nomenklatorisch gültiger Namen durch neue.

1. Die **Phylliinae** sind wegen des nur ihnen eigenen Gestalttypus der "Wandelnden Blätter" eine gut geschlossene, nicht artenreiche Gruppe. Die gute Entwicklung der Elytren, die bei den ♂ voll entwickelten Alae kennzeichnen die Unterfamilie als primitiv; abgeleitet wieder erscheint ihr Sexualdimorphismus in der Ausbildung der Fühler und der Alae, die den ♀♀ fehlen. Die Gattung Phyllium Ill. ist von den Seychellen und Mauritius über Ceylon, Vorder- und Hinterindien und Insulinde bis nach den Philippinen und Neu-Guinea verbreitet; in Melanesien schließt sich die Gattung Chitoniscus Staal an, während die dritte, nur nach den ♂ bekannte Gattung Nannophyllium Redt. monotypisch auf Neu-Guinea beschränkt ist (Fig. 1). Von Madagaskar sind keine Phylliinae gemeldet; daher halte ich die Angabe "Ostafrika" (Redt. 1906) für Ph. pulchrifolium

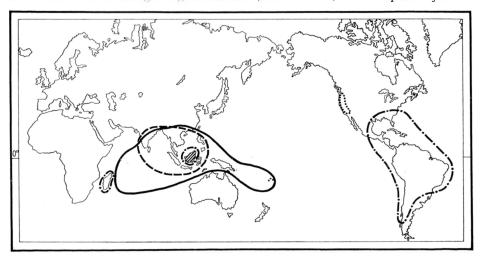


Fig. 1. Phasmatodea, Verbreitungskarte I.

---: subfam. Phylliinae
---: subfam. Aschiphasminae
---: subfam. Timeminae

schraffiert: subfam, Korinninae

Serv. für dubios, und für fraglich auch das Vorkommen auf den Philippinen. Im übrigen scheinen die Phyllium-Arten durchweg weit verbreitet zu sein (Ph. gelonus Gray, Ph. bioculatum Gray, Ph. celebicum de Haan von Mauritius und den Seychellen bis Ostindien, Assam und Insulinde oder den Molukken). Enger begrenzt erscheinen nur die Arten von Key und von Neu-Guinea. Von den papuanischen Arten ging Ph. caudatum Redt. nach den Salomonen (Gthe. 1932a) und leitet auch morphologisch zu Chitoniscus über. Für Chitoniscus halte ich heute die Fundangaben "Neu-Guinea" und "Neuseeland" (Gthe. 1932a) für dubios.

2. Die Unterfamilie der Pseudophasminae (Fig. 1) nehme ich in der überkommenen Begrenzung, zuzüglich aber der Anisomorphini, die ich nur

als Tribus der Pseudophasminae auffasse. Ihre nahe Verwandtschaft zu den Pseudophasminae (= Phasmini Redt.) hatte schon Redtenbacher 1906 betont. Diese Unterfamilie gliedert sich in eine Reihe von Tribus. deren Trennung bereits von Redtenbacher 1906 vollzogen wurde. Die Entstehung dieser Tribus möchte ich mit den verschiedenen faunengenetischen Zentren Südamerikas in Zusammenhang bringen; diese waren im frühen Tertiär offenbar deutlicher auch geographisch geschieden als heute, wo sie sich als zoogeographische Subregionen und Distrikte abzeichnen. So ist zweifellos hochandinen Ursprungs die Tribus der Anisomorphini, zu der ich auch die Gattung Xera Redt., aber nicht Timema Scudd. rechne; fast alle hierher gehörenden Arten leben in sehr hohen Gebirgslagen und sind südwärts bis Chile, nordwärts bis Sonora gelangt, zwei Anisomorpha-Arten finden sich auf den Antillen. Die Stratocleini und Pseudophasmini stammen anscheinend aus dem columbisch-amazonischen Faunendistrikt, auf den sie heute noch fast ganz beschränkt sind. Die Prexaspeini (die Zugehörigkeit von Xeropsis Redt. ist fraglich) und die Prisopini scheinen guyanisch-ostbrasilischer Herkunft zu sein, haben sich aber von dort aus nach allen Richtungen ausgebreitet. Drei zu den Prisopini gehörende Gattungen finden sich schließlich auf Madagaskar, ohne daß die Tribus in Afrika vertreten wäre. Die Zugehörigkeit kann ich nicht bezweifeln, und die Prisopini wiederholen damit einen Verbreitungstypus, der bei den Phasmatodeen mehrfach wiederkehrt und darüber hinaus eine gewisse zoogeographische Berühmtheit erlangt hat. Seine Besonderheit erklärt sich wohl aus den besonders starken klimatischen und ökologischen Schwankungen, denen Afrika im Neogen und Pleistocaen unterworfen war; sie haben die alteingewanderten neogaeischen Faunenelemente in Afrika, aber nicht auf Madagaskar aussterben lassen. Schließlich sind von Redten-BACHER 1906 noch zwei borneensische Genera zu den Prisopini gestellt worden. Sie liegen mir beide vor, und die Zugehörigkeit von Phaeophasma Redt. zu den Prisopini kann nicht bezweifelt werden, während Dajaca Redt. eine sehr aberrante Gattung darstellt von schwierig zu beurteilender Verwandtschaft. Das neogaeisch- (südatlantisch-) gondwanische Verbreitungsbild, das die Prisopini mit alledem so auffällig bieten, kann — wenigstens in unserem Falle — kaum später als im ausgehenden Mesozoikum zustande gekommen sein. Die letzte Tribus der Pseudophasminae sind schließlich die Bacunculini (nec Br. 1907) mit dem einzigen Genus Bacunculus Burm. (= Donusa Staal), das der chilenisch-patagonischen Subregion der Neogaea als andine Form angehört.

3. Eine überraschend formenarme Gruppe ist die Unterfamilie der Korinninae, die mit zwei Gattungen (Korinnis Gthr. 1932, Kalocorinnis Gthr.1944) und nur drei (vier) auf sie verteilten Arten beschränkt ist auf Borneo (Fig. 1). Ihre unscheinbare Gestalt mit wohl entwickelten Flügeln, ihre fast körperlangen, fadenfeinen Fühler lassen für sie keine näheren Beziehungen zu irgend einer der anderen Unterfamilien plausibel machen.

Ihre Gestalttypus ist der gleiche, der mit den Necrosciinengattungen Sipyloidea Br., Necroscia Serv., Orthonecroscia Kby. u. a. in Insulinde so erfolgreich und mit offenbar vergleichsweise rezenter Entfaltung auftritt. Vielleicht aber haben gerade so junger Virulenz gegenüber die wahrscheinlich älteren Korinninae sich nicht halten können.

4. Mit dem Schwerpunkt in Insulinde sind von Ceylon über Vorder- und Hinterindien bis zu den Philippinen und Molukken die Aschiphasminae verbreitet (6 Genera; Fig. 1). Durch die fehlenden oder pfriemförmig zugespitzten Elytren und besonders durch die ihnen allen zukommende feine Kammzähnelung an der Unterscite der Klauen bilden die Gattungen eine so einheitliche und geschlossene Gruppe, daß sie fast als ein junger und im

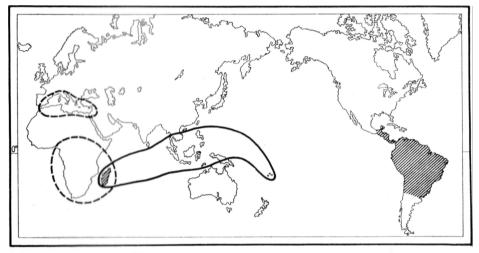


Fig. 2. Phasmatodea, Verbreitungskarte II.

- - : subfam. Bacillinae _____ : subfam. Heteropteryginae
schraffiert: subfam. Pygirrhynchinae

Sinne von Henrig (1950) "apomorpher" Komplex erscheinen könnte, der vielleicht den **Pseudo**phasminae und unter ihnen den Prexaspeini nahe steht.

5. Als Heteropteryginae fasse ich hier die von Brunner & Redtenbacher als die Tribus der Heteropterygini und der Obrimini gesonderten Gruppen zusammen (Fig. 2); von den im Anschluß an Brunner & Redtenbacher klassifizierenden Autoren waren sie sogar auf verschiedene Familien verteilt worden. Ohne Zweifel aber sind sie nahe miteinander verwandt und bilden nur eine Unterfamilie. Vor allem die Tribus der Heteropterygini unterscheidet sich von der der Obrimini fast nur durch den Besitz oder Mangel von reduzierten Elytren und Alae. Die vier zu unterscheidenden Tribus sind (1) die Heteropterygini (Malaya, Insulinde mit Celebes und den Molukken) mit deutlichen und großen Flügelrudimenten; zu ihnen gehören Heteropteryx Gray, Haaniella Kby. und

Miroceramia Gthr. 1934. Ihnen schließen sich eng an (2) die Obrimini. ohne Flügelrudimente (bis auf Pterobrimus Redt. mit sehr kleinen Elytrenresten); sie sind auf den Philippinen, auf Nordborneo und den Talaud-Inseln beheimatet und von dort auch nach den Palau-Inseln (gen. nov. ranarius Westw.), nach Neu-Guinea und Mikronesien (Heterocopus Redt.) und nach den Fidschi-Inseln (Pterobrimus Redt.) gelangt. Beide Tribus sind durch die in einen Dorn ausgezogene area apicalis der Tibien (Ausnahmen: Heterocopus Redt, und Tisamenus Staal) und durch die verlängerte und deutlich vom 10. Abd.-Segment abgesetzte lamina supraanalis der ♀♀ gekennzeichnet. Die 3. Tribus der Anisacanthini mit den Gattungen Anisacantha Redt, und Parectatosoma Wood-Mas, lebt auf Madagaskar, mit den Merkmalen der Heteroptervgini, aber ohne vom 10. Abd.-Segment abgesetzte lamina supraanalis der QQ. Die 4. Tribus endlich, die Datamini, steht den übrigen etwas ferner; ihr fehlen die Dörnchen der areae apicales an den Schienen und die laminae supraanales der \$\mathcal{Q}\$. Ihre ersten Antennenglieder sind außen mit einem oder mehreren Zähnchen versehen (Ausnahme: Epidares Redt.). Hierher gehören die Gattungen Datames Staal, Pulaemenes Staal, Dares Staal, Platumorpha Redt., Orestes Redt. und Epidares Redt. Die Datamini sind in Hinterindien und Insulinde, zahlreich auch auf den Molukken verbreitet; eine Art (Datames mouhoti Bates) geht von Hinterindien auch nach den Riu-Kiu-Inseln (REDT. 1906), Pulaemenes occipitalis Kaup (wahrscheinlich: - P. coronatus de Haan) wird außer von Celebes auch von West-Neu-Guinea gemeldet. Die Fundortangabe "Bengalen" für Platymorpha bengalensis Rdt. bezweifele ich.

- 6. Die Pygirrhynchinae (Fig. 2), eine Unterfamilie mit fast ausschließlich südamerikanischen Gattungen, fasse ich hier in der Begrenzung, die ihr schon Brunner & Redtenbacher gegeben haben. Obwohl in der äußeren Erscheinung ein deutlicher Unterschied zwischen Canuleius Staal und Orobia Staal auf der einen Seite und den übrigen Gattungen auf der anderen Seite besteht, würde eine Trennung in Tribus hier fehlgehen: Canuleius Staal steht ohne Zweifel bis auf seine mehr gestreckte Gestalt der Gattung Pygirrhynchus Serv. ziemlich nahe, während Orobia Staal, auch stabförmig gestreckt, dennoch ganz fern steht. Orobia ist das einzige nicht neogaeische, auf Madagaskar beheimatete Genus der Sulfamilie und würde damit das schon für die Prisopini diskutierte Verbreitungsbild, Südamerika und Madagaskar, auch für die Pygirhynchinae wiederholen. Aber ich halte die Stellung von Orobia Staal bei den Pygirrhynchinae für unsicher. Gegen ihre Zuordnung zu den Bacillinae, die mit mehreren Gattungen auf Madagaskar vertreten sind, sprechen im wesentlichen die langen Antennen von Orobia.
- 7. Die Bacillinae (Fig. 2) zerfallen nach der Gestalt ihres dritten Antennengliedes bei Brunner & Redtenbacher in drei Gattungsgruppen, die wohl natürlich sind und Tribuscharakter beanspruchen können. Von ihnen sind die Xylicini (Ocnobius Redt., Xylica Karsch, Batycharax Kby.)

wohl die ursprünglichsten, sie leben im afrikanischen Regen- und Steppenwaldgebiet; Xylica hat eine Art auch auf Madagaskar. Die (2) Antongiliini (6 Gattungen) leben fast ausschließlich auf Madagaskar, bis auf Phalces Staal, der mit einer Art in Süd- und Ostafrika als Steppenbewohner beheimatet ist. Die Fundortangabe "Grusien" für diese Art, sowie die andere, madegassische Phalces-Art erscheinen mir dubios. Die (3) Bacillini endlich kommen in Südafrika (Macynia Staal) und im Mediterrangebiet vor (Bacillus Latr., Epibacillus Redt., Clonopsis Pant. 1915); sie sind Buschlandbewohner und umfassen neben Phalces die spezialisiertesten Formen der Unterfamilie. Denn hier wie allgemein bei den Phasmatodeen geht die Entwicklung von ursprünglich reich bewehrten und gedornten Arten zu den abgeleiteteren Formen der schmalen und glatten, stabförmigen Arten. Die Bacillinae halte ich für altes und autochthones afrikanisches Faunengut; sie sind vielleicht eine Schwestergruppe der Pygirrhynchinae: häutige Ähnlichkeiten in ursprünglicher Körperbewehrung und in der Bildung der Endsegmente der QQ deuten auf engere Beziehungen zwischen den beiden Gruppen. Geflügelte Formen sind in ihrem Umkreis nicht bekannt und anscheinend nicht mehr vorhanden.

- 8. Die Timeminae (Fig. 1) sind einzigartig unter den Phasmatodea durch ihre nur dreigliedrigen Tarsen. Auf die einzige Gattung Timema Scudd. und auf Kalifornien beschränkt, können sie entweder eine "apomorphe" Gruppe im Sinne von Hennig (1950) sein, mit näheren Beziehungen zu den Pseudophasminae; oder sie sind vielleicht ein Relikt eines alten, nearktischen und heute auf die Gattung Timema reduzierten Stockes der Phasmatodea. Ihr zoogeographischer Status in Parallele zu manchen anderen, auf Kalifornien beschränkten und geologisch alten Reliktformen spricht für diese zweite Möglichkeit; sie würde für Timema eine höhere kategorielle Einstufung erfordern, als wir sie hier dieser Gattung zuweisen.
- 9. Die Podacanthinae (Fig. 3) fasse ich hier mit der Begrenzung auf, die Redtenbacher (1908) seinen "Diurae" gab. Wegen ihrer ursprünglichen Gestalteigentümlichkeiten, z.B. der oft auffällig beträchtlichen Entwicklung ihrer Elytren, erscheint diese Unterfamilie neben der der Phasminae (vor allem deren australischen Gattungen) als die ursprünglichste in der Familie der Phasmidae Karny 1923 (=Anareolatae Redt.). Die Podacanthinae sind mit der Mehrzahl ihrer Genera auf Australien beschränkt (Tribus Podacanthini), werden mit einigen aber auch auf Madagaskar und den Maskarenen gefunden (Tribus Rhaphiderini). Für den madegassisch-maskarenischen Rhaphiderus alliaceus Staal werden auch Ostindien, Java und Manila als Fundorte angegeben; des weiteren sind je eine Rhaphiderus-Art (nur 33) von Manila und von Tonkin beschrieben: wahrscheinlich handelt es sich in all diesen Fällen um falsche Zuordnungen. Die verdickten und spezifisch bewehrten Hinterschenkel der 33 von Didymuria Kby. 1904 (= Diura Gray praeocc.) könnten auf eine gewisse Verwandtschaft zu den Eurycanthinae deuten.

10. Zu den Phasminae (=Acrophyllini Redt.) müssen viele Gattungen gestellt werden, die Brunner (1907) in seiner Tribus der Clitumnini untergebracht hatte. Diese völlig ungeflügelten Genera, wie Phryganistria Staal, Phobaeticus Br., Baculum Sauss. (=Clitumnus Staal, =Cuniculina Br.), Entoria Staal, Paraclitumnus Br. (=Dubreuilia Br.), Rhamphophasma Br., lassen schon nach der Bildung der Analsegmente der & nach den Fühlern und der Zähnung der Vorderschenkel keinen Zweifel an der nahen Zugehörigkeit zu geflügelten Arten mit den gleichen Kennzeichen, wie Pharnacia Staal. Und auch für die von Brunner bei den Clitumnini untergebrachten Gattungen Prosentoria Br., Metentoria Br., Ectentoria Br.,

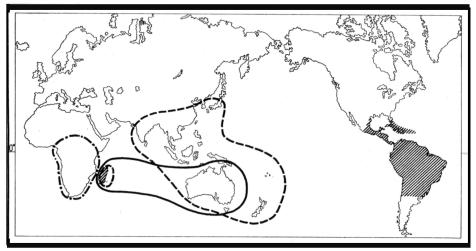


Fig. 3. Phasmatodea, Verbreitungskarte III.

subfam. Podacanthinae

---: subfam. Palophinae

schraffiert: subfam. Phibalosominae

Wood-Masonia Br., Erringtonia Br. und schließlich Medaura Staal (cf. Carl, 1913) habe ich keinen Zweifel an der engeren Verwandtschaft mit den Acrophyllini sensu Redtenbacher.

Eine Übersicht über die Tribus der Phasminae (Fig. 3) hat etwa folgendes Aussehen:

- 1 (8) Beide Geschlechter mit Flügeln oder Flügelrudimenten (Ausnahme: Austroclonistria Redt.); hauptsächlich in Australien, einige Gattungen auch auf Neu-Guinea, den Molukken und gelegentlich den Großen Sunda-Inseln, sowie Madagaskar
- 2 (3) Cerci der ♀♀ stark abgeplattet und verbreitert oder lanzettlich verlängert. Ocellen der ♂♂ stets deutlich. Genera Ctenomorpha Gray, Gray, Ctenomorphodes Karny 1923, Peloria Redt., Anchiale Staal, Paracyphocrania Redt., Onchestus Staal, Paronchestus Redt., Acrophylla Gray, Vetilia Staal, Phasma Licht., Eurycnema Serv. (= Clemacantha Rainb.)

1. Phasmini

- 3 (2) Cerci der ♀♀ kurz, schmal; keine Ocellen der ♂; Elytren und Alae der ♀♀ oft stark reduziert
 - 4 (7) Operculum der 😭 nicht auffällig verlängert
- 5 (6) Kopf gewölbt; die 4 hinteren Schenkel mit dornig gesägten unteren Kanten. Neu-Guinea. Genus Stephanacris Redt.
 - 2. Stephanacridini
- 6 (5) Kopf flach, die vier hinteren Schenkel höchstens mit einigen Dörnchen am Ende. Australien. Genera Acanthomima Kby. 1904 (= Ectus Redt.), Carnacia Sjöst. 1918 (wahrscheinlich: = Acanthomima Kby.)
 - 4. Acanthomimini
- 7 (4) Operculum der Ω weit über das Abdominalende hinaus verlängert. Keine untere Mittelleiste an den Vorderschenkeln. Madagaskar. Genus *Achrioptera Cocqu*.

 3. Achriopterini
- 8 (1) Wenigstens die QQ oder beide Geschlechter ungeflügelt (Ausnahmen: *Phasmotaenionema Navás* 1907, Philippinen, und *Hermarchus inermis Redt.*, Mikro- und Melanesien: QQ mit schuppenförmigen Flügelrudimenten). Hinterindien, Insulinde, Philippinen, Melanesien, manche Arten auch Mikro- und Polynesien, in Australien nur die in beiden Geschlechtern völlig flügellosen Genera *Arphax Staal* und *Clitarchus Staal*
- 9 (10) ♂ mit Flügeln, Segmentum medianum der ♀♀ fast oder deutlich so lang wie das Metanotum s. str. Genera Pharnacia Staal, Lobophasma Gthr. 1935, Tirachoidea Br., Nearchus Redt., Eucarcharus Br. (cf. Gthr. 1935), Hermarchus Staal, Sadyattes Staal, Diagoras Staal, Gigantophasma Sharp, Cladomimus Carl 1915, Phasmotaenionema Navás 1907
 - 5. Pharnaciini
- 10 (9) Beide Geschlechter gänzlich ohne Flugorgane; Segmentum medianum deutlich und meist viel kürzer als das Metanotum
- 11 (12) Ceylon, Vorder- und Hinterindien, Insulinde, Celebes mit Sanghir und Talaud. Genera Phryganistria Staal, Phobaeticus Br., Nesiophasma Gthr. 1934, Baculum Sauss. (= Clitumnus Staal, = Cuniculina Br.), Entoria Staal, Metentoria Br., Paraclitumnus Br., Rhamphophasma Br., Prosentoria Br., Metentoria Staal, Ectentoria Br., Wood-Masonia Br., Erringtonia Br., Medaura Br. (cf. Carl, 1913; Gthr., 1932)
 - 6. Baculini
- 12 (11) Australien, Neuseeland. Genera Clitarchus Staal, Macracantha Kby. 1904, Argosarchus Br., Arphax Staal 7. Macracanthiin

Von diesen Tribus sind wahrscheinlich manche keine natürlichen Einheiten oder noch zu weit gefaßt. Besonders die Pharnaciini und die Baculini würden vielleicht weiter, und unter Berücksichtigung des Baues der Analsegmente der 33 auch anders aufzuteilen sein.

10. Die Eurycanthinae (Fig. 4) werden hier enger als von Redtenbacher 1908 aufgefaßt, und zwar als die ganz geschlossene Gruppe ausschließlich papuanisch-melanesischer Genera, die aus den Gattungen

Eurycantha Boisd., Karabidion Montr., Canachus Staal, Poecilobactron Gthr. 1930, Trapezaspis Redt., Labidiophasma Carl 1915 und Cnipsus Redt. zusammengesetzt ist. Die anderen von Redtenbacher zu seinen Eurycanthinae gestellten Gattungen bilden teilweise die folgende Unterfamilie; einen anderen Komplex ganz unsicher zu beurteilender Gattungen von Mittelamerika und den Antillen stelle ich zu den Phibalosominae (Hesperophasma Rehn 1904 = Phantasis Sauss. praeocc., Lamponius Staal), oder zu den Heteronemiinae (Laciphorus Redt., Rhynchacris Redt., Pericentrus

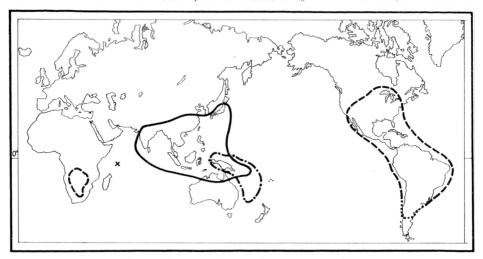


Fig. 4. Phasmatodea, Verbreitungskarte IV. subfam. Necrosciinae (die gleiche Verbreitung hat die subfam. Lonchodinae, die darüber hinaus mit 1 Art auch die Seychellen [x] besiedelt)

--- subfam. Eurycanthinae --- subfam. Heteronemiinae

restrictus Redt.). Die Gattungen Pericentropsis Gthr. 1936 und "Pericentrus" möwisi Redt. (= bicoronatus Westw., cf. Gthr. 1938) sowie "P." pinnatus Redt. sind mit den indischen Menexenus-Arten verwandt (subfam. Lonchodinae). Die übrigen Arten von Pericentrus Redt. verteilen sich auf die Gattungen Trychopeplus Shelf. 1908 (subfam. Heteronemiinae: Tr. multilobatus Redt. = laciniatus Westw. = spinosolobatus Redt.) und Apora Br. (subfam. Necrosciinae; A. nudipes Redt. = A. tibangensis Gthr 1932); oder sie sind von ganz unklarer Zugehörigkeit (Pericentrus tripinnatus Redt. verwandt mit Neopromachus Br.?), oder überhaupt dubios (P. appendiculatus Redt. kann zumindest nicht von Java stammen).

. 11. Die Unterfamilie der Xeroderinae ist einheitlich wenigstens bezüglich der näher miteinander verwandten papuanisch-australisch-melanesischen Genera Xeroderus Gray, Cooktownia Sjöst. 1919 (= Xeroderus?), Nisyrus Staal, Cotylosoma Wood-Mason und der Gattung Epicharmus

Staal von Mauritius. Im Zweifel aber bin ich betreffend die Zugehörigkeit von Leosthenes Staal (Neu-Guinea und Neu-Kaledonien-Lifu) und mehr noch von Xenophasma Redt. (Tonkin); diese beiden Gattungen hatte Redtenbacher bei den Phasminae untergebracht. Und schließlich stelle ich hierher auch die Gattung Dimorphodes Westw., sie ist zahlreich auf Celebes und Neu-Guinea vertreten, und sie halte ich wieder für wirklich näher verwandt mit Xeroderus.

- 12. Die Platycraniinae möchte ich für eine recht einheitliche, apomorphe (Hennig, 1950) Gruppe mit nahen Beziehungen zu den australischen Phasminae ansehen. Sie ist mit den Gattungen Platycrana Gray, Megacrania Kaup, Graeffea Br., Acanthograeffea Gthr. 1932, Ophicrania Kaup (= Arrhidaeus Staal = Apterrhidaeus Karny), Erastus Redt., Brachyrrhamphus Carl 1915 und Elicius Gthr. 1935 über Melanesien, Neu-Guinea, die Philippinen, die Molukken und Celebes verbreitet, mit den Genera Echetlus Staal und Anophelepis Westw. auch in Australien vertreten. Xenomachus Kby. lebt auf der Maskarenen-Insel Rodriguez, und die Gattungen Ernodes Redt. (cf. Gthr. 1932) und Ommatopseudes Gthr. 1942 auf Sumatra.
- 13. Die Unterfamilie **Phibalosominae** (Fig. 3) ist auf die Neogaea beschränkt, hat aber ein Genus (*Parabactridium Redt*.) auch auf Madagaskar; sie zerfällt in mehrere Tribus nach folgendem Schlüssel:
- 1 (2) Fühler der ♀♀ viel kürzer als die Vorderschenkel; ostbrasilischer Faunendistrikt und Madagaskar. Genera Cladoxerus Serv. und Parabactridium Redt.

 2. Cladoxerini
 - 2 (1) Antennen auch der ♀♀ länger als die Vorderschenkel
- 3 (4) Untere Mittelkante der Vorderschenkel der vorderen unteren Kante genähert; ♀♀ ohne Flügelrudimente 1. Phibalosomini
- 4 (3) Untere Mittelkante der Vorderschenkel mitten zwischen deren unterer Vorder- und Hinterkante.
- 5 (6) Beide Geschlechter mit Flügelrudimenten. Nur Antillen und Mittelamerika. Genera Haplopus Gray, Diapherodes Gray, Pterinoxylus Serv., Hesperophasma Rehn 1904, Lamponius Staal

 3. Haplopodini
- 6 (5) Wenigstens die \mathfrak{QQ} ohne Flügelrudimente. Ostbrasilischer und guyanischer Faunendistrikt. Genus Cranidium Burm. 4. Cranidiini

Verwandtschaftliche Beziehungen der Phibalosominae zu den Phasminae sind deutlich, aber im einzelnen schwer zu präzisieren, eine Übereinstimmung im Bau der letzten Abdominalsegmente und ihrer Anhänge scheint vor allem zwischen den Cladoxerini und Phasminen-Gattungen, wie Eucarcharus Br. und Nesiophasma Gthr. 1934 zu bestehen. Auf der anderen Seite erinnern die Cranidiini an die maskarenischen Rhaphiderini bei den Podacanthinae.

14. Die Palophinae (Fig. 3) stehen den Phibalosominae ohne Zweifel ziemlich nahe, aber doch wohl nicht nahe genug, um als Tribus zu ihnen

gestellt zu werden. Von den nur vier hierher gehörigen, in beiden Geschlechtern geflügelten Gattungen lebt Dematobactron Karny 1923 (= Bactrododema Redt. nec Staal) in Westafrika außerhalb des Regenwaldes, Ischnopoda Grand. im ostafrikanischen, Bactrododema Staal (nec Redt.) im südafrikanischen Buschwald und Steppengelände, Palophus Westw. im west- und innerafrikanischen Regenwalde.

15. Die Necrosciinae (Fig. 4) sind fast ganz auf die orientalische Region beschränkt (Fig. 4) und auf den Großen Sunda-Inseln besonders reich entfaltet; nordwärts gehen sie durch China nach Japan, südwärts bis Neu-Guinea, und nur ganz vereinzelte Formen finden sich noch in Australien und auf den Salemonen. Die Unterfamilie wird hier in der Begrenzung aufgefaßt, die Brunner & Redtenbacher ihr gegeben haben, unter Hinzunahme der drei Gattungen Apora Br., Acacus Br. und Diangelus Br., die Brunner bei seinen Lonchodini führte. Für die über 50 Gattungen, die hierher zu stellen sind, wäre eine Aufgliederung in Tribus vordringlich; allein ich vermag sie bei der Undurchsichtigkeit des Materials nicht zu geben.

Eine gewisse Gliederungsmöglichkeit scheint sich aus der Beschaffenheit des Operculums der 22 zu ergeben. Unter den vollgeflügelten Gattungen sind einmal solche mit flachem, am Ende verjüngt ganzrandigem Operculum, wie Sipyloidea Br., Mesaner Redt. und - schon etwas entfernter stehend — Rhamphosipyloidea Redt. und Nescicroa Karny 1923 (= Necroscia Redt. nec Serv.); als apomorphe Gruppe schließen sich an Sipyloidea die chinesisch-japanischen Genera Micadina Redt, und Sinophasma Gthr. 1940. Derartig unspezialisierte Opercula ebensowohl wie am Ende ausgeschnittene finden sich bei Calvisia Staal. Im übrigen verbindet ein am Ende deutlich ausgeschnittenes Operulum die zweifellos nahe miteinander verwandten Gattungen Apora Br., Acacus Br., Anasceles Redt., Galactea Redt., Asceles Redt., Gargantuoidea Redt. und Trachythorax Redt., denen - charakterisiert durch das gleiche Merkmal - sich Loxopsis Westw., Pomposa Redt., Paraloxopsis Gthr. 1932, Neocles Staal, Paradiacantha Redt., Marmessoidea Br. und Trigonophasma Kby. 1904 anschließen mögen. Eine dritte Gattungsgruppe ist durch das festchitinisierte, am Ende halbrohrförmig gestaltete, aber nicht verlängerte Operculum der ♀♀ ausgezeichnet (Necroscia Serv. nec Redt., Aruanoidea Redt., Scionecra Karny 1923, Aschiphasmodes Karny 1923, Paranecroscia Redt., Orthonecroscia Kby. 1904: etwas lockerer mögen sich die beiden Gattungen mit spezialisiertem, sichelförmigem und verlängertem Operculum hier anschließen: Hemiplasta Redt. und Cylindomena Gthr. 1935). Eine vierte Gattungsgruppe zeigt ein halbrohrförmiges und samt den von ihr eingeschlossenen "fila ovipositoris" deutlich verlängertes Operculum (Lamachus Staal, Lamachodes Redt., Centrophasma Redt., Centema Redt., Orxines Staal, Syringodes Redt., Diesbachia Redt., Diardia Redt.?). Eine (5.) geschlossene Gruppe bilden wohl auch die schmal stabförmigen, z. T. sehr gestreckten Formen der Gattungen Leprocaulus Redt., Phoenopharus Kby. 1904, Thrasyllus Staal und Phenacocephalus Werner 1930; sie sind durch besonders für die \$\pi\$ deutliche Neigung zur Unterdrückung der Flugorgane und breite Leisten auf den Vorderschienen, sowie hohe Kämme auf den vorderen Metatarsen ausgezeichnet. Alle diese Merkmale verbinden die letztgenannten Gattungen mit Diardia Redt., jedoch fehlt ihnen der für diese Gattung und für die ganze vorher genannte Gruppe typische Opercular-Apparat. Eine weitere (6.) Gruppe bilden vielleicht die fast oder ganz ungeflügelten Genera Oxyartes Staal, Paramenexenus Redt., Andropromachus Carl 1913, denen sich vielleicht Lopaphus Westw. (nec Redt.) und Candaules Staal, ferner Paracentema Redt. und Paramyronides Redt. noch anschließen lassen. Nach solcher allenfalls möglichen, wenn auch kaum immer natürlichen Gruppierung bleibt dann noch ein buntes Gemisch von entweder artenarmen oder recht heterogen zusammengesetzten Gattungen übrig, die keine befriedigende Gruppierung gestatten wollen.

16. Als Pachymorphinae fasse ich einmal die kurzfühlerigen und flügellosen, größtenteils afrikanischen Genera zusammen, die sich, in der Mehrzahl wohl natürlich, um Ramulus Sauss. (= Gratidia Staal) gruppieren; Brunner 1907 hatte sie zu seinen Clitumnini gestellt (Tribus Ramulini). Ramulus Sauss, mit sehr zahlreichen Arten, lebt in den afrikanischen Grasund Steppenländern südlich der Sahara, tritt mit einzelnen Arten aber auch auf Madagaskar, ferner in Persien, Zentralasien, in Indien und auf Java auf; die nahestehende Leptinia Pant. hat außer süd- und südostafrikanischen Arten auch einige Species in Südeuropa. Dazu gehören ferner die teilweise hoch spezialisierten Gattungen Phthoa Karsch und Zehntneria Br. (Südafrika), Burria Br. (Somali-Land), Macella Staal und Gongylopus Br. (China und Cochinchina), ferner Parapachymorpha Br. (Birma; "P." centurio Br. von Neu-Guinea gehört in oder neben das Genus Dimorphodes Westw., subfam. Xeroderinae). Zu einer weiteren (2.) Tribus der Hemipachymorphini stelle ich einmal das Genus Hemipachymorpha Kby. 1904, das die afrikanischen und madegassischen, von Brunner 1907 bei Pachymorpha Gray untergebrachten Arten enthält. Seine Verwandtschaft mit der Tribus Ramulini ist zweifelhaft, und ganz undurchsichtig sind die wirklichen verwandtschaftlichen Beziehungen für die weiterhin zu dieser Tribus gestellten ganz aberranten Gattungen Daqys Gthr. 1935 und "Pachymorpha" epidicus Gthr. 1935 (Celebes), Pseudopromachus Gthr. 1929 und Oreophasma Gthr. 1929 (beide Neu-Guinea). Und schließlich stelle ich hierher als (3.) Tribus der Pachymorphini die australisch-neuseeländischen Genera Pachymorpha Gray (cf. Gthr. 1932), Mimarchus Carl 1913, Micrarchus Carl 1913 und den ganz undeutbaren Acanthoderus Gray (nec Br., nec Karny 1923). Eine natürliche Gruppe bildet die Unterfamilie der Pachymorphinae in dieser Auffassung wahrscheinlich nicht. Zoogeographisch wäre die Beschränkung auf Afrika und Australien-Neuseeland, mit nur vereinzelt und sekundär nach Asien entsandten Arten, denkbar; sie würde aber für ein so hohes geologisches Alter der Gruppe sprechen, wie es für diese unscheinbaren und eben deswegen als sehr abgeleitet anzusehenden Formen wohl nicht angenommen werden kann.

17. Die Unterfamilie Lonchodinae ist hier in der Begrenzung aufgefaßt, die Brunner 1907 ihr gab, nur die Gattungen Apora Br., Acacus Br. und Diangelus Br. sind zu den Necrosciinen transferiert worden. Die Hauptkennzeichen der Gruppe liegen in dem entweder gespaltenen, in zwei Loben ausgezogenen, oder aber doch wenigstens am Hinterrande in zwei immer deutliche, etwa fingerförmige Fortsätze ausgezogenen Analsegment der 33, in den undeutlich gegliederten, fast körperlangen Fühlern und dem gänzlichen Mangel an Flugorganen; nur winzige, knopfförmige Rudimente werden bei einzelnen Arten und durchgängig bei denen des melanesischen Genus Chondrostethus Kby. gefunden. Das Merkmal der fadenfeinen langen Fühler hat aber deutliche Ausnahmen bei den robusten Arten der Gattung Menexenus Staal und gar der Gattung Pericentropsis Gthr. 1936 (Neu-Guinea), die ich freilich nur mit Zögern hierher stelle. Im ganzen aber bildet der Komplex der Gattungen Menexenus Staal, Pericentropsis Gthr. 1936 A, Prisomera Gray (nec Br., = Stheneboea Staal), Parastheneboea Carl 1913, Myronides Staal, Staelonchodes Kby. 1904 (= Lonchodes Br. nec Gray), Periphetes Staal, Greenia Kby., Carausius Staal, Chondrostethus Kby., Phasqania Kby., Lonchodes Gray (nec Br., = Prisomera Br. nec Gray) und Phenacephorus Br. eine natürliche und geschlossene Gruppe, in die wohl auch die mir nicht bekannten Mithrenus Staal und Phraortes Staal hinein gehören mögen. Diese Gattungen seien als die Tribus der Lonchodini zusammengefaßt. Es liegt für diese Tribus nahe, an eine engere Verwandtschaft zwischen ihr und den Necrosciinae zu denken, zu denen sie in ähnlicher Beziehung stehen könnten, wie die Baculini zu den Pharnaciini in der subfam. Phasminae. Aber die für die Lonchodinae typischen Bildung des Analsegments der 33 kommt bei den Necrosciinae nicht vor, und diese Tatsache läßt mich an der Möglichkeit zweifeln, die Lonchodinae näher zu den Necrosciinae zu ordnen. Darüber hinaus scheint das Merkmal der etwa körperlangen, fadenfeinen Fühler sehr abgeleitet und spät erworben zu sein; denn die zweifellos ursprünglichsten Formen der Lonchodinae, wie sie im Genus Menexenus Staal vereinigt sind, haben kürzere, oft nur halbkörperlange und deutlich gegliederte Antennen. Die Lonchodini sind von Ceylon, Vorder- und Hinterindien durch China bis Japan, vor allem aber auf den Großen Sunda-Inseln, auf Celebes, den Molukken und den Philippinen verbreitet; Arten von Carausius finden sich vereinzelt auf den Seychellen und auf Neu-Guinea, hier auch ein Periphetes. Das Genus Chondrostethus Kby. ist melanesisch.

Die andere Gattungsgruppe der Lonchodinae bildet die (2.) einheitlich Tribus der Neopromachini. Sie tritt mit dem artenreichen Genus Neopromachus Giglio-Tos 1912 auf Neu-Guinea auf, ebendort ist Eupromachus Br. beheimatet; Hyrtacus Staal ist australisch, Brachyrtacus Sharp auf Neubritannien, Manduria Staal auf den Philippinen beheimatet.

Die beiden letztgenannten Gattungen ebenso wie Eupromachus sind monotypisch. Diese Tribus ist von der vorigen dadurch unterschieden, daß die Analsegmente der & nicht eigentlich gespalten, sondern am Hinterrande nur mit zwei mitunter schwachen, fast immer aber deutlichen, etwa fingerförmigen Fortsätzen versehen sind; vor allem aber bildet bei den QQ das durch die lamina supraanalis — die oft nahtlos mit dem Analsegment verbunden ist — verlängerte Analsegment mit dem auch verlängerten Operculum einen vogelschnabelartigen Ovipositor-Apparat. Ich halte übrigens für möglich, daß diese Tribus mit den Eurycanthinae verwandt ist.

18. Die Unterfamilie der Heteronemiinae (= Bacunculini Br. nec GTHR. supra) behält die Begrenzung, die Brunner 1908 ihr gab; zu ihren sonst völlig ungeflügelten Gattungen aber tritt das mit ± wohlentwickelten Alae versehene Genus Phantasca Br. (cf. Gthr. 1940b). Die Heteronemiinae sind auf Südamerika beschränkt (Fig. 4) mit Ausnahme der südafrikanischen Gattung Bactricia Kby., deren Zugehörigkeit zu dieser Unterfamilie ich nicht bezweifle. Man kann zwei Tribus unterscheiden nach der Bildung des 9. Abdominal-Segments der 33. Bei einigen hoch spezialisierten Gattungen sind die Ränder des 9. Tergits nach unten eingebogen und liegen ventral aneinander, so daß das Segment wenigstens am Ende röhrenförmig geschlossen erscheint: Tribus Heteronemiini mit den Gattungen Heteronemia Gray, Diapheromera Gray, Pseudosermyle Caudell 1903, auch Calynda Staal (cf. Gthr. 1933) und Manomera Rehn 1907? Die Tribus ist hauptsächlich in der mittelamerikanischen und sonorischen Subregion verbreitet; einige ganz wenige Arten gehen z.T. beträchtlich weiter nordwärts in die Nearktis, Calynda Staal auch bis Bolivien und überraschender Weise Paraguay südwärts. Die andere Tribus Libethrini umfaßt sämtliche übrigen Gattungen, einschließlich der afrikanischen Bactricia Kby. und der geflügelten Gattung Phantasca, die Libethra sehr nahesteht. In dieser Tribus ist das 9. Abd.-Segment der 33 normal gebildet und sein Tergit nicht am Ende röhrenförmig geschlossen. Die Libethrini haben ihren Schwerpunkt im columbischen Faunendistrikt, sind reich auch in Mittelamerika, aber nur vereinzelt in Ostbrasilien und auf den Antillen vertreten. Phantasca Br. gehört der Amazonashylaea an, Bactricia Kby. lebt in Südafrika. Die von Brunner (1908) bei Dyme Staal und Bacunculus Br. (nec Burm.) beschriebenen drei südaustralischen Arten gehören schon wegen ihres reativ langen Segmentum medianum — sie sind flügellos — niemals hierher. Sie sind verwandt oder z.T. identisch mit den als Parasipyloidea cercata Rdt. und P. strumosa Redt. bei den Necrosciinae beschriebenen Arten. Sie mögen also bei den Necrosciinae stehen, doch sind ihre wirklichen verwandtschaftlichen Beziehungen ganz fraglich.

Verzeichnis der zitierten Literatur

Brues, L. T., & A. L. Melander, Classification of Insects. Bull. Mus. comp. Zool-Harvard, 73, 1932.

- BRUNNER V. WATTENWYL, K., & REDTENBACHER, J., Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig, 1906—1908.
- Carl, J., Phasmides nouveaux ou peu connus du Muséum de Genève. Rev. suisse Zool., 21, 1-56, 1913.
- —, Phasmiden von Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln. In: F. Sarasin und J. Roux, Nova Caledonia, A, Zool., 2, 169—194, 1915.
- CAUDELL, B., The Phasmidae or Walkingsticks, of the United States. Proc. U. S. Nat. Mus., 26, No. 1335, p. 863-885, 1903.
- Сноравр, L., Cheleutoptera. In Traité de Zoologie, publié sous la direction de P.-P. Grassé, IX, 1949.
- GÜNTHER, K., Die Phasmoiden der deutschen Kaiserin Augusta-Fluß-Expedition 1912/13. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, (1928), 597-746, 1929.
- Weitere Beiträge zur Kenntnis der Phasmoidenfauna Neu Guineas. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 15, 729-747, 1930.
- —, Beiträge zur Systematik und Geschichte der Phasmoidenfauna Ozeaniens. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 17, 753—835, 1932.
- —, Die von Prof. Dr. H. Winkler 1924/25 in Zentralborneo gesammelten Phasmoiden. Zool. Anz., 101, 65—73, 1932.
- -, Phasmoiden des Kina Balú auf Borneo. Wien. Ent. Ztg., 49, 313-320, 1932.
- —, Beitrag zur Kenntnis malayisch-papuanischer Phasmoiden und Forficuliden. Konowia, 13, 283—289, 1934.
- —, Funktionell-anatomische Untersuchungen über die Bursa copulatrix, den Ovipositor- und den männlichen Kopulationsapparat bei Phasmoiden. Jen. Ztschr. Naturwiss., 68, 403—462, 1933.
- -, Eine neue Stabheuschrecke von Kalao Tua. Mitt. Dtsch. ent. Ges., 5, 5-9, 1934.
- -, Die von G. Heinrich 1930-32 auf Gelebes gesammelten Phasmoiden. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 21, 1-34, 1935.
- —, Über einige Stabheuschrecken aus der Sammlung des Herrn Dr. C. WILLEMSE, Eijgelshoven. Natuurhist. Maandbl., 24, 123—126, 138—140, 1935.
- Phasmoiden und Acrydijnen von Holländisch Neu Guinea. "Nova Guinea", 17, 323-352, 1936.
- -, Neue und wenig bekannte Phasmoiden aus dem Indian Museum, Calcutta. Rec. Ind. Mus., 40, 123-141, 1938.
- -, Neue Stabheuschrecken aus China. Decheniana, 99 B, 237-248, 1940.
- -, Über die Verbreitung einiger Insekten im Gebiete des Amazonenstroms Arch. Naturgesch., N. F., 9, 450-500, 1940.
- —, Über Faktoren der Formendifferenzierung, sowie ökonomische und luxuriierende Typen bei Insekten. "Photographie und Forschung", 3, 315—325, 1942.
- —, Bemerkungen über indomalayische Stabheuschrecken, besonders die Gattung Haaniella (Orth.). Stett. Ent. Ztg., 105, 68—84, 1944.
- Handlursch, A., Ordnung Phasmida. In: Handbuch d. Zoologie, herausgegeb. von W. Kükenthal und Th. Krumbach, 4, 1, p. 751—765, 1930.
- Hebard, M., Studies in the Dermaptera and Orthoptera of Colombia, I. Trans. Amer. Ent. Soc., 45, 89-179, 1919.
- HENNIG, W., Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950. KARNY, H. H., Zur Nomenklatur der Phasmoiden. Treubia, 3, 230-242, 1923.
- KIRBY, W. F., A synonymic Catalogue of Orthoptera, 1, London, 1904.
- SJÖSTEDT, Y., Results of Dr. E. MJÖBERG'S Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910—1913, 17. Mantidae und Phasmidae. Ark. Zool., 11, n° 19, 1—61, 1918.
- STAAL, C., Recherches sur le système des Phasmides. Vet. Akad. Handl. Bih., 2, No. 17, p. 1-19, 1875.

Uvarov, B. P., The myth of semiaquatic phasmids. Ztschr. Morph. Ökol., 30, 432—437, 1935.

WERNER, F., Notes preliminaires sur les phasmides recueillis aux Indes Orientales néerlandaises au cours du voyage de S. A. R. le Prince Léopold de Belgique. Bull. Soc. ent. Belg., 70, 479—182, 1930.

Ein idealer Fall von Gynandromorphismus bei Aeschna cyanea Müll.

(Odonata)

Von HANS SCHIEMENZ

Zoologisches Museum der Humbold-Universität, Berlin

(Mit 1 Tafel und 8 Textfiguren)

Im Herbst 1951 schickte mir Herr Gerhard Büttner, Zwickau eine Aeschna cyanea Müll., die er in der Umgebung von Zwickau am 27. 7. 51 gefangen hatte, zur Begutachtung, da er das Tier für ein 3 mit weiblichen Hinterflügeln hielt. Schon bei flüchtiger Betrachtung des Exemplars war festzustellen, daß es sich dabei um einen extrem ausgeprägten Fall von Gynandromorphismus handelt, der wohl nicht leicht ein Gegenstück unter der gesamten Insektenwelt in solch idealer Form finden dürfte. Für die freundliche Überlassung des Tieres zur Bearbeitung sei Herrn Büttner an dieser Stelle nochmals gedankt.

Gynandromorphismus, in vielen 'Insektenordnungen ziemlich oft vorkommend, scheint bei Libellen sehr selten zu sein. In der Literatur findet sich nur eine Arbeit von F. Ris¹) über dieses Gebiet, in der von 3 Fällen berichtet wird. Auch E. Schmidt, Bonn, dem Bearbeiter der "Bibliographia Odonatologica", der mich freundlicherweise auf diese Arbeit hinwies, sind keine weiteren Fälle bekannt. Diese drei von F. Ris beschriebenen gynandromorphen Odonaten seien hier kurz charakterisiert:

- 1. Calopteryx virgo 1.: Am 19.6.1917 von Ris bei Altmatt/Schweiz gefunden. Abdomen in Färbung und Struktur rein weiblich, Kopf und Prothorax überwiegend männlich, Thorax überwiegend weiblich gefärbt, dazwischen jeweils scharf abgesetzt weibliche, bzw. männliche Farbzonen. Rechter Vorder- und linker Hinterflügel sind rein weiblich gefärbt (blaß graubraun) und haben ein Pterostigma (das im männlichen Geschlecht dieser Gattung fehlt). Der linke Vorderflügel ist mit Ausnahme der Spitze, der rechte Hinterflügel in der costalen Hälfte, z. T. auch zwischen M3 und M4, männlich gefärbt (metallisch-blau) (s. Fig. 1). Die Gonaden konnten nicht untersucht werden. Dieses Tier ist also ein typischer "Mosaikzwitter".
- 2. Calopteryx splendens Harr.: Gynandromorphes Exemplar farbig abgebildet und beschrieben in J. O. Westwood, Thesaurus entomologicus oxoniensis (1874). Körper in Form und Farbe typisch weiblich; linker Vorderflügel rein männlich (mit breiter metallisch-blauer Querbinde). Flügel sonst normal weiblich (licht-grünlich hyalin), nur im rechten Vorderflügel noch einige kleine distale metallblaue Spritzer.
- 1) Ris, F., Gynandromorphismus bei Odonaten. Mitt. Schweiz. ent. Ges., 14, 97-102, 1929.

Beitr. Ent. 3