

Die Phylogenie der Forficulina, eine Unterordnung der Dermaptera

Diplomarbeit
der Fakultät für Biologie der Universität Tübingen

vorgelegt von

Haas, Fabian

Tübingen im März 1995

Wesentliche Teile der Arbeit wurden bereits von Systematic Entomology unter dem Titel: "The Phylogeny of the Forficulina, a Suborder of the Dermaptera" zur Veröffentlichung akzeptiert.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich diese Arbeit selbst verfaßt habe und keine anderen als die angegebenen Quellen un Hilfsmittel benutzt habe.

Tübingen, den

Inhalt

Danksagung	iii
Zusammenfassung	iv
I. Einleitung	1
1.1 Sind die Forficulina und ihre Familien monophyletisch?	3
II. Material und Methode	5
III. Merkmalsbeschreibung und Diskussion	7
3.1 Verwendete Merkmale	7
3.1.1 Thorax und Tegmina	7
3.1.2 Alae	12
3.1.3 Hals und Beine	16
3.1.4 Abdomen	17
3.1.5 Männliche Genitalien	19
3.2 Nicht verwendete Merkmale	19
IV. Diskussion	22
4.1 Das phylogenetische System der Forficulina	22
4.2 Die Evolution der Flügelfaltung	24
4.3 Der Grundplan der Forficulina	27
4.4 Sind die Pygidicranidae monophyletisch?	29
V. Schluß	31
VI. Literatur	32

VII. Anhang	37
7.1 Tabellen	38
Tabelle 1. Liste der untersuchten Arten	38
Tabelle 2. Merkmalsverteilung bei den Forficulina	40
Tabelle 3. Das Vorkommen der Stachelleiste, Doppelbürste und gegliederten Larvalcerci	41
Tabelle 4. Apo- und plesiomorphe Merkmalszustände	42
Tabelle 5. Merkmalsverteilung bei den Pygidicranidae	43
7.2 Messung und Statistik des Mesonotumquotienten	44
7.3 Abbildungen und Tafeln	56

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die Unterstützung einer Vielzahl von Wissenschaftler nicht möglich gewesen. Es ist mir eine Freude, sie hier zu nennen.

Dr. E.-G. Burmeister, Zoologische Staatssammlung in München; Dr. K.K. Günther, Museum für Naturkunde in Berlin; Mrs. J. Marshall, The Natural History Museum, London, UK; Dr. W. Rähle, Universität Tübingen; Mr. G. Simpson, Department of Primary Industries in Toowoomba, Australien; Prof. S. Sakai, Daito Bunka Universität in Tokyo, Japan; Prof. C.H. Scholtz, University of Pretoria, RSA; Mr. C. Timmins, Exeter, UK; und Dr. H. Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, stellten mir wertvolles Material zur Verfügung.

Ebenso bin ich Prof. H. Bohn, Universität München; Prof. W. Kleinow, Universität Köln; Dr. J. Kukulova-Peck, Carleton University, Ottawa, Kanada; und Dr. G. Mickoleit, Universität Tübingen, für hilfreiche Vorschläge und Diskussionen dankbar.

Herrn H. Schoppmann möchte ich für seine Geduld am REM danken.

Abschließend möchte ich mich noch bei Prof. W. Maier, Prof. C.F. Bardele und Prof. W.-E. Reif, alle Universität Tübingen, für die jahrelange, großzügige Unterstützung bedanken.

Zusammenfassung

Die Phylogenie der Forficulina (Dermaptera) wurde mit Hilfe von 45 Forficulina-Arten und 3 Blattodea-Arten anhand von 30 Merkmalen erneut untersucht. 13 dieser Merkmale aus dem Bereich des Thorax und Flügel werden zum ersten Mal beschrieben oder für die phylogenetische Rekonstruktion verwendet. Es zeigte sich, daß die Struktur der Tegmina und ihres Gesperres, des Meso- und Metanotum und der Flügeladerung phylogenetische Relevanz besitzt. Die restlichen 17 Merkmale, vor allem aus dem Bereich des Abdomen und der Genitalien, wurden der Literatur entnommen und mit dem vorliegenden Material überprüft.

Die Untersuchung der 30 Merkmale zeigt, daß nur 23 Merkmale für die Rekonstruktion geeignet sind, da die Beschreibungen und Befunde von sieben Merkmalen widersprüchlich waren.

Die Datenmatrix bestehend aus 13 Taxa und 23 Merkmalen wurde mit Hilfe von PAUP 3.1 analysiert, wobei die Merkmale gleich gewichtet und die Merkmalszustände ungeordnet und unpolarisiert waren. Die Analyse resultiert in zwei gleichlangen Cladogrammen (Länge = 30, C.I. = 0,87). Die Phylogenie der Forficulina stellt sich auf Grund der erhobenen Befunde folgendermaßen dar: (Karschiellidae (*Haplodiplatys orientalis* (*Diplatys jacobsoni* (Pygidicranidae (Apachyidae (Labiduridae (Anisolabididae (Eudermaptera)))))). Die beiden Cladogramme unterscheiden sich nur im Verzweigungsmuster innerhalb der monophyletischen Eudermaptera, die sich trichotom aufgliedern (Spongiphoridae, Forficulidae, Chelisochidae) oder zweimal dichotom (Spongiphoridae (Forficulidae, Chelisochidae)).

Die Ergebnisse zeigen, daß die “Diplatyidae” (selbst paraphyletisch) und Karschiellidae, im Gegensatz zu früheren Hypothesen, aus den Pygidicranidae entfernt werden müssen. Sie zeigen auch, daß die Apachyidae und Labiduridae nicht monophyletischen Ursprunges sind, ebensowenig wie die Anisolabididae und Spongiphoridae. Die Monophylie der Eudermaptera (Spongiphoridae (Forficulidae, Chelisochidae)) wird unterstützt. Der Grundplan der Forficulina bezüglich der verwendeten 23 Merkmale wurde mittels eines Außengruppenvergleiches und der Merkmalsverteilung im Cladogramm erstellt.

Aufgrund dieser Befunde wird die Evolution der Genitalstruktur neu interpretiert. Dabei zeigt sich, daß ein zuvor als autapomorph für “Diplatyidae” gewerteter Merkmalszustand — zwei Genitalloben mit insgesamt vier Virgae — eine Plesiomorphie für die Forficulina darstellt. Später in der Evolution wurde dann stufenweise die Zahl der Genitalloben auf einen und die Zahl der Virgae ebenfalls auf eine reduziert.

Weiterhin wurde versucht, die Evolution des komplexen Faltmuster des Flügels mittels des Fossilberichts zu erhellen, da es innerhalb der rezenten Dermapteren keinen Hinweis auf die Evolution gibt. Die wahrscheinliche Schwestergruppe der Dermaptera sind die permischen Protelytroptera, die bis auf *Protelytron permianum* (Protelytridae) keine gefalteten Flügel aufweisen. Diese fossil überlieferte Art faltet jedoch den Fächer (in ventraler Richtung) quer, was sonst nur noch die Dermapteren tun, und weisen an der transversalen Faltlinie verbreiterte Stellen auf, die an die verbreiterten Stellen im Flügel der Dermaptera erinnern. Diese Besonderheiten werden als mögliche Synapomorphien der Dermaptera mit *Protelytron permianum* aufgefaßt.

Als weitere Schritte in der Evolution zum Dermapterenflügel muß die Entwicklung einer zweiten Queraufaltung und danach einer Längsaufaltung angenommen werden.

Die Frage nach der Monophylie der Pygidicranidae (ohne die "Diplatyidae" und Karschiellidae) wurde mit den oben verwendeten 23 Merkmalen sowie weiteren fünf Merkmalen untersucht, die aus der Literatur entnommen wurden. Die Merkmale konnten nicht durch eigene Befunde überprüft werden, da nicht von allen Unterfamilien Vertreter vorlagen. Neue Merkmale wurden nicht erarbeitet.

Die so gewonnene Datenmatrix bestehend aus 18 Taxa und 28 Merkmalen wurde mit PAUP 3.1 analysiert. Der strict consensus tree aus den resultierenden 544 Cladogramme legt den Schluß nahe, daß dieses Taxon paraphyletisch ist.

I. Einleitung

Die Ohrwürmer (Dermaptera) sind eine morphologisch eher einförmige, alte Ordnung der Insekten, die schon seit dem Jura in fast unveränderter Form bekannt ist (Martynov, 1925; Vishnyakova, 1980; einen Überblick über den Fossilbericht liefern Nel et al, 1994). Wohl aufgrund der morphologischen und farblichen Einheitlichkeit wurden und werden die Dermaptera wissenschaftlich nur relative wenig beachtet. So bereitet es keine Schwierigkeiten auch tropische Arten sofort als Dermaptera anzusprechen, was z.B. für die Coleoptera oder Heteroptera nicht unbedingt gesagt werden kann, und die Färbung variiert nur von schwarz über braun bis gelb. Dementsprechend sind die Dermaptera, wie ich durch eigene Anschauung erfahren konnte, nur schwach in Sammlungen der Museen vertreten (dies wirkte sich auch nachteilig auf die für diese Arbeit zur Verfügung stehende Anzahl der Arten und deren Vertreter aus), weshalb z.B. auch kaum Angaben über die Häufigkeit, Verbreitung, Nahrung und Habitat der Arten gemacht werden können. Andererseits zeigen die Dermaptera ein komplexes Brutpflegeverhalten — das Weibchen leckt die Eier und beschützt die Junglarven (Albouy & Caussanel, 1990; Herter, 1965). In einigen Arten, so bei *Prolabia arachidis* Yersin (Spongiphoridae) konnte auch Viviparie beobachtet werden (Herter, 1943). Einzigartig ist auch, und dies war der Ausgangspunkt meines Interesses an diesem Taxon, das komplexe Faltpattern und die Faltmechanik der Hinterflügel (Haas, 1994; Kleinow 1966), worauf später noch eingegangen wird.

Erste Versuche einer monographischen Bearbeitung der Dermaptera wurden von Dohrn (1862-1867) unternommen, danach von Bormans & Krauss (1900), ohne jedoch auf die klassifikatorische Fragen näher einzugehen. Chopard (1949) und Günther & Herter (1974) faßten das morphologische, physiologische, ethologische und systematische Wissen ihrer Zeit über die Dermaptera zusammen.

Unter den Beschreibungen bestimmter Faunen ist besonders die von Burr (1910) und Bey-Bienko (1936) zu nennen, da sie neben der faunistischen Beschreibung der Region auch wichtige Informationen zur Biologie der Dermaptera enthalten, zudem sind sie immer noch die einzigen Beschreibungen der jeweiligen Region. In jüngster Zeit wurde die Biologie der Dermaptera im Band 75 der Faune de France von Albouy & Caussanel (1990) dargestellt. Obwohl darin die Dermaptera Fauna Frankreichs im Vordergrund steht, bietet doch der Einführungsteil einen gelungenen Überblick über das zur Zeit über die Dermaptera verfügbare Wissen.

Klassifikatorische und phylogenetische Fragen wurden zum ersten Mal von Burr, Verhoeff und Zacher in den Jahren von 1900 bis 1920 angegangen. In diesen Arbeiten wurde die Morphologie der Genitalstrukturen detailliert untersucht und ihre Brauchbarkeit für die Klassifikation untersucht. Die Ergebnisse dieser Arbeiten werden wo immer relevant

eingehend diskutiert. Wesentliche Beiträge zur Systematik der Dermaptera wurden von etwa 1950 bis 1980 von Brindle, Hincks und Popham erarbeitet, wobei sich die zuerst genannten Autoren vor allem der Artbeschreibung, der Systematik bis zum Unterfamilienniveau und der Erarbeitung von Regionalfaunen widmeten. Die α -Taxonomie der Dermapteren wurden Steinmann (1986-1993) eingehend und umfassend bearbeitet. Er erarbeitete einen alle beschriebenen Dermapterea-Arten unfaßenden Bestimmungsschlüssel. Steinmann (1986-1993) benutzt auf Familienniveau ein traditionelles System ohne Veränderung und macht keine Angaben zur Biologie der Dermapteren.

Weiterhin ist Sakais *Dermapterorum Catalogus* (mittlerweile bei Band 30) zu nennen, in dem Sakai versucht die vorhandene Literatur unter einem systematischen Gesichtspunkt abzudrucken (systematisch im Sinne der *Dermaptera Taxa*) und Abbildungen sowie Photographien der bekannten Arten zu publizieren. Das von ihm 1987 erstellte System wird unten diskutiert.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit steht eine der drei Unterordnungen der Dermaptera unterteilt: die Forficulina. Die Arten der beiden anderen Unterordnungen, Hemimerina und Arixeniina leben epizoisch auf Hamstern (Rehn, 1935) bzw. Fledermäusen (Rentz, 1991). Da leider kein Material verfügbar war, konnten diese beiden Taxa in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden. Die Forficulina sind die "typischen" Ohrwürmer, denen auch der Gemeine Ohrwurm *Forficula auricularia* angehört.

In den vergangenen Jahren wurden mehrere Hypothesen über die Phylogenie der Forficulina publiziert, so von Popham (1985), Sakai (1987) und Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993) (Abb. 1). Unglücklicherweise basieren diese Systeme entweder nicht auf der phylogenetischen Systematik — Steinmann wählte den typologischen Ansatz — oder sie basieren auf wenigen, bekannten Merkmalen. Andererseits gerieten viele Merkmale, die schon von den Pionieren der Dermapterologie wie Burr, Verhoeff und Zacher verwendet wurden, in Vergessenheit und neue Merkmale wurden nicht erarbeitet.

Die vorliegende Arbeit versucht diese Lücke zu schließen, indem bereits untersuchte Merkmale erneut überprüft und neue Merkmale — vorwiegend aus den Bereichen Thorax und Flügeln — für die phylogenetische Rekonstruktion beschrieben werden. Die Arbeit stützt sich auf die Grundsätze der phylogenetischen Systematik im Sinne Hennigs (Hennig, 1969, 1984).

Für einige der Merkmale wird eine funktionelle Interpretation gegeben.

1.1 Sind die Forficulina und ihre Familien monophyletisch?

Die Dermaptera sind ein klar abgegrenztes Taxon, das sich vor allem durch den Besitz dreier Apomorphien (ungegliederte, zangenförmigen Cerci; dreigliedriger Tarsus; Verschiebung von Tergit und dazugehörigem Sternit), auszeichnet. Die Unterordnungen Hemimeriina, Arixeniina und Forficulina unterscheiden sich deutlich voneinander in Morphologie und Lebensweise. Allerdings sind die Verwandtschaftsbeziehungen der Taxa untereinander umstritten, wobei in neuerer Zeit nur noch zwei Hypothesen vertreten werden. Die eine, die von Steinmann (1986) und Sakai (1993) vertreten wird, stellt alle drei Taxa gleichrangig als Unterordnungen nebeneinander, ohne jedoch dabei näher auf die Schwestergruppenverhältnisse zwischen den Taxa einzugehen. Es handelt sich dabei um den typologischen Ansatz zu diesem Problem. Die andere Hypothese, die von Popham (1985) vertreten wird, faßt die Forficulina und Hemimerina als Schwestergruppen auf. Die Arixeniina werden als Schwestergruppen der Spongiphoridae (entspricht den Labiidae) angesehen und dementsprechend als Arixeniidae in die Forficulina integriert. Dies wird mit der Ähnlichkeit der männlichen Genitalien begründet, die von Popham als Synapomorphie für die Arixeniidae und Spongiphoridae aufgefaßt wird.

Nach der ersten Hypothese wären die Forficulina als wahrscheinlich monophyletisch aufzufassen, während sie im letzteren Fall paraphyletisch wären. Unumstrittene Evidenzen wurden meines Wissens jedoch nicht veröffentlicht, so daß diese Frage hier als noch offen angesehen wird. Da es sich bei den in der vorliegenden Arbeit vorgestellten neuen Merkmalen vor allem um Flügelmerkmale handelt und die Arixeniina sowie die Hemimerina sekundär flügellose Taxa sind, wird deren Stellung im System der Dermaptera hier nicht tangiert. Zudem konnten sie aus Materialmangel nicht miteinbezogen werden. Die Forficulina (ohne die Arixeniina und Hemimerina) werden hier aufgrund ihrer großen Ähnlichkeit als wahrscheinlich monophyletisch angenommen, ohne daß sichere Synapomorphien bekannt wären.

In der Literatur (Günther & Herter, 1974; Rentz, 1993) werden die Dermaptera gewöhnlich in die drei bereits genannten Unterordnungen gegliedert.

Im Idealfall sollte eine Klassifikation nur auf monophyletischen Gruppen basieren. Leider sind die hier behandelten Taxa auf Familienniveau nicht gut durch Autapomorphien gesichert, nur für vier der acht Familien sind Autapomorphien bekannt. Die Karschiellidae zeichnen sich durch eine besondere Genitalstruktur aus, die Apachyidae sind durch ein erweitertes zehntes Abdominalsegment ausgezeichnet und die Forficulidae und Chelisochidae sind gut durch ihre jeweilige Tarsalmorphologie charakterisiert. Es liegt außerhalb des verfügbaren Materials neue Autapomorphien für die jeweiligen Familien zu finden. Aus diesem Grunde wurden die traditionell als Familien bezeichneten Taxa als

monophyletisch angenommen, so lange bis durch die Befunde eine andere Hypothese wahrscheinlich wurde.

II. Material und Methode

Die aus der Literatur entnommenen Merkmale wurden erneut anhand der in Tabelle 1 aufgeführten Arten überprüft. Merkmale wurden immer dann aus der phylogenetischen Rekonstruktion ausgeschlossen, wenn die publizierten Beschreibungen sich widersprechen oder wenn meine eigenen Beobachtungen nicht mit den publizierten übereinstimmten. Neue Merkmale werden aus den Bereichen Thorax, Tegmina und Flügel beschrieben. Bezüglich Flügelmerkmalen wurden nur diejenigen Arten berücksichtigt, bei denen nachgewiesen wurde, daß sie flogen — wenn sie beispielsweise mit einer Lichtfalle gefangen wurden — oder wenn ihre Struktur eine hohe Wahrscheinlichkeit der Flugfähigkeit nahelegte. Dies wurde mit Hilfe der Kriterien von Kleinow (1971) abgeschätzt, der die Flugfähigkeit aus der Mesophragmagröße schloß (vgl. Tabelle 1). Bezüglich der anderen Merkmale wurden alle Arten, flugfähig oder nicht, zur Rekonstruktion herangezogen. Dieser Ansatz verringerte das Risiko, bereits reduzierte Strukturen im Bereich der Flügel als vollentwickelt fehlzuinterpretieren. Die Nomenklatur der Aderung wurde von Giles (1963) übernommen.

Die mir zur Verfügung stehenden Dermaptera-Arten repräsentierten alle bisher beschriebenen Familien und 17 der bisher beschriebenen 47 Unterfamilien (Steinmann, 1986, 1989, 1990, 1993), wobei von den Anisolabididae und Spongiphoridae nur unterdurchschnittlich viele Vertreter vorlagen. Es lagen mir Vertreter aus allen biogeographischen Regionen, in denen Dermaptera vorkommen, vor.

Drei Schabenarten (Blattodea, Tabelle 1) dienten als Außengruppe in der phylogenetischen Rekonstruktion, um die Merkmalsevolution, wo immer möglich, zu erhellen. Nach Kukalova-Peck & Peck (1993) sind die Blattodea sehr nahe mit den Dermaptera verwandt, die die Schwestergruppe zu den Dictyoptera darstellen (Dermaptera (Isoptera (Blattodea, Mantodea))). Zudem gelten die Blattodea in vielen Merkmalszuständen als relative ursprünglich.

Zunächst wurde aufgrund der Datenmatrix von Hand ein Cladogramm entwickelt, daß mit Hilfe einer Computerrekonstruktion nachgerechnet wurde. Die Computerrekonstruktion eröffnet meines Erachtens die Möglichkeit einer von meiner Auffassungen unabhängigen Kontrolle meiner Hypothese zur Phylogenie der Dermaptera. Mir erschien es unmöglich mit Sicherheit sagen zu können, ob das von mir entwickelte Cladogramm tatsächlich das kürzeste ist oder ob es nicht doch noch weitere Cladogramme mit anderer Topologie bei gleicher Länge bzw. geringerer Länge gibt. Deshalb überprüfte ich meine Hypothese mit Hilfe von PAUP 3.1. Die Computerrekonstruktion bestätigte meine Hypothese. Gleichzeitig zwingt diese Art der Rekonstruktion zur eindeutigen Stellungnahme zur Kodierung, Ordnung und Polarisierung der Merkmale. Es steht für mich außer Frage, daß die

Computerrekonstruktion ebenso wie die manuelle Rekonstruktion der Phylogenie von der Anzahl und Qualität der vorhandenen Befunde bzw. Merkmale abhängig ist und kein "Allheilmittel" sein kann. Dennoch hat sie als einen festen Platz in der phylogenetischen Forschung, da sie bei der Rekonstruktion (nicht bei der Befunderhebung) von persönlichen Vorstellungen unabhängig ist und zur klaren Stellungnahme über die Merkmale zwingt. In der Rekonstruktion, die mit Hilfe des "Heuristic Search" Befehls aus PAUP 3.1 (Swofford, 1993) durchgeführt wurde, sind die Merkmale gleich gewichtet, ungeordnet und unpolarisiert. Dieser Befehl wurde gewählt, da sich der "Exhaustive Search" als zu langwierig erwies. Als Außengruppe wurde eine, zwei oder alle drei Blattodea-Arten gewählt, was jedoch die Topologie des Cladogramms innerhalb der Forficulina nicht beeinflusste. Autapomorphien wurden nicht von der Rekonstruktion ausgeschlossen und es ergaben sich keine Unterschiede zu dem von Hand erstellten Cladogramm.

Um rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen anfertigen zu können wurden, die alkoholfixierten Individuen seziiert, die betreffenden Teile luftgetrocknet und auf einen Träger mittels doppelseitiger Klebefolie aufgeklebt. Anschließend wurden sie mit Gold-Palladium besputtert und mit Hilfe des Cambridge Stereoscan 250 MK 2 Rasterelektronenmikroskops fotografiert.

Die Farbphotographien wurden mit Hilfe eines Nikon SMZ-2T Photostereomikroskops angefertigt. Dabei wurde zunächst ein Farbdiafilm (Fujichrome RD 100 oder Kodachrome 64) verwendet, danach wurden von diesen Dias in einem kommerziellen Photolabor Abzüge gemacht. Der Abbildungsmaßstab wird bei Bildern angegeben.

Der Mesonotumquotient (Merkmal 5) wurde mit Hilfe eines skalierten Fadenkreuzes im Okular des Nikon SMZ-2T Stereomikroskops gemessen. Dabei wurde die Zoomeinstellung des Mikroskops so gewählt, daß zwischen den Meßpunkten der Breite, die caudal des anterioren Mesonotumfortsatzes lagen (Abb. 2), 100 Skalenteile lagen bzw. so viele wie möglich falls, das Mesonotum kleiner war als 100 Skalenteile. Danach wurde die Länge des Mesonotum mit der gleichen Zoomeinstellung gemessen und der Quotient Länge durch Breite ermittelt. Pro Art wurden nicht mehr als zehn Individuen vermessen; häufig standen jedoch nur wenige oder gar nur ein Exemplar einer Art zur Verfügung (Tabelle 1 und Anhang 7.2). Aufgrund der geringen Stichprobengröße und der Ungleichheit der Stichproben mußte auf eine genauere statistische Analyse verzichtet werden. Dennoch werden die Standardabweichung und der mittlere Fehler wo immer möglich angegeben. Die absolute Größe des Mesonotum ist aus diesen Messungen nicht ersichtlich. Sie wurde in einer zweiten Messung ermittelt.

III. Merkmalsbeschreibung und Diskussion

3.1 Verwendete Merkmale

Die folgenden Merkmale wurden in der Rekonstruktion verwendet. Die Merkmalszustände, wie sie in der Computeranalyse gebraucht wurden, sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Dabei ist anzumerken, daß nicht versucht wurde, den vermutlich plesiomorphen Merkmalszustand stets als "0" zu kodieren. Auch wenn dies in vielen Fällen so sein sollte, darf aus einer "1" daher nicht geschlossen werden, daß es sich um eine Apomorphie handelt.

Einige wenige Merkmalszustände stellten einen Grenzfall bei der Kodierung dar und wären von anderen Bearbeitern vermutlich anders zugeordnet worden. Demgegenüber steht der Vorteil, daß durch die Kodierung der eigene Standpunkt unzweifelhaft dargelegt wurde und daher diskutierbar ist.

Die Merkmale wurden immer dann zusammen diskutiert und beschrieben, wenn ein enger räumlicher oder funktioneller Zusammenhang vorlag. In einigen Fällen kamen bestimmte Merkmalszustände verschiedener Merkmale bei den untersuchten Arten immer zusammen vor, so daß diese auch als ein Merkmalkomplex aufgefaßt und kodiert hätten werden können. Ich bevorzugte jedoch die Kodierung als Einzelmerkmale, da dies keinen Zusammenhang zwischen den Merkmalen voraussetzte. Weiterhin erschien es mir nicht offensichtlich, daß tatsächlich nur die von mir gefundenen Kombinationen vorkommen, möglicherweise ergeben sich durch die Untersuchung weiteren Materials unterschiedliche Kombinationen der Merkmalszustände.

3.1.1 Thorax und Tegmina

1. Tegmina. 0: symmetrisch; 1: asymmetrisch. Eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel IV).
2. Metanotum. 0: flach; 1: mit medianer Längsrinne. Eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel I, II, III).
3. Stachelleisten. 0: fehlend; 1: vorhanden. Verhoeff (1902a); Zacher (1911); eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel I, II, III).
4. Doppelbürste. 0: fehlend; 1: vorhanden. Verhoeff (1902a); Zacher (1911); eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel I, II, III).

Diese Strukturen wurden bereits durch Giles (1963) und Verhoeff (1902a) dargestellt, weshalb hier eine kurze Beschreibung genügen soll.

Es gibt, beispielsweise bei *Forficula auricularia* Linnaeus (Forficulidae), zwei Reihen postero-median gerichteter Makrotrichiae, die beiderseits einer medianen Rinne im Metanotum liegen. Diese Reihen werden Doppelbürste genannt und empfangen wiederum

zwei Reihen, jede auf einem Tegmen, von Makrotrichiae, die sich auf der Ventralseite der Tegmina nahe ihrem medianen Rand befinden. Diese Makrotrichiae sitzen auf je einem Grat. Makrotrichiae und Grat auf dem Tegmen werden zusammen Stachelleiste genannt.

Die Tegmina überlappen sich gegenseitig, um ihre Schutzfunktion zu verbessern, wobei ein bisher unbeachtetes Merkmal mit möglicher phylogenetischer Relevanz vorliegt.

In der einen Merkmalsausprägung überlappt das linke Tegmen das Rechte (d.h. es liegt auf dem rechten Tegmen) und die Form des einen Tegmen verhält sich spiegelbildlich zu der des anderen, sie sind also symmetrisch. Es gibt keinen durchsichtigen Überlappungsbereich.

Daher ähnelt die Situation derjenigen bei den Blattodea.

In der anderen Merkmalsausprägung, die bei *Forficula auricularia* vorgefunden wird, überlappen sich die Tegmina ebenfalls. Der Überlappungsbereich des linken Tegmen beginnt an dessen anterioren Rand, kurz vor der Stachelleiste. Der Überlappungsbereich des rechten Tegmen ist weniger sklerotisiert, fast durchsichtig und beginnt anterior etwa in der Mitte der Stachelleiste.

Die für *Forficula auricularia* beschriebenen Merkmalszustände finden sich jedoch nicht bei allen Forficulina. Diese Art wurde zur Beschreibung nur ausgewählt, da sie allgemein verfügbar ist.

Die reduzierten Tegmina von *Karschiella camerunensis* Verhoeff (Karschiellidae) tragen dort, wo sich bei anderen Arten die Stachelleiste befindet, nur wenige, sehr dünne Makrotrichiae. Sie ist jedoch nicht auszumachen. Zudem ist das Metanotum flach und die mediane Rinne fehlt, entlang der sich bei anderen untersuchten Arten außer *Haplodiplatys orientalis* Steinmann (“Diplatyidae”), die Doppelbürste befindet.

Haplodiplatys orientalis unterscheidet sich von allen anderen Arten (außer *Karschiella camerunensis*), auch von *Diplatys jacobsoni* Burr (“Diplatyidae”) durch das Fehlen einer Doppelbürste. Dennoch ist die mediane Rinne im Metanotum vorhanden. Die Tegmina von *Haplodiplatys orientalis* zeigen nur eine schwach entwickelte Stachelleiste, und nur wenige Makrotrichiae befinden sich auf einem Grat nahe dem medianen Rand auf der Innenseite des Tegmen. Sie sind symmetrisch und ähneln daher den Tegmina der Blattodea.

Leider war es nicht möglich, weitere Arten der “Diplatyidae” en detail zu untersuchen.

Jedoch befinden sich im BMNH einige “Diplatyidae” mit leicht geöffneten Tegmina, bei denen das Metanotum — mit oder ohne Doppelbürste — jedoch nicht die Stachelleiste sichtbar war. Die folgenden Arten wurden nicht in Abb. 10 und Abb. 11 berücksichtigt, da die Exemplare nicht seziiert werden durften. Daher konnten nicht alle Zustände für alle Merkmale mit Sicherheit festgestellt werden, und demgemäß wäre die Datenmatrix unvollständig geblieben. Die Ergebnisse sind daher eher provisorisch und sollten mit mehr und sezierbarem Material überprüft werden.

Folgenden Arten fehlt eine Doppelbürste: *Haplodiplatys siva* (Burr), *H. tibetanus* (Hincks), *H. bidentatus* (Hincks), *H. severus* (Bormans). Andererseits besitzen *Schizodiplatys*

angustatus (Burr), *S. mixtus* (Borelli), *S. karnyi* (Borelli), *Diplatys macrocephalus* (Palisot de Beauvois), *D. jacobsoni* Burr, *Haplodiplatys rileyi* (Hincks), *H. rufescens* (Kirby), *H. tonkinensis* (Hincks) and *Lobodiplatys lamotti* (Hincks) eine Doppelbürste.

Offensichtlich behält *H. orientalis* den plesiomorphen Merkmalszustand in diesem Merkmal bei, wohingegen andere Arten derselben Gattung (bzw. Familie) den apomorphen Merkmalszustand aufweisen. Daher sind die Gattung *Haplodiplatys* und die Familie "Diplatyidae" als paraphyletisch zu betrachten (siehe Diskussion).

Das Fehlen oder Vorhandensein der Doppelbürste bei "Diplatyidae", Karschiellidae und Pygidicranidae wurde in der Literatur nur wenig beachtet (Tabelle 3). Verhoeff (1902a) erwähnt eine schwach entwickelte Stachelleiste bei *Diplatys raffrayi* Dubrony ("Diplatyidae"), ohne jedoch auf die Doppelbürste einzugehen. Es ist daher nicht sicher, ob sie bei dieser Art vorhanden ist.

Bezüglich *Karschiella* schreibt Verhoeff (1902a; p. 92): "... nur die Gattung *Karschiella* Verh. (...) nimmt eine gewisse *Mittelstellung* ein, indem die Doppelbürste und Stachelleiste zwar vorhanden aber schwach sind,...". "Nahtrippe [vermutlich Stachelleiste, F.H.] vorhanden, aber nur mit dünnen Borsten. ...Metanotum klein, durch die Elytren vollkommen verdeckt, zu Seiten der Mittelrinne mit *verkümmerten*, nur durch kleine Borsten angedeuteter Bürste." (Verhoeff 1902b; p. 183; Hervorhebungen durch Verhoeff). Verhoeff (1902a, b) hat offensichtlich Makrotrichiae auf dem Metanotum und auf der Innenseite der Tegmina gefunden. Er interpretierte diese Makrotrichiae als Überreste einer reduzierten Doppelbürste und Stachelleiste, die durch die Reduktion der Flügel überflüssig wurden. Demgegenüber legen folgende Beobachtungen ein primäres Fehlen diese Strukturen nahe.

Erstens ist das Metanotum von *Karschiella camerunensis* flach; eine mediane Rinne fehlt, wohingegen die Metanota der anderen Arten eine Rinne besitzen. Sie ist auch bei *Haplodiplatys orientalis* gut entwickelt, wird aber nicht durch eine Doppelbürste flankiert. Das Metanotum von *Karschiella camerunensis* gleicht dem der Blattodea, die ich untersuchen konnte.

Zweitens halte ich die sekundäre Reduktion der Doppelbürste für unwahrscheinlich, da in vielen Arten, wie zum Beispiel *Apterygida media* (Hagenbach) (Forficulidae) und *Forficula pubescens* Gené (Forficulidae) die Tegmina und die Doppelbürste gut entwickelt sind, obwohl die Flügel reduziert sind oder fehlen. Das Gleiche trifft auch auf *Dacnodes shortridgei* (Burr) (Pygidicranidae), *Cranopygia spec.* (Pygidicranidae), *Labidura truncata* Kirby (Labiduridae) und *Nesogaster rufipes* (Erichson) (Spongiphoridae) zu. Die Tegmina von *Pseudochelidura sinuata* Lafresnaye (Forficulidae) sind zu Läppchen reduziert, dennoch sind Doppelbürste und Stachelleiste wohl ausgebildet. Die Flügel sind vollständig reduziert. Offensichtlich werden die Doppelbürste und die Stachelleiste, wenn überhaupt, sehr spät in der Phylogenie reduziert, sehr viel später als die Flügel, wie zum Beispiel bei *Gonolabis*

maxima (Brullé) (Anisolabididae). Dort sind auch die Tegmina reduziert, so daß auch die Doppelbürste und die Stachelleiste fehlen. Jedoch besitzt *Haplodiplatys orientalis* voll entwickelte Flügel und eine gut entwickelte Stachelleiste. *Karschiella camerunensis*, andererseits, ist ungeflügelt und weist wohl entwickelte Tegmina auf. Dennoch fehlt jede Spur einer Doppelbürste und einer Stachelleiste, so daß die Verhältnisse jenen gleichen, die bei den Blattodea vorgefunden werden.

Die große Ähnlichkeit zu dem Metanotum der Blattodea und die unwahrscheinliche sekundäre Reduktion legen meiner Ansicht nach den Schluß nahe, daß die Doppelbürste und die Stachelleiste bei *Karschiella camerunensis* primär fehlen.

Fraglich ist die funktionelle Bedeutung einer Stachelleiste ohne Doppelbürste auf dem Metanotum. Das Metanotum von *Haplodiplatys orientalis* ist nicht flach, sondern besitzt eine mediane Längsrinne. Auch eine eher schwach ausgebildete Stachelleiste, wie sie bei dieser Art vorgefunden wird, könnte von dorsal in diese Rinne eingreifen und so das Auseinandergleiten der Tegmina auch ohne Doppelbürste verhindern. Daher ist eine Stachelleiste ohne Doppelbürste funktionell und stellt eine "Stufe" oder eine Präadaption in der Evolution zu einem kompletten Doppelbürste-Stachelleisten-System dar. Interessant wäre zu untersuchen, ob dieses System Auswirkungen auf die Öffnungsbewegung bzw. -mechanik der Tegmina und somit auf die Thoraxmuskulatur hat. Die Öffnungsbewegung wurde von Kleinow (1966) für *Labia minor* (Linnaeus) (Spongiphoridae) beschrieben. Er stellte fest, daß die Tegmina ihren cranialen Rand und die Rinne im Mesonotum als Gelenk benutzen. Über das Lösen der Stachelleiste aus der Doppelbürste gibt es allerdings nur Spekulationen (Kleinow, 1966; Verhoeff 1902a).

Weiterhin scheint es mir unwahrscheinlich, daß ein Doppelbürste-Stachelleisten-System reduziert wurde. Dieses System verbindet, wie experimentell überprüft wurde, die Tegmina und das Metanotum sehr effektiv, und verhindert somit das Auseinandergleiten der Tegmina. Diese schützen nicht nur die Flügel, sondern auch das Metanotum und, wichtiger, das dritte Thorakalstigma. Offensichtlich gibt es also nicht nur eine Funktion, die ein Doppelbürste-Stachelleisten-System erfüllt — den Schutz der Flügel —, weshalb eine sekundäre Reduktion unwahrscheinlich erscheint.

Die drei untersuchten Blattodea besitzen symmetrische Tegmina, ein flaches Metanotum ohne mediane Längsrinne; eine Stachelleiste fehlt ebenso eine Doppelbürste. Die eigenen Beobachtungen und die Literatur führen mich zu dem Schluß, daß asymmetrische Tegmina, eine Stachelleiste, eine Doppelbürste sowie eine mediane Längsrinne im Metanotum Synapomorphien darstellen.

5. Mesonotumquotient. 0: hoch (über 0,58); 1: niedrig (unter 0,56). Eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel IV).

6. Medio-posteriore Spitze des Mesonotum. 0: schwach sklerotisiert, nicht ausgeprägt; 1: stark sklerotisiert, ausgeprägt. Eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel II, IV).

7. Cranialer Rand des Tegmen. 0: gebogen; 1: gerade. Eigene Beobachtung (Abb. 2; Tafel IV).

Der zuvor nicht beschriebene Mesonotumquotient berechnet sich aus der Länge des Mesonotums dividiert durch seine Breite. Die Messungen (siehe Anhang, Abb. 12) zeigen, daß sich die Anisolabididae, Spongiphoridae, Forficulidae und Chelisochidae durch einen niedrigen Quotienten von den anderen Taxa unterscheiden. Der Quotient ist bei allen anderen vermessenen Taxa hoch (Tabelle 1). In denjenigen Taxa mit einem niedrigen Quotienten ist der craniale Rand des Tegmen gerade und fast senkrecht zu der Körperlängsachse. Die medio-posteriore Spitze des Mesonotum ist ausgeprägt und stark sklerotisiert.

In den Taxa mit einem hohen Quotienten ist der craniale Rand des Tegmen gebogen und bildet nur einen kleinen Winkel mit der Körperlängsachse. Die medio-posteriore Spitze des Mesonotum dieser Forficulina ist nur schwach sklerotisiert. Hohe Quotienten (0,58-1,40) werden bei den Apachyidae, "Diplatyidae", Karschiellidae, Labiduridae und Pygidicranidae vorgefunden.

Tabelle 1 zeigt auch, daß der Quotient unabhängig von der absoluten Größe der Art ist.

Leucophaea madera (Fabricius) (Blaberidae), *Periplaneta americana* (Linnaeus) (Blattellidae) und *Polyphaga aegyptica* (Linnaeus) (Polyphagidae) zeigen einen hohen Quotienten (Tabelle 1), eine schwach sklerotisierte Spitze des Mesonotum und einen gebogenen cranialen Rand des Tegmen. Daher betrachte ich einen niedrigen Quotienten, eine stark sklerotisierte Spitze des Mesonotum sowie einen geraden Rand des Tegmen als Synapomorphie für die Anisolabididae, Spongiphoridae, Forficulidae and Chelisochidae.

Die funktionelle Bedeutung eines kurzen Mesothorax (Quotient niedrig) ist nicht bekannt.

Der Schwerpunkt des Tieres wird durch eine Kompression cranial verschoben, was sicherlich Auswirkungen für die Flugfähigkeit hat. Ein kurzer Thorax könnte auf gut fliegende Arten beschränkt sein, er wäre also konvergent entstanden. Diese Frage könnte durch Daten zum Flugvermögen der Forficulina erhellt werden, die jedoch fehlen.

Andererseits zeigt der Quotient von 0,53 (Tabelle 1) für *Apterygida media*, der nur kleine Flügelreste besitzt, daß der Quotient unabhängig vom Flugvermögen und der Flügelreduktion ist.

Kleinow (1966) konnte zeigen, daß bei *Forficula auricularia* und bei *Labia minor* die Rinne im Mesonotum, die den cranialen Rand des Tegmen empfängt, als Gelenk beim Öffnen der Tegmina dient. Offensichtlich ist dies nur möglich, wenn die Rinnen beinahe senkrecht zur Körperlängsachse sind. Wenn Arten mit gebogenem cranialen Rand des Tegmen diese Rinne

derart nutzen würden, würden die Tegmina beim Öffnen kollidieren. Wie diese Arten ihre Tegmina öffnen, ist nicht bekannt.

3.1.2 Alae

Der Flügel besteht aus fünf Feldern (Abb. 5). Den im ausgebreiteten Flügel anterioren Rand bilden die Squama und das äußere Apikalfeld, posterior liegen das Ulnarfeld bzw. das innere Apikalfeld. Der posterior anschließende fast halbkreisförmige Fächer stellt den größten Teil der Flügelfläche. Die Aderung in der Squama und dem Ulnarfeld ist weitgehend reduziert. In der Squama finden sich zwei bis drei sichtbare Längsadern, die vermutlich als Radius, Media und Cubitus anterior anzusprechen sind. Ebenfalls sichtbar ist ein Teil des Cubitus posterior bzw. Cu₂, der weiter unten (Merkmal 10) diskutiert wird. Die hier als 10. Analader angesprochene Ader verläuft in geschwungener Linie vom Flügelgelenk bis zum Flügelmittelgelenk (Kleinow, 1966), wobei sie von der Squama ins Ulnarfeld wechselt. Der Fächer wird durch die Radial- und Intercalaradern aufgespannt, wobei der Schnittpunkt der Radialadern nahe dem Flügelmittelgelenk liegt. Das Flügelmittelgelenk ist die Region im Flügel, in der äußeres und inneres Apikalfeld, sowie Ulnarfeld und Squama aneinanderstoßen. Es liegt etwa auf halber Länge des Flügels nahe dessen anterioren Rand.

Außerhalb des Fächers liegen in der Dorsalansicht des Flügel konvexe Faltlinien zwischen der Squama und dem Ulnarfeld, sowie an deren jeweiligen proximalen Grenze. Weiterhin bildet der posteriore Rand des Ulnarfeldes und der anschließende Fächer eine konvexe Faltlinie, die sich entlang dem Ansatz der Radialadern am Ulnarfeld durch das Flügelmittelgelenk bis an den anterioren Flügelrand zieht. Eine konkave Faltlinie befindet sich zwischen dem äußeren und inneren Apikalfeld (Abb. 5).

Der Fächer wird von einer dem posterioren Flügelrand in etwa konstantem Abstand folgenden Faltlinie durchzogen, die aufgrund der Faltung abwechselnd konvex und konkav ist.

Die Faltung des Flügels wurde verschiedentlich beschrieben (Kleinow, 1966; Moore, 1900; Redtenbacher, 1886; Scudder, 1876; Verhoeff, 1917; Woodworth, 1906) und soll hier nur kurz geschildert werden. Da es sich bei der Faltung des Flügels um einen kontinuierlichen Vorgang handelt, ist die Unterteilung in drei Schritte nicht ganz präzise, dennoch erleichtert dies die Beschreibung und Nachvollziehbarkeit der Vorganges, der nur ganz verstanden werden kann, wenn ein Modell des Flügels angefertigt wird. Zunächst faltet sich der Fächer entlang den radialen Faltlinien fächerförmig zusammen, um sich dann entlang der Ringfalte transversal zu falten. Diese beiden Schritte falten den Fächer zusammen und legen ihn auf die Ventralseite der Squama und des Ulnarfeldes. Im dritten Schritt klappt das Ulnarfeld aufgrund elastischer Spannung entlang der Faltlinie zum Squama nach ventral und legt sich mit dem Fächer auf die Ventralseite der Squama. Daher ergibt sich in einem Schnitt durch

das Flügelpaket folgende Reihenfolge (von Dorsal nach ventral): Squama — Fächer — Ulnarfeld.

Die Mechanik dieses Vorgangs wurde an anderer Stelle (Haas, 1994) detailliert beschrieben. Der Flügel der Dermaptera stellt ein komplexes System von internen Spannungen und Versteifungsmechanismen dar, das hier nicht ausführlich dargestellt werden kann. Experimentell konnte gezeigt werden, daß der Flügel so verspannt ist, daß er im Ruhezustand gefaltet ist. Er faltet sich auch noch nach 57 jähriger Trocknung an einem genadelten Exemplar (Haas, 1994). Die Kräfte zur Faltung werden im wesentlichen durch elastische Spannungen (deren feinstrukturelle Natur unklar ist) in den verbreiterten Stellen (Merkmal 13) erzeugt, die sich entlang der Ringfalte in den Radial- und Intercalaradern befinden. Dabei nimmt der für die Faltung wichtige Anteil der durch diese Stellen erzeugten Kraft mit der Faltung selbst zu (Haas, 1994) (Abb. 3). Die verbreiterten Stellen sind nicht passiv wie der Terminus suggeriert und wie von früheren Autoren angenommen wurde (Verhoeff, 1917). Sie besitzen, ganz im Gegenteil, eine zentrale Bedeutung für die Faltung des Flügels. Ebenso ist eine unterschiedliche Abbiegungsrichtung dieser Stellen von Interkalaradern und Radialadern für die Flügelfaltung unbedingt notwendig (Haas, 1994). Da die Ruhelage der gefaltete Zustand ist drängt sich die Frage auf, wie der Flügel offengehalten wird. Kleinow (1966) konnte aerodynamische Kräfte ausschließen und fand, daß er durch das Flügelmittelgelenk (die Region, in der äußeres und inneres Apikalfeld mit der Squama bzw. Ulnarfeld zusammentreffen) und durch die konkave Längsfalte (Merkmal 11) versteift wird. Da Kleinow (1966) keine genaue geometrische Analyse des Flügelmittelgelenks durchführte entging ihm, daß sich die Winkel nicht zu 360° addieren (Abb. 4). Eine Winkelsumme von 360° ist aber die Voraussetzung dafür, daß sich ein Faltsystem flach, d.h. in eine Ebene, falten läßt. Deshalb reißt der Flügel auch regelmäßig zwischen äußerem Apikalfeld und Squama ein, wenn er unter einem Deckglas gepreßt wird. Ein System mit weniger als 360° formt bestenfalls eine Pyramide, wenn keine Elastizität vorhanden ist. Ist diese jedoch vorhanden, wie in einem realen Flügel, wird das System bistabil und kann von einer möglichen Position in die andere, symmetrische überspringen, sofern von außen Energie zugeführt wird (Haas, 1994). Genau dieses findet statt, wenn der Flügel durch die Cerci ausgestreift (Kleinow, 1966) und so geöffnet wird. Die Wirkungsweise der konkaven Längsfalte läßt sich durch ein Papiermodell leicht demonstrieren (Abb. 4). Man falte ein Blatt Papier konvex in der Mitte. Danach falte man dasselbe Blatt konkav und zwar so, daß die konkave Falte die konvexe in der Mitte des Papiers in einem Winkel zwischen 30° und 45° schneidet. Das Papier läßt sich entlang der konvexen Falte ohne Weiteres falten, solange die konkave Falte nicht durchgedrückt wurde. Dann ist das Papier plötzlich steif.

Genau dieses findet im Flügel der Dermaptera statt: die konkave Längsfalte arbeitet der flügelinternen, elastischen Spannung zwischen Squama und Ulnarfeld entgegen und versteift so den Flügel (Kleinow, 1966).

Ich übernehme hier die Nomenklatur von Giles (1963) und Kleinow (1966) für die Beschreibung des Flügels. Der Cu₂ entspricht, nach der Nomenklatur von Wootton (1979), wahrscheinlich dem CuP.

8. Marginalfeld. 0: fehlend; 1: vorhanden. Giles (1963); Verhoeff (1917); eigene Beobachtung (Abb. 5; Tafel V).

Das Marginalfeld befindet sich vor der Squama und ist bei *Forficula auricularia* etwa halb so lang wie dieses. Es unterscheidet sich durch seine schwächere Sklerotisierung und bildet einen Winkel mit der Squama.

Giles (1963) übersah dieses Feld, da es im ausgebreiteten Flügel untergeschlagen wird. Ein deutliches Marginalfeld dieser Gestalt konnte nicht bei den untersuchten Blattodea, "Diplatyidae", Pygidicranidae und Apachyidae gefunden werden, weshalb es sich wohl um eine Synapomorphie der anderen Alae tragenden Familien handelt.

Die funktionelle Bedeutung des Marginalfeldes ist unklar, ebenso ob es präcostal liegt.

9. Querader. 0: caudal der Krümmung; 1: cranial der Krümmung. Eigene Beobachtung (Abb. 6; Tafel VI).

10. Cu₂. 0: undeutlich; 1: deutlich. Giles (1963); eigene Beobachtung (Abb. 6; Tafel VI).

11. Konkave Längsfalte. 0: median; 1: lateral. Kleinow (1966); eigene Beobachtung (Abb. 6; Tafel VI).

Die konkave Längsfalte verläuft craniad (im gefalteten Flügel, Dorsalansicht) von etwa der Mitte des medianen Randes der Squama und endet auf der Höhe einer Querader, die proximal der ersten Analader entspringt. Diese Querader erreicht nicht ganz den Cu₂ und markiert das anteriore Ende der konkaven Längsfalte. Die Längsfalte wirkt den faltenden Kräften zwischen Squama und Ulnarfeld entgegen und versteift den entfaltenen Flügel (Haas, 1994; Kleinow, 1966).

Diese Längsfalte schließt bei den Pygidicranidae, bei *Haplodiplatys orientalis* und *Diplatys jacobsoni* einen spitzen Winkel mit dem medianen Rand des Squama ein (Abb. 6A). Die Querader liegt dicht vor der Krümmung der ersten Analader und hat eine große Distanz zur Mittelplatte. Der ganze Cu₂ ist als deutliche Ader sichtbar und bildet offensichtlich eine Artikulation mit der nächsten anterioren Ader aus.

Bei allen anderen Taxa schließt die konkave Längsfalte im gefalteten Flügel einen weniger spitzen Winkel zum Squamarand ein (Abb. 6B). Das anteriore Ende dieser Falte wird immer noch durch die Querader, die der ersten Analader entspringt, markiert. Diese Querader liegt nun hinter der Krümmung der ersten Analader, kurz vor der Mittelplatte. Der Cu₂ ist nicht

mehr als deutliche Ader sichtbar; nur seine Basis, die mit der nächsten anterioren Ader eine Artikulation bildet, bleibt erhalten. Die konkave Längsfalte wird durch ein großes, stärker sklerotisiertes laterales Feld und ein kleineres medianes Feld begleitet. Diese Felder sind bei *Chelisoche morio* (Fabricius) (Chelisocheidae) deutlich, bei anderen Arten jedoch weniger scharf umgrenzt. Bei den Pygidicranidae, *Haplodiplatys orientalis* und *Diplatys jacobsoni* sind sie nicht sichtbar.

Giles (1963) bemerkte das Fehlen des Cu2 bei *Forficula auricularia*. Nach meinen Beobachtungen hingegen liegt er in allen untersuchten Familien vor. Die Lateralverschiebung (im gefalteten Flügel) der konkaven Längsfalte ist anscheinend nicht mit dem Vorhandensein eines deutlichen Cu2 vereinbar. Jedoch liegt bei allen daraufhin untersuchten Arten die basale Artikulation des Cu2 mit der nächsten anterioren Ader vor. Giles (1963) interpretierte diesen Befund als Reduktion des ganzen Cu2, eine Ansicht, die ich nicht teile, wie oben dargelegt.

In den drei untersuchten Blattodea ist der Cu2 deutlich ausgebildet, weshalb dieser Merkmalszustand als der plesiomorphe Zustand betrachtet wird. Merkmale 9 und 11 sind durch das besondere Faltmuster des Ohrwurmflügels bedingt und können daher nicht bei den Blattodea vorgefunden werden.

Das Cladogramm legt nahe, daß es sich bei einer Querader caudal der Krümmung der ersten Analader und einer median liegenden konkaven Längsfalte um Plesiomorphien handelt. Die bei den Apachyidae, Labiduridae, Anisolabididae, Spongiphoridae, Chelisocheidae und Forficulidae vorgefundene Situation (Querader cranial der Krümmung, Cu2 undeutlich, lateral gelegene konkave Längsfalte) wird als je eine Synapomorphie dieser Familien betrachtet.

12. Zehnte Analader. 0: "Y"-förmig; 1: "4"-förmig. Beier (1959); Burr (1914); Zacher (1911); eigene Beobachtung (Abb. 5 und 7).

Dieses Merkmal wurde von Zacher (1911) beschrieben und von Beier (1959) zur Identifikation der Unterfamilien der Dermaptera herangezogen. Bei den Labiduridae, Anisolabididae, Spongiphoridae, Forficulidae und Chelisocheidae ähnelt die Form der zehnten Analader der Zahl "4", wohingegen sie in allen anderen Taxa einem "Y"-ähnelt, was durch eigene Beobachtungen bestätigt werden.

Die Aderung der Flügel von *Leucophaea madera*, *Periplaneta americana* und *Polyphaga aegyptica* ist völlig verschieden von der der Dermaptera, so daß kein Außengruppenvergleich durchgeführt werden kann. Das Cladogramm legt nahe, daß die Gegebenheiten bei den Anisolabididae, Chelisocheidae, Forficulidae, Labiduridae und Spongiphoridae eine Synapomorphie dieser Taxa darstellt.

13. Verbreiterte Stellen der Radial- und Intercalaradern. 0: verbunden; 1: getrennt. Giles (1963); eigene Beobachtung (Abb. 5 und 8).

Radial- und Intercalaradern besitzen auf der Höhe der Ringfalte verbreiterte Stellen (auch “breitgequetschte Stellen”, “plattenartige Verbreiterungen” oder “hornige, verschwommene Erweiterungen”), die wie oben geschildert von großer funktioneller Bedeutung für die Flügelfaltung sind. In allen Taxa der Forficulina außer den Spongiphoridae, Forficulidae und Chelisochidae ist die verbreiterte Stelle der Radialader bezogen auf den entfaltenen Flügel nach median erweitert, kreuzt die radiale Faltnie und trifft dort auf die laterale Erweiterung der verbreiterte Stelle der dahinterliegenden Intercalarader. Bei den Spongiphoridae, Forficulidae und Chelisochidae bleiben die verbreiterten Stellen von Radial- und Intercalaradern getrennt.

Giles (1963) konstatierte bereits die Fusion der verbreiterten Stellen bei *Echinosoma afrum* (Palisot de Beauvois) (Pygidicranidae), übersah allerdings, daß sie bei den höheren Forficulina getrennt sind.

Die Flügel der untersuchten Blattodea besitzen keine verbreiterten Stellen oder ähnliche Strukturen, weshalb bei diesem Merkmal kein Außengruppenvergleich möglich ist. Das Cladogramm zeigt jedoch, daß es sich bei dem Merkmalszustand, der bei den Spongiphoridae, Forficulidae und Chelisochidae gefunden wird, vermutlich um den apomorphen handelt.

3.1.3 Hals und Beine

14. Hals. 0: Blattodea-Typ; 1: Forficuloid-Typ. Popham (1959, 1985); Steinmann (1986). Die Struktur des Halses wird schon seit längerem für phylogenetische Zwecke innerhalb der Forficulina verwendet. Der Hals der Karschiellidae, “Diplatyidae” und die Pygidicranidae ähnelt dem der Blattodea und wird daher als Blattodea-Typ bezeichnet. Die anderen Taxa besitzen einen Hals vom Forficuloid-Typ. Dies wird als eine Synapomorphie für diese Familien angesehen (Popham, 1985).

Die untersuchten Blattodea ähneln dem Blattodea-Typ des Halses, weshalb dieser Merkmalszustand als der plesiomorphe angesehen wird.

15. Femur. 0: gekielt; 1: “rund”. Burr (1910); eigene Beobachtung.

Das Femur der “Diplatyidae”, Karschiellidae und Pygidicranidae besitzt auf der Ventralseite zwei sehr markante Kiele. In den anderen Taxa ist das Femur wesentlich abgerundeter; Kiele fehlen. Die Apachyidae nehmen mehr oder weniger eine intermediäre Stellung ein, da sie abgerundete Kiele besitzen. Die Femora werden aber dennoch als gekielt betrachtet (eine andere Kodierung würde die Rekonstruktion nicht beeinflussen).

Die gekielte Situation wird als Plesiomorphie betrachtet, da *Leucophaea madera* und *Periplaneta americana* gekielte Femora besitzen und obwohl sie in *Polyphaga aegyptica*

gerundet sind. Dieses wird als sekundäre Entwicklung gedeutet. Ein "rundes" Femur gilt als apomorph bei den Forficulina.

16. Anzahl der Tarsomere. 0: fünf; 1: drei. Günther & Herter (1974); eigene Beobachtung. Alle untersuchten Forficulina verfügen über einen dreigliedrigen Tarsus, der als apomorph betrachtet wird, da die Blattodea einen fünfgliedrigen Tarsus besitzen.

3.1.4 Abdomen

17. Zehntes Abdominalsegment. 0: normal; 1: erweitert. Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993); eigene Beobachtung.

Eine Erweiterung des zehnten Abdominalsegmentes wird ausschließlich bei den Apachyidae vorgefunden und als Autapomorphie gewertet. Den Blattodea, wie alle anderen Forficulina auch (Steinmann, 1986, 1989, 1990, 1993), fehlt eine solche Erweiterung.

18. Larvalcerci. 0: ungegliedert; 1: gegliedert. Green (1896); Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993); Verhoeff (1902b); Vishnyakova (1980).

Larven mit gegliederten Cerci wurden bei den Forficulina nur zweimal festgestellt: Verhoeff (1902b) bei den Karschiellidae und Green (1896) bei *Diplatys* (Tabelle 2). Die Larven aller anderen Taxa besitzen offensichtlich ungegliederte Cerci (Steinmann, 1986, 1989, 1990, 1993). Aufgrund des Fossilberichtes (Vishnyakova, 1980) ist anzunehmen, daß gegliederte Larvalcerci eine Plesiomorphie für die Karschiellidae, *Diplatys* und wahrscheinlich auch *Haplodiplatys* darstellen. Zudem besitzen larvale Blattodea gegliederte Cerci. Ungegliederte Larvalcerci werden als Synapomorphie für alle anderen Forficulina betrachtet.

19. Adultcerci. 0: gegliedert; 1: ungegliedert. Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993); eigene Beobachtung.

Nach Steinmann besitzen alle rezenten Forficulina im Adultstadium ungegliederte Cerci. Dies wird als der apomorphe Merkmalszustand betrachtet, weil die drei untersuchten Blattodea gegliederte Cerci besitzen.

20. Gliederung des Telson. 0: verschmolzen; 1: gegliedert. Popham (1985); Verhoeff (1903).

Das Telson oder Pygidium besteht aus drei Teilen, die bei den Anisolabididae, Apachyidae, Chelisochidae, Forficulidae, Labiduridae und Spongiphoridae verschmolzen sind. In Übereinstimmung mit Popham (1985) betrachte ich ein gegliedertes Telson als den plesiomorphen Merkmalszustand und ein verschmolzenes Telson als Apomorphie. Dies zeigt auch das Cladogramm.

3.1.5 Männliche Genitalien

21. Anzahl und Richtung der Genitalloben. 0: zwei, gleichgerichtete Genitalloben; 1: zwei, entgegengesetzt gerichtete Genitalloben; 2: ein Genitallobus; 3: Karschiellidae-Typ. Hincks (1955, 1959); Steinmann (1986, 1989, 1990).

22. Gesamtzahl der Virgae. 0: eins; 1: zwei; 2: vier. Hincks (1955, 1959); Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993).

23. Basales Vesikel. 0: fehlend; 1: vorhanden. Hincks (1955, 1959); Popham (1965a, b, 1985); Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993).

Die Pygidicranidae und die "Diplatyidae" besitzen männlichen Genitalien mit zwei Genitalloben, die in eine Richtung zeigen. Allerdings besitzen die "Diplatyidae", wie auch die Esphalmeninae und Pyragrinae (!), pro Genitallobus zwei Virgae, die dem Ductus ejaculatorius anderer Insekten entsprechen, wohingegen die restlichen Pygidicranidae nur eine Virga pro Genitallobus besitzen.

Die Genitalien der Anisolabididae, Apachyidae und Labiduridae besitzen zwei Loben mit je einer Virga, die jedoch entgegengesetzt gerichtet sind. Ein Lobus zeigt nach caudal, der andere nach cranial.

Bei den Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae ist ein Genitallobus reduziert, so daß nur ein Lobus übrig bleibt, der über eine Virga verfügt.

Die Karschiellidae besitzen ebenfalls Genitalien mit nur einem Genitallobus (weshalb sie von Verhoeff (1902b) mit den Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae in die "Monandrina" gestellt wurden). Im Gegensatz zu den drei oben genannten Familien ist jedoch der zweite, reduzierte Genitallobus immer noch als Rudiment sichtbar. Die einzige Virga ist von verwundenen Skleriten umgeben. Die Struktur der Genitalien der Karschiellidae unterscheidet sich deutlich und übergangslos von der der Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae, so daß sie als eigener Merkmalszustand aufgefaßt und kodiert wird.

Das basale Vesikel ist ein kleines Vesikel an der Basis der Virga mit unbekannter Funktion. Es findet sich bei den Apachyidae, Chelisochidae, Forficulidae und Labiduridae.

Die Diskussion über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Dermaptera basierte vor allem auf den männlichen Genitalien. Erstmals erkannte Burr (1915-1916) ihre Bedeutung für die Verwandtschaftsanalyse, gestützt auf die Ergebnisse von Verhoeff (1902b) und Zacher (1911). Die Genitalien erwiesen sich als äußerst nützlich für die Identifikation der Taxa auf jeder Ebene und werden deshalb häufig für diagnostische Zwecke verwendet.

Die Lesrichtung kann nicht durch einen Außengruppenvergleich festgestellt werden, da die männlichen Genitalien der Dermaptera hoch abgeleitet sind. Deshalb ist nur ein Vergleich innerhalb der Forficulina möglich.

Die veröffentlichten Literaturangaben bezüglich der Merkmale 21, 22 und 23 sind übereinstimmend und werden deshalb in die Rekonstruktion mit einbezogen. Das Cladogramm zeigt, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der Forficulina Genitalien mit zwei,

gleichgerichteten Genitalloben, vier Virgae und ohne basales Vesikel besaß. Es zeigt auch, daß die Situation, die bei den Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae vorgefunden wird, wahrscheinlich eine Synapomorphie dieser Taxa darstellt.

Eine Zusammenfassung der apo- und plesiomorphen Merkmalszustände der verwendeten Merkmale gibt Tabelle 4 im Anhang.

3.2 Nicht verwendete Merkmale

Die folgenden Merkmale wurden in der Rekonstruktion nicht verwendet, weil die veröffentlichten Literaturangaben sich widersprechen oder im Gegensatz zu eigenen Beobachtungen stehen. Sie wurden dennoch aufgeführt, da sie zuvor durch andere Autoren verwendet wurden und daher eine erneute Diskussion sinnvoll erscheint.

24. Adern der Squama. 0: ohne Querverbindung; 1: mit Querverbindung. Burr (1914); Zacher (1911); eigene Beobachtung.

25. Dritte Squamalader. 0: ohne Sektor; 1: mit Sektor. Burr (1914); Zacher (1911); eigene Beobachtung.

Die Aderung der Flügel wurde schon früh zu systematischen Zwecken herangezogen (Zacher, 1911). Meine Bewertung dieser beiden Merkmale zeigte jedoch, daß die Merkmalszustände nicht ohne weiteres festgestellt werden können. Die Interpretation hängt von der Beleuchtung ab — Auf- oder Durchlicht — und benutzten Mikroskoptyp. Zudem widersprachen die eigenen Ergebnisse der Untersuchung von *Nala livipes* (Dufour) (Labiduridae) und *Marava arachidis* (Yersin) (Spongiphoridae) den Literaturangaben von Zacher (1911) und Burr (1914). Durch Außengruppenvergleich konnte nicht festgestellt werden, welcher Merkmalszustand plesiomorph ist, da die Blattodea über eine völlig andere Flügeladerung verfügen.

Aus diesen Gründen wurden diese Merkmale nicht in die Rekonstruktion integriert.

26. Gestalt des zweiten Tarsomers. 0: normal; 1: Forficulidae-Typ; 2: Chelisochidae-Typ. Popham (1965a, b, 1985); eigene Beobachtung (Abb. 9).

Nach Popham (1965a, b, 1985) haben die Labiduridae (einschließlich der Apachyidae), Forficulidae und Chelisochidae eine besondere Ausprägung des zweiten Tarsomers gemein: es ist mehr oder minder ventral verlängert, so daß das dritte Tarsomer eher dorsal als terminal am zweiten inseriert. Die Chelisochidae verlängerten dann dieses Segment weiter, während die Forficulidae ein zweilappiges Tarsomer daraus entwickelten. Die Labiduridae (mit Apachyidae), Forficulidae und Chelisochidae seien deshalb näher miteinander verwandt

als mit den Anisolabididae und Spongiphoridae, bei denen das dritte Tarsomer als terminal inserierend beschrieben wird. Die beiden letzten Familien behalten darin den plesiomorphen Merkmalszustand bei (Popham, 1985).

Demgegenüber war es mir mit dem verfügbaren Material nicht möglich, einen klaren Unterschied zwischen den beiden Gruppen festzustellen. Ganz im Gegenteil war der Übergang von terminal nach dorsal inserierend fließend. Mein Befund wird durch die Angaben von Rentz & Kevan (1991) gestützt, die in einem Schlüssel für australische Dermaptera feststellen, daß das dritte Tarsalsegment **mehr oder minder** dorsal bzw. terminal inseriert.

Aufgrund dieser Unstimmigkeiten wird das Merkmal zur Rekonstruktion der Phylogenie nicht herangezogen. Dennoch wird die jeweilige, spezielle Ausbildung des zweiten Tarsomers bei Forficulidae und Chelisochidae als Autapomorphien der beiden Taxa gewertet. Der Außengruppenvergleich zeigt, daß die Ausbildung des zweiten Tarsomers, wie sie bei den Pygidicranidae und den Blattodea vorgefunden wird, den plesiomorphen Merkmalszustand repräsentiert.

27. Darm. 0: keine Darmwindung, gerader Darm; 1: nach links gewunden; 2: nach rechts gewunden. Popham (1965a, 1985); eigene Beobachtung.

Nach Popham (1965a) ist der Darm der Forficulidae und Chelisochidae nach links gewunden, so daß die Schleife, die der Mitteldarm dabei bildet, ventral des Hinterdarms liegt. Andererseits soll bei den Spongiphoridae der Darm nach rechts gewunden sein, so daß die Mitteldarmschleife dorsal des Enddarmes liegt. Die Labiduridae haben nach Popham (1965) einen geraden Darm. Dennoch wertet Popham (1985) einen nach links gewundenen Darm als Synapomorphie der Labiduridae, Forficulidae und Chelisochidae, obwohl nach seinen eigenen Ergebnissen die Labiduridae einen geraden Darm besitzen. Weiterhin verwendet er das Merkmal "gut coiling" zweimal, als Merkmal 8 und 13, auf verschiedenen Ebenen seiner phylogenetischen Rekonstruktion (Popham, 1985). Dieses Vorgehen erscheint mir fragwürdig.

Eigene Beobachtungen zeigen, daß, im Gegensatz zu Pophams Ergebnissen, der Darm von *Forficula auricularia* nach rechts gewunden ist und der Mitteldarm den Hinterdarm dorsal quert. Die gleichen Verhältnisse wurden bei *Labia minor* angetroffen. Bei zwei Individuen dieser Art wies der Darm keine Schleife auf, sondern lag "S"- bzw. "Z"-förmig im jeweiligen Abdomen. Bei *Nala livipes* (Labiduridae) wurden bei verschiedenen Individuen ein gerader Darm als auch ein nach links gewundener Darm vorgefunden. Arten anderer Familien waren nicht in ausreichender Zahl und Erhaltung verfügbar, um die Merkmalszustände festzustellen.

Offensichtlich gibt es bezüglich dieses Merkmals Unstimmigkeiten, so daß dieses Merkmal nicht in die Analyse aufgenommen wurde.

28. Gonapophysen. 0: fehlend; 1: vorhanden. Giles (1963); Hincks (1955, 1959); Popham (1965a, 1985); Steinmann (1986).

Hincks (1955, 1959) und Popham (1985) berichten, daß die Pygidicranidae (einschließlich der Karschiellidae und "Diplatyidae") außer den Pyragrinae immer noch Gonapophysen besäßen, wohingegen alle anderen Familien sie verloren hätten. Allerdings bemerkt Popham 1965, daß bei *Labidura riparia* (Pallas) (Labiduridae) rudimentäre Strukturen vorhanden sind, die als Gonapophysen zu deuten sind und Hincks (1959, p. 15) berichtet von den Allostethinae (Labiduridae), daß Gonapophysen vorhanden sind. Scheinbar gibt es bei diesem Merkmal einen eher graduellen Übergang. Eigene Beobachtungen konnten aufgrund fehlenden Materials nicht durchgeführt werden, so daß dieses Merkmal nicht zur Rekonstruktion verwendet wurde.

29. Hilfssklerite an der Basis der Virga. 0: fehlend; 1: vorhanden. Brindle (1965); Hincks (1955, 1959); Popham (1985); Popham & Brindle (1966); Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993).

30. Sklerite des Praeputialsackes. 0: fehlend; 1: vorhanden. Hincks (1955, 1959); Popham (1965, 1985); Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993).

Popham (1985) postulierte ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Anisolabididae und den Spongiphoridae aufgrund des Vorhandenseins von Skleriten des Praeputialsackes und von Hilfsskleriten an der Virgabasis. Einerseits ergibt ein Überblick über die von Steinmann angegebenen Daten, daß vielen Anisolabididae und Spongiphoridae Sklerite an der Virgabasis fehlen. Ob die Praeputialsacksklerite fehlen oder vorhanden sind läßt sich anhand der Daten nicht nachvollziehen. Andererseits zeigt der Überblick, daß einige Arten der Apachyidae und Labiduridae diese Sklerite ebenfalls besitzen.

Brindle bemerkt 1965 über *Gonolabidura* (Labiduridae): "The prominence of the sclerites associated with the virgae varies in different mounts of the same species, as does their orientation;". Popham & Brindle (1966) berichten über *Brachylabis* (Anisolabididae): "...the male genitalia have a virga without any additional sclerite".

Die Beschreibungen und Meinungen über diese Sklerite sind offensichtlich widersprüchlich, weshalb diese Merkmale nicht verwendet wurden.

IV. Diskussion

4.1 Das phylogenetische System der Forficulina

Die Analyse der 23 verwandten Merkmale (1-23) mit PAUP 3.1 ergibt zwei gleich lange Cladogramme (Länge: 30; C.I.: 0,867) die in Abb. 10 dargestellt sind. Die Topologie innerhalb der Dermaptera ist von der Außengruppe unabhängig. Sie ändert sich auch dann nicht, wenn zwei oder alle drei Blattodeaarten als Außengruppe definiert werden.

Wie jedoch das Cladogramm zeigt, stellen die Pygidicranidae, sensu Popham and Steinmann (Anataelinae, Blandicinae, Challinae, Cylindrogastrinae, "Diplatyinae", Echinomatidae, Esphalmeninae, Karschiellinae, Pygidicraninae und Pyragrinae) eine paraphyletische Gruppe dar. Die Karschiellidae und die "Diplatyidae", die selbst paraphyletisch sind, müssen aus den Pygidicranidae ausgeschlossen werden, wie schon von Sakai (1987) vorgeschlagen wurde. Synapomorphien, die sie als monophyletisches Taxon konstituieren würden, sind nicht bekannt, jedoch gibt es Synapomorphien, die eine andere Verwandtschaft nahelegen. Die Pygidicranidae wurden von Popham (1985) und Steinmann (1986) aufgrund plesiomorpher Merkmalszustände als eine Familie betrachtet (s.u.).

Überraschenderweise unterstützt die Rekonstruktion, aufgrund der plesiomorphen Merkmalszustände der Doppelbürste und der Stachelleiste von *Haplodiplatys orientalis* und anderer Arten, die Monophylie der "Diplatyidae" nicht. Das Fehlen der Doppelbürste spaltet offensichtlich die "Diplatyidae" und die Gattung *Haplodiplatys* (Abb. 10), die zuvor wegen genitalmorphologischer Befunde vereinigt waren (Steinmann, 1986). Wenigstens einige Arten der Gattung *Haplodiplatys* und alle untersuchten Arten der Gattungen *Schizodiplatys*, *Diplatys* und *Lobodiplatys* besitzen zwei Apomorphien mit den Forficulina (außer *Karschiella*): den Besitz asymmetrischer Tegmina und die Doppelbürste. Folglich sind diese Arten näher mit diesen Forficulina verwandt als mit den übrigen Arten der Gattung *Haplodiplatys*. Daher sind die "Diplatyidae" und die Gattung *Haplodiplatys* paraphyletisch.

Aufgrund des Cladogrammes stellt sich die Evolution der männlichen Genitalien folgendermaßen dar (Abb. 10 und 11B). Der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Forficulina besaß Genitalien mit zwei, in eine Richtung weisende Genitalloben und insgesamt vier Virgae. Diese Ausprägung findet man noch in den "Diplatyidae", von denen man annahm sie seien aufgrund der Genitalstruktur (Besitz von vier Virgae) monophyletisch. Bemerkenswerterweise besitzen auch die Pyragrinae und Esphalmeninae vier Virgae (Hincks, 1959), meiner Analyse nach eine Plesiomorphie (zur Phylogenie der Pygidicranidae s.u.). Dieser Zustand wurde allerdings in der Literatur nie als Sympleisiomorphie gewertet, sondern einfach hingenommen (Popham, 1965b; Steinmann,

1986). So schreibt Hincks (1955): “The double aperture of the virga, a unique character in the subfamily [aber siehe Hincks (1959)!, F.H.] has been regarded as a primitive character [ohne Zitat, F.H.], but since the virga is simple in *Cylindrogaster* which is clearly more primitive genus than *Diplatys* [warum?, F.H.], it would appear that the double virga is a specialised feature of the other genera of the Diplatyinae.” Allerdings gibt es meines Wissens kein stichhaltiges Argument, warum zwei Genitalloben mit insgesamt vier Virgae keine Plesiomorphie sein sollten. Genau dieser Standpunkt wird hier vertreten.

Die Anzahl der Virgae wurde dann, phylogenetisch später, auf zwei reduziert, eine Situation wie sie noch bei den übrigen Pygidicranidae vorgefunden wird.

Danach wurde ein Genitallobus aus unbekanntem Gründen umgeklappt, was zu einer Situation führte wie sie bei den Apachyidae, Labiduridae und Anisolabididae repräsentiert ist. Dies kann als die nächste “Stufe” in der Evolution der Genitalien angesehen werden, stellt aber keine Synapomorphie für diese drei Familien dar. Die Apachyidae müssen deshalb aus den Labiduridae ausgeschlossen werden, wie schon durch Verhoeff (1902b), Zacher (1911) und in neuerer Zeit durch Steinmann (1989) vorgeschlagen wurde. Es gibt keine Synapomorphie, die die Vereinigung, die wiederum auf der Genitalstruktur basiert, mit den Labiduridae rechtfertigen könnte.

In einer letzten “Stufe” der Genitalevolution wurde ein Genitallobus reduziert. Dies führte zu einem einlobigen Penis, wie er immer noch bei den Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae gefunden wird und dort als Synapomorphie aufzufassen ist.

Die Genitalien der Karschiellidae verfügen ebenfalls über nur einen Genitallobus, der allerdings eine völlig andere Struktur als der der Chelisochidae, Forficulidae und Spongiphoridae aufweist. Zudem weisen die Karschiellidae viele plesiomorphe Merkmalszustände auf. Aus diesen Gründen, und das bestätigt das Cladogramm, stellt die Genitalstruktur der Karschiellidae mit Sicherheit eine Autapomorphie für diese Familie dar. Das Taxon “Monandrina” (Chelisochidae, Forficulidae, Karschiellidae plus Spongiphoridae) ist daher sicher nicht monophyletisch, wie Verhoeff (1902b) glaubte. Er definierte die “Monandrina” durch den Besitz einlobiger Genitalien.

Die Daten widersprechen auch der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Anisolabididae und Spongiphoridae, das von Popham (1985) vorgeschlagen wurde. Diese Taxa sind dennoch nahe verwandt (Abb. 10), was die Ähnlichkeiten, besonders in der Genitalstruktur, erklären könnte. Einige Unterfamilien der Anisolabididae und der Spongiphoridae nehmen eine eher vermittelnde Position zwischen den beiden Familien ein. Meine Interpretation der Genitalstruktur befindet sich im Widerspruch zu Popham (1965b, 1985), der annahm, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der Forficulina ein Genital mit zwei gleichgerichteten Loben mit insgesamt zwei Virgae besaß. Er nahm auch an, daß die “Diplatyidae” monophyletisch seien. Die hier durchgeführte phylogenetische Rekonstruktion widerspricht seiner Hypothese, daß die Anisolabididae und Spongiphoridae wegen der Hilfsklerite der männlichen Genitalien in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander

stehen. Wie oben bereits diskutiert wurde, sind die Beschreibungen dieser Sklerite widersprüchlich, weshalb sie nicht in der Rekonstruktion verwendet wurden. Die Rekonstruktion steht zu Pophams Annahme im Widerspruch, daß das basale Vesikel eine Synapomorphie der Chelisochidae, Forficulidae und Labiduridae (einschließlich der Apachyidae) darstellt. Sie legt jedoch die Annahme nahe, daß diese Vesikel eine Synapomorphie für die Chelisochidae und Forficulidae darstellen und daß sie mindestens drei mal konvergent entstanden sind.

Die vorliegenden Befunde zeigen auch, daß viele der taxonomischen Termini, die von Steinmann (1986, 1989, 1990, 1993) (Abb. 1) und Popham (1985) gebraucht werden, keine monophyletischen Gruppen bezeichnen. Beispielsweise umfaßt der Terminus "Mesodermaptera" (Steinmann, 1989) die Labiduridae und Anisolabididae, die zusammen keine monophyletische Gruppe darstellen, ebensowenig wie die "Laboidea" (Popham, 1985), die die Anisolabididae und Spongiphoridae zusammenfassen. Es wurden hier keine neuen Termini vorgeschlagen, um einer Explosion der Anzahl entgegenzuwirken. Meiner Ansicht nach sollte es eine Hauptaufgabe weiterer phylogenetischer Forschung innerhalb der Dermaptera sein, nach Autapomorphien für Taxa auf jeder Ebene zu suchen. Es würde kaum überraschen, wenn sich die Anisolabididae und Spongiphoridae als paraphyletisch erweisen sollten. Dies wurde für die Pygidicranidae (sensu Popham) schon wahrscheinlich gemacht (s.u.).

4.2 Die Evolution der Flügelfaltung

Der Ausgangspunkt meines Interesses an den Dermaptera war das Faltmusters und die Faltmechanik des Flügels. In der Tat konnte im Bereich des Thorax und der Flügel 13 Merkmale gefunden werden, die für die phylogenetische Rekonstruktion geeignet erscheinen (zudem konnten bei meinem dreiwöchigen Aufenthalt bei Dr. J. Kukulova-Peck in Ottawa, Kanada, weitere fünf Merkmale, die meine phylogenetische Hypothese zu unterstützen scheinen, erarbeitet werden, die jedoch aus Zeitmangel nicht in die vorliegende Arbeit integriert werden konnten). Dennoch geben die mir bekannten Merkmale keinen Aufschluß über die Evolution der Faltmechanik, sowie des Faltmusters des Flügels. Alle von mir untersuchten Arten weisen ein und das selbe Faltmuster auf und zeigen nur geringe Unterschiede in der Aderung. Dies legt natürlich den Schluß, daß es sich bei dem Faltmuster um eine Synapomorphie handelt. Eine zweimalige Entwicklung erscheint aufgrund der Komplexität des Faltmusters und Aderung des Flügels als ausgeschlossen. Zudem wird der Flügel mit Hilfe der Cerci entfaltet (Kleinow, 1966), dies stellt ein komplexes Verhalten dar, daß sich ebenfalls zweimal entwickelt haben müßte.

Aufgrund der sekundären Flügellosigkeit der Arixeniina, Hemimeriina und Karschiellidae ist leider nicht zu klären, ob das Faltmuster eine Synapomorphie für die Dermaptera oder nur für Forficulina darstellt. Aufgrund meiner Befunde ist nur sicher, daß es sich um eine überzeugende Synapomorphie für die Monophylie der Forficulina ohne die Karschiellidae (und ohne Hemimeriina und Arixeniina) handelt.

Wie erwähnt, entfalten die Forficulina die Flügel mit Hilfe der ungegliederten Cerci. Aus dem Vorhandensein ungegliederter Cerci kann jedoch nicht gefolgert werden, daß das spezifische Faltmuster vorliegt, d.h. Cerci und Faltmuster bilden keinen Merkmalskomplex. Dies wird durch fossile Dermaptera (deren Zuordnung zu den Dermaptera als sicher gilt) aus dem Oberen Jura belegt (Vishnyakova, 1980), die lange, gegliederte Cerci und gleichzeitig kurze Tegmina besitzen. Die kurzen Tegmina legen meines Erachtens den Schluß nahe, daß die Flügel bereits in der typischer Art und Weise gefaltet waren. Dies bedeutet ebenfalls, daß es sich bei den ungegliederten Cerci nicht um eine Anpassung für die Flügelfaltung handelt. Die ungegliederten Cerci sind zum Beispiel bei der Männchen – Männchen Interaktion von Bedeutung (Moore, 1993), weitere Funktionen werden von Albouy & Caussanel (1990) und Günther & Herter (1974) dargelegt.

Der Fossilbericht der vermutlichen Stammgruppe der Dermaptera, der Protelytroptera (Kukalova-Peck, 1991), trägt zur Klärung der Frage nach der Evolution der Flügelfaltung bei, obwohl die meisten bekannten Fossilien keine gefalteten Flügel aufweisen (Carpenter, 1933, 1939; Carpenter & Kukalova 1964; Kukalova 1964, 1966, 1969). Einzig der Flügel von *Protelytron permianum* (permische Protelytroptera: Protelytridae aus Nordamerika (Tillyard, 1931)) (Abb. 13) weist eine, allerdings relative einfache Faltung auf. Dabei wird der größere Teil des Flügels, der Fächer, fächerförmig gefaltet, um dann einschließlich des anterioren Teil des Flügels durch eine transversale Falte nach ventral gefaltet. (Dabei verlasse ich mich auf die Angaben Tillyards (1931), da ich das Fossil selbst nicht in Augenschein nehmen konnte). Bemerkenswert ist weiterhin, daß sich in den Adern des Fächers entlang der transversalen Faltlinie "nf" (Abb. 13) Verbreiterungen ("cp" sensu Tillyard) befinden, die an die oben beschriebenen verbreiterten Sytellen im Flügel der Dermaptera erinnern.

Für die nahe Verwandtschaft der Protelytroptera mit den Dermaptera, die seit langem angenommen wird, sprechen die folgenden Synapomorphien (Kukalova-Peck, pers. comm.):

- Radius und Media anterior vorhanden;
- Cubitus Stamm vorhanden;
- Arculus (Media posterior - Cubitus anterior Querader oder Fusion) vorhanden;
- Cubitus posterior kurz;
- Analis anterior 1+2 reduziert, Analis posterior 3+4 einfach;
- Analfächer so lang oder länger als Remigium;

(Da sich eine detaillierte Ausarbeitung dieser Befunde in Vorbereitung zur Publikation befindet, wird hier auf eine Dokumentation verzichtet. Zur Verwandtschaft der beiden Taxa siehe auch Hennig (1969), Kukulova-Peck (1991), sowie die bereits oben zitierte Literatur.)

Zudem legen die folgenden möglich Synapomorphien eine enge Verwandtschaft von *P. permianum* und Dermaptera nahe:

- Querfaltung des Fächers, dies kommt nur bei Dermaptera und *Protelytron permianum* vor;
- Faltung des distal von der Querfalte liegenden Teils nach ventral, ebenfalls einzigartig für diese beiden Taxa;
- verbreiterte Stellen und chitinous patches.

Aufgrund der wahrscheinlich nahen Verwandtschaft von *Protelytron permianum* und Dermaptera halte ich es für gerechtfertigt, den Flügel von *P. permianum* wenigstens als Model für die Evolution des Dermapteraflügels, wenn nicht gar als "Stufe" in der Evolution zum Dermapterenflügel, anzunehmen. Dies bedeutet aber nicht, das *P. permianum* als ein **direkter** Vorfahr der Dermaptera angesehen werden würde.

Ein Vergleich mit dem Flügel der Dermaptera zeigt, daß dieser zweimal quer gefaltet wird und nicht nur einmal wie bei *Protelytron permianum*, d.h. es muß die Entwicklung einer zweiten Faltlinie gefordert werden. Da ich die "chitinous patches" und die verbreiterten Stellen für homolog halte, nehme ich an, daß die neue Faltlinie entlang der Ader angelegt wurde, von der bei *P. permianum* die den Fächer aufspannenden Adern abgehen. Diese neue Faltlinie ermöglicht das Unterschlagen der Fächers unter den ungefalteten anterioren Teil der Flügels und entspricht mit Änderungen in den Proportionen des Flügels der Situation wie sie bei rezenten Dermaptera vorgefunden wird. D.h. auch, daß sie konvex angelegt wurde. Sollte meine Annahme korrekt sein, hätten sich die neue Faltlinie und die von Tillyard als "nf" bezeichnete Faltlinie (die bei den rezenten Dermaptera zur Ringfalte wird) in Punkt "k" getroffen (Abb. 13). Da dies aber bei rezenten Dermaptera nicht der Fall ist, muß gefordert werden, daß sich die Faltlinien trennten (somit die Distanz zwischen ihnen vergrößerte), die

neue Falllinie sich bis zum anterioren Flügelrand fortsetzte und so eine zweite Querverfaltung ermöglichte.

Zusätzlich zur Querverfaltung verfügt der Dermapteraflügel noch über eine Längsverfaltung (die von Tillyard eingezeichnete Längsverfaltung ist die Clavalfurche und hat nichts mit der Längsverfaltung der Flügel zu tun (Wootton, 1979)). Einfache geometrische Überlegungen zeigen, daß sich diese nach der Entwicklung der zweiten Querverfaltung manifestiert haben muß. Ein DIN A4 Blatt Papier verdeutlicht dies. Wird das Blatt zunächst längs und dann quer gefaltet, so ist die Längsverfaltung durchgehend konvex, während die Querverfaltung im Kreuzungspunkt der Falllinien von konvex nach konkav wechselt. Wird hingegen das Blatt zunächst quer und dann längs gefaltet, so wechselt die Längsverfaltung von konvex nach konkav, die Orientierung der Querverfaltung bleibt aber die gleiche.

Genau diese Situation findet sich im Flügelmittelgelenk: die Längsverfaltung, die zwischen Squama und Ulnarfeld verläuft, wechselt von (basal) konvex nach (apikal) konkav, nun zwischen den beiden Apikalfeldern. Die Querverfaltung zwischen den Apikalfeldern einerseits und Squama/Ulnarfeld andererseits behält ihre konvexe Orientierung bei. Damit ist eindeutig gezeigt, daß sich die Längsverfaltung zwischen Squama und Ulnarfeld nach der zweiten Querverfaltung entwickelte.

Die funktionelle Bedeutung der zweifachen Querverfaltung liegt in der höheren Packungsdichte des gefalteten Flügels: eine einfache Querverfaltung reduziert die Flügellänge maximal (d.h. die Querverfaltung liegt auf halber Länge des Flügels, was meines Wissen nur bei *Diploptera punctata* (Blattodea: Blaberidae: Diplopterinae) (Bruijning, 1948; McKittrick, 1964; Rehn, 1951) vorkommt) auf etwa die Hälfte. Die zweifache Querverfaltung jedoch ermöglicht die Reduktion der Länge des Flügelspakets auf ein Drittel der Länge des entfaltetes Flügels. Diese Verfaltung zeigen nur die Dermapteren.

Trotz der Einfachheit des Flügels von *Protelytron permianum* und der oben dargelegten weiteren notwendigen Schritte in der Evolution zum Dermapteraflügel halte ich den paläozoischen Flügel dieser Art für den wahrscheinlichsten Vorläufer des Dermapteraflügels.

4.3 Der Grundplan der Forficulina

In der obigen Diskussion wurden die Änderungen der Merkmalszustände auf der jeweiligen Stufe diskutiert, ohne auf den Grundplan, also der Merkmalskombination bei dem letzten gemeinsamen Vorfahren (Hennig, 1984), einzugehen. Der Grundplan der Forficulina wurde mittels Außengruppenvergleichs und durchgeführten phylogenetischen Rekonstruktion erstellt. Es werden nur die verwendeten Merkmale (1-23) berücksichtigt. Die Nummern verweisen auf die diskutierten Merkmale.

Popham (1965a) erstellte bereits eine ähnliche Liste mit teilweise anderen Merkmalen. Dabei unterscheiden sich Pophams und meine Befunde nur bezüglich der Genitalevolution, die oben bereits ausführlich dargelegt wurde.

1. Tegmina symmetrisch (Plesiomorphie)
2. Metanotum flach (Plesiomorphie)
3. Stachelleiste fehlend (Plesiomorphie)
4. Doppelbürste fehlend (Plesiomorphie)
5. Mesonotumquotient über 0,55 (Plesiomorphie)
6. Mediane posteriore Spitze des Mesonotum schwach sklerotisiert (Plesiomorphie)
7. Cranialer Rand des Tegmen gebogen (Plesiomorphie)
8. Marginalfeld fehlend (Plesiomorphie)
9. Querader vor der Krümmung (Autapomorphie)
10. Cu₂ deutlich (Plesiomorphie)
11. Konkave Längsfalte median (Autapomorphie)
12. Zehnte Analader "Y"-förmig (Autapomorphie)
13. Verbreiterte Stellen verbunden (Autapomorphie)
14. Hals vom Blattodea-Typ (Plesiomorphie)
15. Femur gekielt (Plesiomorphie)
16. Drei Tarsomere (Autapomorphie)
17. Zehntes Abdominalsegment normal, nicht erweitert (Plesiomorphie)
18. Larvalcerci gegliedert (Plesiomorphie)
19. Adultcerci ungegliedert (Autapomorphie)
20. Telson gegliedert (Plesiomorphie)
21. Zwei gleichgerichtete Genitalloben (Autapomorphie)
22. Insgesamt vier Virgae (Autapomorphie)
23. Basales Vesikel fehlend (Plesiomorphie)

Damit ergeben sich für die Forficulina folgende Autapomorphien: Querader vor der Krümmung (Merkmal 9), konkave Längsfalte median (Merkmal 11), Zehnte Analader "Y"-förmig (Merkmal 12), verbreiterte Stellen verbunden (Merkmal 13), drei Tarsomere (Merkmal 16), Adultcerci ungegliedert (Merkmal 19), zwei gleichgerichtete Genitalloben (Merkmal 21) und insgesamt vier Virgae (Merkmal 22).

4.4 Sind die Pygidicranidae monophyletisch?

Abschließend soll noch kurz auf die Frage eingegangen werden, ob die Pygidicraniden monophyletisch sind. In der bisherigen Analyse erwiesen sich die Pygidicranidae sensu Popham (1985) (also Anataeliinae, Blandicinae, Challinae, Cylindrogastrinae, "Diplatyinae", Echinomatinae, Esphalmeninae, Karschiellinae, Pygidicraninae und Pyragrinae) als nicht monophyletisch, die "Diplatyidae" und Karschiellidae mußten ausgegliedert werden. Dieser erste Befund legt die Frage nahe, ob die verbleibenden Unterfamilien ein monophyletisches Taxon bilden. Da leider kein ausreichendem Material zur Verfügung stand, mußten die Angaben über die Merkmalszustände aus Hincks (1955, 1959) und Steinmann (1986) entnommen werden.

Zur Analyse wurde die obige Datenmatrix (Merkmale 1-23; Tabelle 3) herangezogen und um acht Taxa, die verbleibenden Unterfamilien, erweitert. Als einzige Außengruppe wurde *Leucophaea madera* gewählt. Die Kodierung der Merkmale entspricht der, die in der Merkmalsdiskussion dargelegt wurde.

Zusätzlich wurde die Matrix um fünf Merkmale erweitert (Tabelle 5). Die Numerierung ist fortlaufend bzw. entspricht der oben gebrauchten.

28. Gonapophysen. 0: fehlend; 1: vorhanden. Giles (1963); Hincks (1955, 1959); Popham (1985); Steinmann (1986).

Die Angaben von Hincks (1955, 1959), genauso wie Popham (1985), sind bezüglich der Gonapophysen innerhalb der Pygidicranidae übereinstimmend, sodaß dieses Merkmal hier verwendet wird. Alle Unterfamilien außer den Pyragrinae weisen noch Gonapophysen auf. Die anderen Familien werden so behandelt, als ob die Gonapophysen reduziert wären (s. oben).

31. Habitus der Esphalmeninae. 0: anderer Habitus; 1: Esphalmeninae-Habitus. Hincks (1959); eigene Beobachtung.

Die Esphalmeninae verfügen über einen abgeplatteten, gedrungenen Körperbau. Sie sind flügellos und das Abdomen ist am Ende erweitert. Dieser Habitus ist einzigartig innerhalb der Pygidicranidae ist und wird als apomorph gewertet.

32. Behaarung der Echinomatinae. 0: keine oder normale Behaarung; 1: Echinomatinae-Typ. Hincks (1959); eigene Beobachtung.

Die Echinomatinae sind am ganzen Körper mit dicken, geradezu fleischigen Makrotrichiae besetzt. Dies ist einzigartig innerhalb der Dermaptera und wird als apomorph gewertet.

33. Arolium. 0: fehlt; 1: vorhanden. Hincks (1959); Steinmann (1986); eigene Beobachtung.

Nach Hincks (1959) besitzen die Pyragrinae und die Blandicinae ein großes Arolium, ebenso liegt es bei *Leucophaea madera* vor. Allen anderen behandelten Taxa fehlt ein Arolium. Der Außengruppenvergleich läßt vermuten, daß es sich bei dem Besitz eines Aroliums um eine Plesiomorphie handelt.

34. Antennenglieder vier bis sechs. 0: breiter als lang; 1: länger als breit; 2: kurz, fast quadratisch. Hincks (1959); Steinmann (1986); eigene Beobachtung.

Bei den Anataeliinae, Blandicinae, Challinae, "Diplatyidae", Esphalmeninae und Pyragrinae sind die vierten bis sechsten Fühlerglieder länger als breit, wohingegen bei Cyndrogastrinae, Karschiellidae und Pygidicraninae diese Glieder breiter als lang sind. Bei den Echinomatinae sind sie kurz, fast quadratisch. Bei *Leucophaea madera* sind betreffenden Fühlerglieder breiter als lang, was den Schluß nahelegt, daß dies der plesiomorphe Merkmalszustand ist.

Die Analyse der Datenmatrix mit Hilfe von PAUP 3.1 ergab ein nicht sehr aussagekräftiges Ergebnis, das die dargelegten Vorstellungen bezüglich der Genitalevolution nicht gerade unterstützt: die Pyragrinae und Esphalmeninae werden nicht von den höheren Forficulina durch den Besitz von vier Virgae abgetrennt (vgl. Abb. 11A und 11B). Allerdings widerspricht das Ergebnis meiner Auffassung der Genitalevolution nicht. Der "strict consensus tree" (aus 544 Cladogrammen; Länge = 46; C.I. = 0,696) zeigt, daß die Pygidicranidae (ohne die "Diplatyidae" und Karschiellidae) nicht monophyletischen Ursprungs sind, wenigstens nicht nach der vorliegenden Befunden. Aufgrund der schlechten Datenlage soll dieses Problem hier nicht weiter diskutiert werden. Die Monophylie der Pygidicranidae (auch ohne die Karschiellidae und "Diplatyidae") erscheint jedoch unwahrscheinlich.

V. Schluß

Die phylogenetische Forschung innerhalb der Dermaptera beschränkte sich weitgehend auf wenige Merkmale aus dem Bereich der männlichen Genitalien, Tarsus- und Hals-Struktur. Dies fußt auf den Arbeiten von Burr, Verhoeff und Zacher zwischen 1900 und 1920. Sie betrachteten die Genitalien als die verlässlichste Struktur, um Aussagen über die Verwandtschaft der Taxa zu machen. Spätere Forscher lehnten die Benutzung anderer Merkmale mit einem Verweis auf einen vermuteten hohen Grad von Konvergenz ab, was sicherlich auf die Cerciform und die Flügelreduktion zutrifft.

Dennoch konnte hier gezeigt werden, daß auch andere Strukturen Merkmale zur phylogenetischen Rekonstruktion beitragen können, sogar die Flügel, die oft reduziert werden. Durch die Bewertung des Reduktionsgrades ist es jedoch möglich geworden, Flügelmerkmale zur Rekonstruktion heranzuziehen.

Abschließend kann ich nur Burr (1909) zitieren (nach Zacher 1911): "I shall eargerly welcome all criticisms, however severe, all notes, observations and suggestions, and I earnestly beg all Dermapterists to come to rescue and give me the benefit of their opinions and their suggestions, both on the details and the general scheme outlined in the following [oben gemachten, F.H.] notes".

VI. Literatur

- Albouy, V. & Caussanel, C. (1990) Dermaptères ou Perce-oreilles. Fédération Française des Sociétés de Science Naturelle, Paris.
- Beier, M. (1959) Ordnung: Dermaptera. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Bd. V, Abt. III, Lief. 3. (Hrsg. H. Weber). Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Bey-Bienko, G.J. (1936) Dermaptères. In: *Faune de l'URSS* by S. A. Sernov and A. A. Stackelberg. L'Académie des Sciences de l'URSS, Moskau, Leningrad.
- Bormans, A. & Krauss, H. (1900) Forficulidae und Hemimeridae. In: *Das Tierreich* 11: Hrsg. Friedländer und Sohn, Berlin.
- Brindle, A. (1965) A revision of the subfamily Allostethinae (Dermaptera, Labiduridae). *Annals and Magazine for Natural History*, **Series 13; Vol. 8**, 575-596.
- Bruijning, C.F.A. (1948) Studies on malayan Blattidae. *Zoologische Mededeelingen*, **29**, 1-174.
- Burr, M. (1910) The Fauna of British India: Dermaptera. Taylor and Francis, London.
- Burr, M. (1914) Notes on the Forficularia. XXII. Notes on the wing venation in the Dermaptera. *Annals and Magazine for Natural History*, **Series 8; Vol. 14**, 78-84.
- Burr, M. (1915) On the male genital armature of the Dermaptera. Part I.: Protodermaptera (except Psalidae). *Journal of the Royal Microscopical Society*, **Series 2**, 413-447.
- Burr, M. (1915) On the male genital armature of the Dermaptera. Part II.: Psalidae. *Journal of the Royal Microscopical Society*, **Series 2**, 521-546.
- Burr, M. (1916) On the male genital armature of the Dermaptera. Part III.: Eudermaptera. *Journal of the Royal Microscopical Society*, **Series 2**, 1-18.
- Carpenter, F.M. (1933) The Lower Permian Insects of Kansas Pt. 6. *Proceedings of the American Academy for Arts and Sciences*, **68**, 411-503.
- Carpenter, F.M. (1939) The Lower Permian Insects of Kansas. Pt. 8. *Proceedings of the American Academy for Arts and Sciences*, **73**, 29-70.
- Carpenter, F.M. & Kukulova, J. (1964) The structure of the Protelytroptera, with description of a new genus from Permian strata Moravia. *Psyche*, **71**, 183-197.
- Chopard, L. (1949) Ordre de Dermaptères. In: *Traité de Zoologie IX*. Hrsg. P. P. Grassé.
- Dohrn, H. (1862) Versuch einer Monographie der Dermaptera. *Entomologische Zeitung, Stettin*, **24**, 35-66.
- Dohrn, H. (1863) Versuch einer Monographie der Dermaptera. *Entomologische Zeitung, Stettin*, **24**, 309-322.
- Dohrn, H. (1864) Versuch einer Monographie der Dermaptera. *Entomologische Zeitung, Stettin*, **25**, 285-296.

- Dohrn, H. (1864) Versuch einer Monographie der Dermaptera. *Entomologische Zeitung, Stettin*, **25**, 417-429.
- Dohrn, H. (1865) Versuch einer Monographie der Dermaptera. *Entomologische Zeitung, Stettin*, **26**, 68-99.
- Dohrn, H. (1867) Versuch einer Monographie der Dermaptera (Nachtrag). *Entomologische Zeitung, Stettin*, **28**, 341-343.
- Giles, E.T. (1963) The comparative external morphology and affinities of the Dermaptera. *Transactions of the Royal entomological Society of London*, **115**, 95-164.
- Green, E.E. (1896) Notes on *Dyscritina longisetosa*. *Transactions of the Royal entomological Society of London*, **44**, 229-231.
- Günther, K. & Herter, K. (1974) Dermaptera. In: *Handbuch der Zoologie* (Hrsg. Helmcke, J.G., Starck, D., Wermuth, H.) Bd. IV, 2.Hälfte, 2.Teil 11. Gruyter, Berlin.
- Haas, F. (1994) Geometry and mechanics of hind-wing folding in Dermaptera and Coleoptera. Master of Philosophy Arbeit, Exeter.
- Hennig, W. (1969) Die Stammesgeschichte der Insekten. Kramer, Frankfurt.
- Hennig, W. (1984) Taschenbuch der speziellen Zoologie. Teil 1: Wirbellose. 5. Auflage. H. Deutsch, Thun und Frankfurt.
- Herter, K. (1943) Zur Fortpflanzungsbiologie eines lebendgebärenden Ohrwurms (*Prolabia arachidis* YERSIN). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **40**, 158-180.
- Herter, K. (1965) Vergleichend Beobachtungen und Betrachtungen über die Fortpflanzungsbiologie der Ohrwürmer. *Zeitschrift für Naturforschung*, **20**, 365-375.
- Hincks, W.D. (1955) A systematic monograph of the Dermaptera of the world based on material in the British Museum (Natural History). 2. Pygidicranidae: Diplatyinae. British Museum (Natural History), London.
- Hincks, W.D. (1959) A systematic monograph of the Dermaptera of the world based on material in the British Museum (Natural History). 2. Pygidicranidae excluding Diplatyinae. British Museum (Natural History), London.
- Kleinow, W. (1966) Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **56**, 363-416.
- Kleinow, W. (1971) Morphometrische Untersuchungen an den Flugapparaten flugfähiger Dermapteren. *Zoologischer Anzeiger*, **187**, 175-184.
- Kukalova, J. (1964) Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera of Moravia. *Sb. Geol. Ved. Paleontol.*, **6**, 61-98.
- Kukalova, J. (1966) Protelytroptera from the Upper Permian of Australia, with a discussion of the Protocoleoptera and Paracoleoptera. *Psyche*, **75**, 89-111.
- Kukalova, J. (1969) On the systematic position Permian beetles, Tshekardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sb. Geol. Ved. Paleontol.*, **11**, 139-162.
- Kukalova-Peck, J. (1991) Fossil History and the Evolution of Hexapod Structure. In: *Insects of Australia* . Hrsg. D. T. Naumann. CSIRO, Melbourne.

- Kukalova-Peck, J. & Peck, S. (1993) Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). *Systematic Entomology*, **18**, 333-350
- McKittrick, F.A. (1964) Evolutionary Studies of Cockroaches. *Memoir of the Cornell University Agricultural Experiment Station, New York*, **389**, 1-197.
- Moore, H. (1900) How does the earwig fold its wings? *Entomological Record and Journal Variation*, **12**, 78-79.
- Moore, A.J. & Wilson, P. (1993) The evolution of sexually dimorphic earwig forceps: social interactions among adults of the toothed earwig, *Vostox apicedentatus*. *Behavioural Ecology*, **4**, 40-48.
- Nel, A., Albouy, V., Caussanel, C. & Jamet, C. (1994) Réflexion paléo-entomologique sur la systématique des Dermaptères. Quatre nouveaux forficules fossiles de l'Oligocène de Provence (France) (Dermaptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **99**, 253-266.
- Popham, E.J. (1959) The anatomy in relation to feeding habits of *Forficula auricularia* L. and other Dermaptera. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **133**, 251-300.
- Popham, E.J. (1965) The functional morphology of the reproductive organs of the common (*Forficula auricularia*) earwig and other Dermaptera, with reference to the natural classification of the order. *Journal of Zoology*, **146**, 1-43.
- Popham, E.J. (1965) A key to dermapteran subfamilies. *The Entomologist*, **98**, 126-136.
- Popham, E.J. (1985) The mutual affinities of the major earwig taxa (Insecta, Dermaptera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionforschung*, **23**, 199-214.
- Popham, E.J. & Brindle, A. (1966) Genera and species of the Dermaptera: 2. The Brachylabinae and Platylabinae. *The Entomologist*, **99**, 241-249.
- Redtenbacher, J. (1886) Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. *Annalen des k.k. naturhistorischen Hofmuseums, Wien*, **1**, 153-232.
- Rehn, J.A.G. (1951) Classification of the Blattaria as indicated by their wings. *Memories of the American Entomological Society*, **14**, 1-134.
- Rehn, J.A.G. & Rehn, J.W.H. (1935) A study of the genus *Hemimerus* (Dermaptera, Hemimerina, Hemimeridae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **LXXXVII**, 457-508.
- Rentz, D.C.F. & Kevan, D.K.McE. (1991) Dermaptera. In: *Insect of Australia* (Hrsg. D. T. Naumann). CSIRO, Melbourne.
- Sakai, S. (1987) Phylogenetic and evolutionary information on Dermaptera from the point of view of insect integrated taxonomy. In: *Evolutionary biology of orthopteroid insects* (ed. by B. M. Bacetti). Ellis Horwood, Chichester.
- Scudder, S.H. (1876) The mode in which cockroaches and earwigs fold their wings. *American Naturalist*, **10**, 521-529.

- Steinmann, H. (1986) Dermaptera: Catadermaptera I. In: *Das Tierreich* Vol. 102. (Hrsg. H. Wermuth, E. Möhn & M. Fischer). Gruyter, Berlin.
- Steinmann, H. (1989) Dermaptera: Catadermaptera II. In: *Das Tierreich* Vol. 105. (Hrsg. H. Wermuth, E. Möhn & M. Fischer). Gruyter, Berlin.
- Steinmann, H. (1990) Dermaptera: Eudermaptera I. In: *Das Tierreich* Vol. 106. (Hrsg. H. Wermuth, E. Möhn & M. Fischer). Gruyter, Berlin.
- Steinmann, H. (1993) Dermaptera: Eudermaptera II. In: *Das Tierreich* Vol. 108. (Hrsg. H. Wermuth, E. Möhn & M. Fischer). Gruyter, Berlin.
- Swofford, D.L. (1993) PAUP, *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*, Version 3.1. Smithsonian Institution, Washington.
- Tillyard, R.J. (1931) Kansas Permian Insects Pt. 13. The new order Protelytroptera, with a discussion of its relationships. *American Journal of Science*, **21**, 232-266.
- Verhoeff, K.W. (1902a) Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. *Nova Acta Leopoldina, Halle*, **81**, 64-124.
- Verhoeff, K.W. (1902b) Über Dermapteren. 1. Aufsatz. Versuch eines neuen, natürlichen Systems auf vergleichend-morphologischer Grundlage und über den Mikrothorax der Insekten. *Zoologischer Anzeiger*, **25**, 181-209.
- Verhoeff, K.W. (1903) Ueber die Endsegmente des Körpers der Chilopoden, Dermapteren und Japygiden und zur Systematik von Japyx. *Nova Acta Leopoldina, Halle*, **81**, 257-301.
- Verhoeff, K.W. (1917) Über Bau und Faltung der Flügel von *Forficula auricularia*. 8. Dermapteren-Aufsatz. *Archiv für Naturgeschichte*, **83(A)**, 1-23.
- Vishnyakova, V.N. (1980) Earwigs from the Upper Jurassic of the Karatau range. *Paleontological Journal*, **1**, 78-95.
- Woodworth, C.W. (1906) The wing veins of insects. *Contrib. zool. Lab. Mus. Zool. Havard College*, **181**, 116-119.
- Wootton, R.J. (1979) Function, homology and terminology in insect wings. *Systematic Entomology*, **4**, 81-93.
- Zacher, F. (1910) Beitrag zur Kenntnis der Pygidicraniden und der Diplatyiden (Dermaptera). *Entomologische Rundschau*, **27**, 105.
- Zacher, F. (1910) Beiträge zur Revision der Dermapteren. I. Die Systematik der Protodermaptera. 38. Inaugural-Dissertation. Breslau
- Zacher, F. (1910) Tiergeographische, phylogenetische und biologische Bemerkungen zu Malcolm Burr's Dermapterenfauna von British Indien, Burma und Ceylon. *Entomologische Rundschau*, **27**, 174-176.
- Zacher, F. (1911) Studien über das System der Protodermapteren. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, **30**, 303-400.
- Zacher, F. (1911) Die Schädelbildung einiger Eudermaptera, nebst Bemerkungen über die Gattung *Elaunon* und *Diaperasticus*. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **?**, 145-148.

Zacher, F. (1912) Das männliche Copulationsorgan und das System der Eudermaptera. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*, 276-284.

Zacher, F. (1915) Bemerkungen zum System der Dermapteren. *Zoologischer Anzeiger*, **45**, 523-528.

VII. Anhang

7.1 Tabellen

Tabelle 1. Die untersuchten Arten. Die Spalte Mesonotumstatistik zeigt die absolute Länge, den Mesonotumquotient, die Standardabweichung des Quotienten und die Anzahl der vermessenen Individuen (n). Die Flugfähigkeit wurde anhand der Kriterien von Kleinow (1971) abgeschätzt (“?”: Flugfähigkeit nicht abschätzbar). “—” keine Angaben möglich.

ORDNUNG/ FAMILIE	ART	MESONOTUM- STATISTIK	FLUGFÄHIG- KEIT
<i>Blattodea</i>			
Blaberidae	<i>Leucophaea madera</i> (Fabricius)	5 mm / 0,61 / 0,03 / n = 5	ja
Blattellidae	<i>Periplaneta americana</i> (Linnaeus)	4 mm / 0,69 / 0,23 / n = 5	ja
Polyphagidae	<i>Polyphaga aegyptica</i> (Linnaeus)	3,5 mm / 0,56 / 0,01 / n = 5	ja
<i>Dermaptera</i>			
Anisolabididae	<i>Anisolabis maritima</i> (Bonelli)	—	flügellos
	<i>Carcinophora americana</i> (Palisot de Beauvois)	1,5 mm / 0,54 / — / n = 1	wahrscheinlich ja
	<i>Euborellia moesta</i> (Gené)	—	flügellos
Apachyidae	<i>Gonolabis maxima</i> (Brullé)	—	flügellos
	<i>Apachyus reichardi</i> Karsch	2,5 mm / 1,54 / — / n = 1	nein
	<i>Apachyus chartaceus</i> (DeHaan)	2,2 mm / 1,43 / — / n = 1	?
Chelisoichidae	<i>Apachyus feae</i> Bormans	2,5 mm / 1,6 / 0,09 / n = 2	wahrscheinlich ja
	<i>Chelisoches morio</i> (Fabricius)	0,75 mm / 0,52 / 0,03 / n = 4	wahrscheinlich ja
	“Diplatyidae”	<i>Diplatys jacobsoni</i> Burr	0,8 mm / 1 / — / n = 1
“Diplatyidae”	<i>Diplatys macrocephalus</i> (Palisot de Beauvois)	—	?
	<i>Haplodiplatys bidentatus</i> (Hincks)	—	?
	<i>Haplodiplatys orientalis</i> Steinmann	1,2 mm / 0,94 / — / n = 1	wahrscheinlich nein
	<i>Haplodiplatys rileyi</i> (Hincks)	—	?
	<i>Haplodiplatys rufescens</i> (Kirby)	—	?
	<i>Haplodiplatys severus</i> (Bormans)	—	?
	<i>Haplodiplatys siva</i> (Burr)	—	?
	<i>Haplodiplatys tibetanus</i> (Hincks)	—	?
	<i>Haplodiplatys tonkinensis</i> (Hincks)	—	?
	<i>Lobodiplatys lamotti</i> (Hincks)	—	?
“Diplatyidae”	<i>Schizodiplatys angustatus</i> (Burr)	—	?
	<i>Schizodiplatys karnyi</i> (Borelli)	—	?

	<i>Schizodiplatys mixtus</i> (Borelli)	—	?
Forficulidae	<i>Allodahlia scabriuscula</i> (Serville)	1 mm / 0,53 / — / n = 1	wahrscheinlich ja
	<i>Anechura bipunctata</i> (Fabricius)	0,9 mm / 0,52 / 0,02 / n = 10	nein
	<i>Apterygida media</i> (Hagenbach)	0,6 mm / 0,53 / 0,02 / n = 8	Flügelstummel
	<i>Chelidurella acanthopygia</i> Gené	—	flügellos
	<i>Chelidura pyrenaica</i> (Bonelli)	—	Flügelstummel
	<i>Forficula auricularia</i> Linnaeus	0,67 mm / 0,53 / 0,03 / n = 10	nein
		0,7 mm / 0,48 / 0,02 / n = 5	ja
	<i>Forficula pubescens</i> Gené	—	Flügelstummel
	<i>Pseudochelidura sinuata</i> Lafresnaye	—	flügellos
Karschiellidae	<i>Karschiella camerunensis</i> Verhoeff	3 mm / 0,85 / — / n = 1	flügellos
Labiduridae	<i>Forcipula trispinosa</i> (Dohrn)	1,1 mm / 0,64 / 0,01 / n = 2	nein
	<i>Labidura riparia</i> (Pallas)	1 mm / 0,63 / 0,04 / n = 5	nein
	<i>Labidura truncata</i> Kirby	1 mm / 0,64 / 0,03 / n = 10	Flügelstummel
	<i>Nala livipes</i> (Dufour)	0,75 mm / 0,63 / 0,04 / n = 10	nein
Pygidicranidae	<i>Cranopygia marmoricrura</i> (Audinet-Serville)	3 mm / 1,25 / — / n = 1	?
	<i>Cranopygia spec,</i>	1,7 mm / 1 / — / n = 1	nein
	<i>Dacnodes shortridgei</i> (Burr)	2,7 mm / 1,31 / 0,10 / n = 3	nein
	<i>Echinosoma sumatranum</i> (DeHaan)	0,88 mm / 0,73 / — / n = 1	ja
	<i>Echinosoma wahlbergi</i> Dohrn	0,8 mm / 0,59 / — / n = 1	wahrscheinlich ja
	<i>Pyragra fuscata</i> Audinet-Serville	1,5 mm / 0,65 / — / n = 1	wahrscheinlich nein
	<i>Tagalina erythronota</i> Günther	2,75 mm / 1,32 / — / n = 1	nein
Spongiphoridae	<i>Labia minor</i> (Linnaeus)	0,3 mm / 0,53 / 0,03 / n = 10	ja
	<i>Marava arachidis</i> (Yersin)	0,5 mm / 0,49 / 0,02 / n = 5	ja
	<i>Nesogaster rufipes</i> (Erichson)	1 mm / 0,5 / 0,00 / n = 2	Flügelstummel

Tabelle 2. Merkmalsverteilung bei den untersuchten Taxa.

“—”: Merkmal nicht anwendbar.

TAXON / MERKMAL	12345678901234567890123
<i>Blattodea</i>	
<i>Leucophaea madera</i>	00000000- 1 --- 0000101---
<i>Periplaneta americana</i>	00000000- 1 --- 0000101---
<i>Polyphaga aegyptica</i>	00000000- 1 --- 0100101---
<i>Dermaptera</i>	
Karschiellidae	0000000- - - - - - 0010111300
<i>Haplodiplatys orientalis</i>	01100000010000010111020
<i>Diplatys jacobsoni</i>	11110000010000010111020
Pygidicranidae	11110000010000010011010
Apachyidae	11110000101001011010111
Labiduridae	11110001101101110010111
Anisolabididae	11111111101101110010110
Spongiphoridae	11111111101111110010200
Chelisochidae	11111111101111110010201
Forficulidae	11111111101111110010201

Tabelle 3. Das Vorkommen der Stachelleiste, Doppelbürste und gegliederte Larvalcerci unter den Gattungen der "Diplatyidae" und Karschiellidae. Alle anderen Gattungen der Forficulina besitzen eine Stachelleiste, Doppelbürste und ungegliederte Larvalcerci, so daß sie hier nicht aufgelistet werden. Es war nicht möglich die Museumsexemplare zu sezieren, sodaß das Vorhandensein der Stachelleiste nicht festgestellt werden konnte. "—": Daten nicht verfügbar.

FAMILIE / GATTUNG	STACHEL LEISTE	DOPPEL BÜRSTE	BEMERKUNG / LARVALCERCI	LITERATUR
"Diplatyidae"				
Gattung <i>Circodiplatys</i>	—	—	Tegmina und Flügel vorhanden	Steinmann (1986)
<i>Diplatys jacobsoni</i>	ja	ja	Tegmina vorhanden; Flügel mehr oder weniger entwickelt Stachelleiste schwach entwickelt; Larvalcerci gegliedert. Verhoeff (1902a) erwähnte nicht die Doppelbürste.	Eigene Beobachtung; Green (1896); Steinmann (1986); Verhoeff (1902a)
<i>D. macrocephalus</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>Haplodiplatys bidentatus</i>	—	nein	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. orientalis</i>	ja	nein	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. rileyi</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. rufescens</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. severus</i>	—	nein	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. siva</i>	—	nein	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. tibetanus</i>	—	nein	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>H. tonkinensis</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>Lobodiplatys lamotti</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>Schizodiplatys angustatus</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>S. karnyi</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
<i>S. mixtus</i>	—	ja	Flügel vorhanden, Museumsexemplar	Eigene Beobachtung
Karschiellidae				
Gattung <i>Karschiella</i>	nein	nein	Tegmina mehr oder weniger entwickelt, Flügel fehlend. Doppelbürste und Stachelleiste nicht oder nur schwach entwickelt (siehe Diskussion von Merkmal 4); Larvalcerci gegliedert.	Eigene Beobachtung; Steinmann (1986); Verhoeff (1902a, b)
Gattung <i>Bormansia</i>	nein	nein	Tegmina und Flügel fehlend; Larvalcerci gegliedert.	Steinmann (1986); Verhoeff (1902b)

Tabelle 4. Die Zusammenfassung der plesio- und apomorphen Merkmalszustände, wie sie in der Diskussion dargelegt wurden.

NR	MERKMAL	PLESIOMORPHER ZUSTAND	APOMORPHER ZUSTAND
1	Tegmina	symmetrisch (0)	asymmetrisch (1)
2	Metanotum	flach (0)	mit Längsrinne (1)
3	Stachelleiste	fehlend (0)	vorhanden (1)
4	Doppelbürste	fehlend (0)	vorhanden (1)
5	Mesonotumquotient	hoch (0)	niedrig (1)
6	Medio-posteriore Mesonotumspitze	schwach sklerotisiert (0)	stark sklerotisiert (1)
7	Cranialer Tegmenrand	gebogen (0)	gerade (1)
8	Marginalfeld	fehlend (0)	vorhanden (1)
9	Querader	vor Krümmung (0)	nach Krümmung (1)
10	Cu ₂	deutlich (1)	undeutlich (0)
11	Konkave Längsfalte	median (0)	lateral (1)
12	Zehnte Analader	Y-förmig (0)	4-förmig (1)
13	Verbreiterte Stellen	verbunden (0)	getrennt (1)
14	Hals	Blattodea-Typ (0)	Forficuloid-Typ (1)
15	Femur	gekielt (0)	“rund” (1)
16	Tarsomerzahl	fünf (0)	drei (1)
17	Zehntes Abdomianlsegment	normal (0)	erweitert (1)
18	Larvalcerci	ungegliedert (0)	gegliedert (1)
19	Adultcerci	ungegliedert (1)	gegliedert (0)
20	Telsongliederung	gegliedert (1)	verschmolzen (0)
21	Anzahl / Richtung der Genitalloben	zwei, gleichgerichtet (0)	zwei, entgegengesetzt gerichtet (1) einer (2) Karschiellidae-Typ (3)
22	Anzahl der Virgae	vier (2)	eins (0) zwei (1)
23	Basales Vesikel	fehlend (0)	vorhanden (1)

Tabelle 5. Merkmalsverteilung bei den untersuchten Taxa, inklusive der Unterfamilien der Pygidicranidae. “—”: Merkmal nicht anwendbar. * Die Nummerierung in der Tabelle entspricht der in Teil 4.3.!

TAXON / MERKMAL	12345	67890	12345	67890	12381	234*
<i>Blattodea</i>						
<i>Leucophaea madera</i>	00000	000-	1	---	00	00101 --- ?0 010
<i>Dermaptera</i>						
Karschiellidae	00000	00---	---	00	10111	30010 000
<i>Haplodiplatys orientalis</i>	01100	00001	00000	10111	02010	001
<i>Diplatys jacobsoni</i>	11110	00001	00000	10111	02010	001
Apachyidae	11110	00010	10010	11010	11100	00?
Labiduridae	11110	00110	11011	10010	11100	00?
Anisolabididae	11111	11110	11011	10010	11000	00?
Spongiphoridae	11111	11110	11111	10010	20000	00?
Chelisochidae	11111	11110	11111	10010	20100	00?
Forficulidae	11111	11110	11111	10010	20100	00?
<i>Pygidicranidae-Unterfamilien</i>						
Anataeliinae	-----	0----	---	00	10011	01010 001
Blandicinae	-----	0----	---	01	10011	01010 011
Challinae	-----	0----	---	00	10011	01010 001
Cylindrogastrinae	11110	00001	00000	10011	01010	000
Echinosomatinae	11110	00001	00001	10011	01010	102
Esphalmeninae	-----	0----	---	01	10011	02011 001
Pygidicraninae	11110	00001	00001	10011	01010	000
Pyragrinae	11110	00001	00001	10011	02000	011

7.2 Messung und Statistik des Mesonotumquotienten

Im folgenden sind durchgeführten Einzelmessungen der Mesonota aufgeführt. Die Meßmethode wurde bereits im Abschnitt Material und Methode dargelegt. Die Arten sind innerhalb der Ordnung alphabetisch nach der Familie geordnet (innerhalb der Familie wiederum alphabetisch). Die Felder in einer Zeile zeigen jeweils die Länge, Breite und den Quotienten **eines** Mesonotum.

Die absolute Länge bezieht sich auf ein beispielhaft ausgewähltes Mesonotum.

Abb. 12 liefert eine Zusammenfassung der gemessenen Quotienten in Form eines Balkendiagramms.

Ordnung	Blattodea	Länge	Breite	Quotient
Familie	Blaberidae	57	100	0,5700
		61	100	0,6100
Art	<i>Leucophaea madera</i>	60	100	0,6000
		60	100	0,6000
		65	100	0,6500
Durchschnitt		0,6060		
Absolute Länge		5		
Standartabweichung		0,0288		
Mittlerer Fehler		0,0129		

Ordnung	Blattodea	Länge	Breite	Quotient
Familie	Blattidae	67	100	0,6700
		72	100	0,7200
Art	<i>Periplaneta americana</i>	70	100	0,7000
		71	100	0,7100
		67	100	0,6700
Durchschnitt		0,6940		
Absolute Länge		4		
Standartabweichung		0,0230		
Mittlerer Fehler		0,0103		

Ordnung	Blattodea	Länge	Breite	Quotient
Familie	Polyphagidae	55	100	0,5500
		55	100	0,5500
Art	<i>Polyphaga aegyptica</i>	56	100	0,5600
		57	100	0,5700
		55	100	0,5500
Durchschnitt		0,5560		
Absolute Länge		3,5		
Standartabweichung		0,0089		
Mittlerer Fehler		0,0040		

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Anisolabididae	54	100	0,5400
Art	<i>Carcinophora americana</i>			
Durchschnitt		0,5400		
Absolute Länge		1,5		
Standartabweichung		?		
Mittlerer Fehler		0,0000		

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Apachyidae	100	70	1,4286
Art	<i>Apachyus chartaceus</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,4286"/>
Absolute Länge	2,2
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Apachyidae	100	65	1,5385
Art	<i>Apachyus feae</i>	100	60	1,6667

Durchschnitt	<input type="text" value="1,6026"/>
Absolute Länge	2,5
Standartabweichung	0,0907
Mittlerer Fehler	0,0641

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Apachyidae	100	65	1,5385
Art	<i>Apachyus reichardi</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,5385"/>
Absolute Länge	2,5
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Chelisochidae	49	90	0,5444
Art	<i>Chelisoche morio</i>	55	100	0,5500
		50	100	0,5000
		45	90	0,5000

Durchschnitt	<input type="text" value="0,5236"/>
Absolute Länge	0,75
Standartabweichung	0,0273
Mittlerer Fehler	0,0137

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Diplatyidae	50	50	1,0000
Art	<i>Diplatys jacobsoni</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,0000"/>
Absolute Länge	0,8
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Diplatyidae	68	72	0,9444
Art	<i>Haplodiplatys orientalis</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="0,9444"/>
Absolute Länge	1,2
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Forficulidae	53	100	0,5300
Art	<i>Allodahlia scabriuscula</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="0,5300"/>
Absolute Länge	1
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Forficulidae	48	95	0,5053
		50	91	0,5495
Art	<i>Anechura bipunctata</i>			
		51	98	0,5204
		49	93	0,5269
		52	98	0,5306
Durchschnitt	<input type="text" value="0,5214"/>	48	100	0,4800
Absolute Länge	0,875	53	100	0,5300
Standartabweichung	0,0213	49	89	0,5506
Mittlerer Fehler	0,0068	50	97	0,5155
		49	97	0,5052

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Forficulidae	55	100	0,5500
		52	100	0,5200
Art	<i>Apterygida media</i>	55	100	0,5500
		50	100	0,5000
		52	100	0,5200
Durchschnitt	<input type="text" value="0,5308"/>	55	100	0,5500
Absolute Länge	0,58	50	95	0,5263
Standartabweichung	0,0182	53	100	0,5300
Mittlerer Fehler	0,0064			

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Forficulidae	25	55	0,4546
		27	55	0,4909
Art	<i>Forficula auricularia</i> flugfähig	30	60	0,5000
		27	55	0,4909
		26	54	0,4815
Durchschnitt	<input type="text" value="0,4836"/>			
Absolute Länge	0,7			
Standartabweichung	0,0175			
Mittlerer Fehler	0,0078			

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Forficulidae	45	84	0,5357
		40	74	0,5405
Art	<i>Forficula auricularia</i> nicht flugfähig	37	79	0,4684
		43	76	0,5658
		45	82	0,5488
Durchschnitt	<input type="text" value="0,5327"/>	47	83	0,5663
Absolute Länge	0,67	45	90	0,5000
Standartabweichung	0,0308	42	76	0,5526
		38	74	0,5135
Mittlerer Fehler	0,0097	46	86	0,5349

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Karschiellidae	85	100	0,8500
Art	<i>Karschiella camerunensis</i>			
Durchschnitt	<input type="text" value="0,8500"/>			
Absolute Länge	3			
Standartabweichung	?			
Mittlerer Fehler	0,0000			

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Labiduridae	65	100	0,6500
		63	100	0,6300
Art	<i>Forcipula trispinosa</i>			
Durchschnitt		0,6400		
Absolute Länge	1,1			
Standartabweichung	0,0141			
Mittlerer Fehler	0,0100			

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Labiduridae	60	100	0,6000
		65	100	0,6500
Art	<i>Labidura riparia</i>	65	100	0,6500
		57	100	0,5700
		67	100	0,6700
Durchschnitt		0,6280		
Absolute Länge	1			
Standartabweichung	0,0415			
Mittlerer Fehler	0,0186			

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Labiduridae	50	80	0,6250
		45	75	0,6000
Art	<i>Labidura truncata</i>	50	82	0,6098
		50	80	0,6250
		48	72	0,6667
Durchschnitt		0,6426		
		52	80	0,6500
Absolute Länge	1	50	75	0,6667
		57	85	0,6706
Standartabweichung	0,0257	53	80	0,6625
Mittlerer Fehler	0,0081	52	80	0,6500

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Labiduridae	44	62	0,7097
		30	50	0,6000
Art	<i>Nala livipes</i>	25	40	0,6250
		30	50	0,6000
		30	47	0,6383
Durchschnitt		0,6256		
		27	44	0,6136
Absolute Länge	0,75	30	50	0,6000
		25	40	0,6250
Standartabweichung	0,0385	30	45	0,6667
Mittlerer Fehler	0,0122	26	45	0,5778

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	100	80	1,2500
Art	<i>Cranopygia marmoricrura</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,2500"/>
Absolute Länge	3,0
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	100	100	1,0000
Art	<i>Cranopygia spec.</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,0000"/>
Absolute Länge	1,7
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	100	70	1,4286
		100	80	1,2500
Art	<i>Dacnodes shortridgei</i>	100	80	1,2500

Durchschnitt	<input type="text" value="1,3095"/>
Absolute Länge	2,7
Standartabweichung	0,1031
Mittlerer Fehler	0,0595

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	73	100	0,7300
Art	<i>Echinosoma sumatranum</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="0,7300"/>
Absolute Länge	0,875
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	59	100	0,5900
Art	<i>Echinosoma wahlbergi</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="0,5900"/>
Absolute Länge	0,8
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	65	100	0,6500
Art	<i>Pyragra fuscata</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="0,6500"/>
Absolute Länge	1,5
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Pygidicranidae	100	76	1,3158
Art	<i>Tagalina erythronota</i>			

Durchschnitt	<input type="text" value="1,3158"/>
Absolute Länge	2,75
Standartabweichung	?
Mittlerer Fehler	0,0000

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Spongiphoridae	38	67	0,5672
		40	73	0,5480
Art	<i>Labia minor</i>	35	70	0,5000
		33	65	0,5077
		34	65	0,5231
Durchschnitt	<input type="text" value="0,5253"/>	32	64	0,5000
Absolute Länge	0,3	32	66	0,4849
Standartabweichung	0,0276	39	70	0,5571
		38	70	0,5429
Mittlerer Fehler	0,0087	36	69	0,5217

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Spongiphoridae	50	100	0,5000
		30	66	0,4546
Art	<i>Marava arachidis</i>	35	70	0,5000
		30	60	0,5000
		30	60	0,5000
Durchschnitt		0,4909		
Absolute Länge		1) 0,5		
Standartabweichung		0,0204		
Mittlerer Fehler		0,0091		

Ordnung	Dermaptera	Länge	Breite	Quotient
Familie	Spongiphoridae	50	100	0,5000
		40	80	0,5000
Art	<i>Nesogaster rufipes</i>			
Durchschnitt		0,5000		
Absolute Länge		1		
Standartabweichung		0,0000		
Mittlerer Fehler		0,0000		

7.3 Abbildungen und Tafeln

Die folgenden Abkürzungen wurden auf den **Tafeln I bis VI** verwendet.

C	Cu ₂
D	Doppelbürste
F	Flügel
KL	konkave Längsfalte
MF	Marginalfeld
MPS	medio-posteriore Spitze des Mesonotum
N ₂	Mesonotum (Notum des zweiten Thoraxmetamer)
N ₃	Metanotum (Notum des dritten Thoraxmetamer)
Q	Querader
S	Stachelleiste
T	Tegmen
UE	Überlappungsbereich

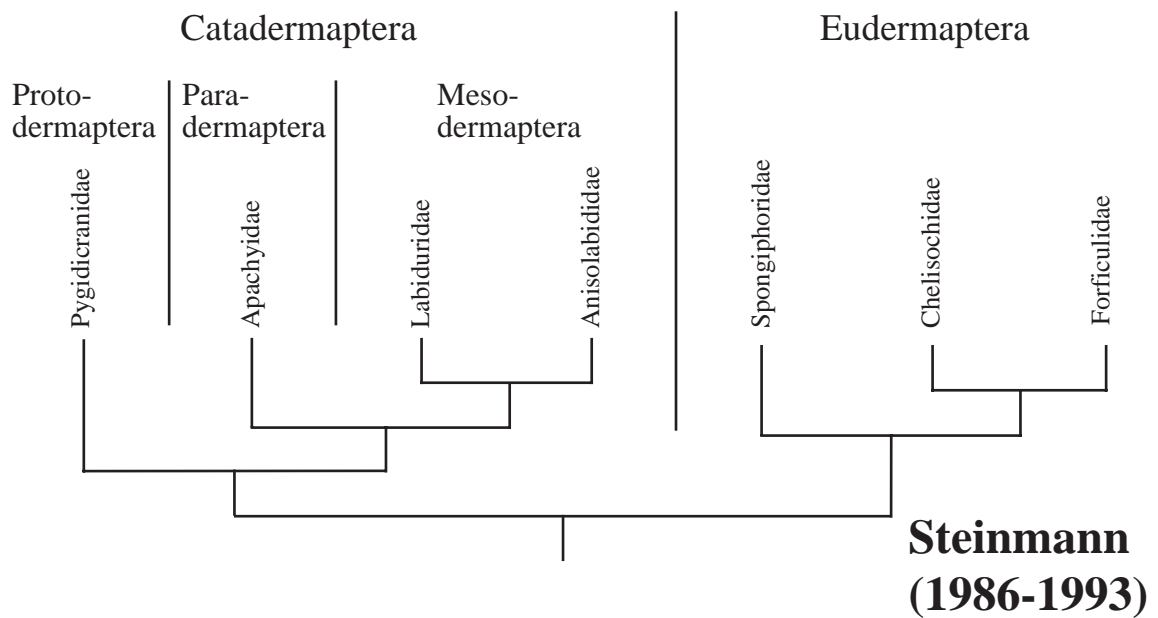
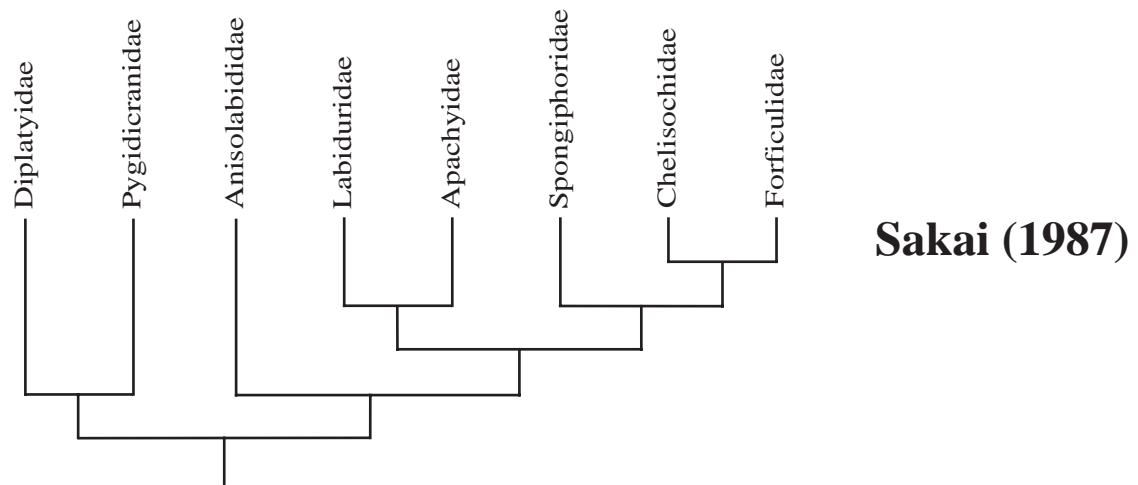
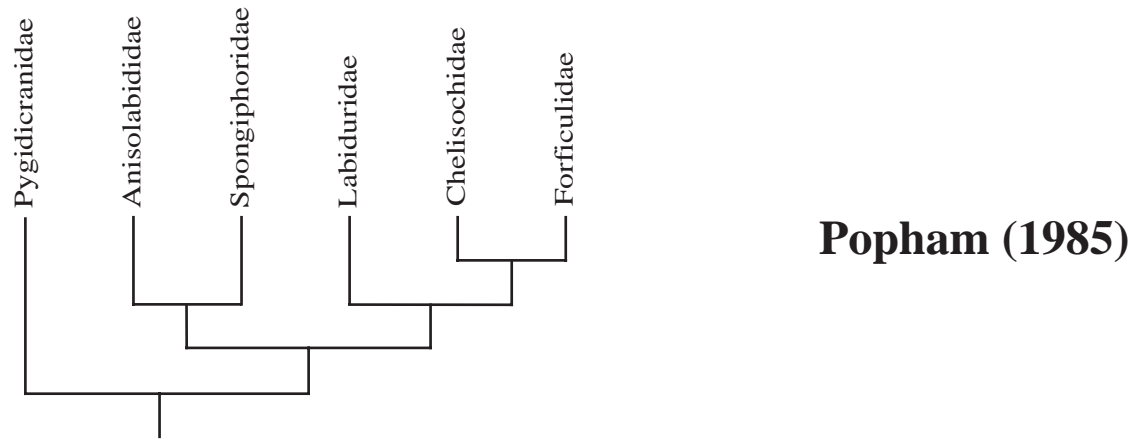


Abb. 1. Die Hypothesen der im Text genannten Autoren. Steinmann (1986-1993) zeigt kein Cladogramm. Die Topologie des Cladogrammes wurde anhand seiner Termini und seines Bestimmungsschlüssels erschlossen.

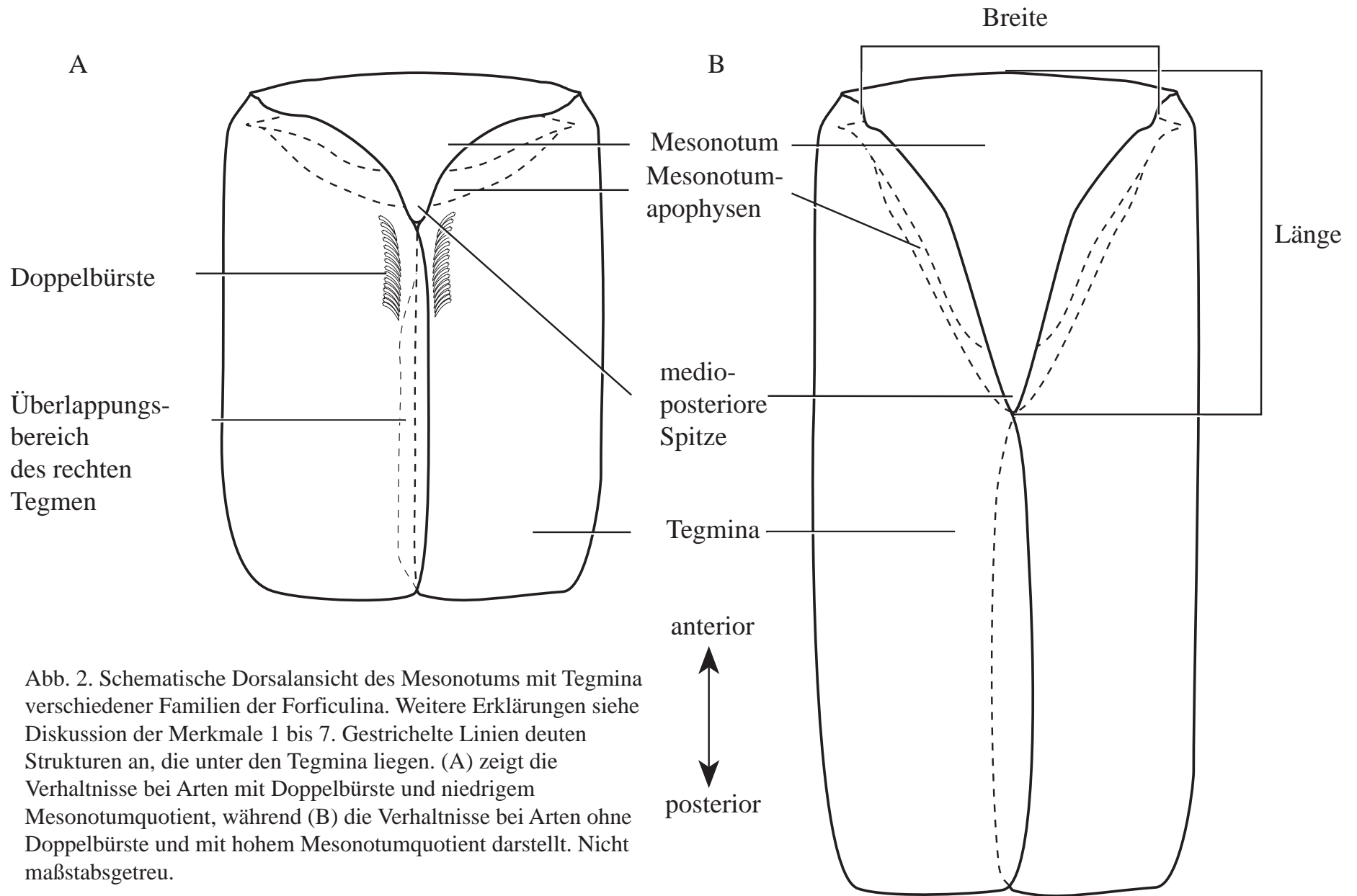


Abb. 2. Schematische Dorsalansicht des Mesonotums mit Tegmina verschiedener Familien der Forficulina. Weitere Erklärungen siehe Diskussion der Merkmale 1 bis 7. Gestrichelte Linien deuten Strukturen an, die unter den Tegmina liegen. (A) zeigt die Verhältnisse bei Arten mit Doppelbürste und niedrigem Mesonotumquotient, während (B) die Verhältnisse bei Arten ohne Doppelbürste und mit hohem Mesonotumquotient darstellt. Nicht maßstabsgetreu.

Die verbreiterten Stellen und die Flügelfaltung

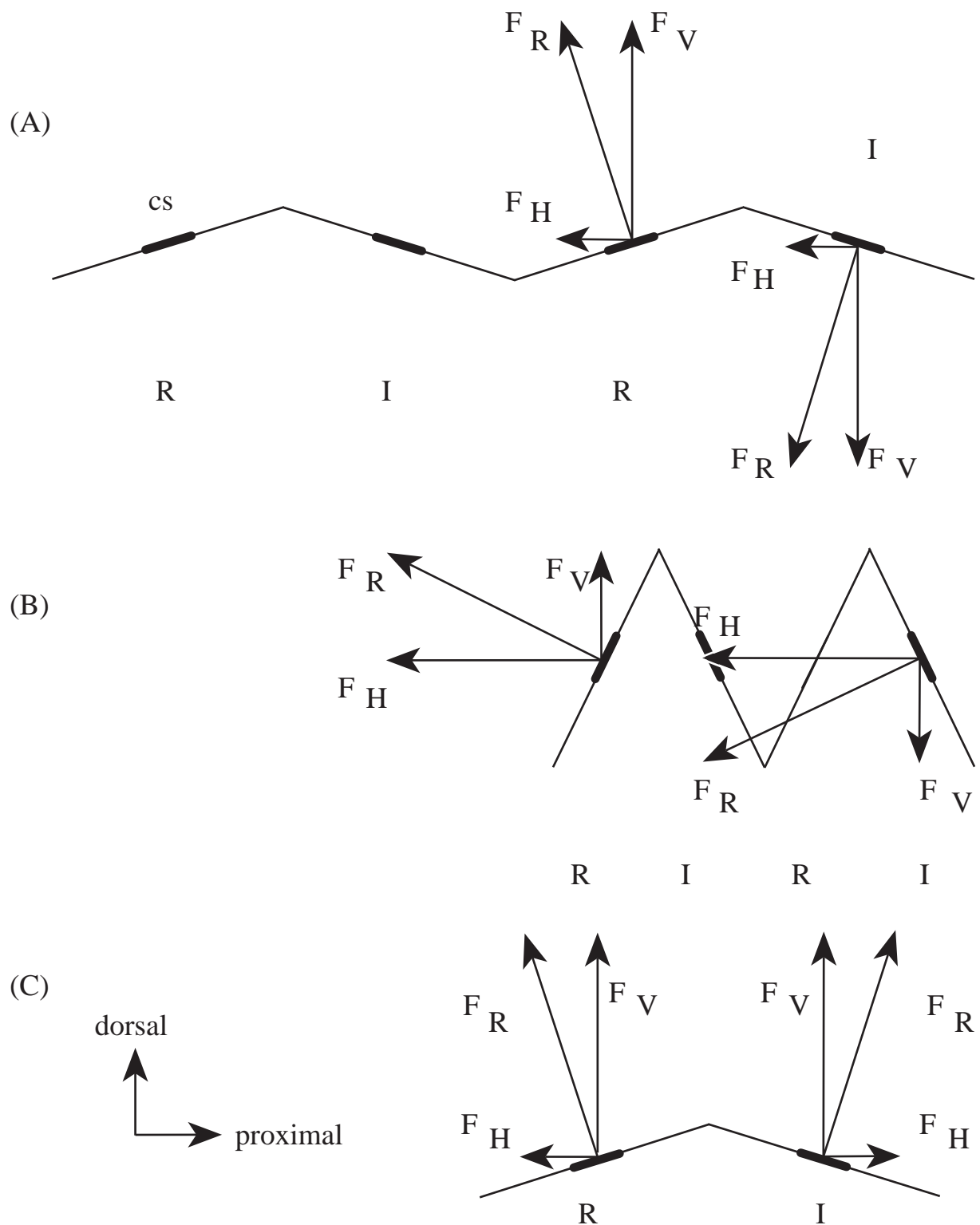


Abb. 3. Die Kräfteverhältnisse in einem entfalteten (A) und teilweise gefalteten (B) Flügelteil, distal der Ringfalte. F_R ist senkrecht zur Radial- bzw. Intercalarader, F_H ist die horizontale Komponente, die den Flügel faltet, und F_V ist die vertikale Komponente. Bei Radialadern (R) und Intercalaradern (I) weist diese in die entgegengesetzte Richtung. (C) stellt den hypothetischen Fall dar, daß sich verbreiterten Stellen der Radial- und Intercalaradern in die gleiche Richtung abbiegen. cs: Querschnitt durch Ader. Nach Haas (1994).

Die Versteifungsmechanismen im Flügel von *Forficula auricularia*

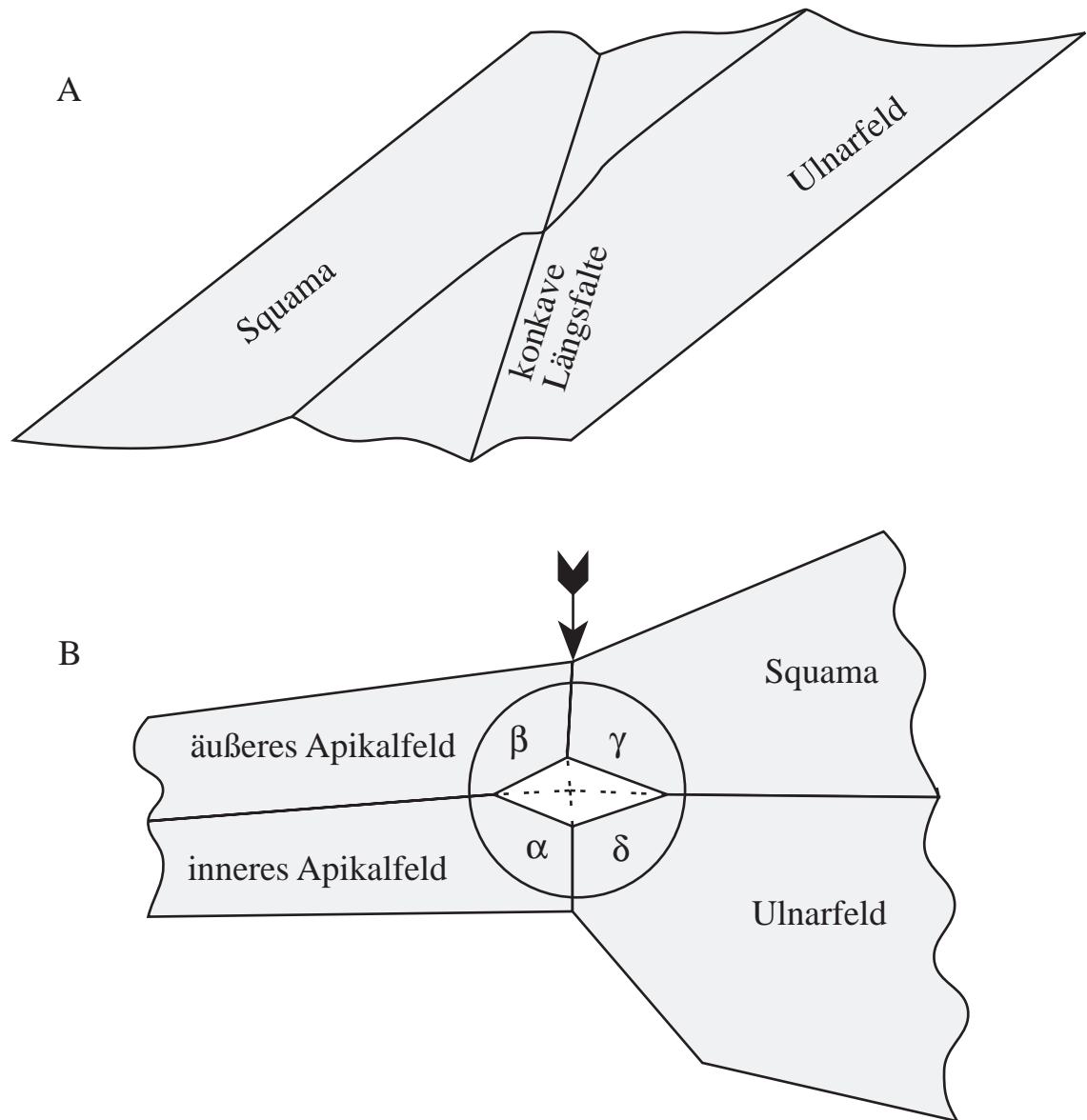
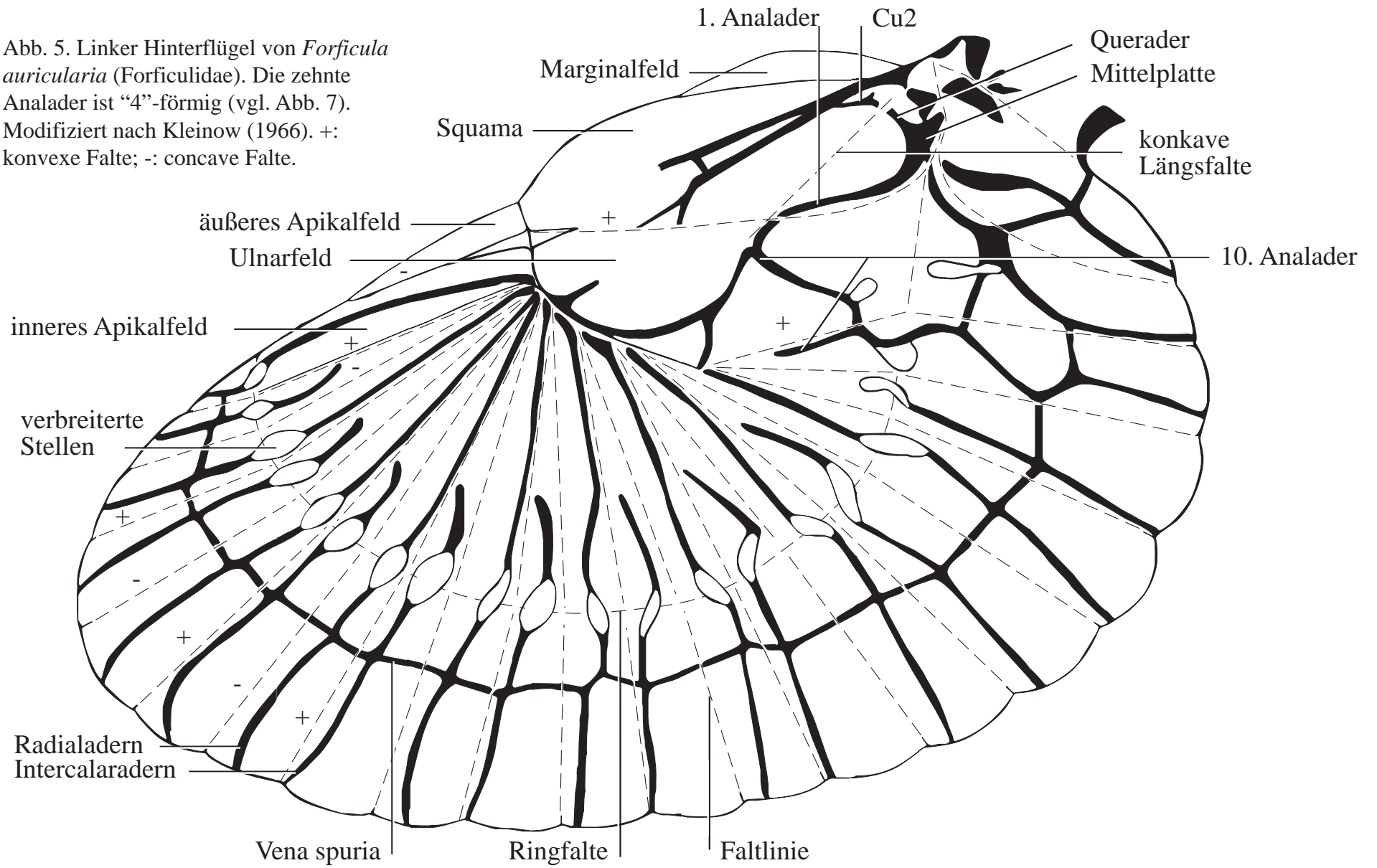


Abb. 4. (A) Das Kreuzen der konvexen Falte zwischen Squama und Ulnarfeld durch die konkave Längsfalte stellt einen Versteifungsmechanismus dar, der der elastischen Spannung zwischen Squama und Ulnarfeld entgegenwirkt.

(B) Die Summe der Winkel ist kleiner als 360° , weshalb Squama, Ulnarfeld und Apikalfelder nicht flach, d.h. in einer Ebene liegen können. Dieser Mechanismus ist bistabil und wird durch die Cerci (Entfaltung) und vermutlich durch das Flügelgelenk betätigt. $\alpha = 86^\circ$; $\beta = 85^\circ$; $\gamma = 85^\circ$; $\delta = 93^\circ$. Nach Haas (1994).

Abb. 5. Linker Hinterflügel von *Forficula auricularia* (Forficulidae). Die zehnte Analader ist "4"-förmig (vgl. Abb. 7). Modifiziert nach Kleinow (1966). +: konvexe Falte; -: concave Falte.



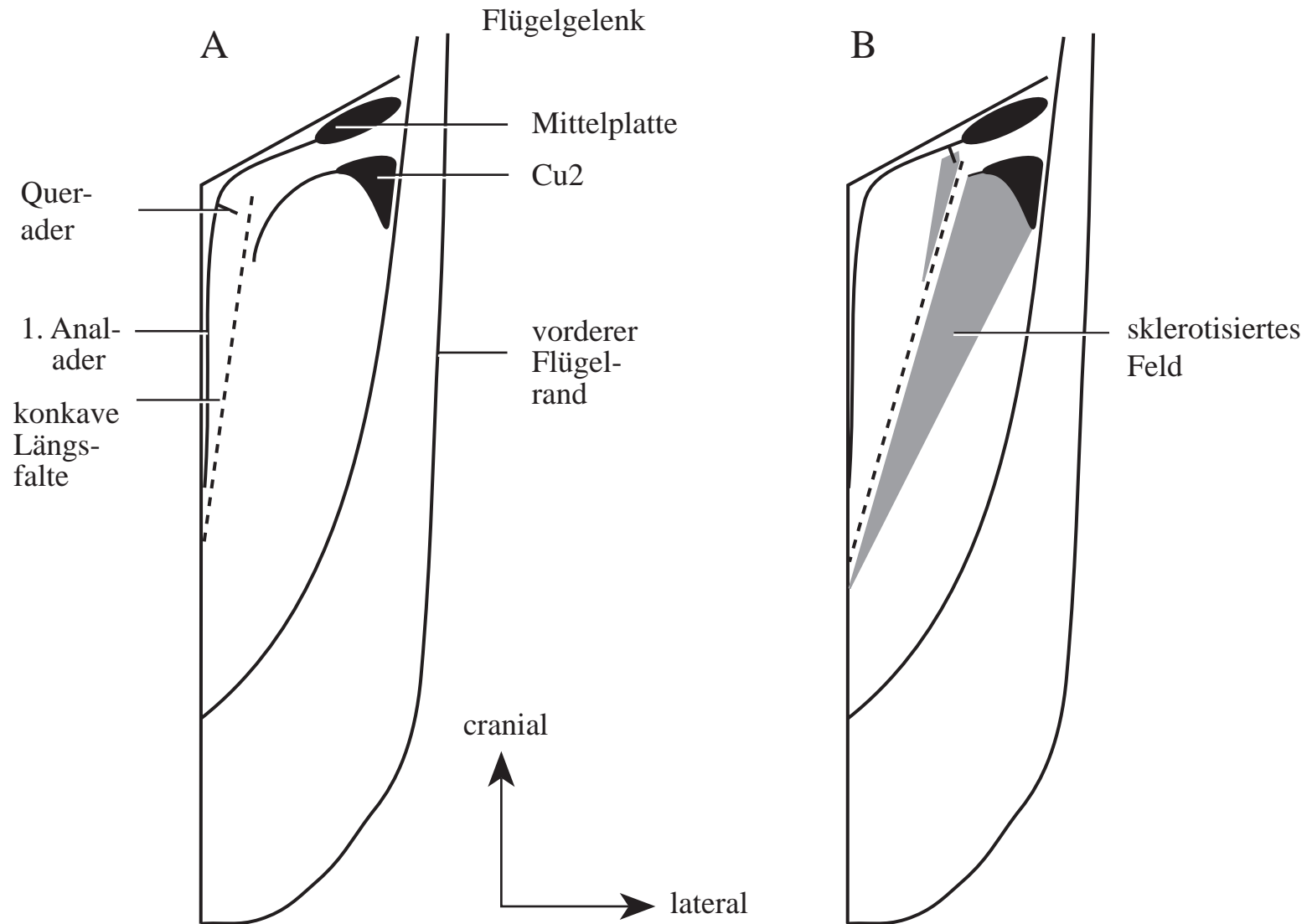


Abb. 6. Rechte Flügelpakete verschiedener Gattungen, die die Unterschiede bezüglich der konkaven Längsfalte, Querader und Cu2 zeigen; Dorsalansicht. (A) *Haplodiplatys*, *Diplatys* und die restlichen Pygidicranidae. (B) Apachyidae, Labiduridae, Anisolabididae, Spongiphoridae und Forficulidae. Nomenklatur nach Giles (1963).

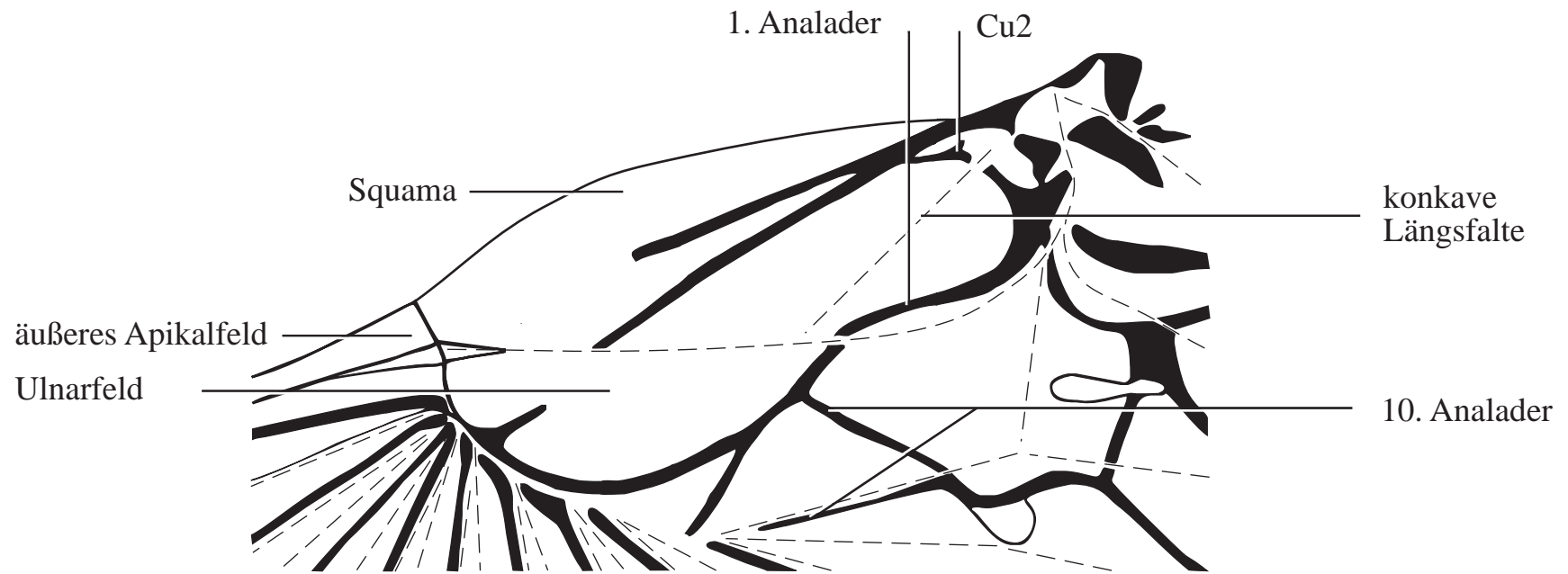


Abb. 7. Schematische Ansicht eines rechten Hinterflügels, der eine "Y"-förmige zehnte Analader besitzt (vgl. Abb. 5).

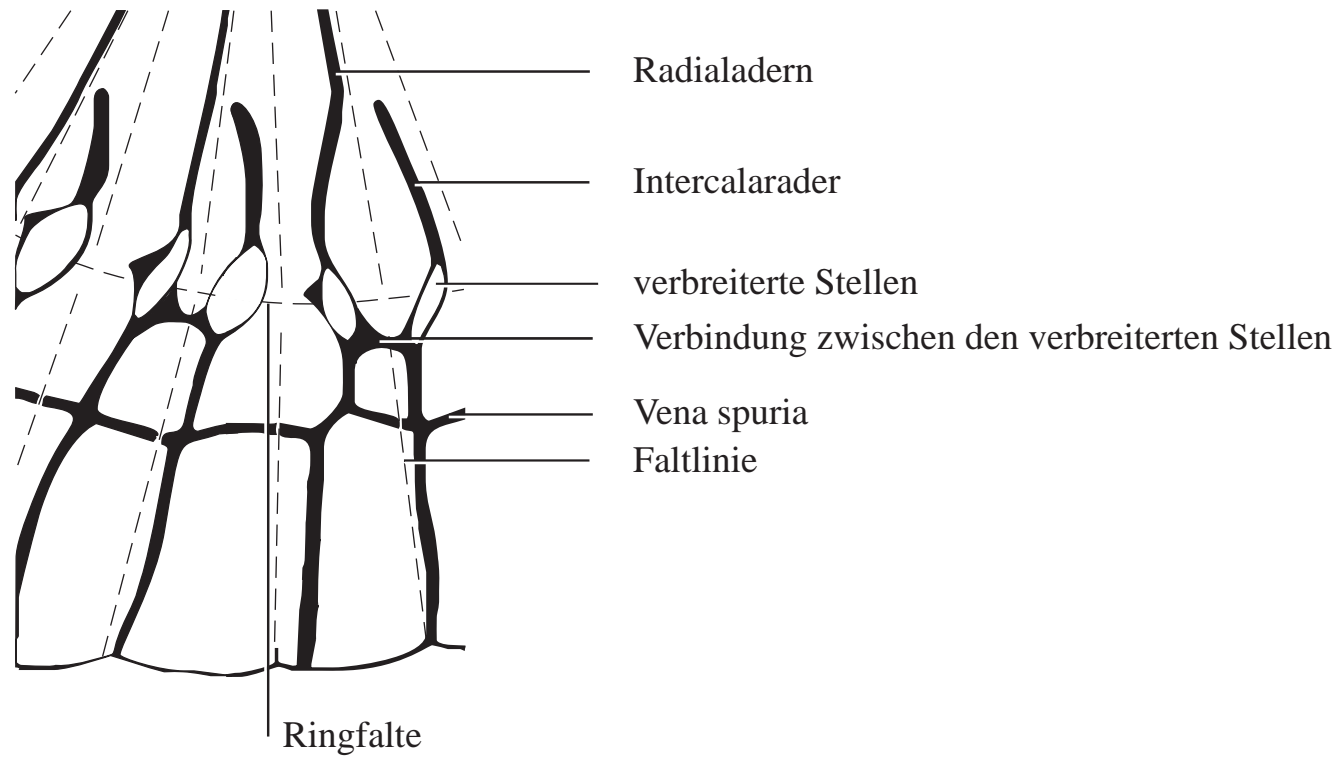
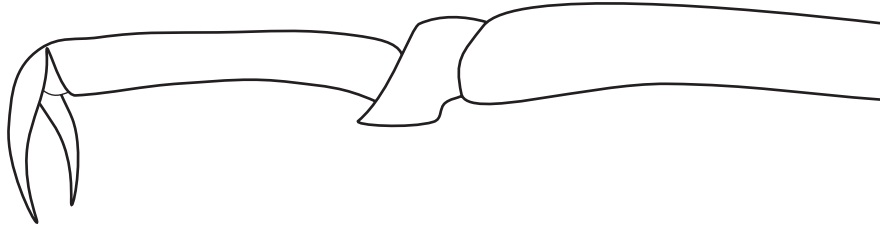
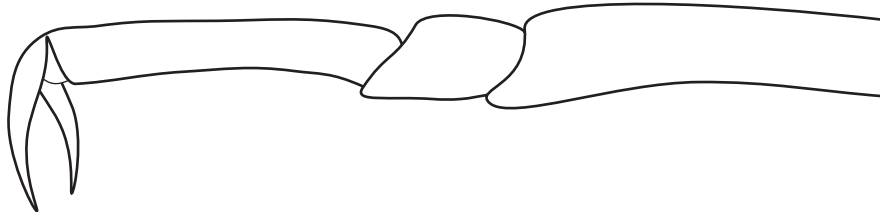


Abb. 8. Schematische Ansicht eines rechten Hinterflügels von *Echinostoma sumatranum* (DeHaan) (Pygidicranidae), die die Verbindung zwischen den breitgequetschten Stellen benachbarter Radial- und Intercalaradern zeigt, die bei den "Diplatyidae", Apachyidae, Labiduridae und Anisolabididae vorgefunden wird.

A



B



C



D

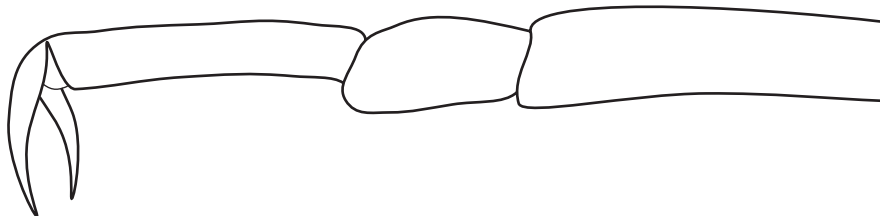


Abb. 9. Tarsomere von (A) *Euborellia moesta* (Anisolabididae), (B) *Marava arachidis* (Spongiphoridae), (C) *Nala livipes* (Labiduridae) und (D) *Labidura riparia* (Labiduridae). Es gibt keinen eindeutigen Unterschied in der Morphologie des zweiten Tarsomers zwischen den Anisolabididae und den Spongiphoridae einerseits und den Labiduridae andererseits. Diskussion siehe Merkmal 26. Nicht maßstabsgetreu.

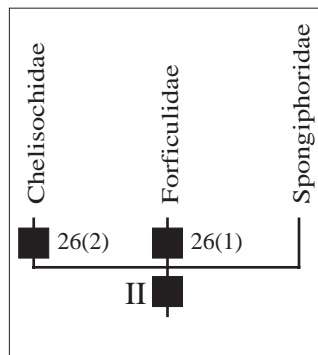
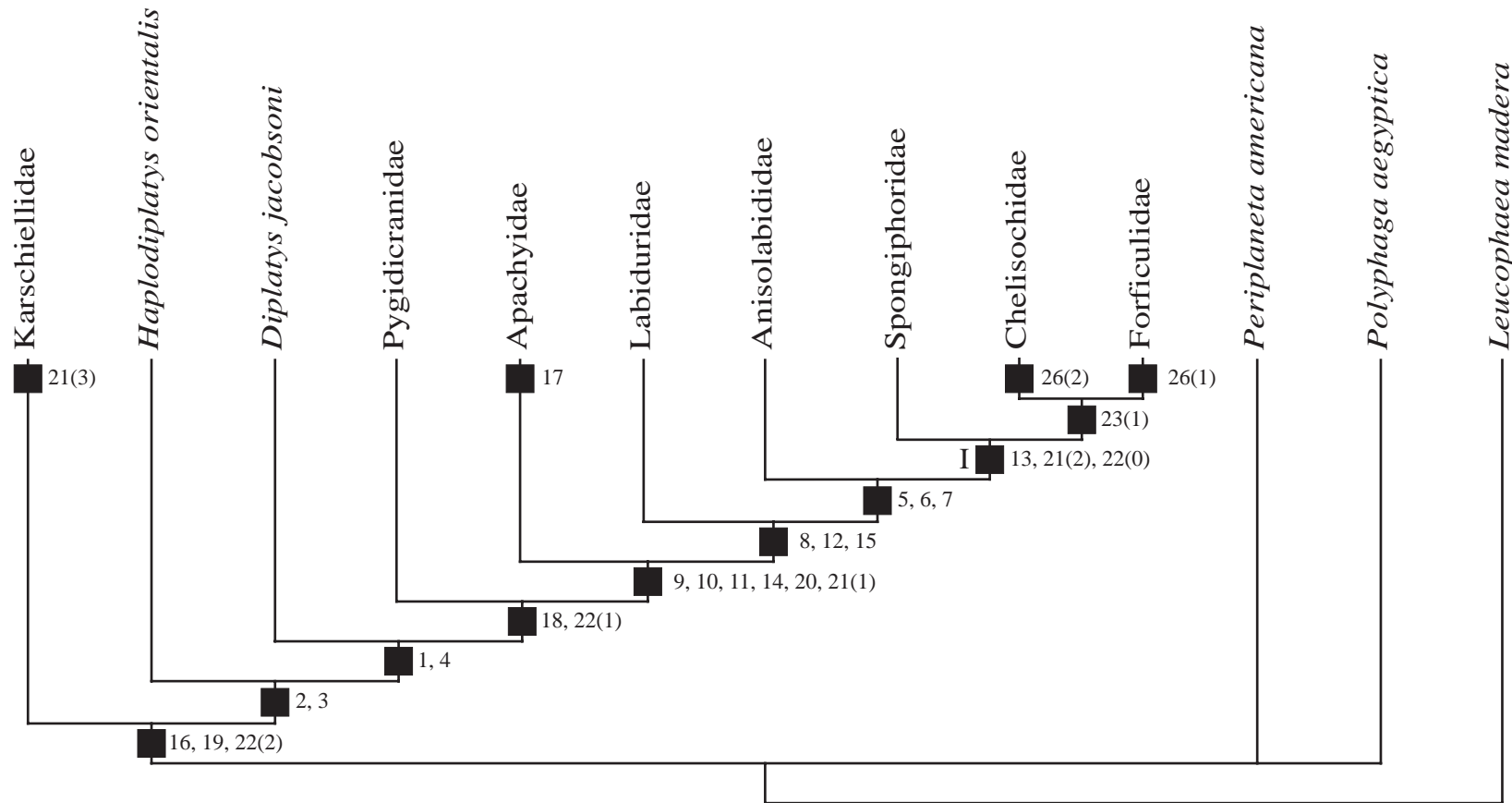
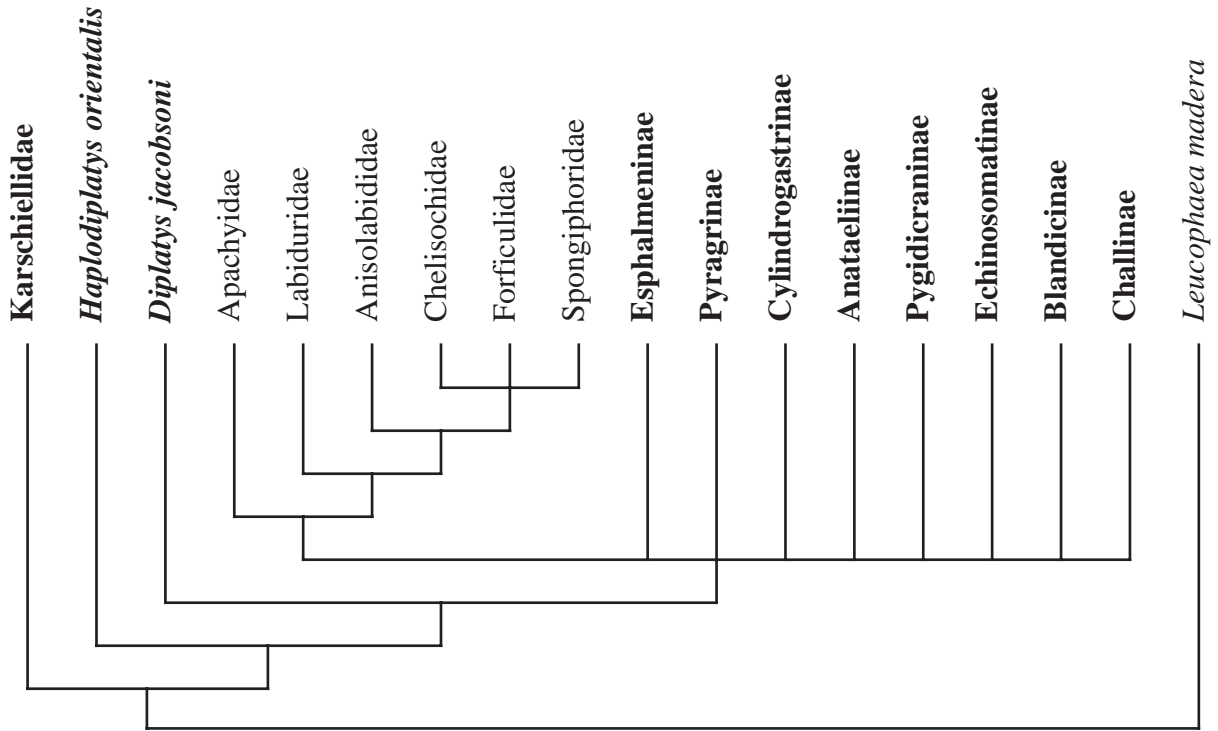


Abb. 10. Die zwei gleich widerspruchssame Kladogramme, die die Apomorphien der einzelnen Taxa zeigen. Die Bäume resultieren aus der Analyse mit PAUP 3.1 (Länge = 30; CI = 0.867). Bei (I) ist der Zustand von Merkmal 23 nicht eindeutig, bei (II) die Zustände der Merkmale 13, 21, 22 und 23. Merkmal 26 wurde nicht mit in der Rekonstruktion verwendet, sondern später hinzugefügt. Das Inset zeigt den Teil des zweiten Baumes, der von dem ersten verschieden ist. Alle anderen Teile sind identisch. Die Zahlen in Klammern verweisen auf die Merkmalszustände.

A



B

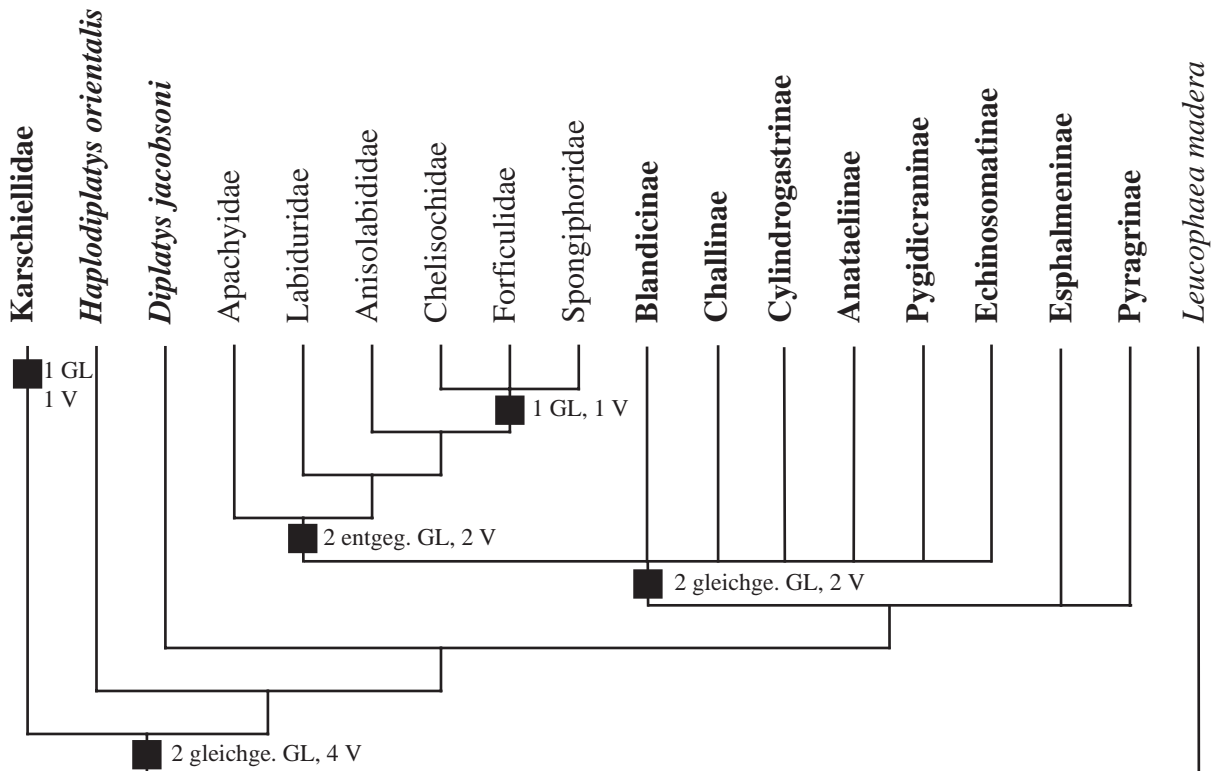


Abb. 11. (A) Der strict consensus tree (Länge = 46; C.I. = 0,696) aus 544 Bäumen, die aus der Analyse der Datenmatrix (Tabelle 5) resultieren. Die fettgedruckten Taxa wurden in den Pygidicranidae zusammengefaßt, die offensichtlich nicht monophyletisch sind. (B) Eigene Vorstellung zur Genitalevolution einschließlich der Pygidicranidae, wie sie in der Diskussion ausführlich dargelegt wurde. GL: Genitallobus; V: Virga; entgeg.: entgegengesetzt gerichtet; gleiche.: gleichgerichtet.

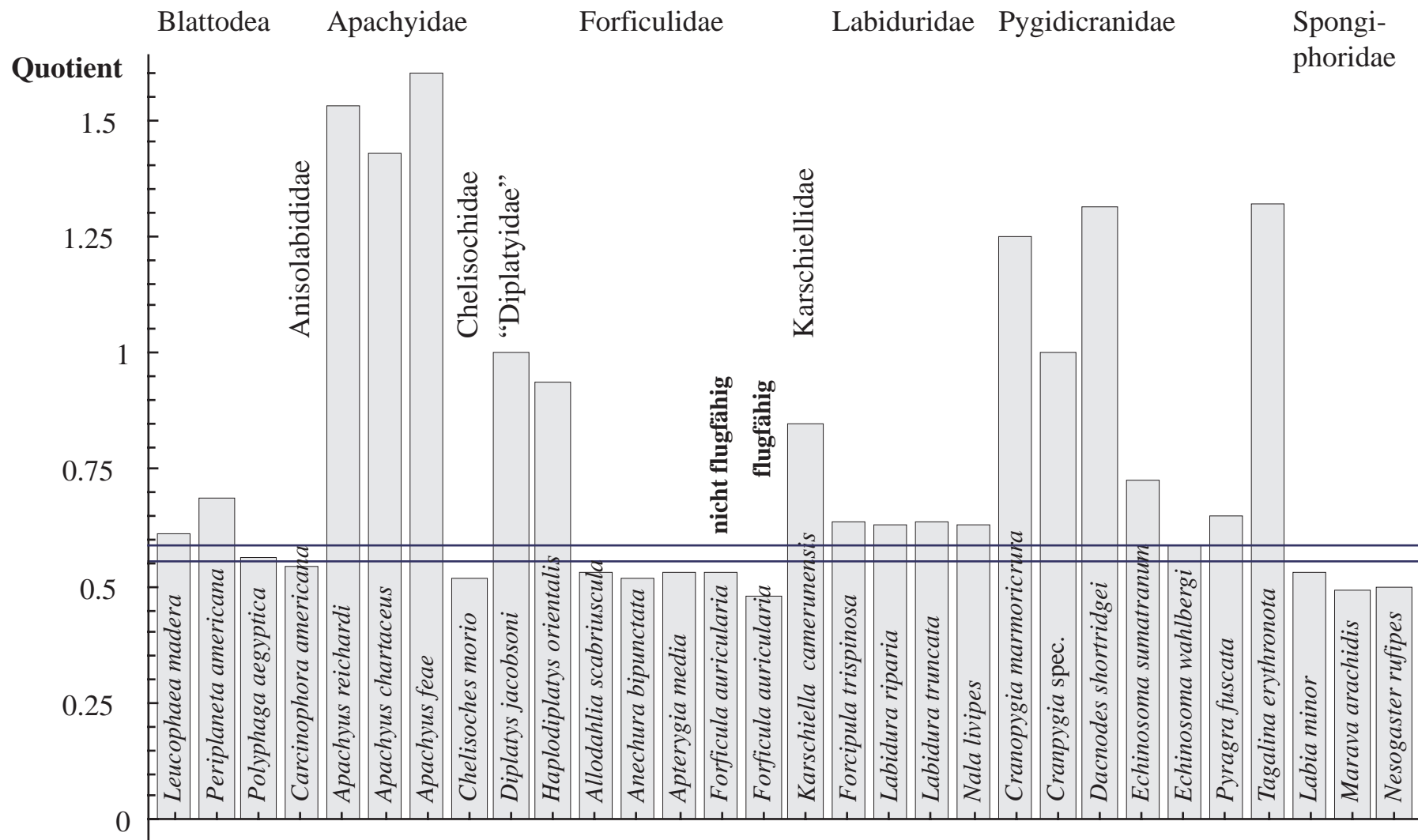


Abb. 12. Die gemessenen Mesonotumquotienten in graphischer Darstellung. Die Reihenfolge der Taxa entspricht der in Tabelle 1. Die horizontalen Linien liegen bei 0,56 und 0,58, was den Zuordnungsgrenzen von Merkmal 5 entspricht.

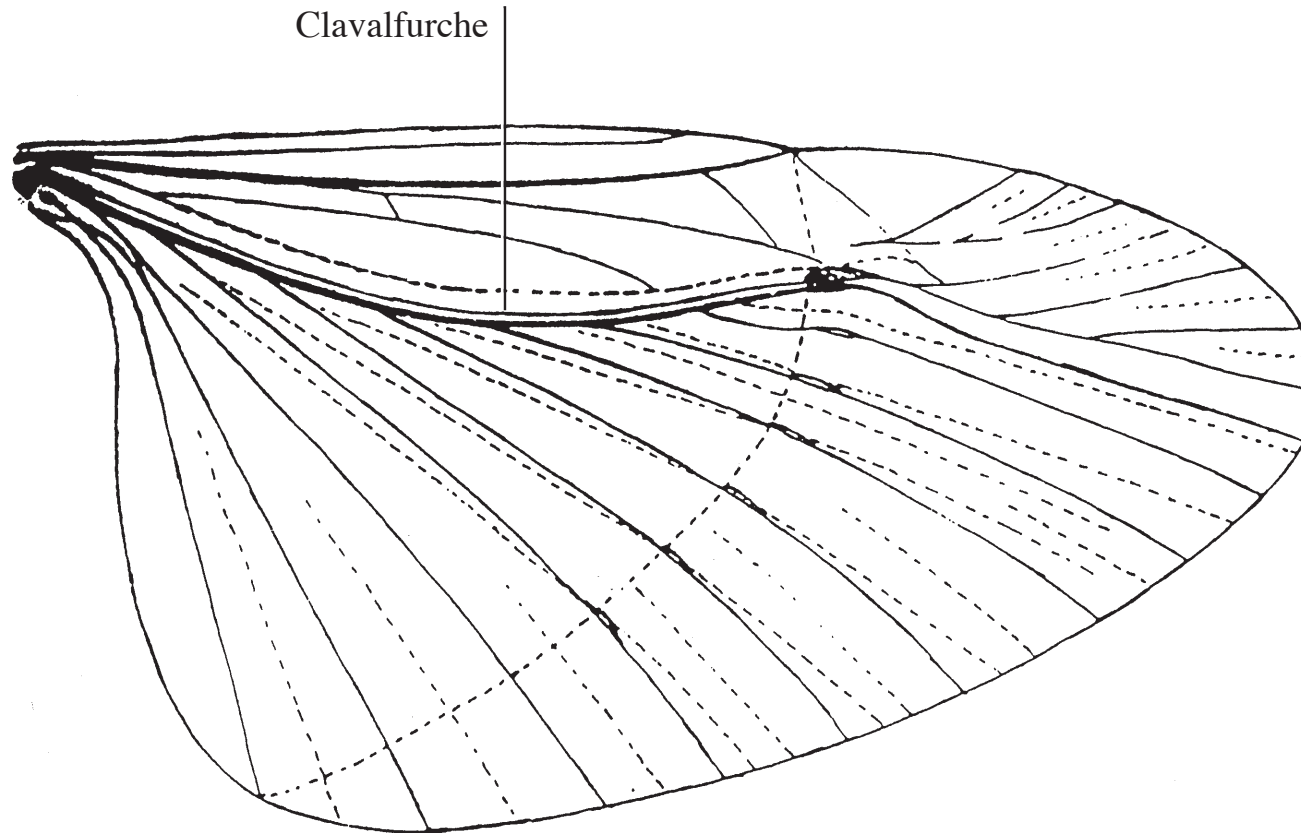


Abb. 13. Rechter Hinterflügel von *Protelytron permianum* nach Tillyard (1931); Reproduktion. Die Abbildung zeigt die transversale Faltnlinie "nf", die der Ringfalte im Dermaptera-Flügel entspricht und die "cp", die chitinous patches, die den verbreiterten Stellen entsprechen. 1A, 2A, 3A: erste, zweite und dritte Analader; Cu: Cubitus; M: Media; R1: Radius; Sc: Subcosta.

A

REM
Doppelbürste
Forficula

B

REM
Stachelleiste
Apterygida

Tafel I. (A) Die Doppelbürste (Merkmal 4) von *Forficula auricularia* (Forficulidae) in dorsal-lateral Ansicht. Sie besteht aus einer großen Zahl von Makrotrichiae, die entlang einer medianen Längsrinne (Merkmal 2) angeordnet sind. (B) Die Stachelleiste auf dem linken Tegmen von *Apterygida media* (Forficulidae) (Merkmal 3), die bei geschlossenen Tegmina in die Doppelbürste greift (Tafel II B).

A

B

0225
Haplodiplatys

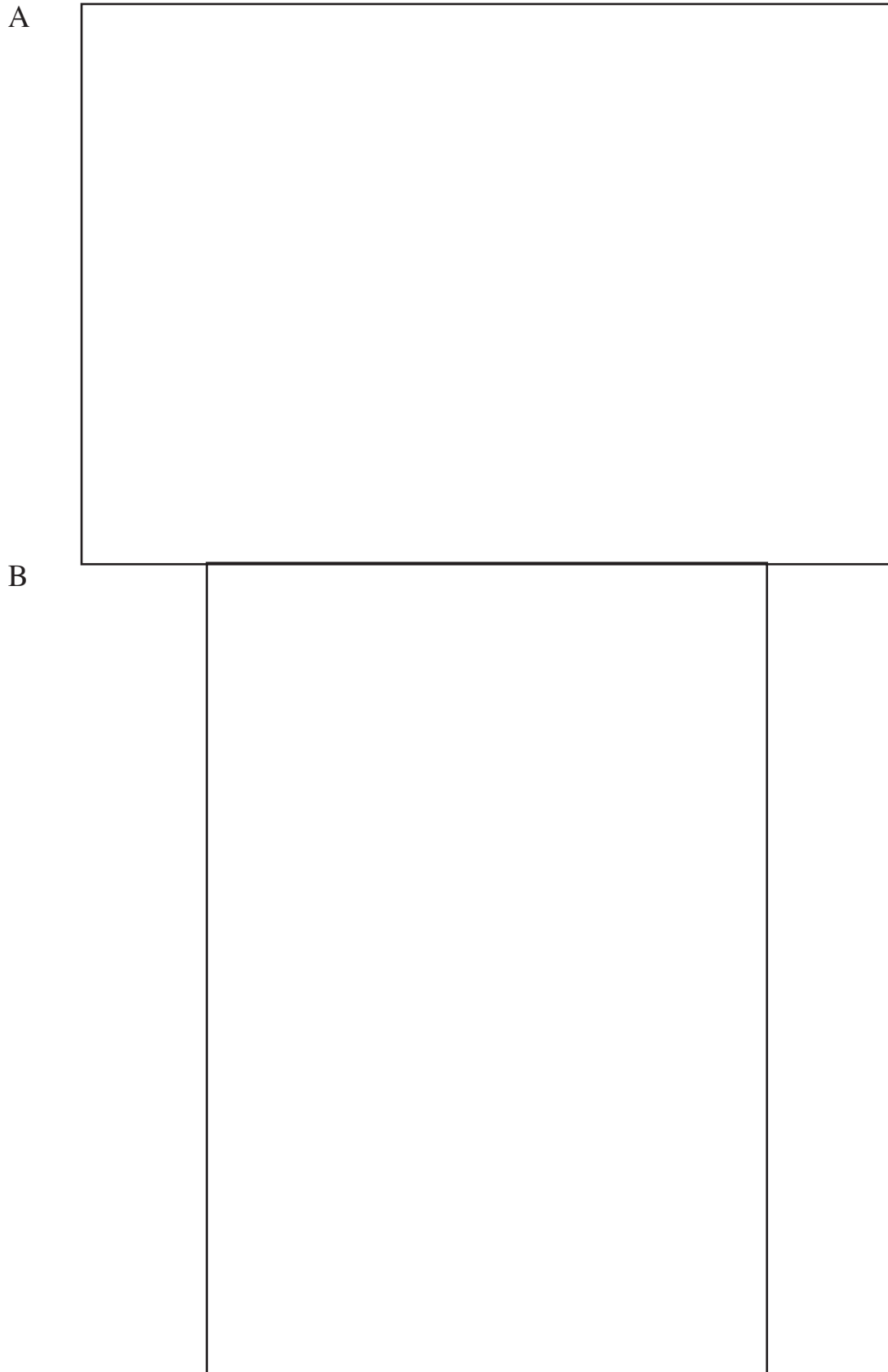
Doppelbürste
MPS

0302
Forficula

Doppelbürste
Stachelleiste
MPS

Tafel II. (A) Das Metanotum von *Haplodiplatys orientalis* ("Diplatyidae"), dem eine Doppelbürste (Merkmal 4) fehlt, gleichwohl eine mediane Längsrinne (Merkmal 2) vorhanden ist. Ebenso ist die schwach sklerotisierte posteriore Spitze des Mesonotum (Merkmal 6) sichtbar. (B) Die Doppelbürste (Merkmal 4) und Stachelleiste (Merkmal 3) in verzahntem Zustand bei *Forficula auricularia* (Forficuliade). Deutlich ist zu sehen wie die Makrotrichiae ineinandergreifen. Am oberen Bildrand ist auch die stark sklerotisierte Spitze des Mesonotum (Merkmal 6) sichtbar. Maßlinie in (A): 1 mm; in (B): 0,5 mm.

Tafel III



Tafel III. (A) Metanotum in Dorsalansicht und (B) Tegmina in Ventralansicht von *Karschiella camerunensis* (Karschiellidae). Im Gegensatz zu den anderen untersuchten Taxa, außer *Haplodiplatys orientalis*, fehlt dem Metanotum die Doppelbürste (Merkmal 4) und den Tegmina fehlen die Stachelleisten (Merkmal 3).

A

B

0228
Haplodiplatys
Mesonotum

0320
Tegmina
Forficula

Tafel IV. Dorsalansicht von *Haplodiplatys orientalis* ("Diplatyidae") (A) und *Forficula auricularia* (Forficulidae) (B). Der posteriore Rand des Pronotum wurde entfernt, so daß das ganze Mesonotum sichtbar ist. *H. orientalis* besitzt ein deutlich längeres Mesonotum (Merkmal 5), ebenso ist seine medio-posteriore Spitze nur schwach sklerotisiert (Merkmal 6). Der craniale Rand des Tegmen (Merkmal 7) schließt einen vergleichsweise geringen Winkel zur Körperlängsachse ein. Dem abgebildeten Tegmen (A) fehlt auch der durchsichtige Überlappungsbereich (Merkmal 1) und wird daher als symmetrisch angesprochen. Maßlinie in (A) und (B): 1 mm.

A

0267
Chelisoches
Marginalfeld

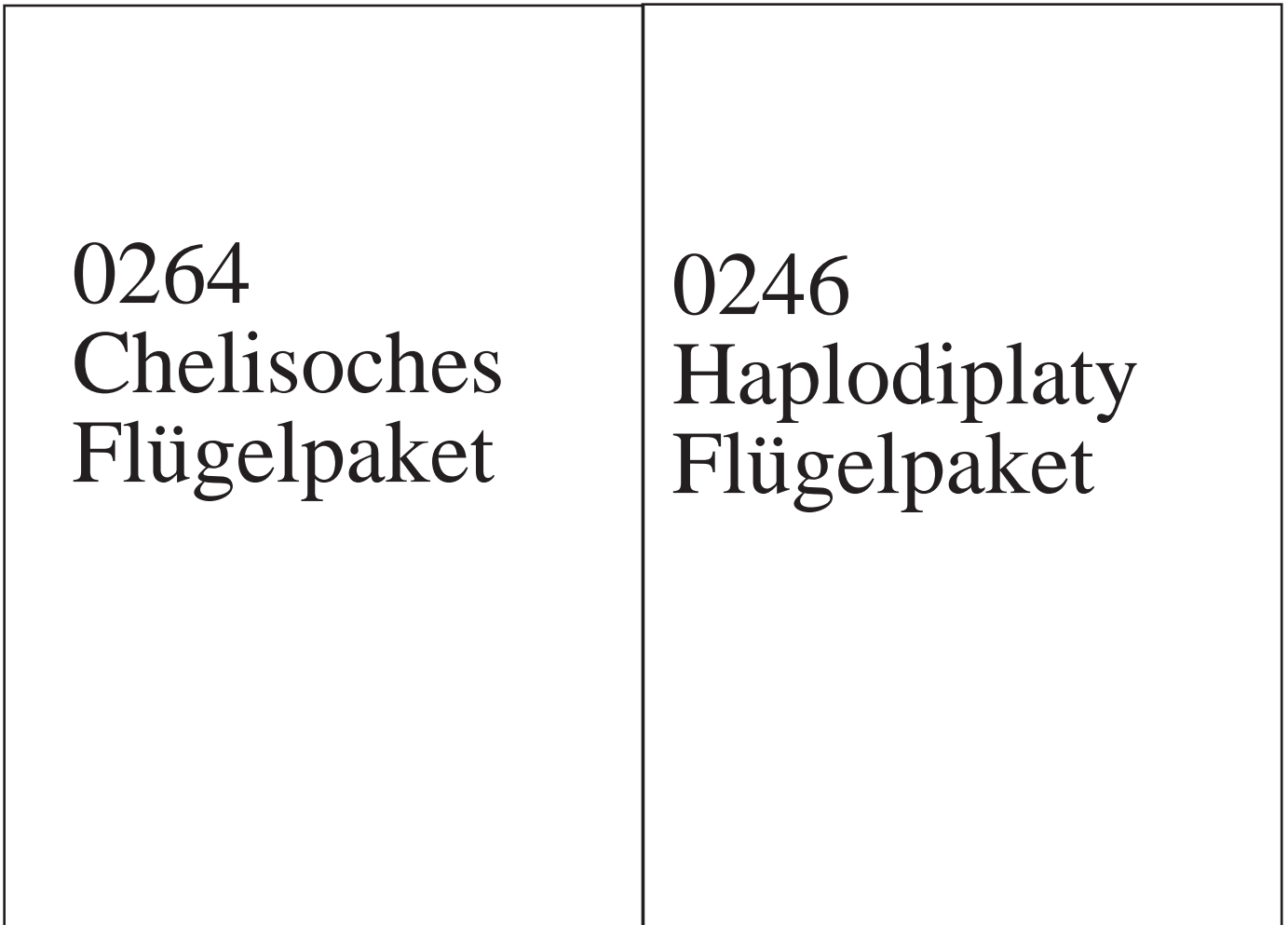
B

0351
Pyragra
Marginalfeld

Tafel V. (A) Das Marginalfeld (Merkmal 8) von *Chelisoches morio* (Chelisoichidae) in Lateralansicht am gefalteten Flügel, rechtes Tegmen entfernt. Bei *Pyragra fuscata* (Pygidicranidae) (B) fehlt das Marginalfeld. Maßlinie in (A) und (B): 1 mm.

A

B



Tafel VI. Dorsalansicht des linken gefalteten Flügels von *Chelisoches morio* (Chelisochoidea) (A) und *Haplodiplatys orientalis* ("Diplatyidae") (B). Deutlich sind die Unterschiede in der Lage der Querader (Merkmal 9), des Cu2 (Merkmal 10) und im Verlauf der konkaven Längsfalte (Merkmal 11) erkennbar. Maßlinie in (A) und (B): 0,5 mm.