© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen.

Von Anton Handlirsch.

Leipzig, Wilh. Engelmann, 1906—08.

Referat von Prof. B. Wanach.

Mit Tafel III—V und 2 Texttafeln.

Die zoologische und botanische Systematik verfolgt den Zweck, uns eine Uebersicht über die erdrückende Mannigfaltigkeit der Lebewesen durch Zusammenfassung in Gruppen niederer und höherer Ordnung zu ermöglichen. Solche Bestrebungen, ein System zu schaffen, in das die Einzelwesen eingeordnet werden können, sind uralt; wie weit sie zurückreichen, lässt sich nicht mehr feststellen. Das älteste uns erhaltene zoologische System, das des Aristoteles, steht bereits auf einer so hohen Stufe, dass man annehmen muss, er habe auf sehr weit zurückliegenden Vorarbeiten fussend weitergebaut. Die Insekten teilte Aristoteles in folgende Unterabteilungen:

A. Pterota vel **Ptilota:**
1. *Coleoptera* (Käfer).
2. *Pedetica* (Heuschrecken).
3. *Astomata* (unsere Rhynchoten).
4. *Psychae* (Falter).
5. *Tetraptera:*
   a. *majora* (Neuropteren im weitesten Sinne und einige Orthopteren).
   b. *Opisthocentra* (Hymenopteren mit Ausschluss der Ameisen).
6. *Diptera* (Fliegen).

B. Pterota simul et **Aptera:**
a. *Myrmex* (Ameisen).
b. *Pygolampis* (Leuchtkäfer).

C. Aptera.

Man sieht aus diesem System, wohin man gelangt, wenn man als Einteilungsprinzip einseitig nur ein einziges Merkmal, hier für die drei Hauptabteilungen die Flügelbildung, berücksichtigt. Aber wir

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dürfen nicht etwa mit mitleidigen Blicken auf den armen zoologischen Stümper Aristoteles herabsehen; denn volle 2 Jahrtausende später stellte Linné sein System ebenfalls auf Grund der Flügel auf; in der Editio X seines „Systema naturae" von 1758 teilte er die Klasse der Insekten in folgende 7 Ordnungen:

1. *Coleoptera* (unsere *Coleoptera*, *Orthoptera* und *Dermaptera*).
2. *Hemiptera* (unsere *Hemiptera* und *Thysanoptera*).
3. *Lepidoptera*.
4. *Neuroptera* (unsere *Odonata*, *Ephemeridae*, *Perlidae*, *Trichoptera*, *Neuroptera*, *Panorpatae* und teilweise *Corrodentia*).
5. *Hymenoptera*.
6. *Diptera*.
7. *Aptera* (unsere *Apterygogenea*, *Pulicidae*, *Mallophaga*, *Pediculidae*, *Termitidae*, teilweise *Corrodentia*, *Arachnoidea*, *Crustacea*, *Myriopoda*, und teilweise *Diptera*).

Den Rückschritt gegenüber Aristoteles durch Einordnung der *Orthoptera* in die erste Ordnung der *Coleoptera* machte Linné zwar in der Ed. XII 1767 wieder gut, indem er die *Orthoptera* aus der 1. Ordnung entfernte; er wies sie aber jetzt der 2. Ordnung zu, wo sie nach heutigen Begriffen noch viel weniger hingehören, und liess die *Dermaptera* bei den Käfern, und zwar bei den Staphyliniden, stehen.

Auch das System des Fabricius, der nicht die Flügel, sondern die Mundteile zum Haupteinteilungsprinzip erwählte, war nicht viel besser, und wenn auch im Laufe des folgenden Jahrhunderts öfters das Bestreben auftrat, ein natürliches System dadurch zu schaffen, dass nicht einzelne morphologische Merkmale, sondern deren Gesamtheit und die Art der Entwicklung der Individuen berücksichtigt wurden, so krankten doch alle an gewissen Einseitigkeiten, und unvermeidlich blieb ja die willkürliche Bevorzugung bald des einen bald des anderen morphologischen Merkmals; wer wollte wohl einwandfrei entscheiden, ob z. B. die Fliegen wegen ihrer saugenden Mundteile näher mit den Wanzen verwandt sind als mit den Käfern, oder umgekehrt wegen ihrer Holometabolie.

Erst als die Entwicklungslehre, namentlich seit Darwins energischem und überzeugendem Auftreten, sich zu allgemeiner Anerkennung durchgerungen hatte, war im Prinzip jede Willkürlichkeit aus der Systematik ausgeschaltet: das System soll eben die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse zum Ausdruck bringen, und so kann es in Wirklichkeit nur ein einziges richtiges System geben. Damit ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Sachlage freilich für die Praxis unserer bedauernswerten Sammler womöglich noch schlimmer geworden; sie müssen immer wieder unter dem Druck neuer Systeme seufzen, die schon gleich von vornherein den Stempel der Verbesserungsbedürftigkeit an sich tragen. Das ist ja leider unvermeidlich, wenn das System kein künstliches, diktatorisch und widernatürlich festgelegtes, sondern ein wahrhaft natürliches, auf Stammesverwandtschaft beruhendes sein soll. Wie können wir denn die wirklichen Verwandtschaftsverhältnisse feststellen? Das grosse genealogische Naturarchiv, die petrefaktenführenden Gesteinsschichten haben uns ja leider so ausserordentlich lückenhafte und spärliche Ueberbleibsel der ausgestorbenen Geschlechter erhalten, dass selbst Fr. Brauer in seinen systematisch-zoologischen Studien 1885 sich zwar ausdrücklich die Phylogenie zur Richtschnur bei der Ausarbeitung seines Insektensystems wählt, aber nur mit Wahrscheinlichkeitsbetrachtungen auf Grund ontogenetischer und morphologischer Untersuchungen arbeitet. Wegen der musterhaften Gründlichkeit dieser Arbeit aber gelangte er zu einem System, das sich bald fast allgemeiner Anerkennung bei den Zoologen erfreuen konnte. Brauer teilt die Insekten zunächst in zwei Klassen, die primär ungeflügelten *Apterygogenea* oder *Synaptera*, wohin Lubbocks *Collembola* und *Thysanura* gehören, und die *Pterygogenea*, die zwar zum kleinen Teil wieder flügellos geworden sind, aber alle von geflügelten Vorfahren abstammen. Die *Pterygogenea* zerfallen in 16 Ordnungen, die untereinander durch keine nachweisbaren Zwischenformen verbunden sind. Dabei weist Brauer darauf hin, dass die Insektenordnungen eigentlich keineswegs etwa den Säugetierordnungen gleichwertige systematische Kategorien sind: in der Tat unterscheiden sich ja die Schmetterlinge von den Käfern reichlich ebenso stark, wie etwa die Vögel von den Reptilien; aber aus praktischen Gründen müssen die systematischen Kategorien ja doch Namen bekommen, und da empfiehlt es sich eben, möglichst beim alten Usus zu bleiben. Brauers 16 Ordnungen der *Pterygogenea* waren folgende:

1. *Dermaptera* (nicht *Dermatoptera*, wie Spuler, Schmetterl. Europas, I. Band, S. V fälschlich zitiert; soviel ich weiss, rührt dieser Name von Burmeister her, während Leach schon früher den Namen *Dermaptera* für die Forficuliden eingeführt hatte).
2. *Ephemeridae.*
3. *Odonata.*
4. *Plecoptera* oder *Perlariae.*
5. *Orthoptera genuina* s. str.:

Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. *O. nomoneura:*
a. (?) *Embidae.*
b. *Blattidae.*
c. *Mantidae.*
B. *O. heteroneura:*
d. *Phasmidae.*
e. *Saltatoria.*

6. *Corrodentia*, zu denen er Termiten, Psociden und Mallophagen rechnet.
7. *Thysanoptera* oder *Physopoda.*
8. *Rhynchota.*
9. *Neuroptera* s. str. (*Megaloptera*, *Sialidae*, *Chrysopidae*, *Raphidiidae*, *Hemerobiidae*, *Myrmeleonidae*, *Ascalaphidae*, *Mantispidae*, *Osmylidae* u. s. w.)
10. *Panorpatae.*
11. *Trichoptera.*
12. *Lepidoptera.*
13. *Diptera.*
14. *Siphonaptera* oder *Aphaniptera.*
15. *Coleoptera*, wozu Brauer auch die *Strepsiptera (Stylopidae)* rechnet, die er nebst *Atractocerus* zu den *Malacodermata* stellt.
16. *Hymenoptera.*

Die 8 ersten Ordnungen zeichnen sich durch unvollkommene, die 8 letzten durch vollkommene Verwandlung aus, doch gibt Brauer seiner Ueberzeugung Ausdruck, dass die Holometabolie ebenso wie saugende Mundteile heterophyletisch entstanden sei; die Reihenfolge der Ordnungen ist also durchaus keine bindende.

Handlirsch zollt der guten Begründung dieses Systems seine volle Anerkennung, unternimmt aber nichtsdestoweniger den Ausbau eines neuen, und zwar auf Grund der bis jetzt vorliegenden paläontologischen Materialien, die seither als allzu lückenhaft galten, so dass sie für systematische Zwecke so gut wie gar keine Berücksichtigung gefunden hatten. In jahrelanger fleissiger Arbeit hat er das fossile Insektenmaterial zusammengetragen und kritisch gesichtet. und uns in seinem Handbuch ein klassisches Werk geschaffen, das leider seines hohen Preises wegen (72 Mk.) nicht auf die Verbreitung wird rechnen dürfen, die es seiner Bedeutsamkeit wegen verdient. Daher seien hier in kurzen Auszügen die wesentlichsten Resultate mitgeteilt, wobei freilich wegen der ausführlichen Begründung mancher recht kühn erscheinenden Ansichten, um nicht gar zu sehr über den Rahmen eines Referats hinauszugehen, auf das Original verwiesen werden muss.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

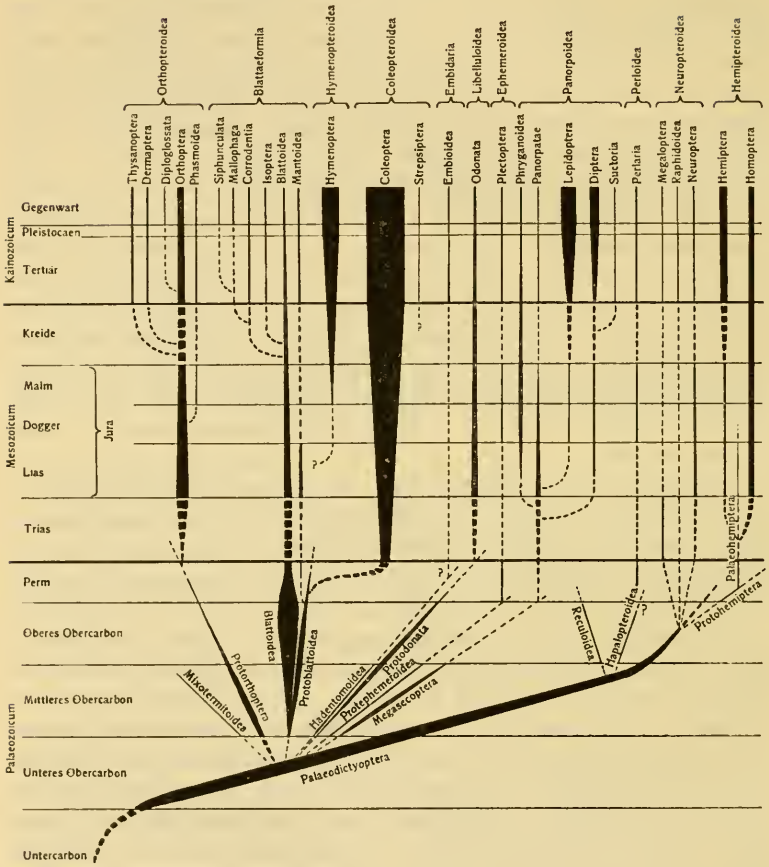
Die ältesten zweifellosen Insektenreste stammen aus dem unteren Obercarbon. (Vergl. den Stammbaum auf folgender Seite). Die früher für Insekten gehaltenen Silurfossilien *Palaeoblattina Douvillei* Brongniart und *Protocimex siluricus* Moberg sind überhaupt keine Insektenreste, und die insektenführenden Schichten der Little River Group in New Brunswig gehören nicht, wie man früher meinte, zum Devon, sondern zum mittleren Obercarbon. Auch die sogenannten „Insekten" aus dem Culm (Untercarbon) sind gar keine Arthopodenreste. Aus dem Palaeozoicum (Obercarbon und Perm) konnte Handlirsch über 880, aus dem Mesozoicum (Trias, Jura und Kreide) ca. 960, und aus dem Kainozoicum (Tertiär und Diluvium) über 5800 Arten zusammenstellen, im ganzen also über 7600 fossile Arten von Insekten. Das ist zwar nur etwa 1/50 der rezenten Artenzahl, aber doch immerhin genug, um sich ein Bild von der Stammesentwicklung zu machen und rein hypothetisch zusammenkonstruierte Ahnenformen durch reelle fossile Formen ersetzen zu können. Ohne Hypothesen kann man natürlich nicht auskommen, ganz ohne Hypothesen aber kann ja keine Wissenschaft überhaupt etwas erreichen, und mit Recht hält Handlirsch es daher für eine Pflicht des Forschers, Hypothesen zu machen, nur ohne jemals zu vergessen, dass es eben nur Hypothesen sind, die sofort verworfen werden müssen, sobald neues Tatsachenmaterial etwa dagegen spricht.

Auf die Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Arthropodengruppen sei hier nicht näher eingegangen, und nur angeführt, dass Handlirsch die Trilobiten für ihre gemeinsamen Vorfahren, also auch für die der Insekten, hält. Die *Pterygogenea* können aus keiner anderen, heute noch lebenden Arthropodengruppe hervorgegangen sein, sondern höchst wahrscheinlich aus polypoden, wasserbewohnenden, durch Kiemen atmenden Vorfahren, nämlich eben der schon im Kambrium ausserordentlich stark entwickelten, in Tausenden von ausserordentlich vielgestaltigen Formen bekannten Trilobiten, die zu Ende des Palaeozoicums erlöschen und an Zahl in derselben Zeit abnehmen, wo die ersten eigentlichen Insekten aufzutreten beginnen. Die Trilobiten hatten einfache Fühler, oft riesig entwickelte Komplexaugen, wie z. B. *Aeglina prisca* **(Taf. III, Fig. 1)**, und scheinen ausserdem oft Punktaugen in genau derselben Anordnung besessen zu haben, wie viele der heutigen Insekten. Erst in neuester Zeit ist der Nachweis gelungen, dass sie am Kopf vier und an jedem Abdominalsegment ein Spaltfusspaar trugen **(Taf. III, Fig. 2—5)**, recht ähnlich den oft zweiteiligen Kiementracheen mancher heutigen Ephemeridenlarven. Die Dreiteilung der Segmente

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stammbaum der Pterygogenea

nach Handlirsch.



Anmerkung: Statt Raphidoidea ist zu lesen: Raphidioidea. Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Handlirsch musste der von Kusnezow herrührende Ordnungsnamen Embioidea beibehalten und daher die Unterklasse Embidaria genannt werden, im Gegensatz zu den anderen Unterklassen- und Ordnungsnamen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Trilobitenkörpers in einen dickeren mittleren Teil und zwei dünnere seitliche Anhänge, die Pleuren, veranlasst Handlirsch zu der Ableitung der Insektenflügel **(Taf. III, Fig. 6)** aus diesen Pleuren, wodurch sich auch die Prothorakalflügelstumpfe der Palaeodictyopteren **(Taf. III, Fig. 7—11)** sehr ungezwungen erklären. Die bisher meist angenommene Entstehung der Flügel aus Tracheenkiemen, die ja den Beinen homolog sind, daher also nicht an denselben Segmenten vorkommen können, die normale Beine tragen, erscheint Handlirsch ganz ausgeschlossen; in die Extremität erstreckt sich nur ein Tracheenstamm, in die Flügel deren zwei. Eine starke Stütze erhält die Deutung von Handlirsch dadurch, dass die Palaeodictyopterenlarven horizontal abstehende Flügelscheiden zeigen, und dass die Imagines ihre Flügel, ähnlich wie die Libelluliden, nur vertikal bewegen, nicht aber falten oder nach hinten über das Abdomen zurücklegen konnten; der Uebergang zur letzteren Fähigkeit, die erst von den höher entwickelten Protorthopteren, Protoblattoiden u. s. w. erworben wurde, ist sehr schön an einigen Carbonblattoiden zu sehen, deren Larven (z. B. **Taf. III, Fig. 14)** noch schräg nach hinten und seitwärts abstehende Flügelscheiden zeigen, während die Imagines ihre Flügel wie die heutigen Blattoiden über dem Hinterleib zusammengelegt trugen.

Bei der Trennung der *Pterygogenea* von den *Apterygogenea* Brauers bleibt Handlirsch nicht nur bestehen, sondern er koordiniert sogar als vier gleichwertige Klassen die *Thysanura*, *Campodeoidea*, *Collembola* und *Pterygogenea*. Das Studium der rezenten Formen drängt ihn zur Annahme einer allen lebenden Pterygogenenordnungen gemeinsamen, bereits geflügelten, aber noch primär amphibiotischen Stammgruppe. „Die Palaeontologie bestätigt die Richtigkeit dieser Annahme in vollem Umfange und gestattet uns, die hypothetische Stammgruppe durch die rein palaeozoische Formenreihe der *Palaeodictyoptera* zu ersetzen." Hierdurch setzt sich Handlirsch in schroffen Gegensatz zu Packards und Brauers Campodeatheorie; die Ableitung der *Pterygogenea* „von bereits in allen Stadien landbewohnenden, tracheaten, aber noch ungeflügelten hexapoden Arthropoden" erscheint ihm ausgeschlossen, und noch mehr die Ableitung von den Peripatiden.

Die *Palaeodictyoptera* sind die ältesten und aus dem unteren Obercarbon einzigen uns erhaltenen Insekten; die sogenannten Culmkäfer hat Handlirsch in Berlin und Tübingen selbst untersucht und hält sie nicht einmal für Arthropoden-, geschweige denn Insektenreste. Die Palaeodictyopteren trugen zum Teil (aber nicht alle) am Prothorax die schon vorhin erwähnten flügelstummelartigen Ansätze;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihre Flügel hatten ein sehr primitives Geäder, und bei einigen Arten kleine Wärzchen in den Zellen **(Taf. III, Fig. 10)**. Aus dem unteren Obercarbon sind 8 Arten erhalten, aus dem mittleren 59 oder, wenn man das Stephanien auch hierher statt zum oberen Obercarbon rechnet, 106, und aus dem übrigen oberen Obercarbon nur noch eine, also im ganzen 115 Arten.

Im mittleren Obercarbon treten bereits andere Insektenformen hinzu, die zum Teil als direkte Vorläufer der heutigen Pterygogenengruppen anzusprechen sind, andererseits aber auch so organisiert waren, dass ihre Entwicklung aus Palaeodictyopteren ziemlich ungezwungen angenommen werden kann. Die *Blattoidea*, die bei weitem häufigsten Carboninsekten, waren den heutigen Formen schon ausserordentlich ähnlich **(Taf. III, Fig. 12** und **Taf. IV, Fig. 1)** und legten ihre Eier auch damals schon in Packeten (Ootheken, **Taf III, Fig. 13)** ab; 138 Arten sind aus dem mittleren Obercarbon (incl. Stephanien), 350 aus dem oberen, und 121 aus dem Perm bekannt. Sehr verführerisch könnte es zwar bei flüchtiger Betrachtung ihrer Larven **(Taf. III, Fig. 14—16)** erscheinen, sie ohne Vermittelung der Palaeodictyopteren direkt von Trilobiten abzuleiten, doch mag die habituelle Aehnlichkeit einfach auf Rückschlag beruhen. Jedenfalls müssen die im allgemeinen etwas schlanker gebauten, namentlich im Flügelgeäder eine vermittelnde Stellung zwischen den Palaeodictyopteren und Blattoiden einnehmenden *Protoblattoidea* **(Taf. III, Fig. 17)**, die sich nicht scharf von den *Blattoidea* abgrenzen lassen, als Vermittelungsformen zwischen diesen und den älteren Palaeodictyopteren angesehen werden; es sind 27 aus dem mittleren, 12 aus dem oberen Obercarbon und 3 aus dem Perm erhalten. Es ist auffallend, dass die Protoblattoiden auch mit gewissen Formen der Protorthopteren gemeinsame Züge aufweisen, ohne dass es darum möglich wäre, sie von diesen abzuleiten. Dieser Umstand führt Handlirsch zu der Ansicht, dass beide Entwicklungsreihen, die *Orthopteroidea* und die *Blattoidea*, aus nahe verwandten Palaeodictyopteren hervorgegangen sein dürften. Eine solche Annahme würde auch die auffallende Uebereinstimmung erklären, die noch heute zwischen den weniger spezialisierten Formen der beiden Reihen herrscht. Die eben erwähnten *Protorthoptera* trugen die Flügel wie die *Blattoidea* über den Hinterleib gefaltet (**Taf. III, Fig. 18**), und ihre Hinterflügel zeigen bereits ein abgegrenztes Analfeld. Ihr Prothorax war gross, oft verlängert, der Kopf trug lange Fühler und kräftige kauende Mundteile; zuweilen, aber nicht bei allen, waren die Hinterbeine zu Sprungbeinen (**Taf. III, Fig. 19**) ausgestaltet, aber Stridulationsorgane fehlen noch bei allen Resten. Aus dem mittleren Obercarbon sind 40, aus dem oberen 5, und aus dem Perm eine Art bekannt.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die in 5—6 Arten aus dem mittleren, in 2 aus dem oberen Obercarbon und einer aus dem Perm erhaltenen *Protodonata* scheinen den heutigen Odonaten schon recht ähnlich gewesen zu sein; ihr Hinterleib ist uns leider noch unbekannt, Beine und Mandibeln stimmen mit denen der rezenten Libellen sehr gut überein (vergl. **Taf. IV, Fig. 2**). Das Flügelgeäder steht jedoch dem der Palaeodictyopteren sehr nahe; ein Nodulus und Pterostigma fehlt noch vollkommen. Hierher gehören die grössten überhaupt bekannten Insektenformen: die Gattung *Meganeura* Brongniart (**Taf. IV, Fig. 3**) wies Riesen mit 60—70 cm Flügelspannweite auf.

Die 21 aus dem mittleren Obercarbon bekannten *Megasecoptera* betrachtet Handlirsch als Vorläufer der Panorpaten, nicht der Neuropteren, wie Brongniart annahm. Ihre Flügel waren zum Teil dunkel gefärbt, mit lichten rundlichen Flecken (**Taf. IV, Fig. 4—6**).

Die *Protephemeroidea*, von denen Handlirsch die rezenten *Plectoptera (Ephemeridae)* ableitet, sind durch nur ein einziges, aber sehr schön erhaltenes Stück aus dem Stephanien (*Triplosoba pulchella* Brongn., **Taf. IV, Fig. 7, 8**) erhalten; ausser den noch sehr grossen Hinterflügeln ist die Uebereinstimmung mit den Plectopteren sehr weitgehend, und 3 Larvenformen (**Taf. IV, Fig. 9**) und ein Flügelrest aus dem Perm sind bereits zu den eigentlichen Plectopteren zu rechnen.

Aus dem mittleren Obercarbon bleiben nur noch 2 Ordnungen übrig, die *Hadentomoidea*, vertreten durch *Hadentomum americanum* Handl. (**Taf. IV, Fig 10**), vielleicht ein Vorläufer der Perliden, oder wahrscheinlicher der *Embioidea*, und die *Mixotermitoidea*, vertreten durch zwei Flügelreste, *Geroneura Wilsoni* Matthew (**Taf. III, Fig. 20**) und *Mixotermes lugauensis* Sterzel, ein vom Autor als Termitenflügel beschriebenes Fossil, das aber ganz und gar nicht an das Flügelgeäder der Termiten erinnert; die zahlreichen senkrechten Queradern fehlen den Termiten völlig, deren Flügel durch ein feines Netzwerk lederartig gerunzelt erscheinen. Die *Mixotermitoidea* scheinen schon im Carbon ausgestorben zu sein.

Aus dem oberen Obercarbon sind noch zwei Reste erhalten, auf die Handlirsch zwei provisorische Ordnungen gründet, da die Zugehörigkeit zu den andern einstweilen zweifelhaft ist: die *Reculoidea*, vertreten durch *Recula parva* Schlechtendal (**Taf. III, Fig 21**), vielleicht ein Protorthopteron oder eine Protoblattoide, und die *Hapalopteroidea*, vertreten durch *Hapaloptera gracilis* Handl. (**Taf. IV, Fig. 11**), möglicherweise auch ein Protorthopteron, oder ein Vorläufer der Perliden.

Aus dem Perm haben wir ausser den schon bei den Carbon-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

insekten erwähnten Formen noch mehrere Mantoidenreste (**Taf. IV, Fig. 12, 13**), zu zwei Arten gehörig, die nach der Flügelbildung einen Uebergang von den Protoblattoiden zu den im Lias gefundenen Mantiden bilden. Ob die Tiere schon Raubbeine gehabt haben, ist noch nicht bekannt; wenn nicht, so wären sie vielleicht richtiger zu den Protoblattoiden zu stellen.

Dyadozoarium pachypus Handl. (**Taf. IV, Fig. 14**), aus dem unteren Perm ist nicht sicher zu deuten, gehört möglicherweise zu den Perlarien.

Drei Reste endlich gehören zu den Hemipteroiden, vor allen das prächtige *Eugereon Boeckingi* Dohrn (**Taf. V, Fig. 1**), dessen Mundteile sehr schön erhalten sind. Handlirsch kommt durch eingehende eigene Untersuchungen dieses der geologischen Landesanstalt in Berlin gehörenden Fossils zu einer anderen Deutung der Mundteile als der Autor, der sie zwar derart beschrieben hat, dass sie keiner Hemipterenform hätten zugewiesen werden dürfen, das Insekt aber dennoch für ein Hemipteron hielt. Die Flügelbildung ist so palaeodictyopterenähnlich, dass dieses Tier eine prächtige Uebergangsform darstellt; Handlirsch gründet darauf die Ordnung *Protohemiptera.* Zwei Vorderflügelreste (**Taf. IV, Fig. 15**) lassen sich weder sicher zu den *Hemiptera heteroptera* noch zu den *Homoptera* stellen, so dass Handlirsch sie als *Palaeohemiptera* zu den gemeinsamen Vorfahren dieser beiden Gruppen rechnet.

Im ganzen Palaeozoicum haben wir nicht eine einzige holometabole Insektenform kennen gelernt. Die Nichtexistenz einer Puppenruhe spricht aber ebenso, wie das Fehlen von Jahresringen bei allen palaeozoischen Bäumen, für ein sehr gleichmässiges frostfreies Klima ohne periodische Witterungsschwankungen, die ein Auf- und Abfluten der Lebensfunktionen bedingen.

Ganz anders sieht es im Mesozoicum aus: aus der Trias kennen wir nur 30 Insekten, darunter aber 19 *Coleoptera* (**Taf. IV, Fig. 16**) und 2 *Megaloptera* (**Taf. IV, Fig. 17**), also 21 holometabole Formen, während die übrigen, abgesehen von 3 Blattoiden, nicht sicher zu deuten sind, möglicherweise also auch noch hierher gehören. Da die erste Entstehung einer Puppenruhe durch Frostperioden, die alle Lebensfunktionen zu zeitweiligem Stillstand bringen müssen, falls sie nicht ganz erlöschen, die einfachste und ungezwungenste Erklärung findet, ist dieser Charakterwechsel der Insektenfauna eine vorzügliche Bestätigung für die aus Gletscherspuren und anderen Anzeichen schon längst gefolgerte Eiszeit am Ende der permischen Periode. Auch die auffallende Spärlichkeit der Triasfunde gegenüber denen aus dem Lias beruht wahrscheinlich darauf, dass nur eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr spärliche Fauna die permische Periode überleben und nun erst beginnen konnte, sich in grösserer Anzahl von Individuen und Arten weiter zu entwickeln; so finden wir im bunten Sandstein keine, im Muschelkalk nur eine, im Keuper 18 und im unteren Lias bereits 103 Käferarten. Zwar mögen ja die Erhaltungsmöglichkeiten sehr verschieden gewesen sein, so dass unter Umständen nur wenige Reste einer reicheren Fauna aus der einen, verhältnismässig mehr Reste aus einer ärmeren Fauna in einer anderen Periode mit besseren Erhaltungsbedingungen konserviert sind; doch scheinen die Ablagerungsverhältnisse in der Trias keineswegs ungünstig gewesen zu sein.

Der Charakter der mesozoischen Insekten ist schon ein sehr moderner; sie lassen sich alle in heutige Ordnungen, zum grossen Teil schon in heutige Familien einreihen. Wir kennen aus dem unteren und oberen Lias zusammen 361 Insekten, nämlich 54 *Orthoptera*, und zwar nur *Locustoidea*, aber keine Acridiiden, 8 *Mantoidea*, deren Körper leider ebenso unbekannt ist, wie bei den Permischen, 24 *Blattoidea*, 136 *Coleoptera*, 17 *Odonata*, 14 *Neuroptera*, 15 *Panorpatae* **(Taf. V, Fig. 16)**, 13 *Phryganoidea* **(Taf. V, Fig. 17)**, 13 *Diptera* **(Taf. V, Fig. 15)**, 7 *Hemiptera*, 23 *Homoptera*, und eine Zwischenform, die Handlirsch daher zu den schon im Perm auftretenden *Palaeohemiptera* rechnet; 36 Reste sind nicht sicher bestimmbar.

Aus dem Dogger kennen wir nur 63 Arten, darunter die ersten *Lepidoptera*, und zwar sind es 3 den Limacodiden nahestehende Formen. Schon 1854 hatte Westwood einige Flügelfragmente Lepidopteren zugeschrieben; als aber 1873 Butler und Oppenheim im Dogger ebenfalls Lepidopteren gefunden haben wollten, wurde das von anderer Seite leidenschaftlich bestritten, da in jener Periode Blütenpflanzen noch fehlten, also keine Honigsauger hätten existieren können; die Reste wurden daher als Cicaden gedeutet. Mit welchen Mitteln dieser Kampf geführt wurde, dafür gibt Handlirsch eine anschauliche Schilderung bei der Besprechung von *Palaeontina oolitica* Butler **(Taf. V, Fig. 2—7)** aus dem englischen Dogger. Zuerst hatte Butler die Zeichnung Fig. 2 nach einem Flügelabdruck aus der Sammlung Ed. Charlesworth, und danach die Geäderzeichnung Fig. 3 angefertigt, wonach er den Flügel einem Lepidopteron aus der Verwandtschaft der Brassolinen zuschrieb. Als ihn dann Scudder auf einen Gegendruck des Objekts im Museum for practical Geology aufmerksam machte, fertigte er hiervon die Zeichnung Fig. 4 und, offenbar stark durch seine erste Zeichnung beeinflusst, die Geäderzeichnung Fig. 5 an. Scudder aber wollte die Cicadennatur des Stückes beweisen, und lieferte von demselben Objekt die Zeichnung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 6!! Handlirsch hat nun das Objekt selbst untersucht und dabei „deutlich die Spuren von Händen gesehen, die offenbar bestrebt waren, das Objekt Scudders Ansichten gefügiger zu machen." Die von ihm selbst hergestellte Zeichnung Fig. 7 spricht jedenfalls viel mehr zu Gunsten Butlers, zu dessen Ansichten sich Handlirsch rückhaltlos bekennt. Wir kennen ja heute noch Lepidoptera (z. B. *Micropteryx*, die Hepioliden etc.), deren Mundteile durchaus untauglich zum Saugen sind, so dass der auf das Fehlen von Blütenpflanzen begründete Einwand hinfällig ist. Bei einigen jener ältesten Lepidopterenreste, z. B. *Eocicada Lameerei* Handl. **(Taf. V, Fig. 8)** aus dem Malm, sind deutliche Schuppenabdrücke erhalten; ihr Habitus ähnelt sehr dem der Limacodiden, namentlich australischen, die auch keine Blütenbesucher sind, und das Flügelgeäder hat nichts mit dem der Cicaden zu tun, sondern ähnelt dem vieler rezenten Lepidopterennymphen, auch dem der Imago von *Micropteryx*. Handlirsch fühlt sich daher berechtigt anzunehmen, „dass die fossilen Formen einen sehr ursprünglichen Lepidopterentypus darstellen, einen Typus, der heute noch in der Ontogenie der rezenten Formen häufig zur Wiederholung gelangt." Ausser den 3 *Lepidoptera* kennen wir aus dem Dogger noch 2 *Orthoptera*, 2 *Blattoidea*, 35 *Coleoptera*, 3 *Perlaria*, 8 *Odonata*, 2 *Plectoptera*, 1 *Panorpata*, 2 *Diptera* und 5 nicht näher bestimmbare Insektenreste.

Viel reicher sind die aus dem Malm, etwa 460, darunter 26 *Locustoidea*, aber noch immer keine *Acridioidea;* besonders interessant sind hierunter die *Elcanidae* **(Taf. V, Fig. 9, 10)**, die schon im Lias aufzutreten beginnen, und deren Sprungbeine vier lappenartige Anhängsel trugen, vermöge deren sie ähnlich den Hydrometriden zum Beschreiten von Wasser- oder Schlammflächen befähigt waren. Eine ähnliche Lebensweise müssen auch die *Chresmodidae* geführt haben, da sie sich auch als ungeflügelte Larven zusammen mit marinen Resten in Ablagerungen finden, die als erhärteter Schlamm eines austrocknenden Meeres aufgefasst werden müssen. Von *Chresmoda obscura* Germar **(Taf. V, Fig. 11)** sind zahlreiche Exemplare vorhanden; sie sind von verschiedenen Autoren den verschiedensten Insektenordnungen zugeteilt worden, von Germar den Mantiden, von Oppenheim den Hydrometriden, bis Deichmüller und Haase ihre Orthopterennatur nachwiesen. Handlirsch leitet von ihnen die Phasmiden ab, unter denen es heute zwar keine Formen mehr gibt, die auf, wohl aber solche, die im Wasser leben.

Unter den 138 *Coleoptera* aus dem Malm sind nur wenige mit einiger Sicherheit in rezente Familien einzureihen; für die meisten gilt dasselbe, was Handlirsch über die Trias- und Liaskäfer sagt:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„Alle Versuche, die Triascoleopteren in die auf rezente Formen gegründeten Familien einzureihen, scheitern entweder aus dem Grunde, weil es überhaupt sehr schwierig ist, nach einer Flügeldecke allein die Familie zu erkennen, und weil diese alten Coleopterenformen jedenfalls in eigene Gruppen gehörten, aus welchen dann erst im Laufe des Mesozoicums die noch heute erhaltenen Familien zur Entwicklung gelangten." . . . . „Aus der Analogie mit den übrigen Insekten lässt sich schliessen, dass mindestens die Lias-Coleopteren durchweg von unseren heute lebenden Formen noch generisch verschieden waren und dass zu jener Zeit auch die Familien häufig noch nicht soweit differenziert waren, wie sie es heute sind. Es lässt sich annehmen, dass nur einige wenige Gruppen vorhanden waren, aus denen unsere vielen rezenten Familien erst später hervorgegangen sind." Sehr energisch wendet sich Handlirsch daher gegen „phantastische Rekonstruktionen nach Heers Manier." Einige Reste aus dem Malm dürfen zwar mit einiger Sicherheit zu den Elateriden, Buprestiden, Hydrophiliden, Carabiden etc. gestellt werden, doch sind keine einwandfrei als Rhynchophoren oder Lamellicornier zu deuten; von *Geotrupoides lithographicus* Deichmüller (**Taf. V, Fig. 12**) z. B. „kann man doch nicht sicher sagen, dass die Form zu den Scarabaeiden gehört, solange weder Fühler noch Beine bekannt sind."

Bemerkenswert sind aus dem Malm die ersten *Hymenoptera*, die zuerst für Schmetterlinge, dann für Wasserwanzen (Belostomen), von Oppenheim für ein Bindeglied zwischen Neuropteren und Lepidopteren gehalten wurden, bis neuerdings auch Oppenheim zugibt, dass sie den Siriciden nahestehen (**Taf. V, Fig. 13**). Eine Hymenopterenform aus dem spanischen Kimmeridge, die Handlirsch leider nur aus einer mangelhaften Abbildung kennt, erinnert freilich an die Pimpliden, scheint also schon viel höher spezialisiert zu sein, so dass der Ursprung der Hymenopteren, deren 16 aus dem Malm bekannt sind, weiter zurück, etwa im Dogger oder Lias zu suchen sein dürfte.

Unter den 41 Odonaten gehören nur noch 9 zu den ursprünglichen *Anisozygoptera*, dagegen schon 23 zu den *Anisoptera* und 9 zu den *Zygoptera*. Unter den 16 Plectopteren befinden sich noch mehrere mit gleich grossen Vorder- und Hinterflügeln, wie die karbonische *Triplosoba*, aber kaum eine rezente Form sie aufweist. Die 11 *Lepidoptera* sind denen aus dem Dogger ähnlich (**Taf. V, Fig. 8**); sie hatten einen kurzen dicken Leib, müssen aber gute Flieger gewesen sein.

Sehr spärlich und schlecht erhalten sind leider die Reste aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Kreide, nur etwa 47, darunter 24 *Coleoptera*, eine Blattoide, eine Hymenopterengalle, ein Phryganoidengehäuse, eine Odonate aus Australien, die zur selben jetzt ausgestorbenen Familie der *Aeschnidiidae* gehört, die im europäischen Malm vorkommt.

Sehr auffällig ist die geringe Körpergrösse der Liasinsekten, verglichen mit denen aus dem oberen Jura und selbst mit den heutigen Vertretern der gleichen Familien, die durchschnittlich doppelt so gross sind. Handlirsch schliesst daraus und aus anderen Anzeichen im Gegensatz zu Heer auf ein durchaus gemässigtes Liasklima, während die Riesenformen des oberen Jura, gegen die selbst rezente tropische Formen zum Teil Zwerge sind (vergl. z. B. die Malmneuroptere *Kalligramma Haeckeli* Walther, **Taf. V, Fig. 14**), wieder auf ein tropisches Klima deuten.

Zu tiergeographischen Spekulationen reicht die mesozoische Insektenfauna lange nicht aus; nur soviel scheint festzustehen, dass die damaligen Formen sich im heutigen Australien mit den geringsten Veränderungen erhalten haben; dort finden wir noch die nächsten Verwandten der jurassischen Lepidopteren, die Limacodiden, besonders stark vertreten, ebenso die Psychopsiden, nahe Verwandte der jurassischen Prohemerobiiden, ferner gallenbildende Eucalyptuscoccidien. Aber auch Japan z. B. beherbergt das einzige rezente *Anisozygopteron*, die *Neopalaeophlebia superstes* Selys.

Aus dem Kainozoicum sind 5800 Insektenarten erhalten, die durchweg in rezente Familien, grossenteils sogar in rezente Genera eingereiht werden können; und auch umgekehrt finden sich von den rezenten Familien im Tertiär fast nur solche nicht vor, die auch heute sehr arten- und individuenarm sind. Angesichts dieser Reichhaltigkeit muss ich mich hier auf die wichtigsten kurzen Angaben beschränken.

Phasmoidea sind nur 4 im Tertiär gefunden, im Verhältnis zu den 72 *Orthoptera s. str.* sehr wenig, so dass Handlirsch im Gegensatz zu den meisten Autoren dieser Gruppe kein hohes Alter zuschreiben kann. Aehnlich verhält es sich mit den *Dermaptera*, von denen wir eine Art aus dem Eocän, 3 aus dem Oligocän, aber 14 aus dem Miocän kennen, aus dem durchschnittlich nur $^2/_3$ der Artenzahl von Pterygogenen des Oligocän erhalten sind (aus dem Pliocän ist überhaupt sehr wenig vorhanden, nur etwa $^1/_{100}$ der Artenzahl des Miocän), so dass man annehmen muss, dass die Dermapteren sich erst im Beginn des Eocän oder frühestens am Ende des Mesozoicums herausgebildet haben. Auch Termiten treten erst im Tertiär auf, zwar gleich in der stattlichen Anzahl von 55 Arten, woraus aber nicht auf eine stärkere Ausbildung dieser Gruppe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als heute geschlossen werden darf, weil diese staatenbildenden Tiere ebenso wie die Ameisen viel leichter als andere fluggewandtere und einzeln lebende Insekten in eine Lage geraten können, die zu ihrer paläontologischen Konservierung geeignet ist; Handlirsch schreibt auch ihnen daher kein wesentlich höheres Alter zu als das Ende des Mesozoicums. Sehr interessant sind die Zahlenverhältnisse bei den 2000 tertiären Coleopterenarten: da etwa 80mal soviel rezente Arten existieren, und nahezu dasselbe Verhälnis sich bei den Carabiden (17000 : 173 = 98), Elateriden (7000 : 81 = 86), Canthariden und Melyriden (4000 : 48 = 83) findet, so deutet das Fehlen von tertiären Brenthiden gegen 900 rezente auf ein sehr geringes Alter dieser Gruppe, ebenso wie die 32 tertiären Tenebrioniden durch die 12000 rezenten um das 375fache, die 86 tertiären Lamellicornier durch 16000 rezente um das 186fache übertroffen werden. Dass man freilich nicht allzu sicher auf solche Verhältniszahlen bauen darf, zeigen die Rhynchophoren, über deren hohe Entwicklungsstufe bezw. geringes Alter sogar Ganglbauer und Kolbe trotz ihrer ganz entgegengesetzten Ansichten über die Lamellicornier einig sind; statt im Tertiär relativ selten zu sein, sind sie sogar relativ zahlreicher als die Adephagen, nämlich 448 (davon nur 35 im Bernstein) gegenüber 26500 rezenten Arten, also ein Verhältnis 1 : 59. Mit einiger Sicherheit aber ergibt sich aus ähnlichen Betrachtungen, dass die Perloiden, Plectopteren, Raphidioiden, Neuropteren, Panorpaten in starkem Rückgang begriffen sind, die Lepidopteren dagegen in kolossalem Aufschwung erst seit sehr kurzer Zeit, denn wir kennen gegen 60000 rezente nur 76 tertiäre Arten, von denen Handlirsch sogar nur 40 für zuverlässig bestimmt hält, also $^1/_{800}$ oder gar $^1/_{1500}$ gegen das für tertiäre Pterygogenea überhaupt geltende Verhältnis von $^1/_{73}$. Den Einwand, dass ein sehr grosser Teil tertiärer Insekten durch Bernsteineinschlüsse erhalten ist, grosse Schmetterlinge aber solcher Konservierung unzugänglich gewesen wären, entkräftet Handlirsch damit, dass im Kopal auch grosse Schmetterlinge eingeschlossen sind, dass auch Kleinschmetterlinge im Bernstein viel seltener sind als z. B. Phryganoiden, und dass auch die klastischen Gesteine viel zu wenig Lepidopterenreste aufweisen, als dass auf eine wesentlich grössere Häufigkeit dieser Ordnung im Tertiär geschlossen werden dürfte.

Zum ersten Mal treten uns aus dem Tertiär auch unzweifelhafte *Apterygogenea* entgegen, und zwar 10 *Collembola* und 27 *Thysanura*, fast ausschliesslich im baltischen Bernstein. Auffallend ist die verhältnismässig grosse Anzahl besonders der Thysanuren, woraus man auf ein viel höheres Alter dieser Gruppe wird schliessen dürfen; auch die primitive Organisation deutet ja darauf hin.

Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der ganze Charakter der Tertiärfauna zwingt zur Annahme eines subtropischen, wenn nicht gar tropischen Klimas der jetzigen gemässigten Zone, so dass der bedeutende Charakterunterschied zwischen der mesozoischen und kainozoischen Fauna nicht durch klimatische Ursachen erklärbar ist. Fast innerhalb jeder Insektenordnung aber finden sich Andeutungen, dass dieser Charakterwechsel durch das Auftreten angiospermer Pflanzen verursacht ist, das nicht nur zur Ausbildung neuer, auf Blattpflanzen und Blüten angewiesener Insektenformen führte, sondern auch mittelbar neue Gruppen entstehen liess, wie z. B. die Koprophagen, die von den Exkrementen der ebenfalls erst seit dem Auftreten angiospermer Pflanzen sich mächtig entwickelnden phytophagen Säugetiere leben.

Die sehr spärlichen Reste aus dem europäischen und nordamerikanischen Pleistocän deuten auf eine damals sehr arme Insektenfauna, die offenbar durch die diluvialen Eiszeiten stark dezimiert werden musste.

Wenden wir uns nun zur praktischen Nutzanwendung dieser Untersuchungen, dem neuen, nach rein phylogenetischen Grundlagen strebenden System, so ist zunächst hervorzuheben, dass eine wahrhaft natürliche lineare Anordnung des Systems nicht möglich ist. Zwar hatte Handlirsch unter anderem den Versuch gemacht, das Alter der einzelnen Gruppen zur Grundlage der Anordnung zu wählen, doch hätte das zu enormen Unzuträglichkeiten geführt; „es hätten dadurch z. B. die Grylliden von den Locustiden weiter getrennt werden müssen als z. B. die Thysanoptera von den letzteren u. s. w.“ Willkürlichkeiten lassen sich ja beim besten Willen nicht ausschalten; selbst wenn wir in der glücklichen Lage wären, sämtliche tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse einwandfrei festzustellen, so ist ein Stammbaum ja ein dreidimensionales Gebilde, das auf unzählige verschiedene Arten auf eine Fläche projiziert werden kann; presst man etwa eine buschige Pflanze, so kann man ja die einzelnen Zweige nach Belieben dazu drehen.

Es ist selbstverständlich, dass angesichts der Lückenhaftigkeit der fossilen Faunen, trotz der eingehendsten morphologischen Untersuchungen, bei denen das Flügelgeäder die Hauptrolle spielt, noch viele Verwandtschaftsverhälnisse wenig sicher begründet werden konnten; weitgehende Verschiebungen können künftig noch notwendig werden, sobald neue fossile Vermittelungsformen entdeckt werden.

Zu dem Stammbaum (s. Seite 150), in dem Handlirsch seine gegenwärtigen Ansichten über die Evolution der Pterygogenea graphisch darzustellen versucht, ist zu bemerken, dass die Abstände der horizontalen, die geologischen Perioden begrenzenden Linien

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihre relative Zeitdauer (Pleistocaen ca. 500000, die seit dem ersten Erscheinen der *Palaeodictyoptera* verflossene Zeit ca. 30000000 Jahre nach neueren Schätzungen), und dass die Dicke der Stammbaumzweige die relative Entwicklungsmächtigkeit nach Artenzahl darstellen soll. Die punktierten Teile der Zweige bedeuten, dass aus der betreffenden Periode keine Reste bekannt sind.

Wie schon gesagt, betrachtet Handlirsch alle *Pterygogenea* als Abkömmlinge der *Palaeodictyoptera*, trennt sie als Klasse von den *Collembola*, *Campodeoidea* und *Thysanura*, denen wohl sicher andere Stammformen zu Grunde liegen dürften, und teilt die *Pterygogenea* in 9 Unterklassen, die sich direkt von Palaeodictyopteren, nicht aber von einander ableiten lassen. Als provisorisch 10te und 11te Unterklasse treten noch die *Hymenopteroidea* und *Coleopteroidea* hinzu, deren Abstammung von Protoblattoiden ihm nicht genügend gesichert erscheint. Die Teilung in Ordnungen aber ist zugestandenermassen rein willkürlich, da die Bewertung des Grades der Differenzierung ganz von der subjektiven Beurteilung abhängt; und ebenso steht es mit dem Begriff der Entwicklungshöhe: wer wollte wohl „entscheiden, ob eine *Forficula* oder ein *Hemerobius*, eine *Fulgora* oder ein *Sirex* höher entwickelt ist?" Damit, dass Handlirsch die *Orthopteroidea* und *Blattaeformia* mit den *Coleopteroidea* und *Hymenopteroidea* zuerst aufführt, und dann erst die *Libelluloidea*, *Ephemeroidea* und *Perloidea*, will er nur andeuten, „dass die drei letzteren amphibiotischen Gruppen sich relativ am wenigsten verändert haben und quasi als direkte Fortsetzung des Palaeodictyopterenstammes zu denken sind, während die anderen Gruppen nach mehreren Seiten stärker divergierende Aeste vorstellen." Im Stammbaum freilich, den Handlirsch vermutlich früher gezeichnet hatte, sind zwischen die *Ephemeroidea* und *Perloidea* noch die *Panorpoidea* eingeschoben, wie auch überhaupt die Reihenfolge der Ordnungen hier eine andere ist als in der schriftlichen Wiedergabe des Systems auf S. 1290—1293. Im folgenden will ich die letztere innehalten.

Zu den *Orthoptera* rechnet Handlirsch nur die eigentlichen Heuschrecken und Grillen, und fasst die *Locustidae*, *Gryllidae*, *Gryllotalpidae* und *Tridactylidae* als *Locustoidea* zusammen, denen die *Acridioidea* als zweite Unterordnung entgegengestellt werden. Die Tridactyliden, kleine maulwurfsgrillenähnliche Südeuropäer von amphibiotischer Lebensweise, tragen wie die Elcaniden lappenartige Schwimmanhänge an den Hinterschienen, sind also höchst wahrscheinlich deren unmittelbare Nachkommen.

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die *Phasmoidea* werden ebenfalls durch Vermittelung der Chresmodiden auf die Elcaniden zurückgeführt; hierher gehören die *Phasmidae* und *Phylliidae*.

Zu den *Diploglossata (Dermodermaptera)*, die wegen ihrer Verwandtschaft mit den Dermapteren wie diese von den Grylliden abgeleitet werden, gehört ausser einer flügellosen, ametabolen, mit kauenden Mundteilen und kurzen Fühlern versehenen Art, *Hemimerus talpoides*, die auf südafrikanischen Nagetieren schmarotzt, vielleicht noch ein neuer, dem Rothschild-Museum in Tring gehöriger Schmarotzer indischer Chiropteren.

Die *Dermaptera (Forficulidae)* sind durch ihre hochspezialisierte, von allen anderen bekannten Formen weit abweichende Flügelbildung weit getrennt von den eigentlichen Orthopteren, zu denen sie von sehr konservativen Autoren noch heute gezählt werden. Handlirsch hält sie für relativ jung, vermutet ihren Ursprung in der Kreide, und ist geneigt, sie von den Grylliden oder Gryllotalpiden abzuleiten.

Die *Thysanoptera (Physopoda)*, die in die Unterordnungen *Terebrantia* und *Tubulifera* zerfallen, wurden früher zu den Hemipteroiden gerechnet; da ihre saugenden Mundteile aber wenig hoch spezialisiert sind, wollten neuere Forscher sogar umgekehrt die Hemipteren von ihnen ableiten, was ganz unzulässig erscheint; Handlirsch vermutet, dass sie in der Kreidezeit aus Locustiden, oder vielleicht aus Acridioiden hervorgegangen sind.

Die *Mantoidea* zeigen ausser der Kopfbildung und anderen morphologischen Merkmalen auch durch die in Ootheken erfolgende Eiablage ihre Zugehörigkeit zu den *Blattaeformia*; sie in nähere Verbindung mit den Phasmiden zu bringen, wie noch heute vielfach geschieht, erscheint durchaus unberechtigt, und die blätterimitierenden Vorderflügel und blattartigen Erweiterungen der Schenkel, worin z. B. *Gongylus strongyloides* mit den Phylliiden wetteifert, dürften wohl nur eine interessante Konvergenzerscheinung sein.

Die *Blattoidea*, die in der Carbonzeit, wie wir gesehen haben, in noch weit stärkerem Masse alle anderen Insektenordnungen an Arten- und Individuenzahl übertrafen, als heute die Käfer, sind jetzt in verhältnismässig wenigen Reliktenformen vertreten und neigen viel weniger zur Differenzierung, als ihre näheren Verwandten. Während einerseits manche Carbonblattoiden sich von den gleichzeitigen *Protoblattoidea* so wenig unterscheiden, dass eine strenge Grenze zu ziehen kaum möglich ist, stimmt andererseits das Flügelgeäder gewisser Protoblattoiden so sehr mit dem der Palaeodictyopteren überein, dass die letzteren wegen ihres höheren Alters und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ihrer primitiveren Organisation und amphibiotischen Lebensweise als die Vorfahren der Blattoiden zu betrachten sind, und nicht etwa umgekehrt, wie man vielleicht wegen der grösseren Triboliten-ähnlichkeit der Blattoidenlarven annehmen könnte.

Die *Isoptera (Termitidae)* zeigen durch Staatenbildung und Differenzierung in Geschlechtstiere, Arbeiter und Soldaten eine hochinteressante Konvergenzerscheinung mit den ihnen verwandtschaftlich so fernstehenden Ameisen. Die Homonomie ihrer Flügel hatte Handlirsch schon 1903 für sekundär durch Reduktion des Analfeldes beider Flügelpaare entstanden erklärt; eine nachher von J. Desneux beschriebene australische Termitenform, *Mastotermes Darwinianus* Frog., besitzt noch in den Hinterflügeln ein zwar schon in der Reduktion begriffenes Analfeld und ist überhaupt so blattoidenähnlich, dass man sie für eine aberrante Blattoidenform halten könnte. Die nahe Verwandtschaft mit den Blattoiden hat auch Wheeler 1904 aus der Anatomie und Embryologie der Termiten nachgewiesen, und sogar Fälle von Anfängen eines sozialen Lebens bei Blattoiden festgestellt.

Zu den *Corrodentia* rechnet Handlirsch nur die Psociden, die er ebenfalls von Blattoiden abzuleiten geneigt ist; eine rezente Blattoide, *Diaphana Fieberi*, erinnert in der Bildung der Vorderflügel sehr an die Psociden und „zeigt, dass sich aus einem Blattoidenflügel wohl etwas Aehnliches herausbilden kann, wie es in dem Psocidenflügel vorliegt." Junge und ungeflügelte Psociden zeigen auch mancherlei Aehnlichkeit mit den Termiten, die ja von Brauer und anderen Autoren noch zu den *Corrodentia* gezählt wurden.

Die *Mallophaga* leitet Handlirsch von ursprünglicheren Formen der Psociden ab; er denkt sich, „dass sich gewisse Psocidenformen, die etwa von animalem Detritus lebten, vielleicht in ähnlicher Weise, wie dies noch heute zu beobachten ist, in Vogelnestern lebten, ihre Flügel verloren und schliesslich auf die Bewohner des Nestes übergingen."

Die *Siphunculata (Pseudorhynchota, Pediculidae)* wurden wegen ihrer saugenden Mundteile bisher wohl von allen Autoren zu den Rhynchoten gestellt, doch findet Handlirsch so wesentliche Unterschiede in der Bildung der Mundteile, dass er eine nähere Verwandtschaft mit ihnen für ausgeschlossen und eine Ableitung von den Mallophagen aus morphologischen und biologischen Gründen für viel plausibler hält. Zu demselben Schluss ist auch Cholodkowsky auf Grund der Embryonalentwicklung gelangt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was die *Hymenoptera* betrifft, so müssen wohl zweifellos die *Symphyta (Tenthredinidae, Siricidae* u. s. w.*)* als die ursprünglicheren Formen betrachtet werden, aus denen sich die *Apocrita* mit abgeschnürtem Hinterleib erst später entwickelt haben; die ersten fossilen Formen aus dem Jura sind ja auch (mit vielleicht einer Ausnahme) *Symphyta.* Nach der Bildung der Mundteile, der Anzahl der malpighischen Gefässe und anderen morphologischen Merkmalen liegt eine Ableitung von den Blattoiden, natürlich von sehr primitiven Formen, sehr nahe; selbst die Flügelbildung bietet keine Schwierigkeiten, da gerade manche Siriciden durchaus keine sehr zarthäutigen Flügel besitzen, und andererseits auch manche Hemipteren, Orthopteren, Mantoiden und sogar einige Blattoiden sehr zarthäutige Vorderflügel aufweisen. Die wesentlichsten Bedenken könnten noch die Larvenformen erregen, aber die Polypodie der Tenthredinidenlarven kann möglicherweise eine nachträglich infolge der Lebensweise erworbene sein, worauf auch der Umstand deutet, dass gerade die Symphytenlarven, deren wohlentwickelte Cerci auf besonders ursprüngliche Organisation hinweisen *(Pamphiliden)*, keine deutlichen Abdominalbeine haben. Immerhin ist die Möglichkeit im Auge zu behalten, dass künftig Zwischenformen gefunden werden, die auf eine unmittelbare Abstammung der Hymenopteren von den Palaeodictyopteren, ohne Vermittlung einer anderen Unterklasse, deuten.

Mit den *Coleoptera* steht es ähnlich; falls sie keine selbständige Unterklasse bilden, so ist ihre Ableitung von Neuropteren, Panorpaten, Hemipteren aus vielerlei Gründen unzulässig. Die Psociden, von denen Kolbe sie ableiten will, haben nach Handlirschs Ansicht viel zu sehr nach anderer Richtung spezialisierte Mundteile; ihre Larven haben alle schon die Cerci eingebüsst, die sich bei vielen Coleopterenlarven noch finden; die Flügel haben sich in ganz anderer Richtung spezialisiert u. s. w. Häckels Ableitung von den Blattoiden hat viel mehr für sich; natürlich kann es sich auch hier nur um sehr ursprüngliche, noch wenig spezialisierte Formen handeln, also z. B. die *Protoblattoidea.* Es würde zu weit führen, wollte ich hier auf die weiteren Spaltungen des Coleopterenstammes eingehen; erwähnt sei nur, dass Handlirsch geneigt ist, viele Triascoleopteren, die sich weder in die *Adephaga* noch in die *Polyphaga* einwandfrei einreihen lassen, zu der gemeinsamen Stammgruppe, den *Protocoleoptera* zu rechnen, die nach Abzweigung der heutigen beiden Hauptgruppen ausgestorben sind, ohne direkte Relikten zu hinterlassen. Das Coleopterensystem, zu dem Handlirsch gelangt, scheint mir stark unter dem unmittelbaren Einfluss des Ganglbauerschen zu

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stehen, mit dem es in den Grundzügen übereinstimmt; es enthält naturgemäss noch sehr viel Hypothetisches, und Handlirsch sagt ausdrücklich darüber: „wenn ich mir nun als Nichtkoleopterologe gestatte, mein Urteil über die phyletischen Beziehungen der Familien auszusprechen, so mag das nicht als Anmassung gedeutet werden, sondern nur als Versuch und Anregung zu weiteren Studien." Die systematische Stellung der Lamellicornier wird mit den Worten abgetan: „Gleichfalls sehr spät (nämlich ebenso wie die Rhynchophoren) scheint sich aus dem gemeinsamen Stamme der Polyphagen die Gruppe der Lamellicornier abgelöst zu haben, die in drei Familien *Lucanidae*, *Passalidae* und *Scarabaeidae* zerfällt." Die Synteliiden, die Kolbe auch hierher stellt, will Handlirsch in Uebereinstimmung mit Ganglbauer eher den Clavicorniern anreihen.

Die *Strepsiptera (Stylopidae)*, jene hochinteressanten Hymenopterenschmarotzer mit wurmartigen Weibchen und kurzlebigen, mit ihren einzigartigen Fächerflügeln auf dem Körper ihrer Wirtstiere herumflatternden Männchen, mit verkümmerten Mundteilen und auffällig entwickeltem Metathorax, sind trotz der Aehnlichkeit der ersten Larvenform mit der Triungulinusform der Meloelarven vermutlich doch nicht von Meloiden oder ihnen nahestehenden Coleopteren abzuleiten, sondern eher von Malacodermen, vielleicht aber von ganz anderen Insektengruppen.

Die *Embioidea (Oligoneura)*, in wenigen tropischen Reliktenformen erhaltene heterometabole Insekten, ausgezeichnet durch Spinnorgane in den Vorderfüssen, stehen sehr isoliert da; die beiden nur beim Männchen oft vorhandenen ursprünglich homonomen Flügelpaare zeigen ein sehr einfaches charakteristisches Geäder, das aus dem der Palaeodictyopteren durch Reduktion der Längs- und Queradern abgeleitet werden kann auf einem Wege, den das carbonische *Hadentomum americanum* andeutet. Irgend eine Verwandtschaft mit den Termiten stellt Handlirsch energisch in Abrede.

Die *Odonata*, zwischen deren scharf geschiedene Gruppen, die *Zygoptera (Calopterygidae* und *Agrionidae)* mit zurücklegbaren Flügeln, und die ursprünglicheren *Anisoptera (Libellulidae*, *Aeschnidae* und *Gomphidae)* Handlirsch die vermittelnde, durch die japanische *Neopalaeophlebia superstes* Selys repräsentierte Gruppe der *Anisozygoptera* einschiebt, sind durch die carbonischen und permischen Protodonaten fast lückenlos mit den Palaeodictyopteren verbunden.

Aehnlich steht es mit den *Plectoptera (Ephemeridae)* mit ihrer ebenfalls amphibiotischen Lebensweise, der nur vertikalen Beweglichkeit der Flügel, den abdominalen Extremitätenkiemen der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Larven; wenn auch die heutigen Ephemeriden fast durchweg stark reduzierte oder gar ganz verkümmerte Hinterflügel haben, so finden sich solche mit ziemlich gleich entwickelten Flügelpaaren, ähnlich der carbonischen *Triplosoba*, noch im Tertiär.

Auch die mit ziemlicher Sicherheit schon im Perm nachgewiesenen *Perlaria (Plecoptera)*, mit ebenfalls amphibiotischer Lebensweise, die aber von keiner der beiden vorigen Ordnungen abgeleitet werden können, sind vielleicht durch Vermittelung von *Hapaloptera gracilis*, oder auch durch andere, bisher noch nicht aufgefundene Uebergangsformen auf Palaeodictyopteren zurückzuführen.

Was noch vor wenigen Jahrzehnten unter dem Begriff „*Neuroptera*" zusammengefasst wurde, ist eine derartige Menge heterogenster Formen, dass die eben genannten drei Ordnungen schon Mitte des vorigen Jahrhunderts von manchen Autoren als *Pseudoneuroptera* abgetrennt wurden, freilich ohne dass dieses Verfahren sich sehr bald allgemeiner Anerkennung erfreut hätte. Handlirch fasst nur drei relativ kleine Gruppen als *Neuropteroidea* zusammen:

Die *Megaloptera*, bei uns nur durch eine Gattung, *Sialis* Latr., vertreten, leben als Larven noch im Wasser, haben aber bereits ein ruhendes Puppenstadium. Bei exotischen Formen sind die Mandibeln der Männchen zuweilen mächtig entwickelt, von halber Körperlänge.

Die *Rhaphidioidea*, zwar in manchen Dingen den Megalopteren sehr ähnlich, sind aber als Larven bereits räuberische Landbewohner und haben ein echtes Puppenstadium nicht vollkommen erreicht; die sogenannte Puppe läuft schon vor der letzten Häutung herum. Den für die Imago so charakteristischen sehr verlängerten Prothorax besitzt schon die Larve.

Als *Neuroptera* im engeren Sinne fasst auch Handlirsch noch Familien zusammen, deren Larven teils Land-, teils, wenn auch seltener, Wasserbewohner, und deren Nymphen ebenfalls teils ruhend, teils beweglich sind; er rechnet hierher die *Dilaridae*, *Berothidae*, *Sisyridae*, *Hemerobiidae*, *Coniopterygidae*, *Psychopsidae*, *Osmylidae*, *Myiodactylidae*, *Polystoechotidae*, *Mantispidae*, *Chrysopidae*, *Apochrysidae*, *Nymphesidae*, *Myrmeleonidae*, *Ascalaphidae*, *Nemopteridae*.

Ob sich diese drei Ordnungen aus einer gemeinsamen Uebergangsform oder getrennt aus drei verschiedenen, sicher aber nahe verwandten Palaeodictyopterengruppen entwickelt haben, muss noch unentschieden bleiben.

Als *Panorpoidea* fasst Handlirsch folgende fünf Ordnungen zusammen, was dem alten Linné wohl recht ungeheuerlich vorgekommen wäre:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

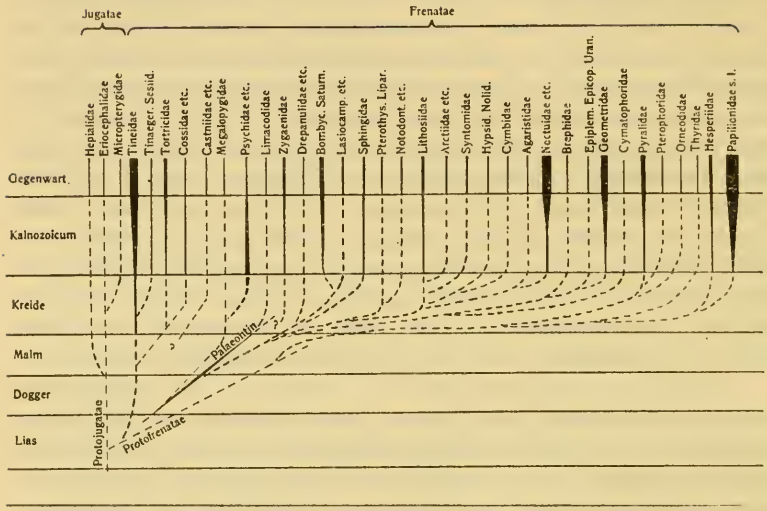
Die *Panorpatae (Mecaptera)*, bei uns vertreten durch *Panorpa*, *Bittacus* und *Boreus*, alle mit raupenähnlichen, landbewohnenden Larven mit thorokalen und abdominalen Extremitäten und beissenden Mundteilen, sind Räuber oder Aasfresser. Auch die Imagines mit schnabelförmig nach unten verlängertem Kopf sind Räuber, meist gute Flieger; *Boreus* dagegen hat die Flügel bis auf kaum bemerkbare Reste eingebüsst, springt aber gut. Handlirsch vermutet in den carbonischen Megasecopteren die Vorfahren der Panorpaten.

Die *Phryganoidea (Trichoptera)*, von denen schon manche Autoren die Lepidopteren ableiten wollten, erinnern in der Tat in vielen Beziehungen an manche Schmetterlinge. Die Larven sind zwar Wasserbewohner, hüllen sich aber meist wie die Sackträgerraupen in Schutzhülsen aus Steinchen, Muscheln oder Pflanzenteilen. Die Puppenruhe ist vollkommen. Die Imagines ähneln zum Teil zum Verwechseln gewissen „Kleinschmetterlingen", tragen auf den Flügeln Haare statt der Schuppen. Die Mundteile sind meist kauend, die Mandibeln aber rudimentär oder ganz geschwunden; es wird angenommen, dass die Imagines phytophag sind, während die Larven teils von Pflanzen teils vom Raube leben. Handlirsch leitet sie von den Panorpaten ab, die durch die Homonomie der Flügel und andere Merkmale einen ursprünglicheren Charakter zeigen.

Auch die *Lepidoptera* führt er parallel zu den Phryganoiden auf die Panorpaten zurück, deren Larven ebenso wie die Raupen polypod sind, während die Phryganoidenlarven nur die drei Thorakalbeinpaare haben; ebenso zeigen die ursprünglichsten Lepidopteren (Eriocephaliden u. s. w.) noch homonome Flügel, wie die Panorpaten. Die nahe Verwandtschaft der drei Ordnungen zeigt sich in manchen auffallenden Erscheinungen; so haben die Eriocephaliden noch gut entwickelte Mandibeln, die Psychidenraupen bauen sich ähnliche Hüllen wie die Phryganoidenlarven, die Raupen von *Hydrocampa*, *Acentropus* u. a. leben unter Wasser, die von *Paraponyx* atmet sogar durch Tracheenkiemen. Das Lepidopterensystem, das Handlirsch aufstellt, (s. Stammbaum S. 168), dürfte jene Sammler, die noch mit Verachtung auf die „Mikros" blicken und sich nur mit „Makros" abgeben, zu wenig freundlicher Beurteilung veranlassen; es enthält noch sehr viel Hypothetisches in den Einzelnheiten. Handlirsch sagt selbst darüber (S. 1256/57): „Wenn sich auch in jüngerer Zeit eine Reihe hervorragender Autoren wie Packard, Karsch, Chapman, Dyar, Comstock, Rebel, Meyrick, Walter, Hampson, Petersen u. a. mit der phylogenetischen Systematik der Lepidopteren beschäftigt haben, so ist es doch infolge vielfach noch ungenügender morphologischer Untersuchung der einzelnen Gruppen, namentlich aber der in fremden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stammbaum der Lepidoptera



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ländergebieten vorkommenden Formen heute noch kaum möglich, eine durchaus befriedigende Einteilung zu erzielen. Man ist auch sicher in der Errichtung neuer Familien im Vergleich zu anderen Insektenordnungen zu weit gegangen und hat sich mit Unterschieden begnügt, die in anderen Gruppen höchstens zur Errichtung von Subfamilien oder Gattungsgruppen herangezogen werden. Aus diesen Gründen mag mein Versuch, ein Entwicklungsschema zu konstruieren, vielleicht etwas verfrüht erscheinen, und wenn ich mich dazu entschloss, so geschah es in erster Linie, um zu weiteren Forschungen in dieser Richtung anzuregen."

Die *Diptera* leitet Handlirsch ebenfalls von Panorpaten ab, aber von sehr viel älteren Formen, die er in der Trias vermutet, da schon im Lias ziemlich spezialisierte Dipteren auftreten. Das System, zu dem er durch besonders eingehende Untersuchung (S. 1258—71) gelangt, erscheint sehr gut gesichert, denn er hat absichtlich „ganz unabhängig und ohne Rücksicht auf Brauers höhere Gruppen" seinen Dipterenstammbaum entworfen, und konnte nachher durch einfache Vereinigung durchweg aufeinanderfolgender Familien Brauers „höhere Gruppen" herstellen.

Die *Suctoria (Siphonaptera, Aphaniptera, Pulicidae)* sind ja schon längst für Abkömmlinge der Dipteren gehalten worden; angesichts vielfacher Gründe bleibt auch Handlirsch dabei und hält speziell ursprüngliche Mycetophiliden für ihre Vorfahren.

Die Rhynchoten endlich werden nach altem Brauch in zwei Abteilungen gegliedert. Die *Hemiptera (Heteroptera)* zerfallen in *Cryptocerata* (Wasserwanzen) und *Gymnocerata* (Landwanzen), die im oberen Jura schon streng geschieden erscheinen, während im Lias Formen auftraten, die sich keiner von beiden Gruppen sicher zuordnen lassen und den vermittelnden Uebergang von den Palaeohemipteren darstellen.

Die *Homoptera* teilt Handlirsch in fünf Unterordnungen: die *Auchenorrhyncha* enthalten die *Fulgoridae*, *Jassidae*, *Cercopidae* und *Cicadidae*; zu den *Aleurodoidea* gehören die früher zu den Cocciden gerechneten „Mottenschildläuse", zu den *Aphidoidea* die Blattläuse, zu den *Psylloidea* die „Springläuse" oder „Blattflöhe", und zu den *Coccoidea* die eigentlichen Schildläuse.

Was die *Apterygogenea* betrifft, so weicht Handlirsch von der ziemlich allgemein angenommenen Campodea-Theorie Brauers (1869) ab, und weist darauf hin, dass schon Brauer selbst 1885 seine Ansicht dahin geändert hat, dass er „die „Apterygogenea" nur mehr für Nachkommen jener Tiere hielt, von denen auch die „Pterygogenea" abstammen", weil „Campodea und ihre lebenden Verwandten in

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vieler Beziehung schon als reduzierte Formen zu betrachten seien." Durch eingehende entwicklungsgeschichtliche und morphologische Untersuchungen über die Arthropoden überhaupt, wobei auch die fossilen Formen berücksichtigt werden, kommt Handlirsch zu der Ansicht, dass die *Collembola* (mit den Ordnungen *Arthropleona:* Familien *Achorutidae* und *Entomobryidae*, und *Symphypleona:* Fam. *Sminthuridae* und *Megalothoracidae*) und *Campodeoidea* (Ordn. *Dicellura:* Fam. *Japygidae* und *Projapygidae*, und *Rhabdura:* Fam. *Campodeidae*) schwerlich in näherer Verwandtschaft zu den *Pterygogenea* stehen dürften; nur die *Thysanura* (Ordn. *Machiloidea*, *Lepismoidea*, und ? *Gastrotheoidea*) seien wahrscheinlich „entweder aus aquatischen oder amphibiotischen mit jenen der Pterygogenea nahe verwandten Vorfahren abzuleiten oder nur reduzierte (beziehungsweise auf dem Larvenzustande stehen gebliebene) Pterygogenea."

In einem Schlusskapitel, aus dem sich ein Auszug eigentlich schwer geben lässt, legt Handlirsch gewissermassen sein entwicklungsgeschichtliches Glaubensbekenntnis ab; er verfolgt damit nicht den Zweck, „den zahlreichen bereits in der Literatur eingeführten, einander vielfach bekämpfenden deszendenztheoretischen „Gesetzen", „Regeln" und Hypothesen neue hinzuzufügen", sondern will hauptsächlich durch „einige für die Deszendenztheorie wichtige Ergebnisse" seiner Arbeit zur Klärung unserer Ansichten beitragen.

Für nicht bewiesen hält er es, dass alle Lebewesen auf eine einzige Urform zurückzuführen sind, für möglich, sogar wahrscheinlich, „dass in jenen uralten Perioden nicht nur eine einzige hochkomplizierte Gruppe eiweissähnlicher chemischer Verbindungen entstand, zu deren Eigenschaften die Fähigkeit gehörte, anorganische Substanzen aufzunehmen, sie zu assimilieren und sich dadurch zu vergrössern und zu vermehren, sondern mehrerlei analoge Verbindungsgruppen. Die Beantwortung dieser Fragen wird der Chemie überlassen werden müssen." Urzeugung noch in der Gegenwart erscheint ihm äusserst unwahrscheinlich, weil ja heute ganz andere chemisch-physikalische Bedingungen bestehen als im Archaicum.

Es erscheint ihm „ganz selbstverständlich, dass der direkte äussere Einfluss nicht gerade immer etwas „Zweckentsprechendes" oder „Nützliches" hervorrufen wird, sondern in der Mehrzahl der Fälle etwas Indifferentes oder gar Schädliches. Ist die Abänderung direkt nützlich, so beruht das wohl auf einem günstigen Zufalle und wird den Weiterbestand sicher fördern, während direkt schädliche Bildungen meist über kurz oder lang zum Tode führen und dadurch auch wieder verschwinden werden. Wenn aber nur Indifferentes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

oder Nützliches dauernd bestehen kann, so ist es begreiflich, dass wir viele Formen als „angepasst" bezeichnen werden."

Dass von manchen Forschern die Erblichkeit erworbener Eigenschaften absolut geleugnet wird, findet Handlirsch unbegreiflich; wenn man die Deszendenz zugibt, so muss man auch Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen, sonst müsste man sich ja vorstellen, „dass in der Keimanlage irgend eines primitiven einzelligen Urwesens schon das Körbchen der Biene, der Hakenkranz des Bandwurms, dass Geweih des Hirsches, der Stosszahn des Elefanten und vielleicht gar noch der Duft der Rose und der edle Rebensaft friedlich nebeneinander schlummerten" . . . . „Als ziemlich selbstverständliche Folge der Vererbung erworbener Eigenschaften" erscheint ihm Häckels „biogenetisches Grundgesetz."

Bastardierungen hält Handlirsch für wenig bedeutsam, „die Kreuzung ist in der Natur nicht mehr imstande zwei bereits getrennte Kategorien wieder zu verschmelzen." Die Wagnersche Migrationstheorie erscheint ihm entbehrlich, „die sprunghafte (Mendelsche) oder die Vriessche Mutation" hält er für relativ bedeutungslos für die Evolution gegenüber der „fliessenden" Abänderung (Fluktuation); die Mutanten zeigen meist etwas Krankhaftes, Abnormes, müssen oft „mit vieler Mühe unter sorgfältigster Selektion (Inzucht) weiter erhalten werden." „Dafür, dass es gerade die fluktuierenden Abänderungen waren, welche in erster Linie zur Bildung neuer dauernder Kategorien führten, spricht, wie J. Gross (Biol. Cbl. 1906) mit Recht hervorhebt, der Umstand, dass sich verschiedene „Species" bei Kreuzung in der Regel so verhalten, wie fluktuierende Varietäten und nicht wie Sprungvarietäten und Mutationen, d. h., dass sie intermediäre Bastarde liefern.

Handlirsch warnt davor, in die oft so abenteuerlich spezialisierten Zeichnungen und Formen mancher Insekten „gewaltsam allerlei „Zwecke" hineinzuinterpretieren, weil wir glauben, es müsse alles einen Zweck haben", freut sich über die neuerdings strenge Kritik der „oft allzuleichtfertig als „Mimicry" gedeuteten Fälle." Es ist ja eigentlich selbstverständlich, dass viele gleichartige Abänderungen bei verschiedenen Gruppen vorkommen. „Gewisse Stizus-Arten gleichen bestimmten Vespa-Arten auffallend und sind ebenso wehrhaft als diese, kommen aber garnicht an denselben Orten vor." Eine südamerikanische Monedula gleicht so täuschend einer afrikanischen Bembex-Art, dass selbst der Monograph dieser Gruppen einmal beide verwechselte u. s. w. Aber niemand wird in diesen Fällen von Mimicry reden, weil die betreffenden Formen eben nicht beisammen leben. Könnte dies aber nicht zufällig der Fall sein?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
Könnte nicht die eine Form zufällig wehrlos sein? Wäre das hier der Fall, so würde sich niemand auch nur einen Moment besinnen, von glänzenden Belegen für Mimikry zu sprechen." „Aber wir dürfen darum das Kind nicht mit dem Bade ausgiessen und nicht sofort die Existenz von Mimikry überhaupt in Abrede stellen. Grösste Vorsicht ist jedoch bei allen derartigen Deutungen geboten." Besonders viel wird durch allzu leichtfertiges Anthropomorphisieren gesündigt.

Das Resultat solcher Ueberlegungen fasst Handlirsch dahin zusammen, „dass sowohl die Entstehung niederer als höherer Kategorien nach den oben erwähnten Prinzipien erklärbar ist, dass also eine Evolution vor sich geht auf Grund direkter Einwirkung äusserer Faktoren, funktioneller Anpassung (und Korrelation) und Vererbung erworbener Eigenschaften; dass die Evolution durch verschiedene Arten von Selektion in weiterem Sinne, durch die Konstitution der Organismen und die physikalisch-chemische Möglichkeit, sowie nicht in letzter Linie durch den Zufall gefördert, begrenzt und reguliert wird."

Im Schlusswort sagt er: „Nachdem Morphologie und Embryologie seit langer Zeit an der Aufklärung der Verhältnisse gearbeitet hatten, ohne aber trotz ihrer führenden Rolle zu allseits befriedigenden Resultaten zu gelangen und ohne für so manche Hypothese wirkliche unwiderlegliche Beweise erbringen zu können, schien es mir an der Zeit, auch jene Argumente heranzuziehen, welche man, wie ich glaube, mit Unrecht bisher allzuwenig berücksichtigt hatte: Die Palaeontologie." Er ist, gewiss mit vollstem Recht, überzeugt vom bleibenden Wert seiner Aufsammlung und kritischen Sichtung des palaeontologischen Tatsachenmaterials; von den Schlussfolgerungen aber erwartet er, sie würden „voraussichtlich den Weg aller spekulativen Arbeiten gehen;" der phylogenetisch-systematische Teil „wird manche bisherige Hypothese oder Ansicht, vielleicht sogar manchen scheinbar gesicherten Besitz unserer Wissenschaft ins Wanken bringen, manche bestätigen und neue Hypothesen und Ansichten in den Kampf einführen. Wenn ich mich," schliesst Handlirsch, „in einzelnen Fällen einer allzu dezidierten Ausdrucksweise hingegeben haben sollte, so mag dieser Fehler durch mein Temperament entschuldigt werden, denn nicht Dogmen wollte ich aufstellen, sondern nur neue Gesichtspunkte, um dadurch zu weiteren vorurteilslosen Forschungen und Debatten anzuregen. Sollte mir das gelungen sein, so hätte auch der spekulative Teil seinen Zweck erfüllt."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafelerklärungen.

Nomenklatur des Flügelgeäders nach Comstock und Needham:

C = Costa.	M = Media.
Sc = Subcosta.	Cu = Cubitus.
R = Radius.	A = Analis.
Sr = Sector radii.	

Massstab 1 : 1 bedeutet: natürliche Grösse.
— 4.5 : 1 — viereinhalbfache Vergrösserung.
— 1 : 2 — Verkleinerung auf die Hälfte.

Tafel III.

Fig. 1: *Aeglina prisca* Barr.

Fig. 2: *Triarthrus Becki*, Rekonstruktion nach Beecher. Rechts: Oberseite, links: Unterseite.

Fig. 3: Rumpfbein von *Triarthrus Becki*, nach Beecher.

Fig. 4: Querschnitt durch ein Rumpfsegment von *Triarthrus Becki*, nach Beecher.

Fig. 5: Querschnitt durch ein Rumpfsegment von *Calymene senaria*, nach Walcott.

Fig. 6: Schematischer Querschnitt durch ein flügeltragendes Rumpfsegment eines Insekts, nach Handlirsch.

Fig. 7: Rekonstruiertes Schema einer Palaeodictyopterenlarve, nach Handlirsch. Rechts: Oberseite, links: Unterseite.

Fig. 8: Rekonstruiertes Palaeodictyopteron, nach Handlirsch.

Fig. 9: *Lithomantis carbonaria* Woodw., nach einem Gipsabguss. Fundort: Schottland. Lanarkian, mittleres Obercarbon. Massstab 1 : 2.

Fig. 10: *Graphiptiloides Williamsoni* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry, Frankreich. Stephanien. Massstab 1 : 2.

Fig. 11: *Lycocercus Goldenbergi* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 2.

Fig. 12: *Adeloblatta columbiana* Scudder, nach Scudder. Fundort: Mazon Creek near Morris, Illinois, Nordamerika. Pennsylvanian; Kittaning? (Allegheny) stage, mittleres Obercarbon. Massstab 1 : 1.

Fig. 13: *(Blattoidea)* sp. Schlechtendal (Oothek). Fundort: Dölau in Sachsen. Ottweiler Stufe, oberes Obercarbon. Masstab 2.5 : 1.

Fig. 14: *(Blattoidea)* sp. Sellards (Nymphe), nach Sellards. Fundort: Lawrence, Kansas, Nordamerika. Upper Coal Measures; Le Roy (Lawrence) shales, oberes Obercarbon. Massstab 1 : 1.3.

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 15, 16: *(Blattoidea) Schuchertiana* Handl. (Nymphe), nach Schuchert. Fundort: Mazon Creek near Morris, Illinois, Nordamerika. Pennsylvanian; Kittaning? (Allegheny) stage, mittleres Obercarbon. Massstab 1 : 1.

Fig. 17: *Eucaenus attenuatus* Melander. Fundort: Mazon Creek. Massstab 1.5 : 1.

Fig. 18: *Gyrophlebia longicollis* Handl. Fundort: Mazon Creek. Massstab 1 : 1.2.

Fig. 19: *Sthenaropoda Fischeri* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry, Frankreich. Stephanien. Massstab 1 : 2.

Fig. 20: *Geroneura Wilsoni* Matthew, nach Matthew. Fundort: St. John, New-Brunswig. Little River Group. Massstab 1.8 : 1.

Fig. 21: *Recula parva* Schlechtendal. Fundort: Wettin in Sachsen. Ottweiler Stufe, oberes Obercarbon. Massstab 1.8 : 1.

Tafel IV.

Fig. 1: *Elaphroblatta ensifera* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry, Frankreich. Stephanien. Massstab 1 : 1.1.

Fig. 2: *Meganeurula Selysii* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 2.

Fig. 3: *Meganeura Monyi* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 4.

Fig. 4: *Mischoptera Woodwardi* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 3.

Fig. 5: *Corydaloides Scudderi* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab: 1 : 2.

Fig. 6. *Cycloscelis obscura* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 2.

Fig. 7: *Triplosoba pulchella* Brongn., nach Brongniart. Fundort: Commentry. Massstab 1 : 2.

Fig. 8: Hinterflügel von *Triplosoba pulchella*, nach Brongniart. Massstab 1.5 : 1.

Fig. 9: *Phthartus rossicus* Handl. (Larve). Fundort: Kargala in Orenburg, Russland. Unteres Perm. Massstab 1.5 : 1.

Fig. 10: *Hadentomum americanum* Handl. Fundort: Mazon Creek near Morris, Illinois, Nordamerika. Pennsylvanian; Kittaning? (Allegheny) stage, mittleres Obercarbon. Massstab 1 : 1.2.

Fig. 11: *Hapaloptera gracilis* Handl. Fundort: Sharp Mountain Gap near Tremont, Pa., N. Amer. Anthracite series: stage undetermined. ? Oberes Obercarbon. Massstab 2.2 : 1.

Fig. 12: *Palaeomantis Schmidti* Handl. Fundort: Tichagori an der Kama, Russland. Oberes Perm. Massstab 4.5 : 1.

Fig. 13: Hinterflügel von *Palaeomantis Schmidti*. Massstab 4.5 : 1.

Fig. 14: *Dyadozoarium pachypus* Handl. Fundort: Kargala in Orenburg, Russland. Unteres Perm. Massstab 1 : 1.2.

Fig. 15: *Prosbole hirsuta* (Koken) Handl. Fundort: Tichagori an der Kama, Russland. Oberes Perm. Massstab 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 16: *Mesostigmodera typica* Etheridge et Olliff.,*) nach Eth. et Oll. Fundort: Denmark Hill, Ipswich, Queensland. Trias? Massstab 1 : 1.

Fig. 17: *Triadosialis Zinkeni* Heer, nach Heer. Fundort: Gödewitz bei Salzmünde, Deutschland. Bunter Sandstein. Massstab 1 : 1.1.

Tafel V.

Fig. 1: *Eugereon Boeckingi* Dohrn, nach Photographie von Hinterberger und Original-Geäderzeichnung von Handlirsch**). Fundort: Abenteuerhütte in Birkenfeld, Deutschland. Rotliegendes; unteres Perm. Massstab 1 : 2.

Fig. 2: *Palaeontina oolitica* Butler, nach Butlers 1. Zeichnung. Fundort: Stonesfield in England. Stonesfield-Slate, Dogger. Massstab 1 : 2.

Fig. 3: *Palaeontina oolitica*, schematisch nach Butlers 1. Zeichnung. Massstab 1 : 2.

Fig. 4: *Palaeontina oolitica*, nach Butlers 2. Zeichnung. Massstab 1 : 2.

Fig. 5: „ „ , schematisch nach Butlers 2. Zeichnung. Massstab 1 : 2.

Fig. 6: *Palaeontina oolitica*, nach Scudder. Massstab 1 : 2.

Fig. 7: „ „ , nach Handlirsch. Massstab 1 : 2.

Fig. 8: *Eocicada Lameerei* Handl., Rekonstruktion. Fundort: Bayern. Lithographischer Kalk, Malm. Massstab 1 : 2.

Fig. 9: *Elcana phyllophora* Handl. Fundort: Eichstätt in Bayern, Lithographischer Kalk, Malm. Massstab 1.2 : 1.

Fig. 10: *Elcana longicornis* Handl. Fundort: Bayern. Lithographischer Kalk, Malm. Massstab 1 : 2.

Fig. 11: *Chresmoda obscura* Germar. Fundorte: Solnhofen, Eichstätt in Bayern. Lithographischer Kalk, Malm. Massstab 1 : 3.

Fig. 12: *Geotrupoides lithographicus* Deichmüller, nach Deichmüller. Fundort: Eichstätt. Massstab 1 : 2.

Fig. 13: *Pseudosirex minimus* Oppenheim, nach Oppenheim. Fundort: Solnhofen in Bayern. Lithographischer Kalk, Malm. Massstab 1 : 2.

Fig. 14: *Kalligramma Haeckeli* Walther. Fundort: Solnhofen. Massstab 1 : 2.

Fig. 15: *Protorhyphus simplex* Geinitz. Fundort: Dobbertin in Mecklenburg. Oberer Lias. Massstab 8 : 1.

Fig. 16: *Neorthophlebia maculipennis* Handl. Fundort: Dobbertin. Massstab 2.6 : 1.

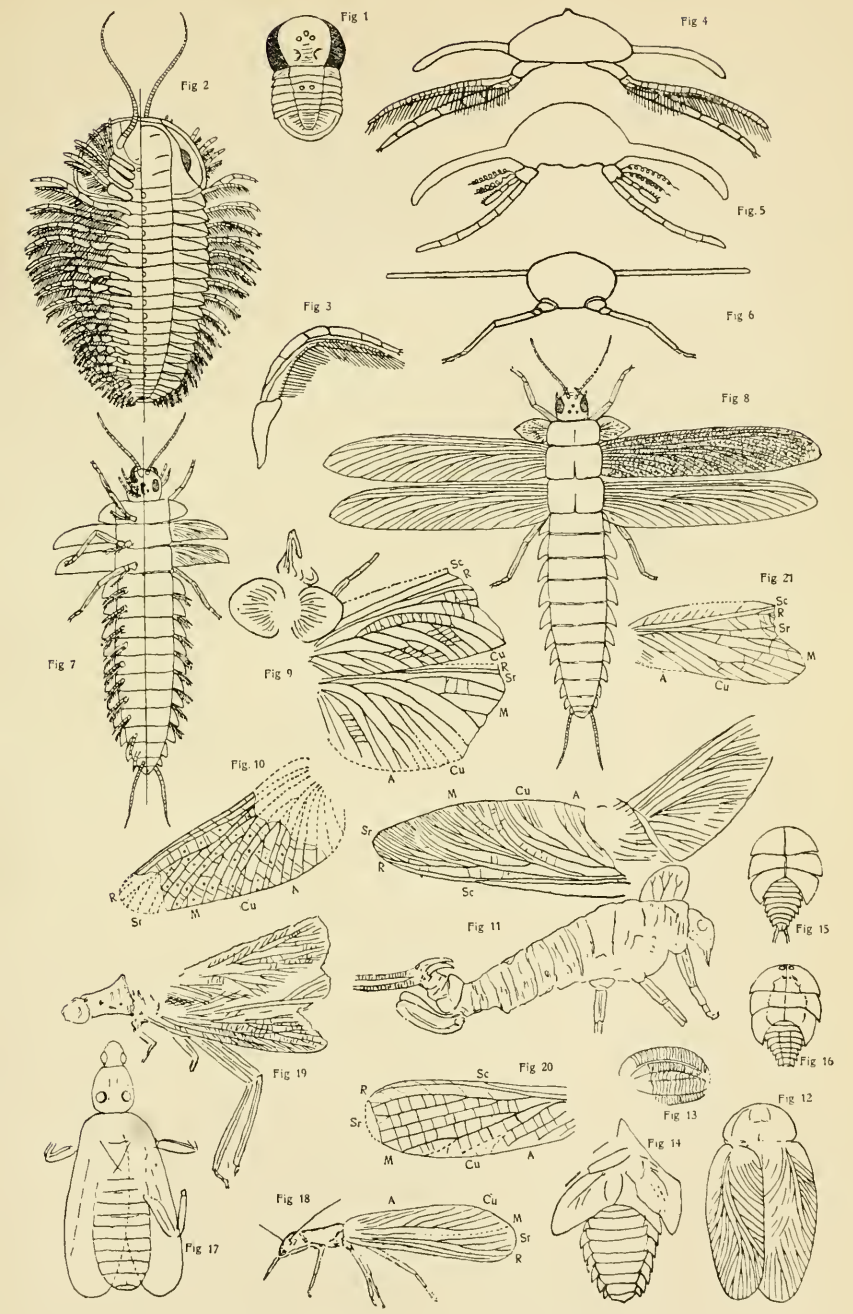
Fig. 17: *Necrotaulius dobbertinensis* Handl. Fundort: Dobbertin. Massstab 4.8 : 1.

---

*) Die bei der Reproduktion sehr undeutlich gewordene, aus grossen und kleinen Körnchen bestehende Granulierung der Flügeldecke ist rechts in starker Vergrösserung wiedergegeben.

**) Alle andern Figuren sind verkleinerte unmittelbare Kopien aus dem Handbuch.

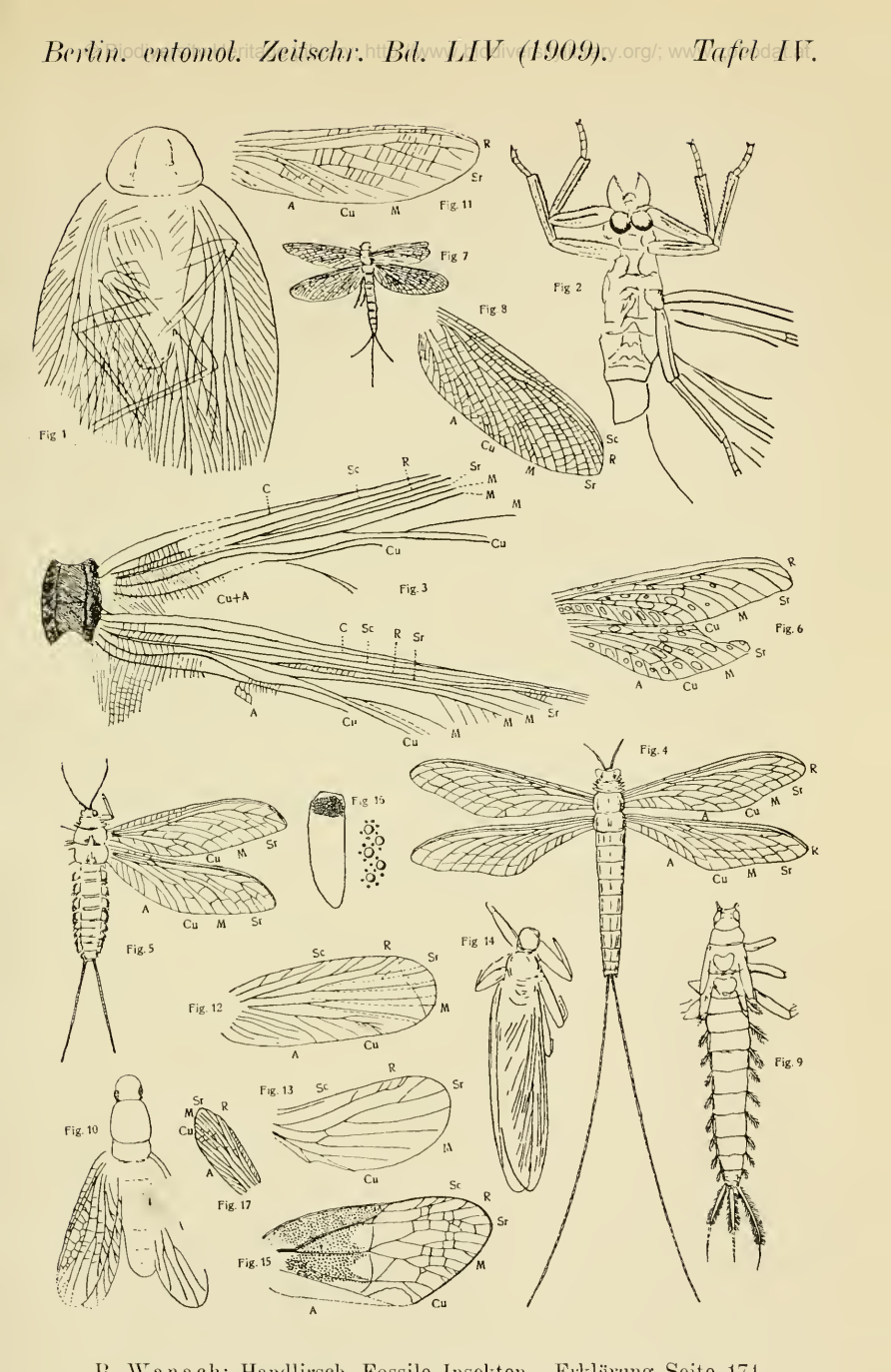
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



B. Wanach: Handlirsch. Fossile Insekten. Erklärung Seite 173.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

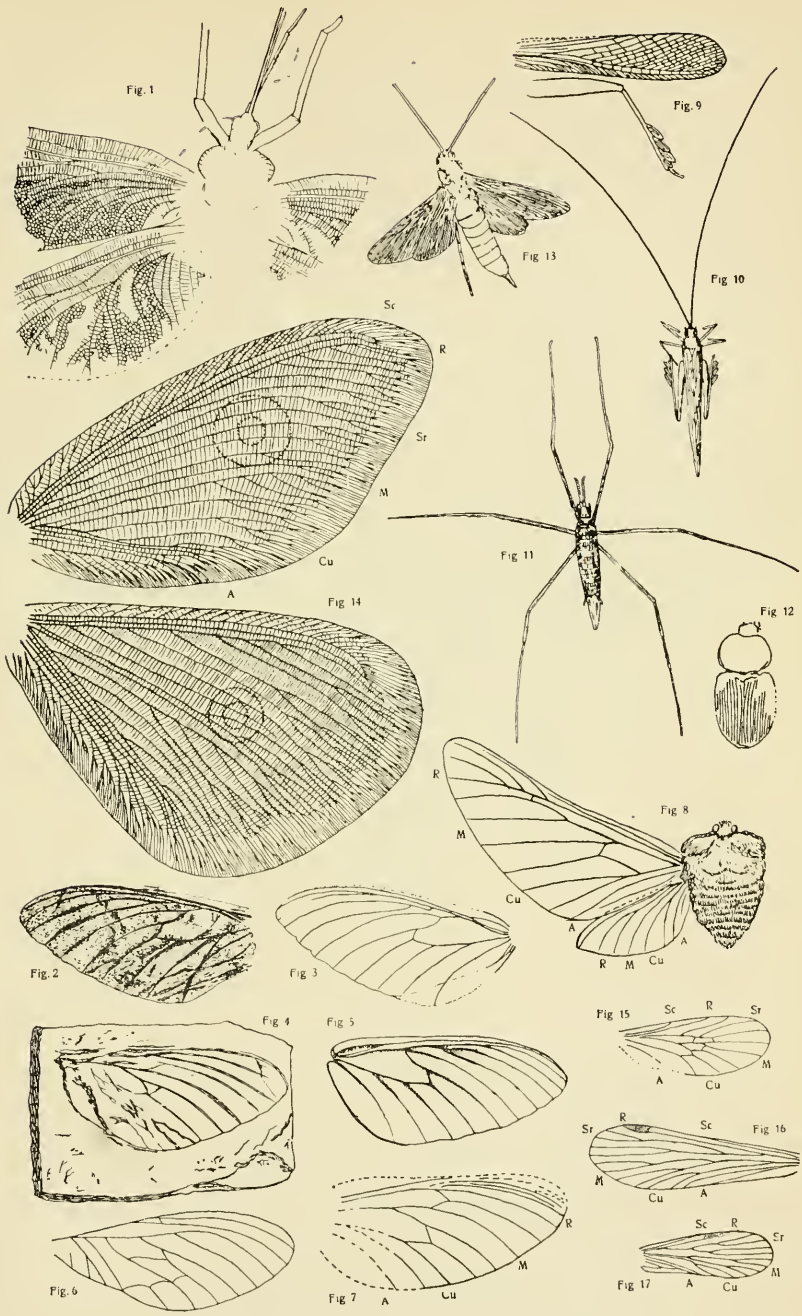
©Deutsche Entomologische Gesellschaft; download unter www.biologiezentrum.at



B. Wanach: Handlirsch, Fossile Insekten. Erklärung Seite 174.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



B. Wanach: Handlirsch, Fossile Insekten. Erklärung Seite 175

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berliner Entomologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Handlirsch Anton, Wanach Bernhard

Artikel/Article: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 145-175