© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Entomologica Austriaca
www.entomologie.org Band 23: 151–162 Graz, 19.03.2016

Anton Handlirsch (1865–1935), ein Wegbereiter der Paläoentomologie

W. Wichard

Abstract: Anton Handlirsch (1865–1935), a pionier in palaeoentomology. This paper is dedicated to the memory of Anton Handlirsch on the occasion of his 150th birthday. He was an early pioneer in palaeoentomology and palaeobiodiversity and published the famous book about "Die Fossilen Insekten" in 1906. Handlirsch's studies based predominantly on compressed fossils of insect wings pictured in 50 plates. This review introduces into his book and his studies and discusses in general the compression fossils of insect wings, which are then compared with fossil insect embedded in amber. Here, examples are given particularly from the extinct family Necrotauliidae Handlirsch, 1906.

Key words: Anton Handlirsch, palaeoentomology, Necrotauliidae, compression fossils, amber inclusion, fossil insect wings.

Citation: Wichard W. 2016: Anton Handlirsch (1865–1935), ein Wegbereiter der Paläoentomologie. – Entomologica Austriaca 23: 151–162.

Der Paläoentomologe

Anton Handlirsch (Abb. 1) trat 1886, im Alter von 21 Jahren, als wissenschaftlicher Hilfsarbeiter in den Dienst des Naturhistorischen Hofmuseums in Wien und half bei der Neueinrichtung des Museums. Danach war er Assistent, später Kustos der II. und I. Klasse. Kurz vor dem Eintritt in den aktiven Ruhestand im Jahre 1922 war er als Direktor tätig. Über 35 Jahre prägte Handlirsch maßgeblich die Entomologie im Naturhistorischen Museum in Wien, baute eine vorbildliche entomologische Sammlung auf und widmete sich wissenschaftlich neben der systematischen Bearbeitung von Hymenopteren und Hemipteren vorrangig den fossilen Insekten. Er hatte sich zur Aufgabe gemacht, bei der Bearbeitung fossiler Insekten „ein reiches und kritisch geprüftes Tatsachenmaterial" zu schaffen, um eine „paläontologische Phylogenie" der Insekten zu begründen (Handlirsch 1937, S. 2–4).

Es war sein Verdienst, Entomologie und Paläontologie zusammenzuführen und zu einer gelungenen Synthese zu vereinigen. Ob der Begriff „Paläoentomologie" damals bereits allgemein gebräuchlich und womöglich von Anton Handlirsch geprägt war, bleibt unbeantwortet. Doch im Vorwort der oben zitierten Abhandlung „Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten" begrüßt Handlirsch das wachsende Interesse weiter Kreise an der „Paläoentomologie", deren Grundlagen er mit seinem umfassenden Werk „Die Fossilen Insekten" (Handlirsch 1906–1908) geschaffen hatte. „Die Paläoentomologie

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

… reiht sich nun als vollwertiges Glied in die Kette der übrigen Zweige paläobiologischer Forschung“ (Handlirsch 1937, S. 4).

Das Hauptwerk

Anton Handlirsch schuf ein Meisterwerk (Abb. 2), das zwischen 1906 und 1908 mit einem Text- und einem Tafelband beim Verleger Wilhelm Engelmann in Leipzig erschien und den vollen Titel „Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen – ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen“ trägt. In diesem umfassenden Werk mit 1430 Seiten und 50 Tafeln bündelt Handlirsch das gesamte damalige Wissen über fossile Insekten (Abb. 2). Darüber hinaus beteiligte er sich 1925 an Schröders „Handbuch der Entomologie“ und schrieb den III. Band, in dem Handlirsch auf weiteren 1201 Seiten mit 1040 Abbildungen die „paläontologische Phylogenie“ der Insekten darstellte. Nicht zu unterschätzen sind auch „Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten“ und die wertvollen Kommentare dazu in Teil 1 und Teil 2, die posthum 1937 und 1939 erschienen. Handlirschs Sammlung fossiler Insekten wird überwiegend im Naturhistorischen Museum in Wien aufbewahrt.

Inhaltlich beginnen „Die Fossilen Insekten“ mit einer 38-seitigen „Beschreibung der rezenten Insektengruppen“(Abschnitt I), in der Handlirsch die Insekten systematisch in ihren Klassen und Ordnungen darstellt und damit quasi den Rahmen schafft, in dem die fossilen Insekten einzuordnen sind. Auf weiteren fast 1100 Seiten widmet sich Handlirsch dann den fossilen Insekten und ordnet sie – den geologischen Zeiten folgend – in 4 Abschnitte: paläozische, mesozoische, tertiäre und quartäre Insekten und unterteilt diese Abschnitte wiederum nach den erdzeitlichen Formationen. So ist beispielsweise der Abschnitt „Mesozoische Insekten“ in die vier Kapitel – Trias-Formation, Lias-Formation, Jura-Formation und Kreide-Formation – gegliedert. Folgerichtig rücken dabei die Lagerstätten in den Vordergrund. So gehört beispielsweise die berühmte Fundstätte des Dobbertiner Jura stratigraphisch in das Untere Toarcium der Lias-Formation. Die fossilen Arten werden im Handbuch korrekt dargestellt, ihren übergeordneten Taxa zugeordnet und mit Abbildungen im Tafelband sowie mit Hinweisen auf Fundort, Stratigraphie und auf Quelltexte dokumentiert.

In einem weiteren Abschnitt (VI): „Zusammenfassung der paläontologischen Resultate“ diskutiert Handlirsch die Arten-Diversität in der paläozoischen, mesozoischen und kainozoischen Insektenfauna. Hier ist Anton Handlirsch ein wahrer Pionier der Paläobiodiversität, die ihm, wie keinem anderen zuvor, erst durch die vorliegende Artenvielfalt der fossilen Insekten möglich wird. Er überblickt den artenreichen Tierstamm der Insekten über einen Zeitraum von fast 350 Mill. Jahren, weiß um den wechselvollen Einfluss der Geologie und Geographie, des Klimas und der Vegetation, kennt die Krisen der Evolution und konstatiert das Artensterben in der Erdgeschichte, hat aber in den zahlreich vorliegenden fossilen Arten auch die adaptive Entwicklung und Phylogenie der Arthropoden deutlich vor Augen. Die Paläobiodiversität und ihre Dynamik erörtert Handlirsch an zahlreichen Beispielen. Zu den insgesamt 48 Themen und Faktoren (siehe Inhaltsübersicht), die nach seiner Kenntnis die Paläobiodiversität beeinflussen, zählen beispielsweise „Beziehung zur Pflanzenwelt (S. 1150)“, „Geographische Verbreitung (S. 1152)“, „Ursachen der vollkom-

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

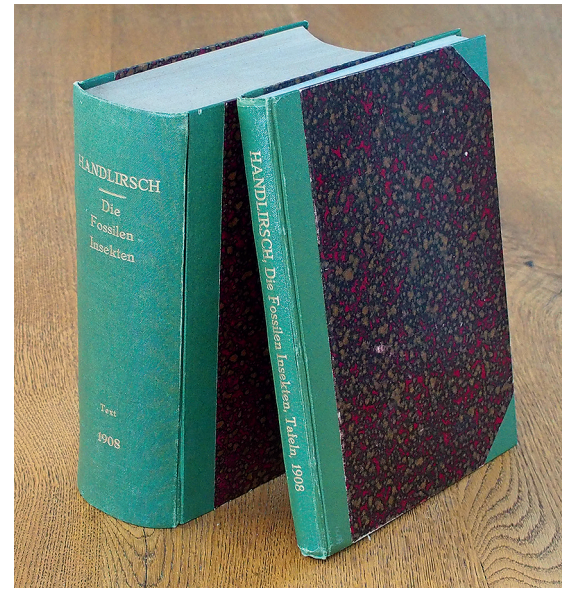

Abb. 1: Anton Handlirsch (1865–1935) – aus HANDLIRSCH 1939. **Abb. 2:** HANDLIRSCH: Die Fossilen Insekten (1906–1908).

menen Metamorphose (S. 1167)", „Tiergeographisches (S. 1170)", „Angiosperme Pflanzen und ihr Einfluß auf die Entwicklung der Insekten (S. 1179)" und „Eiszeiten (S. 1181)".

In der hier vorliegenden Würdigung von Anton Handlirsch zum 150. Geburtstag stehen nicht die fortwährenden und hochinteressanten Diskussionen um die Phylogenie der Insekten und Handlirschs Beitrag zu diesem Thema im Mittelpunkt. Es ist aber wichtig zu wissen, dass Handlirsch seine paläoentomologische Arbeit an fossilen Insekten mit dem Ziel verfolgte, einen maßgeblichen Beitrag zur Phylogenie der geflügelten Insekten zu leisten. Die beiden letzten Abschnitte (VII + VIII) seines Buches befassen sich mit dem Stammbaum und der Phylogenie der Insekten und Arthropoden. „Die chronologische Übersicht der wichtigsten Systeme und Stammbäume" in Abschnitt VII ist eine wahre Fundgrube der frühen Geschichte der Entomologie und angenehm zu lesen. Beginnend mit Aristoteles und Aldrovandus werden über 40 Autoren aus der Zeit vor 1900 zitiert und ihre stammesgeschichtlichen Vorstellungen dargestellt und teilweise kritisch erörtert.

Der letzte Abschnitt VIII befasst sich mit der „paläontologischen Phylogenie". Nach Handlirsch begründen allein die Fossilien und nicht „hypothetisch konstruierte Stammformen" den korrekten Stammbaum der Pterygota. Den phylogenetischen Ursprung sah er in der frühen Stammgruppe der (fossilen) amphibiotischen Palaeodictyoptera. Seine großartige Vorstellung der „paläontologischen Phylogenie" entfaltete Handlirsch vor allem später in SCHRÖDERS Handbuch Bd. 3 (1925). Sein Hauptwerk „Die Fossilen Insekten" von 1906–1908 war vorrangig paläoentomologisch geprägt und mit der Aufbereitung „eines reichen und kritisch geprüften Tatsachenmaterials" befasst. Hier verfolgte HANDLIRSCH (1937, S. 3) die Idee eines „durch lückenlose Serien aufeinander folgender fossiler Formen belegten Stammbaum als Grundlage für die Phylogenie". Im Handbuch reichten vorerst

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

7.600 fossile Arten für die Phylogenie der Insekten. Die allein auf Fossilien begründete phylogenetische Analyse konnte bei seinen Kollegen jedoch nicht ohne Kritik bleiben. In der Tat kann man eine kontinuierliche Fossilienreihe stratigraphisch aufeinanderfolgender Schichten dokumentieren. Hennig (1969, S.16) bezweifelte grundsätzlich Handlirschs Methode und bemerkte mit Recht, dass sich nicht beweisen lässt, dass bestimmte fossile Arten tatsächlich die Stammarten bestimmter rezenter Arten sind.

Diagnostische Probleme

Beim Durchblättern des Tafelbandes (Handlirsch 1906–1908) und der Tafeln in den „Neueren Untersuchungen" (Handlirsch 1937, 1939) ist leicht festzustellen (Abb. 3), dass die Zeichnungen fast ausschließlich Flügel darstellen und selten den Insektenkörper oder weitere Körperteile abbilden. Diese Beobachtung gibt Anlass, generell – über Handlirsch hinaus – die diagnostische Bedeutung von fossilen Insektenflügeln infrage zu stellen.

Bei Fossilien, insbesondere bei den Pterygota, besteht ein oft unterschätztes Problem. Fossilien von geflügelten Insekten sind selten echte Versteinerungen, wie sie bei Ammoniten oder Trilobiten vorkommen, sondern meist Abdrücke im Gestein. Diese Fossilien liegen oft nur als Flügel und Flügelreste vor und sind in der Beschränkung auf die Flügeladerung relativ arm an diagnostischen Merkmalen. Das Flügelgeäder ist „per se" oft nicht hinreichend strukturiert, um allein und ohne Kenntnis weiterer Körpermerkmale fossile Taxa zu definieren.

Welcher Paläoentomologe berücksichtigt kritisch die möglichen Variationsbreiten im Flügelgeäder fossiler Arten oder wer erwägt mögliche Konvergenzen, wenn es im Vergleich mehrerer Fossilien darum geht, neue Taxa zu erkennen und zu beschreiben? Wie häufig treten Asymmetrien zwischen rechten und linken Flügeln auf (z. B. bei Neuropteren und Trichopteren), die nicht erkannt werden, sobald rechte oder linke Flügel getrennt vorliegen? Die Gefahr einer Fehlinterpretation ist groß. All zu oft lassen sich Paläoentomologen bei diesen und ähnlichen Fragen vom Gefühl leiten und passen sich – oft unbewusst – in ihren Interpretationen irgendeinem Erwartungshorizont an.

Am Beispiel fossiler Amphiesmenoptera wird eine weitere Problematik deutlich. Handlirsch wurde durch den Geologen Eugen F. Geinitz (1854–1925) auf die Lagerstätte von Dobbertin (Mecklenburg) aufmerksam und lernte zahlreiche Fossilien aus dem Oberen Lias kennen (Zessin 2010). Zu diesen Lias-Fossilien gehörten Abdrücke von Flügeln und Flügelresten der Trichopteren. Handlirsch berücksichtigte das Kriterium der Doppelschleife im Analfeld der Vorderflügel für eine Zuordnung zu den Trichoptera und übersah, dass auch die Lepidoptera über die Doppelschleife im Analfeld der Vorderflügel verfügen. Da die weiteren Flügelmerkmale dieser Lias-Fossilien nicht mit den rezenten Trichoptera-Familien übereinstimmten, richtete Handlirsch eine neue fossile Trichoptera-Familie ein, die Necrotauliidae, insgesamt mit 14 Gattungen und 35 Arten, fast alle aus der Dobbertiner Lagerstätte:

Liadotaulius Handlirsch, 1939	1 Art
Necrotaulius Handlirsch, 1906	17 Arten
Archiptilia Handlirsch, 1939	1 Art

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

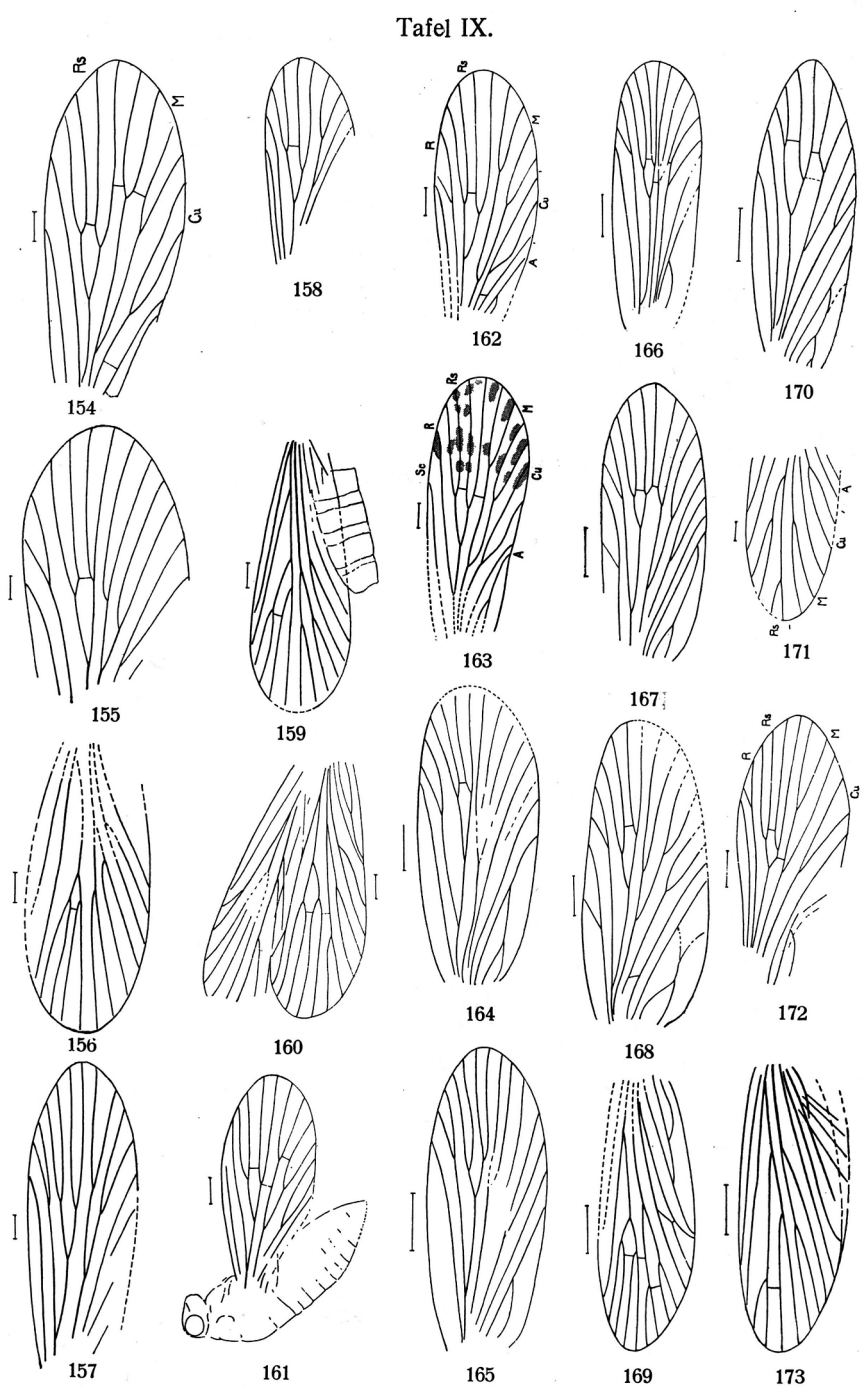

Abb. 3: Tafel IX aus HANDLIRSCH (1939), mit Flügeln von fossilen Arten der Necrotauliidae.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Epididontus Handlirsch, 1939	1 Art
Metarchitaulius Handlirsch, 1939	1 Art
Nannotrichopteron Handlirsch, 1906	1 Art
Palaeotaulius Handlirsch, 1939	1 Art
Pararchitaulius Handlirsch, 1939	1 Art
Parataulius Handlirsch, 1939	1 Art
Paratrichopteridium Handlirsch, 1939	5 Arten
Pseudorthophlebia Handlirsch, 1906	1 Art
Mesotrichopteridium Handlirsch, 1906	2 Arten
Trichopteridium Geinitz, 1880	1 Art
Liadoptilia Handlirsch, 1939	1 Art

Erst eine gründliche Revision durch Ansorge (2002) reduzierte die polyphyletische Familie Necrotauliidae von ursprünglich 14 Gattungen auf 2 Gattungen:

Necrotaulius Handlirsch, 1906

Mesotrichopteridium Handlirsch, 1906

Die revidierte Familie Necrotauliidae wurde nicht zu den Trichopteren gestellt – wie von Handlirsch vorgeschlagen –, sondern zur Stammgruppe der Amphiesmenoptera, da die diagnostischen Merkmale der Flügel nicht ausreichten, um sie der Familie der Trichoptera oder der Familie der Lepidoptera eindeutig zuordnen zu können.

Die verbliebenen 12 Gattungen wurden nach Ansorge (2002) folgenden übergeordneten Taxa zugewiesen:

1. Drei unklare Gattungen, taxonomisch und systematisch nicht näher fassbar, fallen unter Amphiesmenoptera incertae sedis:

Liadoptilia Handlirsch, 1939

Paratrichopteridium Handlirsch, 1939

Trichopteridium Geinitz, 1880

2. Folgende acht Gattungen werden zur Ordnung Lepidoptera gestellt, da die Media im Vorderflügel 3 apikale Äste bildet und da sich bei mikroskopischen Untersuchungen nachweisen ließ, dass die fossilen Flügel-Abdrücke Schuppen aufweisen:

Archiptilia Handlirsch, 1939

Epididontus Handlirsch, 1939

Metarchitaulius Handlirsch, 1939

Nannotrichopteron Handlirsch, 1906

Palaeotaulius Handlirsch, 1939

Pararchitaulius Handlirsch, 1939

Parataulius Handlirsch, 1939

Pseudorthophlebia Handlirsch, 1906

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

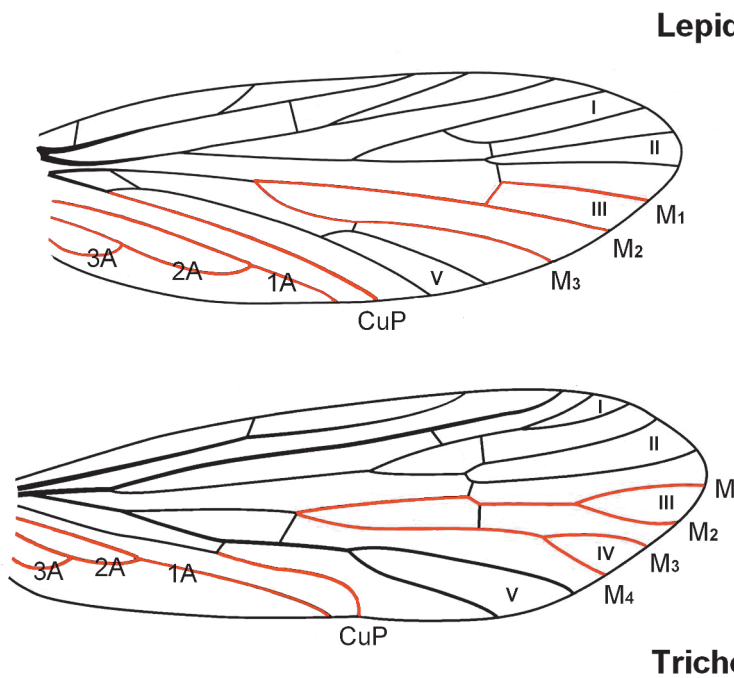

Abb. 4: Generalisierte Aderung im Vorderflügel von Lepidoptera und Trichoptera, verändert nach KRISTENSEN & SKALSKI 1998, HOLZENTHAL et al. 2007 und ZHANG et al. 2013, ergänzt mit drei (rot markierten) Merkmalsgruppen: 1. doppelte Analschleife (A), 2. Verlauf der Postcubitalader (CuP), 3. apikale Verzweigung der Media (M)

3. Nur eine Art unter den ursprünglich von HANDLIRSCH (1906, 1939) beschriebenen Necrotauliidae-Arten aus dem Dobbertiner Lias (Untere Jura) gehört tatsächlich zur Ordnung Trichoptera (ANSORGE 2002). Sie ist mit einem Alter von ca. 185 Mill. J. die bislang älteste fossile Köcherfliege:

Liadotaulius maior HANDLIRSCH, 1906

Das Merkmal Flügeladerung

Die Aderungen von Vorder- und Hinterflügel weisen bei den Lepidoptera und Trichoptera nur wenige und weiche unterschiedliche Merkmale auf (Abb. 4). Zunächst ist die doppelte Analschleife im Vorderflügel ein gemeinsames, synapomorphes Merkmal, das die beiden Schwestergruppen, Lepidoptera und Trichoptera, der Stammgruppe der Amphiesmenoptera zuordnet (HENNIG 1969).

Ein schwaches Unterscheidungsmerkmal besteht bei der Postcubitalader (CuP) des Vorderflügels (KRISTENSEN 1997): Bei den Lepidopteren verläuft CuP überwiegend schnurgerade in Richtung des Flügelrandes. Bei den Trichopteren ist die zunächst gerade verlaufende CuP apikal zum Flügelrand hin abrupt gebogen. Diese Tendenz wird allerdings bei einigen Lepidopteren durch eine apikal gebogene Postcubitalader und bei einigen Trichopteren durch eine annähernd gerade verlaufende Postcubitalader unterlaufen.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Ein weiteres weiches Vorderflügelmerkmal (Kristensen 1984) betrifft tendenziell die Media (M): Bei Trichopteren öffnet sich die Media apikal oft mit vier Ästen (M1, M2, M3, M4) und schließt die Endgabeln III und IV ein; bei den Lepidopteren hat die Media meist 3 Äste (M1, M2, M3) und schließt Gabel III ein, wobei Gabel IV fehlt. Doch diese Regel wird ebenfalls oft durchkreuzt. So fehlen einigen Trichopteren die Media 4 und Gabel IV, z. B. den Limnephiliden. Einige Lepidoptera-Arten, z. B. unter den Aglossata, besitzen – wie bei vielen Trichoptera-Arten – zusätzlich M4 und Gabel IV.

Wie man sieht, ist eine taxonomische Zuordnung, die ausschließlich auf der Grundlage der Flügeladerung beruht, zumindest bei den Amphiesmenoptera (aber auch bei anderen Pterygota) höchst bedenklich. Eine sorgfältige Merkmalsanalyse eines Fossils allein mittels Flügel und Flügelresten ist praktisch unmöglich. Von einem Teil eines Fossils auf das Ganze zu schließen wird erst wahrscheinlich, wenn neben Flügelresten zusätzliche Körperteile vorliegen. Jeder, der sich mit Trichopteren befasst, weiß, dass alle Taxa höherer und niedrigerer Kategorien nur definierbar sind, wenn hinreichende Daten über Ocellen, Maxillarpalpen, tarsale Spornzahlen usw. vorliegen. Erst danach ergänzen Flügeladerungen die Analyse und helfen bei der Diagnose des Taxons der Gattung; doch schon die Festlegung auf eine Art setzt differenzierte Kenntnisse der Genitalien voraus.

Bernstein und seine Einschlüsse

Eine andere Form als die der Abdrücke ist die Einbettung und Konservierung im Bernstein, die die Organismen in oft bestem Erhaltungszustand dreidimensional von allen Seiten betrachten lässt. Das geologische Alter von Bernstein, einem fossilen Baumharz, ist begrenzt und reicht (theoretisch) bis ins Karbon zurück. Die ältesten Bernstein-Funde mit Insekten-Einschlüssen stammen aus der unteren Kreide (Libanon-Bernstein, ca. 120 Mill. J.) und der mittleren Kreide (Burma-Bernstein, ca. 100 Mill. J.).

Im 18. und 19. Jahrhundert gab es ein wachsendes Interesse an Versteinerungen und fossilen Abdrücken, aber auch an Bernsteinen und ihren eingeschlossenen fossilen Organismen. Ein Pionier der paläobiologischen Bernsteinforschung war Nathanael Sendel (1668–1757), ein Arzt aus Elbing, der sich erstmals mit den Einschlüssen im Baltischen Bernstein beschäftigte (Wichard & Wichard 2008). Von Kurfürst August dem Starken erhielt er den Auftrag, die Dresdener Bernstein-Sammlung zu bearbeiten. Im Jahr 1742 erschien sein großformatiger, 328 Seiten starker Folioband: „Historia succinorum“, in dem er auf 7 von 14 Kupfertafeln fossile Insekten darstellte. Die mäßige wissenschaftliche Qualität in Text und Darstellung ist der damaligen Methodik geschuldet; Greven & Wichard (2010) konnten auf Tafel II unter den „Schmetterlingen“ einige Köcherfliegen finden, die zu Sendels Zeiten noch als systematische Einheit betrachtet und noch nicht in zwei Ordnungen getrennt wurden.

Etwa 100 Jahre später befasste sich ein Arzt aus Danzig, Georg Carl Berendt (1790–1850), ebenfalls ausgiebig mit Bernstein-Inklusen und veröffentlichte als Herausgeber ein 3-bändiges Werk: „Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt“ (1845, posthum1854 und 1856), an dem sich einige Fachwissenschaftler beteiligten, der Paläobotaniker Heinrich Goeppert, der Arachnologe Carl Ludwig Koch und die beiden Entomologen Herman August Hagen und Francois-Jules Pictet, die sich im letzten Band

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

mit den eingebetteten Insekten befassten, darunter auch fossile Köcherfliegen aus dem Baltischen Bernstein. Das Werk ist ein Meilenstein in der Geschichte der Bernsteinforschung (Kämpfert 2004).

Weitere 56 Jahre später veröffentlichte Georg Ulmer (1877–1963) im Jahr 1912 eine Monographie über „Die Trichopteren des Baltischen Bernstein", in der er 152 fossile Köcherfliegen aus 56 Gattungen von 12 Familien in bis dahin nie gekannter Präzision beschrieb. Anton Handlirsch bemerkte zu dieser systematischen Arbeit über fossile Köcherfliegen (1937, S. 2): „Besonders erfreulich wäre es für mich, wenn meine Ausführungen bewirken würden, das neues Materiale in ebenso gründlicher Weise bearbeitet wird, wie etwa die Trichopteren des Bernsteins durch Ulmer …Dann würden sich Schlussfolgerungen allgemeiner Natur viel leichter und mit größerer Sicherheit ziehen lassen, als bei dem oft recht bedauerlichen tiefen Niveau, auf dem die Bearbeitung gar so mancher Gruppen heute noch steht." Handlirsch hatte die Diskrepanz in der Qualität der Merkmalsanalyse erkannt, die zwischen einem fossilen Abdruck von Flügeln und der dreidimensionalen Erhaltung fossiler Insekten im Bernstein besteht. Ulmer nutzte bei der Bearbeitung der fossilen Köcherfliegen die vorrangigen Merkmale, wie Ocellen, Antennen, Maxillarpalpen, Spornzahlen der Tibien und Genitalien, bevor er sich ebenso gründlich den Flügeln widmete, die die Kennzeichnung eines Taxons ergänzen.

Ein gutes Beispiel liefert die Familie der Polycentropodidae (Abb. 5). Sie kommt im Baltischen Bernstein mit über 90 Arten vor (Wichard & Wagner 2015) und dominiert individuenreich in der Trichopterenfauna des Bernsteins, nämlich mit mindestens 80 % aller eingeschlossenen Köcherfliegen. Gut gekennzeichnet ist die Familie durch das Fehlen von Ocellen, durch die 5-gliedrigen Maxillarpalpen mit geringelten und flexiblen Endgliedern und durch die tibiale Spornzahl 3/4/4. Die Flügelmerkmale ergänzen diese Analyse, sind aber bei weitem nicht hinreichend differenziert, um die weltweit ca. 900 Arten und die entsprechend hohe Anzahl an Gattungen signifikant zu unterscheiden. Lediglich die vier Gattungsgruppen (= Cluster) sind durch Flügelmerkmale gekennzeichnet (Olah & Johannson 2010). Die Beschreibung von 90 Arten im Baltischen Bernstein wird erst durch die gute Bernstein-Konservierung der Fossilien möglich, die auch die äußeren Genitalstrukturen oft in hervorragender Feinstruktur bewahren. Man stelle sich bitte vor, die im Bernstein eingeschlossenen Fossilien lägen stattdessen in Form von Flügeln oder Flügelresten vor. Bei der hohen Individuendichte und großen Artenzahl der Familie Polycentropodidae würde ein total artenverarmtes und verzerrtes Bild entstehen und die Trichopterenfauna des Bernsteins völlig entstellen. (Was bedeutet diese Erkenntnis für die Interpretation der fossilen Flügelabdrücke aus früheren geologischen Zeiten?)

Zusammenfassung

Die Paläoentomologie der Pterygota steckt in einem kaum überwindbaren Dilemma. Einerseits ist das Datenmaterial beschränkt und bei Insekten meist auf Flügelabdrücke reduziert; andererseits erlauben Bernsteineinschlüsse – bei guter Konservierung – eine umfassende Merkmalsanalyse. Doch die deutlich bessere Diagnose von Insekten im Bernstein ist auf ein maximales Alter der Fossilien von derzeit ca. 120 Mill. Jahren begrenzt, während die oft fragwürdigen Diagnosen der Flügelabdrücke bis weit ins Paläozoikum zurückreichen.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Abb. 5: Fossil Polycentropodidae indet. im Baltischen Bernstein, aus WICHARD et al. 2009.

Die Idee einer konsequenten „paläontologische Phylogenie" konnte nicht überzeugen. Stattdessen hinterlässt Anton Handlirsch ein reiches Datenmaterial an fossilen Insekten über fast die gesamte Zeitspanne ihrer Stammesgeschichte. Trotz mancher Beschränkung in der Analyse und Diagnose liefern fossile Flügel und Flügelreste wertvolle Hinweise, insbesondere in der zeitlichen Reihenfolge stratigraphisch aufeinander folgenden Schichten, in der geographischen Berücksichtigung ihrer Lagerstätten und deren Interpretation für die Verbreitungsgeschichten der Fossilien sowie in der frühen Datierung signifikanter Taxa, wie beispielsweise die bislang älteste Trichoptera-Art *Liadotaulius maior* HANDLIRSCH, 1906 aus dem oberen Lias vor ca. 185 Mill. Jahren. Fossile Pterygota sind Zeitzeugen ihrer Stammesgeschichte.

Literatur

ANSORGE A. 2002: Revision of the »Trichoptera« described by Geinitz and Handlirsch from the Lower Toarcian of Dobbertin (Germany) based on new material. – Proc. 10th Int. Symp. Trichoptera, Potsdam 10: 55–74.

BERENDT G. (Ed.) 1845–1856: Die im Bernstein befindlichen organischen Reste Vorwelt. – 3 Bd., Nicolai, Berlin, 374 pp., 32 Tafeln.

GEINITZ F.E. 1880: Die Jura in Mecklenburg und seine Versteinerungen. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 22: 510–535.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Greven H. & Wichard W. 2010: Schmetterlinge oder Köcherfliegen? Bemerkungen zum Kapitel „De papilionibus“ aus der„Historia succinorum“ (1742) des Nathanael Sendel. – Entomologie heute 22: 107–150.

Handlirsch A. 1906–1908: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen – ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. – 2 Bd. Engelmann, Leipzig, 1430 pp., 50 Tafeln.

Handlirsch A. 1925: Handbuch der Entomologie, Band III. – In: Schröder (Ed.): Handbuch der Entomologie, Bd. I–III, Verlag Gustav Fischer, Jena, 1201 pp.

Handlirsch A. 1937: Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten I. Teil – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 48: 1–140.

Handlirsch A. 1939: Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten II. Teil – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 49: 1–240.

Hennig W. 1969: Die Stammesgeschichte der Insekten. – Waldemar Kramer, Frankfurt/Main, 436 pp.

Holzenthal R.W., Blahnik R.J., Prather A.L. & Kjer K.M. 2007: Order Trichoptera Kirby 1813 (Insecta), Caddisflies. – Zootaxa 1668: 639–698.

Kämpfert H.-J. 2004: Georg Carl Berendt in der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, als Mediziner und Erforscher der Einschlüsse im Bernstein. – Danziger Naturforschende Gesellschaft 6: 21–31.

Kristensen N.P. 1984: Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). – Steenstrupia 10: 141–191.

Kristensen N.P. 1997: Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario – In: Grandcolas P. (Ed.): The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios. – Memoires du Museum national d´Histoire Naturelle 173: 253–271.

Kristensen, N.P. & Skalski A.W. 1998: Phylogeny and palaeontology. – In: Kristensen N.P. (ed.): Lepidoptera, Moths and Butterflies, Vol. 1 (Evolution, Systematics, and Biogeography). Handbook of Zoology, Vol. IV (Arthropoda: Insecta), Part 35. Berlin & New York: Walter de Gruyter. 7–25.

Oláh J. & Johanson K.A. 2010: Generic review of Polycentropodidae with description of 32 new species and 19 new species records from the Oriental, Australian and Afrotropical Biogeographical Regions. – Zootaxa 2435: 1–63.

Sendel N. 1742: Historia succinorum corpora aliena involventium et naturae opere pictorum et caelatorum ex Augustorum I et II cimeliis Dresdae conditis aeri insculptorum. – Fridericum Gleditschium, Lisiae. 328 pp.

Ulmer G. 1912: Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. – Beiträge Naturkunde Preussens 10: 1–380.

Wichard N. & Wichard W. 2008: Nathanael Sendel (1686–1757): Ein Wegbereiter der paläobiologischen Bernsteinforschung. – Palaeodiversity 1: 93–102.

Wichard W., Groehn C. & Seredszus F. 2009: Aquatic Insects in Baltic Amber. – Verlag Kessel, Remagen, Germany. 336 pp.

Wichard W. & Wagner R. 2015: Die Köcherfliegen – NBB Neue Brehm Bücherei 512 (4): 1–180, VerlagKG Wolf, Magdeburg.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.zobodat.at

Zhang W., Shih C., Labandeira C.C., Sohn J.-C., Davis D.R., Santiago-Blay J.A., Flint O. & Ren D. 2013: New Fossil Lepidoptera (Insecta: Amphiesmenoptera) from the Middle Jurassic Jiulongshan Formation of Northeastern China. – PLOS ONE 8(11): e79500. doi:10.1371/journal.pone.0079500

Zessin W. 2010: Der Dobbertiner Jura (Lias, Mecklenburg) und seine Bedeutung für die Paläoentomologie. – Mitteilungen des Entomologischen Verein Mecklenburg 13 (1): 4–9.

Anschrift des Verfassers

Univ.-Prof. Dr. Wilfried Wichard, Institut für Biologie, Universität zu Köln, Gronewaldstraße 2, 50931 Köln, Germany. E-Mail: wichard@uni-koeln.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologica Austriaca

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: 0023

Autor(en)/Author(s): Wichard Wilfried

Artikel/Article: Anton Handlirsch (1865-1935), ein Wegbereiter der Paläoentomologie 151-162