

Donacia linearis Hoppe.

Fundort: Norfolk Forest, Mundesley, England. Pleistocän.

Donacia linearis, Bell, Ent. XXI. 2. 1888.*Donacia obscura* Gyllenh.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Donacia obscura, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 295. 1884.*Donacia pompatica* Scudder.

Fundort: Scarboro, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Donacia pompatica, Scudder, Tert. Ins. 486. t. 1. f. 33. 34. 1890.*Donacia reticulata* Gyllenh.

Fundort: Lefte, Val Gandino, Italien. Quaternär.

Donacia reticulata, Malfatti, Atti Soc. Ital. Sc. Nat. XXIV. 91. 1881.*Donacia stiria* Scudder.

Fundort: Scarboro, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Donacia stiria, Scudder, Tert. Ins. 486. t. 1. f. 28. 1890.*Donacia thalassina* Germ.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Donacia thalassina, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 295. t. 9. f. 13. 1884.*Donacia* sp. Meunier.

Fundort: Lauenburg, Deutschland. Präglacial.

Donacia sp., Meunier, Bull. Soc. Ent. Fr. (1900.) 167. 1900.*Donacia* sp. Meunier.

Fundort: Lauenburg, Deutschland. Präglacial.

Donacia sp., Meunier, Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. XXI. (2.) 35. 1901.*Donacia* — Debray.

Fundort: Flandern. Torf. Postglacial.

Donacia —, Debray, Mem. Soc. Agr. Lille. (3.) XI. 451. 1873.*Donacia* — Früh.

Fundort: Nykerk, Holland. Torf.

Donacia —, Früh, Jahrb. Geol. Reichsanst. XXXV. 679. 1885.*Donacia* — Fliche.

Fundort: Villechetif, Vannes, Frankreich. Pleistocän.

Donacia —, Fliche, C. R. LXXXII. 979. 1876.*Donacia* (2 spec.) Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Donacia 2 spec., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Plateumaris sericea L.

Fundort: Dürnten, Schwerzenbach, Ardres, Schweiz. Glacial. — Mundesley, England. Pleistocän. — Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Donacia sericea, Heer, Urwelt Schw. 500. f. 352. 1865.

Donacia sericea, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 295. 1884.

Donacia sericea, Bell, Ent. XXI. 2. 1888.

Plateumaris discolor Panzer.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän. — Lausitz, Deutschland. Torf. — Lauenburg, Deutschland. Präglacial.

Donacia discolor, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 295. t. 9. f. 14. 1884.

Plateumaris discolor, Kolbe, Sb. Nat. Fr. Berlin. 237. 1894.

Donacia discolor, Meunier, Jahrb. Preuss. Landesanst. XXI. 34. 1901.

Plateumaris consimilis Schrank.

Fundort: Dürnten, Uznach, Lausanne, Schweiz. Glacial. — Chambéry, La Boisse, Frankreich. Quaternär. — Leffe, Italien. Quaternär.

Donacia discolor, Heer, Urw. Schweiz. 500. 502. 1865.

Donacia discolor, Lartet et Chantre, Arch. Mus. Lyon. I. 104. 1876.

Donacia discolor, Sordelli, Bull. Soc. Ent. Ital. XIV. 230. fig. 1882.

Saxinis regularis Scudder.

Fundort: Fort River, Hadley, Mass., Nordamerika. Pleistocän.

Saxinis regularis, Scudder, Monogr. XL. 108. t. 11. f. 7. 9. 1900.

Saxinis regularis, Scudder, Monogr. XXIX. 745. t. 23. f. 6. 7. 1901.

Prasocuris aucta var. *egena* Gyllenh.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Prasocuris aucta v. *egena*, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 294. t. 9. f. 11. 1884.

Oreina? — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

Oreina? —, Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. I. 400. 1863.

Chrysomela — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

Chrysomela —, Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. I. 401. 1863.

Chrysomela Hilberi Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Chrysomela Hilberi, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 90. t. 9. f. 75. 1894.

Chrysomela lichenis Richt.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Chrysomela lichenis, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 90. t. 8. f. 74. 1894.

Timarcha — Bell.

Fundort: Norfolk, England. Forest Bed. Pleistocän.

Timarcha —, Bell, Ent. XXI. 2. 1888.

Timarcha metallica Laichart.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Timarcha metallica, Flach, Verh. Würzburg. n. F. XVIII. 294. t. 9. f. 10. 1884.*Hadrosceles Schulzi* Quedenfeldt.

Fundort: Benguela. Kopal.

Hadrosceles Schulzi, Quedenfeldt, Berl. Ent. Zeit. XXIX. 363. 1885.

(Halticinae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

In der Sammlung des Wiener Hofmuseums.

Psylliodes polonica Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Psylliodes polonica, Lomnicki, Mus. Dziedusz. 91. t. 9. f. 76. 1894.*Adimonia?* — Fliche.

Fundort: Jarville, Frankreich. Pleistocän.

Adimonia? — Fliche, C. R. LXXX. 1234. 1875.? *Cassida* — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

Cassida —, Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. 1. 401. 1863.

(Chrysomelidae) Meunier.

Fundort: Lauenburg, Deutschland. Interglacial.

? *Chrysomelidae*, Meunier, Jahrb. Preuss. Landesanst. XXI. (2.) 37. 1901.

(Chrysomelidae) — Serres.

Fundort: Herault, Frankreich. Postpliocän.

Chrysomelidae, Serres, Mem. Soc. L. Paris. V. 457. 1827.

Familie: Brentidae.

Geocephalus picipes Raffray.

Fundort: S. Afrika. Kopal.

Geocephalus picipes, Raffray, Ann. Soc. Ent. Fr. (V.) V. Bull. p. 126. 1875.

Familie: Curculionidae.

Otiorrhynchus — Bell.

Fundort: Carvel Park, Clyde, Schottland. Pleistocän.

Otiorrhynchus —, Bell, Ent. XXI. 2. 1888.*Otiorrhynchus niger* Fabricius.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Otiorrhynchus niger, Flach, Verh. Würzburg. n. F. XVIII. 294. 1884.

Otiorrhynchus niger var. *montanus* Boheman.

Fundort: Schwerzenbach, Schweiz. Glacial.

Otiorrhynchus niger-montanus, Heer, Urw. Schweiz. 2. Ed. 581. t. 12. f. 18. 19. 1879.*Otiorrhynchus fuscipes* Olivier.

Fundort: Schwerzenbach, Schweiz. Glacial.

Otiorrhynchus fuscipes, Heer, Urw. Schweiz. 2. Ed. 581. 1879.*Otiorrhynchus rugifrons* Gyllenhal.

Fundort: Schwerzenbach, Schweiz. Glacial.

Otiorrhynchus rugifrons, Heer, Urw. Schweiz. 2. Ed. 581. 1879.*Otiorrhynchus alpicola* Boheman.

Fundort: Schwerzenbach, Schweiz. Glacial.

Otiorrhynchus alpicola, Heer, Urwelt Schweiz. 2. Ed. 581. t. 12. f. 20. 1879.*Otiorrhynchus blanduloides* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Otiorrhynchus blanduloides, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 85. t. 8. f. 68. 1894.*Otiorrhynchus morio* Fabricius.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Otiorrhynchus morio, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 84. t. 8. f. 67. 1894.*Otiorrhynchus Uhligi* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Otiorrhynchus Uhligii, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 85. t. 8. f. 69. 1894.*Laparocerus Wollastoni* Heer.

Fundort: St. Jorge, Madeira. Diluvial.

Laparocerus Wollastoni, Heer, Neue Denkschr. allg. Schw. Ges. XV. (2.) 14. t. 2. f. 34. 1857.*Hypera praecomata* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Hypera praecomata, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 87. t. 8. f. 71. 1894.*Hypera glacialis* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Hypera glacialis, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 88. t. 8. f. 72. 1894.*Lepyrus frigidus* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Lepyrus frigidus, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 86. t. 8. f. 70. 1894.*Hylobius rugosus* Heer.

Fundort: Dürnten, Schweiz. Interglacial.

Hylobius rugosus, Heer, Arch. Sc. Phys. Nat. n. p. II. 322. 1858.*Hylobius rugosus*, Heer, Urwelt d. Schw. 501. f. 356. 1865.

Apion — Flach.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Apion —, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 294. t. 2. f. 9. 1884.

Attelabus — Bloch.

Fundort: ? Kopal.

Attelabus —, Bloch, Beschäft. Ges. Nat. Fr. Berlin. II. 168. t. 3. f. 7. 8. 1776.*Anthonomus eversus* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Anthonomus eversus, Scudder, Contr. Canad. Pal. II. 88. t. 13. f. 6. 1900.*Anthonomus fossilis* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Anthonomus fossilis, Scudder, Contr. Canad. Pal. II. 88. t. 13. f. 7. 1900.*Anthonomus lapsus* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Anthonomus lapsus, Scudder, Contr. Canad. Pal. II. 89. t. 13. f. 5. 1890.*Orchestes avus* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Orchestes avus, Scudder, Contr. Canad. Pal. II. 89. t. 13. f. 4. 1900.*Mononychus punctum-album* Herbst.

Fundort: Jarville, Frankreich. Pleistocän.

Mononychus pseudacori, Fliche, C. R. LXXX. 1234. 1875.*Mononychus punctum-album*, Scudder, Zittels Handb. I. (II.) 788. 1885.*Centrinus disjunctus* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Centrinus disjunctus, Scudder, Contr. Can. Pal. II. 89. t. 13. f. 3. 1900.*Erycus consumptus* Scudder.

Fundort: Toronto, Ont., Nordamerika. Interglacial.

Erycus consumptus, Scudder, Contr. Can. Pal. II. 87. t. 13. f. 1. 2. 1900.*Erycus acridulus* L.Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän. Lauenburg, Deutschland.
Interglacial.*Erycus acridulus*, Flach, Verh. Würzburg. n. F. XVIII. 294. t. 9. f. 8. 1884.*Erycus acridulus*, Meunier, Jahrb. Preuss. Landesanst. XXI. (2.) 35. 1901.*Erycus aethiops* Fabr.

Fundort: Hösbach, Bayern. Unteres Pleistocän.

Erycus aethiops, Flach, Verh. Würzb. n. F. XVIII. 294. t. 9. f. 7. 1884.?(*Curculio*) — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

Curculio (or *Chrysomela*), Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. 1. 401. 1863.*(Curculio)* — Bloch.

Fundort: ? Kopal.

Curculio —, Bloch, Beschäft. Ges. Nat. Fr. Berl. II. 189. 1776.

(Prionopus) acanthomerus Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Prionopus acanthomerus, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 393. t. 5. f. 18. 1825.Familie: *Ipidae*.*Phloeosinus squalidens* Scudder.

Fundort: Scarborough, Ont., Nordamerika. Interglacial.

— —, Scudder, Can. Ent. XVIII. 194. 1886.

Hylastes? squalidens, Scudder, Tert. Ins. 486. t. 1. f. 23—25. 1890.*Phloeosinus squalidens*, Hopkins, Contr. Can. Pal. II. 91. t. 14. f. 15. 1900.*Ips (typographus) l.*

Fundort: ? Kopal.

Dermestes typographus, Bloch, Besch. Ges. Nat. Fr. Berl. II. 175. t. 4. f. 14. 1776.*(Platypus) flavicornis* Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Platypus flavicornis, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 404. t. 5. f. 13—16. 1825.*(Ipidae) sp. m.*

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Mehrere Exemplare im Wiener Hofmuseum.

Familie: *Scarabaeidae*.*Choeridium? ebeninum* Horn.

Fundort: Port Kennedy, Pa., Nordamerika. Postpliocän.

Choeridium? ebeninum, Horn, Tr. Amer. Ent. Soc. V. 244. 1876.*Phanaeus antiquus* Horn.

Fundort: Port Kennedy, Pa., Nordamerika. Postpliocän.

Phanaeus antiquus, Horn, Trans. Amer. Ent. Soc. V. 245. 1876.*Phanaeus antiquus*, Scudder, Tert. Ins. 489. t. 1. f. 12—14. 1890.*Aphodius praecursor* Horn.

Fundort: Port Kennedy, Pa., Nordamerika. Postpliocän.

Aphodius praecursor, Horn, Tr. Amer. Ent. Soc. V. 245. 1876.*Aphodius praecursor*, Scudder, Tert. Ins. 488. t. 1. f. 11. 1890.*Aphodius boryslavicus* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius boryslavicus, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 83. t. 7. f. 66. 1894.*Aphodius rufipes* Fabricius.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius rufipes, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 81. t. 7. f. 63. 1894.

Aphodius Rhinocerontis Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius Rhinocerontis, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 81. t. 7. f. 64. 1894.*Aphodius ruthenus* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius ruthenus, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 82. t. 7. f. 65. 1894.*Aphodius granarius* Ill.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius granarius, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 79. t. 7. f. 61. 1894.*Aphodius subater* Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Aphodius subater, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 80. t. 7. f. 62. 1894.*Geotrupes* sp. Schöff.

Fundort: Klinge, Brandenburg. Torf.

Geotrupes sp., Schöff, Sb. Ges. Nat. Fr. Berl. 10. 1892.*Geotrupes stercorarius* L.

Fundort: Hailes Quarry, Edinburg, Schottland. Torf.

Geotrupes stercorarius, Purves, Geikie, Prehist. Europa. 256. 1881.*Geotrupes* — Bell.

Fundort: East Scotland. Pleistocän.

Geotrupes —, Bell, Ent. XXI. 2. 1888.*Geotrupes putridarius* Erichson.

Fundort: Vannes, Frankreich. Pleistocän.

Geotrupes putridarius, Fliche, C. R. LXXXII. 979. 1876.*Geotrupes vernalis* L.

Fundort: Vannes, Frankreich. Pleistocän.

Geotrupes vernalis, Fliche, C. R. LXXXII. 979. 1876.*Rhizotrogus solstitialis* L.

Fundort: Flandern. Torf.

Rhizotrogus solstitialis, Debray, Mem. Soc. Sc. Agric. Lille. (3.) XI. 451. 1873.*Melolontha hippocastani* Fabricius.

Fundort: Schwerzenbach, Schweiz. Glacial.

Melolontha hippocastani, Heer, Urwelt d. Schweiz. 2. Ed. 581. 1879.*Trichius* — Serres.

Fundort: Caverne de Lunel, Herault, Frankreich. Postpliocän

Trichius, Serres, Mem. Soc. Linn. Paris. V. 457. 1827.

(Cetoniidae) — Serres.

Fundort: Caverne de Lunel, Herault, Frankreich. Postpliocän

(Cetoniide) —, Serres, Mem. Soc. Linn. Paris. V. 457. 1827.

Lucanus cervus L.

Fundort: Klinge, Brandenburg. Torf.

Lucanus cervus, Schäff, Sb. Ges. Nat. Fr. Berlin. (1892.) 10. 1892.

Coleoptera incertae sedis.

(Coleoptera) (4 spec.) Meunier.

Fundort: Lauenburg, Deutschland. Interglacial.

Coleoptera (4 spec.), Meunier, Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. Berl. XXI. (2.) 37. 1901.

(Coleoptera) (mehrere) Taylor.

Fundort: Yorkshire coast. England. Torf.

Coleoptera —, Taylor, Loud. Mag. N. H. III. 361. 1830.

(Coleoptera) — Taylor.

Fundort: Lincolnshire, England. Torf.

Coleoptera —, Taylor, Loud. Mag. N. H. III. 361. 1830.

(Coleoptera) — Brown.

Fundort: Stanway, England. Torf.

Coleoptera —, Brown, Geologist. (1858.) 254. 1858.

(Coleoptera) — Goss.

Fundort: Schottland. Interglacial.

Coleoptera —, Goss, Ent. M. M. XVI. 198. 1880.

(Coleoptera) — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

Coleoptera —, Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. 401. 10. 1863.

(Coleoptera) — Brodie.

Fundort: Lexden, England. Postglacial.

Coleoptera —, Brodie, Distr. Corr. foss. Ins. 13. 1874.

(Coleoptera) — Wollaston.

Fundort: Lexden, England. Torf.

„Water beetles“, Wollaston, Qu. J. G. S. Lond. XIX. 401. 11. 12. 1863.

(Coleoptera) — Kendall.

Fundort: Drigg, England. Quaternär.

Coleoptera —, Drigg, Qu. J. G. S. Lond. XXXVII. 34. 1881.

(Coleoptera) — Taylor.

Fundort: Mounts Bay, England. Submarine forest. Pleistocän.

Coleoptera —, Taylor, Loudon, Mag. N. H. III. 361. 1830.

(Coleoptera) — Kendall.

Fundort: St. Bees, England. Quaternär.

Coleoptera —, Kendall, Qu. J. G. S. Lond. XXXVII. 35. 1881.

(Coleoptera) — Hollingworth.

Fundort: Oldham, England. Torf. Pleistocän.

Coleoptera —, Hollingworth, Qu. J. G. S. Lond. XXXVII. 713. 1881.

(Coleoptera) (Eier und Larven) Stizenberger.

Fundort: Bodensee. Alluvium.

Coleoptera (Eier und Larven), Stizenberger, Übers. Verst. Baden. 119. 1851.

(Coleoptera) — Assmann.

Fundort: Breslau, Schlesien. Letten am Ufer der Oder. Diluvial.

Coleoptera —, Assmann, Ztschr. f. Ent. Breslau. n. F. I. 22. 1870.

(Coleoptera) — Assmann.

Fundort: Pensch bei Strehlen, Schlesien. Diatomeen Mergel. Diluvial.

Coleoptera —, Assmann, Ztschr. f. Ent. Breslau. n. F. I. 22. 1870.

(Coleoptera) — Assmann.

Fundort: Hammersdorf bei Hermannstatt, Siebenbürgen. Ton. Diluvial

Coleoptera —, Assmann, Ztschr. f. Ent. Breslau. n. F. I. 22. 1870.

(Coleoptera) — Assmann.

Fundort: Biarritz, Frankreich. Diluvial.

Coleoptera —, Assmann, Ztschr. f. Ent. Breslau. n. F. I. 22. 1870.

(Coleoptera) mehrere sp. m.

Fundort: Schladming, Steiermark. Interglacial.

Sind zu schlecht erhalten, um näher bestimmt zu werden und hier nur der neuen Lokalität wegen erwähnt.

Unterklasse: Hymenopteroidea.**Ordnung: Hymenoptera.****Unterordnung: Apocrita.****(Ichneumoniformia.)****Familie: Ichneumonidae.****Unterfamilie: Ichneumoninae.****(Ichneumon) ferrugineus Bloch.**

Fundort: ? — Kopal.

Ichneumon ferrugineus, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berl. II. 165. t. 3. f. 3. 1776.

Ophion (oder Campoplex) Sordelli.

Fundort: Pianico, Italien. Quaternär.

Ophion oder Campoplex, Sordelli, Bull. Soc. Ent. Ital. XIV. 228. fig. 1882.

Unterfamilie: Chalcidinae.

Palmon capitellatus Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Palmon capitellatus, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 392. 1825.*Palmon clavellatus* Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Palmon clavellatus, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 391. t. 5. f. 24. 1825.*Palmon bellator* Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Palmon bellator, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 388—390. t. 5. f. 21—23. 1825.

(Chalcidinae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

Unterfamilie: Proctotrupinae.

Limacis sp. Meunier.

Fundort: ? — Kopal.

Limacis sp., Meunier, Bull. Soc. Ent. Fr. (1900.) 366. fig. 1900.

(Mymaridae) sp. Meunier.

Fundort: ? — Kopal.

Mymaridae sp., Meunier, Bull. Soc. Ent. Fr. (1900.) 192. fig. 1900.

Prestwichia? Meunier.

Fundort: ? — Kopal.

Prestwichia? —, Meunier, Bull. Soc. Ent. Fr. (1900.) 367. 1900.*Proctotrupes* sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Proctotrupes sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 319. 1896.

Familie: Chrysididae.

(Chrysis) cyanea Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Chrysis cyanea, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berl. II. 187. 1776.*Chrysis (Tetrachrysis)* sp. m.

Fundort: ? — Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

(Vespiformia.)

Familie: Formicidae.

Unterfamilie: Camponotinae.

Camponotus sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Camponotus sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 319. 1896.

(Formica) cordata Schweigger.

Fundort: ? — Kopal.

Formica cordata, Schweigger, Beob. nat. Reisen. 119. t. 8. f. 70. 1819.

Lasius sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Lasius sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 319. 1896.

Tapinoma sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Tapinoma sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 319. 1896.

Tapinoma erraticum Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Tapinoma erraticum, Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 319. 1896.

(Camponotinae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

1 ♂ im Wiener Hofmuseum.

Formicidae incertae sedis.

(Formica) Salomonis Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Formica salomonis, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berlin. II. 172. t. 4. f. 11. t. 5. f. 20. 1776.

(Formica) saccharivora Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Formica saccharivora, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berlin. II. 178. t. 5. f. 20. 1776.

(Formica) — Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Formica —, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berlin. II. 183. t. 5. f. 23. 1776.

(Formica) — Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Formica —, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berlin. II. 188. 1776.

(Formicidae) (mehrere) Raffray.

Fundort: Südafrika. Kopal.

„Fourmis“, Raffray, Ann. Soc. Ent. Fr. (V.) V. Bull. p. 126. 1875.

(Sphegiformia.)

Familie: Apidae.

Melipona (Trigona) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

2 Exemplare im Wiener Hofmuseum.

Unterklasse: Embidaria.

Ordnung: Embioidea.

? Embia Savignii Westwood.

Fundort: Ostafrika. Kopal.

? Embia Savignii, Westwood, Trans. Linn. Soc. Lond. XVII. 374. 1837.

Embia sp. Westwood.

Fundort: ? Ostafrika. Kopal.

Embia sp., Westwood, Trans. Linn. Soc. Lond. XVII. 374. 1837.

Unterklasse: Ephemeroidea.

Ordnung: Plectoptera.

Ephemera sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Ephemera sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Unterklasse: Neuropteroidea.

Ordnung: Neuroptera.

(Hemerobius) — Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Hemerobius —, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 186. 1776.

(Hemerobius) — Bloch.

Fundort: ? Kopal.

Hemerobius —, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berl. II. 173. t. 4. f. 13. 1776.

Unterklasse: Panorpoidea.**Ordnung: Phryganoidea.**

(Phryganea) major.

Fundort: Valnerina, Italien. Quaternär.

Phryganea major, Verri, Atti Soc. Ital. Sc. Nat. XXIII. 289. 1880.

(Phryganea) (Köcher) Mantell.

Fundort: Lewes Lewels, England. Alluvium.

Phryganea (cases), Mantell, Tr. Geol. Soc. Lond. (2.) III. 201. 1829.

Ordnung: Lepidoptera.

Familie: Bombycidae.

Porthesia sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Porthesia sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Familie: Noctuidae.

(Noctua) sp. Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Noctua sp., Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 99. t. 9. f. 81. 1894.

Familie: Geometridae.

(Phalaena) geometra Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Phalaena geometra, Bloch, Beschäft. Ges. Nat. Fr. Berl. II. 180. t. 5. f. 22. 1776.

(Geometridae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

2 Exemplare im Wiener Hofmuseum.

Familie: Zygaenidae.

Charidea metis Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Charidea metis, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 407. t. 5. f. 19. 1825.

Familie: Rhopalocera.

Thecla sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Thecla sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

(Rhopalocera) (Puppe) Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Rhopalocera (Puppe), Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Familie: ?

(Microlepidopteron) sp. Raffray.

Fundort: Südafrika. Kopal.

Microlepidoptère, Raffray, Ann. Soc. Ent. Fr. (V.) V. Bull. 126. 1875.

Ordnung: Diptera.

Unterordnung: Orthorrhapha.

(Orthorrhapha nematocera.)

Familie: Mycetophilidae.

Sciara (zahlreiche Arten) Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Sciara (zahlreiche Arten), Löw, Bernsteinfauna. 34. 1850.

(Mycetophilidae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

Sciophila — Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal (recent).

Sciophila —, Meunier, 1899.

Leptomorphus africanus Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal (recent).

Leptomorphus africanus, Meunier, Naturaliste. XXIX. 53. fig. 1907.

Exechia erupta Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal (recent).

Exechia erupta, Meunier, Naturaliste. XXIX. 53. fig. 1907.

Empheria maculata Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal (recent).

Empheria maculata, Meunier, Naturaliste. XXIX. 53. fig. 1907.

Platyura exigua Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal (recent).

Platyura exigua, Meunier, Naturaliste. XXIX. 53. fig. 1907.

Familie: Chironomidae.

Chironomus? leucomelas Gistel.

Fundort: Brasilien. Kopal.

Chironomus? leucomelas, Gistel, Isis. (1831.) 247. 1831.

(Chironomidae) (mehrere Arten) Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Chironomidae (weniger als im Bernstein), Löw, Bernsteinfauna. 30. 1850.

(Chironomidae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

Familie: Culicidae.

(Culex) flavus Gistel.

Fundort: Brasilien. Kopal.

Culex flavus, Gistel, Isis. (1831.) 247. 1831.*(Culex) ciliaris* Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Culex ciliaris, Bloch, Beschäft. Ges. N. Fr. Berl. II. 164. t. 3. f. 1. 1776.

(Culicidae) sp. Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Culicidae sp., Löw, Bernsteinfauna. 29. 1850.

Familie: Psychodidae.

Diplonema buceras Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Diplonema buceras, Löw, Dipt. Beitr. I. 7. 1845.*Philaematus pungens* Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Philaematus pungens, Löw, Dipt. Beitr. I. 8. 1845.

Familie: Cecidomyiidae.

Neostenoptera Kiefferi Meunier.

Fundort: Afrika. Kopal.

Neostenoptera Kiefferi, Meunier, Ann. Soc. Sc. XXV. 200. f. 17—19. 1901.*Neostenoptera Kiefferi*, Meunier, Ann. Soc. Sc. XXVIII. 17. 1904.

(Cecidomyia) — Steudel.

Fundort: Afrika. Kopal.

Cecidomyia —, Steudel, Württemb. Jahresh. (1896.) p. XCV. 1896.

(Cecidomyiidae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

Cecidomyia? — Meunier.

Fundort: ? — Kopal.

Cecidomyia? —, Meunier, Ann. Soc. Sc. XXVIII. 17. 1904.

Familie: Tipulidae.

Styringomyia venusta Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Styringomyia venusta, Löw, Dipt. Beitr. I. 6. 1845.

Styringomyia pulchella Löw.

Fundort: ? — Kopal.

Styringomyia pulchella, Löw, Bernsteinfauna 31. 1850.

(Tipula) fusca Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Tipula fusca, Bloch, Besch. Ges. Berl. N. Fr. II. 175. t. 4. f. 15. 1776.

Dicaera — Bell.

Fundort: Wigtonshire, Schottland. Pleistocän.

Dicaera, Bell, Entom. XXI. 2. 1888.

(Orthorrhapha brachycera.)

Familie: Stratiomyidae.

Stratiomys — (larva) Brongniart.

Fundort: Bernonville, Frankreich. Quaternär.

Stratiomys — (larva), Brongniart, Bull. Soc. Geol. Fr. 419. 1880.

Familie: Tabanidae.

(Tabanidae) — Malfatti.

Fundort: Grone, Italien. Quaternär.

(Tabanidae) —, Malfatti, Atti Soc. Ital. Sc. N. XXIV. 90. 1881.

Familie: Dolichopodidae.

Chrysotus sp. Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Chrysotus sp., Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 100. 1894.

Unterordnung: Cyclorrhapha.

(Aschiza.)

Familie: Phoridae.

Phora — Steudel.

Fundort: Afrika. Kopal.

Phora —, Steudel, Württemb. Jahresh. (1896.) p. XCV. 1896.

(Schizophora.)

Familie: Muscidae.

Musca sp. Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Musca sp., Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 99. 1894.

(Muscidae ~ Sarcophila) — Steudel.

Fundort: Afrika. Kopal.

Muscidae ~ Sarcophila, Steudel, Württemb. Jahresh. (1896.) p. XCV. 1896.

(? Anthomyinae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

(Muscinae) sp. m.

Fundort: Benin, Guinea. Kopal.

Im Wiener Hofmuseum.

(*Musca*) *roralis* Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Musca roralis, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 170. t. 3. f. 9. 1776.

(*Musca*) *pilosa* Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Musca pilosa, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 176. t. 4. f. 16. 184. t. 5. f. 26. 1776.

(*Musca*) *meridiana* Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Musca meridiana, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 184. t. 5. f. 24. 1776.

(Musca) cellaris Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Musca cellaris, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 173. t. 4. f. 12. 1776.

(Musca) 2 spec. Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Musca (2 spec.), Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 166. t. 3. f. 4. et 171. t. 4. f. 10. 1776.

Familie: Borboridae.**Tephritis sp. Benassi.**

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Tephritis sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Familie: Conopidae.**(Conops) — Bloch.**

Fundort: ? — Kopal.

Conops —, Bloch, Besch. Ges. N. Fr. Berl. II. 178. t. 5. f. 19. 1776.

Diptera incertae sedis.**(Diptera) — Stizenberger.**

Fundort: Bodensee. Alluvium.

Diptera —, Stizenberger, Übers. Verst. Baden. 119. 1851.

(Diptera) (viele) Raffray.

Fundort: ? — Kopal.

Diptères —, Raffray, Ann. Soc. Ent. Fr. (V.) V. Bull. 126. 1875.

Unterklasse: Hemipteroidea.**Ordnung: Hemiptera (Heteroptera).****Unterordnung: Gymnocerata.****Familie: Reduviidae.****Pirates sp. Benassi.**

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Pirates sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Familie: Pentatomidae.**Carpocoris sp. Benassi.**

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Carpocoris sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

(Cimex) — Stainton.

Fundort: Ulverston, England. Pleistocän.

Cimex —, Stainton, Qu. J. G. S. Lond. XVIII. (1.) 274. 1862.

Unterordnung: Cryptocerata.

Familie: Corixidae.

Corixa sp. Benassi.

Fundort: Re, Italien. Quaternär.

Corisa sp., Benassi, Riv. Ital. Pal. II. 318. 1896.

Corixa boryslavica Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Corisa boryslavica, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 92. t. 9. f. 77. 1894.

Corixa ozokeritica Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän

Corisa ozokeritica, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 95. t. 9. f. 79. 1894.

Corixa Horvathi Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Corisa Horvathi, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 97. t. 9. f. 80. 1894.

Corixa glacialis Lomnicki.

Fundort: Boryslaw, Galizien. Ozokeritton. Unteres Pleistocän.

Corisa glacialis, Lomnicki, Mus. Dziedusz. IV. 94. t. 9. f. 78. 1894.

Ordnung: Homoptera.

Unterordnung: Auchenorrhyncha.

Familie: Fulgoridae.

(Ricania) equestris Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Ricania equestris, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 403. t. 5. f. 20. 1825.

(Asiraca) albi-punctata Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Asiraca albipunctata, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 406. 1825.

(Cicada) — Bloch.

Fundort: ? — Kopal.

Cicada —, Bloch, Besch. Ges. Nat. Fr. Berlin. II. 187. 1776.

Familie: Jassidae.

(Cicada) Forsythi Buckton.

Fundort: Zanzibar. Kopal.

Cicada Forsythii, Buckton, Mon. Brit. Cicad. II. 183. t. G. f. 26. 1891.

Familie: ?

„Cicadaire“ Raffray.

Fundort: Südafrika. Kopal.

„Cicadaire“, Raffray, Ann. Soc. Ent. Fr. (V.) V. Bull. 126. 1875.

Homoptera incertae sedis.

„Chermes“ Dalman.

Fundort: ? — Kopal.

Chermes —, Dalman, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. (1825.) 375. 1825.

Pterygogenea incertae sedis.

„Neuroptera“ Bell.

Fundort: England. Pleistocän.

Neuroptera, Bell, Entom. XXI. 2. 1888.

VI. ABSCHNITT.
ZUSAMMENFASSUNG
DER
PALAEONTOLOGISCHEN RESULTATE.

Über den Grad der Unvollkommenheit palaeontologischer Überlieferung und über die Rolle des Zufalles in derselben.

Unter den Zoologen gilt es nahezu als Dogma, dass mit den fossilen Insekten nichts oder nur wenig zu machen sei, einerseits wegen der geringen Zahl der bisher gemachten Funde, andererseits wegen der mangelhaften Erhaltung der Objekte, von denen in der Regel nur Flügel und nie die inneren Organe erhalten seien. Dem Zufall sei in der Palaeontologie Tür und Tor geöffnet, heisst es allgemein, und man könne daher namentlich die negativen Ergebnisse, also das Fehlen gewisser Formen in bestimmten Schichten, nicht als massgebend betrachten.

Um diesen Vorurteilen die Spitze abzuberechnen, wollen wir nun nach dem Abschlusse der systematischen Bearbeitung des fossilen Materiales nachprüfen, ob die vor etwa 30 Jahren gewiss berechtigten Einwände auch heute noch zu gelten haben.

Wie ein Blick in die nachstehenden Übersichtstabellen zeigt, sind bis jetzt aus dem Palaeozoikum über 880, aus dem Mesozoikum etwa 960 und aus dem Kainozoikum schon über 5800 Arten von Insekten nachgewiesen worden. Im Vergleiche mit der enormen Zahl von etwa 380000 beschriebenen rezenten Arten erscheint die Summe der fossilen — über 7600 — immerhin geringfügig, doch muss man dabei bedenken, dass das Hauptkontingent zu der enormen Zahl rezenter Formen jene jungen Gruppen stellen, die jetzt in voller Entwicklung stehen und in älteren Schichten noch gar nicht oder nur spärlich vertreten sein konnten, z. B. Lepidopteren, cyclorrhaphe Dipteren, Chalcididen, Apiden, Lamellicornia etc. Ferner ist zu erwägen, dass ja kein Autor, der auf Grund rezenter Formen allgemeinere Fragen erörtern will, in der Lage ist, die gesamte Zahl der rezenten Arten zu berücksichtigen, sondern immer nur einen mehr oder minder bescheidenen Teil derselben. Ja die meisten „höheren“ Arbeiten zeichnen sich gerade dadurch aus, dass sie auf der Untersuchung einiger weniger Formen beruhen, deren Auswahl oft sehr dem Zufalle überlassen blieb. So wünschenswert jede Erweiterung unserer Kenntnisse in der Insektenpalaeontologie auch bleiben mag, so kann doch heute wohl kaum mehr behauptet werden, die Zahl der Funde sei zu gering, um Schlussfolgerungen zu gestatten.

Empfindlicher ist dagegen der Umstand, dass wir fossile Insekten, abgesehen von einzelnen Funden aus Indien, China und Australien und abgesehen

von den afrikanischen Kopalinsekten, fast nur aus dem europäisch-sibirischen Gebiete und aus Nordamerika kennen. Dieser Übelstand macht sich besonders in jenen Fällen geltend, in denen wir aus dem Fehlen gewisser Formen-
gruppen in bestimmten Schichten einen Schluss ziehen wollen, denn wir müssen hier immer des Einwandes gewärtig sein, die betreffenden Formen seien vielleicht zu jener Zeit doch schon vorhanden gewesen, hätten aber damals einen anderen Kontinent bewohnt. Bei dem steten Wechsel der Landverbindungen zwischen den einzelnen Kontinenten und bei der grossen Verbreitungsfähigkeit der Insekten ist jedoch kaum anzunehmen, dass sich irgend eine Formengruppe in einem Gebiete hätte lange entwickeln können, ohne sich über die andern Gebiete zu verbreiten, und wir sehen auch tatsächlich, wie sich relativ junge Gruppen, die sicher nicht lange vor dem Tertiär entstanden sein können, in dieser geologisch relativ kurzen Zeit doch schon sehr weit, ja, über die ganze bewohnbare Welt verbreiten konnten. Es dürfte sich also in fast allen Fällen in bezug auf das wirkliche erste Auftreten und die ersten fossilen Funde von Formen in verschiedenen Faunengebieten höchstens um eine Differenz von geologischen Stufen aber kaum je um eine solche von ganzen Formationen, geschweige denn von Perioden handeln, so dass auch dieser Übelstand nicht als allzu schwerwiegend zu betrachten sein wird.

Sehr unangenehm werden wir dagegen von der Tatsache berührt, dass die Zahl der bisher gefundenen Insektenreste nicht gleichmässig auf alle Formationen verteilt ist und dass uns einige Formationen und Stufen, wie z. B. Trias und Kreide, Eocän und Pliocän bisher erst sehr wenig geliefert haben. Je weniger Funde aber aus einer Zeitperiode vorliegen, desto mehr Spielraum ist dem Zufalle gegeben, denn wir können kaum erwarten, dass unter 1—2 Dutzend fossil gefundenen Insektenarten bereits alle damals vorhandenen Gruppen vertreten seien. Bei der Verwertung negativer Resultate, sowie bei der Vergleichung von Zahlenverhältnissen werden also solche Formationen oder Stufen immer anders berücksichtigt werden müssen als jene, die uns eine grössere Zahl von Fossilien lieferten.

Der Zufall wird in der Palaeontologie immer eine gewisse Rolle spielen, und es wird ausser von der Natur der insektenführenden Schichten und der Beschaffenheit und Lebensweise der einzelnen Insektengruppen auch zum Teile vom Zufalle abhängen, was wir an einem Fundorte finden. Summieren wir aber die an verschiedenen Fundorten einer Stufe oder Formation erzielten Resultate, so wird schon insoferne ein Ausgleich eintreten, als die Natur der einzelnen Ablagerungen eine verschiedene sein wird und als ein und derselbe Zufall sich bekanntlich nicht oft wiederholt. Wir können ohne weiteres zugeben, dass uns der Bernstein nur jene Formen erhalten konnte, welche damals in dem Bernsteinwalde lebten, und von diesen vielleicht nur die „kleineren“ Arten. Dafür haben wir aber aus derselben Zeitperiode auch insektenreiche klastische Gesteine, Ablagerungen von Seen oder Küsten und alten Mooren, in deren Umgebung wohl jene Formen leben konnten, die wir im Bernsteine nicht erwarten dürfen; Ablagerungen, in denen gewiss auch, wenn nicht in erster Linie, „grössere“ Arten erhalten werden konnten. Gesetzt den Fall, wir hätten nur einen einzigen, mässig ergiebigen Fundort von Carbon-Insekten und es wäre daselbst noch kein Coleopteron gefunden worden, so könnten wir diese Tatsache dem Zufalle zuschreiben. Wenn wir aber an 50 über ein

weites Gebiet verteilen, teils litoralen, teils kontinentalen und darunter manchen sehr reichen Fundorten nirgends ein einziges Coleopteron finden, so kommt nach meiner Ansicht schon jeder Zufall ausser Betracht und wir können diesem negativen Resultate eine Beweiskraft um so weniger absprechen, als in den jüngeren analogen Ablagerungen reichliche Funde die Erhaltungsfähigkeit der Coleopteren beweisen. In vielen Fällen werden wir daher durch vorläufige Vermeidung einer zu weit gehenden Gliederung der Formationen, durch Zusammenfassung der Fundorte mehrerer Stufen bei den allgemeinen Betrachtungen und bei der Berechnung der Verhältniszahlen die Rolle des Zufalles einigermassen eindämmen können. Unbedingt müssen wir aber in vielen Fällen noch die Möglichkeit eines solchen zugeben und von Fall zu Fall bei den Schlussfolgerungen berücksichtigen.

Wie man aus der Bearbeitung des fossilen Materiales entnehmen kann, steht es in bezug auf die mangelhafte Erhaltung der Objekte auch nicht mehr so schlecht, als häufig angenommen wird, denn wir haben in sehr vielen Fällen ausser den Flügeln auch Körperteile oder selbst ganze Körper zur Verfügung, die eine Beschreibung und manchen Schluss gestatten: Ich erinnere diesbezüglich an die Palaeodictyopteren mit ihren prothorakalen Flügelanhängen, Cercis und Beinen, an die Sprungbeine gewisser Prothopteren, an die Thoraxformen der palaeozoischen Blattoiden, an die Mundteile des Eugereon, an die Legescheiden und Fühler der Elcaniden, an die Hinterbeine derselben Locustoiden mit ihren beweglichen blattartigen Anhängen, an die Beine und Fühler der Chresmodiden und vieles andere. Tatsächlich schlimm steht es nur mit den inneren Organen, bezüglich deren wir nur auf Analogieschlüsse angewiesen sind und wohl auch immer bleiben werden. Dagegen bietet uns das fossile Material auch schon manche Handhabe zur Feststellung ontogenetischer und biologischer Verhältnisse, denn es wurden bereits Larven von verschiedenen Gruppen gefunden, u. a. auch von Palaeodictyopteren, Blattoiden, Ephemeroiden usw., ja, selbst Eiersäcke palaeozoischer Blattoiden.

So können wir denn getrost sagen, dass sich die fossilen Insekten heute bereits in bezug auf ihre Verwendbarkeit zu höheren Spekulationen den fossilen Formen der meisten anderen Tiergruppen als ebenbürtig, in vielen Fällen sogar als überlegen erweisen. Wollte man ihre Verwendbarkeit in Abrede stellen, so müsste man mit demselben Rechte die Bedeutung der gesamten Palaeozoologie negieren.

Die palaeozoische Insektenfauna. (Tabelle I–V, VIII.)

Nachdem sich die zwei früher als Insektenreste gedeuteten Fossilien aus dem Silur (Palaeoblattina Douvillei und Protocimex siluricus), sowie jene aus dem Kulm nicht als Insektenreste aufrecht halten lassen und nachdem sich die insektenführenden Schichten der Little River Group in New Brunswick als zum mittleren Oberkarbon gehörig erwiesen haben, gehören die ältesten zweifellos als Insekten kenntlichen Fossilien dem unteren Oberkarbon an.

Alle acht bis jetzt in diesen tiefen Schichten gefundenen Formen gehören in eine durch sehr ursprüngliche Organisation ausgezeichnete Gruppe, welche im

mittleren Oberkarbon noch reich vertreten ist, im oberen Oberkarbon aber wieder erlischt. Ich bezeichne diese Gruppe (Ordnung) mit dem von Goldenberg errichteten und von Scudder beibehaltenen Namen *Palaeodictyoptera*, fasse sie aber in viel engerem Sinne auf, als es der letztere Autor tut, welcher überhaupt alle palaeozoischen Insekten als *Palaeodictyoptera* betrachtet, ohne sie morphologisch von den modernen Ordnungen zu scheiden.

Nach meiner Auffassung sind als *Palaeodictyopteren* nur jene Formen zu betrachten, deren homonome Flügel noch keinerlei augenfällige Spezialisierung aufweisen und augenscheinlich bloss in vertikaler Richtung beweglich, daher auch nicht faltbar und nicht über das Abdomen zurücklegbar sind und deren Geäder noch in den Hauptzügen dem Urtypus entspricht. Die Hauptlängsadern sind nie verschmolzen, nie gekreuzt, nie atrophiert, das Analfeld ist nie abgegrenzt und seine Adern ziehen im Bogen gegen den Hinterrand. Gelenkfalten sind ebensowenig wahrnehmbar, als Haftapparate, Verdickungen, Flügelmal etc., und die meist sehr zahlreichen Queradern sind unregelmässig und nie nach bestimmten Prinzipien regelrecht angeordnet. Der Körper ist mehr oder minder schlank und immer noch sehr homonom segmentiert, die drei thorakalen Beinpaare sind homonom und zeigen eine geringe Zahl von Tarsengliedern. Die Mundteile sind nach dem kauenden Typus gebaut, die Komplexaugen gut entwickelt, die Fühler homonom vielgliedrig, fadenförmig. Cerci sind vorhanden und meist ziemlich lang.

Von besonderem Interesse ist der Umstand, dass bei vielen *Palaeodictyopteren* auf dem ersten Thoraxsegmente ein Paar lateraler flügelartiger Anhänge vorkommt, die den Eindruck eines rudimentären Organes machen, und dass bei manchen Formen auch noch die Abdominalsegmente Seitenlappen besitzen. Manche *Palaeodictyopteren* dürften noch im Imaginalstadium deutliche abdominale Extremitäten-Kiemien behalten haben, ähnlich jenen, welche wir heute noch bei den Larven der Ephemeroïden finden. Dieser Umstand würde um so mehr zur Annahme einer amphibiotischen Lebensweise berechtigen, als auch die den *Paläodictyopteren* heute noch am nächsten stehenden Insekten amphibiotische Formen sind (Ephemeroïdea, Odonata, Perloïdea, Megaloptera). Einige zweifellos zu den *Paläodictyopteren* gehörende Larvenformen lassen uns trotz mangelhafter Erhaltung erkennen, dass sich bei diesen Insekten die Flügel allmählich entwickelten, dass es also jedenfalls Tiere mit unvollkommener Metamorphose waren. Auch bei den Larven sind die Flügelscheiden seitliche horizontale Vorragungen und die Komplexaugen gut entwickelt.

Bis jetzt sind 115 *Paläodictyopteren*arten bekannt geworden, welche ich nach morphologischen Charakteren vorläufig in 22 Familien verteile, von denen vermutlich später einige wieder zu vereinigen sein werden.

Wenn auch einzelne der oben erwähnten ursprünglichen Charaktere der *Paläodictyopteren* noch bei modernen Gruppen nachweisbar sind, so ist es doch nicht möglich, diese alten Insekten in irgend eine der noch heute lebenden Ordnungen einzureihen. Die Summe der ursprünglichen Merkmale, zusammen mit dem frühen Auftreten und Wiederverschwinden der *Paläodictyopteren* sind Momente, welche es nahe legen, in diesen Insekten eine Stammgruppe zu suchen, aus der man zwanglos eine Reihe höherer Formen direkt ableiten kann, welche sich bereits vom mittleren Oberkarbon an vorfinden, und ihrerseits schon vielfach Anklänge an moderne Typen zur Schau tragen.

Solche Gruppen — ich will sie Übergangsordnungen nennen — sind die Protorthoptera, Protoblattoidea, Protodonata, Protephemeroidea und vermutlich auch die Megasecoptera und Hapalopteroidea. In jeder von ihnen finden wir Momente, welche auf eine unmittelbare Abstammung von Paläodictyopteren hindeuten. Wir sehen aber auch, dass die Spezialisierung noch nicht so weit vorgeschritten ist, um eine Vereinigung der paläozoischen Formen mit den entsprechenden modernen Ordnungen gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

Unter den 45 bisher bekannt gewordenen Protorthopteren des Carbon gibt es noch tieferstehende Formen mit relativ sehr kleinem Analfelde der Hinterflügel und homonomen Schreitbeinen, daneben aber auch schon solche mit stärker entwickeltem Analfächer und zu Sprungbeinen umgewandelten Hinterbeinen, so dass es nicht schwer fällt, in dieser Ordnung eine von den Paläodictyopteren zu den echten modernen Orthopteren (Locustoidea) führende Reihe zu erkennen. Einzelne Formen freilich sind in bestimmter Richtung (z. B. Verlängerung des Prothorax) extrem entwickelt und werden als aberrante, vielleicht wieder ohne Nachkommen erloschene Seitenzweige zu betrachten sein.

In analoger Weise wie die Protorthoptera vermitteln die Protoblattoidea zwischen den Paläodictyopteren einerseits und den Mantoiden und Blattoiden andererseits. Von den bisher gefundenen 39 carbonischen Formen dieser Übergangsordnung sind allerdings die meisten schon weiter differenziert und nur einige wenige schliessen sich noch eng an die Paläodictyopteren, während manche den Blattoiden, andere wieder den Mantoiden näher zu stehen scheinen und mehrere offenbar wieder als erloschene, aberrante Seitenzweige aufzufassen sind.

Es ist nicht zu leugnen, dass zwischen gewissen Protorthopteren und Protoblattoiden, wenigstens in bezug auf die Flügel eine weitgehende Ähnlichkeit besteht, und wenn ich die beiden Gruppen trenne, so geschieht es nur aus dem Grunde, weil ich keine von der anderen, sondern nur jede für sich von Paläodictyopteren abzuleiten imstande bin. Bei beiden Gruppen sind die Flügel in der Ruhelage bereits über das Abdomen zurückgeschlagen, also auch in horizontaler Richtung beweglich und auch schon mit Gelenkfalten versehen. Keine von beiden Gruppen zeigt weder im Larvenstadium noch im reifen Zustande irgend ein Organ, welches auf eine aquatile oder amphibiotische Lebensweise hindeuten würde. Es waren also jedenfalls schon echte Landtiere, und dieser Umstand legt den Gedanken nahe, dass hier eine Veränderung der Lebensweise — der Übergang aus dem Wasser auf das trockene Land — als formbildender Faktor gewirkt habe.

Von Protephemeriden ist bis jetzt erst eine Art bekannt geworden — im besten Sinne ein Schalttypus zwischen Paläodictyopteren und Plectopteren (Ephemeroiden). Diese Form war, nach den langen fadenförmigen Cercis und der unpaaren Verlängerung des 11. Tergiten zu schliessen, jedenfalls in ihren Lebensgewohnheiten unseren Eintagsfliegen ähnlich, von denen sie sich hauptsächlich durch die noch paläodictyopterenähnlichen gleich grossen Flügelpaare und den ursprünglich gestalteten Kopf unterscheidet, während sie von der Stammgruppe hauptsächlich durch das Auftreten der für die moderne Ord-

nung der Plectoptera charakteristischen Schaltsektoren abweicht. Es ist nicht zu bezweifeln, dass dieses Tier ein amphibiotisches Leben führte.

Als amphibiotische Formen sind wohl auch jene 8 als Protodonaten bezeichneten Carboninsekten zu betrachten, denn sie bilden zweifellos eine Brücke von der amphibiotischen Stammgruppe zu den noch heute durchwegs primär amphibiotischen Odonaten, mit denen ihr Körper schon in manchen Punkten übereinstimmt, während die noch horizontal ausgebreiteten Flügel bei starker Annäherung an den Typus der modernen Odonaten doch noch durch den Mangel der Adernkreuzung, die normal entwickelten Analadern und den Mangel des Nodus und Flügelmales an den Urtypus erinnern.

Ob die Megasecoptera, von denen das Carbon bisher 21 Arten geliefert hat, wirklich ein Bindeglied zwischen Paläodictyopteren und der Panorpatenreihe darstellen, wie ich es vermute, bleibt noch festzustellen. Für meine Ansicht sprechen verschiedene Momente, vor allem aber die gerade in der genannten Reihe besonders scharf hervortretende Tendenz zu einer numerischen Reduktion und regelmässigen Anordnung der Queradern, zu einer numerischen Beschränkung der Äste der Längsadern, von welchen sich einige eng aneinander schmiegen, ferner das Zusammenrücken der Cerci gegen die Mittellinie. Aus den oft ungemein verlängerten Cercis der Megasecopteren und aus ihren nur in vertikaler Richtung beweglichen auch in der Ruhe horizontal ausgebreiteten Flügeln zu schliessen, waren diese Tiere im Imaginalstadium jedenfalls noch ausgesprochene Flug- oder Schwebetiere nach Art der Ephemeriden; sie waren jedenfalls auch noch Heterometabola und vermutlich amphibiotisch, weil selbst im Imaginalstadium noch in einzelnen Fällen Kiemen vorhanden waren.

Megasecoptera, Protodonata und Protephemeroidea haben sich noch nicht so weit von der Stammgruppe entfernt, wie die Protorthopteren und Protoblattoiden; eine Tatsache, die vielleicht in der Beibehaltung der amphibiotischen Lebensweise ihre Erklärung findet.

Ausser den bis jetzt erwähnten Gruppen sind noch einige fremdartige Typen aus der Carbonformation bekannt geworden. Ich muss sie vorläufig als eigene Ordnungen betrachten, obwohl ich nur bei zweien von ihnen, den Hadentomoiden und Hapalopteroiden einige Anhaltspunkte finden kann, welche auf Beziehungen zu den Embioiden und Perliden hinzuweisen scheinen, während zwei andere, die Mixotermioiden und Reculoiden, falls sie sich nicht später an der Hand reicherer Materiales mit anderen Gruppen vereinigen lassen sollten, jedenfalls als erloschene Seitenzweige anzusehen sein werden.

So interessant alle diese in ihrer ursprünglichen Form heute nicht mehr existierenden Gruppen vom phylogenetischen Standpunkte auch sein mögen, so treten sie doch der Masse nach unter allen Carboninsekten weit hinter einer Gruppe zurück, die sich durch alle späteren Formationen verfolgen lässt und noch heute zahlreiche Vertreter aufweist. Diese Gruppe sind die Blattoiden oder Schaben, deren erstes Auftreten schon in das mittlere Obercarbon fällt. Der Umstand, dass wir die Blattoiden sogar um eine Stufe tiefer gefunden haben, als jene Formen, von welchen wir sie ableiten müssen (die Protoblattoiden), ist wohl einer jener Fälle, die wir dem Zufalle zuschreiben können, denn es lässt sich voraussetzen, dass die Protoblattoiden als Zwischen-

glieder von Paläodictyopteren und Blattoiden überhaupt in geringerer Zahl vorhanden waren und daher in der tiefsten Stufe des mittleren Obercarbon, die ja noch nicht sehr viele Fossilien geliefert hat, nur zufällig noch nicht gefunden worden sind. Zudem lässt es die Beschaffenheit der ersten Blattoiden, deren Geäder jenem der tiefstehenden Protoblattoiden noch sehr ähnlich ist, als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass sich die ersteren schon sehr nahe an der Wurzel vom Protoblattoidenstamme ablösten.

470 Arten Carbonblattoiden sind bekannt geworden. Sie lassen sich nach morphologischen Merkmalen des Flügelgeäders in 11 Familien zerlegen, von denen sich keine einzige mit einer modernen identifizieren lässt. Die artenreichste derselben, die ich Archimylacridae nenne, enthält zugleich die tiefststehenden Formen; sie ist es auch, welche zuerst angetroffen wird, während die anderen durchwegs auf einer höheren Entwicklungsstufe stehenden Formen alle etwas später erscheinen. Zahlreiche aufgefundene Larvenformen beweisen uns, dass sie gleich den Imagines Landbewohner waren; die ältesten und ursprünglichsten von ihnen hatten noch ein relativ schlankes Abdomen und erinnern auch durch die etwas nach der Seite abstehenden Flügelscheiden noch einigermaßen an die Paläodictyopteren. Schon in der Carbonzeit hatten die Blattoiden die Eigentümlichkeit, ihre Eier in eigenen Paketen (Ootheken) abzulegen.

Ein verändertes Bild zeigt uns die Insektenfauna der Permformation durch das gänzliche Fehlen der Paläodictyopteren, welche mit dem Schlusse der Carbonperiode erloschen zu sein scheinen, nachdem sie sich auch in den Ottweiler Schichten nicht mehr finden. Eine einfache Rechnung ergibt, dass man, vorausgesetzt dass die Paläodictyopteren sich nur in der gleichen Formenzahl weitererhalten hätten, in der sie im unteren und mittleren Obercarbon vorhanden waren, unter den Insekten der Ottweiler Schichten, welche letztere sich ja im selben Gebiete und unter ganz ähnlichen Bedingungen abgelagert haben, wie die tieferen Horizonte, und unter jenen des Perm etwa 62 beziehungsweise 33 Paläodictyopteren erwarten müsste. Ihr Fehlen in diesen jüngeren Schichten ist also wohl nicht mehr durch „Zufall“ zu erklären und deutet entschieden darauf hin, dass die Stammgruppe nunmehr schon ganz erloschen oder wenigstens sehr stark zurückgegangen war.

Protorthopteren, Protoblattoiden und Protodonaten sind im unteren Perm gefunden worden, und wir können wohl annehmen, dass die anderen Übergangsordnungen auch noch existierten, denn nachdem sie auch im Carbon nur selten angetroffen wurden, ist bei der noch geringen Zahl der Funde an Permensekten aus ihrem Fehlen nicht auf ihre Nichtexistenz zu schliessen.

Ein günstiger Zufall ist es wohl, dass uns das untere Perm ein Exemplar des merkwürdigen *Eugereon* überlieferte, der sich als Schalttypus zwischen Paläodictyopteren und der Hemipteroidenreihe deuten liess, weshalb ich auf dieses Fossil die Ordnung Protohemiptera errichtete. Die Mundteile des *Eugereon* sind glänzend erhalten und zeigen uns deutlich den Weg, auf dem sich aus ursprünglich kauenden Kiefern der Hemipterenschnabel entwickeln konnte. Die Flügel dieses schönen Insektes sind noch relativ ursprünglich,

vermutlich horizontal ausgebreitet und schliessen sich eng an jene der Paläodictyopteren an. Im oberen Perm fanden sich dagegen bereits Formen, welche im Flügelbau entschieden viel mehr mit den rezenten Hemipteroiden übereinstimmen, jedoch noch weder in die Ordnung Hemiptera (Heteroptera) noch zu den Homopteren gestellt werden können. Ich war daher genötigt, auf diese jüngeren Formen, welche zwar schon echte Hemipteroidea aber Schalttypen zwischen den zwei modernen Ordnungen dieser Unterklasse sind, eine eigene Ordnung Paläohemiptera zu errichten.

Gleichfalls im oberen Perm fanden sich einige unscheinbare Formen, die ich für Mantoidea halte, und im unteren Perm Russlands ein Fossil, welches zu den Perlarien gehören dürfte, ausserdem noch einige ausgesprochene Plecoptera (Ephemeroidea), deren Larven mit abdominalen Extremitätenkiemen versehen waren.

Wie im oberen Carbon dominieren auch im Perm der Zahl nach die Blattoidea, weisen aber schon einige etwas höher spezialisierte Formen auf.

Die Physiognomik der paläozoischen Insektenfauna muss unserem an die vorwiegend zierlichen, so überaus mannigfachen Formen der uns umgebenden Insektenwelt gewöhnten Auge ganz fremdartig erscheinen, denn die überwiegende Zahl der damaligen Arten übertrifft ihre Epigonen an Körpergrösse um ein Vielfaches, und kleine Tierchen, die, wie wir später sehen werden, ebenso erhaltungsfähig sind wie grosse, fehlen in den Schichten der primären Formationen gänzlich. Die kleinsten Carboninsekten würde man heute als mittelgross oder selbst gross bezeichnen. Um die Mitte des Obercarbon bevölkerten fingerlange Schaben und armlange libellenähnliche und handlange eintagsfliegenähnliche Tiere die Waldmoore in unseren Breiten, plumpe Formen, mehr Flatter- als Flugtiere belebten die Ufer der Gewässer und die Lichtungen der Wälder; lautlos verbrachten die Urahnen unserer Heuschrecken, Grillen, Cikaden, Fliegen, Ameisen und Bienen und stumpfsinnig ihr monotones Leben, welches nur dem rohesten Frasse und der einfachsten Geschlechtsfunktion geweiht war. Staatenbildung und Brutpflege, in welchen die Insekten heute nur von dem Herrn der Schöpfung überboten werden, gab es im Paläozoikum noch ebensowenig, wie die vielen geradezu imposanten Anpassungen an die verschiedensten Lebensverhältnisse, ebensowenig als Pflanzen- und Tierparasitismus und vollkommene Verwandlung mit Puppenruhe und angepassten Larvenformen. Vermutlich waren die meisten paläozoischen Insekten brutale Räuber, oder sie lebten von allerlei Detritus, denn ausgesprochene Beziehungen zur Pflanzenwelt sind nicht nachweisbar, wenn man von der schon durch Scudder hervorgehobenen Ähnlichkeit gewisser Blattoidenflügel mit Teilen der Farnwedel absieht. Diese könnte wohl als erste schützende Anpassung an den Aufenthalt gedeutet werden, nachdem durch das Vorkommen beider Gebilde auf einer Platte der Beweis geliefert ist, dass die Blattoiden tatsächlich in den Farnbüschen lebten.

Erst gegen das Ende des Carbon und im Perm treten mit dem Aussterben der Stammgruppe etwas höher organisierte Formen auf, und wir bemerken gleichzeitig auch eine Abnahme der Durchschnittsgrösse.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, ob man aus dem Charakter der Insektenfauna des Paläozoikum irgend einen Schluss auf das Klima jener Zeit ziehen kann, so finden sich einige Anhaltspunkte in einem Vergleiche mit heute herrschenden Zuständen. Die Tatsache, dass heute die Riesenformen in allen Insektenordnungen — von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen — nur die heissen oder doch frostfreien milden und feuchten Gebiete bewohnen, lässt uns wohl annehmen, dass wenigstens im Carbon und unteren Perm in jenen Breiten, aus welchen die vorliegenden Insekten stammen, also etwa vom 30.—60.^o nördl. Breite, ein ähnliches Klima geherrscht hat, wie heute in den Tropen oder Subtropen. Aus dem Fehlen kleiner Formen lässt sich dagegen kein Schluss auf das Klima ziehen, denn solche Formen sind keineswegs für kältere Zonen charakteristisch, aber sie gehören fast durchwegs in die höher organisierten Ordnungen und Familien, welche eben im Paläozoikum noch nicht entwickelt waren.

Einen weiteren und, wie ich glaube, entscheidenden Anhaltspunkt für die Beurteilung der Klimafrage bietet uns der Umstand, dass heute die Insekten mit unvollkommener Verwandlung (also die heterometabolen ohne Ruhestadium und Histolyse) hauptsächlich in milden, frostfreien und in tropischen Ländern gedeihen, dagegen die holometabolen mit ihrer Puppenruhe auch in kälteren Gebieten. Diese Tatsache lässt sich bis zu einem gewissen Grade ziffernmässig feststellen.

Im arktischen Gebiete leben von holometabolen Insekten etwa 780 Arten Lepidopteren = 14^{0/00} aller Lepidopterenarten, ferner etwa 800 Arten Hymenopteren = 15^{0/00}, und unter beiden Gruppen sind sehr viele arktische Endemismen. Ähnlich dürfte sich das Verhältnis bei Coleopteren und Dipteren stellen.

Dagegen sind die landbewohnenden heterometabolen Gruppen im arktischen Gebiete nur sehr spärlich oder gar nicht vertreten, z. B. die Hemipteroidea mit etwa 60 Arten = 2^{0/00}. Orthoptera, Phasmoidea, Dermaptera, Diploglossata, Blattoidea, Mantoidea, Isoptera, Embioidaa fehlen wohl gänzlich und Physopoda und Corrodentia sind durch vereinzelt Arten vertreten. Mallophaga und Siphunculata kommen als Parasiten von Warmblütern bei dieser Frage nicht in Betracht. Von den amphibiotischen Heterometabolen scheinen endemische Odonaten zu fehlen, während Perliden und Ephemeriden allerdings vertreten sind. Letzterer Umstand findet aber seine Erklärung unschwer, wenn man bedenkt, dass die Wirkung des Frostes im fliessenden Wasser gewiss eine geringere ist, als auf dem Lande, indem dort keine gänzliche Unterbrechung der Vegetations-Frassperiode eintritt, solange die Bäche nicht bis zum Grunde ausfrieren.

Sehr instruktiv ist für unsere Zwecke auch die Verbreitung der heterometabolen Orthopteroidea und Blattaeformia in Europa. Nördlich vom 50. Breitegrade kommen vor von Locustoiden etwa 6^{0/0}, der europäischen Arten, von Acridoiden etwa 20^{0/0}, von Phasmoiden 0^{0/0}, von Dermapteren etwa 10^{0/0}, von Blattoiden etwa 20^{0/0}, von Mantoiden 0^{0/0}. Und fast alle Arten, welche nördlich des 50. Grades beobachtet wurden, sind nicht dort endemisch, sondern kommen auch weiter südlich vor.

Interessant sind wohl auch folgende Zahlen: Von allen bekannten Dermapterenarten kommen etwa 4^{0/0} in gemässigten Gegenden mit ausgesprochenem

Winter vor, von Blattoiden nur etwa 2%, von Mantoiden und Phasmoiden sowie von Locustoiden ein noch geringerer Prozentanteil, und selbst von Hemipteroiden, unter denen es ja schon bei vielen Formen (z. B. Cocciden, Aphiden, Aleurodiden etc.) zur Bildung von Ruhestadien gekommen ist, nur etwa 10%. Dagegen von holometabolen Coleopteren etwa 30%, von Hymenopteren 40%, von Dipteren 50%!

Aus all diesen Daten ergibt sich wohl, dass die Holometabolen viel geeigneter sind, einen Winter zu überdauern, als die Heterometabolen, und dass letztere (abgesehen von Wasserbewohnern) als typisch thermophile Tiere zu betrachten sind. Ja, es wird uns sogar der Gedanke nahegelegt, die Entstehung mancher oder vielleicht aller Fälle von Holometabolie direkt oder indirekt auf den Einfluss der Kälte, beziehungsweise der durch die Jahreszeiten bedingten abgekürzten Vegetations- und Frassperiode zurückzuführen. Der Umstand, dass heute auch in tropischen, frostfreien Gegenden sehr viele Holometabola vorkommen, spricht nicht gegen unsere Ansicht, denn die Holometabolie, welche in kalten Gegenden von Vorteil für die Organismen ist, braucht ihnen deshalb in frostfreien Gegenden nicht nachteilig zu sein. Wir sind daher nach meiner Ansicht vollkommen berechtigt, aus dem Fehlen holometaboler Formen im Carbon und unteren Perm Europas und Nordamerikas auf Lebensbedingungen zu schliessen, welche die Holometabolie entbehrlich machten, also auf ein bis in hohe Breiten reichendes mildes und frostfreies Klima. Die Beurteilung der mesozoischen Insektenfauna wird uns Gelegenheit geben, näher auf dieses Thema einzugehen.

Wie aus Tabelle I zu entnehmen ist, verhält sich die Zahl der bisher aus Nordamerika bekannt gewordenen Carboninsekten zu jener der europäischen Funde etwa wie 1 : 1.8 und wir müssen dieses Zahlenverhältnis allen Betrachtungen über die geographische Verbreitung der Carboninsekten zugrunde legen. Wir können aus derselben Tabelle auch entnehmen, dass alle Ordnungen, von denen mehr als eine Art vorliegt, sowohl in Amerika als in Europa vorkommen, doch scheinen nicht alle auf beide Gebiete in gleichem Verhältnisse verteilt zu sein. Bei den Paläodictyopteren ergibt sich ein Verhältnis von etwa 1 : 3, bei den Protorthopteren von 1 : 1.4, bei den Protoblattoiden von 1 : 1.8, ebenso bei Blattoiden, bei Protodonaten wieder von 1 : 3, bei Megasecopteren von 1 : 9. Wenn man auch diese Erscheinung zum Teile dem Zufalle zuschreiben kann, so lässt sich doch vermuten, dass bereits damals einige Unterschiede in der geographischen Verbreitung bestanden. Und in dieser Vermutung werden wir bestärkt durch einen Vergleich der Familien, wobei wir natürlich wieder von allen jenen absehen müssen, die erst in einzelnen Arten vorliegen. So finden wir bei den Dictyoneuriden ein Verhältnis von 1 : 7, bei den Lithomantiden von 1 : 3, während Spanioderiden (mit 10 Arten), Gerariden (mit 7 Arten), Eucaniden (mit 4 Arten), Gerapompiden (mit 3 Arten), bisher nur in Amerika, dagegen Pachytylopsiden (mit 4 Arten) nur in Europa gefunden wurden. Besonders bemerkenswert ist aber, dass die Mylacriden in Amerika durch 50, in Europa nur durch 1 Art vertreten sind, dass Neor-

throblattiniden nur in Europa durch 16 Arten, Mischopteriden nur in Europa durch 10 Arten und Poroblattiniden im Verhältnis von 1:22 vertreten sind.

Es ergibt sich aus diesen Daten wohl, dass schon im Carbon eine Differenzierung der Formen in den Details begann, dass aber der Gesamtcharakter noch beiderseits so ziemlich derselbe war. Und wenn auch bisher noch keine europäische Species mit einer amerikanischen identifiziert werden konnte, so sind doch oft die Genera und meistens die Familien in beiden grossen Gebieten gleich, so dass wir den Eindruck gewinnen, als ob es sich bei allen Unterschieden nur um Nuancen handeln würde, die noch nicht zur Trennung von Faunenprovinzen berechtigen. Das Gebiet, aus dem alle unsere europäischen und amerikanischen Carboninsekten stammen, dürfte somit wohl einem einheitlichen Entwicklungszentrum entsprechen, und in jenem grossen Kontinente zu suchen sein, welcher auf der nördlichen Hemisphäre lag und sich von Europa (vermutlich über Asien) bis nach Nordamerika erstreckte. Es erscheint mir keineswegs wahrscheinlich, die Wiege des Pterygogenenstammes in einem anderen Gebiete zu suchen, etwa in dem von den Geologen angenommenen von Südamerika über Afrika nach Indien reichenden Südkontinente, denn in diesem Falle müssten wir eine Einwanderung der Paläodictyopteren in den Nordkontinent annehmen. Eine solche erscheint mir aber bei der tiefen Organisationsstufe und dem primitiven Flugvermögen dieser Tiere nicht sehr wahrscheinlich. Dass wir bereits die tiefstehendsten Formen über ein weites Areal des Nordkontinents ausgebreitet finden, scheint meine Ansicht zu bestätigen.

Schwieriger zu beurteilen sind die Verbreitungsverhältnisse in der Permformation, denn die Zahl der Funde ist hier besonders in den höheren Stufen noch zu gering. Wir kennen aus dem oberen Perm weder amerikanisches noch westeuropäisches Material, können also nicht sagen, ob die in jungpermischen Schichten Südrusslands zuerst gefundenen Ordnungen (Mantodea, Paläohemiptera, Perlaria, Plectoptera) nicht auch schon gleichzeitig oder selbst früher im Westen vorhanden waren. Jede Schlussfolgerung würde mir in diesen Fällen verfrüht erscheinen, und ich begnüge mich daher mit der Feststellung von Tatsachen, unter denen auch das Vorkommen von Archimylacriden in Russland und selbst in Indien von einer gewissen Bedeutung sein dürfte.

Bei der Beurteilung des relativen Alters, beziehungsweise bei der Parallelisierung paläozoischer Süsswasser- oder Küstenbildungen werden uns die Insektenreste bereits manchen Dienst erweisen können:

Wir werden logischerweise jene Schichten, in denen relativ viele Paläodictyopteren vorkommen, für älter halten als solche, in denen sie fehlen. Wir werden ferner das Maximum der Übergangsordnungen in den mittleren und das Maximum der modernen Ordnungen in den höheren Schichten suchen.

Ein Vergleich der in Tabelle II angeführten Verhältniszahlen ist in dieser Hinsicht sehr instruktiv, denn wir sehen dort die Zahl der Paläodictyopteren von 1000‰ im unteren Obercarbon bis auf 9‰ im amerikanischen Conemangh heruntersinken, bemerken aber eine Störung in dem regelmässigen Abfall bei dem dem oberen Obercarbon zugezählten Stephanien, denn hier

beträgt die Zahl wieder 416^{0/100}, während sie in der obersten Stufe des mittleren Obercarbon schon auf 96^{0/100} heruntergesunken war. Das würde nun entschieden auf ein relativ höheres Alter der insektenführenden Schichte von Commentry hinweisen, als man es allgemein annahm, und zumindest die Basis dieses Kohlengebietes, wo ja die Insekten gefunden wurden, dem mittleren und nicht dem oberen Obercarbon zuweisen, also etwa der Saarbrücker Stufe gleichstellen. Für ein so hohes Alter der Insektenschichten von Commentry spricht auch die relativ geringe Zahl der Blattoiden, die in Tabelle II mit 195 zwischen 553 und 911^{0/100} stehen.

Ich werde also in den folgenden Übersichtstabellen das Stephanien dem mittleren Obercarbon zurechnen, ohne damit einer Entscheidung der Altersfrage präjudizieren zu wollen, denn dazu wäre ausser der Berücksichtigung der Lagerungsverhältnisse auch jene der gesamten Fauna und Flora erforderlich. Ich will eben nur auf die Tatsache aufmerksam machen, dass die Insektenfauna von Commentry eine relativ alte ist, sicher viel älter als jene der Ottweiler Stufe, in der die Paläodictyopteren fehlen, oder als jene des amerikanischen Conemaugh, der amerikanischen Anthracitkohle E und vermutlich gleich alt, wenn nicht noch älter als jene der Anthracitkohle C. D oder der Kittaninggruppe.

Auch in Böhmen gibt es paläozoische insektenführende Schichten (Gaskohle etc.), welche früher dem Perm zugezählt wurden, und erst in jüngster Zeit hat Weithofer auf Grund stratigraphischer Verhältnisse festgestellt, dass diese Ablagerungen etwa der Saarbrücker Stufe, also dem mittleren Obercarbon gleichkommen. Die Insektenfunde erscheinen mir geeignet, Weithofers Ansicht zu bestätigen, denn unter 14 daselbst gefundenen klassifizierbaren Insektenresten sind 4 Paläodictyopteren (also 350^{0/100}), während die anderen 10 Arten zu den ältesten Blattoidenfamilien gehören und keine einzige Art auf ein permisches Alter der böhmischen Schichten hinweist.

Bezüglich der Little River Group in New Brunswig, welche dem Devon und selbst dem Silur zugerechnet worden war, lässt sich nach den Insektenfunden nur sagen, dass diese Stufe nicht tiefer als das untere Obercarbon und nicht höher als das mittlere Obercarbon liegen dürfte, denn die Mehrzahl der Insekten gehört zu den Paläodictyopteren, eine Art zu einer aus den Saarbrücker Schichten bekannten Übergangsordnung, und Blattoiden liegen keine vor. Die reichen Lager vom Mazon Creek dürften ihrem Alter nach etwa der Basis des Stephanien oder der Saarbrücker Stufe entsprechen.

Eine weitere bemerkenswerte Tatsache ergibt sich aus einem Vergleiche der obersten Stufen des Carbon in Nordamerika und Europa — also der Conemaugh und Ottweiler Schichten mit jenen des unteren Perm (Rotliegenden) Westeuropas und Nordamerikas. Für alle diese Schichten können die Arten der spezialisierten Gruppe Spiloblattinidae als Charakterfossilien betrachtet werden. Auch die Neorthroblattinidae kommen in beiden Stufen vor, ausserdem die Poroblattinidae und Mesoblattinidae. In beiden Stufen wurden dagegen noch weder Mantoiden noch Perlarien, Plectopteren oder Paläohemipteren gefunden, welche alle dafür im russischen Perm nachgewiesen wurden, wo wieder die obenerwähnten Blattoidenfamilien wenigstens bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten. Auch wurden die Übergangsordnungen Proto-

blattoidea, Protorthoptera, Protodonata und Protohemiptera bisher im obersten Carbon und unteren Perm des Westens schon nachgewiesen, im russischen Perm dagegen noch nicht. Aus all dem ergibt sich wohl in bezug auf die Insektenfauna ein viel engerer Anschluss des europäischen und nordamerikanischen unteren Perm an das Obercarbon, als an das russische Perm.

Alle diese Verhältnisse zu illustrieren, sind die Tabellen III, IV und V bestimmt.

Ich kann diese Bemerkungen, die ich nur als Anregungen zu weiteren Forschungen betrachtet wissen möchte, nicht schliessen, ohne nochmals darauf hinzuweisen, dass sichere Schlussfolgerungen erst auf Grund reicherer Materialien gestattet sein werden.

Tabelle I.

Verteilung der Insektenarten auf die einzelnen Stufen der palaeozoischen Formationen. In absoluten Zahlen.

	Zahl der bisher im ganzen Palaeozoikum gefundenen Arten	Oberkarbon						Perm						
		unteres		mittleres		oberes	unteres	ob.						
		Waldenburg-Ostrauer (Eur.) Yoredale (England)	Pottsville (Nordamerika): Quinnimont, Lower Lykens ser., Sewell, Upper Lykens ser.	Pottsville (Nordamerika): Conocoenessing Sh., Mercer Gr., Upp. transit. ser., Little River Gr.	Lanarkian (Schottland) Westfalian (Engl. Belgien)	Saarbrücker (Deutschl. Böhmen) Radstockian (England)	Coal Measures (Nordamerika) Allegheny, Kittaning, Anthracite Coal C. D.	Stephanien (Frankreich)	Conemaugh (Nordamerika) Anthracite Coal E.	Ottweiler (Deutschland)	Rotliegendes (Deutschland)	Lower Perm (Nordamerika)	Permokarbon (Rußland) Artinsk- und Kungur-Stufe	Perm im eng. Sinne (Rußland) ? Gondwana (Indien)
Pterygogenea (Insecta s. str.)	884	2	6	17	29	60	127	127	114	268	32	97	7	6
Palaeodictyoptera	115	2	6	10	13	25	11	47	1					
Dictyoneuridae	34	—	—	2	1	19	2	10	—	—	—	—	—	—
Peromapteridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Megaptilidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Hypermegethidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Mecynopteridae	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lithomantidae	8	—	1	1	2	3	—	1	—	—	—	—	—	—
Lycocercidae	3	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Homiopteridae	4	—	—	—	1	—	—	3	—	—	—	—	—	—
Homothetidae	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Heolidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Breyeriidae	3	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Fouqueidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Graphiptilidae	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—
Spilapteridae	17	—	—	—	—	—	—	17	—	—	—	—	—	—
Lamproptilidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Polycyregridae	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eubleptidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Metropatoridae	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Brodiidae	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—

	Zahl der bisher im ganzen Palaeozoikum gefundenen Arten	Oberkarbon						Perm				
		unteres		mittleres		oberes		unteres	ob.			
		Waldenburg-Ostrauer (Eur.) Yoredale (England)	Pottsville (Nordamerika): Quinnimont, Lower Lykens ser., Sewell, Upper Lykens ser.	Pottsville (Nordamerika): Conoquenessing Sh., Mercer Gr., Upp. transit. ser., Little River Gr.	Lanarkian (Schottland) Westalian (Engl. Belgien)	Saarbrücker (Deutschl. Böhmen) Radstockian (England)	Coal Measures (Nordamerika) Allegheny, Kittaning, Anthracite Coal C. D.	Stephanien (Frankreich)	Conemaugh (Nordamerika) Anthracite Coal E.	Ottweiler (Deutschland)	Rotliegendes (Deutschland)	Lower Perm (Nordamerika)
Paoliidae	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stygnidae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aenigmatodidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(incertae sedis)	25	1	2	4	6	3	5	3	1	—	—	—
Mixotermioida	2	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Mixotermiidae	2	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
? Reculoidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Reculidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Protorthoptera	46	—	—	7	2	18	13	1	4	1	—	—
Spanioderidae	10	—	—	—	—	9	—	1	—	—	—	—
Ischnoneuridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Cnemidolestidae	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—
Prototettigidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Homalophlebitidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
Protokollariidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Pachytylopsiidae	4	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—
Laspeyresiidae	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Caloneuridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Stenaropodidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Oedischidae	8	—	—	—	—	2	2	2	3	1	—	—
Omalidae	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Geraridae	7	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—
Sthenaroceridae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
(incertae sedis)	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Protoblattoidea	42	—	—	—	—	19	8	6	6	3	—	—
Stenoneuridae	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Protophasmidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Eoblattidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Oryctoblattinidae	16	—	—	—	—	—	1	3	5	5	2	—
Aetophlebitidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Cheliphlebitidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Eucaenidae	4	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—
Gerapompidae	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
Adiphlebitidae	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Anthrocothremmidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
(incertae sedis)	10	—	—	—	—	6	1	1	1	1	—	—
Mantoidea	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Palaeomantidae	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Blattoidea	591	—	—	2	7	26	63	22	103	247	23	94
Archimylacridae	231	—	—	1	4	13	24	16	12	92	7	58
Spiloblattinidae	88	—	—	—	—	—	—	—	38	29	4	17
Mylacridae	51	—	—	—	1	—	24	—	26	—	—	—
Pseudomylacridae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—

	Zahl der bisher im ganzen Palaeozoikum gefundenen Arten	Oberkarbon						Perm				
		unteres		mittleres		oberes		unteres	ob.			
		Waldenburg-Ostrauer (Eur.-Yorcedale (England))	Pottsville (Nordamerika): Quinnimont, Lower Lykens ser., Sewell, Upper Lykens ser.	Pottsville (Nordamerika): Conoquenessing Sh., Mercer Gr., Upp. transit. ser., Little River Gr.	Lanarkian (Schottland) Westärlan (Engl. Belgien)	Saarbrücker (Deutschl. Böhmen) Radstockian (England)	Coal Measures (Nordamerika) Allegheny, Kittanning, Anthracite Coal C. D.	Stephanien (Frankreich) Conemaugh (Nordamerika) Anthracite Coal E.	Ottweiler (Deutschland)	Rotliegendes (Deutschland)	Lower Perm (Nordamerika)	Permokarbon (Russland) Artinsk un Kungur Stufe
Neorthroblattinidae	17	—	—	—	—	—	—	—	16	—	1	—
Dictyomylacridae	3	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—
Neomylacridae	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
Pteridomylacridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Idiomylacridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Poroblattinidae	25	—	—	—	—	—	—	1	22	—	2	—
Mesoblattinidae	9	—	—	—	—	—	—	2	3	—	4	—
Diechoblattinidae	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Proteremidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
(incertae sedis)	158	—	1	3	12	15	4	18	84	11	10	—
Hadentomoidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hadentomidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
? Hapalopteroidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hapalopteridae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
? Perloidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
? Perlaria	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Protodonata	9	—	?	1	—	—	5	1	1	1	—	—
Protagrionidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Meganeuridae	5	—	—	—	—	—	4	—	—	1	—	—
Paralogidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
(incertae sedis)	2	—	?	1	—	—	—	—	1	—	—	—
Protephemeroidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Triplosobidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plectoptera	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(incertae sedis)	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Megasecoptera	21	—	—	2	—	2	17	—	—	—	—	—
Diaphanopteridae	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Corydaloididae	4	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—
Campylopteridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Mischopteridae	10	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—
Rhaphidiopsidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(incertae sedis)	3	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—
Protohemiptera	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eugereonidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Palaeohemiptera	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Prosbolidae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Scytinopteridae	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
(Pterygonea incertae sedis)	44	—	—	3	—	6	13	14	1	1	3	3

Tabelle II.

Verteilung der Insektenordnungen auf die einzelnen Stufen der palaeozoischen Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Insekten-Arten der betreffenden Stufen auf die einzelnen Ordnungen entfallen würden.

	Oberkarbon						Perm						
	unteres		mittleres		oberes		unteres	ob.					
	Waldenburg-Ostrauer (Eur.) Yoredale (England)	Pottsville (Nordamerika) Quinnimont, Lower Lykens ser., Sewell, Upper Lykens ser.	Pottsville (Nordamerika) Conoquenessing, Mercer Upp. transition, Little River	Lanarkian (Schottland) Westfalian (Engl. Belg.)	Saarbrücker (Deutschl. Böhm.) Radstockian (Engl.)	Coal Measures (Amer.) Allegheny, Kittanning, Anthracite Coal C. B.	Stephanien (Frankreich)	Conemaugh (Nordamerika) Anthracite Coal E.	Ottweiler (Deutschl.)	Rotliegendes (Deutschl.)	Lower Perm (Nordamer.)	Permokarbon (Russland) Artinsk u. Kungur Stufe	Perm 2. ser. Russland ? Gondwana (Indien)
Pteryogenea													
Palaeodictyoptera	1000	1000	715	448	463	96	416	9	—	—	—	—	—
Mixotermiotoidea	—	—	71	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—
? Reculoidea	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—
Protorthoptera	—	—	—	241	37	160	115	9	16	35	—	—	—
Protoblattoidea	—	—	—	—	—	166	70	53	23	103	—	—	—
Mantoidea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	333
Blattoidea	—	—	143	242	481	553	195	911	954	793	1000	286	333
Hadentomoidea	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	—
? Hapalopteroidea	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—
? Perloidea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	143	—
Protodonata	—	—	?71	—	—	—	44	9	4	34	—	—	—
Protephemeroidea	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—
Plectoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	571	—
Megasecoptera	—	—	—	69	—	17	15	—	—	—	—	—	—
Protohemiptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34	—	—	—
Palaeohemiptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	333

Tabelle III.

Verteilung der Insektenordnungen in den palaeozoischen Formationen bei Annahme eines höheren Alters des Stephanien.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Insektenarten der betreffenden Stufen auf die einzelnen Ordnungen entfallen würden.

	Oberkarbon			Perm	
	unt.	mittleres	ob.	Unteres Perm (Rotliegendes) in Westeuropa und Nordamerika	Russisches Perm Gondwana
	Waldenburg, Yoredale, Quinimont, Lower Lykens, Sewell, Upper Lykens	Mercer, Conoquemesing, Upper transit. ser., Little River, Lanarkian, Westfalian	Saarbrücker, Stephanien, Radstockian, Kittaning, Coal Meas., Anthracite C. D.	Conemaugh, Anthracite E. Ottweiler	
Palaeodictyoptera (Stammgruppe)	1000	535	295	3	—
Mixotermiotoidea (? ausgestorbener Seitenzweig)	—	23	4	—	—
Reculoidea (? ausgestorbener Seitenzweig)	—	—	—	3	—
Protorthoptera (Übergangsordnung)	—	163	117	13	8
Protoblattoidea (Übergangsordnung)	—	—	96	32	23
Mantoidea (Moderne Ordnung)	—	—	—	—	154
Blattoidea (Moderne Ordnung)	—	209	395	941	951
Hadentomoidea (? Übergangsordnung)	—	—	4	—	—
Hapalopteroidea (? Übergangsordnung)	—	—	—	3	—
? Perloidea (Moderne Ordnung)	—	—	—	—	77
Protodonata (Übergangsordnung)	—	?23	18	5	8
Protephmeroidea (Übergangsordnung)	—	—	4	—	—
Plectoptera (Moderne Ordnung)	—	—	—	—	308
Megasecoptera (Übergangsordnung)	—	46	67	—	—
Protohemiptera (Übergangsordnung)	—	—	—	—	8
Palaeohemiptera (Jüngere Übergangsordnung)	—	—	—	—	154

Tabelle IV.

Zusammenfassung der Tabelle III.

	Oberkarbon			Perm	
	Unteres	Mittleres	Oberes	Unteres (westliches)	Russisches
Palaeodictyoptera (Stammgruppe)	1000	327	3	—	—
Alte Übergangsordnungen	—	302	56	49	—
Moderne Ordnungen und jüngere Übergangsordnung	—	371	941	951	1000

Tabelle V.

Verteilung der Blattoiden auf die einzelnen Stufen des Palaeozoikum. Die obere Zahl in jeder Rubrik bezeichnet die bisher in der betreffenden Stufe gefundene Artenzahl. Die untere Zahl in () gibt an, wieviel % der klassifizierbaren Blattoidenarten der betreffenden Stufe auf die einzelnen Familien entfallen. Jene Fundorte, deren Alter noch nicht sicher festgestellt ist, wurden in die Stufen gerechnet, in welche sie vermutlich gehören dürften.

Familie	Upper Transition series Pottsville (Nordamerika)	Lanarkian (Schottland)	Westfalian (England)	Westfalien (Belgien)	Saarbrücker St. (Deutschland)	Saarbrücker St. (Böhmen)	Stefanien (Frankreich)	Allegheny-Kittaning (Nordamerika)	Anthracite Coal C.D. (Nordamerika)	Radstockian (England)	Anthracite Coal E. (Nordamerika)	Upper Coal Meas. Conemaugh (Nordamerika)	Ottweiler St. (Deutschland)	Rotliegendes (Europa)	Unteres Perm (Nordamerika)	Permokarbon Artinsk u. Kungur (Russland)	Perm im eng. Sinne (Russland)	Gondwana (Indien)	Mesozoikum
Archinylacridae .	3 (100)	1 (100)	2 (100)	2 (100)	9 (100)	10 (100)	17 (89)	23 (52)	4 (57)	—	2 (7)	9 (16)	101 (58)	9 (64)	58 (69)	2	1	1	—
Spioblatinidae .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39 (67)	30 (17)	4 (29)	17 (20)	—	—	—	—
Myliacidae . . .	—	—	—	—	—	—	—	21 (48)	3 (43)	1	23 (77)	3 (5)	—	—	—	—	—	—	—
Pseudomyliacidae.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (1)	—	—	—	—	—	—
Neorthroblatinidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16 (10)	—	1 (1)	—	—	—	—
Dictyomyliacidae .	—	—	—	—	—	—	2 (11)	—	—	—	3 (10)	1 (2)	—	—	—	—	—	—	—
Neomyliacidae . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 (3)	—	—	—	—	—	—	—	—
Pteridomyliacidae.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (3)	—	—	—	—	—	—	—	—
Idiomylacidae . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 (3)	—	—	—	—	—	—	—	—
Poroblattinidae . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 (7)	—	—	—	—	—	—	2 (3)
Mesoblattinidae . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (3)	22 (12)	—	2 (2)	—	—	—	2 (3)
Diechoblattinidae .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 (5)	—	—	—	72 (93)
Proteremidae . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (2)	—	—	—	3 (4)
(Blattioidea incertae sedis)	—	1	1	1	3	4	3	14	—	—	1	15	74	11	10	—	—	—	3

Die mesozoische Insektenfauna. (Tabelle VI und VIII.)

Gründlich verändert und scheinbar als neue Schöpfung tritt uns die Fauna des Mesozoikum entgegen. Durch eine grosse Kluft getrennt, scheinen sich bei flüchtiger Betrachtung zwei total verschiedene Tiergesellschaften in der paläozoischen und mesozoischen Fauna gegenüberzustehen: Dort fast durchwegs altertümliche, heute nicht mehr lebende Formengruppen, hier fast nur moderne Typen.

Diese grosse Kluft erweist sich jedoch bei näherer Betrachtung als eine Folge des Zufalles, denn wir kennen nur wenige Insektenreste aus den jüngsten Schichten der Permformation und leider auch erst eine viel zu geringe Zahl aus der langen Triaszeit. Es liegt daher nahe, dass der scheinbar jähe Wechsel in dem Charakter der Insektenwelt nur auf unserer unzulänglichen Kenntnis der vermittelnden Formen beruht. Immerhin ist aber auch bei Berücksichtigung dieses Zufalles nicht zu verkennen, dass die Grenzscheide zwischen Paläozoikum und Mesozoikum auch ein wichtiger Wendepunkt in der Entwicklung des Insektenstammes war, denn von nun an beginnen die heterometabolen Insekten, die das Paläozoikum allein beherrschten, im Verhältnis zu den rasch aufsteigenden holometabolen in den Hintergrund zu treten.

Schon unter den wenigen Insekten, die uns aus der Trias erhalten sind — es sind deren nur 27 —, befinden sich 19 Coleopteren von sehr universellem Gepräge und zwei Megalopteren, also 21 Holometabola, während unter dem Reste von unsicheren Formen vielleicht zwei bis drei Heterometabola enthalten sind. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass schon in der Trias ausser den bereits am Ende des Paläozoikum vorhandenen „modernen“ Gruppen, also den Blattoiden, Mantoiden, Perlarien, Plectopteren, Hemipteroiden, auch schon andere Heterometabola wie echte Odonaten, Orthoptera (Locustoidea), vermutlich auch Embioidea und sehr wahrscheinlich tieferstehende holometabole Insekten, wie z. B. Panorpaten und Neuropteren (s. str.) vorhanden waren, denn diese finden sich schon im Lias in grösserer Zahl und etwas vorgeschrittener Entwicklung.

Die Zahl der im Lias gefundenen Insektenreste ist verhältnissmässig gross (361) und verteilt sich auf verschiedene Fundorte der Schweiz, Englands, und Mecklenburgs, welche verschiedenen Unterabteilungen der Formation angehören, so dass hier der Zufall schon eine geringere Rolle spielt.

Es fanden sich aus der Ordnung Orthoptera im Lias bis jetzt nur 45 Vertreter der Unterordnung Locustoidea, dagegen noch keine einzige Acridioidenart. Nachdem heute fast gleich viele Arten beider Gruppen leben, muss man wohl annehmen, dass auch Acridier erhalten sein müssten, wenn sie schon damals gelebt hätten, denn die Tertiärfunde beweisen uns, dass beide Gruppen gleich gut erhaltungsfähig sind. Die Lias-Locustoiden verteilen sich auf drei Familien, von denen die Elcaniden und Locustopsiden heute nicht mehr vertreten sind. Diese waren stumm, während die dritte Familie, die Grylliden, die bis heute ziemlich unverändert erhalten sind, schon

damals ein ähnliches Zirporgan besaßen, wie in der Gegenwart. Diese Tatsache ist wichtig, denn, insofern wir die Zirporgane von Grylliden und anderen Locustoiden für monophyletische Bildungen halten und nicht die Locustiden von Grylliden ableiten wollen, müssen wir annehmen, dass auch schon im Lias und vermutlich schon in der Trias zirpende Locustiden vorhanden waren.

Aus der Blattaeformienreihe liegen einige mantidenartige Formen vor, die ich in zwei Familien scheidet, welche beide heute nicht mehr existieren: Haglidae und Geinitziidae. Leider ist uns von dem Körper dieser Tiere ebensowenig bekannt, als von jenem der permischen Mantoiden. Blattoidea sind 24 bekannt geworden, die alle in eine uns schon aus dem jüngeren Paläozoikum bekannte Familie Mesoblattinidae gehören. Während im oberen Obercarbon und im Perm die Blattoidea 93 bzw. 85 % aller Insekten betragen, finden wir sie im Lias durch kaum mehr als 6 % vertreten, dafür sind aber 136 Coleopterenarten bekannt geworden, was etwa 37 % der Insektenfauna entspricht. Eine Einteilung dieser Coleopteren in Familien ist mir nicht gelungen, und ich kann nur vermuten, dass neben heute nicht mehr existierenden ursprünglichen Gruppen auch schon einige von den modernen Typen vertreten waren. Auffallende, hochspezialisierte Coleopteren scheinen im Lias aber noch gänzlich zu fehlen. Hymenopteren wurden noch keine gefunden, dürften also noch gar nicht oder nur in geringer Zahl vorhanden gewesen sein.

Perlarien, die sicher schon vorhanden waren, wurden nicht fossil aufgefunden, waren also vermutlich auch damals nicht sehr stark vertreten. Dagegen liegen 17 Odonaten vor, von denen aber nur eine in eine moderne Familie (Gomphidae) einzureihen ist, während die 16 übrigen ausgestorbenen Familien angehören. 15 Arten verteilen sich in fünf Familien der Unterordnung Anisozygoptera, welche heute nur mehr durch eine einzige Reliktform vertreten ist. Die Anisozygopteren haben meist noch ein sehr ursprüngliches Geäder, unterscheiden sich aber bereits von den Protodonaten durch die bekannte Kreuzung der Medialader mit dem Sector radii und durch den Besitz eines Nodus. Eine noch etwas rätselhafte kleine Odonatenform, die ich mit dem Namen Archizygoptera den anderen Unterordnungen gegenüberstellen musste, wird sich vermutlich als aberranter zygopterenähnlicher Seitenzweig der Protodonaten deuten lassen.

Dass im Lias noch weder Plecopteren, noch Megalopteren gefunden wurden, beruht offenbar auf der schon damals geringen Artenzahl dieser Insekten. Von Neuropteren im engeren Sinne findet sich dagegen bereits eine Reihe von Formen, deren Geäder sich als noch ursprünglicher erweist als jenes der tiefststehenden von den heute lebenden Neuropterenfamilien, der Dilariden, Sisyra, Ithone, Berotha etc. Wir haben in diesen liassischen Formen, die ich Prohemerobiidae nenne, offenbar die Vorfahren der Hemerobiiden und damit aller anderen höher spezialisierten Familien vor uns. Übrigens begann bereits im Lias eine höhere Differenzierung durch Veränderung der Flügelform und Vermehrung der Längsadern. Es ist leicht möglich, dass die Larven der Prohemerobiiden noch wie jene der rezenten Sisyra oder wie die Megalopterenlarven im Wasser lebten und durch Extremitätenkiemen atmeten.

Relativ reich vertreten sind im Vergleiche zur Gegenwart schon im Lias jene Formen, welche ich nach ihrem Flügelgeäder als eine eigentümliche Familie der Panorpaten betrachten muss, die Orthophlebiidae. Ich unter-

scheide davon 15 Arten. Phryganoidea (Trichoptera) finden sich im Lias noch in ähnlichem Zahlenverhältnis wie die Panorpaten, sind aber heute viel stärker vertreten als diese. Es ist bemerkenswert, dass der Unterschied im Flügelgeäder zwischen diesen zwei Ordnungen damals noch viel geringer war, als er es heute ist. Lepidoptera sind noch keine gefunden worden, dagegen liegen aber bereits 13 Dipterenarten vor, welche durchwegs der tiefststehenden Gruppe Orthorrhapha nematocera angehören. Die Mehrzahl dieser Dipterenarten erinnert in ihrem Geäder an Ptychopteriden und Tipuliden, unterscheidet sich aber noch hinlänglich von den modernen Familien. Nur eine Art scheint in die Familie Bibionidae zu gehören.

Auch die Hemipteroidenreihe ist im Lias verhältnismässig stark vertreten. Nur bei einer einzigen von den 31 Formen kann ich nicht entscheiden, in welche der zwei modernen Ordnungen sie gehört, und ich rechne sie daher noch zu der aus dem oberen Perm bekannten Ordnung Paläohemiptera, die ich als Bindeglied zwischen den beiden rezenten Ordnungen betrachte. Von diesen letzteren sind die Homoptera durch 23 Arten vertreten, die Hemiptera (Heteroptera) dagegen nur durch 7, während heute weit mehr Hemipteren als Homopteren existieren. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, dass ich keine einzige der bisher aufgefundenen Hemipteren in einer rezenten Familie unterzubringen vermag, ja, dass ich nach dem Flügelbau nicht einmal in der Lage bin, zwischen den beiden Unterordnungen Gymnocerata und Cryptocerata zu unterscheiden, während sich alle Homopteren zwanglos in den rezenten Unterordnungen Auchenorrhyncha und Psylloidea unterbringen lassen, und, abgesehen von fünf Arten, sogar in den modernen Familien Fulgoridae und Jassidae. Nur drei Auchenorrhyncha scheinen mir eine eigene Familie zu bilden, welche ich als Vorläufer der Cercopidae betrachte und Procercopidae nenne. Auch die zwei Psylloiden, deren Geäder noch um eine Stufe tiefer steht, als jenes der modernen Psylloiden, möchte ich in einer eigenen Familie Archipsyllidae unterbringen. Es scheint mir aus diesen Verhältnissen der Schluss auf eine relativ frühere Entwicklung der Homopterenreihe berechtigt.

Aus dem Dogger liegt uns englisches und ortsibirisches Material in geringer Zahl vor — im ganzen etwa 63 Arten. Darunter finden sich 2 Locustoidea, 2 Blattoidea aus der schon im oberen Paläozoikum vertretenen Gruppe der Poroblattinidae, 35 Coleoptera, 3 Perloidea, 7 Odonata aus der Unterordnung Anisozygoptera (meist im Larvenzustande) und eine Gomphide (Anisoptera), 2 Plectoptera, 1 Panorpate (Orthophlebiide) und 3 Lepidoptera. Letztere gehören einer eigenen Familie an, deren nächste Verwandte wohl unter den rezenten Limacodiden, einer noch nicht auf den Besuch von Blüten angewiesenen Familie, zu suchen sein dürften. Ausserdem wurden zwei orthorrhaphe nemocere Dipteren, darunter eine Psychodide, gefunden.

Viel reicher ist das Insektenmaterial aus dem Malm, der uns nicht nur in den weltberühmten lithographischen Schiefen Bayerns, sondern auch im englischen Purbeck und im Kimmeridge von Spanien zahlreiche, oft sehr gut erhaltene Arten liefert. Bis jetzt sind deren etwa 460 festgestellt, unter denen sich 26 Locustoidea, aber noch immer keine Vertreter der Acridioidea und Dermaptera finden. 12 von diesen Arten gehören in die uns aus dem Lias bekannte, heute ausgestorbene Familie der Elcaniden. Bei einigen derselben sind die Hinterbeine erhalten, welche eigentümliche, bewegliche lappenartige Anhänge an den Schienen besitzen, ähnlich jenen, welche sich noch heute bei verschiedenen Orthopterenfamilien finden, aber immer bei Arten, welche auf der Oberfläche des Wassers oder weichen Schlammes gehen können. Auch die Familie der Locustopsiden ist noch vertreten, ebenso jene der Grylliden. Daneben finden sich aber auch schon hochentwickelte Vertreter zirpender Locustidenformen (sechs Arten).

In die Ordnung Phasmoidea stelle ich die bekannten lang- und dünnbeinigen Chresmoden, deren Habitus so sehr an jenen der Hydrometriden (Wasserläufer: Hemiptera gymnocerata) erinnert, dass ich mich zu einem Schlusse auf ähnliche Lebensweise um so mehr für berechtigt halte, als in den lithographischen Schiefen, die eine marine, ziemlich weit von der Küste abgelagerte Bildung sind und daher von Insekten fast nur flugfähige Formen und keine Larven enthalten, dennoch bereits mehrere junge, noch ungeflügelte Chresmoden gefunden wurden. Man kann sich demnach vorstellen, dass gewisse Locustoidea dadurch, dass sie sich auf die Oberfläche des Wassers begaben (siehe Elcanidae!), allmählich ihr Sprungvermögen einbüssten. Bemerkenswert ist, dass es noch heute tiefstehende Phasmoiden gibt (Prisopus), die im Wasser leben. Dass sich Phasmoidenformen später wieder auf das Land begaben und nicht mehr imstande waren, das verlorene Sprungvermögen neu zu erwerben, dass sie dafür aber Kletterbeine bekamen, erscheint mir keineswegs befremdend, denn es wird ziemlich allgemein angenommen, dass eine einmal verloren gegangene Bildung nicht mehr in derselben Form neugebildet werde.

Blattoidea kennen wir aus dem Malm 52, darunter 47 Mesoblattinidae und 3 Diechoblattinidae, Familien, die uns beide schon seit dem Paläozoikum bekannt sind.

Unter den 138 Coleopteren finden sich bereits etwas ausgeprägtere Typen wie Carabidae, Hydrophilidae, Elateridae, Buprestidae, vermutlich auch Chrysomelidae, Dytiscidae u. a. Sichere Rhyngophoren liessen sich ebenso wenig feststellen als Lamellicornier.

Von hohem Interesse ist eine Reihe von Formen, welche auch vielfach im Systeme herumgeworfen worden waren, die aber schon von Deichmüller als zweifellose Hymenopteren erkannt und mit den bekannten Siriciden (Holzwespen) in Beziehung gebracht wurden, obwohl ihr Flügelgeäder noch auf einer viel tieferen Stufe steht, als jenes der ursprünglichsten unter den noch heute lebenden Formen. Ich bezeichne diese Tiere als Pseudosiricidae und möchte als phylogenetisch sehr wichtigen Charakter derselben die noch viel besser als bei den heute lebenden Nachkommen erhaltenen zahlreichen Längsaderreste hervorheben. Die „Flügelzellen“ sind noch weit weniger scharf ausgeprägt, und man wird unwillkürlich durch die Betrachtung solcher Flügel an heterometable Tiere, wie etwa Blattoiden oder Orthopteroiden er-

innert. Der das Hinterleibsende überragende kräftige Legebohrer und der walzenförmige Körper dieser fossilen Hymenopteren lässt auf eine ähnliche Lebensweise schliessen, wie jene der Siriciden. Eine Hymenopterenform aus dem Kimmeridge Spaniens zeichnet sich dagegen durch einen sehr stark verlängerten Legebohrer aus und erinnert dadurch an Pimpliden. Leider ist mir dieses Tier nur nach einer mangelhaften Abbildung bekannt, so dass ich nicht sicher entscheiden kann, ob es noch zu den Symphyten oder schon zu den Apocriten gehört. Auf jeden Fall aber ist es eine bereits etwas höher spezialisierte Form und ihr Vorkommen im Kimmeridge deutet darauf hin, dass die ersten Hymenopteren in noch tieferen Schichten, vielleicht im Lias oder schon in der Trias zu suchen sein werden.

Von hohem Interesse sind die 32 Odonaten des Malm, von denen nur mehr 9 in die Stammgruppe Anisozyoptera gehören, 9 dagegen in die Unterordnung Zygoptera und 23 zu den Anisopteren. Von den Zygopteren gehören 5 in die moderne Familie Epallagidae, von den Anisopteren 17 in die noch heute lebende Familie Gomphidae und 6 in eine wieder ausgestorbene Familie Aeschnidiidae. Diese Zahlenverhältnisse gewinnen an Interesse, wenn man sie mit den heute herrschenden vergleicht (Tabelle VII), woraus sich ergibt, dass die Anisozyoptera heute durch eine einzige Form, die Zygopteren durch etwa 1000 und die Anisopteren durch etwa 1300 Arten vertreten sind, von welcher letzteren nur 300 auf Gomphiden und 150 beziehungsweise 850 auf Aeschniden und Libelluliden entfallen, die wir beide aus dem Jura noch nicht kennen.

Plectoptera sind etwa 16 gefunden worden, darunter noch eine Anzahl mit fast gleich grossen Vorder- und Hinterflügeln, ein Zustand, der heute kaum mehr vorkommt.

Dass noch keine Megalopteren gefunden wurden, beweist wohl, dass diese Tiere auch damals schon selten waren. Dagegen liegen 23 echte Neuropteren vor, von denen noch 9 in die uns aus dem Lias bekannte Gruppe der Prohemerobiiden gehören, während sich weitere 9 in drei neue Familien, Nymphitidae, Kalligrammidae und Mesochrysopidae verteilen. Keine der jurassischen Neuropterenformen lässt sich in eine der rezenten Familien einreihen, wenn auch schon entschiedene Anklänge an solche wahrzunehmen sind.

Panorpaten scheinen schon damals im Rückgange begriffen gewesen zu sein, denn sie sind nur durch zwei Orthophlebiiden vertreten. Gleichfalls spärlich finden sich die Phryganoidea (5 Arten), dagegen wurden bis jetzt schon 11 Arten aus jener Lepidopterenfamilie nachgewiesen, die wir schon aus dem Dogger kennen und mit dem Namen Paläontinidae bezeichneten. Die Formen dieser Gruppe waren sicher sehr gute Flieger und hatten einen relativ dicken kurzen Leib. Wenn sie auch noch in mancher Hinsicht ursprüngliche Verhältnisse aufweisen, so sind sie doch andererseits schon wieder zu hoch entwickelt, um als Stammgruppe aller Lepidopteren betrachtet werden zu können. Die Urlepidopteren dürften daher schon im Lias gelebt haben.

Ausser 14 nematoceren orthorrhaphen Dipteren wurde im Malm auch eine brachycere Orthorrhaphenform gefunden, und zwar eine Nemestrinide. Dass dieses Tier zu den kurzrüsseligen Arten der Familie gehört, welche noch nicht auf den Blütenbesuch angewiesen sind, ist gewiss von Interesse, ebenso wie das Fehlen der cyclorrhaphen Dipteren.

Von Hemipteren (Heteropteren) fanden sich 14 Arten, von denen 6 zu den Gymnoceraten gehören, während 7 deutlich als Cryptocerata, also als Wasserwanzen zu erkennen sind. Letztere verteilen sich auf die modernen Familien Nepidae, Belostomidae, Naucoridae, Notonectidae und Corixidae. Homoptera fanden sich nur 11 Arten, darunter 5 Fulgoriden, 5 der Familie nach nicht sicher zu bestimmende andere Auchenorrhyncha und eine relativ tiefstehende Aphidoide.

Leider sind die Funde, die uns das oberste, jüngste Gied des Mesozoikum, die Kreide, überlieferte, nur sehr spärlich und meist auch mangelhaft erhalten. Es sind zum grossen Teile nicht Abdrücke von Insekten, sondern von solchen erzeugte Gehäuse, Blattdeformationen usw.: Eine Blattoidenart aus Nordamerika, 24 Coleopteren, 1 Hymenopterengalle aus Europa, 1 Odonate aus Australien, welche interessanterweise in die aus dem Malm Europas bekannte, jetzt ausgestorbene Familie Aeschnidiidae gehört, einige Phryganoidengehäuse aus Europa, ein Stück aus einem Flügel, der einer Singcicade angehört haben dürfte, und etwa 4 Cocciden oder deren Gallen auf Eucalyptusblättern aus Europa, das ist alles, was sich bisher aus dieser langen Periode halbwegs sicher feststellen liess.

Es ist ebenso schwierig, die Physiognomik der mesozoischen Insektenfauna zu schildern, als jene der heute lebenden Insektenwelt, denn die einzelnen Faunen, aus denen uns Reste erhalten sind, erweisen sich als bereits stark differenziert. Im Gegensatz zum Paläozoikum trägt, wie wir schon oben hervorgehoben haben, die Insektenwelt des Mesozoikum schon ein sehr modernes Gepräge, indem die tiefstehenden heterometabolen Formen in ihrer Entwicklung weit hinter den höher spezialisierten holometabolen Typen zurückbleiben.

Wenn auch noch kaum eine der heute bestehenden Gattungen im Mesozoikum vorhanden war, so stimmten doch schon in vielen Fällen die Familien und fast ausnahmslos die Ordnungen mit den rezenten überein. Auch waren, vielleicht mit Ausnahme der Warmblüterparasiten, schon damals alle modernen Ordnungen vertreten, freilich noch vielfach in tieferstehenden Formen und in anderen Zahlenverhältnissen. Es gab neben grossen Riesenformen auch schon sehr viele kleine Insekten, viele gute Flieger und zweifellos so manche typisch phytophage Arten unter den Coleopteren, Hymenopteren, Hemipteroiden und Lepidopteren. Vielleicht bestanden auch schon engere Anpassungen an Pflanzen, wie Schutzfärbungen usw. Aber, obwohl schon fast alle Ordnungen vorhanden waren, aus denen sich heute das Heer der blütenbesuchenden Insekten zusammensetzt, wie die Coleopteren, Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, so fand sich doch noch keine Art aus den typisch blütenbesuchenden Gattungen und Familien dieser Ordnungen: die Pseudosiriciden waren ebensowenig Blumenfreunde wie die Paläontiniden und die kurzrüsslige Nemestrinide. Wollen wir also dem Einflusse der Umgebung auf die moderne Entfaltung des Insektenstammes im Mesozoikum eine Rolle zuschreiben, so müssen wir wohl nicht das Hauptaugenmerk auf die Pflanzen-

welt werfen, die ja bis zur Kreide von jener des Paläozoikum nicht wesentlich verschieden war. Zumindest wird es nicht angezeigt sein, die wesentlichen Änderungen in der Insektenwelt, also die Entstehung der holometabolen Gruppen mit der Pflanzenwelt in Beziehung zu bringen, denn weder die ersten Coleopteren, noch die Megalopteren, Neuropteren und Panorpaten lassen auf eine phytophage Lebensweise schliessen, und selbst bei Hymenopteren erscheint es mir nicht angezeigt, die holzbohrenden Larven der Siriciden als die primären zu betrachten. Es ist im Gegenteil sehr wahrscheinlich, dass die ersten Hymenopteren freilebende, beintragende und vielleicht sogar carnivore oder polyphage Larven hatten.

Wie wir bei Besprechung der paläozoischen Insektenfauna ausgeführt haben, spricht vieles dafür, dass die Holometabolie, also die Einschaltung eines Ruhestadiums in die postembryonale Entwicklung, in welchem erst die Flugorgane und häufig auch viele andere Körperteile der Imago mit einem Rucke zur Ausbildung gelangen, in erster Linie auf die Abkürzung der Frassperiode, welche den betreffenden Jugendformen nicht mehr Zeit genug liess, diese Organe allmählich aufzubauen, zurückzuführen sein dürfte. Dass eine Abkürzung der Frassperiode auf den Jahreszeiten, also in erster Linie auf einer Frostperiode beruhen muss, liegt wohl nahe und wurde auch schon von anderer Seite (Haacke, Schöpfung der Tierwelt. 1893) zur Erklärung der Holometabolie herangezogen. Es liegt mir vollkommen ferne, die Entstehung aller hochspezialisierten bei den holometabolen Insekten im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung erworbenen, speziellen Lebensbedingungen angepassten Larvenformen auf diesen Faktor zurückführen zu wollen, sondern nur die ursprüngliche und erste Erscheinungsform der vollkommenen Verwandlung. Als solche betrachte ich nur die Einschaltung eines ruhenden Puppenstadiums und die Verschiebung der Flügelbildung in dieses Stadium. Es erscheint mir sehr begreiflich, dass gerade die Flügel es waren, deren Entwicklung zuerst hinausgeschoben wurde, weil sie ja für das Leben der Larve vollkommen bedeutungslos waren. Beine, Kiefer, Fühler und Augen dagegen benötigten die gewiss noch freilebenden und vermutlich räuberischen ersten Holometabolenlarven, und erst mit der weiteren Anpassung an ganz bestimmte Lebensweisen (Parasitismus etc.) wurden von Fall zu Fall auch diese Organe der Larve entbehrlich, und es konnte ihre Ausbildung, sowie jene der Flügel, in das ruhende Puppenstadium verlegt werden.

Dass sich während der Carbonzeit, in der, nach der üppigen Vegetation und nach dem Fehlen von „Jahresringen“ in den Baumstämmen zu schliessen, bis in die Nähe der Pole ein sehr gleichförmiges, mildes Klima ohne Frost- oder Trockenheitsperioden herrschte, noch keine vollkommene Verwandlung bei Insekten entwickelte, erscheint begreiflich. Wir müssen daher, vorausgesetzt, dass unsere Ansicht über die Ursache der Holometabolie richtig ist, die Tatsache des gleichzeitigen Erscheinens mehrerer holometaboler Insektengruppen (Coleopteren, Megalopteren, Neuropteren, Panorpaten), zu Beginn des Mesozoikum, also an der Grenzscheide der primären und sekundären Erdperiode durch eine gewaltige weitreichende Veränderung des Klimas zu erklären suchen, durch ein Ereignis, welches den Eintritt kalter oder trockener Perioden hervorrief: also eine starke Abkühlung, eine Eiszeit.

Die Geologie hat nun tatsächlich zahlreiche Anhaltspunkte zur Annahme einer permischen Eiszeit gewonnen. Blocklehme und andere Gletscherspuren deuten auf eine weitgehende Vereisung der südlichen Hemisphäre hin und reichen von Süden her bis nach Indien. Dass die Anhäufung enormer Eismassen auf der einen Hemisphäre auch das Klima der anderen wesentlich beeinflusste, ist um so mehr anzunehmen, als sich auch bereits in den Ablagerungen der Permformation Anzeichen von Wüstenbildungen und von Verarmung der Landflora und Fauna geltend machten, und wir werden daher kaum fehlgehen, wenn wir die tiefgreifendsten Änderungen, welche der Übergang der primären zur sekundären Erdperiode in der Insektenwelt hervorrief, direkt oder indirekt auf die permische Eiszeit zurückführen. Durch Kälte und Dürre mag die üppige, aber nur einem feuchten, milden Klima angepasste primäre Insektenfauna stark dezimiert worden sein, und nur an einzelnen klimatisch günstigeren Orten mögen die anpassungsfähigsten Formen der Vernichtung entgangen sein.

Mit dieser Annahme steht nicht nur die Tatsache in Einklang, dass in der tiefsten Formation der Sekundärperiode, in der Trias, trotzdem viele geeignete Ablagerungen vorhanden sind, die Insektenreste zu den grössten Seltenheiten gehören und dass die bisher festgestellten Arten fast alle zu den holometabolen, also zu den nach unserer Annahme klimatisch angepassten Formen gehören.

Weitgehende Transgressionen des Meeres beschränkten die Landgebiete der Triaszeit hauptsächlich auf das nördliche Europa, das östliche Nordamerika, Südafrika und Argentinien. In den beiden zuletzt genannten südlichen Gebieten dürfte sich nach der permischen Eiszeit kaum eine reichliche autochthone Insektenfauna erhalten haben, so dass wir den Ausgangspunkt für die mesozoische Insektenfauna und damit auch für die heute auf der ganzen Welt verbreiteten rezenten Formen wohl wieder auf der nördlichen Hemisphäre zu suchen haben werden. Wir können uns ganz gut vorstellen, dass jene alten Formen, welche imstande waren, die mageren Jahre des Perm zu überstehen, und jene durch den Einfluss des schlechten Klimas aus solchen hervorgegangenen höher angepassten neuen Tiere in den nun folgenden fetten Jahren sich wieder weiter differenzieren und verhältnismässig rasch über weite Gebiete verbreiten konnten. Es darf uns daher nicht wundern, wenn wir schon in der Trias in Queensland Käfer finden und wenn wir die zahlreichen Liasinseln unserer Gegenden von einer formenreichen Fauna bevölkert finden, von einer Fauna, die in ihrem Charakter auf weit auseinander liegenden Inseln nicht wesentlich verschieden war. Wir finden nämlich dieselben charakteristischen Formen, die ich geradezu als Leitfossilien bezeichnen möchte, die Elcaniden, Anisozygopteren, Orthopblebiden, Mesoblattiniden und Prohemerobiiden im unteren und oberen Lias der Schweiz, Norddeutschlands und Englands. Was uns aber an dieser Fauna besonders auffällt, ist die fast ausnahmslos sehr geringe Grösse der Insekten, die besonders bei den Dobbertiner Funden auffällt, und der gänzliche Mangel von Riesenformen. Im Durchschnitt waren die Insekten damals viel kleiner als ihre heute in denselben Gegenden lebenden Nachkommen.

Soll man nun diese auffallende Erscheinung aus dem insularen Charakter der uns überkommenen Faunen erklären? Ich glaube nicht, denn der ver-

kleinernde Einfluss des engen Raumes macht sich heute gerade in der Insektenwelt nirgends merklich geltend, und wir finden im Gegenteile gerade auf Inseln oft recht stattliche Formen, vorausgesetzt, dass daselbst ein günstiges Klima und reichlich Futter vorhanden ist. Das Klima wird also auch in diesem Falle wieder zur Erklärung dienen müssen, und wir werden zu der Annahme gedrängt, dass in der Liaszeit in den Breiten vom 46.—55.^o in Westeuropa nicht nur keine tropischen oder subtropischen, sondern höchstens der gemässigten Zone entsprechende Verhältnisse geherrscht haben dürften. Nachdem nun, nach der Flora (viele grosse Cycadeen, Riesenfarne und baumartige Equisetaceen etc.) und nach der mächtigen Entwicklung von Riffkorallen zu schliessen, in Mitteleuropa wenigstens während der oberen Trias jedenfalls ein tropisches Klima herrschte, müssten wir also für den Lias eine neue Periode der Abkühlung annehmen. Für eine solche Annahme dürfte auch der Umstand sprechen, dass in den genannten Breiten keine liassischen Riffkorallen nachweisbar sind, und dass überhaupt auch die marine Fauna hier im Gegensatz zu den mediterranen Gebieten ein ärmliches Gepräge zeigt. Auch sind die baumartigen Equisetaceen verschwunden und die Cycadeen nicht so mächtig entfaltet wie in der Trias¹⁾.

Besonders scharf tritt das kümmerliche Aussehen der Liasinsekten hervor, wenn wir die Fauna des mittleren und namentlich des oberen Jura zum Vergleiche heranziehen, denn hier erscheinen die mit den liassischen nahe verwandten und in denselben Breiten lebenden und gleichfalls insularen Arten sehr wohlgenährt. Besonders die Fauna des bayerischen lithographischen Schiefers macht einen geradezu tropischen Eindruck. Wir finden da Locustidenformen, die an Grösse mit den grössten heute lebenden Tropenbewohnern wetteifern; wir finden Libellen, die grösser sind als alle heute lebenden, ferner Riesenformen von Neuropteren, gegen welche die noch heute in den Tropen lebenden Nachkommen als wahre Zwerge erscheinen. Die Durchschnittsgrösse der Malm-Insekten beträgt etwa das Doppelte von jener der Lias-Insekten gleicher Breitengrade. Dass ein tropisches Gebiet, wie es die von Korallenriffen umgebenen Küsten der über das heutige Mitteleuropa verteilten Inseln des Jura und Kreidemeeres war, neue und hochspezialisierte Formen hervorbringen konnte, ist wohl erklärlich. Zu solchen Formen rechne ich die Belostomiden, Phasmoiden, Psychopsiden und Singcikaden, welche auch heute fast ausschliesslich auf die heissen Länder beschränkt sind und offenbar bis auf den oberen Jura zurück reichen.

¹⁾ Heer schliesst aus den Insekten und Cycadeen auf ein tropisches Lias-Klima, hält sich aber dabei hauptsächlich an die nach unserer Ansicht unrichtig gedeuteten Coleopteren (Buprestiden), die er fälschlich mit heute in den Tropen lebenden Formen vergleicht, und an die fälschlich für Termiten gehaltenen Elcaniden. Es bleiben somit nur die Cycadeen, welche für ein tropisches oder subtropisches Klima ins Treffen geführt werden könnten. Nachdem aber die heute lebenden Cycadeen als Reliktformen zu betrachten sind, ebenso wie die heute lebenden Crinoiden oder schalentragenden Cephalopoden und nachdem sich solche Relikte begrifflicher Weise nur in besonders begünstigten Gegenden zu erhalten pflegen, scheint es mir nicht angezeigt, aus den heutigen Existenzbedingungen solcher Tier- oder Pflanzengruppen ohne weiteres auf die Verhältnisse zu schliessen, welche zur Zeit ihres Entwicklungsmaximums herrschten. Mit anderen Worten: Ich glaube, dass im Mesozoikum auch Cycadeen in einem gemässigten Klima leben konnten. Übrigens gibt es noch heute in Japan und Amerika Cycadeen in subtropischen oder fast gemässigten Klimaten.

Zu einer Gliederung der mesozoischen Festlandgebiete in tiergeographischer Beziehung reichen die bisherigen Insektenfunde schon aus dem Grunde nicht aus, weil sie mit wenigen Ausnahmen aus einem beschränkten Territorium stammen. So lange wir keine Ahnung davon haben, was für Formen damals die grossen Kontinente von Nord- und Südamerika, Afrika und Indo-Australien beherbergten, dürfen wir es nicht wagen, irgend einen weitergehenden Schluss zu ziehen. Immerhin können wir aber als bemerkenswerte Tatsache erwähnen, dass von den heutigen Faunen jene Australiens die grösste Ähnlichkeit mit der Fauna des europäischen Mesozoikum erhalten hat: Die nächsten Verwandten der jurassischen Lepidopteren, die Limacodiden, sind heute besonders in Australien vertreten, ebenso die nächsten Verwandten der jurassischen Prohemerobiiden, die Psychopsiden; gallenerzeugende Eucalyptuscocciden finden sich heute nur in Australien usw. Aber auch in anderen Gebieten haben sich einzelne mesozoische Typen als Relikte erhalten, wie z. B. das einzige überlebende Anisozygoteron, die japanische *Neopaläophlebia superstes* Selys u. v. a.

An Charakterfossilien, die uns eventuell auch bei der Altersbestimmung mesozoischer Schichten dienen können, fehlt es keineswegs. Als Beispiele seien erwähnt: die kleinen Orthophlebien, Prohemerobiiden und Elcanen für den Lias; die grossen Paläontiniden, die prachtvollen Neuropteren und Locustoiden für Dogger und Malm usw. Auch werden wir aus der Bearbeitung der Tertiärinsekten ersehen, dass man im allgemeinen aus einer Verschiedenheit der Familien (im Vergleiche zu den rezenten) auf ein mindestens mesozoisches Alter der betreffenden Fossilien schliessen kann.

Tabelle VI.

Verteilung der Insektenarten auf die Unterabteilungen der mesozoischen Formationen.

In absoluten Zahlen.

	Zahl der mesozoischen Arten	Trias			Jura				Kreide	
		Bunter Sandstein	Muschelkalk	Keuper	Unt. Lias	Ober. Lias	Dogger	Malm	Untere	Obere
Kl.: Pterygogenea	965	2	1	?24	167	194	63	465	15	32
U.-Kl.: Orthopteroidea	86	—	—	—	13	41	2	30	—	—
Ord.: Orthoptera	82	—	—	—	13	41	2	26	—	—
U.-Ord.: Locustoidea	82	—	—	—	13	41	2	26	—	—
Fam.: Elcanidae	52	—	—	—	7	33	—	12	—	—
Fam.: Locustopsidae	8	—	—	—	1	4	1	2	—	—
Fam.: Locustidae (s. l.)	6	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Fam.: Gryllidae	4	—	—	—	—	2	—	2	—	—
(incertae sedis)	12	—	—	—	5	2	1	4	—	—

	Zahl der mesozoischen Arten	Trias			Jura				Kreide	
		Bunter Sandstein	Muschelkalk	Keuper	Unt. Lias	Ober. Lias	Dogger	Malm	Untere	Obere
Ord.: Phasmoidea	4	—	—	—	—	—	—	4	—	—
Fam.: Chremodidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
(incerta sedis)	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
U.-Kl.: Blattaeformia	77	—	—	—	10	22	2	52	—	1
Ord.: Mantoidea	8	—	—	—	5	3	—	—	—	—
Fam.: Haglidae	5	—	—	—	5	—	—	—	—	—
Fam.: Geinitziidae	3	—	—	—	—	3	—	—	—	—
Ord.: Blattoidea	79	—	—	—	5	19	2	52	—	1
Fam.: Problattinidae	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—
Fam.: Mesoblattinidae	72	—	—	—	5	19	—	47	—	?1
Fam.: Diechoblattinidae	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—
(incertae sedis)	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
U.-Kl.: Coleopteroidea	352	—	1	18	103	33	35	138	10	14
Ord.: Coleoptera	352	—	1	18	103	33	35	138	10	14
U.-Kl.: Hymenopteroidea	17	—	—	—	—	—	—	16	—	1
Ord.: Hymenoptera	17	—	—	—	—	—	—	16	—	1
U.-Ord.: Symphyta	16	—	—	—	—	—	—	15	—	1
Fam.: Pseudosiricidae	15	—	—	—	—	—	—	15	—	—
(incertae sedis)	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
U.-Ord.: ? Apocrita	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fam.: ? Ephialtitidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
U.-Kl.: Perloidea	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—
Ord.: Perlaria	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—
U.-Kl.: Libelluloidea	67	—	—	—	6	11	8	41	1	—
Ord.: Odonata	67	—	—	—	6	11	8	41	1	—
U.-Ord.: Anisozygoptera	31	—	—	—	6	9	7	9	—	—
Fam.: Diastatommidae	2	—	—	—	1	1	—	—	—	—
Fam.: Heterophlebiidae	3	—	—	—	1	2	—	—	—	—
Fam.: Tarsophlebiidae	4	—	—	—	1	—	—	3	—	—
Fam.: Stenophlebiidae	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—
Fam.: Isophlebiidae	3	—	—	—	—	—	1	2	—	—
(incertae sedis)	16	—	—	—	3	6	6	1	—	—
U.-Ord.: Archizygoptera	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Protomyrmeleonidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
U.-Ord.: Zygoptera	9	—	—	—	—	—	—	9	—	—
Fam.: Epallagidae	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—
Fam.: Steleopteridae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
(incertae sedis)	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—
U.-Ord.: Anisoptera	26	—	—	—	—	1	1	23	1	—
Fam.: Gomphidae	19	—	—	—	—	1	1	17	—	—
Fam.: Aeschnidiidae	7	—	—	—	—	—	—	6	1	—
U.-Kl.: Ephemeroidea	18	—	—	—	—	—	2	16	—	—
Ord.: Plectoptera	18	—	—	—	—	—	2	16	—	—
U.-Kl.: Neuropteroidea	39	2	—	—	—	14	—	23	—	—
Ord.: Megaloptera	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Fam.: Chaulioditidae	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Ord.: Neuroptera	37	—	—	—	—	14	—	23	—	—
Fam.: Prohemerobiidae	22	—	—	—	—	13	—	—	—	—

	Zahl der mesozoischen Arten	Trias			Jura				Kreide	
		Bunter Sandstein	Muschelkalk	Keuper	Unt. Lias	Ober. Lias	Dogger	Malm	Untere	Obere
Fam.: Solenoptilidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Nymphitidae	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—
Fam.: Kalligrammidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Fam.: Mesochrysopidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
(incertae sedis)	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—
U.-Kl.: Panorpoidea	85	—	—	—	6	35	6	37	—	1
Ord.: Panorpatae	18	—	—	—	4	11	1	2	—	—
Fam.: Orthophlebiidae	18	—	—	—	4	11	1	2	—	—
Ord.: Phryganoidea	19	—	—	—	2	11	—	5	—	1
Fam.: Necrotauliidae	15	—	—	—	2	10	—	3	—	—
(incertae sedis)	4	—	—	—	—	1	—	2	—	1
Ord.: Lepidoptera	14	—	—	—	—	—	3	11	—	—
Fam.: Palaeontinidae	12	—	—	—	—	—	3	9	—	—
(incertae sedis)	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Ord.: Diptera	34	—	—	—	—	13	2	19	—	—
U.-Ord.: Orthorrhapha	30	—	—	—	—	13	2	15	—	—
(Orthorrhapha nemato-										
cera)	29	—	—	—	—	13	2	14	—	—
Fam.: Protorhyphidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Mycetophilidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Fam.: Bibionidae	2	—	—	—	—	1	—	1	—	—
Fam.: Psychodidae	3	—	—	—	—	—	1	2	—	—
Fam.: Eoptychopteridae	3	—	—	—	—	3	—	—	—	—
Fam.: Architipulidae	8	—	—	—	—	8	—	—	—	—
Fam.: Tipulidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
(incertae sedis)	9	—	—	—	—	—	1	8	—	—
(Orthorrhapha brachy-										
cera)	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fam.: Nemestrinidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
(Diptera incertae sedis)	4	—	—	—	—	—	—	4	—	—
U.-Kl.: Hemipteroidea	61	—	—	—	6	25	—	25	1	4
Ord.: Palaeohemiptera	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Fam.: Dymorphoptilidae	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Ord.: Hemiptera (Heteroptera)	21	—	—	—	2	5	—	14	—	—
U.-Ord.: ?	7	—	—	—	2	5	—	—	—	—
Fam.: Archegocimicidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Progonocimicidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Eocimicidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Aphlebocoridae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Pachymeridiidae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Fam.: Protocoridae	2	—	—	—	2	—	—	—	—	—
U.-Ord.: Gymnocerata	6	—	—	—	—	—	—	6	—	—
(incertae sedis)	6	—	—	—	—	—	—	6	—	—
U.-Ord.: Cryptocerata	7	—	—	—	—	—	—	7	—	—
Fam.: Nepidae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Fam.: Belostomidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fam.: Naucoridae	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—

	Zahl der mesozoischen Arten.	Trias			Jura				Kreide	
		Bunter Sandstein	Muschelkalk	Keuper	Unt. Lias	Ober. Lias	Dogger	Malm	Untere	Obere
Fam.: Notonectidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fam.: Corixidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
(Hemiptera incertae sedis)	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Ord.: Homoptera	39	—	—	—	3	20	—	11	1	4
U.-Ord.: Auchenorhyncha	32	—	—	—	3	18	—	10	1	—
Fam.: Fulgoridae	19	—	—	—	1	13	—	5	—	—
Fam.: Procercopidae	3	—	—	—	—	3	—	—	—	—
Fam.: Jassidae	4	—	—	—	2	2	—	—	—	—
Fam.: Cicadidae	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—
(incertae sedis)	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—
U.-Ord.: Psylloidea	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—
Fam.: Archipsyllidae	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—
U.-Ord.: Aphidoidea	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fam.: Genaphidae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
U.-Ord.: Coccoidea	4	—	—	—	—	—	—	—	—	4
(incertae sedis)	4	—	—	—	—	—	—	—	—	4
(Pterygogenea incertae sedis)	144	—	—	(?) 2	23	13	5	87	3	11

Die kainozoische Insektenfauna. (Tabelle VII, VIII.)

Aus den verschiedenen Stufen dieser vom Mesozoikum bis zur Gegenwart reichenden Periode ist bis jetzt die nicht unbedeutende Zahl von 5800 Insektenarten bekannt geworden. Unter all diesen Arten ist aber keine, die sich nicht zwanglos in eine der auf lebende Formen begründeten Familien einreihen liesse, und ein grosser Teil passt sogar schon in die modernen Genera. Dagegen haben sich die Species, wenigstens jene der Tertiärformation, fast ausnahmslos als von den rezenten verschieden erwiesen, und nur in der Quartärperiode (Pleistocän, Diluvium) findet man bereits eine erhebliche Zahl moderner Species, freilich auch da noch mit kleinen Differenzen ausgestattet, die zur Aufstellung eigener Rassen oder Varietäten berechtigen werden.

Von den typisch mesezoischen Familien konnte fast keine mehr im Tertiär nachgewiesen werden. Dafür war aber schon die überwiegende Mehrzahl der modernen Familien vertreten, und bei den wenigen, die noch nicht nachgewiesen werden konnten, lässt sich aus diesem letzteren Umstande nicht ohne weiteres ein Schluss auf ihre Nichtexistenz ziehen. Es muss da eben berücksichtigt werden, dass ja auch tertiäres Material in grösserer Menge nur aus Europa und Nordamerika vorliegt, dass also gewisse Familien schon damals anderwärts vertreten gewesen sein können. Auch wird wohl gewiss schon im Tertiär manche Familie artenarm gewesen sein, so dass man

aus ihrem Fehlen in einer im Vergleiche zu der rezenten doch noch kleinen tertiären Insektensammlung keinen weiteren Schluss ziehen darf.

Was aus dem Tertiär bekannt ist, lässt sich kurz in folgendem zusammenfassen:

Die Orthoptera sind durch 44 Locustoidea vertreten und durch 28 Acridioidea; von ersteren entfallen 27 auf das Paläogen und 17 auf das Neogen, von letzteren 6 auf das Paläogen und 22 auf das Neogen, während in der Gegenwart beide Gruppen ungefähr gleich stark vertreten sind. Man sieht aus diesen Zahlen ganz gut, wie die ältere uns schon aus dem Mesozoikum bekannte Gruppe mit dem Fortschreiten der Zeit in ihrer Entwicklung hinter der jüngeren, die wir im Mesozoikum noch nicht fanden, zurückbleibt. Unter den Locustoiden sind bereits alle heute lebenden grossen Familien (Locustidae, Gryllidae, Tridactylidae und Gryllotalpidae) vertreten. Phasmoidea sind 4 gefunden worden, was perzentuell ausgedrückt etwa nur einem Zehntel der heute lebenden Formenzahl entsprechen mag. Es bestätigt sich dadurch meine Ansicht über das relativ geringe Alter dieser Gruppe, mit welcher Ansicht ich in einen Gegensatz zu vielen anderen Autoren komme, denn ich halte die Phasmoiden für jurassischen Ursprunges, während andere deren Existenz schon im Paläozoikum nachweisen wollen. Dermaptera (Ohrwürmer) treten zum erstenmale in 4 Arten im unteren Tertiär auf und sind auch im oberen durch 14 Arten vertreten. Es scheint also, als ob diese Gruppe in früherer Zeit auch nicht viel artenreicher gewesen wäre, als sie es heute ist. Diploglossaten wurden noch nicht gefunden, was bei halbparasitisch auf Säugetieren lebenden und überhaupt erst in einer einzigen Art bekannten Tieren nicht merkwürdig sein kann. Thysanoptera sind 24 bekannt geworden, und sie gehören fast alle in die tieferstehende Unterabteilung, zu den Terebrantien, die damals schon fast so weit spezialisiert waren, als sie es heute sind. Es ist demnach leicht möglich, dass ihre Entstehung schon in das Mesozoikum, etwa in die Kreide fällt.

Mantoidea sind schwach vertreten und nur in 3 Formen bekannt geworden, die Blattoidea dagegen in 34 Arten, das ist perzentuell schwächer als im Jura, aber doch noch stärker als heute. Termiten fanden sich etwa 55 Arten, also perzentuell etwa 10mal so viel als in der Gegenwart. Ich möchte daraus aber noch nicht folgern, dass sie tatsächlich schon im Tertiär stärker vertreten waren als heute, denn gerade die Termiten gehören wie die Ameisen zu jenen Formen, welche in grossen Individuenmassen schwärmen und als plumpe Flieger dann leicht in jene Situationen gelangten, die zu ihrer Fossilifikation führen mussten. Zudem wäre hier auch noch in Rechnung zu ziehen, dass vielleicht einige der beschriebenen Arten sich als identisch entpuppen werden. Auch von Psociden haben wir eine relativ hohe Zahl von 18 Arten zu verzeichnen, wogegen die heute viel artenreicheren parasitischen Mallophagen und Pediculiden begreiflicherweise fossil noch nicht nachgewiesen sind.

Von Coleopteren fanden sich an die 2000 Arten, was einem ähnlichen Perzentverhältnisse unter der Gesamtheit der Insektenwelt entsprechen dürfte, wie es heute herrscht. Nachdem nun die Zahl der tertiären Arten etwa $\frac{1}{100}$ von jener der rezenten beträgt, so ist, eine ähnliche Verteilung der Arten

auf die Familien wie in der Gegenwart vorausgesetzt, nicht zu erwarten, dass unter dem vorliegenden tertiären Material schon alle artenarmen Familien vertreten seien, ja, es müsste geradezu ein Zufall sein, wenn von einer Familie, die weniger als 80 Arten zählte, überhaupt eine Art gefunden worden wäre. Wir dürfen also aus dem Fehlen der Rhysodiden, Platypsylliden, Sphaeriiden, Derodontiden etc. nicht auf ein posttertiäres Alter derselben schliessen, ebensowenig als wir aus dem Vorkommen einzelner Cupediden, Lymexyloniden, Lyctiden, Nosodendriden und Pyrochroiden etc. schon auf eine damals reichere Entwicklung dieser Familien schliessen dürfen, denn in solchen Fällen ist wohl dem Zufalle Tür und Tor geöffnet. Wenn wir aber z. B. von den heute 900 Arten zählenden Brenthididen nichts im Tertiär finden oder von den heute in etwa 12000 Arten vertretenen Tenebrioniden nur 32 Arten, während andererseits die heute in etwa 17000 Arten vorhandenen Carabiden durch 173 oder die heute nur 4000 Arten zählenden Canthariden und Melyriden durch 48 oder endlich die heute 7000 Arten zählenden Eateriden durch 81 tertiäre Arten repräsentiert sind, so reizt diese Tatsache bereits zum Nachdenken, und ich glaube nicht, dass man einen so auffallenden Unterschied durch die den heutigen Tenebrioniden eigene geringere Flugfähigkeit allein wird erklären können. Ob man nun aus der relativ schwachen Vertretung im Tertiär bei den Tenebrioniden oder Brenthididen auf eine relativ späte Entwicklung dieser Gruppen oder auf eine verschiedene geographische Verbreitung schliessen soll, diese und viele analoge Fragen zu entscheiden, fühle ich mich nicht berufen. Aber ich würde mich sehr darüber freuen, wenn ein gewiegter Coleopterologe hier weiterbauen würde. Ich selbst muss mich begnügen, festzustellen, dass mit Ausnahme der Brenthididen alle wirklich artenreichen Coleopterenfamilien schon im Tertiär vertreten waren, dass aber die Zahlenverhältnisse vielfach noch andere gewesen zu sein scheinen, als die heute herrschenden. So beträgt z. B. das Verhältnis der Lamellicornien zwischen Tertiär und Gegenwart 1:186, während das durchschnittliche Verhältnis bei allen Coleopteren, wie erwähnt, 1:80 beträgt; die Lamellicornier waren also relativ sehr schwach vertreten. Von Strepsipteren ist, gewiss durch einen günstigen Zufall, eine Art bekannt geworden.

Hymenoptera finden wir etwa 575 Arten verzeichnet, unter denen wie bei den Coleopteren wieder nur die sehr artenarmen Familien fehlen, z. B. Trigonaliden, Agriotypiden, Peleciniden. Es fehlen aber auch die etwa 400 rezente Arten zählenden Thynniden, die heute fast ausschliesslich in Australien, Südamerika und im malayischen Archipel vorkommen. Ihr Fehlen im Tertiär von Nordamerika und Europa lässt sich vielleicht aus einer schon damals vorwiegend südlichen Verbreitung erklären. Auffallend reich vertreten sind die Formiciden, eine Tatsache, die sich vielleicht in ähnlicher Weise auf biologische Momente zurückführen lässt, wie bei den Termiten. Auf jeden Fall muss uns die schon im unteren Tertiär so weit vorgeschrittene Entfaltung der Hymenopteren auffallen, wenn wir bedenken, dass erst im oberen Jura die ersten und noch tiefstehenden Formen dieser Ordnung gefunden wurden. Es müssen also gerade in der Kreidezeit den Hymenopteren besonders günstige Bedingungen geherrscht haben.

Von Embioiden fand man bisher nur eine Species, woraus man wohl nur schliessen kann, dass diese sicher alte Gruppe auch im Tertiär nicht mehr

besonders formenreich war. Die schon seit dem Perm bekannten Perloiden sind durch 21 Arten vertreten, was noch einem weit höheren Prozentanteil an der Fauna entspricht, als ihn diese Gruppe heute aufweist. Odonaten sind durch eine einzige Anisozygopterenform, dafür aber durch 29 Zygopteren und 56 Anisopteren vertreten, unter welcher letzteren sich nur mehr 9 Gomphiden, dagegen 10 Aeschniden und 37 Libelluliden befinden. Kaum je dürfte sich der Entwicklungsgang einer Gruppe klarer ziffernmässig nachweisen lassen, als hier, denn der Vergleich der mesozoischen Verhältniszahlen mit den tertiären lässt mit voller Deutlichkeit den Niedergang der Stammgruppe und den Aufschwung der höher entwickelten Gruppen erkennen. Zu den schon im Tertiär im Niedergange begriffenen Ordnungen gehören die durch 17 Arten vertretenen Plecopteren. Auch Megaloptera wurden nur 3 gefunden, woraus man schliessen kann, dass diese alte Gruppe nie einen grossen Aufschwung genommen hat. Von Raphidoiden, die wir aus früheren Schichten noch nicht kennen, liegen dagegen 7 Arten vor, also relativ viel mehr als in der Gegenwart bekannt sind, von echten Neuropteren 25, das ist perzentuell wenig mehr als heute leben, aber viel weniger (etwa nur $\frac{1}{10}$ so viel) als im Mesozoikum vorhanden waren. Man sieht daraus wohl, dass diese letztere Gruppe ihren Höhepunkt längst überschritten hat. In stetem Rückgange sind auch die Panorpaten, von denen nur 6 tertiäre Arten vorliegen, während die Phryganoiden im Tertiär mit 101 Arten noch so ziemlich auf derselben Höhe stehen, die sie im Mesozoikum einnahmen; heute sind aber auch sie schon sehr stark zurückgegangen.

Noch auffallend schwach sind in allen tertiären Insektenlagern die Lepidopteren vertreten, deren Ursprung, wie wir gesehen haben, schon im Lias liegen dürfte. Man hat versucht, die Lepidopterenarmut des Tertiär auf den Umstand zurückzuführen, dass grössere Formen nicht leicht im Bernsteine eingeschlossen werden konnten, aber ganz mit Unrecht, denn man findet grosse Lepidopteren im Kopalharze, welches gewiss unter ähnlichen Bedingungen entstanden ist, wie der Bernstein. Zugegeben übrigens, dass man auf diese Weise die Seltenheit grosser Lepidopteren erklären könnte, so müssten doch wenigstens kleine Bernsteinlepidopteren ebenso häufig vorkommen, als etwa Phryganoiden, und es müssten doch wenigstens in den insektenführenden klastischen Gesteinen aus derselben Periode Lepidopteren häufiger anzutreffen sein. Das ist aber nicht der Fall, und wir können trotz des Interesses, welches man ja allseits gerade den Lepidopteren entgegenbringt, nicht mehr als etwa 40 Arten als nachgewiesen betrachten, die sich auf nur wenige Familien verteilen. Im Vergleich zu der rezenten Masse von etwa 60000 Arten ein klägliches Resultat! Nach meiner Meinung kann diese Erscheinung nur dahin gedeutet werden, dass damals überhaupt noch viel weniger Lepidopteren vorhanden waren, als heute, oder, dass sie damals hauptsächlich in anderen Gebieten lebten. Nach der morphologisch sehr hochstehenden Entwicklung der Lepidopteren scheint mir die erste der beiden Alternativen die grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, um so mehr als das tertiäre Klima ja auch in Europa den Lepidopteren sicher günstiger war, wie das heute herrschende und als schon zur Jurazeit in Europa Lepidopteren lebten. Wir hätten also in den Lepidopteren eine Gruppe vor uns, die sich erst in geologisch jüngster Zeit mächtig entfaltet hat, vielleicht am spätesten unter allen grösseren Insektengruppen.

Von Dipteren, welche wir bis zum oberen Jura fast nur durch einige Familien nematocerer Orthorrhaphen vertreten fanden, treffen wir nun im Tertiär alle gegenwärtig lebenden Familien mit Ausnahme der nur in wenigen Arten bekannten Blepharoceriden, Orphnephiliden, Coenomyiden, Apioceriden, Scenopiniden, Lonchopteriden und mit Ausnahme der 2 auf Warmblütern parasitierenden pupiparen Gruppen Hippoboscidae und Nycteribiidae. Von den Hauptabteilungen der Ordnung sind im Tertiär noch immer die Orthorrhapha nematocera am stärksten vertreten, viel stärker als heute, während die Orthorrhapha brachycera nur wenig stärker und die Cyclorrhapha nur etwa halb so reich vertreten sind, als gegenwärtig. Wir haben also auch hier wieder in den Zahlenverhältnissen ein schönes Bild der Dipterenentwicklung vor uns, ein Bild, das sich vollkommen mit dem auf grund morphologischer Betrachtung der rezenten Formen gewonnenen deckt.

Im Vergleiche mit der Gegenwart relativ reich vertreten sind im Tertiär die Hemipteroidea, von denen über 700 Arten gefunden wurden, wovon etwa 450 auf die Hemiptera (Heteroptera) entfallen. Gymnocerata sind nunmehr bereits 10mal so stark vertreten als die Cryptocerata, während im Jura kaum ein nennenswerter Unterschied zwischen beiden Gruppen gewesen sein dürfte. Dass ganz artenarme Familien wie Henicocephaliden, Ceratocombiden, Aepophiliden, Cimiciden, Hebriden und Polycteniden noch nicht nachgewiesen wurden, ist kein Wunder, und das Fehlen der Pyrrhocoriden wird sich vielleicht aus dem Umstande erklären, dass man diese Tiere im fossilen Zustande nicht leicht von den Lygaeiden unterscheiden kann, weil die Ocellen meist nicht sichtbar sind. Es ist übrigens sehr wahrscheinlich, dass sich unter den von mir als *Gymnocerata incertae sedis* angeführten Formen einige Pyrrhocoriden befinden. Auch von Cryptoceraten wurden, mit Ausnahme der artenarmen Pelogoniden und Aphelochiriden, alle Familien gefunden.

Die Homopteren treten seit dem Jura im Vergleiche zu den Heteropteren noch mehr zurück und scheinen im Tertiär relativ schwächer vertreten gewesen zu sein, als heute, was sich entweder durch ein posttertiär rascheres Abnehmen der Heteropteren oder durch die erst in jüngster Zeit erfolgte starke Vermehrung der höheren Homopteregruppen (Aphiden, Cocciden) erklären lassen wird. Auffallend hoch im Vergleiche mit der Gegenwart erscheint die Zahl der Cercopiden, die mit 63 Arten (gegen etwa 700 rezente) vertreten sind, während nur 46 Fulgoriden (gegen etwa 3500 rezente), 42 Jassiden (gegen etwa 4700 rezente) und nur 10 Cicadiden (gegen etwa 1100 rezente) gefunden wurden. Zum Teile dürften sich diese grossen Zahlenunterschiede wohl durch die geographische Verbreitung erklären lassen, zum Teile aber auch nicht, denn es sind sowohl Cercopiden als Fulgoriden und Cicadiden heute vorwiegend Bewohner warmer südlicher Länder, und, wenn man nun diesen Umstand als Erklärung für die relativ geringe Zahl der tertiären Fulgoriden und Cicadiden in den Ablagerungen der nördlichen Hemisphäre heranziehen wollte, so müsste man ihn wohl auch für die Cercopiden gelten lassen. Dadurch würde sich aber der Unterschied nur noch steigern, und es scheint mir daher die Annahme, es hätten die Cercopiden schon damals ihren Höhepunkt erreicht und seien heute im Rückgange begriffen, viel mehr Berechtigung zu haben. Die Cicadiden dürften dann erst in posttertiärer Zeit einen grösseren Aufschwung genommen haben.

Psylloidea wurden erst 2 gefunden und eine Aleurodide, dagegen 56 Aphiden und 10 Cocciden, was wieder in einem Missverhältnisse zu der rezenten Formenzahl von etwa 900, resp. 200, 1000 und 1900 steht. An der relativ starken Vertretung der Aphiden mag nun zum Teile derselbe Umstand Schuld sein, der auch die grosse Zahl der Termiten und Ameisen erklärt, das Schwärmen plumper Flieger in grossen Massen.

Zum erstenmal treten uns im Tertiär auch sichere Vertreter der apterygogenen Insekten entgegen, denn es fanden sich etwa 10 Collembolen und etwa 27 Thysanuren, fast ausschliesslich im Bernsteine. Campodeoidea wurden noch keine gefunden, was wohl aus der vermutlich schon damals geringen Arten- und Individuenzahl und aus der subterranean Lebensweise dieser Tiere erklärbar ist. Bemerkenswert erscheint mir der Umstand, dass namentlich die Thysanura im Tertiär viel reicher vertreten gewesen sein dürften, als heute. Es wird das nach der Zahl der aufgefundenen Fossilien um so wahrscheinlicher, als ja diese ungeflügelten Formen gewiss viel geringere Aussicht auf Erhaltung im Bernsteine hatten, als die geflügelten Insekten. Ob wir nun aus der reicheren Vertretung im Tertiär Schlüsse auf das Alter der Formen ziehen dürfen, wird an anderer Stelle zu erwägen sein.

Der Gesamtcharakter der Tertiärfauna ist also im grossen und ganzen derselbe wie jener der rezenten Insektenwelt, und die wenigen Unterschiede beruhen nicht etwa auf dem Fehlen moderner oder auf dem Vorhandensein mesozoischer Elemente, sondern hauptsächlich auf verschiedenen Zahlenverhältnissen. So scheinen in erster Linie die relativ spärlich vertretenen Lepidopteren und vielleicht auch Lamellicornier und cyclorrhaphen Dipteren das Bild einigermassen beeinträchtigt zu haben. Der Gesamteindruck bleibt aber ein üppiger in allen Ablagerungen des Oligocän und Miocän von Europa und Nordamerika, mit Ausnahme vielleicht des hohen Nordens. Wenn auch die durchschnittliche Grösse der Insekten sich nicht wesentlich über jene der heute in gleichen Breiten lebenden Formen erhebt und wenn auch keine oder nur wenige Riesenformen bekannt geworden sind, so ergibt sich doch aus so manchen Tatsachen ein Anhaltspunkt zur Beurteilung des Klimas jener Perioden.

Solche Tatsachen sind z. B. das zahlreiche Vorkommen der typisch thermophilen Termiten in Mittel- und Nordeuropa, wo heute keine Spur von solchen Tieren mehr vorhanden ist, ferner das Vorkommen von Phasmiden, Mantiden, Embiden im baltischen Bernsteine, von gryllacrisähnlichen Locustiden in Kroatien, der Cicindelide *Tetracha carolina* L., der Cupediden, Pausiden usw. im Bernsteine, das Vorkommen mehrerer heute ausschliesslich tropischer Ameisengattungen in Europa, das Vorkommen grosser Fulgoriden in Colorado, der Scutelleridengattung *Pachycoris* und der Belostomiden in Oeningen und vieler anderer heute ausschliesslich auf warme, wenn nicht subtropische oder tropische Gebiete beschränkter Formen in Gegenden mit heute höchstens gemässigtem Klima.

Eine genaue Bearbeitung der tertiären Insekten durch Spezialisten wird, davon bin ich überzeugt, eine Fülle von Anhaltspunkten zur Beantwortung

detailphylogenetischer, klimatologischer und tiergeographischer Fragen bieten, doch heute, an der Hand der höchst ungleichwertigen und lückenhaften Angaben, wäre es verfrüht, an solche weitgehende Schlüsse zu denken. Auch ist es noch kaum möglich, zoogeographische Provinzen für das Tertiär festzustellen. Das einzige, was sich schon halbwegs sicher sagen lässt, ist die grosse Ähnlichkeit zwischen den Formen Nordamerikas und Europas, die damals noch kaum so weit geschieden waren, als sie es heute sind.

Forschen wir nach den Ursachen, welche den Unterschied zwischen der tertiären und mesozoischen Insektenfauna bewirkten, so müssen wir nach den erörterten Tatsachen wohl von den klimatischen Faktoren absehen, denn es scheint in diesen seit dem oberen Jura keine tiefgreifende Änderung eingetreten zu sein. Die Beantwortung der Frage wird vielleicht leichter gelingen, wenn wir noch einmal kurz zusammenfassen, worin die auffallenden Veränderungen der Fauna eigentlich bestehen, welche neuen Formen zur mesozoischen Fauna hinzugekommen sind und welche Gruppen sich seit dem Jura besonders entfaltet haben.

Um wieder bei den Orthopteren zu beginnen, will ich zuerst die heute so reich vertretene Unterordnung der Acridioidea erwähnen, die uns zum erstenmal im Tertiär entgegentritt. Die Acridier unterscheiden sich von den Locustoiden durch ausschliesslich phytophage Lebensweise, und ich glaube nicht, dass es darunter viele Formen gibt, welche auf Gefäss-Cryptogamen oder Coniferen leben. Die Existenz dieser Gruppe scheint mir also an das Vorhandensein angiospermer Pflanzen (Laubpflanzen) gebunden zu sein, deren erstes Auftreten bekanntlich in die Kreidezeit fällt.

Die heute lebenden Phasmoiden sind fast ausnahmslos Anpassungsformen an angiosperme Pflanzen. Ihre jurassischen Ahnen waren es noch nicht, aber die wenigen bekannten tertiären Arten zeigen uns schon die beginnende Anpassung: die Annahme einer Stabform. Eine weitere neue Erscheinung im Tertiär sind die Thysanoptera oder Physopoden — auch sie sind vorwiegend auf angiosperme Pflanzen angewiesen. Die Mehrzahl der grossen phytophagen Coleopterengruppen, wie Chrysomeliden, Bruchiden, Cerambyciden und Rhynchophoren lebt auf Kosten der Angiospermen, ebenso der überwiegende Teil der nicht coprophagen Lamellicornien. Von symphyten Hymenopteren sind die meisten Tenthrediniden und Cephiden auf Angiospermen angewiesen, von apocriten Hymenopteren die gallenerzeugenden Cynipiden, direkt alle honigsaugenden Apiden, indirekt auch die Schmarotzerbienen, viele Vespiden, Sphegiden und andere Hymenopteren, die im Imaginalstadium Honig saugen, wenn auch ihre Larven von animalischer Kost leben.

Von Lepidopteren ist die überwiegende Zahl bekanntlich sowohl im Larven- als im Imaginalstadium auf Blütenpflanzen angewiesen, und es finden sich unter den tertiären Arten schon viele, welche im Gegensatz zu den jurassischen als Blütenbesucher zu betrachten sind. Die schon weit im Mesozoikum zurückreichenden nematoceren orthorrhaphen Dipteren werden im Tertiär durch die vorwiegend auf Angiospermen gallenerzeugende Gruppe der Cecidomyiden bereichert. Von brachyceren Orthorrhaphen, die im obersten Jura noch schwach vertreten waren, finden wir im Tertiär mehrere regelmässig blütenbesuchende Gruppen, wie z. B. die Bombyliiden; von den höchstentwickelten

Dipteren, den Cyclorrhaphen, die Syrphiden und viele Musciden. Eine Reihe von Formen der letztgenannten Gruppen sind auch im Larvenzustande auf angiosperme Pflanzen angewiesen, wie z. B. viele Acalypteren.

Auch unter den Hemipteroiden gibt es viele Formengruppen, welche vorwiegend Laubpflanzen bewohnen, z. B. die Capsiden, Pentatomiden, Tingitiden, Cercopiden, Cicadiden, Aphiden, Aleurodiden und Cocciden; auch sie konnten sich erst in grossem Masse nach dem Auftauchen der Angiospermen entfalten.

Wir sehen also, dass die Entstehung oder doch wenigstens die grössere Vermehrung und Entfaltung der meisten das Tertiär vom Mesozoikum unterscheidenden Elemente unmittelbar auf dem Auftreten der angiospermen Pflanzen beruht. Aber auch mittelbar hat dieses Ereignis die Insektenwelt beeinflusst und zur Entstehung neuer Elemente geführt, denn die mächtige Ausbildung der Säugetiere und vielleicht auch der Vögel ist in erster Linie auf das Erscheinen der Angiospermen zurückzuführen. Auf der mächtigen Entwicklung dieser Wirbeltiergruppen beruht aber wieder jene der auf Warmblütern parasitierenden oder blutsaugenden Insekten, wie der Tabaniden, Oestriden und jedenfalls auch der Suctorien, Mallophagen und Siphunculaten; es beruht darauf ferner die mächtige Entwicklung der Koprophagen, die ja vorwiegend in den Exkrementen von Pflanzenfressern leben.

Auch die überwiegende Mehrzahl der in Insekten schmarotzenden Insekten, oder jener, welche ihre Brut mit Insekten füttern, wie der Ichneumoniden, Chrysiden, Mutilliden, Sphegiden und Musciden, ist auf solche Opfer angewiesen, die ihrerseits wieder auf Kosten der Angiospermen leben.

Nur bei wenigen von den im Tertiär aufgetauchten Formengruppen (Familien) gelingt es nicht, die Ursache sofort in dem Erscheinen der Angiospermen zu finden: Bei den Termiten (Isopteren), Ameisen (Formiciden), Pompiliden und vielleicht auch Psociden (Corrodentien), Dermapteren und Grylloidalpiden. Ich sage vielleicht, weil auch viele Psociden auf Laubbäumen leben, weil auch Dermapteren zarte Pflanzenteile wie Blumenblätter etc. fressen und weil die Lebensweise dieser drei Gruppen überhaupt noch nicht hinlänglich erforscht ist. Pompiliden und Ameisen stammen vielleicht selbst schon von Vorfahren ab, welche direkt oder indirekt auf Angiospermen angewiesen waren; die Ameisen sind übrigens, so wie die Termiten, durch die Staatenbildung und den Polymorphismus ausgezeichnet, also durch eine hohe Entwicklung, die in älteren Erdperioden gewiss noch nicht erreicht sein konnte.

Naturgemäss werden wir nun in erster Linie die typischen Blütenbesucher und ausserdem alle anderen oben genannten auf Angiospermen angewiesenen Formenelemente auch als Charakterfossilien für tertiäre Schichten betrachten können. Wir werden aber ausserdem noch solche Gruppen, die sich aus morphologischen oder anderen biologischen Gründen als hochspezialisiert erweisen, wie z. B. die gesellig lebenden Ameisen und Termiten, geradezu als Leitfossilien annehmen.

Feste Anhaltspunkte zur Unterscheidung der einzelnen Stufen des Tertiär wird die Insektenfauna erst dann bieten, wenn das Detailstudium weiter fortgeschritten sein wird, so dass man aus den Zahlenverhältnissen zwischen aus-

gestorbenen und noch heute lebenden Gattungen und vielleicht auch Arten Schlüsse ziehen kann. Heute fehlt zu solchen Betrachtungen noch jede sichere Basis.

Die spärlichen Daten, welche uns die quaternären Schichten, das Pleistocän, liefern, beweisen nur, dass in Europa und Nordamerika in dieser Zeit eine viel ärmere Fauna bestand, als in der vorausgegangenen warmen Tertiärzeit, und dass die Mehrzahl der quartären Arten, wenn nicht identisch, so doch sehr nahe verwandt mit den heute in denselben Breiten lebenden Tieren ist. Fremde Gattungen scheinen nicht mehr vorhanden zu sein, und es wird nicht schwer fallen, alle seit dem Tertiär erfolgten Veränderungen auf den Einfluss der Kälte, der Eiszeiten zurückzuführen. Vielleicht lässt sich auch die beginnende Holometabolie, die wir heute bei einigen sonst heterometabolen Gruppen finden (Physopoden, Cocciden, Aphiden, Aleurodiden, Psylliden) auf diese Ursache zurückführen.

So sehen wir denn in den fossilen Insektenfaunen in grossen Zügen bereits das Bild einer von bescheidenen Anfängen ausgehenden überwältigenden Evolution vor uns. Wir sehen, wie sich aus tiefstehenden, unvollkommenen und wenig spezialisierten Urformen im Laufe der Jahrtausende eines der mächtigsten Glieder unserer Tierwelt, welches heute in Hunderttausenden von Arten die ganze bewohnbare Erde bevölkert, nach und nach in staunenswerter Mannigfaltigkeit und Formenpracht herausgebildet hat. Wir sehen zwar einen beständigen Wechsel der Arten von Stufe zu Stufe, aber wir sehen auch, dass die Vervollkommnung der Organismen keineswegs in allen Zeiten und in allen Zweigen des Stammes sich gleichmässig fortbewegt hat und dass gerade die Perioden starker Umwandlung immer mit bedeutsamen Ereignissen in der umgebenden Natur, also mit tiefgreifenden Veränderungen der Lebensbedingungen zusammenfallen.

Tabelle VII.

Verteilung der Insektenarten auf die Unterabteilungen der tertiären und quartären Formationen und annähernde Schätzung der Zahl der bisher bekannten rezenten Formen. In absoluten Zahlen.

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Kl.: Pterygogenea	5802	47	3194	2017	21	523	383550
U.-Kl.: Orthopteroidea	124	2	60	56	—	6	9500
Ord.: Orthoptera	75	1	32	39	—	3	6300
U.-Ord.: Locustoidea	46	1	26	17	—	2	3300
Fam.: Locustidae (s. l.)	21	1	6	14	—	—	2500
Fam.: Gryllidae	20	—	16	2	—	2	750
Fam.: Tridactylidae	1	—	1	—	—	—	30
Fam.: Gryllotalpidae	4	—	3	1	—	—	20
U.-Ord.: Acridioidea	29	—	6	22	—	1	3000
Ord.: Phasmoidea	4	—	3	1	—	—	2500
Ord.: Dermaptera	18	1	3	14	—	—	500
Ord.: Diploglossata	—	—	—	—	—	—	1
Ord.: Thysanoptera	27	—	22	2	—	3	200
U.-Ord.: Terebrantia	17	—	17	—	—	—	140
U.-Ord.: Tubulifera	1	—	1	—	—	—	60
(incertae sedis)	6	—	4	2	—	—	—
U.-Kl.: Blattaeformia	120	2	70	38	—	10	4000
Ord.: Mantoidea	3	—	2	1	—	—	800
Ord.: Blattoidea	39	1	26	7	—	5	1200
Ord.: Isoptera	61	1	25	29	—	6	350
Ord.: Corrodentia (Copeognatha)	22	—	17	1	—	4	300
Ord.: Mallophaga	—	—	—	—	—	—	1300
Ord.: Siphunculata	—	—	—	—	—	—	50
U.-Kl.: Coleopteroidea	2286	33	1085	788	7	373	172 500
Ord.: Coleoptera	2285	33	1084	788	7	373	172 500
(Adephaga)	389	2	113	100	1	173	20 000
Fam.: Carabidae	295	2	85	85	1	122	17 000
Fam.: Paussidae	5	—	4	—	—	1	260
Fam.: Rhyssodidae	—	—	—	—	—	—	30
Fam.: Cupedidae	2	—	2	—	—	—	10
Fam.: Haliplidae	1	—	—	1	—	—	120
Fam.: Dytiscidae	74	—	17	12	—	45	2200
Fam.: Gyrididae	12	—	5	2	—	5	380
(Staphylinoidea)	256	—	148	77	1	30	19 000
Fam.: Silphidae (+ Clambidae + Leptinidae)	24	—	12	8	—	4	1000
Fam.: Scydmaenidae	15	—	15	—	—	—	750
Fam.: Corylophidae (+ Aphaeno- cephalidae)	—	—	—	—	—	—	250
Fam.: Trichopterygidae (+ Hydro- scaphidae)	4	—	4	—	—	—	250
Fam.: Sphaeriidae	—	—	—	—	—	—	5
Fam.: Scaphidiidae	4	—	2	2	—	—	250

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Fam.: Platypsyllidae	—	—	—	—	—	1	
Fam.: Staphylinidae	150	—	72	53	1	24	11 000
Fam.: Pselaphidae	38	—	36	—	—	2	3000
Fam.: Histeridae	21	—	7	14	—	—	2500
(Diversicornia Ganglb.)	609	11	337	222	1	38	35 000
Fam.: Hydrophilidae	70	1	31	29	—	19	1200
Fam.: Cantharidae (+ Melyridae)	48	—	32	16	—	—	4000
Fam.: Cleridae (+ Corynetidae)	12	—	9	2	—	1	1200
Fam.: Derodontidae	—	—	—	—	—	—	5
Fam.: Cucujidae	9	—	7	2	—	—	450
Fam.: Sphaeritidae	—	—	—	—	—	—	1
Fam.: Synteliidae	—	—	—	—	—	—	5
Fam.: Ostomidae (= Trogosit.)	14	1	6	7	—	—	600
Fam.: Nitidulidae	28	—	14	14	—	—	1700
Fam.: Erotylidae (+ Cryptophag.)	11	—	10	1	—	—	2400
Fam.: Phalacridae	3	—	3	—	—	—	350
Fam.: Thorictidae	—	—	—	—	—	—	50
Fam.: Lathridiidae	10	—	10	—	—	—	800
Fam.: Mycetophagidae	1	—	1	—	—	—	120
Fam.: Adimeridae	—	—	—	—	—	—	1
Fam.: Colydiidae	5	—	5	—	—	—	700
Fam.: Ciidae	4	—	4	—	—	—	350
Fam.: Endomychidae	4	—	4	—	—	—	600
Fam.: Coccinellidae	42	—	20	20	—	2	2500
Fam.: Byturidae	—	—	—	—	—	—	10
Fam.: Dermestidae	11	—	6	5	—	—	550
Fam.: Nosodendridae	4	—	1	3	—	—	25
Fam.: Byrrhidae	15	—	9	3	—	3	360
Fam.: Georyssidae	—	—	—	—	—	—	30
Fam.: Heteroceridae	—	—	—	—	—	—	160
Fam.: Helodidae	8	—	8	—	—	—	50
Fam.: Dryopidae (= Parnidae)	2	—	—	1	—	1	550
Fam.: Chelonariidae	—	—	—	—	—	—	20
Fam.: Dascillidae	8	—	7	—	—	1	500
Fam.: Rhipiceridae	—	—	—	—	—	—	120
Fam.: Cebionidae	—	—	—	—	—	—	160
Fam.: Elateridae	89	2	41	37	1	8	7000
Fam.: Eucnemidae	9	—	6	2	—	1	1000
Fam.: Throscidae	1	—	1	—	—	—	250
Fam.: Buprestidae	94	7	42	43	—	2	6000
Fam.: Lymexylidae	9	—	8	1	—	—	50
Fam.: Bostrychidae	15	—	15	—	—	—	250
Fam.: Lyctidae	1	—	1	—	—	—	60
Fam.: Anobiidae (+ Ptinidae)	42	—	36	6	—	—	800
(Heteromera)	111	6	71	28	—	6	18 000
Fam.: Oedemeridae	4	—	3	1	—	—	600
Fam.: Pythidae	2	—	1	1	—	—	120
Fam.: Pyrochroidae	2	—	2	—	—	—	50
Fam.: Xylophilidae	4	—	3	1	—	—	200

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Fam.: Anthicidae	4	—	4	—	—	1200	
Fam.: Melandryidae	10	—	10	—	—	250	
Fam.: Monommidae	—	—	—	—	—	100	
Fam.: Nilionidae	—	—	—	—	—	60	
Fam.: Othniidae	—	—	—	—	—	10	
Fam.: Aegialitidae	—	—	—	—	—	2	
Fam.: Lagriidae	1	—	1	—	—	250	
Fam.: Alleculidae	10	2	6	2	—	600	
Fam.: Tenebrionidae	35	4	20	8	—	12 000	
Fam.: Meloidae	19	—	8	10	—	1750	
Fam.: Mordellidae	13	—	9	4	—	600	
Fam.: Rhipiphoridae	7	—	4	1	—	200	
Fam.: Tricentenotomidae	—	—	—	—	—	10	
(Phytophaga)	252	3	133	70	2	44	38 000
Fam.: Cerambycidae	74	—	44	26	—	4	15 000
Fam.: Chrysomelidae	161	3	79	37	2	40	22 200
Fam.: Lariidae (= Bruchidae)	17	—	10	7	—	—	800
(Rhynchophora)	481	7	234	206	1	33	26 500
Fam.: Anthribidae	18	—	10	8	—	—	1000
Fam.: Brentidae	1	—	—	—	—	1	900
Fam.: Curculionidae	443	7	212	195	1	28	23 000
Fam.: Ipidae (= Scolytidae)	19	—	12	3	—	4	1600
(Lamellicornia)	105	—	33	52	1	19	16 000
Fam.: Lucanidae	9	—	7	1	—	1	600
Fam.: Passalidae	—	—	—	—	—	—	400
Fam.: Scarabaeidae	96	—	26	51	1	18	15 000
(Coleoptera incertae sedis)	82	4	14	33	1	30	25
Ord.: Strepsiptera	1	—	1	—	—	—	10
U.-Kl.: Hymenopteroidea	600	—	268	305	2	25	55 000
Ord.: Hymenoptera	600	—	268	305	2	25	55 000
U.-Ord.: Symphyta	32	—	19	13	—	—	3400
Fam.: Tenthredinidae	32	—	19	13	—	—	3400
U.-Fam.: Siricinae	5	—	2	3	—	—	180
U.-Fam.: Cephinae	4	—	2	2	—	—	150
U.-Fam.: Pamphilinae	1	—	1	—	—	—	200
U.-Fam.: Tenthredininae	22	—	14	8	—	—	2870
U.-Ord.: Apocrita	559	—	243	290	1	25	51 600
(Ichneumoniformia)	119	—	73	34	—	12	29 600
Fam.: Ichneumonidae	100	—	66	24	—	10	27 000
U.-Fam.: Ichneumoninae	51	—	34	15	—	2	13 000
U.-Fam.: Trigonalynae	—	—	—	—	—	—	50
U.-Fam.: Megalyrinae	—	—	—	—	—	—	10
U.-Fam.: Stephaninae	1	—	—	1	—	—	75
U.-Fam.: Agriotypinae	—	—	—	—	—	—	1
U.-Fam.: Peleciniinae	—	—	—	—	—	—	15
U.-Fam.: Evaniinae	2	—	2	—	—	—	250
U.-Fam.: Braconinae	17	—	14	3	—	—	4000
U.-Fam.: Chalcidinae	12	—	4	4	—	4	8000
U.-Fam.: Proctotrupinae	17	—	12	1	—	4	1600

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Fam.: Cynipidae	6	—	3	3	—	—	1300
Fam.: Chrysididae	10	—	4	4	—	2	1300
(Vespiformia)	348	—	136	199	1	12	12 000
Fam.: Mutillidae	11	—	7	4	—	—	2800
U.-Fam.: Bethylinae	1	—	1	—	—	—	350
U.-Fam.: Scoliinae	5	—	1	4	—	—	700
U.-Fam.: Sapyginae	1	—	1	—	—	—	50
U.-Fam.: Mutillinae	4	—	4	—	—	—	1300
U.-Fam.: Thynninae	—	—	—	—	—	—	400
Fam.: Formicidae	308	—	121	174	1	12	3700
U.-Fam.: Camponotinae	139	—	46	86	1	6	1400
U.-Fam.: Dolichoderinae	25	—	12	13	—	—	200
U.-Fam.: Myrmicinae	85	—	43	42	—	—	1300
U.-Fam.: Ponerinae	27	—	6	21	—	—	600
U.-Fam.: Dorylinae	1	—	1	—	—	—	200
(Formicidae incertae sedis)	31	—	13	12	—	6	—
Fam.: Pompilidae	9	—	2	7	—	—	2500
Fam.: Vespidae	20	—	6	14	—	—	3000
(Sphegiformia)	92	—	34	57	—	1	10 000
Fam.: Sphegidae	30	—	10	20	—	—	4000
Fam.: Apidae	62	—	24	37	—	1	6000
(Hymenoptera incertae sedis)	9	—	6	2	1	—	—
U.-Kl.: Embidaria	3	—	1	—	—	2	30
Ord.: Embioidea	3	—	1	—	—	2	30
U.-Kl.: Perloidea	21	—	17	4	—	—	300
Ord.: Perlaria	21	—	17	4	—	—	300
U.-Kl.: Libelluloidea	92	3	40	45	4	—	2300
Ord.: Odonata	92	3	40	45	4	—	2300
U.-Ord.: Anisogyptera	1	—	1	—	—	—	1
U.-Ord.: Zygoptera	31	—	13	18	—	—	1000
U.-Ord.: Anisoptera	56	3	22	27	4	—	1300
Fam.: Gomphidae	9	1	7	1	—	—	300
Fam.: Aeschnidae	11	1	1	9	—	—	150
Fam.: Libellulidae	37	1	14	18	4	—	850
(Odonata incertae sedis)	6	—	4	2	—	—	—
U.-Kl.: Ephemeroidea	18	—	9	8	—	1	400
Ord.: Plecoptera	18	—	9	8	—	1	400
U.-Kl.: Neuropteroidea	37	—	22	13	—	2	1400
Ord.: Megaloptera	3	—	3	—	—	—	60
Ord.: Raphidioidea	7	—	2	5	—	—	40
Ord.: Neuroptera	27	—	17	8	—	2	1300
U.-Kl.: Panorpoidea	1744	3	1341	306	5	89	105 600
Ord.: Panorpatae	6	—	3	3	—	—	100
Ord.: Phryganoidea	103	1	68	31	1	2	1400
Ord.: Lepidoptera	84	—	46	29	1	8	60 000
Ord.: Diptera	1550	2	1223	243	3	79	44 000
U.-Ord.: Orthorrhapha	1313	1	1058	197	1	56	18 000
(Orthorrhapha nematocera)	?1077	1	856	168	1	?53	6000
Fam.: Mycetophilidae	?356	—	314	22	—	?20	1600

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Fam.: Bibionidae	177	1	120	56	—	—	300
Fam.: Rhyphidae	8	—	6	2	—	—	20
Fam.: Ptychopteridae	2	—	2	—	—	—	20
Fam.: Blepharoceridae	—	—	—	—	—	—	30
Fam.: Psychodidae	29	—	27	—	—	2	100
Fam.: Dixidae	7	—	7	—	—	—	25
Fam.: Culicidae	22	—	17	2	—	3	300
Fam.: Chironomidae	? 150	—	123	7	—	? 20	800
Fam.: Simuliidae	16	—	15	1	—	—	100
Fam.: Orphnephilidae	—	—	—	—	—	—	5
Fam.: Cecidomyidae	80	—	70	5	1	4	1100
Fam.: Tipulidae	232	—	155	73	—	4	1600
(Orthorrhapha brachycera)	234	—	202	29	—	3	12 000
Fam.: Stratiomyidae	15	—	11	3	—	1	1200
Fam.: Xylophagidae et Rhachyceridae	9	—	9	—	—	—	30
Fam.: Coenomyidae	—	—	—	—	—	—	5
Fam.: Acanthomeridae	1	—	1	—	—	—	10
Fam.: Leptidae	15	—	15	—	—	—	300
Fam.: Tabanidae	9	—	6	2	—	1	1600
Fam.: Nemestrinidae	4	—	1	3	—	—	120
Fam.: Acroceridae	1	—	1	—	—	—	100
Fam.: Therevidae	8	—	5	3	—	—	250
Fam.: Scenopinidae	—	—	—	—	—	—	40
Fam.: Apiceridae	—	—	—	—	—	—	15
Fam.: Midasidae	2	—	—	2	—	—	100
Fam.: Bombyliidae	16	—	8	8	—	—	1500
Fam.: Asilidae	16	—	9	7	—	—	3200
Fam.: Empidae	87	—	86	1	—	—	2000
Fam.: Dolichopodidae	60	—	59	—	—	1	1500
U.-Ord.: Cyclorrhapha	220	—	162	45	—	13	26 000
(Aschiza)	64	—	49	14	—	1	4000
Fam.: Lonchopteridae	—	—	—	—	—	—	30
Fam.: Platypezidae	2	—	2	—	—	—	50
Fam.: Pipunculidae	2	—	2	—	—	—	100
Fam.: Syrphidae	48	—	34	14	—	—	3700
? Fam.: Phoridae	12	—	11	—	—	1	150
(Schizophora)	156	—	113	31	—	12	22 000
Fam.: Conopidae	3	—	2	—	—	1	350
Fam.: Borboridae (= Acalyptera)	64	—	54	9	—	1	5300
Fam.: Hippoboscidae	—	—	—	—	—	—	250
Fam.: Nycteribiidae	—	—	—	—	—	—	100
Fam.: Muscidae	79	—	57	22	—	10	16 000
Diptera incertae sedis	? 17	1	3	1	2	? 10	—
Ord.: Suctoria	? 1	—	? 1	—	—	—	110
U.-Kl.: Hemipteroidea	724	2	264	443	1	14	33 000
Ord.: Hemiptera (Heteroptera)	456	1	151	296	—	8	19 000
U.-Ord.: Gymnocerata	476	1	136	276	—	3	18 000
Fam.: Saldidae et Velocipedid.	2	—	2	—	—	—	150

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Fam.: Capsidae et Isometopid.	48	—	34	14	—	3000	
Fam.: Anthocoridae	—	—	—	—	—	200	
Fam.: Cimicidae	—	—	—	—	—	10	
Fam.: Ceratocombidae	—	—	—	—	—	25	
Fam.: Reduviidae et Nabidae .	25	—	6	18	1	3000	
Fam.: Henicocephalidae	—	—	—	—	—	20	
Fam.: Phymatidae	1	—	1	—	—	75	
Fam.: Hydrometridae et Mesoveliidae	8	—	4	4	—	250	
Fam.: Aepophilidae	—	—	—	—	—	1	
Fam.: Hebridae	—	—	—	—	—	20	
Fam.: Lygaeidae	114	—	31	83	—	2000	
Fam.: Pyrrhocoridae	—	—	—	—	—	400	
Fam.: Coreidae	36	—	3	33	—	2000	
Fam.: Berytidae	1	—	1	—	—	100	
Fam.: Tingitidae	9	—	3	6	—	400	
Fam.: Aradidae	8	—	5	3	—	340	
Fam.: Pentatomidae	139	1	42	94	2	6000	
Fam.: ? Polyctenidae	—	—	—	—	—	10	
(Gymnocerata incertae sedis)	25	—	4	21	—	—	
U.-Ord.: Cryptocerata	40	—	15	20	5	1000	
Fam.: Nepidae	11	—	3	8	—	150	
Fam.: Pelagonidae	—	—	—	—	—	50	
Fam.: Naucoridae	4	—	1	3	—	100	
Fam.: Aphelochiridae	—	—	—	—	—	10	
Fam.: Belostomidae	3	—	1	2	—	140	
Fam.: Notonectidae	10	—	7	3	—	200	
Fam.: Corixidae	11	—	2	4	5	350	
(incertae sedis)	1	—	1	—	—	—	
Ord.: Homoptera	259	1	111	141	6	14 000	
U.-Ord.: Auchenorrhyncha	189	1	86	97	5	10 000	
Fam.: Fulgoridae	49	—	34	12	3	3500	
Fam.: Cercopidae	63	—	19	44	—	700	
Fam.: Cicadidae	11	—	5	6	—	1100	
Fam.: Jassidae	43	—	23	19	1	4700	
(incertae sedis)	23	1	5	16	1	—	
U.-Ord.: Psylloidea	2	—	—	2	—	900	
Fam.: Psyllidae	2	—	—	2	—	900	
U.-Ord.: Aleurodoidea	1	—	1	—	—	200	
Fam.: Aleurodidae	1	—	1	—	—	200	
U.-Ord.: Aphidoidea	56	—	16	40	—	1000	
Fam.: Aphididae (s. l.)	56	—	16	40	—	1000	
U.-Ord.: Coccoidea	10	—	8	2	—	1900	
Fam.: Coccidae (s. l.)	10	—	8	2	—	1900	
(Homoptera incertae sedis)	1	—	—	—	1	—	
(Hemipteroidea incertae sedis)	9	—	2	6	1	—	
(Pterygonea incertae sedis)	33	2	17	11	1	—	

	Summe der tertiären und quartären Arten	Tertiär				Quartär (Pleistocän)	Zahl der rezenten Arten
		Palaeogen		Neogen			
		Eocän	Oligocän	Miocän	Pliocän		
Kl.: Collembola	10	—	10	—	—	450	
Ord.: Arthropleona	7	—	7	—	—	300	
Ord.: Symphypleona	3	—	3	—	—	150	
Kl.: Campodeoidea	—	—	—	—	—	50	
Ord.: Dicellura	—	—	—	—	—	40	
Ord.: Rhabdura	—	—	—	—	—	10	
Kl.: Thysanura	27	—	26	1	—	150	
Ord.: Machiloidea	18	—	18	—	—	50	
Ord.: Lepismoidea	9	—	8	1	—	100	
? Ord.: Gastrotheoidea	—	—	—	—	—	1	
	5839	47	3228	2018	21	523	
						384 200	

Tabelle VIII.

Verteilung der Ordnungen und Unterordnungen in den geologischen Perioden.
Die Zahlen geben an, wie viele von je 10000 Insektenarten aus der betreffenden Periode auf die einzelnen systematischen Kategorien entfallen würden.

	Unteres Obercarbon	Mittleres Obercarbon (mit Stephanien)	Oberes Obercarbon	Perm	Trias	Lias	Jura	Kreide	Kainozoicum	Gegenwart
Kl.: Pterygogenea	100000	100000	100000	100000	100000	100000	100000	100000	99365	99831
Palaeodictyoptera	100000	29444	267	—	—	—	—	—	—	—
Mixotermiteoidea	—	555	—	—	—	—	—	—	—	—
Reculoidea	—	—	267	—	—	—	—	—	—	—
Protorthoptera	—	11111	1337	704	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	—	—	—	—	—	14958	5303	—	1287	1639
(Locustoidea)	—	—	—	—	—	(14958)	(5303)	—	(789)	(859)
(Acridioidea)	—	—	—	—	—	—	—	—	(498)	(781)
Phasmoidea	—	—	—	—	—	—	757	—	68	650
Dermaptera	—	—	—	—	—	—	—	—	309	130
Diploglossata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	03
Thysanoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	463	52
Protoblattoidea	—	7500	3208	2112	—	—	—	—	—	—
Mantoidea	—	—	—	1408	—	2216	—	—	51	208
Blattoidea	—	33333	93583	85211	—	6482	10227	2127	669	312
Isoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	1047	91
Corrodentia	—	—	—	—	—	—	—	—	377	78
Mallophaga	—	—	—	—	—	—	—	—	—	338
Siphunculata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13

	Unteres Obercarbon	Mittleres Obercarbon (mit Stephanien)	Oberes Obercarbon	Perm	Trias	Lias	Jura	Kreide	Kainozoicum	Gegenwart
Coleoptera	—	—	—	—	70370	37369	32765	51064	39220	44898
Strepsiptera	—	—	—	—	—	—	—	—	17	3
Hymenoptera	—	—	—	—	—	—	3030	2127	10281	14315
(Symphyta)	—	—	—	—	—	—	(2840)	(2127)	(549)	(885)
(Apocrita)	—	—	—	—	—	—	?(189)	—	(9594)	(13430)
Hadentomoidea	—	275	—	—	—	—	—	—	—	—
Embioidea	—	—	—	—	—	—	—	—	51	8
Hapalopteroidea	—	—	267	—	—	—	—	—	—	—
Perlaria	—	—	—	704	—	—	568	—	360	78
Protodonata	—	1666	535	704	—	—	—	—	—	—
Odonata	—	—	—	—	—	4709	9280	2127	1579	598
(Anisozygotera)	—	—	—	—	—	(4155)	(3030)	—	(17)	(03)
(Archizygotera)	—	—	—	—	—	(277)	—	—	—	—
(Zygotera)	—	—	—	—	—	—	(1704)	—	(498)	(260)
(Anisoptera)	—	—	—	—	—	(277)	(4545)	(2127)	(691)	(338)
Protephemeroidea	—	275	—	—	—	—	—	—	—	—
Plectoptera	—	—	—	2817	—	—	3409	—	309	104
Megaloptera	—	—	—	—	7407	—	—	—	51	16
Raphidioidea	—	—	—	—	—	—	—	—	120	10
Neuroptera	—	—	—	—	—	3878	4356	—	463	338
Megasecoptera	—	5833	—	—	—	—	—	—	—	—
Panorpatae	—	—	—	—	—	4155	568	—	103	26
Phryganoidea	—	—	—	—	—	3601	947	2127	1768	364
Lepidoptera	—	—	—	—	—	—	2651	—	1441	15617
Diptera	—	—	—	—	—	3601	4007	—	26399	11452
(Orthorrhapha nema- tocera)	—	—	—	—	—	(3601)	(3030)	—	(18314)	(1562)
(Orthorrhapha bra- chycera	—	—	—	—	—	—	(189)	—	(4016)	(3124)
(Cyclorrhapha)	—	—	—	—	—	—	—	—	(3776)	(6767)
Suctoria	—	—	—	—	—	—	—	—	717	28
Protohemiptera	—	—	—	704	—	—	—	—	—	—
Palaeohemiptera	—	—	—	1408	—	277	—	—	—	—
Hemiptera	—	—	—	—	—	1939	2651	—	7827	4945
Homoptera	—	—	—	—	—	6371	2083	10638	4428	3644
(Auchenorrhyncha)	—	—	—	—	—	(5817)	(1892)	(2127)	(3227)	(2603)
(Psylloidea)	—	—	—	—	—	(554)	—	—	(34)	(234)
(Aleurodoidea)	—	—	—	—	—	—	—	—	(17)	(52)
(Aphidoidea)	—	—	—	—	—	—	(189)	—	(961)	(260)
(Coccoidea)	—	—	—	—	—	—	—	(8510)	(171)	(499)

	Unteres Obercarbon	Mittleres Obercarbon (mit Stephanien)	Oberes Obercarbon	Perm	Trias	Lias	Jura	Kreide	Kainozoicum	Gegenwart
Kl.: Collembola	—	—	—	—	—	—	—	—	171	117
Arthropleona	—	—	—	—	—	—	—	—	120	78
Symphypleona	—	—	—	—	—	—	—	—	51	39
Kl.: Campodeoidea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
Dicellura	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
Rhabdura	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Kl.: Thysanura	—	—	—	—	—	—	—	—	463	39
Machiloidea	—	—	—	—	—	—	—	—	309	13
Lepismoidea	—	—	—	—	—	—	—	—	154	26
Gastrotheoidea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93

Tabelle IX.

Verteilung der Libelluloidengruppen auf die Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Libelluloidenarten der betreffenden Formationen auf die einzelnen Gruppen entfallen würden.

	Carbon	Perm	Lias	Jura	Palaeogen	Neogen	Gegenwart
Protodonata	1000	1000	—	—	—	—	—
Odonata	—	—	1000	1000	1000	1000	1000
Anisozygoptera	—	—	882	400	23	—	04
Archizygoptera	—	—	58	—	—	—	—
Zygoptera	—	—	—	225	302	326	434
Anisoptera	—	—	58	600	581	632	565
Gomphidae	—	—	58	450	186	20	130
Aeschnidiidae	—	—	—	150	—	—	—
Aeschnidae	—	—	—	—	46	163	65
Libellulidae	—	—	—	—	348	448	370

Tabelle X.

Verteilung der Entwicklungsreihe Blattaeformia auf die wichtigsten Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Arten der betreffenden Formationen auf die einzelnen systematischen Kategorien (Ordnungen) entfallen würden.

	Mittl. Obercarbon (+ Stephanien)	Ober. Obercarbon	Perm	Mesozoicum	Tertiär	Gegenwart
Protoblattoidea	184	33	24	—	—	—
Mantoidea	—	—	16	92	27	200
Blattoidea	816	967	960	908	309	300
Isoptera	—	—	—	—	500	87
Corrodentia	—	—	—	—	163	75
Mallophaga	—	—	—	—	—	325
Siphunculata	—	—	—	—	—	12

Tabelle XI.

Verteilung der Entwicklungsreihe Orthopteroidea auf die wichtigsten Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Orthopteroidenarten der betreffenden Formationen auf die einzelnen systematischen Kategorien entfallen würden.

	Palaeozoicum	Lias	Jura	Tertiär	Gegenwart
Protorthoptera	1000	—	—	—	—
Orthoptera	—	1000	875	610	663
Locustoidea	—	1000	875	373	347
Elcanidae	—	741	375	—	—
Locustopsidae	—	92	94	—	—
Locustidae (s. l.)	—	—	187	178	263
Gryllidae	—	37	62	152	79
Tridactylidae	—	—	—	8	3
Gryllotalpidae	—	—	—	35	2
Acridioidea	—	—	—	237	315
Phasmoidea	—	—	125	35	263
Chresmodidae	—	—	62	—	—
Phasmidae (s. l.)	—	—	62	35	263
Dermaptera	—	—	—	152	52
Diploglossata	—	—	—	—	0.1
Thysanoptera	—	—	—	203	21
Terebrantia	—	—	—	144	14
Tubulifera	—	—	—	8	6

Tabelle XII.

Verteilung der Hemipteroidengruppen auf die Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Hemipteroidenarten der betreffenden Formationen auf die einzelnen Gruppen entfallen würden.

	Unt. Perm	Ob. Perm	Lias	Jura	Palaeogen	Neogen	Gegenwart
Protohemiptera	1000	—	—	—	—	—	—
Palaeohemiptera	—	1000	32	—	—	—	—
Hemiptera	—	—	226	560	571	668	575
Gymnocerata	—	—	226	240	515	623	545
Cryptocerata	—	—		280	56	45	30
Homoptera	—	—	742	480	421	316	424
Auchenorrhyncha	—	—	677	440	327	216	303
Psylloidea	—	—	64	—	—	4	27
Aleurodoidea	—	—	—	—	4	—	6
Aphidoidea	—	—	—	40	60	90	30
Coccoidea	—	—	—	—	30	4	57

Tabelle XIII.

Verteilung der Dipterengruppen auf die Formationen.

Die Zahlen geben an, wie viele von je 1000 Dipterenarten der betreffenden Formationen auf die einzelnen Gruppen entfallen würden.

	Lias	Jura	Palaeogen	Neogen	Gegenwart
Diptera Orthorrhapha	1000	809	863	805	409
Orthorrhapha nematocera	1000	762	696	687	136
Protorhaphidae	77	—	—	—	—
Mycetophylidae	—	95	258	89	36
Bibionidae	77	47	98	227	7
Chironomidae	—	—	101	28	18
Culicidae	—	—	14	8	6
Blepharoceridae	—	—	—	—	0'6
Orphnephilidae	—	—	—	—	0'1
Simuliidae	—	—	12	4	2
Psychodidae	—	145	22	—	2
Eoptychopteridae	231	—	—	—	—
Ptychopteridae	—	—	2	—	0'4
Dixidae	—	—	4	—	0'5
Rhyphidae	—	—	5	8	0'4
Cecidomyiidae	—	—	57	24	25
Architipulidae	615	—	—	—	—
Tipulidae	—	47	119	296	36
Orthorrhapha brachycera	—	47	158	118	272
Diptera Cyclorrhapha	—	—	133	183	591
Aschiza	—	—	28	57	91
Schizophora	—	—	93	126	500

VII. ABSCHNITT.

CHRONOLOGISCHE ÜBERSICHT

DER WICHTIGSTEN

SYSTEME UND STAMMBÄUME DER
REZENTEN INSEKTEN.

Die Versuche, durch ein „System“ Ordnung in das Heer der Insektenformen zu bringen, reichen bis in das Altertum zurück. Schon Aristoteles (um 300 v. Chr.) ordnete die Insekten nach morphologischen Prinzipien und gelangte zur Aufstellung folgender Gruppen:

A. Pterota vel Ptilota.

1. Coleoptera (= Coleoptera nob.).
2. Pedetica (= Locustoidea + Acridioidea nob.).
3. Astomata (= Hemipteroidea nob.).
4. Psychae (= Lepidoptera nob.).
5. Tetraptera.
 - a. majora (= Neuroptera im weitesten Sinne + Orthoptera pp.).
 - b. Opisthocentra (= Hymenoptera excl. Formicidae).
6. Diptera (= Diptera).

B. Pterota simul et Aptera.

- a. Myrmex (= Formicidae).
- b. Pygolampis (= Lampyris).

C. Aptera.

Nach diesem Versuche¹⁾ ruhte die Systematik während des ganzen Altertums und Mittelalters bis in die Zeit Aldrovands (1602), dessen Einteilung in erster Linie auf biologischem Prinzipie fusst, aber im Vergleich mit oben angeführtem System keinen Fortschritt bildet.

Aldrovandus vermengt die Insekten mit Würmern und teilt sie in Land- und Wasserbewohner, beide Gruppen wieder in Pedaten und Apoden, die Pedaten wieder in Alaten und Apteren, die Alaten in Anelytra und Elytrata usw. Erst Swammerdam (1669) und Ray (1705) brachten einen neuen Zug in die Sache, indem sie die Metamorphosen als Basis ihres Systemes annahmen; doch war ihre Gruppierung noch so wenig entwickelt, dass wir uns begnügen können, hier nur hervorzuheben, wie weit das Bestreben, ein biologisches System zu konstruieren, zurückreicht. Beide Autoren benützten die Metamorphosen übrigens nur für die Hauptabteilungen und bauten dann mit der Morphologie weiter, die denn auch bald wieder zur Alleinherrschaft in der Systematik gelangte.

¹⁾ Plinius (23—79 n. Chr.) hat kaum einen Fortschritt erzielt.

Linnés System (Ed. X. 1758), welches hauptsächlich auf der Flügelbildung beruht, teilt die Klasse Insecta in folgende Ordnungen:

1. Coleoptera (= Coleoptera + Orthoptera + Blattaeformia pp. + Dermaptera nob.).
2. Hemiptera (= Hemipteroidea + Thysanoptera nob.).
3. Lepidoptera (= Lepidoptera nob.)
4. Neuroptera (= Odonata + Plectoptera + Perlaria + Phryganoidea + Neuroptera + Panorpatæ + Corrodentia pp. nob.).
5. Hymenoptera (= Hymenoptera nob.).
6. Diptera (= Diptera nob.).
7. Aptera (= Apterygogenea + Suctoria + Mallophaga + Siphunculata + Isoptera + Corrodentia pp. + Arachnoidea + Crustacea + Myriopoda + Diptera pp. nob.).

Wir sehen, dass in diesem Systeme nur drei Ordnungen bereits in unserem Sinne reine systematische Einheiten sind, während alle anderen, in erster Linie aber die Aptera und Neuroptera einen nach unseren heutigen Begriffen ungemem gemischten Inhalt haben.

Naturgemäss war es jetzt Sache der „kleineren“ Zeitgenossen, fleissig zu verbessern und zu kritisieren, wobei wohl manche Verschlechterung mit unterlief. So befreite Sulzer (1761) Linnés Hemiptera von den Thysanopteren, die er zu den Coleopteren schob, wo sie aber auch nicht hingehören. 1762 taufte Geoffroy unnützerweise die Lepidoptera „Tetraptera alis farinosis“ und die Neuroptera „Tetraptera alis nudis“. Zu letzteren schob er auch die Hymenoptera.

Auch Scopoli (1763) kam nicht weiter, als zu einer überflüssigen Änderung der Linnéschen Namen, denn er nennt die Hemiptera Proboscidea, die Hymenoptera Aculeata, die Diptera Halterata und die Aptera Pedestria.

In der Ed. XII. (1767) des Natursystems verbesserte Linné selbst seine Coleoptera durch Ausscheidung der Orthopteroiden, verschlechterte aber dafür die 2. Ordnung Hemiptera, denen er diese Formen zuwies. Die Dermaptera (nob.) verblieben bei den Coleopteren, bis sie Degeer (III. 1773) mit den anderen Orthopteroiden zusammen unter dem Namen „Dermaptera“ zu einer eigenen Ordnung erhob.

Nun kam Fabricius. Im Gegensatz zu Linné benützte er fast nur die Mundteile und unterschied auf Grund dieser Merkmale (S. Ent. 1775) folgende „Klassen“:

1. Eleuterata (= Coleoptera nob.).
2. Ulonata (= Orthoptera + Blattaeformia pp. nob. + Dermaptera nob.).
3. Synistata (= Plectoptera + Phryganoidea + Apterygogenea + Perloidea + Neuroptera + Corrodentia + Panorpatæ + Hymenoptera + Isoptera + Crustacea pp.).
4. Agonata (= Scorpione + Crustacea pp.).
5. Unogata (= Odonata nob. + Myriopoda + Arachnida).
6. Glossata (= Lepidoptera nob.).
7. Ryngota (= Hemipteroidea + Suctoria + Thysanoptera).
8. Antliata (= Diptera + Siphunculata + Mallophaga + Arachnoida pp. + Crustacea pp.).

Von all diesen Gruppen sind nur zwei in unserem Sinne rein. Die Ulonata sind gleich mit Degeers Dermaptera, und es erscheint daher ersterer Name ebenso überflüssig, wie jener der 1. und 6. Gruppe. Linnés Aptera finden wir in fünf verschiedene Klassen verteilt. Fortschritt bedeutet dieses System jedoch entschieden keinen.

1778, im 7. Bande seiner Memoires, entwarf Degeer eine systematische Übersicht, die vollen Anspruch auf Beachtung hat und viele Gruppen wesentlich schärfer und natürlicher umgrenzt, als es in den bisher besprochenen Arbeiten der Fall war. Degeers System ist ein morphologisches, unterscheidet sich aber von den anderen durch die Combination der den Flügeln und Mundteilen entnommenen Charaktere. Leider hat es Degeer jedoch unterlassen, seinen Gruppen auch Namen zu geben, und ich führe deshalb in () jene Namen an, die Retzius im Jahre 1783 für Degeers Gruppen vorgeschlagen hat.

1. Classe générale (Alata).

1. Ordre (Gymnoptera).

- 1. Classe (Lepidoptera) = Lepidoptera nob.
- 2. „ (Elinguia) = Phryganoidea + Plectoptera nob.
- 3. „ (Neuroptera) = Neuroptera + Odonata + Perloidea + Panorpatae nob.
- 4. „ (Hymenoptera) = Hymenoptera nob.
- 5. „ (Siphonata) = Thysanoptera + Homoptera pp. nob.

2. Ordre (Vaginata).

- 6. Classe (Dermaptera) = Hemiptera (Heteroptera) nob.
- 7. „ (Hemiptera) = Orthoptera + Blattaeformia pp. + Dermaptera nob.
- 8. „ (Coleoptera) = Coleoptera nob.

3. Ordre (Diptera).

- 9. Classe (Haustellata) = Diptera nob.
- 10. „ (Proboscidea) = Coccoidea nob.

2. Classe générale (Aptera).

4. Ordre (Saltatoria).

- 11. Classe (Suctoria) = Suctoria nob.

5. Ordre (Gressoria).

- 12. Classe (Aucenata) = Apterygogenea + Corrodentia + Siphunculata + Mallophaga nob.
- 13. „ (Atrachelia) = Arachnoidea + Crustacea (pars).
- 14. „ (Crustacea) = Crustacea (pars) + Myriopoda.

Hier zeigt sich also endlich ein wesentlicher Fortschritt in der Begrenzung, denn wir finden bereits sieben „reine“ Gruppen. Die alten Neuropteren und Apteren werden in verschiedene Abteilungen zerlegt, wobei freilich der Grad ihrer Verwandtschaft noch nicht allgemein zum Ausdrucke kommt. Die Namen Dermaptera und Hemiptera hat Retzius verwechselt. Bemerkenswert ist auch Degeers Bestreben, seine Klassen wieder zu Gruppen höheren Ranges zu vereinigen.

Das nun folgende Decennium brachte nur geringfügige Änderungen in den bisher aufgestellten Systemen. Olivier (Enc. Meth. IV. 1789) unterschied folgende Ordnungen: I. 1. Lepidoptères, 2. Névroptères, 3. Hyménoptères,

II. 4. Hémiptères, 5. Orthoptères, 6. Coleoptères, III. 7. Diptères, IV. 8. Aptères. Er bezeichnet mit dem Namen Orthoptères die Orthoptera + Blattoidea + Mant. in unserem Sinne, mit Ausschluss der Forficuliden (Dermapteren), die er zu den Coleopteren stellt. Aptera und Neuroptera sind wieder im Sinne Linnés aufgefasst.

1792 verbesserte Fabricius sein System durch Ausscheidung der Piezata (= Hymenoptera) aus den Synstaten, der Odonata (= Odonata nob.) aus den Unogaten und der Mitozata (Myriapoda) aus derselben Gruppe, in welcher somit nur mehr die Arachnoiden verblieben.

Dem hervorragenden Entomologen seiner Zeit, Latreille, verdanken wir ein System, welches später fast allgemein angenommen wurde und sich auf den ersten Blick durch die grosse Zahl „reiner“ Gruppen auszeichnet. Latreilles System (1796) steht auf rein morphologischer Basis und berücksichtigt Mundteile und Flügelbildung, sowie andere Merkmale. Er unterscheidet: Coleoptera, Orthoptera (= Orthoptera + Blattaeformia pp. + Dermaptera), Hemiptera (= Hemipteroidea + Thysanoptera), Neuroptera (= Plectoptera + Odonata + Neuroptera + Corrodentia + Isoptera + Perloidea + Phryganoidea + Panorpatae), Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Suctoria, Thysanura (= Apterygogenea), Parasita (= Mallophaga + Siphunculata), Acephala (= Arachnoida + Nycteribiidae), Entomostraca, Crustacea, Myriapoda.

Wirklich heterogene Elemente enthalten also nur mehr die Neuroptera und Acephala.

Clairvilles Helvetische Entomologie (1798) enthält ein Insektenystem, welches sich an jenes von Linné und Fabricius anlehnt und nur durch die überflüssige Einführung neuer Namen auszeichnet: Elythroptera (= Coleoptera), Deratoptera (= Orthoptera + Blattoidea + Dermaptera nob.), Dictyoptera (= Neuroptera s. Linneano), Phlebotera (= Hymenoptera), Halteriptera (= Diptera), Lepidoptera, Hemimeroptera (= Hemipteroidea + Thysanoptera), Rophoteira (= Suctoria), Pododunera (= Apterygogenea und die anderen apteren Insekten).

Der Begründer der Descendenztheorie, Lamarck, versuchte es zum erstenmal, die Insektengruppen in eine natürliche Entwicklungsreihe zu bringen. Er betrachtete Insekten und Arachnoiden als verschiedene Klassen und zerlegte erstere nach den Mundteilen in drei Gruppen:

- | | |
|---|---|
| } | 1. Coleoptera (= Coleoptera) |
| | 2. Orthoptera (= Orthoptera + Blattaeformia pp. + Dermaptera). |
| | 3. Neuroptera (= Odonata + Isoptera + Corrod. + Perloidea + Neuropt. + Panorpatae + Phryganoidea + Plectoptera.). |
| | 4. Hymenoptera (= Hymenoptera). |
| | 5. Lepidoptera (= Lepidoptera). |
| | 6. Hemiptera (= Hemipteroidea + Thysanoptera). |
| | 7. Diptera (= Diptera). |
| | 8. Aptera (= Suctoria). |

Die Apterygogenea, Mallophaga und Siphunculata werden in der Klasse der Arachnoiden untergebracht. Wir sehen hier auf den ersten Blick, dass sich dieses System nicht wesentlich von den früheren unterscheidet, dass also

die Descendenzidee damals noch nicht so weit gereift war, um ein in unserem Sinne wirklich natürliches System zu schaffen.

Auch Cuvier, der grosse Anatom, kam (Leçons 1805) zu keinem viel besseren Resultate, denn auch er unterschied die Hauptgruppen einseitig nach den Mundteilen:

- Gnathaptères.
 - Polygnathes, Millepèdes, Araneides, Seticaudes (= Apterygogenea).
- Neuroptères.
 - Odonates, Tectipennes (= Isoptera + Neuroptera + Panorpatæ + Perloidea), Agnathes (= Phryganoidea + Plectoptera).
- Hymenoptères (= Hymenoptera).
 - (6 Untergruppen).
- Coleoptères (= Coleoptera).
 - (13 Untergruppen).
- Orthoptères (= Orthoptera + Blattæformia pp. + Dermaptera).
 - Hemiptères (= Hemipteroidea + Thysanoptera).
 - Frontiostres, Collirostres, Planipennes.
 - Lepidoptères (= Lepidoptera).
 - Diptères (= Diptera).
 - Aptères (= Suctoria + Siphunculata + Mallophaga + Acaridae).

Ebenso brachte Dumerils Zool. analyt. (1806) noch keine Verbesserung des Systemes, sondern nur einige neue Namen für Untergruppen.

1813 schlug Kirby (Tr. Linn. Soc. XI) vor, den Namen Orthoptera im Sinne Oliviers zu verwenden und die Forficuliden als Dermaptera zu bezeichnen. Er fand, dass, im Vergleiche mit der Botanik, überhaupt zu wenig Insektenordnungen bestehen, und machte selbst mit Errichtung der Ordnung Trichoptera für die Phryganoiden, die schon von Reaumur und Degeer für näher verwandt mit Lepidopteren als mit Neuropteren betrachtet worden waren, den Anfang in der Verbesserung. Auch für die Stylopiden errichtete er eine eigene Ordnung Strepsiptera.

Das Lamarcksche System von 1816 (Hist. Nat.) unterscheidet sich von jenem des Jahres 1801 wesentlich nur dadurch, dass es mit den Apteren beginnt und mit den Coleopteren schliesst. Die Strepsipteren werden als Sektion Rhipidioptera zu den Dipteren gerechnet. Hemiptera, Neuroptera und Orthoptera in mehrere ziemlich gute Sektionen zerlegt und zwar erstere in „mentonales“ (= Homoptera) und „frontales“ (= Heteroptera); bei den Neuropteren werden nach den Fühlern Plectopteren + Odonaten in Gegensatz zu allen anderen gebracht. Als Sektion Coureurs der Orthopteren werden die Blattoiden mit den Forficuliden vereinigt. Bemerkenswert ist die Einteilung der Klasse Arachnides:

1. Ordnung: Arachnides antennées trachéales.
 1. Sektion Arachnides crustacéennes: Thysanoures, Myriopodes.
 2. „ „ acaridiennes (= Mallophaga + Siphunculata).
2. Ordnung: Arachnides exantennées trachéales (= Arachniden etc.).

Wie man sieht, hat Lamarck hier wohl nicht viel Gewicht auf die Gleichwertigkeit der Ordnungen gelegt!

Die bereits von Swammerdam und Ray propagierte Idee, die Insekten nach ihrer Metamorphose zu klassifizieren, fand in Leachs Arbeiten neuerdings Ausdruck, denn dieser Forscher teilt (Zool. Misc. III. 1817) die Klasse der Insekten nach der Metamorphose in zwei Unterklassen, die zweite derselben wieder nach den Mundteilen in sieben Hauptgruppen. Zur weiteren Einteilung werden dann neuerdings die Metamorphosen mit morphologischen Merkmalen gemeinsam verwendet.

Subclass I. Ametabilia.

Ordo 1. Thysanura (= Apterygogenea Br.).

„ 2. Anoplura (= Mallophaga + Siphunculata).

Subclass II. Metabilia.

- | | | | |
|----|----|----|---|
| A. | { | a. | Ordo 3. Coleoptera (= Coleoptera). |
| | | | „ 4. Dermaptera (= Dermaptera). |
| | b. | | „ 5. Orthoptera (= Orthoptera + Phasmoidea). |
| | | | „ 6. Dictyoptera (= Blattoidea + Mantoidea). |
| | | | „ 7. Hemiptera (= Hemiptera [Heteroptera]). |
| | | | „ 8. Omoptera (= Homoptera). |
| | | | „ 9. Aptera (= Suctoria). |
| | | | „ 10. Lepidoptera (= Lepidoptera). |
| | | | „ 11. Trichoptera (= Phryganoidea). |
| | | | „ 12. Neuroptera (= Odonata + Perlodea + Plecoptera
+ Panorpatae + Neuroptera + Isoptera + Corrodentia). |
| | | | „ 13. Hymenoptera (= Hymenoptera). |
| | | | „ 14. Rhipiptera (= Strepsiptera). |
| | | | „ 15. Diptera (= Diptera pars.). |
| | | | „ 16. Omaloptera (= Diptera pupipara). |

Auch dieses System enthält noch sehr viele Ungleichmässigkeiten: Man vergleiche diesbezüglich die Hauptgruppe C. und E. oder G. oder die Ordnung 12 und 16! Mit staunenswerter Zähigkeit hielt man noch immer an dem alten Begriff Neuroptera fest, zu einer Zeit, als schon Orthopteren, Hemipteren und Dipteren in verschiedene Ordnungen zerrissen wurden. Der Name Anoplura ist gleich Parasita Latreille. Bemerkenswert ist die Begrenzung der Klasse Insecta, die sich hier zum erstenmal mit der bis heute allgemein üblichen Auffassung vollkommen deckt.

Nitsch (Mag. d. Ent. III. 1818) fasst die Insekten in gleichem Sinne auf, wie Leach und behandelt als „Insecta epizoica“ jene Formen, welche sich beständig auf anderen Tieren aufhalten. Er teilt dieselben weiter in Orthoptera epizoica oder Mallophaga, in Hemiptera epizoica (Pediculidae!) und in Diptera epizoica, leitet also die Mallophagen von Orthopteren, die Pediculiden von Hemipteren ab.

Unzufrieden mit den einfachen linearen Anordnungen der Gruppen, suchte Mc. Leay (Horae Ent. II. 1821 und Linn. Trans. XIV. 1825) diesem Übelstande durch Aufstellung der zyklischen oder Quinarsysteme zu steuern. Sein Insektenystem ist ein metamorphotisches und stellt sich folgendermassen dar:

I. Apta (Crustacea, Arachnida et Ametabola).

II. Ptilota.

Mandibulata

Haustellata

- | | |
|--|--|
| <p>→ 1. Trichoptera? (=Phryganoidea + Perloidea)</p> <p>2. Hymenoptera (= Hymenopt.)</p> <p>3. Coleoptera (= Coleoptera)</p> <p>4. Orthoptera (= Orth. + Blattoid. + Dermapt.)</p> <p>→ 5. Neuroptera (= Neur. + Odon. + Panorp. + Isopt. + Corrod. + Plectoptera)</p> | <p>1. Lepidoptera (= Lepid.)</p> <p>2. Diptera (= Diptera)</p> <p>3. Apta (= Suctoria)</p> <p>4. Hemiptera (= Heteroptera)</p> <p>5. Homoptera (= Homoptera) ←</p> |
|--|--|

Jede Hauptreihe enthält also fünf Unterabteilungen, die man sich in einem Kreise angeordnet denken kann, so dass die Verbindung von 1 und 5 hergestellt wäre. Die gleichen Nummern in beiden Kreisen, also z. B. Trichopteren und Lepidopteren, werden immer durch die gleiche Metamorphose charakterisiert. Heute betrachten wir ein solches System wohl als Spielerei, aber es ist nicht zu verkennen, wie mächtig sich schon damals das Bestreben, der natürlichen Verwandtschaft auch graphisch Ausdruck zu verleihen, geltend machte.

Keine wesentliche Neuerung enthält das bekannte Handbuch von Kirby et Spence (1826), man müsste denn die überflüssige Einführung des Namens Aphaniptera für Degeers Suctoria, die übrigens seither auch schon von Latreille 1825 in Siphonaptera umgetauft worden waren, als solche betrachten. Die Apta und Neuroptera erscheinen hier wieder nahezu im Linnéschen Umfange.

Auf rein morphologischer Grundlage weiterbauend kam Latreille im Jahre 1831 (Cours d'Entomol.) zu folgendem System:

I. Apta.

- 1. 1. Ordnung: Thysanura (= Apterygogena).
- 2. „ Parasita (= Mallophaga + Siphunculata).
- 2. 3. „ Siphonaptera (= Suctoria).

II. Alata.

1. Elythroptera.

- A. 4. Ordnung: Coleoptera (= Coleoptera).
- 5. „ Dermaptera (= Dermaptera).
- 6. „ Orthoptera (= Orthopteroidea + Blattaeformia pp.).
- B. 7. „ Hemiptera (= Hemipteroidea).

2. Gymnoptera.

- A. a. 8. Ordnung: Neuroptera (= Neuroptera + Odonata + Perlbeida + Plectoptera + Panorp. + Corrodentia + Isoptera. + Embiodea).
- 9. „ Hymenoptera (= Hymenoptera).
- b. 10. „ Lepidoptera (= Lepidoptera).
- B. 11. „ Rhipiptera (= Strepsiptera).
- 12. „ Diptera (= Diptera).

Mit Ausnahme der Ordnung 8 (Neuroptera) sind nun schon alle Ordnungen reine Verwandtschaftsgruppen. Von den höheren Gruppen sind Ely-

thoptera A. und B. rein und in der Gruppe Gymnoptera finden wir alle Ordnungen aus der Panorpätenreihe.

Im selben Jahre schlug Westwood überflüssigerweise den Namen Euplecoptera für die Forficuliden oder Dermaptera vor.

1832 versuchte es Brullé (Exped. Morée) die alten Neuropteren in natürliche Gruppen zu zerlegen. Odonaten, Plectopteren und Perlarien werden als Ordnung Dictyoptera (bereits früher von Clairville für die Neuroptera im weiteren Sinne eingeführter und später mit Unrecht von Leach für Blattoiden + Mantoiden vergebener Name) abgetrennt, die Psociden und irrtümlich auch die Raphidiiden und Mantispiden wegen ihrer unvollkommenen Metamorphose von den Neuropteren getrennt und zu den Orthopteren verwiesen, die Phryganoiden mit dem Namen Trichoptera (Kirby, Leach) als eigene Ordnung betrachtet, die Termiten und mit emigem Zweifel auch die Embiden als Isoptera zu einer selbständigen Ordnung erhoben, so dass die alten Neuropteren nur mehr aus Neuropteren in unserem Sinne und aus Panorpäten bestehen. Ein wesentlicher Fortschritt!

Während sich in der Folge die Franzosen mehr an Latreilles System hielten, griffen die Engländer immer wieder auf die metamorphischen und zyklischen Systeme zurück und trachteten dieselben weiter auszubauen.

So entstand Newmans System (Ent. Mag. II. 1834):

Divis. I. Tetraptera Amorpha.

Sektion I. T. A. Adermata.

Klasse I. Lepidoptera (= Lepidoptera + Suctoria).

„ II. Diptera (= Diptera pp.).

Sektion II. T. A. Dermata.

Diptera contin. (= Diptera pars + Strepsiptera).

Divis. II. Tetraptera Necromorpha.

Klasse III. Hymenoptera (= Hymenoptera).

„ IV. Coleoptera (= Coleoptera).

Divis. III. Tetraptera Isomorpha.

Klasse V. Orthoptera (= Dermaptera + Orthopteroidea + Blattaeformia pp. + Thysanoptera).

„ VI. Hemiptera (= Hemipteroidea).

Divis. IV. Tetraptera Anisomorpha.

Klasse VII. Neuroptera (= Neuroptera + Isoptera + Corrodentia + Perloidea + Phryganoidea + Plectoptera + Odonata + Panorpatae).

Wie wenig Konsequenz in diesem Systeme liegt, zeigt uns schon die Divisio IV., und wir können Newmans System geradezu als Beweis für den geringen Wert einzelner Merkmale in der Systematik anführen, seien diese nun morphologisch oder biologisch. Die Thripse, welche bisher fast immer bei den Hemipteren und einmal bei den Coleopteren untergebracht waren, stellt Newmann richtiger zu den Orthopteren, (sie wurden zwei Jahre später von Haliday (Ent. Mag. III. 1836) zu einer eigenen Ordnung Thysanoptera erhoben), die Strepsipteren zu den Dipteren, die Suctorien aber gar zu den Lepidopteren!

In Burmeisters Handbuch (1835—1838) finden wir folgendes System:

I. Ametabola.

A. Haustellata.

1. Ordnung: Rhynchota.

Zerfällt in sechs Zünfte: Pediculida, Coccina, Phytophthires, Cicadina, Hydrocores und Geocores.

B. Mandibulata.

2. Ordnung: Gymnognatha.

Zerfällt in folgende Zünfte: Physopoda, Mallophaga, Thysanura, Orthoptera, Dermatoptera, Corrodentia (= Isoptera + Embiodea + Coniopterygidae + Corrod. nob.), Subulicornia (= Odonata + Plecoptera), Plecoptera, Trichoptera, Planipennia (= Neuroptera + Megaloptera + Panorpatae).

II. Metabola.

A. Homoptera.

a. Diptera. Ordnung: Diptera.

b. Tetraptera.

× Squamata. Ordnung: Lepidoptera.

×× Nuda. Ordnung: Hymenoptera.

B. Heteroptera. Ordnung: Coleoptera.

Burmeister suchte eben den gordischen Knoten gewaltsam zu lösen und vereinigte in seiner Ordnung Gymnognatha alle Insekten mit Ausnahme der Hemipteren, Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Coleopteren, teilte dann diese Ordnung in Zünfte, die aber zum Teil viel höheren Rang haben, als die Zünfte bei den Rhynchoten. Die Coleopteren müssten nach seinen Prinzipien wohl ebensogut zu den Gymnognathen gestellt werden, wie die Trichoptera und Planipennia, ebensogut müssten die Hymenopteren, wenigstens zum Teil den Gymnognathen zugerechnet werden, und wir kämen dann wieder so ziemlich zu der alten Einteilung in Mandibulata und Haustellata. Burmeisters System ist nicht nur unnatürlich, sondern auch unlogisch und fand wohl deshalb keine weitere Anwendung. Auch blieb die Kritik nicht aus, und schon im Jahre 1839 (Ent. Zeit. I) sprach sich Erichson auf Grund sorgfältiger anatomischer Studien in vielen Punkten gegen Burmeister aus. Er gab zwar die Vereinigung der Termiten, Perliden, Psociden, Odonaten und Thysanuren mit den Orthopteren zu, liess aber die Frage bezüglich der Poduriden und Physopoden offen. Die Mallophagen wollte er nicht zu den Orthopteren gestellt wissen und als Neuropteren fasste er die Neuropteroidea in unserem Sinne mit den Panorpaten und Phryganoiden zusammen, während er die zu den Orthopteren geschobenen neuropterenähnlichen Formen als Pseudoneuroptera bezeichnete.

Westwoods Introduction (1839) enthält wieder eine Art zyklischen Systemes, das aber nicht ganz ausgebaut ist und sowohl Apterogogenea als Mallophaga und Siphunculata unberücksichtigt lässt:

Subclass: Dacnostomata.	Subclass: Antlostomata.
Ord.: Hymenoptera.	Ord.: Diptera.
? Osculant Ord.: Strepsiptera.	? Osculant Ord.: Homaloptera.
Ord.: Coleoptera.	? Osculant Ord.: Aphaniptera.
Osculant Ord.: Euplexoptera.	
Ord.: Orthoptera.	Ord.: Heteroptera.
? Ord.: Thysanoptera.	?
Ord.: Neuroptera.	Ord.: Homoptera.
?	?
Ord.: Trichoptera.	Ord.: Lepidoptera.
?	?

Wenn wir nun noch erwähnen, dass Brullé und Lucas in Blanchards Hist.-Nat. (1840) neuerlich den Versuch gemacht haben, die Apterygogenea, Mallophaga und Pediculidae von den Insekten abzutrennen und als Monomorphes, Anoploures und Parasites zu den Crustaceen (!) zu stellen, so können wir die Besprechung der Systeme aus der ersten Hälfte des abgelaufenen Säkulums schliessen und uns jenen der zweiten Hälfte zuwenden, in welcher bereits die gründlicheren anatomischen und embryologischen Forschungen im Vereine mit den Ideen Darwins immer mehr Geltung erlangten.

Als erster wohl noch sehr unvollkommener Versuch sei hier Agassiz, Classification of Insects from Embryological data (1851) erwähnt. Der Verfasser benützt die Verwandlung zur Einteilung, hauptsächlich aber die Mundteile der Larven und Imagines und kommt zu dem Schlusse, die saugenden Typen (Haustellata) seien höher entwickelt als die Mandibulaten. In aufsteigender Richtung wäre die Reihenfolge folgende: Mandibulata: Neuroptera, Coleoptera, Orthoptera, Hymenoptera. — Haustellata: Hemiptera, Diptera, Lepidoptera. Und dieses System bezeichnet er als „genetisches“ zum Unterschiede von dem „naturphilosophischen“, welches eine Einteilung nach vollkommener und unvollkommener Metamorphose vorschlägt. Der erste schüchterne Versuch eines genetischen Systemes ist also gründlich gescheitert.

In Brauers Neuropt. Austriaca (1857) finden wir die Odonaten, Perliden und Plectopteren, unter dem Erichsonschen Namen „Pseudoneuroptera“ vereinigt als Subordo der Orthoptera; Phryganoidea, Panorpatæ und Neuropteroidea dagegen bilden die Ordo „Neuroptera“.

Gerstäcker (Handbuch 1863) lehnt sich in mancher Beziehung an Burmeister und Erichson:

Ordnung: Orthoptera.

Zunft: O. socialia (= Isoptera).

„ O. genuina (= Orthopteroidea + Blattæformia pp.).

„ Dermaptera (= Dermaptera).

„ Corrodentia (= Embioidea + Corrodentia).

„ O. amphibiotica (= Plectoptera + Perloidea + Odonata).

„ Physopoda (= Thysanoptera).

„ Thysanura (= Apterygogenea).

Ordnung: Neuroptera.

Zunft: Planipennia (= Neuropteroidea + Panorpatae).

„ Trichoptera (= Phryganoidea).

„ Strepsiptera (= Strepsiptera).

Ordnung: Coleoptera.

„ Hymenoptera.

„ Lepidoptera.

„ Diptera.

Zunft: D. genuina } (= Diptera).

„ Pupipara }

„ Aphaniptera (= Suctoria).

Ordnung: Hemiptera (= Hemipteroidea + Siphunculata + Mallophaga).

Durch die Bemerkung „die Hemipteren vermitteln den Übergang zu den Orthopteren“ macht Gerstäcker sein System auch zu einem zyklischen. Siphunculaten und Mallophagen werden einfach als Familien der Homopteren angeführt, und auch in der Behandlung der Thysanuren und Strepsipteren liegt etwas rückschrittliche Tendenz.

Ähnlich steht es auch mit dem Systeme, welches Dana im Jahre 1864 auf morphologischer Grundlage entwickelte:

1. Ctenoptera:

a. Apipens: Hymenoptera.

Diptera.

Aphaniptera.

b. Amplipens: Lepidoptera.

Homoptera.

Trichoptera.

c. Attenuates: Neuroptera.

2. Elytroptera: Coleoptera.

Hemiptera.

Orthoptera,

3. Aptera: Lepismidae.

Poduridae.

Wir wollen über diese vollkommen künstliche Einteilung nicht weiter sprechen und wenden uns sofort zu den Ansichten, welche Haeckel 1866 im zweiten Bande seiner generellen Morphologie niedergelegt hat.

Haeckel leitet die Insekten von Zoöpoden (Crustaceen) ab, durch Vermittlung einer hypothetischen Form, der Protracheaten, von denen auch die Arachniden und Myriopoden abstammen sollen. Er unterscheidet:

1. Subklasse: Masticantia.

1. Ordnung: Toccoptera.

Unterordnung: Pseudoneuroptera.

Sektionen: Amphibiotica, Corrodentia, Thysanoptera.

Thysanura.

Unterordnung: Neuroptera.

Sektionen: Planipennia, Trichoptera, Strepsiptera.

Unterordnung: Orthoptera.

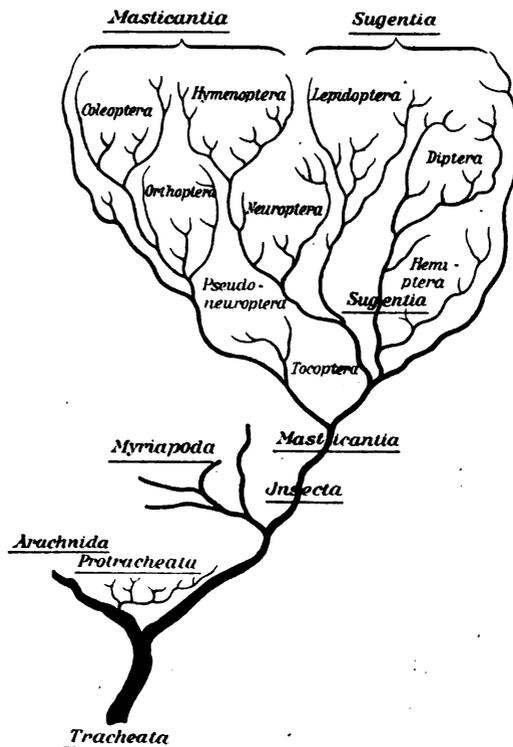
Sektionen: Ulonata, Labidura.

2. Ordnung: Coleoptera.
3. Ordnung: Hymenoptera.
2. Subklasse: Sugentia.
 4. Ordnung: Hemiptera.

Unterordnung: Homoptera, Heteroptera, Pediculina.
 5. Ordnung: Diptera.

Unterordnung: Nemocera, Brachycera, Aphaniptera, Pupipara.
 6. Ordnung: Lepidoptera.

Als die ursprünglichen Insekten werden die Toccoptera (= Stamm-Insekten) betrachtet. Sugentien sind nach H. entschieden jünger als die Masticantien, Orthopteren und Neuropteren durch die Pseudoneuropteren unmittelbar verbunden. Die Pseudoneuropteren sind wahrscheinlich die älteste jetzt lebende Gruppe, aus welcher sich wahrscheinlich die Neuropteren entwickelt haben. Ebenso dürften die Orthopteren aus Pseudoneuropteren hervorgegangen sein, und die Forficuliden (Labidura) würden einen durch spezielle Anpassung abgeänderten Seitenzweig der Orthopteren bilden. Auch die Coleopteren haben sich aus Toccopteren und jedenfalls aus dem Zweige Orthoptera entwickelt, die Hymenopteren jedenfalls aus dem Zweige der Neuropteren oder Pseudoneuropteren. Die Sugentien Hemiptera und Lepidoptera sind nach H. vermutlich aus zwei divergenten Zweigen der Toccoptera, jedenfalls aus Pseudoneuropteren oder Neuropteren entstanden, die Dipteren aus den Hemipteren (!).



Haeckels Stammbaum, meines Wissens der erste in dieser Richtung gemachte Versuch, ist wohl noch etwas schemenhaft, aber er zeigt uns bereits, in welcher genialer Weise in vielen Fällen die natürlichen Beziehungen richtig

erkannt wurden. Manche Details freilich sind nicht haltbar, wie z. B. die Ableitung der Dipteren von den Hemipteren, oder die Auffassung der Thysanuren als wahrscheinlich sekundär ungeflügelte Formen usw.

Nun war dem Darwinismus in der Entomologie Tür und Tor geöffnet, und es begann eine lebhaftere Tätigkeit in der Beurteilung aller morphologischen und biologischen Tatsachen vom Standpunkte der Deszendenztheorie. Es würde wohl zu weit führen, hier die einzelnen Phasen dieser wissenschaftlichen Revolution zu schildern, und wir begnügen uns damit, auf die zahlreichen Arbeiten hinzuweisen, die in jener Zeit aus der Feder von Fritz Müller, A. Dohrn, Fr. Brauer, Lubbock, Packard und vielen anderen hervorgegangen sind. Sie alle beschäftigten sich eingehend mit der Frage der Ableitung der Insekten von verschiedenen bekannten oder hypothetischen Urformen, mit der Frage des Wertes der Metamorphosen und Larvenformen für die Phylogenie. Haeckel, Fritz Müller und Dohrn erklärten eine Einteilung nach Metamorphosen für unhaltbar und sprachen ihre Ansicht dahin aus, die Metamorphosen seien während der Ontogenese durch Anpassung erworben und nicht von ursprünglichen Stammformen ererbt. Brauer (1869) vertrat die Ansicht, dass für die Phylogenie der Insekten die campodea-ähnliche Larve dieselbe Bedeutung habe, wie die Zoëa für die Crustaceen. Er wies nach, dass diese Larvenform für Insekten als primär zu betrachten sei, dass dagegen Raupen-, Engerling- und Madenformen sekundär durch Anpassung entstanden seien. Jene Insekten, bei denen zwischen der Larve und Imago der geringste Unterschied bestehe, seien als die ältesten zu betrachten, jene, wo der Unterschied am grössten sei, als die jüngsten.

Auch wurde nunmehr die Embryonalentwicklung mehr und mehr in den Bereich systematischer Studien gezogen, und es war Dohrn, der 1870 die Insekten nach der Keimanlage in zwei Hauptgruppen zerlegte:

- a) Insekten mit äusserer Keimanlage (Ins. ectoblasta), Orthoptera, Ephemerae, Poduridae?, Phryganidae, Coleoptera, Diptera.
- b) Insekten mit innerer Keimanlage (Ins. endoblasta) Lepidoptera, Rhynchota, Mallophaga, Odonata, Physopoda, Hymenoptera.

Die Kenntnis der fossilen Insekten war damals noch viel mangelhafter als heute und konnte demgemäss nur in ganz beschränktem Masse phylogenetisch verwertet werden.

Der Vollständigkeit wegen mag hier noch jenes phylogenetische System erwähnt werden, welches Packard 1863 und 1870 aufgestellt hat:

Class Insecta.

Ordo 1. Hexapoda.

Metabola.

Subordo 1. Hymenoptera

„ 2. Lepidoptera

„ 3. Diptera (= Diptera + Suctoria).

Heterometabola.

Subordo 4. Coleoptera (= Coleoptera + Strepsiptera)

„ 5. Hemiptera (= Hemipteroidea + Thysanoptera
+ Mallophaga + Siphuncul.)

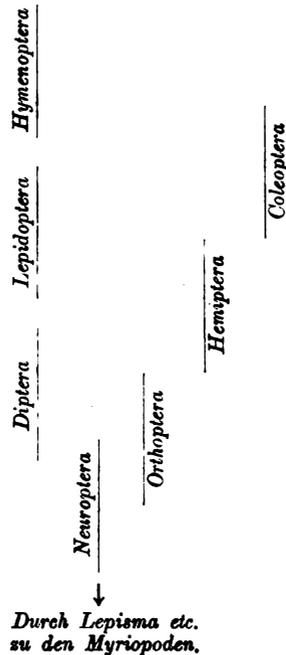
Subordo 6. Orthoptera (= Orthopteroidea + Blattaeformia pp. + Dermaptera)

„ 7. Neuroptera (= Isoptera + Embioidea + Corrodentia + Perloidea + Plectoptera + Odonata + Neuropteroidea + Panorpatae + Phryganoidea + Apterygogenea.)

Ordo 2. Arachnida.

Ordo 3. Myriapoda.

Die Verwandtschaft resp. Abstammung der einzelnen Hexapodengruppen im Sinne Packards ist aus folgendem Schema ersichtlich:



Hymenopteren von Lepidopteren und mit diesen von Dipteren abzuleiten, ist wohl ebenso kühn wie die Annahme einer Abstammung der Coleopteren von Hemipteren!

Von hohem Interesse, wenn auch vielfach nicht haltbar, sind die Ansichten, welche Paul Mayer im Jahre 1876 in seiner bekannten und für jene Zeit gewiss sehr fortschrittlichen Arbeit über die Ontogenie und Phylogenie der Insekten niedergelegt hat. Ontogenie, Morphologie und Anatomie werden von Mayer fast in ihrem ganzen Umfange benützt, die Palaeontologie jedoch, wie es scheint mit Absicht, nicht weiter berücksichtigt. Auch auf die Flügelbildung wird nur geringer Wert gelegt.

Verfasser beginnt mit der Konstruktion eines Urtypus für alle geflügelten oder sekundär ungeflügelten Insekten, den er als „Protentomon“ bezeichnet. Dieser Typus unterscheidet sich von dem in meiner Arbeit Seite 3 aufgestellten wesentlich nur durch die Annahme eines 5gliedrigen Tarsus und 4 Malpighischer Gefäße. Zu letzterer Annahme kommt Mayer durch die Homologi-

sierung der Stigmen, Speicheldrüsen und Malpighischen Gefäße als Segmentalorgane. Die Zahl der Abdominalsegmente wird mit 11 angenommen, von denen im Maximum neun mit Stigmen versehen sind, so dass für die Malpighischen Gefäße nur noch zwei übrig bleiben. Diese, wie später schon von anderen Autoren nachgewiesen wurde, hinfällige Annahme veranlasste Mayer zu manchen phylogenetischen Fehlschlüssen und verwickelte ihn in mehrfache Widersprüche.

Das Protentomon wird phylogenetisch in folgender Weise abgeleitet:

1. Ungegliederter Wurm, ein gemeinschaftlicher Ausgangspunkt, für Tracheata und höhere Würmer; zugleich ein naher Verwandter der Urform für die Crustaceen.

2. Gegliederter Wurm mit 18 Metameren, mit wenigstens 14 Paar Segmentalorganen, vielleicht auch mit Mundwerkzeugen in Gestalt von Kiefern; zugleich ein naher Verwandter noch lebender Ringelwürmer.

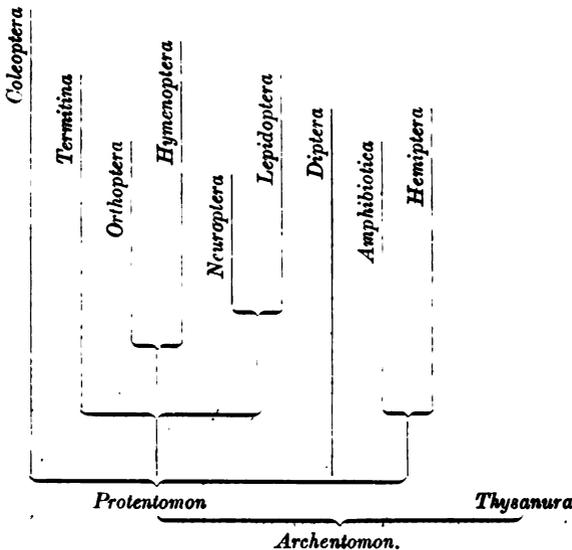
3. Derselbe Wurm mit ventralen und vielleicht auch mit dorsalen Anhängen an allen Segmenten; noch im Wasser lebend.

4. Derselbe Wurm mit Tracheen und mit heteronomen Segmenten (Anhänge im Schwinden begriffen); Sumpfbewohner. Protracheas.

5. Protracheas mit drei Beinpaaren und deutlicher Abgrenzung von Kopf, Brust und Hinterleib; Sumpfbewohner. Archentomon.

6. Archentomon mit zwei Paar Flügeln; Landbewohner. Protentomon.

Als echte Insekten bezeichnet Mayer nur die Nachkommen des Protentomon, die er dadurch in Gegensatz zu den Thysanuren bringt. Die Hauptgruppen (Ordnungen) werden in folgender Weise von dem Protentomon abgeleitet:

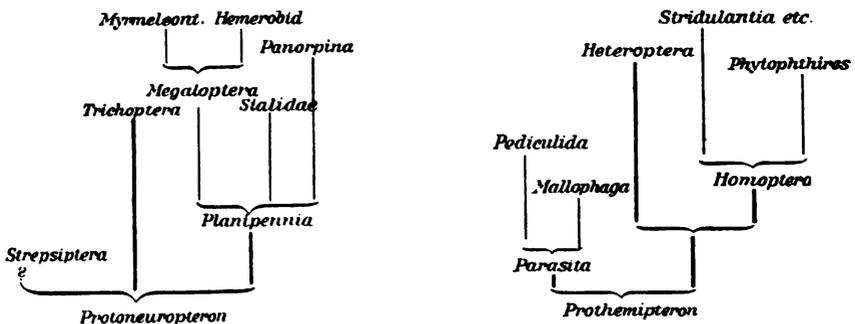


Hier zeigt sich also schon, zu welchen Konsequenzen es führte, dass Mayer die primäre Zahl der Malpighischen Gefäße mit vier annahm, denn nach

diesem Stammbaume müssten nun die Coleopteren und Dipteren ältere Formen sein, als die Orthopteren und selbst älter als die Amphibiotica, wogegen aber alle anderen aus der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Palaeontologie sich ergebenden Momente sprechen.

Ausser dem Protentomon konstruiert Mayer auch je eine Urform für die Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren, Hemipteren, Orthopteren, Amphibiotica und Neuropteren, von welchen Urformen er dann den Stammbaum für die Untergruppen ausgehen lässt.

Von den Protodipteren werden direkt auch die Aphanipteren (Suctoria) abgeleitet, so dass dieselben als älter wie unsere heutigen Dipteren betrachtet werden müssten. Analog werden die Forficulinen von den Protorthopteren abgeleitet. Libellen, Perliden und Ephemeriden sind direkte Abkömmlinge des Protamphibion. Das Protoneuropteron zerfällt in drei Hauptstämme: ? Strepsiptera, Trichoptera und Planipennia, welche letztere sich wieder in Megaloptera (= Neuroptera m.), Sialidae (= Megaloptera m.) und Panorpina spalten. Von dem Stamme des Protohemipteron werden merkwürdigerweise ausser den Hemipteren auch die Pediculiden und Mallophagen abgeleitet, also zu einer Zeit, bevor noch Heteropteren und Homopteren geschieden waren, ergo, nach den Ergebnissen der Palaeontologie zu einer Zeit, in der es noch weder Vögel noch höhere Säugetiere gab! Embidae, Psocidae und Thysanoptera werden als zweifelhaft nicht in den Stammbaum aufgenommen.



Eine Widerlegung mancher Ansichten Mayers finden wir bereits in Brauers zweitem Artikel über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Deszendenz-Theorie (1878).

Auf Grund eigener Studien über die Mundteile der Insekten gelangt Meinert (Ent. Tidskr. I. 1880) zur Trennung von zwei Hauptgruppen:

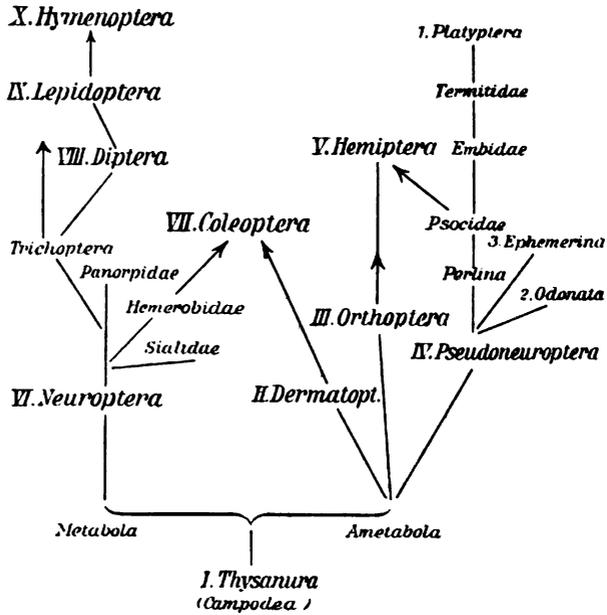
1. Insectes à organes buccaux fixes, articulés.
(Coleoptères, Synistés, Hymenoptères, Lepidoptères, Mallophages, Chilognathes, Ulonates, Thysanoures, Chilopodes).
2. Insectes à organes buccaux protractiles essentiellement non articulés
(Diptères, Siphonaptères, Siphunculates, Hemiptères).

Diese Einteilung ist vollkommen unhaltbar und künstlich, denn es ist längst erwiesen, dass die Mundteile der in der zweiten Gruppe untergebrachten Formen von solchen der ersten abzuleiten sind.

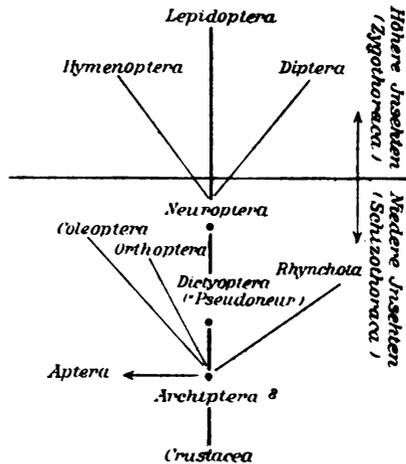
Ebenso wie die Arbeit Mayers bietet auch jene von Packard (Rep. U. S. Ent. Com. 1883) der Kritik ein weites Feld. Hier finden wir die Insekten durch Vermittlung der Thysanuren von Scolopendrella abgeleitet und in folgender Weise zu höheren Gruppen vereinigt:

Superordo:	Ordo:	Subordo:						
Euglossata	Hymenoptera Lepidoptera Diptera	Diptera genuina Aphaniptera Pupipara						
			Elythroptera	Coleoptera	Coleoptera genuina Strepsiptera			
						Eurhynchota	Hemiptera	Homoptera Heteroptera Physapoda Mallophaga
Phyloptera	Neuroptera Pseudoneuropt. Orthoptera Dermatoptera	Trichoptera Planipennia (= Neuropteroidea + Panorpatae nob.) Odonata Ephemerina Platyptera (= Perloidea + Corrod. + Isopt. + [Embioid.]						
			Synaptera	Thysanura	Cinura Symphylla Collembola			

Als Stammbaum stellt sich Packards' System ganz anders dar, wie jenes von P. Mayer. Wir finden die Phyloptera bereits in 2 Gruppen Ametabola und Metabola zerlegt. Die Hemipteren hätten nach Packard einen polyphyletischen Ursprung und werden durch Vermittlung der Mallophagen von Phylopteren abgeleitet. Letztere müssten also erst zu reduzierten flügellosen Parasiten geworden sein, um dann neuerdings Flügel zu bekommen! Die Coleopteren seien einerseits durch die Larven direkt von Campodea abzuleiten, andererseits aber von metabolen Neuropteren — also auch eine polyphyletische Gruppe. Unhaltbar ist wohl auch die Ableitung der Hymenopteren von den bereits in vieler Beziehung höher spezialisierten Lepidopteren, dagegen bemerkenswert, dass den Trichopteren, Lepidopteren, Panorpaten und Dipteren derselbe Ursprung zugeschrieben wird.



Von dem Grade der Verwachsung der Thoraxsegmente ausgehend, unterscheidet Schoch (Schw. Ent. VII. 1884) die Hymenoptera, Lepidoptera und Diptera als höhere Insekten; Zygothoraca von den niederen: Schizothoraca. So einfach und primitiv sein Stammbaum auch erscheint, muss doch anerkannt werden, dass demselben ein ganz gesunder Gedanke zugrunde liegt.



Auch einige von H. J. Kolbe in der Berliner Ent. Zeit. (1884 und 1885) ausgesprochene Gedanken mögen hier verzeichnet werden:

Als Vorläufer der höheren Insektenordnungen im paläozoischen Zeitalter werden die Neuroptera und Pseudoneuroptera einerseits, die Orthoptera, Forficularia und Thysanura andererseits angenommen. Von ersterer Gruppe seien

Hymenopteren, Lepidopteren und Dipteren, von letzterer die Hemipteren und Coleopteren abzuleiten. Von Coleopteren seien die Malacodermen die ältesten Formen. Trichopteren und Lepidopteren seien gemeinsam aus Neuropteren abzuleiten und die Hymenopteren jedenfalls mit Panorpiden nahe verwandt. Die Hemipteren werden als neotypische Seitenlinie der Orthoptera betrachtet und die Diptera aus Neuropteren (? Panorpiden) abgeleitet. Nicht haltbar wird wohl die Hypothese sein, wonach die ungeflügelten Psociden als die Vorläufer der geflügelten und als direkte Abkömmlinge von Thysanuren zu betrachten wären.

Auf Grund umfassender Untersuchungen gelangt Fr. Brauer in seinen systematisch zoologischen Studien (1885) zu einer Reihe bedeutsamer Thesen, von denen einige hier speziell angeführt werden müssen, um sein System richtig beurteilen zu können:

Für die Abstammung der Ordnungen bieten die Larven wenig Anhaltspunkte, da die erworbenen Formen derselben gewöhnlich nur wichtige Charaktere für die Zusammengehörigkeit von Formen innerhalb einer bei Insekten als Familie oder Gattung geltenden Gruppe geben und nur selten für eine Ordnung charakteristisch sind (Lepidoptera).

Die jetzt lebenden Ordnungen stammen wahrscheinlich nicht voneinander, sondern von miteinander näher verwandten Urformen derselben ab.

Die Verwandlung ist ebenso wie die saugenden Mundteile heterophyletisch entstanden.

Die primär ungeflügelten Insekten (Thysanura et Collembola) werden als eigene Klasse: Apterygogenea in Gegensatz zu allen anderen Insekten: Pterygogenea gebracht, beide von gemeinsamen Vorfahren abgeleitet, die sich in verschiedener Richtung differenzierten. Unter den Pterygogenea werden 16 unvermittelte Reihen unterschieden, von denen sich einige durch gewisse Merkmale nähern, ohne jedoch durch Formenreihen wirklich verbunden zu sein. Die Beziehungen dieser 16 Ordnungen untereinander sind aus nachstehender Verwandtschafts-Tabelle ersichtlich:

1. Dermaptera	1.	1.	} 1. Orthoptera s. 1. Gerst.	Phylon:? Campodea ähnliche Formen.		
2. Ephemeridae	} 2. Subulicorn.	} 2. Amphibiot.				
3. Odonata						
4. Plecoptera	3.					
5. Orthopt. genuin.	4.	3.				
6. Corrodentia	5.	4.				
7. Thysanoptera	6.	5.			2. Thysanoptera	Phylon:?
8. Rhynchota	7.	6.			3. Menorhyncha	Phylon:?
<hr/>						
9. Neuroptera	8.	} 7. Neuropt. s. l. (Erichson)	} 4. Petanoptera	Phylon vielleicht gemeinsam mit Hymeno- pteren.		
10. Panorpatae	} 9.					
11. Trichoptera						
12. Lepidoptera	} 10.	} 8. Meta- gnatha				
13. Diptera						
14. Siphonaptera	11.					
15. Coleoptera	12.	9.	5.	Phylon:?		
16. Hymenoptera	13.	10.	6.	Phylon:?		

Der Strich zwischen der 8. und 9. Ordnung bezeichnet die Grenze zwischen den Insekten mit unvollkommener und vollkommener Verwandlung. Brauers 16 Insektenordnungen sind so gut begründet und charakterisiert, dass sie bald von den meisten Zoologen akzeptiert wurden, und auch die meisten später erscheinenden Handbücher benützten dieses Insekten-system. Wir können uns daher in den weiteren Ausführungen auf jene Werke beschränken, welche abweichende Anschauungen vertreten.

Hier ist in erster Linie Emery zu nennen, der viel weniger Wert auf die Zahl der Malpighischen Gefäße legt, als Brauer, dagegen aber grosses Gewicht auf die Bildung der Ovarien, welche entweder keine Dotterbildungszellen enthalten und dann als holoistische bezeichnet werden, oder mit solchen versehen sind. Die letztere Form, die meroistische, wird als die höhere Entwicklungsstufe betrachtet.

Mit Verwendung dieses Merkmales wären die Insekten einzuteilen in:

Ametabola et hemimetabola ovariiis holoisticis.

(Dermaptera, Amphibiotica, Orthoptera).

Ametabola ovariiis meroisticis.

(Psodicae, Rhynchota incl. Pediculidae, incerta: Termitidae, Thysanoptera et Mallophaga).

Metabola ovariiis holoisticis.

(Pulicidae, Coleoptera non adepaga, Sciara).

Metabola ovariiis meroisticis.

(Coleoptera adepaga, Neuroptera, Panorpatae, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera).

Später wurde jedoch (cf. Korschelt u. Heider 1902) konstatiert, dass ein Teil jener holoistischen Ovarien, die Emery als primär bezeichnet, von dem meroistischen Typus abzuleiten ist, wodurch obige Einteilung hinfällig wird.

1886 unterschied Packard folgende Ordnungen: Thysanura, Dermaptera, Orthoptera, Platyptera, Odonata, Plectoptera, Thysanoptera, Hemiptera, Neuroptera, Mecaptera, Trichoptera, Coleoptera, Siphonaptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera. Als Platyptera sind hier Perliden, Termiten und Mallophagen vereinigt, Plectoptera bezeichnet die Ephemeriden, Mecaptera die Panorpiden.

1891 weist Meinert (Ent. Med. III) nach, dass die Pediculiden infolge ihrer ganz verschieden gebauten Mundteile als eigene Ordnung (Siphunculata) zu betrachten und aus den Hemipteren auszuscheiden seien.

Anderer Ansicht ist Osborn (Ins. Life IV. 1892), der die Pediculiden von Hemipteren herleitet, aber von einem ausgestorbenen Zweige derselben, welcher sich schon vor dem Auftreten der Säugetiere entwickelt hatte. Die Mallophagen haben nach seiner Meinung die Flügel schon vor der Erwerbung der parasitischen Lebensweise verloren und stammen von Psociden ab.

Bezüglich der Strepsipteren spricht Nassonow (1892) eine Ansicht aus, wonach dieselben als eigene Ordnung zu betrachten wären, welche sich direkt aus den gemeinsamen Vorfahren aller Pterygoten entwickelt hätte, aber später als Orthopteren, Pseudoneuropteren und Neuropteren.

Mit einigen Änderungen wurde Brauers System von Comstock in seinem Handbuche (1895) angenommen: Thysanura (Cinura, Collembola), Epe-

merida, Odonata, Plecoptera (= Perloidea), Isoptera, Corrodentia, Mallophaga, Euplexoptera (= Dermaptera), Orthoptera, Physopoda, Hemiptera (Heteroptera, Parasita, Homoptera), Neuroptera, Mecoptera (= Panorpatae), Trichoptera, Lepidoptera (Jugatae, Frenatae), Diptera (Orthorrhapha, Cyclorrhapha), Siphonaptera (= Suctoria), Coleoptera (Col. genuina, Rhynchophora), Hymenoptera (Terebrantia, Aculeata). Die Strepsipteren werden hier nur als Familie der Coleopteren aufgefasst.

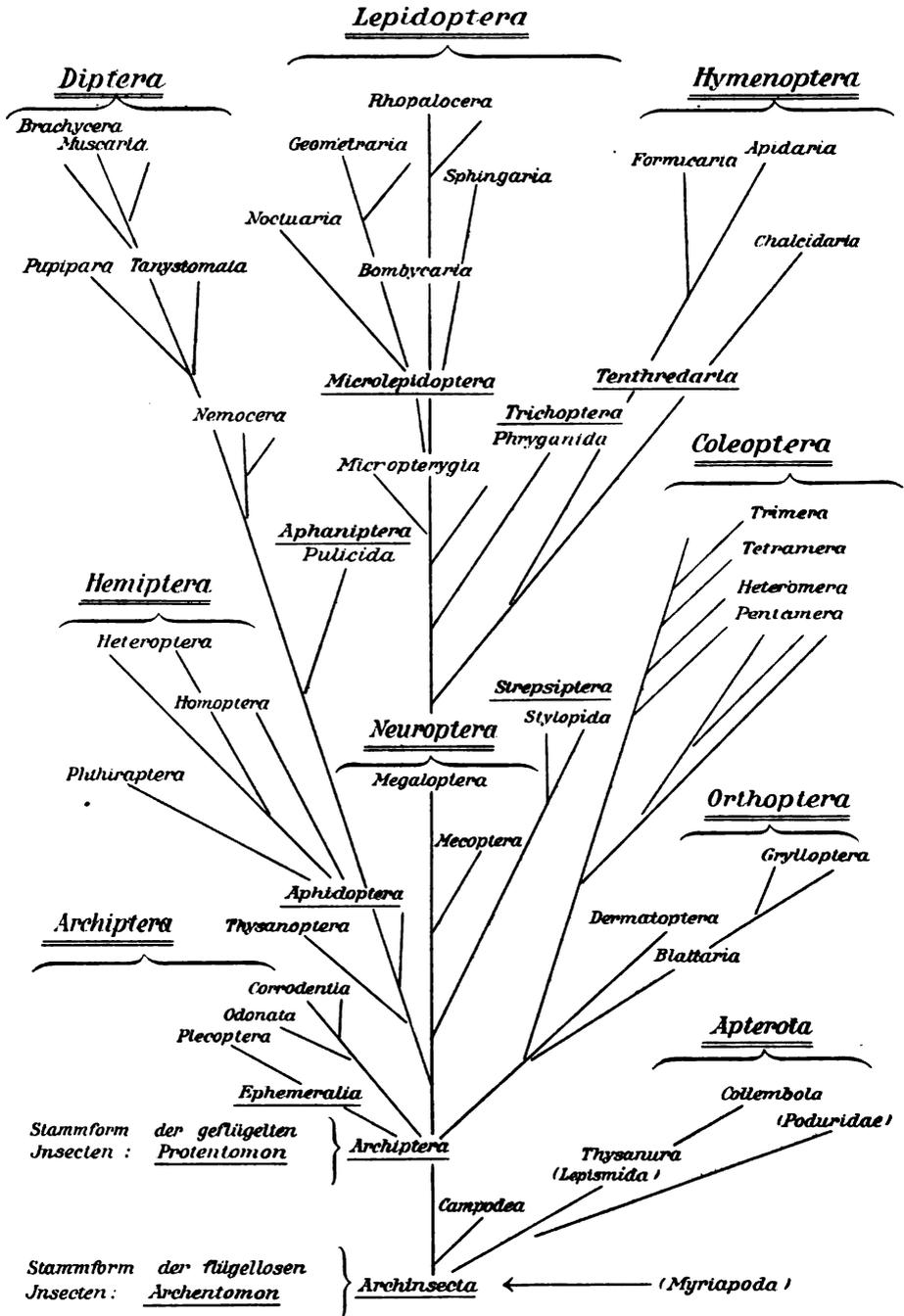
J. B. Smith (1896) behauptete im Gegensatz zu allen anderen Autoren und ohne ontogenetischen Beweis, dass die beiden Stechborstenpaare der Hemipteren aus den ersten Maxillen hervorgehen, und brachte diese Ordnung deshalb in einen Gegensatz zu allen anderen Pterygoten. Die Apterygoten mit unvollkommenen Mundteilen hätten sich also gleich in diese 2 Haupttypen geteilt, so dass die Pterygoten keine einheitliche monophyletische Gruppe vorstellen würden.

Ganz anders als vor 30 Jahren stellt uns Haeckel in seiner systematischen Phylogenie vom Jahre 1896 System und Stammbaum der Insekten dar:

Legion:	Ordnung:
Apterygota	{ 1. Archinsecta (= Campodea + Japyx) { 2. Thysanura (= Machilis + Lepisma) { 3. Collembola (= Collembola nob.)
Mordentia	{ 4. Archiptera (= Plecoptera + Odonata + Isoptera + Psocidae { + Perlidae + Mallophaga) { 5. Orthoptera (= Orthopt. + Blattaeform. + Dermapt.) { 6. Neuroptera (= Neuropteroidea + Panorpatae) { 7. Strepsiptera (= Strepsiptera) { 8. Coleoptera (= Coleoptera)
Lambentia	{ 9. Hymenoptera (= Hymenoptera)
Pungentia	{ 10. Hemiptera (= Thysanoptera + Hemipteroidea) { 11. Phthiraptera (= Siphunculata) { 12. Diptera (= Diptera) { 13. Siphonaptera (= Suctoria)
Sorbentia	{ 14. Trichoptera (= Phryganoidea) { 15. Lepidoptera (= Lepidoptera)

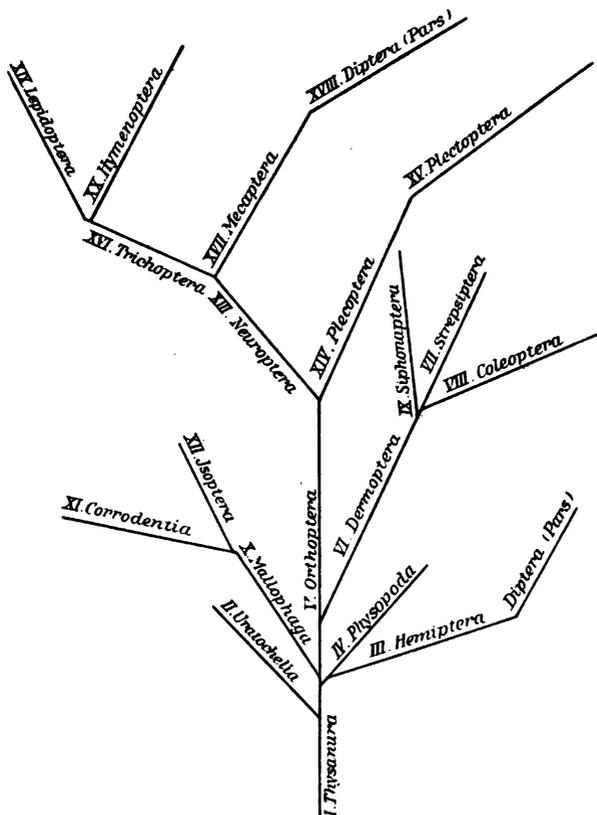
Die Strepsiptera werden von Neuropteren abgeleitet, die Psociden und Mallophagen als verkümmerte Seitenzweige der Archipteren gedeutet. Die Panorpiden leiten von den Neuropteren zu den Trichopteren hinüber. Coleopteren werden von einem älteren Zweige der Orthopteren, die Hemipteren durch Vermittlung der Aphiden und Physopoden direkt von Archipteren abgeleitet, die Dipteren von einem ausgestorbenen Zweige der Aphidopteren (? Cocciden). Ebenso werden die Pediculiden (Phthirapteren) von Aphidopteren abgeleitet. Die Hymenoptera werden auf Neuropteren-Ahnen zurückgeführt.

Eine Fülle genialer Ideen — eine Menge neuer anregender Hypothesen, aber keine zwingenden Beweise.



Gleichzeitig mit Haeckel hat auch W. H. Ashmead (Proc. Ent. Soc. Wash. III) ein Bäumchen aufgebaut, das uns die Phylogenie der Insekten anschaulich machen soll. Wir reproduzieren es hier, trotzdem es, wie alle spekulativen Arbeiten dieses Autors nicht ernst zu nehmen ist, und verweisen nur kurz auf die diphyletische Entwicklung der Dipteren, auf die Ableitung der Termiten und Psociden von Mallophagen, der Hymenopteren von Trichopteren usw.

Die Ordnung Uratochelia umfasst die Japygiden, die kurz früher von Cook den Namen Dicellura erhalten hatten. Plectoptera sind die Ephemeriden.



1897 teilt J. B. Smith (Science (2) V. 671) die Insekten wieder einmal nach den Mundteilen in eine saugende und in eine mandibulate Gruppe. In erstere gehören die Thysanura (soll wohl heissen Thysanoptera) und Rhynchota. Die 2. Gruppe zerfällt in 3 Serien nach der Bildung des Prothorax, je nachdem, ob derselbe ganz frei beweglich oder gut entwickelt, jedoch nicht frei beweglich, oder endlich reduziert und kleiner als die folgenden Ringe ist.

Die 1. dieser Serien zerfällt in 2 Teile: Dermoptera und Coleoptera mit quergefalteten Flügeln — Plecoptera, Platyptera¹⁾ und Orthoptera mit längsgefalteten Flügeln.

Zur 2. Serie gehören: Isoptera, Mallophaga, Corrodentia und Neuroptera, zur 3. Serie Odonata, Ephemeridae, Trichoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Siphonaptera, Diptera, Hymenoptera.

Diese ganze Arbeit deutet nicht auf einen tiefen Einblick in die Morphologie, denn was da gesagt wird, ist fast alles unrichtig. Physopoden und Hemipteren haben Mandibeln, dagegen gibt es gerade unter Smiths Mandibulaten viele Formen, welche keine Mandibeln haben. Freien Prothorax finden wir auch bei den meisten Formen der 2. und 3. Serie und quergefaltete Flügel kommen auch bei Blattiden vor, fehlen dafür aber manchen Coleopteren usw.

1) Platyptera sind die Sialiden.

Von dem Bestreben geleitet, die Zahl der Ordnungen zu vermindern, ist Sharp mit seinem in der Cambridge Nat. Hist. angewendeten System wieder bis in die guten alten Zeiten der Linnéschen Neuroptera zurückgegangen. Er unterscheidet folgende Ordnungen und Unterordnungen:

Ordo:	Subordo:
Aptera:	Thysanura, Collembola.
Orthoptera:	Cursoria, Saltatoria.
Neuroptera:	Mallophaga, Pseudoneuroptera, Amphibiotica, Planipennia, Trichoptera.
Hymenoptera:	Sessiliventre, Petiolata, Tubulifera, Aculeata.
Coleoptera:	Lamellicornia, Adephaga, Polymorpha, Heteromera, Phytophaga, Rhynchophora, Strepsiptera.
Lepidoptera:	Rhopalocera, Heterocera.
Diptera:	Orthorrhapha Nematocera, O. Brachycera, Cyclorrhapha Aschiza, C. Schizophora, Pupipara.

Aphaniptera.

Thysanoptera: Terebrantia, Tubulifera.

Hemiptera: Heteroptera, Homoptera, Anoplura.

Dieses System ist wohl ganz unhaltbar, weil es doch nicht angeht z. B. Odonaten, Perliden und Plectopteren zusammen für gleichwertig mit einer Unterabteilung der Thripse oder der Hymenopteren zu erklären usw.

Wir müssen uns hier auch noch mit einer zweiten Arbeit desselben Verfassers beschäftigen, die in den Berichten des vierten internationalen Zoologenkongresses zu Cambridge 1899 niedergelegt ist. Verfasser trennt daselbst die Insekten in vier Hauptgruppen:

1. Apterygota (Collembola, Thysanura)
2. Anapterygota (Mallophaga, Anoplura, Siphonaptera)
3. Exopterygota (Orthoptera, Perlidae, Psocidae, Termitidae, Embidae, Ephemerae, Odonata, Thysanoptera, Hemiptera)
4. Endopterygota (Neuroptera inkl. Panorpidae, Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Strepsiptera, Diptera, Hymenoptera).

Die 1. Gruppe umfasst die primär ungeflügelten Insekten. Die 2. Gruppe ist aus Pterygoten-Formen hervorgegangen. Exopterygoten sind die Insekten mit äusseren Flügelanlagen und älter als die Endopterygoten, bei denen die Flügel innen angelegt werden. Letztere können nach Sharps Ansicht nicht direkt aus Exopterygoten abgeleitet werden, sondern nur durch Vermittlung von Anapterygoten-Formen.

Die aussen gebildeten Flügel müssten also nach Sharps Ansicht zuerst verloren werden, um dann sekundär durch innen entstandene ersetzt zu werden. Es wären also die Flügel aller Insekten nicht homolog! Konsequenterweise müsste Sharp zu den Anapterygoten auch die Atropinen unter den Psociden, dann verschiedene Dipteren, Hemipteroiden und Hymenopteren rechnen, die von geflügelten Formen abstammen, aber zeitlebens keine Flügel bekommen.

Ausgehend von dem Gesetze der „irreversibilité de l'évolution“, wonach ein einmal verschwundenes Organ nie wieder auftrete und eine vollkommenere Form nie mehr zu einer früheren einfacheren zurückkehre, hat La meere m 43. Band der Ann. Soc. Ent. Belg. (1900) seine Ansichten über die Be-

ziehungen der Insektenordnungen zu einander ausgesprochen. Er bringt die Holometabola in scharfen Gegensatz zu den Ametabolen und Hemimetabolen und hält dieselben für eine monophyletische Gruppe, zu welcher er die Neuropteren, Coleopteren, Dipteren und Hymenopteren zählt. Die Strepsipteren werden als Endglied der Rhipiphoriden (Coleopteren) erklärt, die Puliciden für Coleopteren aus der Staphyliniden-Reihe, weil ihre 11 gliedrigen Fühler absolut keinen Zweifel über ihre Verwandtschaft zulassen. Die Diptera seien nicht von Hemipteren abzuleiten, wie es Haeckel wolle, sondern, wie die Lepidopteren, ein spezialisierter Zweig der Neuropteren. Coleopteren seien keineswegs von Orthopteren sondern, gleich den Hymenopteren, nur von Neuropteren abzuleiten.

Die Amphibiotica können nach Lameere als Hemimetabola betrachtet werden, weil die Tracheenkiemen ein provisorisches Organ darstellen. Sie können aber nach seiner Ansicht nicht als die Vorläufer der anderen Insekten aufgefasst werden, weil sie sich erst in der Entwicklung befanden, als schon spezialisierte Orthopterenformen bestanden, und weil sie viele Malpighische Gefäße besitzen, daher in der Entwicklung weiter gegangen sind, als die Mehrzahl der anderen Insekten. Nach dem oben zitierten Gesetze können nach Lameers Ansicht eben auch die Neuropteren nicht als Abkömmlinge der Amphibiotica betrachtet werden, sondern ausschliesslich von oligonephrien Corrodentien abstammen.

Die Entstehung der Holometabolie wird dadurch erklärt, dass gewisse ametabole Insektenlarven sich das Bohren im Holze angewöhnten, wobei ihnen die Flügelscheiden hinderlich gewesen seien. Das älteste metabole Insekt sei demnach ein Neuropterion gewesen, dessen Larve im Holze bohrte, und die primäre Larvenform der Holometabolen sei die eruciforme; die campodeoiden Larven müssten somit als sekundäre Bildungen betrachtet werden. Die Metamorphose der Amphibiotica sei eine Anpassung an das Wasserleben, jene der Cicaden eine Anpassung an das Leben in der Erde, jene der Cocciden an Pflanzen-Ectoparasitismus, jene der Holometabolen endlich eine Anpassung an das Leben im Innern von Pflanzenteilen.

Diese Theorien wären alle wunderschön — wenn nur die Basis, auf welcher sie stehen, ein ganz klein wenig fester wäre. Denn von jenem Gesetze, als dessen Väter Meyrick und Dollo bezeichnet werden, mag der Teil, wonach ein einmal verschwundenes Organ nicht wieder in derselben Form auftrete, im allgemeinen berechtigt sein; der zweite Teil aber, der jede Rückbildung hochentwickelter Formen auf eine einfachere primitive Stufe ausschliessen würde, ist durch Tausende von Beispielen in der gesamten Natur widerlegt und von Dollo selbst wieder aufgegeben. Lameere geht aber noch weiter (ibid. Vol. 44) mit seiner Holzbohrtheorie und begnügt sich nicht mit der Entstehung der Neuropteren auf diesem Wege. Es müssen nun auch die Coleopteren aus Planipennien entstanden sein, die im Holze bohrten und deshalb die unbequemen grossen zarten Flügel mit Flügeldecken vertauschten! Warum sind denn dann gerade die primären Käfer keine Holztiere? Wenn die Neuropteren auf diesem Holzwege entstanden wären, so müsste man doch erwarten können, wenigstens bei einer oder der anderen Form noch Andeutungen einer solchen Lebensweise zu finden. Das ist aber nicht der Fall, und auch bei Lepidopteren und Dipteren zählen gerade die ursprünglichsten

Formen nicht zu den Holzbohrern. Dass übrigens die Verstärkung der Vorderflügel bei Coleopteren gerade keine Anpassung an verborgene a priori geschützte Lebensweise sondern gerade im Gegenteil eine Anpassung an den Aufenthalt im Freien sind, liegt wohl auf der Hand.

Ebensowenig begründet wie die eben erörterten Hypothesen erscheint mir auch Kolbes (1901) Versuch, die Coleopteren und die Dermapteren von Psocidenformen abzuleiten, welche Flügeldecken besaßen, etwa so wie jene merkwürdige Form, die im Bernsteine lebte. Abgesehen davon, dass solche hochspezialisierte Psociden dann schon im Palaeozoicum gelebt haben müssten, ist eine Ableitung der Coleopteren von ihnen schon aus dem Grunde nicht möglich, weil die ursprünglichen Coleopterenmundteile weit weniger spezialisiert sind, als jene der Psociden. Bei der Ableitung der Dermapteren hat Kolbe offenbar auf die Cerci und auf den mächtigen Analfächer dieser Tiere vergessen. Psociden mit Analfächer, Deckflügeln, Cercis und ursprünglichen Mundteilen wären aber keine Psociden, sondern jedenfalls blattidenähnliche Geschöpfe.

Als missglückt muss ich auch Enderleins (1903) Versuch betrachten, die Orthoptera (welche er in die Gruppen Homoneura = Blattodea + Mantodea und in Heteroneura = Saltatoria + Phasmodea teilt) von Corrodentien abzuleiten. Seine Corrodentien zerfallen in die Gruppen Isoptera (Embiidina + Termitina), Copeognatha (= Psocidae s. l.) und Mallophaga, von denen die zuerst genannten den Ausgangspunkt für die Orthoptera bilden sollen. Die Corrodentien selbst aber werden wieder direkt auf Campodea zurückgeführt. Dass eine Ableitung der noch sehr tiefstehenden und in vieler Beziehung ursprünglich organisierten Orthopteroiden und Blattaeformien von Termiten, also von sehr hochstehenden (sozialen!) Formen unlogisch ist, bedarf wohl keiner weiteren Begründung.

So stand es mit der Phylogenie und höheren Systematik der Insekten, als ich mit Ende des Jahres 1903 in einer vorläufigen Mitteilung meine Anschauungen der Öffentlichkeit übergab. Ich war damals zu der Überzeugung gelangt, dass weder die mechanischen Einteilungen der Insekten nach gewissen Merkmalen, noch die pseudodarwinistischen Spekulationen, denen fast immer eine solide Basis fehlte, je zum Ziele führen würden, denn erstere schaffen immer nur künstliche Systeme und letztere verderben diese Systeme, ohne einen Ersatz dafür zu bieten. Mit dieser vorläufigen Notiz verband ich die Hoffnung, es werde sich in den Reihen der exakt arbeitenden Morphologen jüngerer Schule jemand finden, der meine Ansichten, in erster Linie meine Bedenken gegen die Campodea-Theorie, auf grund neuer Untersuchungen objektiv nachprüfen und dadurch entweder bestätigen oder widerlegen würde. In dieser meiner Hoffnung wurde ich aber gründlich getäuscht, denn es beschäftigten sich wohl sofort einige Autoren mit meinen Ansichten, aber in einer Weise, die deutlich erkennen liess, dass jene den Tenor meiner Ausführungen nicht erfasst hatten. Man begnügte sich, meine Ansichten mit einigen wegwerfenden Bemerkungen abzutun und machte nicht einmal den Versuch einer sachlichen Widerlegung. Dafür aber wurde von Börner (1904) rasch ein neues aber wieder vorwiegend künstliches System aufgestellt:

Klasse Hexapoda.

Unterklasse: Apterygota

- Ordnung 1. Thysanura (Unterordnung: Archaeognatha, Zygentoma)
- Ordnung 2. Diplura (Unterordnung: Rhabdura, Dicellura)
- Ordnung 3. Collembola (Unterordnung: Arthropleona, Symphypleona)

Unterklasse: Pterygota

1. Sogenannte Hemimetabola

1. Sektion: Amphibiotica

- Ordnung 4. Odonata
- Ordnung 5. Agnatha = Plectoptera

2. Sektion: Diplomerata

- Ordnung 6. Dermaptera (Unterordnung: Eudermaptera, Dermordermaptera)
- Ordnung 7. Plecoptera (= Perloidea)
- Ordnung 8. Isoptera (Unterordnung: Oligoneura [= Embioidea], Socialia),
- Ordnung 9. Orthoptera (Unterordnung: Gressoria [= Phasmoidea], Oothecaria [= Blattaeformia], Saltatoria)

3. Sektion: Acercaria

1. Subsektion: Haplognatha

- Ordnung 10. Corrodentia (Unterordnung: Copeognatha [= Psocidae s. 1.], Mallophaga)

2. Subsektion: Condylognatha

- Ordnung 11. Thysanoptera
- Ordnung 12. Rhynchota (Unterordnung: Auchenorrhyncha, Sandaliorrhyncha [= Corixidae], Heteroptera, Conorrhyncha)

3. Subsektion: Lipognatha

- Ordnung 13. Siphunculata

2. Sogenannte Holometabola

4. Sektion: Cercophora

- Ordnung 14. Mecaptera (= Panorpatæ Br.)
- Ordnung 15. Diptera
- Ordnung 16. Suctoria
- Ordnung 17. Hymenoptera (Unterordnung: Symphyta, Apocrita)

5. Sektion: Proctanura

- Ordnung 18. Neuroptera (Unterordnung: Emmenognatha [= Megaloptera m.], Megaloptera [= Neuroptera m.])
- Ordnung 19. Trichoptera (= Phryganoidea)
- Ordnung 20. Lepidoptera (Unterordnung: Stematocopoda, Harmonocopoda)
- Ordnung 21. Coleoptera (Unterordnung: Adephaga, Heterophaga, Rhynchophora)
- Ordnung 22. Strepsiptera

So bestechend dieses System auf den ersten Blick (namentlich für Liebhaber neuer Namen) auch erscheinen mag, so zeigt eine nähere Untersuchung (die ich ja mittlerweile auch schon veröffentlicht habe) doch, dass es weniger auf ausgereiften eigenen Anschauungen beruht, als auf einem Kompromisse zwischen den ursprünglichen Ideen des Verfassers (Börner) und zwischen den in meiner vorliegenden Notiz enthaltenen Fingerzeigen. Dieser Umstand kommt besonders zur Geltung, wenn man den beigegebenen Stammbaum mit dem „Systeme“ und mit dem „Nachtrage“ vergleicht. Das Erbübel aller früheren Systeme, die einseitige Verwendung einzelner morphologischer Merkmale hängt auch diesem Systeme an, dessen „neue“ Gruppen alle auf diese Weise entstanden sind: z. B. Diplomerata, Acercaria, Haplognatha, Condylgnatha, Lipognatha, Cercophora, Proctanura. Dadurch sind eben wieder unnatürliche Gruppen zustande gekommen; dadurch sind wieder die am nächsten verwandten Panorpaten und Trichopteren getrennt und die gar nicht verwandten Rhynchoten und Thysanopteren vereinigt worden. Wie ungenügend die Begründung mancher Gruppen ist, zeigt deutlich die Errichtung der Unterordnung Conorrhyncha der Rhynchoten, welche Unterordnung sich durch besonders ursprüngliche Mundteile auszeichnen soll, aber in Wirklichkeit nichts ist als ein hochspezialisiertes Dipteron! Wie ungleichwertig übrigens viele Gruppen in diesem Systeme sind, zeigt sich bei den Siphunculaten, welche eine eigene Subsectio bilden, während andererseits Embiden und Termiten nur als Unterordnungen bestehen sollen.

Im übrigen sei auf meine oben erwähnte Entgegnung (Zool. Anz. 1904. 753) verwiesen, in der ich auch schon meiner Meinung über zwei neue von Klapalek und Shipley aufgestellte Systeme Ausdruck gegeben habe. Ersterer teilt die Insekten wieder künstlich nach zwei Merkmalen — dem Vorhandensein oder Fehlen von Gonopoden und dem Grössenverhältnisse der Thoraxsegmente in zwei Hauptgruppen: Homiothoraca und Heterothoraca, während sich letzterer darauf beschränkt, Sharps System durch Einführung überflüssiger, aber durchwegs auf „ptera“ endigender Namen zu verschönern.

In allerneuester Zeit hat sich auch ein spanischer Jesuite R. P. Longinos Navás der Aufgabe unterzogen, ein neues Insektensystem zu begründen (1905). Er möchte am liebsten bei den sieben alten Ordnungen bleiben, kann aber nicht umhin, sich doch einigermaßen dem Fortschritt anzupassen und schlägt darum vor, die Insekten in zwei Hauptgruppen zu verteilen: in Haplentomos, d. h. einfache Insekten und in Pecilentomos, d. h. veränderte Insekten. Zu ersteren rechnet er die Tisanuros, Collembolos, Odonatos, Efemeridos, Plecopteros (= Perloidea), Isopteros (Termiten, Embiden, Psociden), Neuropteros (= Neuroptera + Raphidioidea), Mecopteros (= Nemopteridae (!) + Panorpatae), Tricopteros (= Phryganoidea). Die zweite Hauptgruppe wird gebildet von Dermapteros (Mallophaga, Strepsiptera, Hemimeridae, Forficulidae), Dictiopteros (Blattidae + Mantidae), Orthopteros (Phasmidae + Orthoptera), Coleopteros, Hemipteros, Homopteros, Tisanopteros, Dipteros, Siphonapteros, Lepidopteros, Himenopteros.

Woran der Verfasser dieses Systemes erkennt, dass die Termiten und Psociden einfachere Insekten sind als die Orthoptera und Blattoidea, woran er erkennt, dass eine Fulgoride weniger einfach ist als ein Coniopteryx, woran er endlich erkennt, dass die Nemopteriden zu den Panorpiden gehören

und nicht zu den genuinen Neuropteren, das vermag ich aus dieser ganz spanischen Arbeit nicht zu entnehmen.

Was über die Stellung und Verwandtschaft einzelner Ordnungen in der letzten Zeit geschrieben wurde, mag hier in dieser historischen Übersicht übergangen werden, weil sich später noch Gelegenheit ergeben wird, auf einzelne dieser Arbeiten zurückzukommen.

Das Endergebnis dieser Betrachtung ist eigentlich ein ziemlich klägliches, denn wir sehen, dass trotz 100 Jahre Lamarckismus und 50 Jahre Darwinismus die Systematik der Insekten noch immer stark in der Zwangsjacke empirischer Unterscheidungs- und Einteilungskunst steckt. Man unterscheidet noch heute wie vor mehr als 2200 Jahren eine Anzahl Gruppen nach einzelnen morphologischen oder biologischen Merkmalen, erklärt das Ähnliche oft nur zu voreilig als verwandt, und der Fortschritt beruht, abgesehen natürlich von der genaueren Untersuchung, der Berücksichtigung einer grösseren Formen- zahl und einer Reihe interessanter Spezialarbeiten, hauptsächlich auf ver- einzelten Versuchen, die empirisch ermittelten Ähnlichkeitsgruppen der rezenten Insekten durch ein hypothetisches Entwicklungsschema in einen ge- wissen Zusammenhang zu bringen. So anregend diese Versuche auch sein mögen, so bleiben sie doch so lange nur Hypothesen, so lange man nicht die wirklich in der Natur vorhanden gewesenen Vorfahren an die Stelle der künstlich konstruierten setzen kann. In dem Ersetzen hypothetischer Ahnen durch reelle liegt die Zukunft der echten phylogenetischen Systematik.

VIII. ABSCHNITT.

PHYLOGENETISCHE SCHLUSSFOLGE-
RUNGEN

UND

BEGRÜNDUNG DES NEUEN SYSTEMS.

Die Phylogenie der Pterygonea.

Jeder Leser des VII. Abschnittes wird wohl die Überzeugung gewonnen haben, dass eine vollkommene und allseits befriedigende Einteilung der lebenden Pterygogenenordnungen in linearer aufsteigender Reihe ebensowenig zu erzielen ist, als eine Trennung grösserer Gruppen an der Hand einzelner morphologischer, biologischer oder entwicklungsgeschichtlicher Merkmale. Verwendet man die Mundteile, so resultiert ein anderes System als jenes, welches wir auf Grund der Malpighischen Gefässe, des Thorax, der Flügel oder der Ovarien erzielen können. Jedes dieser Systeme wird gleich künstlich sein.

Desgleichen werden alle „Stammbäume“ unrichtig sein, die nur auf Grund rezenter Formen aufgebaut sind, ohne Rücksicht auf das faktische Alter der einzelnen Gruppen. Es werden eben nur Schemen sein, welche die relative Entwicklungshöhe der einzelnen Gruppen ausdrücken sollen, aber sie werden immer falsch sein, weil fast in jeder grösseren Gruppe Formen von sehr verschieden hoher Entwicklung enthalten sind. Andererseits wird auch die Beurteilung der Entwicklungshöhe stets von rein subjektiven Momenten abhängig sein. Wer will entscheiden, ob eine Forficula oder ein Hemerobius, eine Fulgora oder ein Sirex höher entwickelt ist? Die Forficula steht in bezug auf den Flügelbau gewiss viel höher als der Hemerobius, in bezug auf die Ontogenie steht jedoch der Hemerobius unvergleichlich höher, usw. Ein Streit über derartige Dinge wird wohl nie beendet werden, und ich halte daher alle Versuche, Entwicklungsschemen auf solchen Betrachtungen aufzubauen, für ziemlich nutzlos, denn es wird jeder Autor zu einem andern Schema kommen, je nachdem er mehr Gewicht auf das eine oder andere Moment legt.

Dass unsere heute lebenden Tierformen durchwegs Endglieder verschiedener Entwicklungsreihen sind, ist ja selbstverständlich, und deshalb hat man es auch versucht, Stammbäume auf Grund hypothetischer, konstruierter Vorfahren anzufertigen; ein gewiss sehr logisches Verfahren, so lange man die Tierformen früherer Erdperioden nicht kennt. Mit dem Momente aber, wo solche reelle Vorfahren bekannt werden, müssen ihnen die hypothetischen weichen.

Wenn ich in der Einleitung zu diesem Werke den Versuch gemacht habe, eine hypothetische Urform aller Pterygonea — ein Protentomon — zu konstruieren, so bin ich dabei von der durch die morphologische und biologische Untersuchung der lebenden Gruppen erzielten Überzeugung ausgegangen,

dass die Pterygogenea eine monophyletische Gruppe bilden. Es war mein Bestreben, mich durch keine „herrschende“ Hypothese beeinflussen zu lassen, und deshalb habe ich nicht, wie dies fast alle Morphologen heute tun, vorausgesetzt, dass die Pterygogenea von bereits landbewohnenden ungeflügelten Tracheaten, also von Thysanuren, Campodea, beziehungsweise Myriopoden und Peripatus abstammen müssen. Ich habe mir im Gegenteil vor Augen gehalten, dass diese Abstammung ja nur eine Hypothese ist, und bin deshalb so vorgegangen, dass ich von dem Typus jeder lebenden Gruppe die Spezialisierungen subtrahierte, um auf diese Weise das Primäre, Ererbte von dem Sekundären, Erworbenen zu unterscheiden.

Als Resultat dieser Untersuchungen ergab sich eine hypothetische Urforn, die allerdings gar keine besondere Ähnlichkeit mit den heute lebenden durchaus landbewohnenden Apterygogenen (Thysanuren, Campodeoiden) oder gar mit Myriopoden zeigt, dafür aber eine weitgehende Übereinstimmung mit den ältesten bisher bekannt gewordenen fossilen Insekten, mit den Palaeodictyopteren. Es hat sich ferner die Tatsache ergeben, dass von den heute lebenden Insektengruppen gerade die echten amphibiotischen Formen noch die meisten Charaktere der Palaedictyopteren bewahrt haben, so dass man wohl den Palaedictyopteren mit vollem Rechte eine amphibiotische Lebensweise zuschreiben kann. Dagegen haben sich alle rein terrestrischen Pterygogenenformen, ja selbst die tiefststehenden schon im Palaeozoicum vorkommenden Formen derselben als abgeleitet und bereits höher spezialisiert erwiesen.

Aus diesen Gründen halte ich mich für berechtigt, die von vielen Forschern angenommenen (hypothetischen) tracheaten aber noch ungeflügelten landbewohnenden Vorfahren der Pterygogenea fallen zu lassen und den Stammbaum auf die amphibiotischen Palaeodictyopteren, die tatsächlich existierten und uns in den ältesten insektenführenden Schichten erhalten sind, aufzubauen. Die Abstammung der Palaeodictyopteren selbst soll später besprochen werden.

Neben der zeitlichen Verbreitung der Palaeodictyopteren liegt ein wichtiges Argument für meine Auffassung in der Tatsache, dass die Organisationsverhältnisse aller später auftretenden Pterygogenenformen mühelos teils direkt, teils indirekt aus jenen der Palaedictyopteren abzuleiten sind, während keine andere uns bekannte Arthropodengruppe dieser Anforderung entspricht.

Am leichtesten gelingt die Zurückführung der ausschliesslich amphibiotischen **Plectopteren** (Ephemeroidea), deren Larve noch heute durch abdominale oft gegliederte Extremitätenkiemen¹⁾ atmen und deren Flügel noch heute so wie jene der Palaedictyopteren fast nur in vertikaler Richtung beweglich sind. Wenn auch die modernen Plectopteren fast durchwegs stark reduzierte Hinterflügel besitzen, so finden wir doch noch im Jura viele Arten mit gleich grossen homonomen Flügelpaaren. Nachdem nun schon aus dem Perm sichere Plectopteren nachgewiesen sind (deren Larven interessanterweise noch um ein Extremitätenkiemenpaar mehr besaßen, als ihre modernen

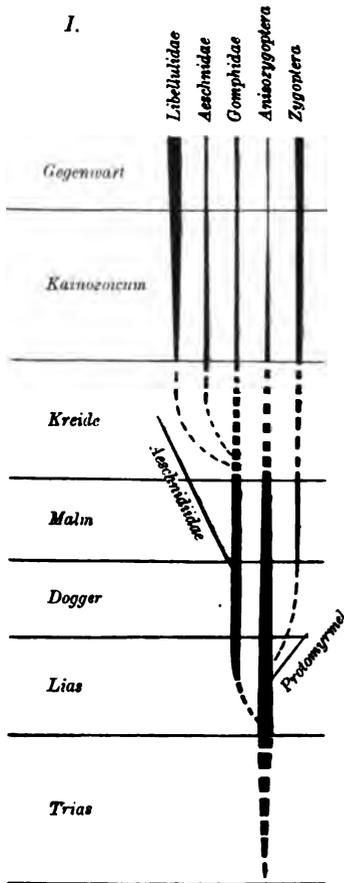
¹⁾ Die Entstehung dieser Kiemen aus den embryonalen Extremitäten hat Heymons (1896) nachgewiesen.

Nachkommen), liegt es sehr nahe, den Anschluss an die Palaeodictyopteren durch Vermittlung der im Karbon gefundenen Protophemeroide (*Triplosoba*) herzustellen, denn dieses Tier besass schon die für die moderne Ordnung charakteristischen Schaltsektoren in den Flügeln, glich aber, wie wir gesehen haben, in anderen Punkten noch sehr den Palaeodictyopteren. Ein Vergleich der in Tabelle VIII angeführten Zahlen zeigt, dass die Plectopteren eine stark im Rückgang begriffene alte Gruppe sind, die vermutlich schon im Jura ihren Höhepunkt erreicht hatte. Phylogenetisch ist diese Ordnung in vieler Beziehung von hohem Interesse, denn sie hat trotz mancherlei hoher Spezialisierung (Augen, Mundteile, Darm, Genitalien etc.) doch noch in manchen Punkten sehr ursprüngliche Verhältnisse bewahrt. Bei einzelnen Formen sollen sich noch heute im Imaginalzustande persistierende Kiemen finden. Bei den Larven entstehen zuerst die Kiemen, in welche die Tracheen erst später hineinwachsen, so wie in die anderen Extremitäten. An eine Ableitung der Plectopteren von anderen rezenten Insektenformen wurde wohl niemals ernstlich gedacht, denn sie ist ebenso unmöglich, wie die Ableitung anderer Gruppen von den Plectopteren, die, wie oben erwähnt, in ganz bestimmter Richtung spezialisiert erscheinen, und wir müssen diese Ordnung daher als isolierten absterbenden Seitenast der Palaeodictyopteren betrachten, der sich in einer fast lückenlosen Serie von Formen vom Karbon bis in unsere Tage verfolgen lässt.

Eine zweite scharf umschriebene Insektengruppe sind die **Odonaten**. Gleich den Plectopteren durchwegs amphibiotisch und im Besitze pfriemenförmiger imaginaler Fühler und einer unvollkommenen Metamorphose, wurden sie von vielen Autoren mit jenen zu einer Gruppe „Amphibiotica“ oder „Subulicornia“ vereinigt. Die amphibiotische Lebensweise und die unvollkommene Metamorphose sind wohl sicher von gemeinsamen Vorfahren ererbte Charaktere, aber die Pfriemenfühler scheinen doch auf Konvergenz zu beruhen, denn sie treten ganz unabhängig auch in anderen Gruppen auf. Die Odonatenlarven scheinen von jenen der Plectopteren der Mehrzahl nach sehr verschieden zu sein, denn sie haben meistens von den abdominalen Extremitäten nur jene des 11. Segmentes (Cerci) erhalten, die zusammen mit einem unpaaren Fortsatze dieses Segmentes bei einer Unterabteilung (Zygoptera) der Atmung dienen, während bei einer anderen Unterabteilung (Anisoptera) Darmkiemen auftreten, also jedenfalls eine sekundäre Bildung und, gleich der als „Maske“ bekannten Ausbildung des dritten Kieferpaares, ein provisorisches larvales Organ. Bei einigen Arten, wie z. B. *Euphaea*, sind jedoch noch an mehreren Abdominalsegmenten äussere echte Extremitätenkiemen erhalten, die sogar als Rudimente in das Imaginalstadium mit übernommen werden. Es ist dies wieder eine Tatsache, die darauf hinweist, dass auch die Odonaten von Vorfahren abstammen, deren Larven durch echte Extremitätenkiemen atmeten.

Ein Teil der Odonaten besitzt noch heute die ausschliesslich vertikale Beweglichkeit der Flügel (*Anisoptera*), ein anderer Teil kann diese Organe bereits nach oben zusammenklappen und in der Ruhe nach hinten legen, wobei sie aber immer mit der Oberseite aneinander liegen bleiben und nie in horizontaler oder dachförmiger Richtung und Stellung über das Abdomen

zurückgelegt werden (Zygoptera). Auch in der Kopfform und den Genitalanhängen sowie im Geäder sind konstante Unterschiede zwischen diesen zwei



Hauptgruppen vorhanden. In Japan fand sich nun eine lebende Art, die ebensogut oder ebensoschlecht in jede der zwei genannten Odonatengruppen passt und die Selys wegen ihres altertümlichen Geäders *Palaeophlebia* taufte. Nachdem dieser Name zufällig fast gleichzeitig von Brauer einer jurassischen Odonatenform beigelegt worden war, taufte ich die rezente japanische Gattung in *Neopalaeophlebia* um. Es bleibt nun nichts anderes übrig, als entweder die Gruppen Anisoptera und Zygoptera, die durch eine lebende Form verbunden werden, aufzulassen, oder für diese vermittelnde Form eine neue Gruppe zu errichten. Letzteres vollzog ich durch Aufstellung des Namens Anisozygoptera.

Jene Gruppe, welche die ursprüngliche horizontale Flügelstellung beibehalten hat, die Anisoptera, zerfällt heute in drei Familien, von denen die Gomphiden sich nach Kopfform und Flügelbildung als die ursprünglichste erweisen, während die beiden anderen, die Aeschniden und Libelluliden in der Kopfbildung fast gleich weit fortgeschritten sind, im Geäder aber nach zwei Richtungen von den Gomphiden divergieren. Wie es mit diesen Gruppen in der Vorzeit bestellt war, ersehen wir aus Tabelle IX, die uns zeigt, dass die beiden diver-

genten abgeleiteten Gruppen erst aus dem Tertiär nachgewiesen sind, während wir die ursprünglicheren Gomphiden bis in den Lias zu verfolgen vermögen.

Echte Zygopteren finden sich vom oberen Jura an, jene Gruppe aber, welche heute durch eine einzige japanische Form vertreten ist, die Anisozygoptera, reicht gleichfalls in den Lias, und ihre Zahl nimmt zu, je tiefer wir hinabsteigen. Es ist also kaum daran zu zweifeln, dass diese Anisozygopteren die ältesten und ursprünglichsten Odonaten sind. Aber auch sie, sowie ihre Larven erscheinen uns schon als relativ hochspezialisierte Formen; ihre Flügel zeigen die bekannte Kreuzung der Adern und den „Nodus“, wodurch sie sich bereits als echte Odonaten kennzeichnen, und nur in bezug auf das „Dreieck“ und das Analfeld herrschen bei ihnen noch ursprünglichere Zustände. Trotzdem würde es nur schwer gelingen, diese Anisozygopteren auf Palaeodictyopteren zurückzuführen, wenn nicht im Perm und Oberkarbon eine Anzahl Formen gefunden worden wäre, die, bei auffallender Libellenähnlichkeit, doch noch jener oben erwähnten Spezialisierung, d. i. der Aderkreuzung entbehrten. Es sind die Protodonaten, die uns trotz ihrer geringen Zahl schon jetzt eine fast lückenlose Übergangsreihe von den Palaeodictyopteren zu den echten Odonaten (Anisozygopteren) vorstellen.

Wir haben also in den Odonaten eine zweite durch uns bekannte Bindeglieder von Palaeodictyopteren abzuleitende Gruppe vor uns, die, so wie die Plectopteren, isoliert blieb und sich in einer bestimmten Richtung weiter differenzierte, ohne zum Ausgangspunkte neuer abweichender Ordnungen zu werden, denn es dürfte kaum einem ernstern Zoologen einfallen, irgend eine der anderen Insektenordnungen von den schon frühzeitig in ganz bestimmter Richtung spezialisierten Odonaten (Kopf, Thorax, Flügel, Genitalien, Larven!) abzuleiten. Aber ebensowenig kann man die Odonaten von einer der noch heute lebenden Gruppen ableiten, auch nicht von Plectopteren, denn obwohl diese beiden Ordnungen in manchen Punkten übereinstimmen, können sie doch nur gemeinsame Wurzel haben. Diese Wurzel sind eben die Palaeodictyopteren, aus denen auch alle anderen Gruppen hervorgingen, und man kann demnach vom phylogenetischen Standpunkte eine Gruppe Amphibiotica oder Suballicornia nicht aufrecht halten. Man vergleiche die Stammbäume I und IX.

Als dritte scharf begrenzte Ordnung betrachte ich die **Perlarien**, die ihrer ausnahmslos amphibiotischen Lebensweise wegen von manchen Autoren mit den zwei oben besprochenen Ordnungen unter dem Namen Amphibiotica vereinigt, von anderen wieder in nähere Beziehungen mit Orthopteroiden und Blattoiden gebracht wurden. Dass man die Perlarien weder von Plectopteren noch von Odonaten ableiten kann, erscheint mir nach der hohen Spezialisierung, welche diese letzteren Ordnungen in Hinsicht auf den Fühlerbau, die Augen, Mundteile, Flügel und andere Organe erreicht haben, über allen Zweifel erhaben, ebenso wie es mir ausgeschlossen erscheint, eine dieser beiden Gruppen von den in bezug auf die Stellung der horizontal über das Abdomen zurücklegbaren und faltbaren Flugorgane höher entwickelten Perlarien abzuleiten, um so mehr als die Larven der letzteren bereits der abdominalen Extremitätenkiemen mit Ausnahme der Cerci entbehren.

Die Perlarien von irgend einer der orthopteroiden Gruppen ableiten zu wollen, erscheint mir ganz unmöglich, denn diese sind alle bereits höher und in anderen Richtungen spezialisiert: Die Dermaptera haben hochspezialisierte reduzierte Flügel und modifizierte Cerci; die Locustoiden Sprungbeine, Stridulationsorgane und sonstige höhere Ausbildungen der Flügel, verlängerte Gonapophysen und meist stark modifizierte Cerci; die Phasmoiden können schon als höchstspezialisierte mimetische Formen nicht in Betracht kommen, ebensowenig die Acridioiden mit ihren Sprungbeinen, reduzierten Cercis usw.; ebensowenig die Mantoiden mit ihren spezialisierten Vorderbeinen und Genitalien; die Blattoiden kommen schon wegen ihrer heteronomen abgeleiteten Flügel, ausserdem wegen ihres Thorax und ihrer Genitalien nicht in Betracht; die Termiten wegen ihrer hochspezialisierten sekundär homonomen Flügel und ihres Polymorphismus; die Embioiden wegen ihrer abgeleiteten Vorderbeine und reduzierten Flügel. Wollte man aber umgekehrt eine dieser Formen von Perlarien herleiten, so würde man auf ganz ähnliche Schwierigkeiten stossen, und es bleibt sonach auch hier, eine nähere Verwandtschaft vorausgesetzt, kein anderer Ausweg, als auf gemeinsame Vorfahren zurückzugreifen. Und solche Vorfahren müssten im unteren Oberkarbon zu suchen sein, weil die Perlarien selbst sehr wahrscheinlich bis ins Perm zu verfolgen sind und die orthopteroiden und blattoiden Gruppen, wie wir gesehen haben, bis in das mittlere Oberkarbon zurückreichen. Wir kommen also auf jeden Fall wieder

auf die Palaeodictyoptera. Ob wir nun die Perlarien ohne Bindeglied von solchen ableiten sollen, oder ob wir ein solches Bindeglied etwa in den Hapalopteroiden suchen sollen, bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten. Wir können auf jeden Fall annehmen, dass die Perlarien, ähnlich den Plectopteren, einen im Rückgange begriffenen Seitenast der Palaeodictyopteren bilden, ein Relikt.

Wir wollen uns nun nach Besprechung der alten amphibiotischen Formen jenen rein terrestrischen heterometabolen Gruppen zuwenden, welche gemeinhin als „Orthoptera“ bezeichnet werden. Es ist nicht schwierig, hier an der Hand des rezenten Materiales zwei morphologisch scharf geschiedene Reihen zu trennen, von denen die eine die Blattoiden und Mantoiden enthält, welche zusammen schon von Verhoeff als Oothecarien, von mir als **Blattaeformia** bezeichnet wurden, während die andere Reihe aus den Locustoiden (inkl. Grylliden, Tridactyliden, Gryllotalpiden), Acridioiden und Phasmoiden besteht, die ich als **Orthopteroidea** bezeichne. Bedeutende durchgreifende Unterschiede im Flügel- und Thoraxbau, in der Beinstellung und in der Art der Eiablage, beziehungsweise der Genitalorgane charakterisieren diese beiden Hauptgruppen. Sollen wir nun eine der beiden Gruppen aus der anderen ableiten oder beide von gemeinsamen erloschenen Stammformen? Ersteres wird kaum gelingen, wenn wir berücksichtigen, dass jede der beiden Gruppen in anderer Weise spezialisiert und in anderer Weise ursprünglich geblieben ist. Wir können die Beine der Blattoiden und Mantoiden nicht von jenen der Orthopteroiden s. str. ableiten, ebensowenig als ihre Flügel. Wir können aber anderseits weder die Flügel noch die Genitalien der Orthopteroidea von solchen der Blattaeformien ableiten, und müssen uns daher nach gemeinsamen Urformen umsehen. Um aber zu diesem Ziele zu gelangen, wollen wir die einzelnen Komponenten der zwei Reihen etwas näher ins Auge fassen und sehen, wie sie sich im Laufe der geologischen Perioden entfaltet und differenziert haben.

Die Mantoiden haben ihre Vorderbeine zu Fangbeinen umgewandelt und dadurch im Vergleiche mit den Blattoiden eine höhere Stufe erreicht. Dafür sind sie aber in bezug auf die Cerci und auf die Flügel — sie haben die Subcosta normal erhalten und auch das übrige Geäder nicht so stark vom Urtypus abgeändert — auf einer tieferen Stufe geblieben. Auch ist ihr Kopf nie so stark vom Pronotum überwallt worden, als bei den Schaben. Wenn wir nun nicht die Blattoiden durch Rückbildung der Fangbeine aus Mantoiden ableiten wollen, so müssen wir beiden Gruppen gemeinsame Vorfahren zuschreiben, welche noch keine Fangbeine, dafür aber ein mehr mantoidenähnliches Geäder und einen freien Kopf besaßen, und diese Stammformen müssten im Palaeozoikum gelebt haben, weil die Mantoiden bis zum Perm und die Blattoiden in grosser Formenzahl bis zum mittleren Oberkarbon zu verfolgen sind. Wir kennen nun tatsächlich eine Gruppe palaeozoischer, jedenfalls schon landbewohnender Insekten, die diesen Anforderungen entsprechen: die **Protoblattoidea**. Manche von ihnen, z. B. die *Oryctoblatтинiden* erinnern in ihrem Geäder lebhaft an Mantoiden, hatten aber noch keine Fangbeine und einen freien Kopf. Andere Protoblattoidea nähern sich wieder mehr dem Typus der

ältesten Blattoidea, so zwar, dass die Grenze zwischen beiden Ordnungen kaum sicher zu erkennen ist. Nachdem nun zwischen den Flügeln gewisser Proto-*blattoidea* und jenen der *Palaeodictyoptera* eine sehr weitgehende Übereinstimmung herrscht, glaube ich vollkommen berechtigt zu sein, die hypothetischen Ahnen in diesem Falle durch die reellen zu ersetzen, die ein Bindeglied zwischen den beiden Ordnungen der *Blattaeformien* einerseits und den *Palaeodictyopteren* andererseits darstellen, wie man es sich besser nicht erwarten kann. Die *Blattoiden* hatten, wie aus den Tabellen VIII und X zu entnehmen ist, entschieden schon im *Palaeozoikum* ihren Höhepunkt erreicht und sind seither in stetem Rückgange begriffen, während die *Mantoidea* im Gegenteile im Aufschwunge begriffen zu sein scheinen.

Komplizierter stellen sich die Verwandtschaftsverhältnisse in der Reihe der *Orthopteroidea* dar, welche eine grössere Zahl stärker differenzierter Formengruppen enthält. Unter den in der Regel mit Sprungbeinen versehenen *Orthopteroiden* lassen sich zwei scharf getrennte Gruppen erkennen, deren eine fast immer lange Fühler von mehr als 30 Gliedern besitzt und bei denen das (♂) *Stridulationsorgan*, wo vorhanden, immer aus veränderten *Cubitaladern* der beiden Vorderflügel besteht, während das *Gehörorgan* an der *Vorder-tibia* zu suchen ist. Zu dieser Gruppe gehören die *Locustiden*, *Grylliden*, *Gryllotalpiden* und zweifellos auch die *Tridactyliden*.

Die *Gryllotalpiden* zeichnen sich vor den anderen Gruppen durch eine weitgehende Reduktion der *Gonapophysen* und *Styli*, zum Teil auch der *Stridulationsorgane* und des *Sprungvermögens* aus. Dafür aber ist der *Prothorax* „*maulwurfartig*“ vergrössert und das *Vorderbein* zum *Grabwerkzeug* geworden. Fast alle diese Veränderungen lassen sich auf die *subterrane Lebensweise* zurückführen und sind Zeichen höherer *Spezialisierung*, so dass wir kaum fehlgehen werden, wenn wir in den *Gryllotalpiden* nicht, wie dies geschehen ist, *uralte Formen*, sondern gerade im Gegenteile einen sehr jungen *Seitenzweig* der *Grylliden* suchen. Denn mit *Grylliden* stimmen die *langen Cerci* noch überein.

Nicht so einfach erscheint die *Ableitung* der *Tridactyliden*, jener sehr *formenarmen Gruppe*, welche sich trotz mancher äusserlicher Ähnlichkeit mit *Grylliden* und *Gryllotalpiden*, doch von ihnen, ausser durch den *Mangel* der *Stridulationsorgane*, der ja durch die *Verkleinerung* der *Vorderflügel* zur *Not* erklärt werden könnte, durch den *Besitz normaler Styli* in beiden *Geschlechtern* unterscheiden, neben denen nur zwei *Gonapophysenpaare* (ohne äussere *Scheide*) erhalten sind. Diese *Tatsachen* verbieten eine *Ableitung* von *Grylliden* und *Gryllotalpiden*, ebenso wie von den heute lebenden (*stridulierenden*) *Locustiden*, welche nur im ♂ *Geschlechte* normale *Styli*, im ♀ *Geschlechte* dafür fast durchwegs ein *drittes gonapophysenähnliches Legescheidenpaar* besitzen und bei denen überdies die *Cerci* bereits weiter *reduziert* sind.

Wir wollen also die *Frage* vorläufig offen lassen und uns zu der zweiten *springenden Orthopterengruppe*, zu den *Acridioiden* wenden, die sich von den *Locustiden*, *Grylliden* und *Gryllotalpiden* in erster Linie durch die *Reduktion* der *Fühlergliederzahl* (höchstens 25) und die ganz verschiedene *Lage* der *Stridulations-* und *Gehörorgane* unterscheiden. Bekanntlich findet sich hier,

falls die Formen nicht ganz stumm sind, eine Leiste an den Hinterschenkeln, die an einer Ader der Vorderflügel reibt, oder es reibt eine gewisse Stelle der Hinterbeine an einer gerippten Stelle der Hinterleibsbasis, und das Gehörorgan findet sich nie an den Vorderschienen, sondern immer an den Seiten des ersten Hinterleibsringes. Das Stridulationsvermögen ist also hier in selbständiger Weise entstanden, und die dazu dienenden Organe sind bei Acridioiden und Locustoiden nicht homolog. Die Gonapophysen der Acridioiden sind reduziert, die Styli als solche erhalten, die Tarsen dreigliedrig. Wollten wir nun die Acridioiden von stridulierenden Locustoiden ableiten, so müssten wir annehmen, dass diese ihre Zirp- und Gehörorgane, die zweifellos vollkommener organisiert sind als jene der Acridier, aufgegeben und durch ein neues mangelhafteres Organ ersetzt hätten, wozu aber wohl kein Grund vorlag. Übrigens spricht gegen eine Ableitung von zirpenden hochentwickelten Locustoiden auch der Umstand, dass das Flügelgeäder der Acridioiden meistens auf einer tieferen Entwicklungsstufe steht. Wir werden also die Wurzel der Acridier bei ursprünglicheren Locustoidenformen suchen müssen, welche noch keine Stridulationsorgane besaßen und deren Geäder noch auf einer tieferen Stufe stand. Solche Formen sind uns nicht fremd und reichen vom unteren Lias bis in den obersten Jura, waren vermutlich auch schon in der Trias und auch noch in der Kreide vorhanden: Es sind die Elcaniden und Locustopsiden, deren Flügel mehr Ähnlichkeit mit jenen der Acridioiden zeigen, als mit jenen der Locustiden, so dass sie selbst von Redtenbacher der ersteren Gruppe zugeschrieben wurden. Nun hat sich aber herausgestellt, dass diese jurassischen Tiere Locustidenfühler und Locustidengonapophysen besaßen und dass auch die männlichen Exemplare keine Spur eines Stridulationsorganes aufweisen. Nachdem nun bereits aus dem unteren Tertiär echte Acridioiden vorliegen, ist es sehr wahrscheinlich, dass sich diese während der Kreidezeit aus Locustopsiden entwickelt haben.

Neben diesen stimmlosen Locustiden finden wir aber bis zum Lias hinab schon stridulierende Formen mit den normalen Gehörorganen an der Vorder Tibie und gleichzeitig auch echte stridulierende Grylliden. Demnach müssten, wenn wir, und wohl mit Recht, Stridulationsorgan und Gehörorgan der Grylliden und Locustiden für homolog und monophyletisch halten wollen, schon vor dem Lias eine Gruppe von Orthopteroiden existiert haben, die noch die ursprünglichen Cerci der Grylliden und gewisser Locustiden (Stenopelmatiden, Gryllacriden), aber schon die lange Legescheide und die typischen Stridulationsorgane besaß; und noch früher müssten Formen gelebt haben, welche wohl schon die Sprungbeine und Legescheiden, aber noch keine Stridulationsorgane besaßen. Aus der ersteren Gruppe wären Locustiden und Grylliden, aus der letzteren die erstere und die Elcaniden und Locustopsiden hervorgegangen, aus denen dann später die Acridioiden entstanden.

Die oben besprochenen Tridactyliden aber müssten, vorausgesetzt, dass ihre Styli wirklich primäre Organe sind, entweder auch auf die zuletzt genannte ältere Gruppe zurückreichen, oder wir müssten annehmen, dass etwa die Elcaniden noch ursprüngliche Styli in beiden Geschlechtern und daher eine aus nur zwei Gonapophysenpaaren bestehende Legescheide besaßen. Letzteres ist sehr gut möglich, denn wir kennen die Morphologie des Hinterleibes dieser fossilen Formen noch zu wenig. Für eine Ableitung der Tri-

dactyliden von Elcaniden würde aber als gewichtiges Moment das Vorkommen von eigenartigen lappenartigen Schwimmanhängen an den Hinterschienen beider Gruppen sprechen, deren Funktion uns durch die amphibiotische Lebensweise der Tridactyliden erklärt wird.

Nun wissen wir aber leider nichts über die Orthopteroiden der Trias; dagegen finden sich im Perm und Oberkarbon orthopteroide Formen, bei denen noch kein Stridulationsorgan nachweisbar ist. Einzelne dieser Formen, und gerade die höher entwickelten, besaßen schon typische Sprungbeine. Das Geäder dieser Gruppe, welche ich mit dem Namen **Protorthoptera** bezeichnete, ist noch ursprünglicher als jenes aller später auftretenden Gruppen, und wir finden darin eine ganze Serie von Übergängen bis zu sehr palaeodictyopterenähnlichen Formen, die auch noch keine Sprungbeine besaßen. Bei einigen dieser Fossilien wurden Anzeichen einer vorragenden Legescheide bemerkt, aber es ist mir leider noch nicht gelungen, die übrigen Anhänge des Hinterleibes zu entziffern, doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, dass gegliederte Cerci und normale Styli in beiden Geschlechtern vorhanden waren. Die Fühler dieser Protorthopteren waren mehr oder minder lang und ähnlich jenen der Locustiden homonom vielgliedrig.

Es liegt nach all dem wohl nahe, von diesen offenbar direkt aus Palaeodictyopteren hervorgegangenen Protorthopteren des Oberkarbon und Perm jene Formen abzuleiten, aus denen sich vermutlich in der Trias einerseits die stummen Locustopsiden und Elcaniden herausbildeten und andererseits die bereits stimmbegabten unmittelbaren Vorfahren der Locustiden und Grylliden. Und es ist höchst wahrscheinlich, dass alle diese Formen nur drei Tarsenglieder besaßen, eine Zahl, die von den Grylliden und Acridioiden beibehalten wurde, während bei den Locustiden eine Vermehrung eintrat und bei den Tridactyliden eine Reduktion. Dass endlich jene rezenten Locustidengruppen, welche weder ein Stridulationsorgan noch ein Gehörorgan besitzen, die Gryllacriden und Stenopelmatiden, von stridulierenden Formen abstammen, ist nach ihrer gesamten Organisation wohl kaum zu bezweifeln.

Man pflegte gewöhnlich die **Phasmoiden** wegen ihrer homonomen Schreitbeine (besser vielleicht Kletterbeine) als Gressorien in einen Gegensatz zu den hüpfenden Orthopteren oder Saltatorien zu bringen und wegen dieser „ursprünglicheren“ Beine, sowie wegen der fast allgemein als „primär“ angenommenen Fünzfahl der Tarsenglieder als ältere Formen zu bezeichnen. Dazu kam dann noch, dass der jugendliche Brongniart einmal die unglückliche Idee hatte, ein Karbonfossil, welches, wie wir gezeigt haben, nichts mit Phasmiden zu tun hat, als „Protophasma“ zu bezeichnen, und das hohe Alter der Phasmoiden galt als erwiesen. Wer aber die Sache nur einigermaßen vorurteilsfrei betrachtet, muss zugeben, dass gerade die Phasmoiden durch ihre weitgehende und sehr allgemeine Anpassung an erdgeschichtlich junge Pflanzenformen zu den höchstspezialisierten Insekten gehören, um so mehr als bei der Mehrzahl der Formen die Flügel ganz oder doch zum Teile oder wenigstens in einem Geschlechte reduziert und, wo vorhanden, hochspezialisiert sind. Die Gonapophysen sind mehr oder minder klein geworden, ebenso die Cerci; Styli sind nicht mehr oder nicht als solche erhalten, und die übrigens nicht für alle Formen gültige Fünzfahl der Tarsenglieder schlägt bei den häufigen Regenerationen stets in die Vierzahl zurück. Wir werden also nicht fehlgehen,

wenn wir diese Gruppe als jung und abgeleitet erklären. Nachdem aber ihre gesamte Morphologie und Entwicklungsgeschichte (cf. Heymons) auf sehr nahe Beziehungen mit den Orthopteroiden und nicht mit den Blattaeformen hinweist, werden wir wohl an eine Ableitung von ersteren denken müssen. Dann müssen wir aber die Homonomie der Beine als eine sekundäre Erscheinung betrachten, eine Annahme, die nach meiner Ansicht auf keinerlei theoretische Bedenken stösst, weil wir ja sehen, dass bei manchen zweifellos zur Locustoiden- und Acridioidenreihe gehörigen Formen auch schon eine bedeutende Verminderung der Sprungfähigkeit eintritt.

Dass die Phasmoiden in manchen Punkten den Acridiern ähnlicher erscheinen, als den Locustoiden, erklärt sich wohl aus paralleler Anpassung an Pflanzenkost und paralleler Reduktion gewisser Organe (Gonapoph. Cerci). Daraus den Schluss auf eine Abstammung von Acridioiden ziehen zu wollen, wäre aber sehr voreilig. Was mag nun die Ursache sein, dass aus den schon lange und häufig auf höheren Pflanzen lebenden Saltatorien, die trotzdem ihre Sprungfähigkeit nicht einbüßen, zu irgend einer Zeit eine gleichfalls ganz ähnlich und auf solchen Pflanzen lebende, nicht mehr springende Gruppe entstand? Das Leben auf den Pflanzen kann allein diesen Wechsel kaum bewirkt haben, und wir müssen uns daher nach einem Zwischengliede umsehen, welches anders lebte, für welches die Sprungbeine unnütz oder gar schädlich gewesen wären.

Ein solches Zwischenglied glaube ich nun in den jurassischen Chresmodiden gefunden zu haben, deren Morphologie im grossen und ganzen schon mit jener der Phasmoiden übereinstimmt, die aber, wie man aus den Beinen und dem weit vom Festlande in einer marinen Ablagerung nachgewiesenen Vorkommen flügelloser Larven entnehmen kann, auf der Oberfläche des Wassers in ähnlicher Weise lebten, wie dies unsere bekannten Wasserläufer unter den Hemipteren tun, zu denen bekanntlich auch einige Hochseeformen gehören. Zu einer solchen Lebensweise waren wohl die Sprungbeine mindestens entbehrlich und unvorteilhaft.

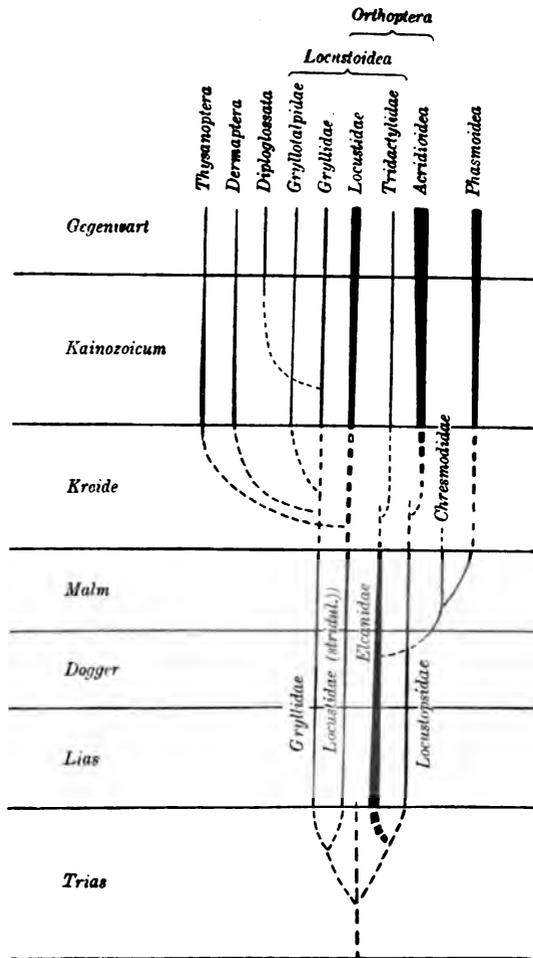
Die wasserbewohnenden Chresmodiden hatten noch lange Vorderflügel, wie sie bei rezenten Phasmoiden nur mehr ausnahmsweise vorkommen, und merkwürdigerweise gerade bei einer der tiefstehenden Formen. Noch interessanter ist aber, dass diese langflügeligen, tiefstehenden rezenten Phasmoiden (Prisopus) auf von Wasser überfluteten Steinen leben. Ich glaube also, dass nach diesen Tatsachen meine Hypothese von der Abstammung der Phasmoiden nicht allzu kühn erscheinen wird, um so mehr, als wir ja aus dem Jura Locustoidenformen kennen gelernt haben, welche sicher wenigstens in der Nähe des Ufers auf dem Wasser sich fortzubewegen verstanden: die Elcaniden. Wenn sich meine Ansicht bestätigen sollte, so müsste dann angenommen werden, dass die aus Sprungbeinen entstandenen Wasserlaufbeine später bei abermaligem Wechsel der Lebensweise und Anpassung an das Leben auf angiospermen Pflanzen (in der Kreidezeit) zu Kletterbeinen wurden und nicht mehr zu Sprungbeinen — eine Bestätigung des Gesetzes von der Nichtumkehrbarkeit der Evolution (Dollo!). Damit stimmt es überein, dass man die ersten typischen, an Pflanzen angepassten Phasmoiden im unteren Tertiär gefunden hat.

Dass sich bei Phasmoiden nirgends Spuren von Stridulations- oder Gehörorganen finden, würde andeuten, dass die Vorfahren unter den stummen

Locustoiden des Mesozoikum zu suchen sein dürften, zu denen ja bekanntlich die Wasserelcaniden gehören.

Wie schon oben erwähnt, bin ich der Ansicht, dass die palaeozoischen Vorfahren der Orthopteroiden, die Protorthopteren, direkt zu den Palaeodictyopteren hinüber leiten, gerade so wie die Protblattoiden, denn ich bin nicht in der Lage, eine dieser Gruppen von der anderen abzuleiten, denke aber an jedenfalls nahe verwandte Palaeodictyopterenformen, die sich in gleicher Weise dem Landleben anpassen und die Zurücklegbarkeit der Flügel über das Abdomen erwarben. Immerhin liegt es aber im Bereiche der Möglichkeit, dass die beiden Reihen aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgehen, sich aber schon sehr frühzeitig in divergenter Weise entfalteten.

Zur Erläuterung der oben ausgedrückten Ansichten diene die Tabelle XI und der Stammbaum II und IX.



Wir wollen uns nun einer Reihe heterometaboler, ausschliesslich terrestrischer Insektengruppen zuwenden, welche von den älteren Autoren meist in die Kollektivgruppe „Neuroptera“ gestellt, aber später wegen ihrer Ontogenie zusammen mit den eingangs erörterten amphibiotischen Heterometabolen als „Pseudoneuroptera“ bezeichnet wurden. Auf ihre Beziehungen zu den orthopteroiden und blattoiden Formen wurde von vielen Autoren hingewiesen, dessenungeachtet gelang es bis heute noch nicht, den alten Begriff „Neuroptera“ auszumerzen, denn noch in so mancher Publikation aus der neuesten Zeit, und sogar in phylogenetischen Arbeiten finden wir die hier zu besprechenden Formen in engem Anschlusse an Panorpaten, Phryganiden, und echte holometabole Neuropteren. Von manchen Autoren wurden die hier zu besprechenden Gruppen, die **Isopteren** (Termiten), **Embioiden**, **Psociden** und **Mallophagen** in einer Gruppe Corrodentia zusammengefasst.

Von diesen vier Ordnungen sind die parasitischen **Mallophagen** stets ungeflügelt, während die anderen in der Regel Flügel besitzen, häufig aber auch

bereits die Flugfähigkeit eingebüsst haben. Alle haben kauende Mundteile, welche bei den Isopteren und Embioiden noch am ursprünglichsten erhalten sind, sich dagegen bei den Psociden und Mallophagen durch allerlei ziemlich weitgehende Spezialisierungen auszeichnen. Die beiden ersten Gruppen haben die Cerci und ursprünglichen Ovarien beibehalten, die letzteren dagegen haben die Cerci verloren, die Ovarien zu meroistischen umgeändert, woraus allein schon folgt, dass man jene nicht von diesen ableiten kann, um so mehr, als die parasitischen, sekundär ungeflügelten Mallophagen unmöglich den Ausgangspunkt für geflügelte Tiere bilden können und als die Flügel der Psociden in ganz bestimmter Richtung spezialisiert sind, während jene der Termiten und Embiden in ganz anderer Richtung höher ausgebildet erscheinen. Ebenso unmöglich wie die Ableitung der cercophoren Gruppen von den acercen erscheint aber auch der umgekehrte Vorgang, wenn man berücksichtigt, dass die Flügel der Termiten, welche durch Atrophie des Analfeldes sekundär homonom geworden sind, ebensowenig den Ausgangspunkt für die Bildung des Psocidenflügels bilden konnten, als aus den Beinen der Embiden jene der Psociden oder Mallophagen abgeleitet werden können. Wir können aber auch Termiten und Embiden unmöglich voneinander ableiten, weil Embidenflügel nicht aus Termitenflügeln und Termitenbeine, Cerci und Genitalien nicht aus jenen der Embiden hervorgegangen sein können. Psociden können naturgemäss nicht von Mallophagen, dagegen aber vollkommen zwanglos letztere von etwas ursprünglicheren Formen der ersteren abgeleitet werden, womit auch die Lebensweise übereinstimmt, denn man kann sich ganz gut vorstellen, dass sich gewisse Psocidenformen, die etwa von animaletem 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.

Was nun die Ableitung der Psociden betrifft, die in jüngerer Zeit mit dem Namen *Copeognatha* belegt wurden, für die ich aber lieber den alten Namen *Corrodentia* beibehalten möchte, nachdem die drei anderen Mitglieder dieser alten Gruppe schon früher als die Psociden mit eigenen Ordnungsamen belegt worden sind, so muss ich gestehen, dass sie mir lange sehr schwierig erschien. Psociden treten uns zum ersten Male im unteren Tertiär entgegen, und wir müssten eine grosse Reihe von uns unbekannt gebliebenen ausgestorbenen Zwischenformen annehmen, wenn wir diese Gruppe als selbständigen Zweig der Palaeodictyopteren betrachten wollten. Denn wir können uns doch unmöglich dazu entschliessen, nach dem Vorschlage Kolbes, die ungeflügelten Psociden von Apterygogenen (*Thysanuren*) und die geflügelten von ungeflügelten herzuleiten.

Dass die Psociden bereits hochspezialisierte Formen sind, unterliegt bei der Beschaffenheit ihrer Mundteile, ihrer Flügel, Abdominalanhänge und ihres Thorax keinem Zweifel. An eine Abstammung von holometabolen Formen ist naturgemäss ebensowenig zu denken, als an eine solche von Odonaten, Plectopteren oder Embiden und auch die in ganz anderer Richtung entwickelten Perlarien kommen nicht in Betracht, so dass uns eigentlich nur die Wahl zwischen Orthopteren oder Blattoiden bleibt, wenn wir nicht an uns unbekannt Vorfahren denken wollen. Versuchen wir es, eine hypothetische Urform zu konstruieren, so ergibt sich, dass eine solche Komplex- und Stirn-Augen, kauende

Mundteile vom orthopteroiden und blattoiden Typus, homonom vielgliederige Fühler und homonome Schreitbeine mit vergrösserten genäherten Hüften gehabt haben muss, ferner, nach gewissen Formen wie Archipsocus zu schliessen, einen freien, verbreiterten Prothorax, wohl auch noch Cerci und nicht stark entwickelte Gonapophysen. Die Flügel waren jedenfalls schon ungleich und die vorderen hatten ein durch eine gebogene Naht abgegrenztes Analfeld (noch heute bei manchen Formen deutlich!). Vielleicht besaßen auch die Hinterflügel ein faltbares Analfeld. Jedenfalls aber besaßen die Vorfahren ein viel reicher verzweigtes Geäder (vergl. Neurosema!) und noch keine Verschmelzung der Längsadern. Vermutlich war ein Kaumagen vorhanden und zahlreiche Malpighische Gefässe, sowie panoistische Ovarien. Die Zahl der Tarsenglieder dieser hypothetischen Form lässt sich nicht leicht bestimmen, denn die bei den lebenden Psociden vorkommende geringe Zahl kann ebenso gut primär als sekundär sein. Vermutlich waren die Vorfahren omnivore Landtiere, denn wir finden bei den heutigen Psociden Formen, die sich von Pilzen, Flechten etc. oder von animalischem Detritus nähren, und nicht eine Spur, welche auf amphibiotische Lebensweise hindeuten würde. Aus dem Sprungvermögen einiger Arten lässt sich wohl kein rechter Schluss ziehen, denn so etwas entwickelt sich leicht in verschiedenen Gruppen.

Es erscheint mir nach all diesen Momenten doch am nächsten gelegen, an blattoidenähnliche Vorfahren zu denken, die ja auch die genäherten vergrösserten Hüften besitzen, homonome Schreitbeine sowie ein durch eine gebogene Falte begrenztes Analfeld. Auch eine Thoraxform, wie wir sie bei Archipsocus finden, wird nicht schwer vom Blattoidentypus abzuleiten sein, und junge oder ungeflügelte Psociden haben die grösste Ähnlichkeit mit jungen Blattoiden oder besser noch mit Termiten, die, wie wir sehen werden, auch von Blattoiden abstammen. Dazu kommt noch der Umstand, dass es unter den rezenten Blattoiden eine Form gibt (*Diaphana Fieberi*), die in der Bildung der Vorderflügel ganz bedeutend an Psociden erinnert und uns zeigt, dass sich aus einem Blattoidenflügel wohl etwas Ähnliches herausbilden kann, wie es in dem Psocidenflügel vorliegt.

Immerhin bedarf es noch weiterer Untersuchungen, um über diese Frage endgültig entscheiden zu können, aber ich hoffe zuversichtlich auf die Aufindung weiterer atavistischer oder tiefstehender Psocidenformen, die noch mehr Licht in die Sache bringen werden, als es die in den ausgezeichneten Arbeiten Enderleins beschriebenen schon getan haben. Vor allem wäre die anatomische Untersuchung solcher Formen wie Archipsocus, Embidopsocus u. a. sehr erspriesslich.

Die **Embioiden**, eine heute in wenigen Reliktformen erhaltene Gruppe, zeichnen sich durch den Besitz von zwei gewiss noch ursprünglich homonomen Flügelpaaren aus und durch einen ursprünglichen Thoraxbau, so dass wir sie weder von Blattoiden noch von Orthopteren ableiten können, noch von einer der drei bereits besprochenen amphibiotischen Gruppen. Als heterometabole cercophore Tiere mit ursprünglichen kauenden Mundteilen können wir sie auch von keiner anderen rezenten Gruppe herleiten und müssen sie als selbständige Reihe an die Palaeodictyopteren angliedern. Dazu bedarf es freilich einer Reihe von Zwischenformen, denn die erste fossile typische Embioide liegt uns erst im Bernstein vor, und nur im Karbon fand sich eine Form, Haden-

tomum, welche uns andeutet, wie sich der Embioidenflügel aus dem Palaeodictyopterenflügel durch Reduktion der Längs- und Queradern entwickelt haben mag. Es ist nach diesen Verhältnissen sehr wahrscheinlich, dass die Embioiden sich nie zu einer nennenswerten Höhe, beziehungsweise Individuen- und Formenzahl aufgeschwungen haben und infolgedessen in den zwischen Karbon und Tertiär liegenden Schichten noch nicht aufgefunden werden konnten.

Ganz anders steht es mit den **Isopteren** oder Termiten, bei denen die Homonomie der Flügel, wie wir schon 1903 ausgesprochen haben, eine sekundäre, durch die Reduktion des Analfeldes in beiden Flügelpaaren entstandene ist. Mittlerweile hat Herr J. Desneux eine hochinteressante australische Termitenform, *Mastotermes Darwinianus*, bekannt gemacht, die im Hinterflügel noch ein allerdings schon in der Reduktion begriffenes Analfeld besitzt. Dieses Tier hat zu allem Überflusse noch ursprünglichere Cerci als die anderen Termiten und noch um ein Tarsenglied mehr. Wenn man nicht wüsste, dass dieses hochinteressante Tier eine Termitenform ist, so könnte man es nur für eine aberrante Blattöide halten.

Wie nahe die Termiten den Blattöiden stehen, hat übrigens auch seither (1904) Wheeler in eingehender Besprechung der Anatomie und Embryologie hervorgehoben, wobei er feststellte, dass auch schon bei Blattöiden Anfänge eines sozialen Lebens zu bemerken seien.

Im Gegensatz zu den Embioiden finden sich echte Termiten reichlich in allen Ablagerungen vom unteren Tertiär an, aber alle die zahlreichen älteren Fossilien, die von verschiedenen Autoren wie Goldenberg, Hagen, Scudder, Heer u. a. für Termiten gehalten wurden, haben nichts mit dieser Ordnung gemein, die sich also wohl erst während der Kreidezeit aus Blattöiden entwickelt hat und demnach zu den jüngsten Endgliedern gehört und nicht zu den ältesten Insekten, wie so häufig irrtümlich angenommen worden war.

Damit fallen alle jene Hypothesen, welche von Enderlein und anderen aufgebaut wurden; es zerfallen aber auch von selbst jene Anwürfe, welche Börner gegen mein System richtete, indem er sagte: „Wie verfehlt es ist . . . die Embiden von den Isopteren zu trennen . . . liegt klar auf der Hand“. Denn klar auf der Hand liegt nur, dass Termiten und Embiden gar nichts miteinander zu tun haben. Klar auf der Hand liegt aber auch, dass unmöglich die Orthopteren und Blattöiden von „Isopteren“ und zwar weder von Termiten noch von Embioiden abstammen können (Enderlein).

Es bleiben von heterometabolen Formen nunmehr noch die blutsaugenden Läuse oder **Siphunculaten**, die **Dermapteren** oder Ohrwürmer, die halbparasitischen Hemimeriden oder **Diploglossaten** (von neuen Autoren [Verhoeff] überflüssigerweise in *Dermodermaptera* umgetauft), dann die Blasenfüsse, d. i. die Physopoden oder **Thysanoptera** und endlich die grosse Gruppe der **Hemipteroiden** oder Rhynchoten übrig.

Was die zuerst genannte Gruppe anbelangt, so wurde sie ihrer „saugenden Mundteile wegen von vielen Autoren den Hemipteroiden angegliedert, wobei aber nicht berücksichtigt wurde, dass diese saugenden Mundteile absolut nicht von jenen der Schnabelkerfe abstammen können, weil sie in manchen

Punkten noch ursprünglicher sind, so zum Beispiel in den nicht zu einer Rüsselscheide verwachsenen, manchmal noch frei erhaltenen Tastern des dritten Kieferpaares usw. Alle diese Tatsachen wurden von mir in einer gegen Enderlein gerichteten Schrift (Zool. Anz. 1905, 664) wohl hinlänglich erörtert, und ich kann mich hier damit begnügen, noch einmal hervorzuheben, dass sich die Siphunculatenmundteile nur von einem kauenden Typus ableiten lassen und sich ganz eng an jene der Mallophagen anschliessen. Nachdem nun auch in bezug auf die übrige Morphologie eine weitgehende Übereinstimmung zwischen blutsaugenden und pelzfressenden Läusen besteht, liegt es allzu nahe, erstere von letzteren abzuleiten, beziehungsweise durch Vermittelung der Corrodentien (Psociden) von der Blattoidenreihe. Diese Anschauung enthebt uns der gewiss misslichen Nötigung, zu einem so unnatürlichen und unlogischen Auskunftsmittel zu greifen, wie es eine Ableitung der Pediculiden von der Wurzel des Hemipteroidenstammes wäre, denn wir müssten in diesem Falle bis in das Palaeozoikum hinabsteigen, wo es bekanntlich noch keine Säugetiere gab, auf denen ausschliesslich die Pediculiden leben können. Für die Ableitung der Pediculiden von Mallophagen ist übrigens in neuerer Zeit, gleichzeitig aber ganz unabhängig auch N. Cholodkowsky auf Grund der Embryonalentwicklung eingetreten. Hoffentlich gelingt es unseren vereinten Bemühungen doch endlich, auch Enderlein von seiner Ansicht über die engen Beziehungen zwischen Pediculiden und Hemipteroiden abzubringen.

Eine gleichfalls viel umstrittene Gruppe bilden die von der Mehrzahl der älteren Forscher und von den Konservativen noch heute mit den Orthopteren vereinigten **Dermapteren**. Nur die Errichtung der Campodeatheorie schien den alten Glauben erschüttern zu wollen, aber es war offenbar ein Missgriff, wenn man sich durch die rein oberflächliche Ähnlichkeit zwischen den Dermapteren und den Japygiden, deren Cerci in gleicher Weise in Zangen umgewandelt sind, (eingestanden oder nicht ist einerlei), dazu verleiten liess, an direkte Beziehungen zwischen beiden und infolge dessen an eine tiefe Stellung oder ein hohes Alter der Dermapteren zu denken. Manche gingen sogar so weit, die Ohrwürmer geradezu als die tiefststehenden Pterygogenen anzusehen und es ist daher kaum ein anderer Fall so sehr geeignet, jene Theorie in Frage zu stellen und zu zeigen, wie sehr die spekulative Wissenschaft der Suggestion unterworfen ist. Man wollte eben eine ursprüngliche den Apterygogenen ähnliche Pterygogenenform haben und fand infolge dessen in den armen Ohrwürmern eine Menge „ursprünglicher“ Charaktere, hob diese hervor und vergass dabei ganz auf die weitaus überwiegenden Spezialisierungen. Man vergass auch vollkommen darauf, dass die Japygiden selbst schon in sehr vielen Punkten viel höher spezialisiert, beziehungsweise reduziert sind, als es wirklich tiefstehende Pterygogenea sein dürfen: Man vergass auf ihre stark reduzierten endotrophen Mundteile, auf ihre atrophierten Augen usw., aber auch auf den Umstand, dass die ursprünglichen Cerci, die ja noch bei sehr vielen Pterygogenen erhalten sind, nicht so aussehen konnten, wie jene der Japygiden und Dermapteren, endlich, dass auch die Flügel ursprünglicher Pterygogenen unmöglich das Aussehen von jenen der Ohrwürmer haben konnten. Wenn manchem Autor Bedenken aufstiegen, so half er sich eben mit dem bekannten Auskunftsmittel, beide Gruppen von gemeinsamen uns noch unbekanntem Stammformen abzuleiten.

Vergleichen wir nun die gesamte Organisation der Dermapteren vorurteilsfrei mit jener des hypothetischen Protentomon resp. der Palaeodictyopteren, so werden wir sehen, dass sich das Wort „ursprünglich“ höchstens noch auf die Mundwerkzeuge und Fühler erstreckt, welche Organe übrigens auch keineswegs auf einer tieferen Stufe stehen, als bei Orthopteren oder Blattoiden. Die Ocellen fehlen, die Flügel gehören zu den höchstspezialisierten Typen, ebenso der Thorax, der nur bei den sekundär ungeflügelten Arten, wie dies ja auch in anderen Gruppen so häufig der Fall ist, sekundär wieder vereinfacht wird. Die Zahl der Malpighischen Gefäße ist im Vergleich zu jener wirklich alter Insekten im Rückgange begriffen; das Abdomen ist durch das Übereinandergreifen der Segmente so hoch entwickelt, wie bei Hymenopteren, die es noch durch die Asymmetrie übertrifft, welche sich in den männlichen Genitalausführungsgängen entwickelt hat. Die Cerci sind hochspezialisiert, ebenso die Ovarien; in einem gewissen Grade auch das Nervensystem und die Beine. Was letztere anbelangt, so lässt sich nicht ohne weiteres behaupten (cf. Phasmoidea, Gryllotalpa!), dass sie seit jeher homonom waren.

Auf jeden Fall wird man bei unbefangener Erwägung dieser Umstände zugeben müssen, dass man eine so vielseitig und so hoch spezialisierte Gruppe nicht an die Basis des Pterygogenensystemes stellen darf und dass man von ihr kaum eine andere hochstehende Gruppe, geschweige denn die erwiesenermassen tiefstehenden Ordnungen ableiten kann. Von welcher der uns bekannten Reihen sich die Forficuliden, deren relativ geringes Alter durch ihr Fehlen im Mesozoikum und Palaeozoikum bestätigt wird, ableiten lassen, wird uns durch die Flügel, die mit jenen gewisser hochspezialisierter Formen aus der Orthopteroidenreihe eine weitgehende Übereinstimmung zeigen, und durch die Form und Stellung der Hüften angedeutet, die entschieden auf die Orthopteroidea und nicht auf die Blattoidea hinweisen. Auch die bei den Jugendformen der Dermapteren manchmal noch mehrgliedrigen Cerci geben uns einen Fingerzeig, der eher auf Grylliden, Gryllotalpiden oder Tridactyliden als auf Acridioiden oder Locustiden hinweist. Das Fehlen der Stridulations- und Gehörgangorgane und die dreigliedrigen Tarsen würden eine ähnliche Abstammung wie jene der Tridactyliden nahe legen, und es wird sich vielleicht ermitteln lassen, dass die Forficuliden einen Seitenzweig jener Formen bilden, welche die Tridactyliden mit den Elcaniden verbanden und vermutlich in der Kreidezeit lebten; vielleicht aber wird sich auch ein direkter Anschluss an Grylliden oder Gryllotalpiden finden lassen. Auf jeden Fall aber halte ich eine Abstammung von den Orthopteren und zwar von der Unterordnung Locustoidea für über allen Zweifel erhaben.

Mit den Dermapteren wird von Verhoeff und Börner ein halbparasitisch auf südafrikanischen Nagetieren lebendes flügelloses und schon aus diesen Gründen sicher relativ junges Insekt, *Hemimerus talpoides*, auf welches Sausure infolge einer unrichtigen Deutung der Mundteile die Ordnung **Diploglossata** errichtet hatte, in nahe Beziehung gebracht. Dieses Tier von Dermapteren abzuleiten, erscheint mir wegen einiger noch ursprünglicherer Organisationsverhältnisse desselben nicht logisch, denn man müsste dazu den Verlust der Genitalasymmetrie der Forficuliden und die Rückbildung ihrer Cerci auf einen ursprünglicheren Zustand, sowie das Wiederauftreten der Styli annehmen. Nachdem sich aber natürlich die Dermapteren nicht von diesem durch die

Lebensweise hochspezialisierten viviparen Halbparasiten ableiten lassen, bleibt wohl, eine Verwandtschaft vorausgesetzt, nichts übrig, als Hemimerus und die Dermapteren von derselben Wurzel abzuleiten. Dass Hemimerus eventuell von einer gryllotalpiden- oder gryllidenähnlichen Form abstammen kann, ist sehr leicht möglich und wird vielleicht durch die Untersuchung einer neuen ähnlichen Form, die auf indischen Chiropteren schmarotzt und sich im Besitze Sir W. Rothschilds in Tring befindet, bestätigt werden.

Ihrer saugenden Mundteile wegen wurden die heterometabolen kleinen **Thysanopteren** von der Mehrzahl der Autoren mit den Hemipteroiden oder Schnabelkerfen in enge Beziehung gebracht. Während nun einzelne Autoren diese Blasenfüsser nur als alten tiefen Seitenzweig der Hemipteroiden betrachteten, gingen neuere Forscher so weit, geradezu die grosse Gruppe, die unter ihren mannigfachen wanzen-, cicaden- und blattlausähnlichen Formen noch so manchen wirklich ursprünglichen Charakter (Flügel der Fulgoriden, Beine usw.) bewahrt hat, von den hochspezialisierten und so weitgehend reduzierten Blasenfüssern abzuleiten! Sie wurden dazu durch die Tatsache veranlasst, dass bei den sonst hochspezialisierten Thysanopteren die Mundteile doch noch in mancher Beziehung ursprünglicher sind, als bei den echten Schnabelkerfen, wenn sie auch in Bezug auf ihre Asymmetrie wieder eine höhere Stufe einnehmen.

„Ursprünglich“ sind an den Thysanopterenmundteilen die getrennten Taster des 3. Kieferpaares, welche bei allen heute lebenden Hemipteroiden in der Mittellinie verwachsen sind, ferner die freien beweglichen Maxillartaster, welche allen Hemipteroiden fehlen. „Abgeleitet“ ist die Asymmetrie, denn es findet sich, ausser dem einen Stechborstenpaare, welches nach einer Auffassung den Maxillen, nach einer anderen von Börner vertretenen und jedenfalls richtigen, den Mandibeln entspricht, auch eine unpaare Stechborste, die nach einer Auffassung dem Epipharynx resp. einer Mandibel, nach Börner aber jedenfalls richtig der einen Maxille angehört. Abgesehen von allen anderen Organen ist es, wie erwähnt, schon nach diesem Befunde ganz unmöglich, die Hemipteren von Thysanopteren abzuleiten oder umgekehrt, und es könnten nur beide Gruppen auf Urformen zurückgeführt werden, welche noch getrennte Unterlippentaster, freie Maxillartaster und symmetrische Mandibeln und Maxillen besaßen. Diese Urformen müssten natürlich homonom mehrgliedrige Fühler, eine unvollkommene Verwandlung, Komplex- und Stirn- augen, zwei Gonapophysenpaare und vier Flügel gehabt haben und panoistische Ovarien, denn mehr lässt sich aus der Organisation der beiden Gruppen nicht schliessen, weil wir die Ähnlichkeiten in den Malpighischen Gefässen und im Nervensystem sich in den verschiedensten Reihen wiederholen sehen. Formen, die den obigen Anforderungen entsprechen, gibt es aber gar vielerlei unter den ausgestorbenen und lebenden Ordnungen und es ist absolut kein Grund vorhanden, just für beide Gruppen dieselbe Stammform anzunehmen, denn die äusserlich ähnliche Verlängerung der Mandibeln oder Maxillen kann, und kommt auch tatsächlich in ganz verschiedenen Entwicklungsreihen vor. Wollten wir unbedingt an einer gemeinsamen Stammform festhalten, so müssten wir bis in das Karbon zurückgehen, weil die Hemipteroiden selbst bis in das Perm reichen; und wir kämen dann gar bis nahe an die Palaeodictyopteren. Ich muss gestehen, dass es mir doch gewagt erscheinen würde, den verlängerten Mandibeln zuliebe an eine direkte Ableitung der Thysanopteren von so alten

und tiefstehenden Formen zu denken. Wir müssten dann eine ganze Kette von uns unbekannt gebliebenen Zwischenformen annehmen, die sich zwischen die Palaeodictyopteren und die erst im Tertiär fossil aufgefundenen Thysanopteren einreihen liesse, und ich glaube daher, es wird besser sein, die Ahnen der Blasenfüßer unter den uns bekannten Formen zu suchen und anzunehmen, dass sich die Mundteile erst spät und ganz unabhängig von jenen der Hemipteroiden verlängert haben, d. h. aus typisch kauenden hervorgegangen sind. Von solchen Gruppen kämen nur die Blattoidea, Orthoptera, Phasmoidea und Corrodentia (Psocidae) in Betracht, denn Isopteren, Embioiden und Dermapteren können ebensowenig mehr herangezogen werden, als die reduzierten parasitischen Gruppen. Börner hat nun den Versuch gemacht, die Thysanopteren mit den Corrodentien in nähere genetische Beziehung zu bringen, dabei aber übersehen, dass erstere noch panoistische, also ursprünglichere Ovarien haben, als die letzteren, bei denen diese Organe bereits nach dem polytrophem Typus gebaut sind, den man nur vom panoistischen ableiten kann. Wir müssen also die Wurzel der Thysanopteren bei den mit panoistischen Ovarien ausgestatteten Orthopteroiden oder Blattoiden suchen, und bei der Auswahl unter diesen Gruppen werden uns vielleicht die Gonapophysen, der Bau der Hüften und die Beinstellung einen Fingerzeig geben, Momente, welche auf orthopteroide Ahnen hinweisen. Auch die Kopfform mit den nach oben gerückten Ocellen und Fühlern weist eher auf Locustoiden oder Acridioiden, als auf Blattoidea, ebenso der Thorax. Die Beine wären, vorausgesetzt dass sich unsere Ansicht bestätigen sollte, ähnlich jenen der Phasmoiden sekundär homonom. Die Reduktion der Tarsen ist belanglos, ebenso jene der Flügel, welche letztere übrigens noch bei älteren Thysanopterenformen ein abgegrenztes kleines Analfeld erkennen lassen. Auch die Homonomie der Flügel müsste ähnlich jener der Termiten als eine sekundäre bezeichnet werden. Bemerkenswert, wenn auch keineswegs entscheidend für unsere Frage ist, dass noch bei vielen Thysanopteren ein Sprungvermögen besteht.

Nach all dem glaube ich berechtigt zu sein, in den Thysanopteren eine aus echten Orthopteren hervorgegangene, den Phasmoiden parallele Gruppe anzunehmen, entstanden durch Anpassung an ganz bestimmte Lebensbedingungen, zu denen wohl in erster Linie der Besuch von Blüten gehörte. Ihr erstes Auftreten dürfte daher in die Kreide fallen.

Die **Hemipteroiden** oder Rhynchoten dagegen können wir bis in das Palaeozoikum verfolgen. Im Tertiär waren bereits alle wesentlichen modernen Familien vorhanden und selbst im Jura erscheinen die Hauptgruppen schon ausgeprägt, denn wir können fast alle mesozoischen Formen in die Ordnungen **Homoptera** und **Hemiptera** (Heteroptera) verteilen. Im Perm dagegen fanden sich Flügel von noch ursprünglicherer Beschaffenheit, bei denen man nicht mehr sagen kann, in welche der zwei genannten, heute lebenden Ordnungen sie gehören: Ich bezeichne sie als **Palaeohemiptera**. Diese Tatsachen stimmen nun ganz ausgezeichnet mit den Ergebnissen der morphologischen Untersuchung, denn man kann keine der beiden heute lebenden Ordnungen von der anderen, sondern nur beide von gemeinsamen Ahnen ableiten. Es sind nämlich die Flügel der Homopteren, namentlich jene der Fulgoriden entschieden ursprünglicher als jene der Hemipteren, aber die letztere Ordnung besitzt wieder ursprünglichere Fühler und einen ursprünglicheren Kopf. Die

Palaeohemiptera ihrerseits, die uns aus dem oberen Perm und Lias bekannt sind, lassen sich leicht durch Vermittelung des prächtigen Eugereon, der im unteren Perm lebte, aus Palaeodictyopteren ableiten, die ja bekanntlich bis zum oberen Oberkarbon lebten. Eugereon, auf welchen ich die Ordnung Protohemiptera errichtete, besitzt noch die horizontal ausgebreiteten, fast homonomen palaeodictyopterenähnlichen Flügel mit einem reichen, viel ursprünglicheren Geäder, als es die ursprünglichsten heute lebenden Hemipteroiden besitzen; er hat ferner einen ziemlich grossen scheibenförmigen Prothorax, Beine mit einer geringen Zahl von Tarsengliedern (? 2) und einen ziemlich kleinen gerundeten Kopf mit vorgestrecktem Rüssel, welcher letzterer sich von jenem der typischen Hemipteroiden noch durch die getrennten, noch nicht verwachsenen, aber bereits aneinander geschmiegteten Taster der Unterlippe auszeichnet. Wer solche Formen kennt, dem wird es wohl nicht mehr einfallen, die Hemipteroiden von den armseligen Thripsen abzuleiten!

Im Lias fand sich eine Anzahl Hemipterenformen, bei denen ich nicht entscheiden kann, ob sie zu den Gymnoceraten (Landwanzen) oder Cryptoceraten (Wasserwanzen) gehören, denn sie passen in keine der später auftretenden Familien dieser zwei Gruppen und werden wahrscheinlich (wenigstens zum Teile) einer eigenen Gruppe angehören, die vermittelnd zwischen Land- und Wasserwanzen einerseits und den Palaeohemipteren andererseits steht. Im oberen Jura sind dann schon die Gymnoceraten und Cryptoceraten scharf geschieden, aber es scheint letztere Gruppe noch zu überwiegen, während vom Tertiär an die erstere Gruppe sich ganz bedeutend in der Überzahl befindet.

Unter den Wasserwanzen nehmen die Corixiden zweifellos eine sehr hohe Stufe ein und erweisen sich in vielen Punkten stark spezialisiert. So auch in bezug auf die verkürzten reduzierten Mundteile, auf die häufige Asymmetrie des Abdomens und auf die Stridulationsorgane. Diese Familie als Unterordnung allen anderen Hemipteren zusammen gegenüber zu stellen und noch dazu als tiefer stehende Gruppe, wie es Börner durch Errichtung der Unterordnung Sandaliorrhyncha tut, halte ich für einen systematischen Missgriff sondergleichen. Aber das kommt davon, wenn man von vorgefassten Meinungen ausgeht, und nur ein einzelnes Merkmal, wie die Mundteile, berücksichtigt.

Übrigens will derselbe Autor die Gymnoceraten von Cryptoceraten abgeleitet wissen, was nach meiner Meinung wieder ein Ding der Unmöglichkeit ist, denn, wenn auch bei einzelnen Cryptoceraten einige ursprüngliche Charaktere erhalten sind (zu denen etwa die Styli der Notonectiden gehören), so ist die Spezialisierung bei all diesen sekundär zu Wassertieren gewordenen Formen doch infolge dieser geänderten Lebensweise sehr weit vorgeschritten, und ich brauche nur an die „Atemröhre“ der Nepiden, an deren Siebstigmen, an die Ruderbeine der Notonecta und Corixa, an die verkleinerten und verborgenen Fühler, an die Asymmetrien und Stridulationsorgane von Corixa und Naucoris zu erinnern, um verstanden zu werden. Dass die Cryptoceraten sekundäre Wasserbewohner sind, folgt schon aus der Tatsache, dass bei keiner einzigen Form (oder deren Larve) Kiemenatmung vorkommt, sondern ausschliesslich Stigmenatmung mit sekundären Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen von Wasser.

So unmöglich mir eine Ableitung der Landwanzen von Wasserwanzen erscheint, so leicht finde ich die umgekehrte Ordnung zu erklären, denn die Organisation der Wasserwanzen lässt sich leicht aus jener tiefstehender Landwanzen ableiten, welche etwa die Ufer der liassischen Tümpel oder Seen belebten. Unter den Liaswanzen finden sich sogar Formen, welche entfernt an unsere Uferwanzen oder Saldiden erinnern.

Die Homopterenähnlichkeit gewisser Wasserwanzen, wie der Notonectiden und Corixiden beruht sicher nur auf Konvergenz und nicht auf näherer Verwandtschaft; das ergibt sich aus dem Flügelbau und auch aus einer näheren Untersuchung des Kopfes. „Pagiopod“ können ebensogut springende als rudernde Formen werden, denn diese zwei Bewegungsarten setzen ganz ähnliche Gelenke voraus. Die Ähnlichkeit des Habitus zwischen einzelnen Wasserwanzen und Homopteren ist aber sicher auch ganz sekundär, denn sie zeigt sich nur bei abgeleiteten Formen beider Gruppen und nicht bei den ursprünglichen Formen, wie etwa den Fulgoriden, beziehungsweise den Naucoriden und Galguliden, die einzig bei einer Ableitung in Betracht kämen. Übrigens lässt sich auch von einem Jassidenkopfe kein solcher einer Notonecta oder Corixa ableiten.

Was endlich die von Börner auf den Termitengast *Thaumatoxena Wasmani* Bredd. errichtete IV. Unterordnung (*Conorrhyncha*) der Hemipteroidea anbelangt, so brauche ich auf diese wohl kaum mehr einzugehen, nachdem mittlerweile Silvestri nachgewiesen hat, dass es sich hier um ein aberrantes Dipteron! handelt. Die Hemipterenatur dieses Tieres war mir von jeher zweifelhaft, und ich habe es daher in meinen vorläufigen Publikationen ignoriert, ein Vorgang, den ich immerhin für erspriesslicher halte, als wenn man aus jedem dubiosen Parasiten weittragende phylogenetische Schlussfolgerungen zieht.

Was die Phylogenie der unter den **Homopteren** zusammengefassten Gruppen betrifft, so ist jedenfalls daran festzuhalten, dass von den heute lebenden Formen die Fulgoriden noch die meisten ursprünglichen Charaktere beibehalten haben. Sie haben z. B. auch noch einen einfach gewundenen Darm ohne vollendete Schlinge, wie sie den Jassiden, Cercopiden etc. zukommt. Typische Fulgoriden sind uns auch schon aus dem Lias bekannt, doch finden sich daselbst auch schon den Jassiden ähnliche Formen und einige Arten, die zu den Cercopiden hinneigen und daher als Procercopiden bezeichnet wurden. Stridulantes oder Cicadidae finden sich erst von der Kreide an.

Es wird nicht schwer fallen, aus tiefstehenden Fulgoriden die oben genannten Familien abzuleiten und zwar Jassiden und Cercopiden durch Vermittelung einer Form, welche die charakteristische Darmschlinge erwarb; vielleicht waren das die Procercopiden. Die Cicadiden dürften entweder aus sehr tiefstehenden Cercopiden oder auch aus diesen Procercopiden hervorgegangen sein, denn sie besitzen auch die Darmschlinge und die charakteristischen Fühler der eben genannten Familien. Ich halte daher die Unterordnung *Auchenorrhyncha* für eine monophyletische, natürliche.

Weit verwickelter erscheinen mir dagegen die Verwandtschaftsbeziehungen der zu echten Pflanzenparasiten gewordenen Gruppen, welche man meist als Phytophthires oder Sternorrhyncha zusammenzufassen pflegt: der Psylliden, Aleurodiden, Aphididen und Cocciden. Sie alle sind in verschiedener

Richtung hochspezialisiert, zeigen aber dennoch in mancher Hinsicht noch ursprüngliche Verhältnisse.

Bei den Cocciden ist die Heteronomie der Flügel und die Reduktion des Geäders am weitesten vorgeschritten, dafür aber scheinen die Fühler noch viel ursprünglicher, als bei den Auchenorrhynchen. Ist nun dieser Zustand der Fühler wirklich primär oder beruht er auf Atavismus?

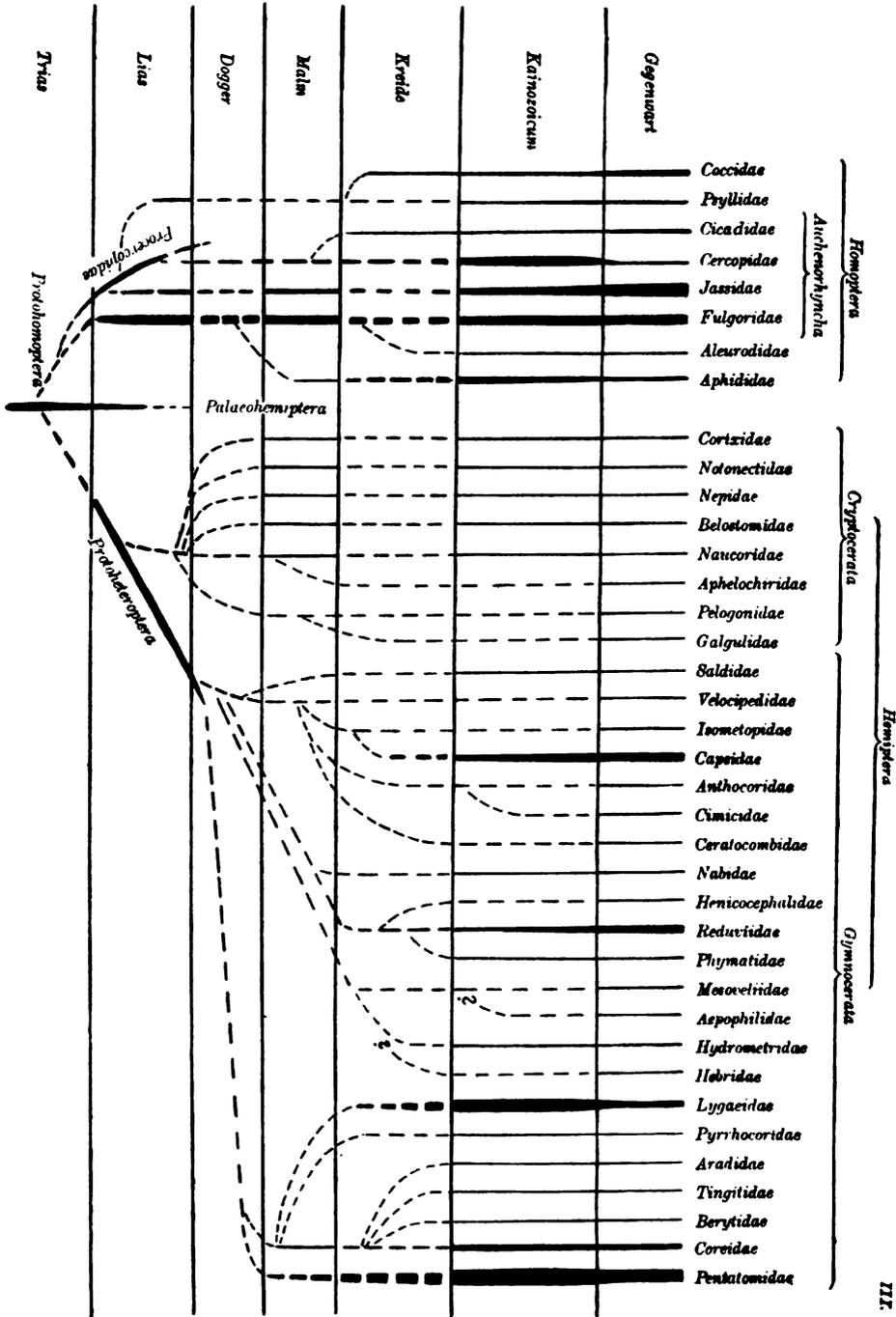
Bei den Aleurodiden ist die Homonomie der Flügel am besten ausgeprägt, stärker fast, als bei den Auchenorrhynchen; das Geäder aber ist schon sehr weit reduziert. Ist nun diese Homonomie eine primäre oder auch nur eine atavistische?

Bei Aphididen und Psylliden finden wir eine etwas grössere Differenz zwischen Vorder- und Hinterflügeln, dafür aber namentlich bei der 2. Gruppe noch ein im Vergleiche zu jenem der Cocciden und Aleurodiden ursprüngliches Geäder. In bezug auf die übrigen anatomischen und morphologischen Verhältnisse scheinen die Aphididen, die noch keine Darmschlinge besitzen, von den vier Gruppen die ursprünglichste zu sein. Fossil finden wir sie bereits im Malm. Man könnte demnach die Aphididen von Fulgoriden ableiten, unter der Annahme einer Rückbildung des Sprungvermögens. Wollte man eine solche Rückbildung nicht zugeben, so müsste man bis auf die Palaeohemiptera zurückgehen, was mir aber nicht angezeigt erscheint.

Wegen ihrer vollkommenen Darmschlinge dürften die Psylliden nicht von Fulgoriden, sondern von bereits höher entwickelten Tieren abzuleiten sein, die schon eine solche Schlinge besaßen, also vielleicht von den Procercopiden, und, dass sie schon im Lias vertreten sind, würde dem nicht widersprechen. Die Psyllidenfühler sind dann entweder atavistisch ursprünglicher als jene der Cercopiden und Jassiden, oder es hat sich die Fühlerform dieser zwei letztgenannten Gruppen parallel weiter entwickelt und die Psylliden haben den ursprünglichen Typus beibehalten. Ich glaube eher letzteren Fall annehmen zu können und bin der Meinung, dass auch die Borstenfühler, welche bei Fulgoriden vorkommen, unabhängig von jenen der anderen genannten Gruppen entstanden sind.

Die Cocciden haben gleichfalls eine Darmschlinge, dürften daher nicht von Fulgoriden, sondern von derselben Reihe abzuleiten sein, welcher die Psylliden entstammen. Der Verlust des Sprungvermögens wäre nicht schwer zu erklären, schwieriger dagegen die homonom vielgliedrigen Fühler. Wenn wir hier keinen Atavismus annehmen wollten, so müssten wir unbedingt mit der Ableitung zu den ältesten Formen hinabsteigen, mindestens zu den Palaeohemipteren. Dem widerspricht aber die sonstige, eminent hohe Spezialisierung der Cocciden und vor allem die Darmschlinge. Diese letztere müsste dann polyphyletisch bei Formen verschiedenen Ursprunges aufgetreten sein, und ich glaube, dass es doch logischer ist, die übrigens nur bei den männlichen Individuen so stark vermehrte Flügelgliederzahl als sekundär zu erklären. Es ist leicht möglich, dass die Cocciden aus denselben Stammformen hervorgingen, wie die Psylliden, und dadurch wären die Fühler auch leichter zu erklären. Von Aleurodiden, die ein auf vier Stigmenpaare, also viel weiter als bei ursprünglichen Cocciden reduziertes Tracheensystem haben, kann man die Cocciden ebensowenig ableiten als von Aphididen, denn auch die Aleurodiden haben (nach einer Abbildung von Bemis 1904 zu schliessen) keine Darmschlinge.

Die Aleurodiden sind im Gegensatz zu den Cocciden in beiden Geschlechtern geflügelt und unterscheiden sich von den Aphididen durch den



Mangel des Polymorphismus und der komplizierten wechselnden Generationen. Wenn sie auch in diesen Beziehungen ursprünglicher geblieben sind, so übertreffen sie andererseits wieder die beiden genannten Gruppen durch die deut-

licher ausgeprägte fast vollkommene Metamorphose. (Bei Cocciden, Aphididen und selbst bei Psylliden kommt sie auch vor, ist aber nicht so allgemein und weit entwickelt.)

Aus diesen Tatsachen scheint mir hervorzugehen, dass die Aleurodiden weder von Cocciden noch Psylliden noch Aphididen noch von den mit Darm-schlinge ausgerüsteten Auchenorrhynchen, sondern nur parallel mit Aphididen aus fulgoridenähnlichen Ahnen abzuleiten sind.

Es ergibt sich somit, dass die Gruppe der Phytophthires oder Sternorrhyncha nicht monophyletisch und daher unnatürlich und aufzulassen ist, weshalb ich vorschlage, jede der vier bisher in dieser Gruppe untergebrachten Familien als eigene Unterordnung der Homoptera an die Auchenorrhyncha anzureihen, und zwar Psylloidea, Coccoidea, Aleurodoidea, Aphidoidea.

Kurz zusammengefasst würde sich die Evolution der Hemipteroidenreihe etwa in folgender Weise vollzogen haben: Aus amphibiotischen karnivoren Palaeodictyopteren gingen zu Ende des Karbon die Protohemiptera hervor, welche vielleicht selbst noch amphibiotisch und jedenfalls räuberisch waren. Aus diesen im Perm die offenbar schon landbewohnenden aber wahrscheinlich noch räuberischen Palaeohemipteren; aus diesen jedenfalls während der Trias noch ursprünglich gestaltete landbewohnende karnivore Hemipteren (Protoheteroptera) einerseits und fulgoridenähnliche phytophage landbewohnende Homopteren (Protohomoptera) andererseits. Von ersteren begab sich im Lias ein Teil in das Wasser und führte zur Entstehung der Cryptocerata, welche die karnivore Lebensweise beibehielten. Auch jene Hemipteren, welche die terrestrische Lebensweise beibehielten, blieben im Mesozoikum noch vorwiegend karnivor, so wie es die tieferstehenden Gruppen noch heute sind, wurden aber später (Kreide) zum grossen Teile phytophag. — Aus den ältesten Fulgoriden oder aus Protohomopteren aber bildeten sich schon in der Trias höher spezialisierte Typen heraus (wohl die Procercopiden), aus welchen vermutlich die Jassiden und später die Cercopiden hervorgingen, und ausserdem die Psylloiden, aus diesen vermutlich während der Kreide die Cocciden. Aus cercopidenähnlichen Tieren dürften schon im Malm oder bald nachher Singcicaden hervorgegangen sein, aus Fulgoriden direkt im Laufe des Jura die Aphidoiden und in der Kreide vermutlich die Aleurodoiden. Man vergleiche Tabelle XII und Stamm-
baum III.

Hiermit hätten wir die heterometabolen Insekten erledigt und in sieben selbständige, nur auf Palaeodictyopteren zurückführbare Reihen verteilt, und es bleibt noch das Heer der **holometabolen Insekten** zu besprechen, welche naturgemäss aus heterometabolen Formen abzuleiten sein werden. Man hat es wohl versucht, die Holometabolie als monophyletisch zu betrachten, aber schon Brauer, Haeckel u. a. haben darauf hingewiesen, dass sie in verschiedenen Entwicklungsreihen selbständig entstanden sein dürfte. Für die letztere Ansicht spricht nämlich die Tatsache, dass sich in mehreren holometabolen Gruppen noch relativ ursprüngliche Formen finden, die sich nicht voneinander und, wie wir sehen werden, nicht einmal von einer gemeinsamen schon holometabolen Stammform ableiten lassen. Dass sich Holometabolie polyphyletisch entwickeln konnte, sehen wir übrigens schon an den Thysanopteren, Aleurodiden, Aphididen,

Psylliden und Cocciden, deren Metamorphose sich der „vollkommenen“ bereits nähert.

Von allen Holometabolen sind es die von mir als **Neuropteroidea** bezeichneten Gruppen **Megaloptera** (= Sialidae), **Raphidioidea** und **Neuroptera** (s. str.), bei welchen sich die Flugorgane in der ursprünglichsten Form erhalten haben, denn wir finden hier noch Formen mit fast ganz homonomen Flügeln und fast ganz palaeodictyopterenähnlichem Geäder. Die Megaloptera sind ausschliesslich amphibiotisch und ihre Larven zeichnen sich durch die sehr ursprünglichen, nach Art der Beine mehrgliedrigen abdominalen Extremitätenkiemen aus, deren Entstehung aus den embryonalen Anlagen der Abdominalextremitäten durch Heymons nachgewiesen wurde. Diese Larven haben typische Thorakalbeine und normale kauende Mundteile, stehen auch sonst auf einer sehr ursprünglichen Stufe und unterscheiden sich von den tiefststehenden Heterometabolenlarven nur dadurch, dass die Flügelbildung in das Ruhestadium verlegt wurde. Die Imagines haben noch deutliche Reste von Cercis, homonome Beine mit fünfgliedrigen Tarsen, typisch kauende Mundteile, homonom vielgliedrige Fühler, ein wenig konzentriertes Nervensystem und eine sehr ursprüngliche Segmentierung. Die gleichartigen Flügelpaare haben sehr ähnliches Geäder, welches, wie erwähnt, lebhaft an jenes der Palaeodictyopteren erinnert, aber die Hinterflügel sind bereits durch einen erweiterten faltbaren Anteil ausgezeichnet. In der Ruhe werden die Flügel nach hinten flach oder mehr dachförmig über das Abdomen gelegt; Gabelzinken sind nicht auffallend entwickelt. Die Ovarien sind telotroph, die Malpighischen Gefässe auf acht oder sechs beschränkt.

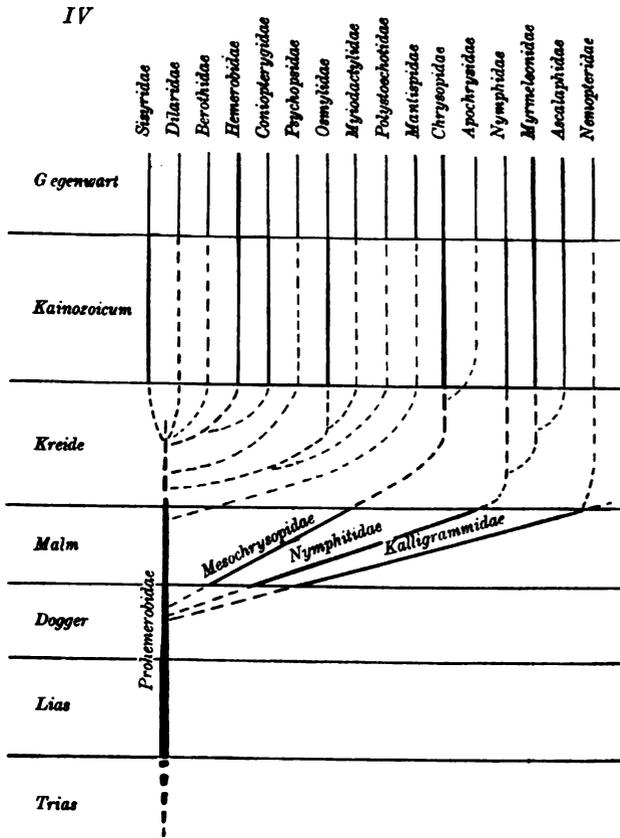
Die zweite der genannten Gruppen, die **Raphidioiden**, haben bei aller grossen Ähnlichkeit mit den Megalopteren doch wesentliche Unterschiede aufzuweisen, denn sie sind nicht mehr amphibiotisch; die Larven atmen durch normale Stigmen und haben keine Extremitätenkiemen mehr, aber noch typisch kauende Mundwerkzeuge. Cerci der Imago sind verschwunden, aber Styli kommen noch vor. Die Flügel sind homonom, in der Ruhe dachartig zurückgelegt; Gabelzinken sind in geringer Zahl entwickelt und das Analfeld der Hinterflügel ist nicht vergrössert. Die Ovarien sind polytroph. Sechs Malpighische Gefässe vorhanden.

Die dritte Gruppe endlich, die **Neuroptera** im engeren Sinne, sind in einigen tieferstehenden Formen noch amphibiotisch geblieben (Sisyra) und die Larven dieser Formen besitzen gleich jenen der Megalopteren ursprüngliche Kiemenextremitäten. Alle Larven der echten Neuropteren, die amphibiotischen sowohl wie die landbewohnenden, sind durch eine ganz charakteristische Modifikation der Mundteile, durch die sogenannten „Saugzangen“ ausgezeichnet, also in einer Richtung hoch spezialisiert. Die Imagines haben keine Cerci, jedoch typisch kauende Mundteile. Ihre Flügel sind entweder homonom, oder es tritt eine Reduktion des zweiten Paares ein, nie eine Vergrösserung des Analfeldes. Auch die ursprünglich homonom vielgliedrigen Fühler erleiden mancherlei Modifikationen. Die Ovarien sind polytroph und acht Malpighische Gefässe vorhanden.

Diese Daten genügen schon, um zu erkennen, dass jede der drei Gruppen in anderer Weise spezialisiert ist und dass sich daher nicht leicht eine von der anderen ableiten lässt. Von den Raphidioiden kann man nicht die Megalo-

pteren mit ihren ursprünglichen Larven und Cercis ableiten; von Megalopteren wieder nicht die Neuropteren und Raphidioiden mit ihren ursprünglich homonomen Flügeln und ursprünglichen polytrophen Ovarien, von Neuropteren mit den Saugzangenlarven und atrophierten Cercis weder die Megalopteren noch die Raphidien. Es bleibt also, eine nahe Verwandtschaft, die durch Thorax, Beine, Flügel und Mundteile angedeutet wird, vorausgesetzt, nichts anderes übrig, als nach gemeinsamen Stammformen zu suchen. Und solche Stammformen müssten megalopterenähnliche Larven mit Extremitätenkiemen und kauenden Mundteilen gehabt haben, ferner Cerci, mindestens acht Malpighische Gefäße, panoistische Ovarien, homonom vielgliedrige Fühler und homonome Flügel mit Palaeodictyoptereengeäder. Sie müssten sich also, vorausgesetzt, dass die Flügelstellung, die Fünfzahl der Tarsenglieder und die Holometabolie nicht in jeder der drei Gruppen selbständig entstanden ist, eigentlich von den Palaeodictyopteren nur durch diese drei Merkmale unterschieden haben und im Palaeozoikum, etwa im Perm gelebt haben, denn schon in der Trias finden wir Megaloptera und im Lias bereits höher entwickelte Neuroptera. Immerhin ist es jedoch auch möglich, dass sich alle drei Gruppen selbständig aus verschiedenen aber nahe verwandten echten Palaeodictyopteren entwickelten. Ich betrachte die drei Gruppen daher als selbständige Ordnungen, die ich in einer eigenen Unterklasse vereinige, und dies um so mehr, als eine Ableitung von irgend einer der anderen uns bekannten Insektentypen durch die vielen ursprünglichen Charaktere der Neuropteroiden vollkommen ausgeschlossen erscheint.

Im Gegensatz zu den zwei artenarmen Reliktgruppen Raphidioidea und Megaloptera, sind die **Neuroptera** vielfach differenziert und wenn auch heute schon im Rückgange, so doch noch eine ganz ansehnliche Gruppe. Ihr Höhepunkt dürfte im oberen Mesozoikum gelegen sein, wo uns eine Reihe prächtiger Riesenformen entgegentritt. Die ersten Neuropteren aber, denen wir in der Vorwelt begegnen, sind kleine Formen mit sehr ursprünglichem Geäder, welches am meisten an jenes der noch heute lebenden Dilariden, Sisyriden usw. erinnert, indem der Radius und dessen Sektor ganz normal gebaut und die folgenden Adern alle selbständig und gegen den Hinterrand gebogen sind. Diese Formen, die ich als Prohemerobiiden bezeichnete, hatten jedenfalls noch ihre normalen Stirn- und Seitenaugen (wie noch heute Dilar etc.) und vermutlich auch noch Larven mit Extremitätenkiemen (wie noch heute Sisyra). Aus ihnen leiten sich direkt jedenfalls einige uns schon aus dem Mesozoikum bekannte Formen ab, wie die Solenoptilidae, Nymphitidae, Kalligrammidae und Mesochrysopidae. Aber auch einige von den erst aus dem Tertiär oder gar nur aus der Gegenwart bekannten Formengruppen lassen sich wohl direkt auf die Prohemerobiiden zurückführen, so namentlich die noch mit Ocellen versehenen Dilariden, Osmyliden und Polystoechotiden, ferner die noch amphibiotischen Sisyriden, aus denen vielleicht die echten Hemerobiiden hervorgegangen sind, endlich die Berothiden (Berotha, Ithone) und die Psychopsiden, die wohl den jurassischen Kalligrammiden nahe stehen, aber doch nicht von den uns bis jetzt bekannten Formen dieser Gruppe abzuleiten sind. An die Nymphitiden dürften sich direkt die rezenten Nymphesiden (Nymphes) anschließen, an diese die hochspezialisierten Myrmeleoniden, an diese dann die Ascalaphiden. Aus den Mesochrysopiden sind zweifellos die Chrysopiden hervorgegangen, von denen sich die Apo-



sichten über die Verzweigung des Neuropterenstammes auszudrücken, habe ich den Stammbaum IV ausgeführt.

So fern die drei eben besprochenen Ordnungen, die ich in der Unterklasse Neuropteroidea zusammenfasse, den von vielen älteren und manchen jüngeren Autoren auch als „Neuroptera“ bezeichneten amphibiotischen heterometabolen Odonaten, Plectopteren und Perlarien stehen, so gering ist auch ihre Verwandtschaft mit Isopteren, Corrodentien und Embioiden und mit den noch heute sehr allgemein als „Neuropteren“ bezeichneten holometabolen **Panorpaten** und **Phryganoiden**. Dass diese beiden letztgenannten Ordnungen aber miteinander in engen Beziehungen stehen, zeigt uns sowohl der Bau ihrer Flügel als jener ihrer Beine mit den geteilten Hüften, ihrer Cerci, Gonopoden, Malpighischen Gefäße und Ovarien. Auch kann es kaum einem Zweifel unterliegen, welche von beiden Ordnungen die ursprünglichere ist, denn die **Panorpaten** besitzen nicht nur ursprünglichere Cerci, sondern auch noch homonome Flügel, ursprünglichere Mundteile und Larven. Letztere sind wie jene der meisten Holometabolen wohl ziemlich stark modifiziert, aber nicht so stark im Vergleiche zu jenen der Phryganoiden. Es sind polypode freilebende Raupen mit gut entwickelten kauenden Mundteilen und karnivore Landtiere, deren Speicheldrüsen zu Spinnorganen umgewandelt sind.

chrysiden ablösen. Die Coniopterygiden sind wohl nichts als reduzierte Hemerobiiden. Die Mantispiden dagegen leiten sich wahrscheinlich durch Vermittelung von Formen, die ein Geäder besaßen, wie es etwa der Gattung *Drepaniscus* zukommt, von Prohemerobiiden ab, möglicherweise aber auch von Polystoechotiden. Aus Osmyliden sind wohl durch Verlust der Ocellen die Myiodactyliden entstanden. Die hochspezialisierten Nemopteriden endlich erinnern in der Bildung des Cubitus der Vorderflügel lebhaft an die Kalligrammiden, bei denen ja auch schon eine Verkleinerung und Verschmälerung der Hinterflügel eintritt. Um diese meine An-

Dagegen haben die **Phryganoiden** die Homonomie der Flügel schon eingebüsst, die Mundteile mehr reduziert, ebenso den Darm. Die Larven sind Wasserbewohner, welche sich in der Regel ein Gehäuse spinnen und durch Kiemen atmen, die an verschiedenen Stellen des Körpers liegen und jedenfalls nicht so wie jene der Plectopteren und Megalopteren direkt aus Embryonalextremitäten hervorgehen. Es sind also wahrscheinlich sekundäre Wasserbewohner.

Fossil finden sich beide Gruppen bereits im Lias, waren aber damals einander entschieden noch ähnlicher als heute. In den älteren Schichten dominieren die Panorpaten (Orthophlebiidae), im Tertiär aber bereits die Phryganoiden, und heute sind die Panorpaten auf wenige Reliktformen beschränkt. Möglicherweise waren die ursprünglichsten Panorpaten noch Amphibiotica.

So leicht nach all diesen Momenten eine Ableitung der Phryganoiden von Panorpaten erscheint, so schwierig gestaltet sich die Ableitung der letzteren. Von der Neuropterenreihe, die vielleicht ihrer noch ursprünglichen Flügel und Mundteile wegen noch in Betracht kommen könnte — denn alle anderen Holometabolen sind, so wie die heterometabolen Orthopteroiden und Blattoiden und ihre Derivate, ferner so wie alle echten „saugenden“ Insekten und wie die Odonaten, Ephemeroiden und Perliden ausgeschlossen — erscheint eine Ableitung kaum durchführbar. Denn die Larven der echten Neuroptera sind viel mehr spezialisiert (Saugzangen etc.), die Megalopteren haben vergrößerte Hinterflügel und telotrophe Ovarien nebst ganz anders spezialisierten Endsegmenten; Raphidioiden kommen aus ähnlichen Gründen nicht in Betracht und haben überdies bereits die Cerci verloren. Wir müssen also wieder eine ausgestorbene Gruppe suchen, welche die Panorpaten mit den Palaeodictyopteren zu verbinden geeignet ist, und eine solche scheint mir in den **Megasecopteren** des Oberkarbon vorzuliegen, die in ihrem Körper- und Flügelbau offenkundige Anklänge an die Panorpaten erkennen lassen: Die beschränkte Zahl der Längsaderäste, die numerische Reduktion und regelmässigeren Anordnung der Queradern, die Verschmälerung der Flügelbasis usw.

Dass die Megasecoptera noch heterometabole Amphibiotica waren, ist nach den übermässig verlängerten Cercis kaum mehr zu bezweifeln, um so mehr, als sie durch ihre sehr ursprüngliche Segmentierung und durch die horizontal ausgebreiteten vollkommen homonomen Flügel noch lebhaft an Palaeodictyoptera erinnern, zu allem Überflusse aber auch noch in einigen Fällen persistierende Abdominalkiemen besitzen. Wir hätten somit in der Panorpatenreihe wieder eine selbständig entstandene Holometabolie vor uns, die jedenfalls in die Permzeit fällt.

Die nahen Beziehungen zwischen den **Lepidopteren** und den beiden eben besprochenen Gruppen wurden schon von vielen Autoren erörtert, und wer die Flügel tiefstehender Lepidopteren, wie es die Eriocephaliden und Micropterygiden sind, mit jenen der liassischen Panorpaten und Phryganoiden vergleicht, wird sofort zu der Überzeugung von einer engen Verwandtschaft kommen. Und diese Verwandtschaft tritt noch mehr hervor, wenn man beachtet, dass auch bei Lepidopteren die geteilten Hüften vorkommen, ebenso wie polytrophe Ovarien usw. Es tritt nun die Frage an uns heran, ob wir

die schuppenflügeligen Lepidopteren mit ihren polyptoden Larven, wie dies die meisten Autoren wollen, von den haarflügeligen Phryganoiden mit ihren hexapoden wasserbewohnenden Larven oder von deren Vorfahren, den Panorpaten, ableiten sollen, deren Larven noch ursprünglicher als jene der Lepidopteren und gleichfalls polyptod sind.

Ich glaube mich für die letztere Annahme entscheiden zu sollen, denn eine ursprüngliche Lepidopterenlarve, wie z. B. jene von *Eriocephala* lässt sich nicht leicht von einer Phryganoidenlarve, aber sehr leicht von einer Panorpatenlarve ableiten, von der sie sich eigentlich nur durch eine Verschmelzung der zwei präanaln Segmente unterscheidet. Auch ergibt ein Studium der Lepidopteren, dass die ursprünglichsten Formen noch homonome Flügel mit einem als Jugum bezeichneten Analläppchen besitzen, welches auch bei Panorpaten vorkommt, und weniger spezialisierte Mundwerkzeuge, als die Phryganoiden. Von einem ursprünglichen Panorpatentypus aber lässt sich die gesamte Organisation der Lepidopteren ganz zwanglos ableiten.

Die ältesten sicher nachweisbaren Lepidopteren fanden sich im mittleren Jura, aber diese können aus morphologischen Gründen nicht die ersten sein, die es wirklich gab, denn sie gehören einer, wenn auch noch tiefstehenden, doch immerhin durch die Reduktion der Hinterflügel schon in bestimmter Richtung spezialisierten Gruppe an und bilden einen aberranten Seitenzweig, aus dem wohl später die Limacodiden und vielleicht einige andere kleine Gruppen hervorgegangen sein können, nicht aber die grosse Menge der heute lebenden Formen. Wir kennen also die eigentliche Stammgruppe noch nicht, müssen jedoch annehmen, dass dieselbe noch entwickelte imaginale Mandibeln, normale Maxillen und Unterlippe mit fünf- resp. dreigliedrigen Tastern, also keinen Saugrüssel besass, ferner keinen gestielten Saugmagen, getrennte Hoden, eine einfache Genitalöffnung (♀), sechs Malpighische Gefässe, Ocellen, homonom vielgliedrige Fühler, beschuppte homonome Flügel, welche noch alle Längsadern normal entwickelt hatten, einen frei beweglichen Prothorax, eine freigliedrige Nymphe und panorpatenähnliche polyptode Larven. Solche Formen dürften schon im Lias gelebt haben und waren jedenfalls noch nicht auffallend von den daselbst vorkommenden Panorpaten und Phryganoiden verschieden, ja, es ist gar nicht ausgeschlossen, dass unter den als Phryganoiden gedeuteten Formen sogar einige solche Urlepidopteren sind.

Unter allen heute lebenden Lepidopterenformen entspricht den oben an ein Ur-Lepidopteron gestellten Anforderungen am meisten die kleine Reliktgruppe der *Eriocephaliden*, die durch einige wenige Arten in Europa, Nordamerika und Neuseeland vertreten ist. Die Larve der europäischen Form (*Er. Calthella*) lebt frei in feuchtem Moos und die Imago saugt keinen Honig, sondern nährt sich von dem Pollen verschiedener Frühlingsblumen (*Carex*, *Caltha*), wozu ihr die noch kauenden Mundteile mit den erhaltenen Mandibeln dienen. Frappant ist die Ähnlichkeit des Geäders dieser Formen mit jenem der *Orthophlebiiden* und die Ähnlichkeit der Larve mit jener der Panorpaten, denn diese Larven besitzen im Gegensatz zu jenen anderer Lepidopteren gut entwickelte Abdominalbeine auf Segment 1—8 und ausserdem mehrere Reihen von Fortsätzen auf dem Rücken. Bemerkenswert ist ferner, dass bei *Eriocephaliden* noch mehrere Queradern vorkommen, die bei anderen Lepidopteren bereits fehlen; dass die Thorakalsegmente noch sehr homonom sind, die Flügelschuppen

noch sehr unvollkommen, die Beine einfach und die Fühler homonom gegliedert, die Ocellen erhalten. Die Flügel besitzen ein Jugum, welches auch bei Panorpäten vorkommt, so dass eigentlich der einzige Fortschritt, den Panorpäten gegenüber, in einem etwas mehr konzentrierten Nervensysteme und in den Flügelschuppen besteht, denn die übrige Anatomie ist auf der tiefsten bei Lepidopteren vorkommenden Stufe geblieben.

Direkt aus Eriocephaliden dürfte die kleine Gruppe der Micropterygiden abzuleiten sein, welche meist nur noch im (freigliedrigen) Nymphenstadium deutliche Mandibeln aufweist, noch keinen Rüssel, aber im Larvenstadium bereits stark reduzierte Beine der Abdominalsegmente 1—8 zeigt, bei gleichzeitigem Schwunde der Thorakalbeine. Letztere Eigenschaften sind auf die in Pflanzen minierende Lebensweise zurückzuführen und gestatten uns nicht, von den Micropterygiden irgend eine Gruppe mit normalen Larven abzuleiten. Das Flügelgeäder der Micropterygiden, welche auch noch ein Jugum besitzen, ist fast auf derselben tiefen Stufe wie jenes der Eriocephaliden stehen geblieben, ebenso wie die inneren Organe.

Eine dritte Lepidopterenengruppe, die gleichfalls noch auf sehr tiefer Stufe steht und zu den Jugaten gehört, sind die Hepialiden. Bei ihnen finden sich ausser manchen anderen ursprünglichen Charakteren auch noch fast gleiche Vorder- und Hinterflügel mit intakt erhaltener Medialis. Die Mundteile sind reduziert und geben keinen Anhaltspunkt für die Annahme, dass sie je in der für Lepidopteren charakteristischen Weise zum Honigsaugen eingerichtet gewesen wären. Für ein hohes Alter dieser Gruppe spricht auch der Umstand, dass sie eine weltweite Verbreitung besitzt und in Australien und Neuseeland besonders stark und durch endemische Genera vertreten ist. Bei den Larven, welche zum Teil noch von den Wurzeln verschiedener Kryptogamen leben, sind die Abdominalbeine der Form nach gut erhalten, aber der Zahl nach etwas reduziert. Trotzdem die Hepialiden in bezug auf die Genitalien, den Darm und die Nerven sehr tief stehen, können wir sie infolge des Mangels der Ocellen, des höher spezialisierten Thorax und der Mundteile nicht als Vorfahren der Eriocephaliden oder irgend einer anderen tiefstehenden Gruppe betrachten, sondern sind gezwungen, sie von eriocephalidenähnlichen Vorfahren, welche sicher schon im unteren Jura vorhanden waren, abzuleiten. Ihr erstes Auftreten mag in den oberen Jura oder in die untere Kreide fallen, und die ersten Formen mögen noch unscheinbar gewesen sein im Vergleiche zu den heute in Australien lebenden Riesenformen.

Wie schon oben erwähnt, fand sich im Dogger und Malm eine Reihe von bereits höher spezialisierten Lepidopteren, die Palaeontiniden, welche unter den noch heute lebenden Formen den zwar relativ tiefstehenden, aber doch schon typisch frenaten, hauptsächlich australischen Limacodiden am nächsten stehen. Durch diesen Umstand und durch die stark ausgeprägte Heteronomie der Flügel werden wir veranlasst, auch die Palaeontiniden schon zu den frenaten Formen zu rechnen. Ist dies aber der Fall, so müssen wir annehmen, dass noch früher eine Gruppe von Ur-Frenaten existierte, welche noch tiefer stand und aus den jugaten Ur-Lepidopteren hervorgegangen war, denn die Palaeontiniden selbst sind bereits zu hoch spezialisiert, um von ihnen alle tiefstehenden Frenaten, wie z. B. viele Tineiden etc. ableiten zu können.

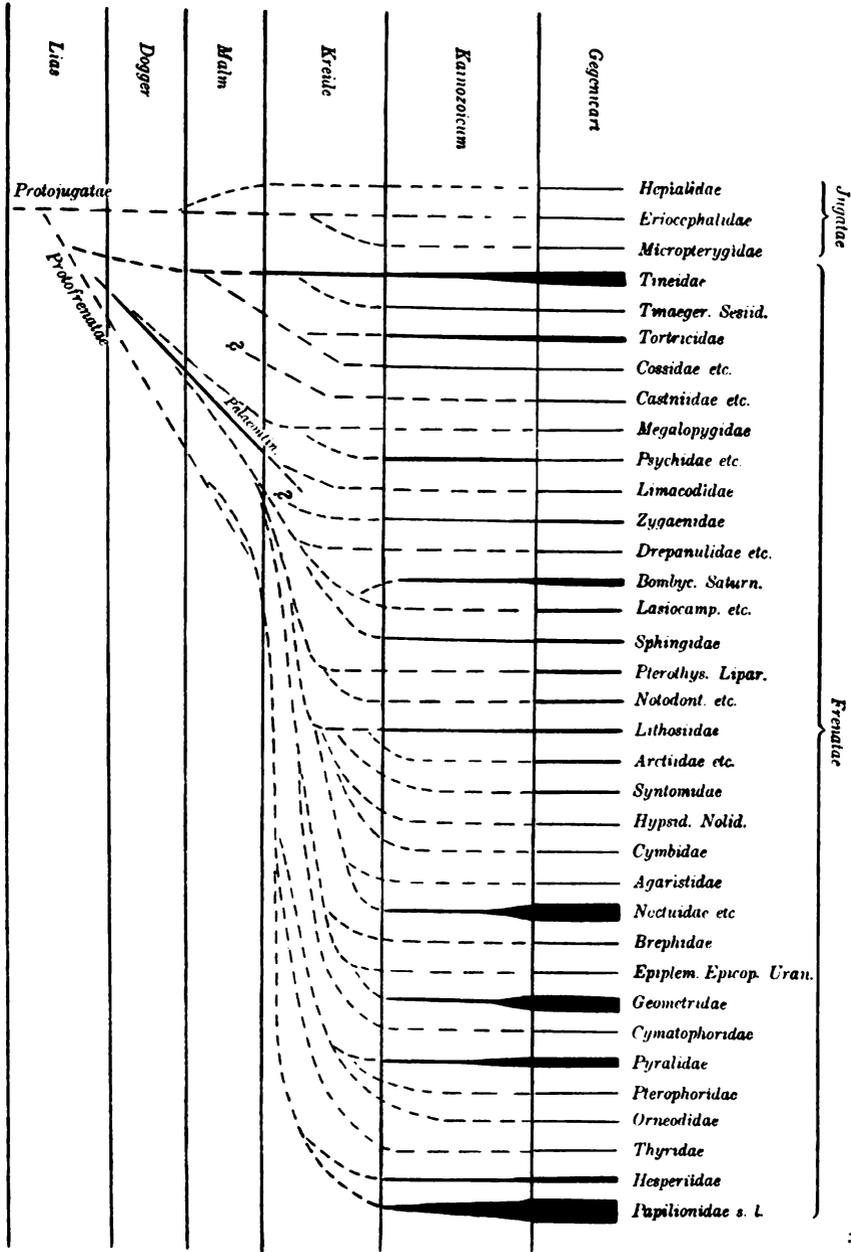
Wir wollen es nunmehr versuchen, die beiden hypothetischen Stammgruppen zu charakterisieren, um dann mit mehr Aussicht auf Erfolg an eine Gruppierung und Ableitung der zahlreichen Familien schreiten zu können.

I. **Ur-Lepidopteren:** Flügel homonom mit Jugum und orthophlebienähnlichem Geäder, beschuppt. Mandibeln kaufähig erhalten. Maxillen selbständig, mit zwei freien Laden, fünfgliedrigem Taster. Unterlippe mit dreigliedrigen Tastern. Sechs Malpighische Gefäße. Darm mit einfachem ungestielten Kropf. Hoden getrennt. Genitale des ♀ mit einem einfachen im achten Segmente liegenden Ausführungsgange. Drei Thorakale und mindestens fünf abdominale Ganglien getrennt. Prothorax frei beweglich; Meso- und Metathorax fast gleich, aber fest verbunden. Ocellen vorhanden. Fühler homonom vielgliedrig. Larven mit drei thorakalen und acht abdominalen Beinpaaren. Nymphen freigliedrig.

II. **Ur-Frenaten:** Flügel heteronom, beschuppt, mit in beiden Flügeln erhaltenem Stamme der Medialis. Zahl der Radialäste an den Hinterflügeln reduziert. Frenulum (Haftborste) vorhanden. Mandibeln in der Reduktion begriffen. Maxillen mit reduzierter Innenlade und verlängerter Aussenlade (Beginn eines kurzen Rüssels, vielleicht zum Auflecken von Baumsäften oder Wasser dienend), mit fünfgliedrigem Taster. Unterlippentaster dreigliedrig. Sechs Malpighische Gefäße. Darm mit einfachem ungestielten Kropf. Hoden getrennt. ♀ mit einer im achten Segmente gelegenen Genitalöffnung. Drei thorakale und fünf abdominale Ganglien getrennt. Prothorax frei beweglich. Ocellen vorhanden. Fühler homonom vielgliedrig. Larven mit drei thorakalen und vermutlich noch acht abdominalen Beinpaaren. Nymphen wenigstens teilweise freigliedrig. Weder von Hepialiden noch von Micropterygiden abzuleiten, sondern nur von den unmittelbaren Vorfahren der Eriocephaliden, also von Ur-Lepidopteren.

Von Ur-Lepidopteren sind direkt die Hepialiden und Eriocephaliden abzuleiten, von letzteren, wie erwähnt, die Micropterygiden. Die enorme Menge der übrigen Lepidopteren dagegen muss von den Ur-Frenaten abgezweigt werden und dürfte auf eine beschränkte Zahl von Reihen zurückzuführen sein. Es wird sich dabei zeigen, dass manche der höheren Spezialisierungen in mehreren dieser Reihen selbständig auftreten, so z. B. die Verschmelzung der Hoden, die Ausbildung einer sekundären zweiten Geschlechtsöffnung des ♀, die Atrophie des Stammes der Medialis, die Verlängerung des Rüssels, die aufrechten Eier und sogar die Reduktion des Frenulum.

Wenn sich auch in jüngerer Zeit eine Reihe hervorragender Autoren wie Packard, Karch, 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 Ländergebieten vorkommenden Formen heute noch kaum möglich, eine durchaus befriedigende Einteilung zu erzielen. Man ist auch sicher in der Errichtung neuer Familien im Vergleiche 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. Zur Erklärung meines Entwicklungsschemas (Stammbaum V.) muss ich noch bemerken, dass ich bestrebt war, die höher spezialisierten Formen von ursprünglicheren abzuleiten, so weit es ohne Zwang möglich war, und nur jene Reihen direkt auf die Ur-Frenaten zurückzuführen, welche sich nicht voneinander ableiten liessen. Eine solche Reihe bilden die noch vielfach sehr ursprüngliche Verhältnisse aufweisenden Tineiden, aus

denen sich unschwer die Tinaegeriiden und Sesiiden, aber auch die Tortriciden und Cossiden abzweigen liessen. Ein weiterer Ast der Ur-Frenaten mag sich relativ früh gespalten und so zur Entstehung eines zu den Megalopygiden und Psychiden, eines zweiten zu den Limacodiden (Palaeontinidae), und eines dritten Astes geführt haben, aus dem dann durch weitere Spaltung die Zygaeniden, Drepanuliden, Bombyciden, Saturniiden, Lasiocampiden und Sphingiden, ferner die Pterothysaniden, Lipariden und Notodontiden, endlich die Lithosiiden, Arctiiden, Syntomiden, Hypsiden, Noliden und Cymbiden, dann die Agaristiden und Noctuiden entstanden sein dürften. Ein tiefer entspringender Zweig dieses dritten Astes mag zu den Brepheiden, Epiplemiden, Epicopiden, Uraniden, Geometriden und Cymatophoriden führen.

Als Äste einer dritten aus Ur-Frenaten hervorgegangenen Reihe betrachte ich einerseits die Pyraliden mit den Pterophoriden und Orneodiden dann die Thyriden und endlich die Hesperiiiden und die Papilioniden im weiteren Sinne, also die echten „Rhopalocera“. Castniiden und Neocastniiden mögen eine vierte selbständige Reihe bilden.

Eine weitere grosse Insektengruppe mit vorwiegend „saugenden“ Mundteilen sind die **Dipteren**. Bei ihnen ist bekanntlich das 2. Flügelpaar stets auf einen kleinen Kolben reduziert, so dass die Heteronomie der Flügel den höchsten Grad erreicht hat. Infolgedessen ist der Thorax sehr stark konzentriert, der Prothorax klein und fest mit dem mächtig entwickelten Mesothorax, welcher die Flügel trägt, verbunden. Bei manchen tiefstehenden Dipterenformen sind die Ovarien noch heute panoistisch. Bei einzelnen Formen sind noch acht abdominale Ganglien getrennt. Cerci sind meistens noch vorhanden.

Dass die Dipteren von „kauenden“ Insekten abstammen, kann man aus ihren Mundteilen schliessen, welche bei ursprünglichen Dipterenformen noch alle normalen Elemente, wenn auch in merklicher Modifikation enthalten, sowie aus der Tatsache, dass unter den wohl durchwegs stark angepassten Larven noch Formen mit typisch kauenden Mundteilen zu finden sind. Die Larven der amphibiotischen Dipteregruppen haben keine normalen primären Kiemenextremitäten mehr, sondern durchwegs sekundäre Atmungsorgane verschiedener Art, weshalb es angezeigt scheint, bei der Ableitung der Dipteren an bereits terrestrische und — wegen der durchwegs stark ausgeprägten Holometabolie — wohl an holometabole, auch im Larvenstadium landbewohnende Insekten zu denken.

Unter diesen letzteren kommen die Neuropteren (s. str.) und die Raphidiiden schon wegen ihrer hochspezialisierten Larven und verschwundenen Cerci nicht in Betracht, die (übrigens amphibiotischen) Megaloptera wegen ihrer telotrophen Ovarien, alle drei Gruppen ausserdem wegen der ganz verschiedenen Ausbildung der Flügel. Hymenoptera und Coleoptera können aus ähnlichen Gründen nicht den Ausgangspunkt für die Dipteren gebildet haben, und wir kommen daher wieder auf die Panorpatenreihe. Von den Gliedern dieser letzteren kommen aber die in bestimmter Richtung spezialisierten

acercen Lepidopteren mit ihren polytrophen Ovarien, reduzierten Ganglien und ganz anders entwickelten Mundteilen ebensowenig in Betracht, als die Phryganoiden mit ihren reduzierten Mundteilen.

Aber auch bei den modernen Panorpaten sind die Ganglien bereits stärker konzentriert, als bei manchen Dipteren und die Ovarien polytroph, woraus mir zu folgen scheint, dass die Dipteren nur von noch ursprünglicher organisierten Vorfahren der Panorpaten abstammen können, die noch panoistische Ovarien und vollkommen getrennte Ganglien besaßen. Nachdem nun sowohl Dipteren als Panorpaten im Lias bereits in grösserer Formenzahl und einigermaßen spezialisierten Typen vorliegen, dürfte die Trennung schon in der Trias erfolgt sein.

Das Vorkommen thorakaler und abdominaler Beinrudimente bei Dipterenlarven spricht auch für eine Ableitung von polypoden Larven, wie etwa jenen der Panorpaten, und wenn wirklich (wie behauptet wird) bei Dipteren keine geteilten Hüften vorkommen, so könnte man daraus vielleicht den Schluss ziehen, dass die Urpanorpaten, aus denen die Dipteren hervorgingen, auch noch einfache Hüften besaßen, und dass sich Lepidopteren und Phryganoiden erst später ablösten, als die Panorpaten bereits die Teilung der Hüften erworben hatten.

Als „ursprüngliche“ Dipteren werden wir zweifellos die Nematoceren mit eucephalen Larven betrachten müssen, also die Mycetophiliden, Pachyneuriden, Bibioniden, Chironomiden, Culiciden, Blepharoceriden, Simuliiden, Psychodiden, Ptychopteriden, Rhyphiden und Dixiden. Von diesen haben die Larven der Mycetophiliden und Bibioniden (jedenfalls auch der Pachyneuriden) in bezug auf das Tracheensystem die ursprünglichsten Verhältnisse beibehalten, denn sie sind peripneustisch geblieben, während die übrigen (als Erd-, Schlamm-Mulm- oder sekundäre Wasserbewohner) amphi- oder metapneustisch geworden sind und zum Teil auch Tracheenkiemen erworben haben. Wenn nun unter den nicht mehr peripneustischen Formen auch solche vorkommen, welche, wie z. B. die Ptychopteriden, einen ursprünglicheren mit der bekannten Quersutur versehenen Thorax und vielleicht auch ein ursprüngliches Geäder haben, oder selbst noch Beinrudimente der Larve, so folgt daraus nicht, dass sie die Ur-Dipteren sind, auch nicht, dass die peripneustischen Formen von ihnen abstammen, sondern nur, dass sie selbst nicht von peripneustischen Mycetophiliden oder Bibioniden abstammen können, welche in bezug auf Thorax und Flügel weiter vorgeschritten sind, sondern von noch ursprünglicheren Formen. Mit anderen Worten: die peripneustischen Eucephalen und die amphi- oder metapneustischen stammen von gemeinsamen uns vorläufig noch unbekanntem Vorfahren ab, welche eucephale peripneustische Larven, aber einen Thorax mit Quersutur und ein noch sehr ursprüngliches panorpatenähnliches Geäder besaßen.

Übrigens gibt es noch heute unter den Mycetophiliden (Sciarinen) Formen, welche die von manchen Autoren unter den Nomoceren nur den Tipuliden und Ptychopteriden zugeschriebene Quersutur des Mesonotum besitzen, die ja wohl zweifellos ein von Panorpaten ererbtes Merkmal ist und mit der fortschreitenden Spezialisierung des Thorax oft verschwindet. Ein solcher Schwund kann sich aber selbstverständlich in mehreren Reihen parallel vollziehen, ebenso wie eine Reduktion der Analadern. Zweifellos vollzog sich auch die

Reduktion des Sector radii, der ursprünglich jedenfalls in zwei gegabelte Äste zerfiel und demnach vier Zweige bildete, parallel in mehreren Reihen. Desgleichen kann die Reduktion des Larvenkopfes leicht polyphyletisch entstanden sein, so dass die nicht eucephalen Gruppen der Nemoceren, also die Cecidomyiden und Tipuliden (+ Linnobiden) nicht von derselben Stammform abgeleitet zu werden brauchen.

Nachdem wir nun annähernd ein Bild der ursprünglichsten Dipteren gewonnen haben, wollen wir sehen, inwieferne sich dieses mit den Ergebnissen der Palaeontologie deckt.

Wir finden im Oberlias eine Anzahl Dipteren, welche wohl schon deutliche Anklänge an heute lebende Gruppen aufweisen, aber dennoch stets etwas noch Ursprünglicheres an sich haben. So erinnert eine Form, auf die ich die Familie *Protorhyphidae* errichtete, an die Rhyphiden, speziell an *Lobogaster* und verwandte Formen, hat aber noch einen geteilten zweiten Ast des Sector radii. Eine andere Art erinnert wieder an *Bibioniden* (*Plecia*), hat aber einen ursprünglicheren Sector radii mit zwei langen Ästen; ich nenne sie *Protoplecia*. Einige Arten, die ich *Eoptychopteridae* nannte, erinnern lebhaft an die Gattung *Ptychoptera*. Sie haben einen gegabelten zweiten Ast des Sector und bei einer derselben sah ich deutlich zwei Analadern. Die Mehrzahl der Liasdipteren aber gehört zu den *Architipuliden* und erinnert sehr an *Tipuliden*, hat durchwegs zwei Analadern und einen noch ursprünglichen Sector mit gegabeltem Vorderaste. Es gehören also alle bisher gefundenen Liasdipteren ebenso wie die im Dogger gefundene *Psychodide* und wie fast alle Malm-Dipteren zu den *Nematoceren* im Sinne Brauers, und wir werden kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, dass damals, so wie die *Protorhyphiden*, *Bibioniden* und *Eoptychopteriden* auch noch die Vorfahren der *Tipuliden*, also die *Architipuliden* eucephale Larven besaßen.

Es wird also jedenfalls schon in der Trias oder im unteren Lias zu einer Differenzierung der Ur-Dipteren gekommen sein, in der Weise, dass sich mehrere Typen herausbildeten, von denen die einen auch als Larven Landbewohner und peripneustisch blieben und die unmittelbaren Vorfahren der *Bibioniden*, *Mycetophiliden* und *Pachyneuriden* wurden, während die anderen durch Anpassung an das Leben im Schlamm, im Wasser etc. ihre Atmungsorgane modifizierten.

Von der nunmehr gewonnenen Basis aus wollen wir uns nun der Besprechung und Ableitung der einzelnen Dipteregruppen zuwenden.

Bekanntlich haben die alten Autoren nach der Fühlerform zwei Hauptgruppen der Dipteren unterschieden: die *Nemocera* und *Brachycera*, aber Brauer hat in seinen klassischen Arbeiten den Nachweis erbracht, dass eine solche Scheidung besser durch eine auf ontogenetischer Grundlage aufgebaute in *Orthorrhapha* und *Cyclorrhapha* zu ersetzen sei, von denen erstere dann in *Nematocera* und *Brachycera* zerfallen sollen. Beide Unterabteilungen bestehen aus einer Reihe von Familien, die ihrerseits wieder nach ontogenetischen und morphologischen Momenten in grössere Gruppen vereinigt werden können. So unterschied er unter den *Nematoceren* die *Eucephala*, *Oligoneura* (*Cecidomyidae*) und *Polyneura* (*Tipulidae*).

Brauers System hat fast allgemeine Anerkennung gefunden und wurde durch lange Zeit eigentlich nur von Osten-Sacken in ernster Weise bekämpft.

Erst in jüngster Zeit ist Lameere mit einem neuen Dipterensystem hervorgetreten, welches in vielen Punkten von jenem Brauers abweicht, aber auch den Ideen Osten Sackens nicht ganz entspricht, obwohl es wieder zu den Hauptgruppen Nemocera und Brachycera zurückgreift. Lameeres Nemocera sind aber nicht identisch mit Brauers Nematocera, denn letztere enthalten auch die Simuliden, Blepharoceriden, Orphnephiliden, Rhyphiden und Bibioniden, welche Lameere zu den Brachyceren rechnet. Das kommt daher, weil Lameere den Charakter der Nemoceren nicht in den langen ursprünglichen Fühlern, sondern in den ursprünglichen, in beiden Geschlechtern getrennten Augen, und den Charakter der Brachycera nicht in den kurzen spezialisierten Fühlern, sondern in den wenigstens im männlichen Geschlechte vergrößerten, also höher spezialisierten Augen sucht.

Abgesehen davon, dass er in diesem Falle für seine neuen Gruppen neue passendere Namen hätte wählen sollen, um der misslichen Tatsache auszuweichen, dass manche seiner „brachyceren“ Formen viel mehr nemocer sind, als manche seiner „nemoceren“, erscheint mir Lameeres Einteilung auch aus dem Grunde unlogisch, weil sie auf ein, wie wir sehen werden, keineswegs durchgreifendes und polyphyletisch in den verschiedensten Insektengruppen auftauchendes Merkmal, wie die Vergrößerung der Augen, viel zu grosses Gewicht legt. Die von Lameere zu den Brachyceren gerechneten Blepharoceriden und Rhyphiden (z. B. Lobogaster!) haben viel längere und ursprünglichere Fühler als z. B. seine nemoceren Chironomiden (Ceratopogon etc). Nach den Augen aber müsste ein Teil der Blepharoceriden zu den Brachyceren gestellt werden, ein anderer Teil aber (Liponeura) zu den Nemoceren. Ceratopogon fasciatus müsste nach seinen Augen entschieden zu den Brachyceren gestellt werden und nicht zu den Nemoceren, wie es Lameere will, dessen System übrigens auch durch die Zerreißung der Eucephalen und sogar der peripneustischen Eucephalen (Mycetophilidae—Bibionidae) in zwei verschiedene Hauptgruppen zu einem unannehmbaren wird, und sich höchst unvorteilhaft von der durchaus natürlichen Gruppierung Brauers unterscheidet.

Wie schon oben erwähnt, sind jedenfalls die peripneustischen eucephalen Nemoceren: Mycetophilidae, Bibionidae und Pachyneuridae direkte Abkömmlinge der Ur-Dipteren. In der zuletzt genannten Familie finden sich noch Formen mit sehr ursprünglichem Geäder, mit einem gespaltenen Sector, dessen vorderer Ast abermals geteilt ist, und mit ursprünglichen vielgliedrigen Antennen. Es dürften demnach diese Formen, deren Larven leider noch nicht bekannt sind, zu den tiefststehenden Dipteren gehören, während sich Mycetophiliden und Bibioniden in zwei verschiedenen Richtungen differenziert haben. Zu den Mycetophiliden rechne ich auch die Sciarinen, bei denen sehr ursprüngliche Ovarien und eine Mesothoraxfurche erhalten sind. Von Mycetophiliden lassen sich vollkommen zwanglos die Cecidomyiden ableiten, die wohl noch peripneustische, aber nicht mehr eucephale Larven besitzen. Sie dürften sich erst in der Kreidezeit abgespalten haben, als schon höhere Pflanzen existierten. Die Sciarinen nach dem Vorschlage Lameeres von Mycetophiliden abzutrennen und mit den Cecidomyiden zu vereinigen, dazu kann ich mich schon wegen der Verschiedenheit der Larven nicht entschliessen, und glaube, dass Brauers Auffassung, wonach die Cecidomyiden als aberranter Seitenzweig mit dem Namen Oligoneura von den Eucephalen abzutrennen seien, der Lameereschen

Betrachtungsweise vorzuziehen ist. Nebenbei sei hier noch bemerkt, dass bei Sciarinen die grossen zusammenstossenden Augen vorkommen, die Lameere als Charakteristikon der Brachyceren betrachtet, und dass gerade in der Gruppe der Mycetophiliden noch ein von Panorpaten ererbtes Spinnvermögen verbreitet ist, welches die meisten anderen Dipteren wieder verloren haben.

Dass die Bibioniden mit den typisch nemoceren (Spodius!) Pachyneuriden näher verwandt sind, als mit Mycetophiliden, scheint mir nicht zweifelhaft. Sie sind peripneustische Landbewohner geblieben, während die von Lameere mit den Bibioniden in sehr nahe Beziehung gebrachten Rhyphiden amphipneustisch geworden sind und daher nicht die Vorläufer der Bibioniden sein können. Manche Rhyphiden, wie z. B. Lobogaster sind typische Nemocera und haben ein noch ursprünglicheres Geäder als die Bibioniden, so dass man nur beide Gruppen auf gemeinsame Ahnen, d. i. auf Ur-Dipteren zurückführen kann, und zwar die Rhyphiden durch Vermittelung der Protorhyphiden, bei denen der hintere Ast des Sector gegabelt ist, während bei den Pachyneuriden im Gegenteil der vordere eine Gabelung behalten hat. Diese Tatsache führte mich auf die Idee, den Ur-Dipteren einen gegabelten Vorder- und Hinterast zuzuschreiben.

Betreffs der Ableitung der Simuliiden, welche Lameere direkt mit Bibioniden vereinigt, muss ich auch wieder anderer Ansicht sein, wie der verehrte belgische Forscher, denn die Simuliiden haben einen ursprünglicheren Kopf als die Bibioniden, sind übrigens nicht alle holophthalm und zeigen auch in der Bildung der Analadern und des Cubitus Momente, welche gegen eine Ableitung von Bibioniden sprechen. Nachdem sie ihrer Larven und sonstiger Spezialisierungen wegen andererseits wieder nicht die Vorläufer der Bibioniden sein können und nachdem eine beiden gemeinsame Stammgruppe nur in den Ur-Dipteren gesucht werden könnte, muss ich für eine Trennung eintreten. Ebenso wenig wie die Simuliiden können aber auch die Blepharoceriden mit Bibioniden vereinigt oder von ihnen abgeleitet werden, denn sie haben noch in vielen Punkten ursprünglichere Verhältnisse bewahrt, wenn auch die Larven auf einer höheren Stufe stehen, als jene der Bibioniden: Die Quersutur des Mesonotum ist gut erhalten, der Stamm des Radius nicht verkürzt und die Fühler sind ausgesprochen nemocer, die Augen bei Liponeura und ?Paltostoma noch weit getrennt. Wir können infolgedessen bei einer Ableitung der Blepharoceriden absolut nicht an Bibioniden, sondern höchstens an Vorfahren der Ptychopteriden denken, aber vermutlich an Formen, welche noch tiefer standen als die Eoptychopteriden.

Was nun die von Lameere gleichfalls mit den Bibioniden vereinigte kleine Gruppe der Orphnephiliden anbelangt, so kann ich mangels aller Kenntnisse über ihre Metamorphose und Anatomie nur so viel sagen, dass sie in bezug auf das Geäder und auf die Fühler als hochspezialisiert zu bezeichnen ist und vielleicht gar nicht zu den Nematoceren, sondern zu den Brachyceren im Sinne Brauers gehört. Möglicherweise ist sie aber doch von Rhyphiden abzuleiten. Auf jeden Fall erscheint mir eine Vereinigung mit Blepharoceriden und mit Bibioniden sehr voreilig.

Dass die Ptychopteriden mit ihren spezialisierten Larven trotz des relativ ursprünglichen Geäders nicht Vorfahren der rezenten peripneustischen Gruppen sein können, wurde schon erwähnt, ebenso wie die Unmöglichkeit

ihrer Ableitung von diesen. Nachdem man sie natürlich auch von keiner der anderen nicht mehr peripneustischen Eucephalen ableiten kann, bleibt nichts übrig, als durch Vermittelung der Eoptychopteriden auf die Ur-Dipteren zurückzugehen.

Dixiden und Psychodiden einerseits sowie Culiciden und Chironomiden andererseits scheinen seit langer Zeit getrennte und erst nahe an der gemeinsamen Wurzel aller Eucephalen mit den Ptychopteriden zusammenlaufende Reihen zu sein, und insofern hätte Lameeres Gruppe „Culicidae“, welche sie alle vereinigt, eine gewisse Berechtigung, müsste aber auch noch die Blepharoceriden und vielleicht sogar die Rhyphiden aus den Lameerschen Brachyceren aufnehmen, um „natürlich“ zu sein; mit anderen Worten, sie müsste die von Brauer als amphi- und metapneustische Eucephala bezeichneten Gruppen umfassen. Von diesen Gruppen haben die Dixiden eine ursprünglichere Larve als die Ptychopteriden. Die Psychodiden haben bei Beibehaltung einiger ursprünglichen Charaktere ein sehr hoch spezialisiertes Geäder, aber ihre Larven sind weniger spezialisiert als jene der Ptychopteriden, und daraus folgt, dass man sie nicht von Ptychopteriden ableiten kann, sondern nur von deren Vorfahren. Die Culiciden können nicht von Dixiden abgeleitet werden, denn ihre Flügel sind in mancher Beziehung (z. B. Analadern) ursprünglicher. Nachdem sie der Larven wegen nicht von Ptychopteriden abzuleiten sind, muss man auch hier wieder auf die tieferstehenden Vorfahren zurückgreifen. Die Chironomiden haben wohl in bezug auf den Bau des Radius und der Medialis ein viel höher spezialisiertes Geäder als die Culiciden, aber die ursprünglichen Analadern und die Cubitalis sind erhalten. Ihre Larven scheinen in manchen Punkten noch ursprünglicher zu sein als jene der rezenten Culiciden, und man wird daher bei der zweifellos nahen Verwandtschaft der beiden Gruppen gut tun, die Chironomiden nahe der Basis der Culiciden entspringen zu lassen.

Es bleiben demnach von den Brauerschen Nematoceren noch die *Polynura* = *Tipulidae* übrig, bei deren Larven, analog mit jenen der Cecidomyiden, der Kopf bereits eine weitgehende Reduktion erfahren hat. Dass die Tipuliden daher trotz ihrer vielen ursprünglichen Charaktere, zu denen das Vorkommen eines vierästigen Sector und der Mesothorakalsutur gehören, nicht als Ausgangspunkt für eine der eucephalen Gruppen dienen können, scheint mir ebenso sicher, als dass sie von keiner derselben abgeleitet werden können. Es bleibt somit wieder kein anderer Ausweg, als sie durch Vermittelung der vielleicht noch eucephal gewesenen Architipuliden von den Ur-Dipteren abzuleiten.

Wir können uns nunmehr der zweiten grossen Gruppe Brauers, den brachyceren Orthorrhaphen zuwenden, bei denen wir fast ausnahmslos eine mehr oder weniger weitgehende Heteronomie der Fühlerglieder und allerlei andere Spezialisierungen des Kopfes wahrnehmen. Die Augen sind sehr verschieden, bei vielen Formen im männlichen Geschlechte (sicher manchmal primär!) nicht oder nicht wesentlich vergrössert. Die Flügel zeigen ein mehr oder minder spezialisiertes Geäder, und bei den tieferen Formen besitzt der Sector radii einen einfachen vorderen und einen gegabelten hinteren Ast. Die Larven sind nie mehr eucephal, der Mehrzahl nach amphi-, seltener metapneustisch und, soweit bekannt, nur bei einer Gruppe (*Stratiomyidae*) peripneustisch. Gerade diese Gruppe besitzt aber ein höher spezialisiertes Geäder,

und die Nymphe bleibt in der Larvenhaut, was sicher eine sekundäre Erscheinung ist. Ocellen sind meist erhalten, ebenso bei allen tieferstehenden Formen die Querfurche des Mesonotum.

Vorausgesetzt, dass die brachyceren Orthorrhaphen eine monophyletische Gruppe bilden, werden wir wohl bei ihrer Ableitung an Formen mit gut erhaltener Mesonotalfurche, mit normal gebautem Radius, mit peripneustischen Larven und homonom vielgliedrigen Fühlern denken müssen, und unter den vielen Familien der Gruppe jene als die ursprünglichsten bezeichnen, welche diesem Urtypus noch am nächsten kommen. Von den uns bekannten Nematoceren könnten der Larven wegen nur die Mycetophiliden, Bibioniden und vermutlich Pachyneuriden in Betracht kommen, aber diese haben entweder einen stärker reduzierten Radius oder einen gegabelten ersten und einfachen zweiten Ast des Sector. Wenn ich nun auch auf dieses Merkmal kein allzu grosses Gewicht legen möchte, denn es kommt ja oft vor, dass ein Aderast sich sekundär gabelt, so spricht doch in diesem Falle die enorme Konstanz, mit der die oben erwähnte typische Verzweigung des Sector hier auftritt, dafür, dass diese Bildung ererbt und daher phylogenetisch wichtig ist.

Wir finden einen ähnlichen Radius unter den Nematoceren bei Ptychopteriden, die aber wegen ihrer spezialisierten amphipneustischen Larven nicht in Betracht kommen. Wir finden ihn aber auch bei den Protorhyphiden und Eoptychopteriden des Lias, die ja möglicherweise noch peripneustische Larven besaßen. Es wird auch kaum zu vermeiden sein, den Anschluss an alte ausgestorbene Gruppen zu suchen, die etwa im Lias lebten, denn es finden sich im oberen Jura schon höher spezialisierte Brachyceren: die Nemestriniden.

Lameere hat es versucht, die Xylophagiden als Stammgruppe der Brachyceren hinzustellen und von ihnen einerseits die Stratiomyiden, andererseits die Leptiden, von diesen wieder einerseits die Nemestriniden, andererseits aber die Tabaniden abzuleiten, welche wieder als Wurzel der Acroceriden gelten sollen. Gegen eine solche Auffassung habe ich aber verschiedene Einwände, denn, wenn auch die Xylophagiden in bezug auf die Fühler und Flügel ursprünglicher sind als die typischen Stratiomyiden, so haben sie andererseits wieder höher spezialisierte amphipneustische Larven. Man kann also infolgedessen keine dieser Familien von der anderen ableiten, sondern nur beide von gemeinsamen Stammformen, denn, dass die beiden Familien einander ungemein nahe stehen, ist nicht zu bezweifeln. Finden sich doch im Geäder alle Zwischenformen, und manche Genera, die ontogenetisch zu den Stratiomyiden gehören (*Subula*), stehen in bezug auf die Flügel den Xylophagiden näher. Nun gibt es ein amerikanisches Genus *Rhachicerus* Hal., welches dem Geäder nach zu den Xylophagiden zu stellen wäre, aber noch homonom vielgliedrige Fühler besitzt. Und im Bernsteine wurden zwei weitere ähnliche Gattungen, *Chrysothemis* und *Electra* Löw, entdeckt, welche noch um eine Stufe tiefer stehen, so dass man sie eigentlich zu den Nematoceren stellen müsste. Leider ist von der Ontogenie dieser Formen noch nichts bekannt, aber es ist sehr wahrscheinlich, dass sie auch in dieser Beziehung einen Übergang von den brachyceren Orthorrhaphen zu den eucephalen peripneustischen Vorfahren der Nematoceren bilden und noch eine freie Nymphe besitzen. Ich schlage vor, die drei genannten Genera zu einer Familie *Rhachiceridae* zu vereinigen, von der einerseits die Stratiomyiden und andererseits die

Xylophagiden abzuleiten wären. Ob die Coenomyiden, wie ich es für wahrscheinlich halte, von Xylophagiden oder auch von diesen Stammformen abzuleiten sind, muss erst festgestellt werden.

Eine sehr interessante Familie sind die Acanthomeriden, die uns deutlich zeigen, wie aus dem homonom gegliederten Fühler der Rhachiceriden und tiefstehenden Xylophagiden die heteronom gegliederte Form mit der typischen Endborste entstehen kann, denn es gibt in dieser artenarmen Gruppe noch Formen mit xylophagidenähnlichen Fühlern, wie *Acanthomera vittata* Wd. neben solchen, bei denen nur einige Glieder der Fühlerbasis normal erhalten sind, während sich die übrigen bereits zu einer Endborste umwandeln: *Megalomyia seticornis* Wd. Die Flügel der Acanthomeriden gleichen jenen der Xylophagiden und eine Ableitung der ersteren Familie von der Wurzel der letzteren dürfte keinen Schwierigkeiten begegnen.

Unschwer dürften sich auch aus xylophagidenähnlichen Vorfahren die Leptiden ableiten lassen, die eine weit höhere Spezialisierung der Fühler erzielt haben, indem nur die drei Basalglieder gross und normal ausgebildet, die folgenden aber zu einer dünnen Borste geworden sind. Die Larven der Leptiden sind amphipneustisch oder (Atherix) als sekundäre Wasserbewohner mit fadenförmigen lateralen Kiemen versehen, die jedenfalls nicht mit Extremitäten zu homologisieren sind, weil ausser ihnen auch paarige ventrale Bein-stummel zu sehen sind. Die Fühler allein können kein Grund sein, die Leptiden etwa von Acanthomeriden abzuleiten, denn diese letzteren zeigen einen bereits höher spezialisierten Kopf. Aus dem Umstande, dass sich ähnliche Fühlerformen auch bei echten Stratiomyiden finden, ergibt sich wohl deren polyphyletische Entstehung.

Auch die Tabaniden haben noch das Xylophagidengeäder erhalten und können ihrer Fühler wegen nicht von Leptiden, ihrer Larven und Nymphen wegen nicht von Stratiomyiden abgeleitet werden, sondern nur von tiefstehenden Acanthomeriden oder, und dies erscheint mir noch wahrscheinlicher, direkt von xylophagidenähnlichen Vorfahren. Beachtenswert sind hier die Genera *Coenura* Big. und *Pelecorhynchus* Macqu., die in Chile und Australien leben, noch ganz homonom gegliederte xylophagidenähnliche Fühler haben und Ocellen, sowie einen normalen Rüssel. Homonom gegliederte Fühler und Ocellen haben auch die Pangoninen, deren Rüssel oft bedeutende Länge erreicht. Darum halte ich die Coenurinen für die Stammgruppe, aus der sich einerseits die floricolen Pangoninen und andererseits die zum Teil blut-saugenden Tabaninen abgezweigt haben.

Die Nemestriniden bilden eine in bezug auf ihr Geäder in einer ganz bestimmten Richtung hochspezialisierte Gruppe, in welcher die Tendenz zu einer sekundären Vermehrung der Adern und zur Bildung von Queradern herrscht, die bei den höchstentwickelten Formen wie *Nemestrina*, *Megistorhynchus* den Höhepunkt erreicht und zu einem gegitterten Flügel führt. Bei solchen Formen findet sich auch ein enorm verlängerter Rüssel, der nur von jenem weniger Lepidopteren übertroffen wird und die vier- bis fünffache Körperlänge erreicht. Die Fühler der Nemestriniden sind schon ähnlich entwickelt wie jene der Leptiden, können also kaum von den noch höheren Tabaninen abgeleitet werden, aber eventuell von den oben erwähnten Coenurinen, oder vielleicht von solchen der Acanthomeriden, oder direkt von xylophagiden-

ähnlichen Formen. Jene Nemestriniden, welche noch das ursprünglichste Geäder erhalten haben, z. B. *Colax*, *Hirmoneura*, *Trichophthalma*, haben fast immer einen kurzen oder noch mässig entwickelten Rüssel. Sie sind über die Welt verbreitet, aber in Australien und Chile besonders formenreich, und zu ihnen gehört auch die im oberen Jura Bayerns gefundene fossile Form. Daraus folgt nun, dass die kurzrüsseligen Nemestriniden mit einfachem Geäder die älteren sind und dass die Ähnlichkeit zwischen den Rüsseln der Nemestriniden und Pangoninen auf Konvergenz beruht.

Warum man aber die Nemestriniden, wie es Lameere will, just von Leptiden, die in der Fühlerbildung schon weiter vorgeschritten und auch sonst gerade minder ähnlich sind, ableiten soll, sehe ich nicht ein, und finde einen Anschluss an coenurinenähnliche Vorfahren natürlicher.

In bezug auf den Fühlerbau zeigen die Acroceriden einen Parallelismus mit den Acanthomeriden, denn es gibt auch unter ihnen Formen mit einer ausgesprochenen Borste und solche, bei denen die Glieder bis zum Ende dick bleiben, aber verschmelzen. Diese Formen sind dem Geäder nach die tieferstehenden (z. B. *Arrhynchus* Phil.). Man wird daher kaum die dicken Acroceridenfühler von borstenförmigen ableiten können, aber auch nicht von den gewöhnlichen Tabaninenfühlern, sondern nur von ursprünglicheren Formen, wie wir sie bei den tiefer stehenden Tabaniden, den Coenurinen und Pangoninen, ferner bei Acanthomeriden und Xylophagiden finden. Nach meiner Ansicht besteht daher gar kein zwingender Grund, gerade an eine Abstammung der Acroceriden von Tabaniden zu denken.

Kurz zusammengefasst, hätte sich die Evolution der bisher erwähnten von Brauer als *Homoeodactyla* bezeichneten Brachyceren etwa in folgender Weise vollzogen: Aus nemoceren peripneustischen Vorfahren, deren Reste wir vermutlich in den Rhachiceriden vor uns haben, und die ein ähnliches Geäder besaßen wie die heutigen Xylophagiden, entwickelten sich einerseits die Stratiomyiden, andererseits die typischen Xylophagiden. Nahe an der Wurzel der letzteren bereits amphipneustischen Formen trat eine Teilung in mehrere Reihen ein, die zu den Leptiden, Acanthomeriden, Tabaniden, Nemestriniden und Acroceriden führte. Nachdem die Abspaltung dieser gemeinsamen Stammform von den Vorfahren der peripneustischen Eucephalen offenbar schon im Lias oder Dogger erfolgte, dürften schon im oberen Jura alle genannten Familien vertreten gewesen sein, aber offenbar nur in ihren tieferstehenden Elementen, welche noch kurze Rüssel besaßen. Die langrüsseligen Pangoninen, Nemestriniden und Acroceriden sind gewiss ebenso wie die blutsaugenden Tabaninenformen erst während oder nach der Kreidezeit entstanden.

Wir können demnach die *Homoeodactyla* Brauers als natürliche Gruppe betrachten und uns zu den *Heterodactylen* wenden, deren ursprüngliches Flügelgeäder noch vollkommen jenem der tieferstehenden Formen aus der ersteren Gruppe, also etwa der Xylophagiden gleicht. Ein solches Geäder treffen wir bei allen *Thereviden* fast ohne Abänderung, und der Mesothorax dieser Tiere besitzt noch eine Quernaht. Die Fühler mit ihren verschmolzenen dicken Geißelgliedern sind offenbar nur von homonom gegliederten abzuleiten und die Stigmen der amphipneustischen Larven liegen vor dem letzten Segmente, mit anderen Worten im elften Leibes-, resp. achten Abdominalsegmente; es ist also das neunte Abdominalsegment noch gut

erhalten, während es bei vielen anderen Familien, so auch bei den Homoeodactylen meist rückgebildet, beziehungsweise mit dem achten verschmolzen ist. Aus diesen Gründen geht es nicht an, die Thereviden von einer der bereits spezialisierten Gruppen der Homoeodactylen abzuleiten, sondern wieder nur von sehr tiefstehenden Formen an der Basis etwa der Xylophagidenreihe. Dort mögen sich die ersten Formen mit reduziertem Empodium und mit Macrochaeten entwickelt haben, Formen, deren Nachkommen uns in der heute bereits artenarmen weitverbreiteten Gruppe der Thereviden erhalten sind.

Das Geäder unterlag in dieser Entwicklungsreihe analogen Modifikationen wie in der vorigen, und so entstanden offenbar durch eine Reduktion die Scenopiniden, bei denen auch die Macrochaeten wieder schwanden. Parallel mit jenem der Nemestriniden kam das Geäder der Apio ceriden, die sonst noch den Thereviden sehr nahe stehen und die Macrochaeten beibehielten, zustande.

Von hohem phylogenetischen Interesse ist die Familie der Bombyliiden, bei welcher die Pulvillen meistens schon ganz reduziert sind, denn sie enthält noch Formen mit ursprünglichem therevidenähnlichem Geäder und zugleich wohl erhaltenen starken Macrochaeten, z. B. *Toxophora*; daneben kommen schon Genera mit reduzierten Macrochaeten, aber noch ursprünglichem Geäder vor, wie z. B. *Usia* und *Phthiria*, und erst bei den ganz hochstehenden Formen, wie etwa *Bombylius* u. a., sind die Macrochaeten verschwunden und das Geäder in analoger Weise spezialisiert, wie bei den Nemestriniden. Ein schöner Fall von Konvergenz. Aber auch die Ausbildung und Verlängerung des Rüssels in Anpassung an den Blumenbesuch hat sich bei Pango ninen, Nemestriniden, Acroceriden und Bombyliiden selbständig ausgebildet — ein zweiter ebenso schöner Fall von Konvergenz. Endlich ist noch hervorzuheben, dass jene Bombyliiden, welche noch ursprüngliches Geäder und Macrochaeten haben, also z. B. die tiefstehenden *Toxophora* noch keine Borstenfühler haben, während bei den höheren Formen schon typische Borstenfühler vorkommen, ganz ähnlich wie bei den höheren Gruppen der Homoeodactylen — ein dritter Fall von Konvergenz. Wenn wir nun diese Verhältnisse näher ins Auge fassen und in erster Linie an die oben erwähnten ursprünglichen Bombyliidengenera denken, so wird eine Ableitung von therevidenähnlichen Vorfahren nicht gezwungen erscheinen.

Ähnlich wie bei Bombyliiden finden wir auch bei den Asiliden, wenn auch seltener, Formen mit reduzierten Macrochaeten. Das Geäder ist in dieser Familie ursprünglich geblieben und die Fühler sind entweder keulenartig oder mehr weniger borstenartig ausgebildet; Umstände, die uns verbieten, die Asiliden von den reduzierten Scenopiniden oder von den spezialisierten Bombyliiden oder von den Apio ceriden mit ihrem modifizierten Geäder abzuleiten und die uns wieder auf die Thereviden verweisen.

Bei den Midasiden sind die Fühler keulenförmig verlängert, und das Geäder gleicht jenem der Apio ceriden. Obwohl die Taster fehlen, erscheint der Rüssel doch etwas ursprünglicher als jener der Asiliden. Auch fehlen bereits die Ocellen. Trotzdem also in vieler Beziehung eine höhere Entwicklungsstufe vorliegt, als jene, auf welcher heute die Asiliden stehen, möchte ich nicht ohne weiteres an eine Ableitung von diesen denken und die Vorfahren lieber unter den noch tieferstehenden Apio ceriden oder gleich unter den Thereviden suchen.

Es bilden also auch die *Heterodactyla* Brauers eine natürliche monophyletische Gruppe, und wir haben von dessen brachyceren Orthorrhaphen nur noch die zwei Familien Empidae und Dolichopodidae zu besprechen, welche er als „Orthogenya“ zusammenfasst.

Bei der zuerst genannten Familie kommt noch (*Empis*, *Hilara*) ein ursprünglicher Radius mit gegabeltem zweiten Aste des Sector vor, aber der Cubitus ist immer sehr stark verkürzt. Die Macrochaeten sind vorhanden, der Rüssel ist verschieden lang, Pulvillen entwickelt, Empodium verschwunden. Die Fühler gleichen manchmal mehr jenen von *Thereva*, haben aber in anderen Fällen eine ausgesprochene Borste. Die Larven haben ein reduziertes neuntes Abdominalsegment, daher die Stigmen auf dem letzten erhaltenen Ringe (dem achten abdominalen).

Die Dolichopodidae haben im Prinzip ähnliche Larven, Macrochaeten, Borstenfühler, aber ein viel weiter und in anderer Richtung spezialisiertes Geäder, und es wird kaum möglich sein, eine der Familien von der anderen abzuleiten, wie dies schon *Lameere* richtig hervorhebt. Aber vermutlich stammen beide doch von gemeinsamen Vorfahren, die zweifellos schon Macrochaeten besaßen und heterodactyl waren. Bemerkenswert erscheint mir, dass unter den Heterodactylen eine Tendenz zu einer Verkürzung des Cubitus besteht (*Scenopinus*). Ob man nun bei einer Ableitung der Orthogenya gerade auf die Thereviden zurückgreifen muss, wie *Lameere* meint, oder ob nicht vielleicht doch die Asiliden in Betracht kommen könnten, unter denen es ja auch noch Formen mit ursprünglichen Köpfen gibt, bleibe vorläufig unentschieden.

Die von Brauer noch zu den Orthorrhaphen gerechneten Lonchopteriden sind nach *Meijere* cyclorrhaph. Ihr Geäder ist hoch spezialisiert, aber die Fühler sind durch die terminale Endborste noch relativ ursprünglich. Sie gehören wohl in die Gruppe *Aschiza* (*Becher*), können aber nicht als Ausgangspunkt für die anderen Familien dieser Gruppe gelten, sondern höchstens an der Basis der Reihe abgezweigt werden.

Eine zweite Gruppe der *Aschiza* sind die *Platypezidae*, deren Cubitus gleichfalls stark verkürzt ist. Auch sie haben eine terminale Fühlerborste, können aber wegen ihrer Flügel nicht als ursprüngliche Formen betrachtet werden.

Dagegen zeigen die *Pipunculidae* und *Syrphidae* in bezug auf den Cubitus ein noch mehr ursprüngliches Geäder, können daher nicht von den zwei oben genannten Familien abgeleitet werden, aber wegen ihrer seitenständigen Fühlerborste auch nicht Vorfahren derselben sein. Man kann also nur alle vier Familien auf eine gemeinsame Wurzel zurückführen, welche noch gut entwickelte Macrochaeten besaß.

Die *Phoridae* sind eine noch vollkommen rätselhafte Familie, denn es ist weder ihr Flügelgeäder noch ihr Kopf genügend untersucht und einwandfrei gedeutet. Ob sie nicht doch zu den Schizophoren gehören, erscheint mir noch unentschieden.

Bezüglich der Ableitung der vier oben genannten, zweifellos zu den *Aschizen* gehörigen Formen scheint mir *Lameeres* Ansicht insofern vollkommen begründet, als er die Dolichopoden und Empiden aus der Ahnenreihe ausschließt. Ob man aber an eine Ableitung von der gemeinsamen Wurzel

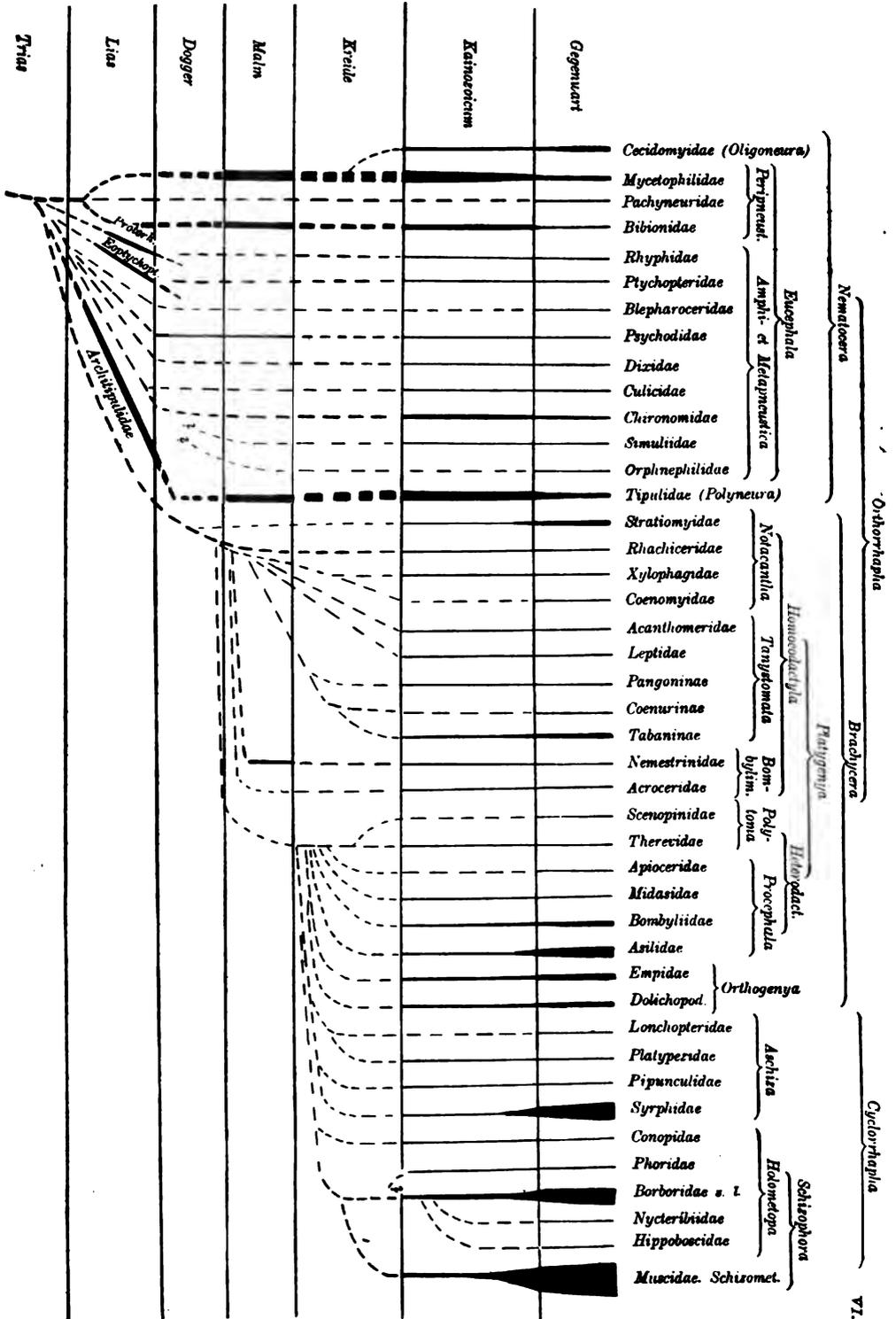
dieser zwei Familien denken darf, erscheint mir noch fraglich, denn es ist sehr gut möglich, dass man direkt auf die therevidenähnlichen Stammformen der Heterodactylen wird zurückgreifen müssen.

Die übrigen Cyclorrhaphen, die Schizophora, zerfallen nach Brauer wieder in zwei Reihen, die er als *Holometopa* und *Schizometopa* bezeichnet.

Unter ersteren finden wir zwei auffallend verschiedene Flügeltypen: *Conopidae* und *acalyptrate* Musciden, welche letztere ich als *Borboridae* s. l. bezeichne. Bei Conopiden ist der Cubitus normal erhalten, dagegen mündet der Vorderast der Medialis entweder in den Sector radii (Conops) oder nahe dessen Ende in den Flügelrand (*Myopa*), während bei den Borboriden der Cubitus stark zurückgedrängt ist und der Vorderast der Medialis bei den ursprünglicheren Formen parallel mit dem Sector radii zum Spitzenrande zieht oder bei höheren Formen sich dem letzteren nähert, aber stets ohne sich mit ihm zu verbinden. Es hat also wieder jede der beiden Familien für sich etwas Ursprüngliches und etwas Höheres, und wir werden daher kaum eine von der anderen ableiten können. Sollen sie überhaupt gemeinsame Herkunft haben, so müsste ihre Stammform den Cubitus der Conopiden und die Medialis der Borboriden gehabt haben, könnte also weder eine Pipunculide noch eine Platypezide oder Syrphide oder Lonchopteride, noch eine Phoride gewesen sein. *Myopa* steht dieser Stammform näher als Conops und hat normale Cyclorrhaphenfühler mit asymmetrischer Endborste und Macrochaeten. *Dalmannia* unter den Myopinen hat den Cubitus fast so stark reduziert, wie die Borboriden, aber eine Medialis, wie die anderen Myopinen, ein Zeichen, dass in der Gruppe eine Tendenz zur Reduktion des Cubitus herrscht. Die Fühlerbildung von Conops, die entschieden sekundärer Natur ist, wiederholt sich auch bei Syrphiden (*Ceria* etc.). Bei manchen Borboriden, wie z. B. *Calobata*, finden wir bei Beibehaltung der Reduktion des Cubitus eine Medialis, wie jene von *Myopa* unter den Conopiden, also wieder ein Zeichen der erwähnten Tendenz. Wie bei Conopiden, so besteht auch bei den Borboriden eine Tendenz zur Reduktion der Macrochaeten.

Wir werden also, alle oben erörterten Verhältnisse in Rechnung gezogen, die Stammform der Conopiden nur direkt von den Stammformen aller Schizophoren ableiten können.

Bei den Schizometopen (= Musciden) finden wir durchwegs die Reduktion des Cubitus und bei tiefstehenden Formen (wie z. B. *Gastrophilus*, *Anthomyidae*) eine ähnliche Medialis wie bei den tieferstehenden Borboriden, frei und direkt in den Spitzenrand ziehend. Bei höheren Formen dagegen finden wir eine Annäherung oder sogar Verbindung mit dem Sector radii, also eine mit jener der Borboriden ganz parallele Entwicklung. Die tieferstehenden Formen haben, so wie dort, Macrochaeten, so dass zwischen tieferstehenden Acalyptraten (= Borboriden) und Calyptraten (= Musciden) im Geäder und in bezug auf die Macrochaeten kein wesentlicher Unterschied besteht. Bei ersteren sind die Schüppchen kleiner, bei letzteren grösser, so wie sonst unter den Cyclorrhaphen. Die Augen der Musciden (Calyptraten) sind im männlichen Geschlechte, so wie jene der Syrphiden etc. und der meisten Brachyceren zusammenstossend, also jedenfalls (innerhalb dieser Gruppe) primär und wir werden daher die beiden Familien (*Muscidae* und *Borboridae*) von



einem gemeinsamen Stamme ableiten, der etwa das Geäder der tiefstehenden Formen beider Familien besass, also der Anthomviden und ursprünglichen

Borboriden. Diese Stammform mag dann gemeinsame Wurzel mit jener der Conopiden haben.

Gastrophilus kann wohl eher von anthomyidenähnlichen Vorfahren abstammen als von Borboriden, denn er hat gut ausgebildete Schüppchen. Die Trennung der Augen ist kein Kriterium, denn sie findet sich in manchen Gruppen der Musciden, namentlich bei den Oestriden. Wenn man also diese letzteren von Tachinarien ableiten will, so kann ohne weiteres auch Gastrophilus von grossäugigen Formen abstammen. Jedenfalls aber sind die „Oestriden“ nicht als monophyletische Gruppe zu betrachten, wie ja schon Brauer hervorhob, sondern als biologisch konvergente Zweige der Muscidenreihe. Ähnlich scheint es sich mit den „Pupiparen“ zu verhalten, welche auf keinen Fall einen höheren systematischen Rang beanspruchen können und nichts sind als biologisch konvergente Zweige der Borboriden (Acalypteren).

Es wird kaum möglich sein, die Cyclorrhaphen von einer der noch heute lebenden Familien der Heterodactyla oder Orthogenya abzuleiten, mit denen sie gewiss durch ihre Macrochaeten und andere Merkmale übereinstimmen, sondern nur von der gemeinsamen jedenfalls therevidenähnlichen Stammform derselben.

Zur Erläuterung dieser meiner Ansichten über die Evolution der Dipteren habe ich Tabelle XII und Stammbaum VI bestimmt. Der letztere wurde ganz unabhängig und ohne Rücksicht auf Brauers höhere Gruppen ausgeführt. Erst nach Fertigstellung wurden die von Brauer in höhere Gruppen vereinigten Familien durch Klammern verbunden, und es ergab sich dadurch eine glänzende Bestätigung des Brauerschen Systemes.

Wir wenden uns nun den **Coleopteren**, der formenreichsten aller rezenten Insektengruppen zu, welche in bezug auf ihre typisch kauenden, bei der Mehrzahl der Formen noch sehr wenig modifizierten Mundteile zweifellos auf einer relativ tiefen Stufe stehen, dagegen in ihrem Flügelbau eine relativ hohe Stufe einnehmen, denn die Heteronomie ist sehr scharf ausgeprägt, indem das erste Flügelpaar fast nicht mehr dem Fluge, sondern dem Schutze des zweiten Flügelpaares und des Abdomens dient. Mit diesem Funktionswechsel geht eine augenfällige morphologische Veränderung Hand in Hand, und die Vorderflügel machen auch äusserlich kaum mehr den Eindruck von Flügeln, sondern von festen Schildern, die meist eng aneinander und an die Seiten des Hinterleibes anschliessen und so zu einer Art Kapsel werden. In den extremsten Fällen verwachsen sie dann sogar in der Mittellinie mit ihren Hinterrändern und verlieren die Beweglichkeit. Bei allen ursprünglichen Coleopterenformen sind die Beine normale Schreitbeine mit fünfgliedrigen Tarsen, die Fühler homonom vielgliedrig, der Prothorax frei beweglich und abgeflacht. Die Ovarien sind bei einem Teile der Coleopteren polytroph, bei einem anderen telotroph, die Malpighischen Gefässe entweder in der Vier- oder Sechszahl erhalten. Die Holometabolie ist durchwegs scharf ausgeprägt und die Larven der tieferstehenden Formen haben durchwegs gut erhaltene Thorakalbeine, kauende Mundteile, Fühler und Cerci, welche letztere aber infolge einer Reduktion des elften und zehnten Segmentes scheinbar dem neunten angeheftet sind und nicht mehr in das Imaginalstadium übernommen werden.

Aus diesen wenigen Tatsachen lassen sich schon einige Anhaltspunkte für die Ableitung der Coleopteren gewinnen, und es zeigt sich bereits, dass ihre Wurzel unmöglich, wie von manchen Forschern angenommen wurde, bei den Neuropteren liegen kann, denn diese letzteren haben hochspezialisierte Larven ohne Cerci und mit Mundteilen, welche zum Saugen eingerichtet sind. Aber auch die Panorpaten kommen ihrer in gewisser Richtung spezialisierten Mundteile und Larven wegen nicht mehr in Betracht, haben übrigens selbst schon polytrophe Ovarien, aus denen sich die telotrophen kaum ableiten lassen, und einen Flügelbau, der unmöglich zu jenem der Coleopteren führen konnte. Phryganoidea, Lepidoptera und Diptera können als bereits viel höher spezialisiert unmöglich in Rechnung gezogen werden; auch an Hymenoptera oder Suctorien wird kaum jemand gedacht haben, und wenn in allerjüngster Zeit ein Forscher (Porta) auf die Idee kam, die Coleopteren gar von Strepsipteren abzuleiten, so bedarf ein solcher Versuch wohl keiner ersten Widerlegung. Es bleiben also von den holometabolen Insekten nur noch zwei Gruppen übrig, welche auch bereits von mehreren ersten Forschern in den Kreis der Betrachtungen gezogen wurden: die Megalopteren (Sialiden) und die Raphidioiden.

Die Larven der letzteren sind in manchen Punkten höher spezialisiert als jene tiefstehender Coleopteren und haben die Cerci bereits eingebüsst; die Imagines besitzen Flügel, die in einer ganz bestimmten Richtung spezialisiert sind, welche aber nicht zu den Coleopteren hinüberleiten kann; der Prothorax ist gleichfalls bereits stark modifiziert und die Ovarien sind polytroph, können also nicht als Ausgangspunkt für telotrophe dienen.

Bei Megalopteren dagegen sind wohl die Larven ursprünglich genug, um als Basis zur Ableitung der Coleopterenlarven dienen zu können, aber bei der Imago stossen wir in den telotrophen Ovarien auf ein kaum zu überwindendes Hindernis, denn man kann den polytrophen Typus der adephegen Coleopteren nicht von einem telotrophen, sondern nur von einem holoistischen (panoistischen) ableiten. Dazu kommt dann noch die differente Spezialisierung der Flügel und des Thorax der Megalopteren, so dass auch hier ein Anschluss unausführbar erscheint. Damit wäre aber entschieden, dass sich die Holometabolie der Coleopteren selbständig und unabhängig von jener der Neuropteroidea und der Panorpatenreihe entwickelt haben dürfte, denn diese beiden Reihen sind, wie wir gesehen haben, jedenfalls direkt aus heterometabolen Ahnen hervorgegangen.

Auf der Suche nach den heterometabolen Vorfahren der Coleopteren müssen wir von allem Anfange jene Gruppen ausschliessen, welche sekundär ungeflügelt sind wie die Mallophagen, Siphunculaten, Diploglossaten, ferner alle jene, bei denen die Mundteile hochspezialisiert sind, also die Hemipteroiden, Thysanopteren und Ephemeroïden. Von den übrigen Ordnungen kommen die Odonaten, Isopteren, Embioiden, Phasmoiden und Dermapteren als in ganz bestimmten Richtungen spezialisierte Typen nicht in Betracht, ebenso die Perlarien mit ihren eigenartigen Genitalien und Flugorganen oder die Mantoiden mit ihren Fangbeinen, oder endlich die modernen Orthopteren mit ihren hochentwickelten Beinen und Flügeln. Es bleibt demnach noch die Wahl zwischen Corrodentien, die bekanntlich von Kolbe als Ahnen der Käfer betrachtet wurden, Blattoiden (von denen sie Haeckel ableitet), oder zwischen den Vorfahren der Orthopteroiden und Blattoiden, die wir als Protorthopteren

und Protoblattoiden kennen gelernt haben, sofern wir nicht an eine direkte Ableitung von Palaeodictyopteren oder an uns unbekannt gebliebene Formen denken wollen.

Was nun die Corrodentien betrifft, so stellt sich uns wieder in den höher spezialisierten Mundteilen derselben ein Hindernis entgegen, zu dem sich noch weitere gesellen, wenn wir bedenken, dass die Larven dieser Insekten so wie die Imagines bereits die Cerci eingebüsst haben, dass ihr Nervensystem bereits weiter reduziert ist als jenes vieler Coleopteren, dass endlich ihre Ovarien polytroph und ihre Flügel in ganz anderer Richtung spezialisiert sind. Wenn es auch unter Prociden manchmal zur Bildung von Flügeldecken kommt, so kann eine solche Erscheinung nur auf Konvergenz beruhen und muss als phylogenetisch belanglos betrachtet werden.

Bevor wir nun unter den anderen oben genannten Gruppen eine engere Auswahl treffen, müssen wir uns darüber Klarheit verschaffen, ob die Coleopteren von amphibiotischen oder von bereits rein terricolen Tieren abzuleiten sind, denn es gibt bekanntlich noch heute unter den Coleopteren gar manche Art oder Gruppe, von der entweder nur die Larve oder auch die Imago im Wasser lebt. Ist nun diese Lebensweise primär oder sekundär?

Nach meiner Ansicht muss diese Frage bezüglich der Imagines unbedingt in dem zuletzt erwähnten Sinne beantwortet werden, denn diese besitzen ausnahmslos die für landbewohnende Coleopteren charakteristischen Atmungsorgane und müssen sich ihre Luft stets an der Oberfläche des Wassers holen. Dies ist aber auch bei einer Reihe der wasserbewohnenden Larven der Fall, und nur sehr wenige sind imstande, durch Kiemenanhänge zu atmen, wie z. B. *Gyrinus*, *Pelobius*, *Cnemidotus*. Jede dieser drei Formen hat andere und offenbar selbständig erworbene Kiemen; die letzte besitzt auf der Dorsalseite der Thorax- und Abdominalsegmente paarweise angeordnete borstenartige und gegliederte Anhänge, die schon ihrer Lage wegen und auch infolge des Umstandes, dass sie auch auf den beintragenden Segmenten nicht fehlen, unmöglich auf abdominale Extremitäten zurückgeführt werden können. Desgleichen sind die büschelförmigen Kiemen, welche sich an den Hüften und Brustringen der *Pelobius*larve finden, nicht von Extremitäten abzuleiten, und nur die lateralen Abdominalkiemen der *Gyrinus*larve könnten als Homologa von Beinen betrachtet werden. Aber auch für sie ist noch kein Beweis in dieser Richtung erbracht worden (was bekanntlich für die Kiemen der Ephemeriden und Sialiden bereits gelungen ist). Dass die *Gyrinus*kiemen in zehn Paaren auftreten, wovon zwei Paare auf ein Segment fallen, spricht nach meiner Ansicht ebenso gegen eine Homologisierung dieser Gebilde mit Extremitäten, wie ihr Auftreten bei einer der höchstspezialisierten und gewiss jungen Coleopteren-Gruppen. Wären diese *Gyrinus*kiemen ererbt und nicht neu erworben, so müsste man logischerweise darauf rechnen können, bei tieferstehenden Wasserkäfern, also bei Hydrophiliden oder gar bei den vermutlichen Vorfahren der Gyriniden, bei den Dytisciden noch solche Organe in ursprünglicherer Form zu finden. Dies ist aber nicht der Fall, und ich glaube, wir werden daher nicht fehlgehen, wenn wir die Wasserkäfer für sekundäre Amphibiotica erklären.

Sollte sich meine zuletzt ausgesprochene Ansicht nicht bestätigen, so müssten wir die Coleopteren entweder direkt oder durch Vermittelung einer noch amphibiotischen, aber auch wohl noch heterometabolen Gruppe von

Palaeodictyopteren ableiten; sollte sie sich aber, woran ich nicht zweifle, als richtig erweisen, so müssten wir wohl bei der Ableitung an eine der oben genannten bereits landbewohnenden heterometabolen Gruppen denken.

Wie schon früher erwähnt, sind die tiefstehenden Coleopterenformen alle pentamer, d. h. sie besitzen fünf Tarsenglieder, und bei jenen Formen, welche weniger Glieder besitzen, finden sich noch oft Rudimente des verschwundenen Gliedes. Wir werden daher annehmen können, dass auch die Vorfahren der Coleopteren bereits pentamer waren. Pentamer sind aber die Blattoiden und waren jedenfalls auch schon deren unmittelbare Vorfahren die Protoblattoidea (von denen ja auch die pentameren Mantoiden abstammen), während die Vorfahren der Orthopteroidea, die Protorthoptera vermutlich, als zwischen den oligomeren Palaeodictyopteren und den tetra- oder trimeren Orthopteren stehend weniger als fünf Tarsenglieder besaßen. Auch finde ich unter den Protorthopteren und ihren Nachkommen keine Form, welche auch nur entfernt an Coleopteren erinnern würde, während umgekehrt in der Blattoidenreihe wiederholt coleopteroide Typen zur Ausbildung gelangten, die uns beweisen, dass gerade in dieser Entwicklungsreihe eine ausgesprochene Tendenz zur Bildung solcher Formen steckt; ja, ich möchte fast sagen: die Blattoiden haben es wiederholt versucht, Coleopteren zu werden. Um meine Behauptung verständlich zu machen, verweise ich auf die rezenten Formen Eleuteroda, Corydia etc. Sie alle zeigen eine typische Flügeldeckenbildung, die zum Verschwinden einer deutlichen Aderung führt; sie zeigen aber auch eine doppelte Faltung der Hinterflügel.

Selbstverständlich fällt es mir nicht ein, die Coleopteren, die ja schon in den untersten Stufen des Mesozoikum reichlich vorhanden waren, etwa von einer dieser hochspezialisierten rezenten Blattoiden ableiten zu wollen, aber ähnliche Spezialisierungen kamen in der Blattoidenreihe sicher auch schon frühzeitig vor, und wir kennen sogar palaeozoische Protoblattoidea, deren Vorderflügel bereits lebhaft an jene der Coleopteren erinnern, z. B. *Eucaenus attenuatus* und *Adiphlebia Lacoana*.

Wenn wir uns nun vorstellen, dass die permische Eiszeit auf solche Formen, welche schon zu Coleopteren prädestiniert waren, einwirkte und den Impuls zur Erwerbung der Holometabolie gab, so werden wir wohl begreifen können, wie aus einer blattoidenähnlichen Form ein tiefstehender triassischer Käfer entstehen konnte.

Indirekt wird meine Ansicht gewiss auch durch die Tatsache bestätigt dass in keiner anderen Insektengruppe so viele Blattidenähnlichkeiten anzutreffen sind als gerade bei den Coleopteren: Es herrscht im allgemeinen der depresso Habitus vor; bei vielen alten Gruppen, wie z. B. Carabiden, Silphiden, Lampyriden etc., ja bei der überwiegenden Mehrzahl der Coleopteren finden wir noch den vergrößerten, oft geradezu scheibenförmigen Prothorax; wir finden auch sehr oft noch die grossen genäherten Hüften und täuschend blattoide Larven (z. B. *Silpha*, *Lyciden* etc.); das Eierlegen von *Hydrophilus* erinnert auch an primäre Zustände in der Blattaeformienreihe (*Mantis*); *Gonapophysen* sind bei Coleopteren nie hervorragend entwickelt usw.

Wir werden also nicht irren, wenn wir die Coleopteren aus tiefstehenden Formen der Blattaeformienreihe, also etwa aus einem Zweige der Protoblattoidea hervorgehen lassen, um so mehr als die Ableitung ihrer gesamten

Organisation von jener solcher Formen keinerlei Schwierigkeiten begegnen kann. Halten wir uns aber diese Abstammung vor Augen, dann wird es uns auch leichter sein, die Phylogenie der einzelnen Familien klarzustellen, als wenn wir nach dem Muster Lameeres u. a. an eine Abstammung von Sialiden, Neuropteren oder ähnlichen Formen denken, die ihre Vorderflügel infolge der holzbohrenden Lebensweise in Flügeldecken umgewandelt hätten. Flügeldecken sind keine Anpassung an einen a priori geschützten Aufenthalt, sondern im Gegenteil an einen freien Aufenthalt auf der Erdoberfläche.

Aus einer Reihe wertvoller Arbeiten von Leconte und Horn, Lameere, Kolbe, Ganglbauer, Sharp, Bordas und Escherich, in welchen die Morphologie und Phylogenie der Coleopteren von verschiedenen Gesichtspunkten aus beleuchtet wurde, ergab sich die nunmehr wohl feststehende Tatsache, dass die heute lebenden Coleopteren in zwei scharf getrennte Reihen zerfallen, in *Adephaga* und *Polyphaga*. Erstere haben polytrophe Ovarien, aus einem Schlauche bestehende, tubulöse Hoden und ein noch ursprüngliches Geäder mit gut erhaltener Medialis und Queradern, letztere dagegen telotrophe Ovarien, acinöse Hoden und ein sehr verschiedenartiges, aber meistens höher spezialisiertes Geäder mit freier oder in den Cubitus mündender (rücklaufende Ader) oder atrophierter Medialis. Ursprüngliche Larvenformen kommen noch in beiden Reihen vor, ebenso wie pentamere Tarsen, aber die Malpighischen Gefäße sind bei den Adephagen immer nur in der Vierzahl erhalten, während bei vielen Untergruppen der Polyphagen noch sechs vorhanden sind, was nach unserer Ansicht einen ursprünglicheren Zustand vorstellt.

Begreiflicherweise können wir infolge dieser Umstände und speziell wegen der beiden Typen von Ovarien, die nicht voneinander, sondern nur von dem holoistischen Typus abzuleiten sind, keine der zwei Hauptreihen von der anderen, sondern nur beide von einer gemeinsamen Stammgruppe ableiten, die jedenfalls noch holoistische Ovarien besass und ein Adephagengeäder, aber Polyphagenhoden. Und zu dieser Stammgruppe, die wir *Protocoleoptera* nennen wollen, gehören jedenfalls viele von den bisher in der Trias gefundenen Coleopterenresten, deren Einreihung in die modernen Gruppen uns nicht gelingen wollte. Es gehören in diese Gruppe aber sicher auch noch manche von den Coleopteren des Lias und Dogger, denn es ist anzunehmen, dass die Stammgruppe nicht sofort mit dem Auftreten der nächst höheren Gruppen erlosch.

Unter jenen Familien, welche zu den Adephagen gehören, können wir die hochspezialisierten Paussiden von Carabiden ableiten und die Gyriniden jedenfalls von tieferstehenden Dytisciden, welche letztere wohl zweifellos gemeinsame Wurzel mit Halipliden, Pelobiiden und Amphizoiden haben. Bei der letztgenannten Gruppe kommen noch so wie bei Carabiden ursprüngliche (blattoide) Larven vor und es dürfte vielleicht gelingen, den Anschluss der wasserbewohnenden Dytiscidenreihe durch die Amphizoiden an tiefstehende Carabiden durchzuführen, um so mehr, als jene Amphizoiden noch homonom gegliederte Fühler und normale Beine besitzen. Ein Anschluss der Cupediden und Rhysodiden an Carabiden dürfte dagegen nicht direkt durchführbar sein, sondern nur durch Vermittelung einer gemeinsamen Stammgruppe, *Protadephaga*, welche sich offenbar schon in der Trias von *Protocoleopteren* abzweigte und einfache tubulöse Hoden sowie polytrophe Ovarien erwarb.

Viel grösseren Schwierigkeiten begegnet eine rationelle Gruppierung der zahlreichen zu den Polyphagen gehörigen Familien, von denen viele in einer oder der anderen Richtung ursprünglich geblieben sind, während andere in jeder Beziehung hochspezialisiert erscheinen. Die ersteren zeigen sehr oft noch ursprüngliche normal pentamere Tarsen, homonome Fühlerglieder, einen ursprünglichen Thorax, ein ebensolches Abdomen, wenig konzentrierte Nerven, ursprüngliche Larven usw. Die Schwierigkeiten, welche sich uns bei der Gliederung dieser Reihe bezw. bei der Ableitung der einzelnen Familien entgegenstellen, liegen auch nicht so sehr in der Unterscheidung zwischen Ursprünglich und Spezialisiert, als in der Feststellung der Konvergenzen, denn wir wissen nicht a priori, in wie vielen Fällen z. B. eine Reduktion eines oder mehrerer Tarsenglieder oder eine Verdickung gewisser Fühlerglieder, eine Verwachsung von Segmenten, Abrundung der Seitenränder des Thorax, Reduktion gewisser Flügelrippen, ein Verlust von Larvenbeinen usw. selbständig aufgetreten ist. Wenn es den oben genannten Autoren auch gelungen ist, einige Familienreihen übereinstimmend in einer allen Zweifel ausschliessenden Weise festzustellen, so herrschen doch noch in bezug auf eine grosse Zahl von anderen Formengruppen verschiedene und sogar einander diametral gegenüberstehende Ansichten. Und wenn ich mir nun als Nichtcoleopterologe 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.

Eine solche bereits ziemlich allgemein als monophyletisch betrachtete Reihe sind die Staphyliniformia, welche sich durch ein in bestimmter Richtung spezialisiertes Geäder auszeichnen, in dem die sogenannte rücklaufende Ader, d. i. jedenfalls ein in den Cubitus einmündender Rest der Medialis, nicht so wie bei anderen Polyphagen entwickelt ist und, wenn überhaupt vorhanden, frei in den Rand mündet. Weitgehende Reduktionen der Medialis führen zwar in anderen Reihen der Polyphagen zu äusserlich ähnlichen Erscheinungen, die sich aber dennoch mühelos als Konvergenzen erkennen lassen.

Unter den Staphyliniformien finden wir sehr ursprüngliche blattoide Larvenformen noch bei den Silphiden, von denen auch viele Formen noch andere sehr ursprüngliche Merkmale aufzuweisen haben. Von ihnen lässt sich ohne besondere Mühe eine Reihe kleinerer spezialisierter Familien ableiten, wie die Scydmaenidae, Leptinidae, Clambidae, Aphaenocephalidae, Corylophidae, Trichopterygidae, Sphaeriidae, Hydroscaphidae, Scaphidiidae und ? Platypsyllidae. Von ursprünglicheren silphidenähnlichen Formen sind wohl auch die Staphylinidae mit ihrem jüngeren hochspezialisierten Seitenzweige Pselaphidae abgeleitet. Während nun alle diese Gruppen, soweit bekannt, nur vier Malpighische Gefässe besitzen, finden sich unter den Histeriden noch Arten mit sechs solchen Organen, was nach meiner Auffassung einem ursprünglicheren Zustande entspricht. Nachdem diese Familie sich auch sonst schon weiter vom Silphidenstamme entfernt hat als die oben genannten Familien, erscheint es mir wahrscheinlich, dass sie sich bereits sehr früh abgetrennt hat, als noch die Vorfahren der heutigen Silphiden sechs Malpighische Gefässe besaßen.

Weder von der Silphidenreihe noch von einer anderen Polyphagengruppe kann die wasserbewohnende Familie der Hydrophiliden abgeleitet werden,

denn sie besitzt trotz mancher Anpassungscharaktere noch viel Ursprüngliches, und auch ihre Larven sind tiefstehend. Ich möchte sie daher mit Lameere als eigene Reihe *Palpicornia* festhalten, ein Vorgang, mit dem jetzt auch Ganglbauer einverstanden ist, seit er sich überzeugt hat, dass seine 1903 aufgestellte Gruppe „*Diversicornia*“ nicht als monophyletisch gelten kann.

Unter dem Namen *Malacodermata* möchte ich die Familien *Cantharidae* (= *Telephoridae*, *Lampyridae*), *Melyridae* einerseits und *Cleridae*, *Corynetidae*, *Derodontidae* anderseits zusammenfassen, obwohl ich nicht sicher zu entscheiden vermag, ob sie von einer gemeinsamen oder von zwei einander sehr nahestehenden Stammformen abzuleiten sind. Hier tritt wieder der Fall zutage, dass die in anderen Punkten gewiss ursprünglicheren Canthariden und Melyriden nur mehr vier, die Cleriden etc. dagegen noch sechs Malpighische Gefäße besitzen. Das Geäder dieser Formen ist noch sehr ursprünglich und zeigt so wie jenes der Palpicornien die rücklaufende Ader. Es ist bemerkenswert, dass die Canthariden von vielen Forschern für sehr tiefstehende Formen erklärt wurden, und dass gerade unter ihnen noch manche typisch blattoide Bildungen (Thorax der Lampyriden!) zu finden sind. Wir können die Malacodermaten von keiner anderen Reihe direkt ableiten.

Viele ursprüngliche Charaktere und gleichzeitig hohe Spezialisierung zeigt die Familie *Cucujidae*, die von Ganglbauer mitten unter typisch clavicornen Formen eingereiht wurde. Ich glaube nicht, dass man ihre Fühler von dem Clavicorniertypus ableiten kann, obwohl die Cucujiden mit dieser Gruppe in der Zahl der Malpighischen Gefäße (sechs) übereinstimmen. Vielleicht zweigten die Cucujiden sehr nahe der Wurzel von dem Cantharidenstamme ab, vielleicht aber, und dies halte ich für wahrscheinlicher, bilden sie eine selbständige Reihe.

Als *Clavicornia* möchte ich eine Anzahl von Ganglbauers *Diversicornien* zusammenfassen, die anscheinend wirklich nahe verwandt sind, und zwar die *Ostomidae*, *Nitidulidae*, *Erotylidae*, *Cryptophagidae*, *Phalacridae*, *Thorictidae*, *Lathridiidae*, *Mycetophagidae*, *Adimeridae* und *Colydiidae*.

In dieser Reihe herrscht noch Hexanephrie und es wird kaum möglich sein, ihre Wurzel bei den Canthariden zu suchen. Ob die *Cioiden* hierher gehören oder in die Verwandtschaft der *Anobiiden* und *Bostrichiden*, vermag ich nicht zu entscheiden. Dagegen erscheint es mir ziemlich sicher, dass die einander sehr nahe stehenden *Endomychiden* und *Coccinelliden* sich nahe an der Basis von der Clavicornienreihe abgelöst haben. Sie sind hexanephrisch geblieben und haben trotz ihres spezialisierten Habitus und ihrer spezialisierten Beine doch noch manchen ursprünglichen Charakter bewahrt. Minder zweifellos scheint mir die Zugehörigkeit der *Sphaeritiden* und *Synteliiden* zu sein, welche früher in der *Silphidenreihe* untergebracht waren, der sie aber ihres Geäders wegen („rücklaufende Ader“) nicht angehören können. Kolbe hat die *Synteliiden*, eine nach ihrer Verbreitung zu schliessen (Japan und Mexiko!) gewiss nicht mehr junge Gruppe, mit *Lucaniden* in Beziehung gebracht, aber, wie ich glaube, mit Unrecht, denn die *Lucaniden* lassen sich ebensowenig von *Synteliiden* ableiten, als diese von jenen. Zudem ist noch nichts über die Anatomie und Metamorphose der Gruppe bekannt. Wenn Lameere aus seinen Clavicorniern die Gattung *Hypocephalus*, die *Byturiden*, *Cucujiden* und *Brenthiden* ausschliessen würde, so würden sich

unsere Ansichten so ziemlich im Einklange befinden, denn ich glaube, dass Ganglbauer mit Recht die Byturiden in die Nähe der Dermestiden, Byrrhiden und Nosodendriden stellt, welche als (Lameersche) *Brachymera* eine, wenn auch mit *Clavicorniern* nahe verwandte, aber doch selbständige Reihe bilden.

Als weitere selbständige Reihe, der man in Übereinstimmung mit Lameere den Namen *Macroductylia* geben kann, werden vielleicht die *Helodidae* und *Dryopidae* (= *Parnidae*) aufzufassen sein, die sich ihrer ursprünglichen Merkmale wegen kaum von einer der oben besprochenen Gruppen ableiten lassen. *Georyssidae* und *Heteroceridae* dürften, soviel mir Ganglbauer mündlich mitteilte, wahrscheinlich auch in diese Reihe gehören.

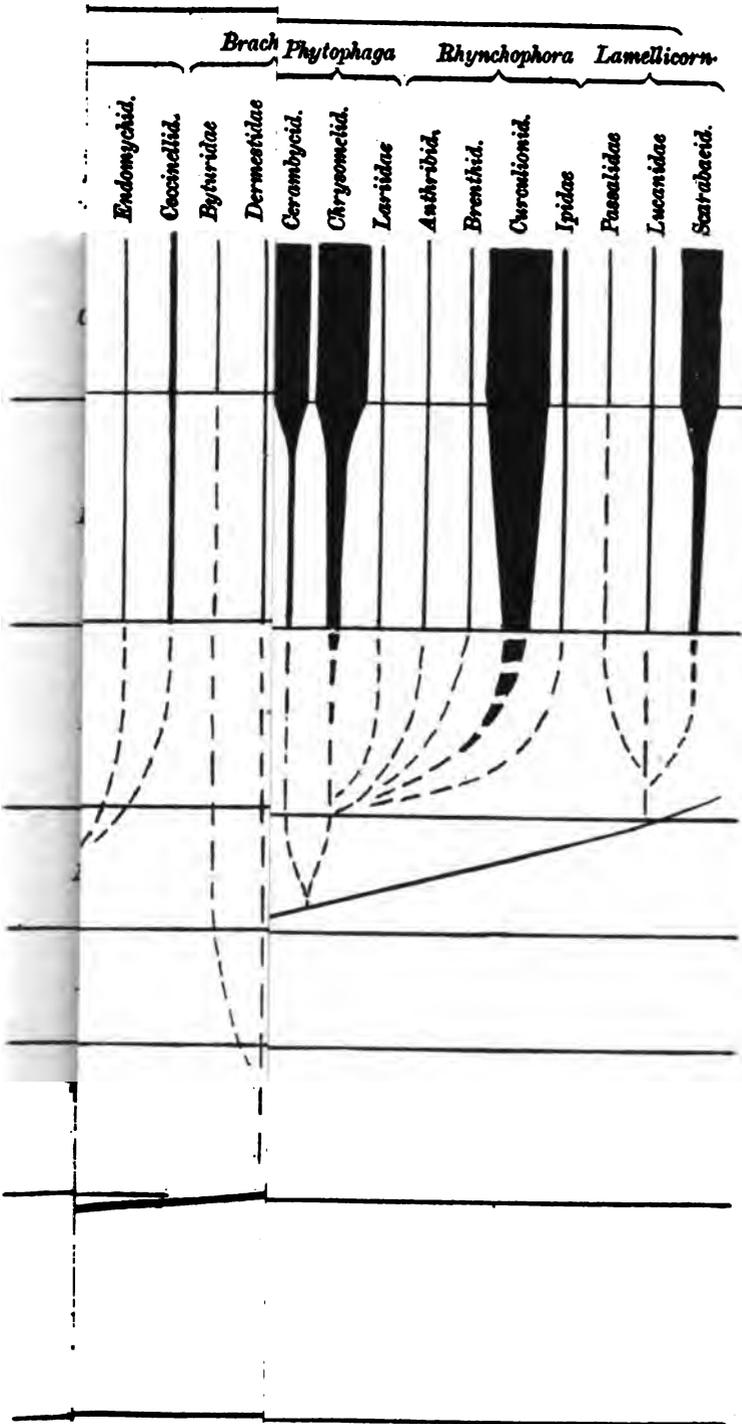
Eine weitere selbständige Reihe werden wohl die *Dascillidae* mit den *Chelonariiden* bilden, welche Lameere mit den *Elateriden* und *Buprestiden* zusammen als *Sternoxia* bezeichnet. Ich glaube nicht, dass es möglich sein wird, die alten *Elateriden* und *Buprestiden* von *Dascilliden* abzuleiten, aber ebensowenig diese von jenen, und möchte daher eine Trennung in zwei Reihen beantragen, von denen man der einen, welche die *Dascilliden* enthält, den alten Namen *Serricornia* lassen könnte. Die *Rhipiceriden* dürften sich eher an diese Reihe anschließen als an jene der *Sternoxia*, für welche letztere ich nur die *Elateridae*, *Eucnemidae* und *Throscidae* beanspruchen möchte, und vielleicht noch die *Cebrionidae*. Die *Buprestiden* dagegen treten gleichzeitig mit den *Elateriden* schon im Lias auf und bilden wohl eine eigene Reihe.

Die *Teredilia* Lameeres, von denen er später die als *Adephagen* erkannten *Cupedidae* selbst entfernte, möchte ich nach Ausscheidung der vermutlich zu den *Cleriden* und *Corynetiden* gehörigen *Derodontiden* gleichfalls als selbständige Reihe auffassen, denn wir finden in den *Lymexyloniden* tatsächlich noch sehr ursprüngliche Momente, wenn auch die holzbohrende Lebensweise in mancher Beziehung spezialisierend gewirkt haben mag. Selbstverständlich gehe ich nicht mehr mit Lameere, wenn er in solchen Formen geradezu die ursprünglichsten Käfer erkennen will. Dass *Bostrychidae* und *Lyctidae* mit den *Lymexyloniden* nahe verwandt sind, erscheint mir nicht zweifelhaft, dagegen wäre es immerhin möglich, dass die *Ptinidae* + *Anobiidae* eine selbständige Reihe bilden, deren Ähnlichkeit mit den *Bostrychiden* nur auf Konvergenz beruht.

Ich würde also die *Diversicornia* Ganglbauers in mindestens zehn Entwicklungsreihen zerlegen, von denen keine von der anderen, sondern nur jede für sich von gemeinsamen noch ursprünglicheren Stammformen abzuleiten wäre, aber nur von solchen Stammformen, von denen auch die übrigen noch zu besprechenden Reihen der *Polyphagen* abstammen können.

Eine schon allgemein angenommene Reihe bilden die *Heteromera* mit den Familien *Oedemeridae*, *Pythidae*, *Pyrochroidae*, *Xylophilidae*, *Anthicidae*, *Melandryidae*, *Monommidae*, *Nilionidae*, *Othniidae*, *Aegialitidae*, *Lagriidae*, *Alleculidae* (= *Cistelidae*), *Tenebrionidae*, *Meloidae*, *Mordellidae* und *Rhipiphoridae*. Wahrscheinlich gehört auch die merkwürdige Gruppe der *Trictenotomidae* dazu.

Als *Phytophaga* möchte ich die *Cerambyciden* einerseits und die *Chrysomeliden* + *Lariiden* (= *Bruchiden*) andererseits vereinigt lassen, ob-



von Wilhelm Engelmann

Photolith. Julius Klinkhardt, Leipzig.

wohl keine dieser Gruppen von der anderen abgeleitet werden kann, sondern nur beide von gemeinsamen uns unbekanntem Stammformen, welche noch einfache Tarsen und einfache Fühler gehabt haben müssen, aber vermutlich schon die Tendenz zu der Bildung des typischen Phytophagentarsus. Das folgt aus der Tatsache, dass noch heute bei tiefstehenden Cerambyciden einfache Tarsen zu finden sind und dass man unmöglich die Chrysomeliden mit ihren ursprünglicheren Larven von Cerambyciden ableiten kann, aber auch die tiefstehenden Cerambyciden nicht von den Chrysomeliden mit ihren spezialisierten Tarsen. Wenn bei Chrysomeliden, wie z. B. bei den Sagrinen sich der Habitus von Cerambyciden wiederholt, so kann das ein Zeichen sein, dass in dieser Entwicklungsreihe die Tendenz zur Bildung solcher Formen besteht, aber kein Beweis für eine Abstammung der Cerambyciden von Chrysomeliden, denn die tiefen Cerambyciden können nicht von Sagrinen abgeleitet werden. Ebenso können die Lariiden als an ganz bestimmte Lebensbedingungen angepasste spezialisierte Formen nicht den Ausgangspunkt einer anderen Gruppe bilden, welche noch ursprünglichere Formen enthält. Wir können daher auch die Rüsselkäfer oder Rhynchophora nicht von Lariiden ableiten, sondern nur von tiefstehenden Chrysomeliden. Eine Scheidung der vermutlich anthribidenähnlichen ersten Rhynchophoren in Anthribidae, Brenthidae, Curculionidae und Ipidae (= Tomicidae) ist wohl sofort nach ihrer Abzweigung aus dem Chrysomelidenstamme erfolgt, vermutlich an der Grenze von Jura und Kreide, um welche Zeit auch die Lariiden entstanden sein mögen.

Gleichfalls sehr spät scheint sich aus dem gemeinsamen Stamme der Polyphagen die Gruppe der Lamellicornier abgelöst zu haben, die in drei Familien Lucanidae, Passalidae und Scarabaeidae zerfällt.

Und nunmehr können wir uns annähernd ein Bild jener Coleopterengruppe machen, welche von Protocoleopteren ausging und vermutlich in der Zeit von der Trias bis zur Kreide eine Reihe von Seitenzweigen hervorbrachte, die den oben erörterten Reihen entsprechen. Wir können diese Gruppe *Protopolyphaga* nennen und müssen ihr telotrophe Ovarien und acinöse Hoden zuschreiben, ferner eine anfangs noch freie Medialader der Hinterflügel, die, erst nachdem sich die Reihe der Staphyliniformia abgezweigt hatte, als sogenannte rücklaufende Ader mit dem Cubitus in Verbindung trat, denn das bei allen anderen übereinstimmende Vorkommen dieser Bildung lässt wohl kaum mehr die Annahme einer Konvergenz zu. Die Fühler der *Protopolyphagen* müssen noch homonom gegliedert und die Tarsen normal fünfgliedrig gewesen sein, das Nervensystem wenig konzentriert und die Segmentierung ursprünglich. Der Prothorax muss schildartig und flach gewesen sein und die Larve blattoid mit gut erhaltenen Cercis und Beinen. Von den Protocoleopteren dürfte sich diese Gruppe daher äusserlich noch wenig und anatomisch hauptsächlich durch die nicht mehr panoistischen Ovarien unterschieden haben. Die Malpighischen Gefässe waren jedenfalls in der Sechszahl vorhanden, in der wir sie noch heute bei den Clavicorniern, Phytophagen und Rhynchophoren, bei Brachymeren, Cucujiden, einem Teil der Malacodermen und Heteromeren, bei einzelnen Staphyliniformien (Hister), Macroductylen und vielleicht auch Serricorniern antreffen.

Zur Erläuterung meiner Ansichten dient der Stammbaum VII, in welchem ich einige Familien von zweifelhafter Stellung, wie die Catopochrotidae, Sphin-

didae, Aspidiphoridae, Cyathoceridae, Gnostidae und Eucinetidae weglassen habe.

Ähnlich den Coleopteren sind auch die **Hymenoptera** in manchen Punkten ihrer Organisation, trotzdem sie durchwegs stark ausgeprägt holometabol sind, auf relativ tiefer Stufe stehen geblieben, denn, abgesehen von besonders hoch spezialisierten Elementen, zeigt die Masse der Arten noch typisch kauende „orthopteroide“ Mundteile und zahlreiche Malpighische Gefässe. Die Mandibeln sind auch dann noch typisch erhalten, wenn die zwei anderen Kieferpaare durch Verlängerung an eine leckende oder saugende Nahrungsaufnahme angepasst erscheinen. Die Taster sind nie verwachsen und fast ausnahmslos in der ursprünglichen Form erhalten. Die Beine sind bei den allermeisten Formen normale Schreitbeine mit fünfgliedrigem Tarsus, die Fühler homonom vielgliedrig. Bei den tiefstehenden Hymenopteren (Symphyta) ist der Hinterleib noch nicht vom Thorax abgeschnürt, und haben die Larven noch thorakale und selbst abdominale Beine und einen vollkommenen Kopf mit normalen kauenden Mundteilen, während sie bei der höheren Gruppe (Apocrita), bei der der Hinterleib mehr oder weniger scharf vom Thorax abgeschnürt ist, bis zur fusslosen Made rückgebildet werden. Cerci sind sehr oft noch im Imaginalstadium erhalten.

Naturgemäss werden wir uns bei einer Ableitung der Hymenopteren an die oben erwähnten ursprünglicheren Formen halten, um so mehr als uns solche auch in den jurassischen Ablagerungen zuerst begegnen, während wir die höheren Formen erst im Kainozoikum fertig antreffen. Die Mundteile gestatten keine Ableitung von typisch saugenden Gruppen, wie Dipteren, Lepidopteren und Hemipteroiden, die übrigens auch als Oligonephria ebensowenig in Betracht kommen können, wie die Neuroptera und Raphidoidea, welche letztere ausserdem bereits acerc sind, und wie die Megaloptera, bei denen die Ovarien telotroph geworden sind, und wie die Phryganoidea, die auch ihrer Mundteile wegen als höher spezialisiert gelten müssen. Auch die Panorpaten sind Oligonephria und haben in anderer Richtung spezialisierte Flügel, ebenso die Coleoptera, ferner Thysanoptera und Corrodentia, welche übrigens beide auch viel höher spezialisierte Mundteile und keine Cerci mehr haben. Nachdem begreiflicherweise auch die parasitischen Suctorien, Strepsipteren, Siphunculaten, Mallophagen und Diploglossaten ebensowenig mehr in den Bereich der Stammformen gezogen werden können als die in bestimmten Richtungen hochspezialisierten Isopteren, Embioiden, Plectopteren, Dermapteren, Phasmoiden, Mantoiden, Odonaten und Perliden, so bleibt uns nichts übrig, als wieder wie bei den Coleopteren an tiefstehende wenig spezialisierte Orthopteroidea oder Blattoidea, oder an unbekannte Urformen zu denken, welche die Hymenopteren mit den Palaeodictyopteren verbanden. Auf jeden Fall aber werden wir wieder eine selbständig erworbene Holometabolie annehmen müssen.

Nachdem unter den Hymenopteren keine einzige primär amphibiotische Form mehr auftritt und die Tarsen fast durchwegs aus fünf Gliedern bestehen, müssen wir wohl annehmen, dass schon die Vorfahren landbewohnende Larven und pentamere Tarsen besaßen. Aus oben angeführten Gründen müssen sie aber auch Polynephria mit „orthopteroide“ kauenden Mundteilen, homonom