

gegabelt. Medialis mit gegabeltem vorderen und dreilästigem hinteren Ast, ähnlich der Cubitus. 8—4 einfache Analadern. Schütter verteilte gerade Queradern. Die drei Thoraxsegmente nahezu gleich groß, sehr einfach gebaut, der Prothorax ohne Seitenlappen. Kopf mit sehr großen Facettaugen, so breit wie der Thorax. Abdomen sehr homonom segmentiert, schlank und ohne Seitenlappen. Cerci (? lang) vielgliedrig. Bisher nur eine Form aus dem mittl. Obercarbon von Mazon Creek. Eine der kleinsten Palaeodictyopteren. (Fig. 67.)

Familie: *Metropatoridae* Handlirsch.

Eine relativ sehr kleine Form aus dem unteren Obercarbon Nordamerikas, mit sehr einfachem Geäder.

Familie: *Paoliidae* Handlirsch.

Errichtet auf zwei Formen (*Paolia* Scudder) aus dem unteren Obercarbon Nordamerikas. Der Sector radii schwach verzweigt, Medialis und Cubitus dagegen stark, ebenso die Analadern. Zwischengeäder ähnlich wie bei den Dictyoneuriden.

Familie: *Stygnidae* Handlirsch.

Sector radii des relativ schmalen Flügels mächtig entwickelt und außer den nach hinten abzweigenden großen Ästen auch mit einer Reihe kürzerer, nach vorne auslaufender versehen. Medialis erst in der Flügelmitte in einen einfachen vorderen und schwach verzweigten hinteren Ast gespalten, der Cubitus dagegen schon nahe der Basis in zwei reich verzweigte, gleichwertige Äste geteilt. Einige in regelmäßigen steilen Bogen

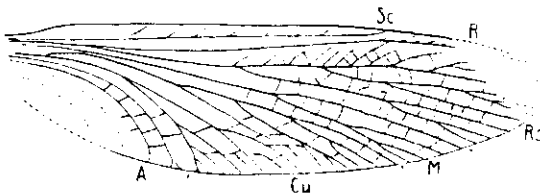


Fig. 68.

Stygne Roemeri Handlirsch (*Stygnidae*). Unteres Obercarbon. Laurahütte. $\times 1,3$. (Nach Handlirsch.)
Sc Subcosta; R Radius; Rs Sector radii; M Medialis; Cu Cubitus; A Analis.

zum Hinterrande ziehende Analadern. Queradern schütter und unregelmäßig. Nur eine Form aus dem unteren Obercarbon von Oberschlesien. (Fig. 68.)

Familie: *Aenigmatodidae* Handlirsch.

Errichtet auf einen vermutlich noch zu den Palaeodictyopteren gehörigen Flügel aus dem mittl. Obercarbon von Mazon Creek. Das Geäder ist eigenartig reduziert mit netzartigen Queradern. Die Wölbung und derbe Beschaffenheit spricht für höhere Spezialisierung.

Außerdem sind noch etwa 34 Arten, die sich auf über 20 Genera verteilen, aber vorläufig nicht in Familien eingereiht werden können, aus dem unteren, mittleren und oberen Obercarbon Deutschlands, Böhmens, Englands, Frankreichs und Nordamerikas und eine aus

dem unteren Perm Nordamerikas beschrieben, die man wohl alle zu den Palaeodictyopteren rechnen kann.

Ordnung: Protphemeroidea Handlirsch.

Diese Ordnung verbindet mit vielen ursprünglichen, noch lebhaft an Palaeodictyopteren erinnernden Charakteren einige Spezialisierungen, welche entschieden in die Richtung der Plectopteren (Ephemeriden) weisen.

Thorax und Hinterleib sind noch außerordentlich homonom segmentiert, der Kopf ist relativ groß, normal entwickelt, mit mäßig großen

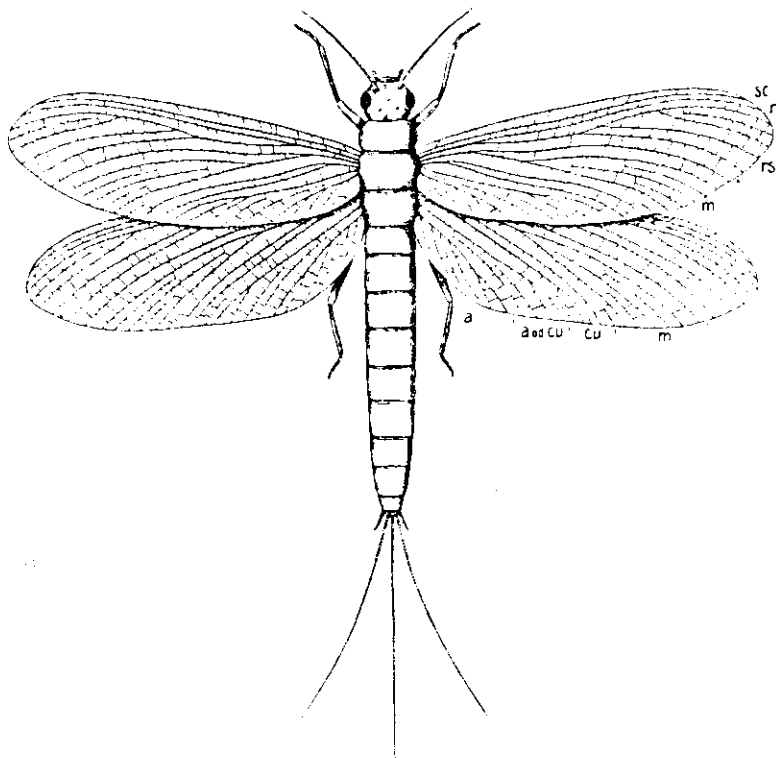


Fig. 69.

Triplosoba pulchella Brongniart (Triplosobidae). Mittl. Obercarbon von Com-mentry. 2,3. (Rekonstruktion: Original.)
sc Subcosta; r Radius; rs Sector radii; m Medialis; cu Cubitus; a Analis

Facettaugen. Die Vorderbeine scheinen nicht verlängert gewesen zu sein. Zwischen den langen Cercis ist noch ein unpaares Terminalfilum zu sehen. Die beiden Flügelpaare sind fast vollkommen gleich, ziemlich oval. Die Costa bildet den Vorderrand; die Subcosta ist frei und reicht bis nahe zur Spitze. Der Radius entsendet den Sektor bereits nahe der Basis, und dieser zerfällt in eine geringere Zahl (etwa 5) von Ästen. Auch die Medialis gabelt sich in ganz ähnlicher Weise wie der Radius und bildet einen einfachen Vorderast und einen reicher verzweigten Hinterast. Dann folgt eine lange, einfach gegabelte Ader, welche offenbar dem Cubitus entspricht; weiterhin folgen noch zwei Hauptadern, von

denen einige Äste schief zum Hinterrande ziehen und die ich für die Analadern halte. (Möglicherweise gehört die erste davon noch zum Cubitus?). Bemerkenswert ist, daß viele Äste der genannten Adern den Charakter sogenannter „Schalt-sektoren“ haben, d. h. scheinbar aus Queradern entspringen, wie es für die Plectopteren so charakteristisch ist. Zahlreiche gerade Queradern.

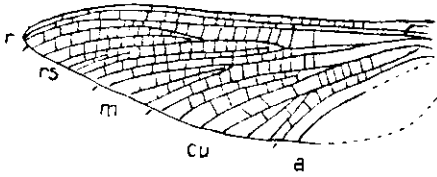


Fig. 70.

Proteclama acuminatum Sellards (Prottereismidae). Unteres Perm, Kansas, N.-Am. $\times 3$.
(Nach Sellards.)

r Radius; rs Sector radii; m Medialis; cu Cubitus;
a Analis.

Familie: Triplosobidae
Handlirsch.

Mit der einzigen bisher bekannten Form *Triplosoba pulchella* Brongniart aus dem mittleren Obercarbon von Co. mentry. (Fig. 69.)

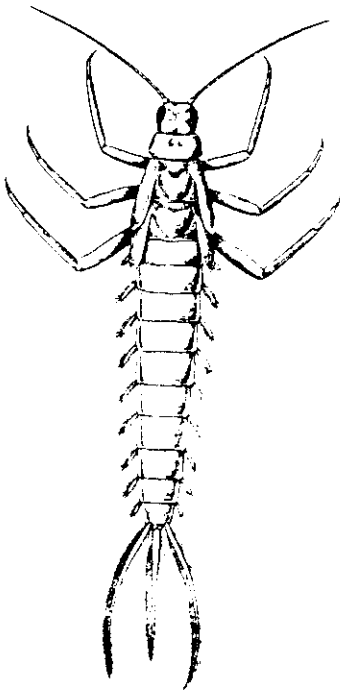


Fig. 71.

Larve von *Phthartus rossicus* Handlirsch (Ephemera). Perm von Orenburg. $\times 2,5$.
(Rekonstruktion: Original.)

Ordnung: Ephemera Leach (= Plectoptera, Ephemeroidea, Agnatha).

Die palaeozoischen Vertreter dieser noch heute lebenden Gruppe stammen alle aus dem Perm und nähern sich in ihrer Organisation noch viel mehr den Protphemeroïden als irgendeine von den rezenten Formen. Die beiden Flügelpaare sind noch durchwegs gleich groß, aber durch Anlagerung der Medialis an den basalen Teil des Radius bereits spezialisiert, so daß sie doch mehr mit jenen der rezenten Typen übereinstimmen. Der Körper hat bereits den modernen Habitus, und das neunte Segment trägt die typischen gegliederten Genopoden (5.). Es sind Larvenformen bekannt, bei welchen die Flügelscheiden noch nicht so weit zurückgeschlagen sind wie jetzt, und die Kiemenextremitäten auf den ersten neun Ringen gut erhalten.

Familie: Prottereismidae Handlirsch
(n. nom. für Prottereismephemeridae Sellards).

Hierher gehören vermutlich alle zwölf bisher beschriebenen Formen aus dem unteren Perm von Kansas und die vier Formen aus dem russischen Perm. Alle zusammen dürften sich auf etwa 11 Genera verteilen. (Fig. 70 u. 71.)

Ordnung: Protodonata (Brongniart) emend. Handlirsch.

Ganz ausgesprochen eine Übergangsgruppe zwischen den Palaeodictyopteren und Odonaten. Die horizontal ausgebreiteten Flügelpaare sind nahezu gleich, die hinteren nur gegen die Basis zu etwas breiter. Die Hauptadern kommen im Basalteile in verschiedener Weise miteinander in Berührung, so daß sie sogar manchmal vollkommen verschmelzen, um sich erst weiter distal wieder zu trennen. Zahlreiche Äste sind als „Schaltsektoren“ ausgebildet, und die Queradern sind gerade und ziemlich regelmäßig. Gewisse für die echten Odonaten hochcharakteristische Bildungen wie das Flügelmal, der „Nodus“ und die sogenannten „Dreiecke“ sind noch nicht vorhanden, und auch für eine Kreuzung des Sector radii mit der Medialis fehlt ein sicheres Anzeichen.

Die Augen sind groß, aber getrennt, die Oberkiefer kräftig und bereits nach vorn gekehrt. Die Tergite der Thoraxsegmente sind relativ schmal, so daß die Flügelwurzeln bereits auffallend nahe aneinander gerückt sind.

Die Gruppe beginnt im mittleren Obercarbon und reicht bis in die Trias; dann erst erscheinen echte Odonaten. Sie enthält durchwegs ansehnliche und sogar riesige Formen.

Familie: Protagrionidae Handlirsch.

Anscheinend die ursprünglichste Familie. Die Anlage des Geäders ist noch sehr ähnlich wie bei Palaeodictyopteren. Der Radius frei, mit nahe der Basis entspringendem, normal gebautem Sektor. Medialis an der Basis nicht ganz an den Radius angelegt, in einen einfachen Vorderast, der sich durch eine kleine Querbrücke mit der Basis des Sektors verbindet, und in einen reicher verzweigten, hinteren Ast gespalten. Vorderer einfacher Ast des Cubitus an der Basis ein Stück weit der Medialis angeschmiegt, hinterer Ast reich verzweigt. Analis frei, mit einer Anzahl schief nach hinten ziehender Äste. Zwischen einzelnen Ästen „gebrochene“ Schaltsektoren, sonst einfache und regelmäßige Queradern. An der Basis ein kleines Praecostalfeld.

Bisher nur eine Art (*Protagrion Audouini* Brongniart) aus dem mittleren Obercarbon von Commeny.

Familie: Meganeuridae Handlirsch.

In der Spezialisierung des Geäders entschieden um einen Schritt weiter vorgeschritten als die Protagrioniden. Viele Äste haben den Charakter von Schaltsektoren. Der Sector radii entspringt manchmal aus einer Querader und bildet viele Äste. Der vordere einfache Hauptast der Medialis scheint mehr oder minder weit mit dem Radius bzw. dessen Sektor verschmolzen zu sein, der hintere vielfach verzweigte Ast entweder noch selbständig und dem Radius angeschmiegt oder im Basalteile ganz mit ihm verschmolzen. Der vordere Ast des Cubitus bleibt einfach und frei, der hintere verzweigte dagegen tritt mit der Analader in Beziehung und verschmilzt eine Strecke weit mit ihr. Die Analader selbst ist lang und sendet viele Äste nach hinten aus. Beine kräftig, nach vorn gekehrt. Fünf Arten (drei Genera) aus dem mittl. Obercarbon von Commeny, darunter die riesigen Meganeuren mit über 70 cm Spannweite, und 2 Genera mit je einer Art aus dem unteren Perm von Deutschland und Nordamerika. (Fig. 72.)

Typen, das heißt aus Mitgliedern jener Ordnungen, welche noch heute leben. Viele mesozoische Formen lassen sich sogar schon zwanglos in „moderne“ Familien einreihen, viele allerdings müssen in eigenen Familien oder Unterfamilien untergebracht werden, die noch auf tieferer Stufe stehen, als jene der karnozoischen Periode. Eine Einreihung mesozoischer Insekten in moderne Genera ist dagegen kaum möglich, man müßte denn den Umfang dieser letzteren ganz bedeutend erweitern. Von einer spezifischen Übereinstimmung kann daher selbstverständlich auf keinen Fall die Rede sein.

Von den heute lebenden Ordnungen waren alle mit Ausnahme der höchstspezialisierten schon früh im Mesozoikum vorhanden, denn wir finden bereits in der Trias oder im unteren Jura (Lias) außer den uns schon aus dem Palaeozoikum bekannten „modernen“ Heterometabolen (Blattarien, Mantiden, Ephemeriden, Perlarien), echte Odonaten und Orthopteren (Saltatorien und Phasmiden). Gleichzeitig treten aber auch sofort zahlreiche holometabole Formen wie Coleopteren, Panorpäten, Trichopteren, Dipteren, Neuropteren, Megalopteren, bald auch Hymenopteren und Lepidopteren auf, aber unter dieser reichen Fauna findet sich keine Spur mehr von den für das Altertum der Erde so überaus charakteristischen Palaeodietopteren, Protorthopteren, Protoblattoiden, Protohemipteren, Megasecopteren usw.

In Bezug auf die Physiognomik der Fauna läßt sich nur hervorheben, daß die im Perm bereits ausgesprochene Reduktion der Größe in der Trias mindestens zum Stillstande gelangte, wenn nicht gar wieder eine allgemeine Größenzunahme eintrat. Im unteren Jura (Lias) dagegen trug die Fauna in unseren Breiten ein geradezu ärmliches Gepräge, und die Durchschnittsgröße blieb anscheinend hinter der heutigen noch zurück. Um so auffallender ist die neuerliche bedeutende Größenzunahme im oberen Jura (Malm), wo abermals in denselben Breiten Riesenformen vorkommen, die jenen des mittleren Oberkarbon nicht viel nachstehen.

b. Systematische Übersicht.

Ordnung: Ephemera Leach (= Plectoptera, Ephemeroida, Agnatha).

Abgesehen von einigen Larven aus der Trias konnten bisher sichere Vertreter dieser noch heute lebenden, aber schon im Perm auftretenden Ordnung nur im mittleren und oberen Jura aufgefunden werden. Von diesen Formen stimmt die Mehrzahl durch den Besitz gleich großer Vorder- und Hinterflügel noch mit den permischen Formen überein. Einige Arten zeigen allerdings schon eine auffallende Reduktion der Hinterflügel und nähern sich dadurch den modernen Typen. Nach dem heutigen Stande unseres Wissens ist es kaum möglich, das vorhandene Material, welches zum Teil aus schlecht erhaltenen Imagines, zum Teil aus Larven besteht, in Familien einzuteilen.

Es wurden gefunden: 3 Larven im oberen Buntsandstein (Trias) im Elsaß. Eine davon erweist sich durch die schief nach den Seiten abstehenden Flügelscheiden relativ ursprünglich, besitzt sehr lange Beine und einen kurzen ursprünglichen Kopf mit großen Fazettaugen und langen Fühlern. Die Kiemen scheinen büschelförmig gewesen zu sein (*Mesoplectopteron longipes* Handlirsch).

Aus dem Dogger Sibiriens sind 2 verschiedene Larven bekannt geworden, aus dem Malm Sibiriens 5 Arten, welche sicher mehrere

Genera repräsentieren. Von Imagines liegen etwa 14 Arten vor, die sich auf mindestens 2 Genera (*Mesephemera* und *Paedephemera* Handlirsch) verteilen und alle aus dem oberen Jura Bayerns stammen.

Ordnung: Protodonata Handlirsch.

In diese aus dem Carbon und Perm bekannte Gruppe, welche die Vorläufer der echten Odonaten enthält, glaube ich auch noch 2 triadische Formen rechnen zu müssen, welche vermutlich einer eigenen Familie angehören, aber leider nicht vollkommen genug erhalten sind, um genau charakterisiert zu werden. Die eine Form (*Reisia Gelasii* Reis) stammt aus dem Muschelkalk Frankens, die andere (*Piroutetia liusina* Meunier) aus dem Rhät von Frankreich.

Ordnung: Odonata Fabricius.

Aus dieser Gruppe liegt ein relativ reiches und vom Standpunkte der Phylogenie außerordentlich interessantes Material vor. Der wesentliche Unterschied zwischen den echten Odonaten und den Protodonaten liegt in der Vollendung der Kreuzung des Sector radii mit der Medialis, womit offenbar einige weitere Spezialisierungen des Flügels im Zusammenhange stehen; denn die Protodonaten lassen niemals einen „Nodus“, ein „Pterostigma“, geschweige denn eigenartige „Dreiecke“ im basalen Teile der Flügel erkennen, Bildungen, die bei echten Odonaten sehr allgemein verbreitet sind.

Die beiden heute recht scharf getrennten Unterabteilungen der Odonaten, die Anisopteren und die Zygopteren sind zwar schon im Mesozoikum ausgebildet, aber durch eine dritte Gruppe, für welche ich den Namen Anisozygoptera vorschlag, verbunden. Unter den in dieser Stammgruppe vereinigten Formen gibt es solche, welche entschieden mehr zu den Anisopteren, und andere, welche mehr zu den Zygopteren hinneigen, so daß die Grenzen damals noch keineswegs so scharfe waren, wie sie es heute sind, wo die Stammgruppe nur mehr in einem Relikte existiert und die beiden abgeleiteten Gruppen bereits viel besser differenziert sind.

Unterordnung: Anisozygoptera Handlirsch.

Hinterflügel meist mit deutlich verbreitertem, aber nicht eckig ausgezogenem Cubito-Analteile. Nodus nicht nahe an die Basis herangerückt. Dreiecke niemals in beiden Flügeln so vollkommen ausgebildet wie bei den Anisopteren. Die zwischen Medialis 2 und Sector radii beziehungsweise Medialis 3 und 4 gelegenen Felder immer gegen den Flügelrand breiter werdend, niemals ganz verschmälert. Körper mehr oder minder schlank, Kopf immer mit weit getrennten Komplexaugen.

Familie: Archithemidae n. (= Diastatommidae Handlirsch olim).

Hinterflügel mit etwas verbreitertem, gleichmäßig abgerundetem Cubito-Analteile. Nodus etwas vor der halben Flügellänge. Alle Hauptadern gegen den Saum divergent oder höchstens Medialis 4 mit Cubitus 1 etwas konvergent. Im Basalteile zwischen Medialis 4 und Cubitus 1

Die Unterordnung: *Arthropleona* Börn. ist durch die merkwürdigen, von Olfers publizierten Familien: (+) *Palpigeridae* (5 Arten) und (+) *Catastylidae* (6 Arten) sowie durch etwa 14 Arten der Familie: *Poduridae* (Lubb.) Börner, ferner durch etwa 23 Arten der Familie: *Entomobryidae* Schött aus dem Bernsteine und 4 Arten aus dem Kopal vertreten, die Unterordnung: *Symphyleona* Börner durch etwa 11 Arten der Familie: *Sminthuridae* (Lubb.) Tullb.; Familie: *Neelidae* Fols. noch nicht nachgewiesen.

Von Gattungen werden genannt: (+) *Palpiger* Olf., (+) *Palpigerina* Olf., (+) *Palpigeridia* Olf., *Degeeria* Nic., (+) *Stylonotus* Olf., (+) *Omphora* Olf., *Orchesella* Templ., *Scira* Lubb., *Templetonia* Lubb.,

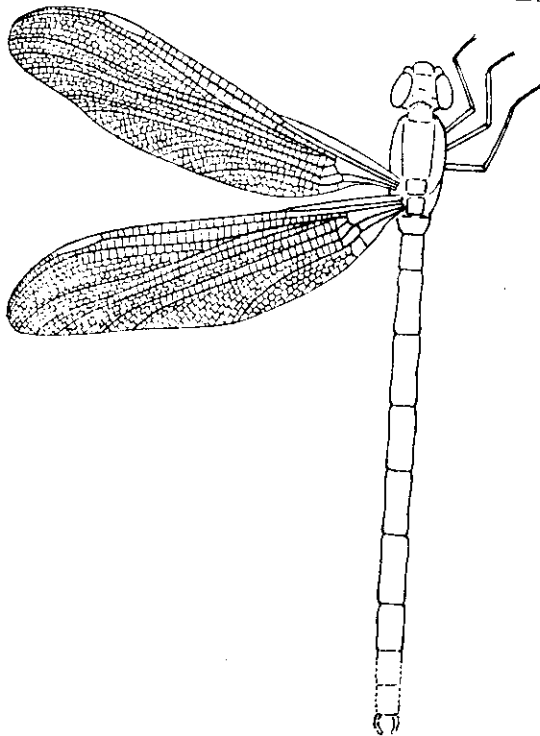


Fig. 199.

Sieblosia jucunda Hagen (Odonata-Sieblosiidae).
× 1.5. Mitteloligocän von Bayern. (Nach Hagen.
Schematisiert.)

Art aus dem Tertiär des Vegetable Creek in Australien, eine Art aus dem Kopal Madagaskars und eine aus dem Quartär von Re in Italien angeführt. Man schreibt sie den Gattungen *Ephemera* L., *Leptophlebia* Westw., *Baetis* Leach, *Palingenia* Burm. und (+) *Cronicus* Eaton zu, doch ist ihre Untersuchung noch keineswegs zeitgemäß durchgeführt.

Überordnung: Libelluloidea Handlirsch.

Ordnung: Odonata Fabr.

Unterordnung: Anisozoptera Handlirsch.

Hierher rechne ich noch eine Art aus dem Mitteloligocän von Sieblos in Bayern: (+) *Sieblosia jucunda* (Hagen) Handlirsch (Fig. 199), auf

Lepidocyrtus Boul., *Tritomurus* Frauenf., *Tomocerus* Erichs., *Cremastoccephalus* Schött., (+) *Catastylus* Olf., (+) *Cuculliger* Olf., (+) *Polystylus* Olf., *Podura* L., *Isotoma* Boul., (+) *Triaenura* Olf., *Lipura* Burm., *Achorutes* Templ., *Anoura* Gerv., *Anurida* Lubb., *Xenylla* Tullb., (+) *Paidium* Koch u. Ber., *Sminthurus* Latr. und *Papirius* Lubb.

**Unterklasse: Pterygo-
nea Brauer.**

**Überordnung: Ephemeroidea
Handlirsch.**

**Ordnung: Ephemerida Leach.
(= Plectoptera, Agnatha).**

Familie: Ephemeridae Steph.

Es werden 10 Arten aus dem baltischen Bernsteine (Oligocän), 7 Arten aus dem Miocän von Florissant in Colorado, eine Art aus dem Miocän von Oeningen in Baden, eine

HANDBUCH DER ENTOMOLOGIE

BEARBEITET VON

PROF. DR. L. ARMBRUSTER (BERLIN-DAHLEM), PROF. DR. P. DEEGENER
(BERLIN), DR. PH. DEPDOLLA (BERLIN), HOFRAT DR. A. HANDLIRSCH (WIEN),
PROF. DR. O. HEINECK (ALZEY), PROF. DR. J. HIRSCHLER (LEMBERG), DR. K.
HOLDHAUS (WIEN), DR. E. MARTINI (HAMBURG), DR. O. PROCHNOW (BERLIN-
GR.-LICHTERFELDE), PROF. DR. L. REH (HAMBURG), PROF. DR. EW. H. RÜB-
SAAMEN † (BERLIN), PROF. DR. CHR. SCHRÖDER (BERLIN-LICHTERFELDE).

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CHRISTOPH SCHRÖDER

BERLIN - LICHTERFELDE - OST.

BAND III

GESCHICHTE, LITERATUR, TECHNIK, PALAONTOLOGIE,
PHYLOGENIE, SYSTEMATIK

BEARBEITER: DR. ANTON HANDLIRSCH, WIEN

MIT 1040 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1925

THE GENERAL LIBRARY
THE UNIVERSITY OF GEORGIA
ATHENS, GEORGIA