

Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten

mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme.

I. Teil.

Von Dr. Anton Handlirsch †.

Vorwort.

Als ich vor zwanzig Jahren mit meinem Handbuche: „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen“ vor die Öffentlichkeit trat, war ich mir vollkommen bewußt, daß dieses Buch trotz seines großen Umfanges nur einen bescheidenen Anfang einer zeitgemäßen Erforschung und Bearbeitung der ungeahnt reichen und wertvollen Schätze bilden könne, welche uns durch eine glückliche Kombination günstiger Umstände erhalten und ausgeliefert wurden.

Mein Buch enthält eine annähernd vollständige Zusammenstellung alles bis dahin bereits in die Literatur eingeführten und mir zugänglichen, noch unbeschriebenen paläontologischen Materiales, für Paläozoikum und Mesozoikum kritisch und deskriptiv bearbeitet und durch zahllose Abbildungen erläutert, für das Kainozoikum dagegen nur, soweit als damals möglich, kritisch katalogisiert.

Es wurde, wie Heymons in einem Referate richtig bemerkte, die Spreu von dem Weizen geschieden. Es wurden die zahllosen problematischen Reste, auf welche keinerlei Schlußfolgerungen zu bauen sind, ausgeschieden und das Brauchbare zu phylogenetischen Hypothesen ausgewertet, deren Zweck es war, zu einem wissenschaftlich begründeten Stammbaume und zu einem phylogenetisch richtigen Insektensysteme zu gelangen: Versuche, deren Richtigkeit zu erweisen, der Zukunft überlassen bleiben mußte. An die Stelle hypothetisch konstruierter Stammformen, mit denen Haeckel, Paul Meyer und deren Schule arbeiteten, sollten nach und nach Typen treten, deren einstige wirkliche Existenz durch die Fossilien zu beweisen war. Es sollte mit der damals noch allgemein üblichen Methode, die heute lebenden Gruppen direkt voneinander abzuleiten, endlich gebrochen werden, nachdem schon vor nun mehr als 50 Jahren mein Lehrer Fr. Brauer, der geistvolle Begründer jenes Systemes, auf dem ich weiter baute, betont hatte, daß die heutigen Formen nicht von einander, sondern von primitiveren Urformen abstammen müssen.

Der Gedanke einer solchen paläontologischen Phylogenie konnte natürlich nur dann mit einiger Aussicht auf Erfolg weiter gesponnen werden, wenn er sich auf ein reiches und kritisch geprüftes Tatsachenmateriale stützen durfte, welches zu beschaffen ich mir zur Aufgabe gemacht hatte.

Meine Schlußfolgerungen, die sich damals auf ein Materiale von über 7600 Arten stützten, wurden natürlich nicht widerspruchslös und allgemein angenommen, aber sie bewirkten es doch, daß sich das Interesse weiterer Kreise der Paläontologie zuwandte, wodurch natürlich zunächst eine sehr erfreuliche Erweiterung unseres Tatsachenbefundes erfolgte, so daß heute mindestens doppelt so viele Formen bekannt sind als damals. Es haben sich auch mehrere sehr gründliche Bearbeiter für einige Spezialgruppen gefunden; ihre Arbeiten zeigen uns, wie viel Wahrheit aus dem fossilen Materiale zu holen ist. Es wurden sogar mehrere Fundstellen planmäßig im großen ausgebeutet, wie das Perm von Kansas und Australien oder das Tertiär von Colorado. *Vivat sequens!*

Inwiefern dieser Materialzuwachs und die bessere Untersuchung und Bearbeitung der Objekte meine vor 30 Jahren gewonnenen Ansichten zu bestätigen, zu widerlegen oder zu modifizieren imstande waren, soll in dieser Arbeit geprüft werden, vorurteilslos und frei von nationalen Gefühlen, frei von den Anwandlungen einer Kriegspsychose, die sich leider in einigen während dieser traurigsten Periode der Geschichte erschienenen Arbeiten so deutlich zeigte, daß ich es vorzog, meine Erwiderung auf eine Zeit zu verschieben, in der nur mehr der Forscher zum Forscher spricht und nicht der Deutsche zum Franzosen. Widerspruchslös freilich darf ich die von manchen Seiten erhobenen Einwände nicht hinnehmen, auf daß es nicht heiße: *qui tacet, consentire videtur!*

Außer der Kritik soll aber meine Arbeit auch eine bedeutende Menge neuen Materiales bekanntmachen, das ich schon vor dem Kriege bearbeitete, aber erst jetzt zu veröffentlichen in der Lage bin: Hauptsächlich sind es schöne Lias-Insekten aus Mecklenburg und einiges andere.

In erster Linie aber handelt es sich mir um eine übersichtliche Zusammenfassung der ganzen Materie, die es auch dem Fernerstehenden, dem Nichtspezialisten gestatten soll, das Ergebnis der Detailarbeit zu überblicken und das für ihn Interessante herauszuholen. Ich hoffe, daß dabei die Systematiker, Phylogenetiker und Ökologen nicht minder auf ihre Rechnung kommen werden als die Paläogeographen, Klimatologen, stratigraphischen Geologen und die Deszendenztheoretiker.

Besonders erfreulich aber wäre es für mich, wenn meine Ausführungen bewirken würden, daß neues Materiale in ebenso gründlicher Weise bearbeitet wird, wie etwa die Trichopteren des Bernsteines durch U l m e r, die Collembolen durch H a n d s c h i n, um nur einige Beispiele zu nennen. Dann würden sich Schlußfolgerungen allgemeiner Natur viel leichter und mit größerer Sicherheit ziehen lassen, als bei dem oft recht bedauerlichen tiefen Niveau, auf dem die Bearbeitung gar mancher Gruppe heute noch steht. Wir würden dem Ideale näher kommen: einem durch lückenlose

Serien aufeinander folgender fossiler Formen belegten Stammbäume als Grundlage für die Phylogenie und einer großen Zahl reicher Faunenlisten vorzeitlicher Landgebiete als Basis für alle Spekulationen tiergeographischer Natur. Die Wege, welche die Evolution der größten und formenreichsten Tiergruppe im Laufe der Zeiten nahm, würden klar vor uns liegen und ein Streit über die großen paläogeographischen Probleme, über die Konstanztheorie der Kontinente, über die Landbrückenfrage und die Wegener'sche Kontinentalverschiebungstheorie wäre überflüssig!

Wir wollen nun in dem ersten Abschnitte uns Rechenschaft geben, wie weit wir von diesem Ideale noch entfernt sind und ob überhaupt Aussicht besteht, ihm in absehbarer Zeit nahe zu kommen.

Wien, 1932.

Der Verfasser.

Die Vollständigkeit und die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung.

Wenn wir irgend ein älteres, von Zoologen verfaßtes Lehrbuch zur Hand nehmen, können wir fast sicher damit rechnen, auf die Angabe zu stoßen: mit der Paläontologie sei nichts anzufangen, denn ihre Überlieferung sei zu lückenhaft. Das schreibt einer von dem anderen ab, ohne viel darüber nachzudenken, ob der Satz heute noch jene Berechtigung besitze, die er etwa vor einem Jahrhundert besaß. Damals handelte es sich auf unserem Gebiete wirklich nur um eine kleine Anzahl von reinen Zufallsfunden aus verschiedenen Perioden, schlecht beschrieben und für den Zoologen von keiner Bedeutung. Heute aber steht die Sache doch wesentlich anders! Wir besitzen eine Sammlung von weit über 10.000 Insektenarten, zum großen Teile bereits gut charakterisiert, oft besser als viele rezente Formen.

Dieses Material wird von Jahr zu Jahr durch neue Funde aus den bereits bekannten und aus neu entdeckten oder erschlossenen Lagerstätten ergänzt. Man findet bessere Exemplare und kann dadurch manche Irrtümer beheben, tieferen Einblick in die Organisation der Formen gewinnen und so Schritt für Schritt an dem Ausbau unserer Wissenschaft arbeiten.

Freilich sind die ersten Funde an jeder Lokalität zufällige, aus denen sich nur wenig schließen läßt, so wenig etwa als aus den wenigen Stücken rezenter Insekten, die irgend ein Reisender gelegentlich eines flüchtigen Aufenthaltes irgendwo zusammenklaubt. Der Zufall kann es natürlich fügen, daß auch unter eine so kleine Ausbeute gerade ein Stück gelangt, aus dem der Sachkundige irgend einen Schluß ziehen darf, — das wird aber nur ausnahmsweise der Fall sein. Ähnlich verhält es sich mit den Fossilien, und ich könnte eine Reihe von Beispielen anführen, in denen man schon aus einzelnen Objekten irgend etwas herauslesen kann. Wir dürfen uns aber dabei nicht verhehlen, daß solche Schlußfolgerungen per analogiam erst möglich wurden, nachdem die Wissenschaft auf einer ge-

wissen Höhe angelangt war, welche es gestattete, aus einer Menge von Einzelbeobachtungen Gesetzmäßigkeiten abzuleiten.

Und diese Höhe hat die Paläoentomologie wenigstens in manchen Belangen bereits erklommen. Sie reiht sich nun als vollwertiges Glied in die Kette der übrigen Zweige paläobiologischer Forschung, ja sie übertrifft bereits manche derselben in bezug auf Reichhaltigkeit der Ergebnisse und Vollständigkeit der Funde. Wir sind heute so weit, auch schon aus Einzel-funden Schlüsse auf Alter und Natur der betreffenden Stufe, aus der sie stammen, ziehen zu können. Wir sind, wie wir sehen werden, bereits imstande, so manche am grünen Tische entstandene kühne paläogeographische oder phylogenetische Hypothese durch unsere tatsächlich existierenden Objekte zu bestätigen, zu verwerfen oder zu modifizieren. Wir haben eine Reihe von Leitfossilien, denen umso größere Bedeutung zukommt, als die meisten allgemeinen, als solche benützten tierischen Reste von marinen Organismen stammen und uns bei jenen Fragen, welche sich auf die Festländer, ihr Alter und ihre einstige Beschaffenheit beziehen, nur wenig dienen können.

In bezug auf die Zahl der heute bekannten fossilen Insektenarten können wir also den Einwand der Lückenhaftigkeit unseres Materiales umso ruhiger zurückweisen, als ja bekanntlich das rezente Materiale, mit dem die Zoologen, gleichviel ob Phylogenetiker oder Biogeographen, arbeiten können, auch noch von der Vollständigkeit des Erforschungsgrades, in vielen Gruppen wenigstens, recht weit entfernt ist. Das hindert aber nicht, Schlüsse zu ziehen, sofern jene hohen Zahlen erreicht sind, welche den Zufall möglichst ausschließen. Es ist aber hier wie bei jeder statistischen Arbeit.

Lückenhaft war bis in die jüngste Zeit und ist es (im Vergleiche zu den lebenden Formen) noch heute in gewissem Grade die Verteilung oder besser Ausbeutung der Fundorte fossiler Insekten auf der Welt. Doch läuft auch hier die Erforschung bei rezenten und fossilen Formen ziemlich parallel; sie läßt sich mit den bekannten Beispielen: Zahl der Meteoritenfunde und Konsum der Seife vergleichen, also mit der Kulturstufe, auf der sich die betreffenden Länder befinden. Am besten ist natürlich Europa und Nordamerika erforscht, und noch vor 20 Jahren waren aus anderen Gebieten nur ganz vereinzelte Zufallsfunde zu verzeichnen, ja besonders von der Südhemisphäre war fast nichts bekannt.

Das ist heute schon ganz anders, denn wir kennen nun eine reiche, hochinteressante Permfauna aus Australien, an die sich ergänzend eine gleichfalls sehr reiche altmesozoische (Trias) reiht, die umso wichtiger ist, als gerade diese Formation auf der Nordhemisphäre nur sehr spärliche Funde lieferte. Leider sind die bekannt gewordenen permischen und rhätischen Insektenlager Südamerikas noch immer nicht entsprechend ausgewertet und auch in Afrika ist die Zahl der mesozoischen Funde noch gering. Dagegen ergab die Forschung in Asien reicheres Materiale aus Turkestan und Sibirien. Durch Bearbeitung all dieser Materialien und viele neue Funde

aus den altbekannten Lagern Europas und Amerikas sind wir in die angenehme Lage versetzt worden, bereits heute so manches Fragezeichen aus meinem Handbuche zu löschen und viele in den damals entworfenen Entwicklungsschemen noch punktierte Linien nun voll auszuziehen. Es gibt fast keine größere Insektenfamilie mehr, von der wir noch keine fossilen Vertreter kennen, und von mancher liegen uns schon mehr fossile als rezente Arten vor.

Auch eine weitere Schwäche, die man stets hervorhebt, entspricht nicht den Tatsachen: Man meint, es sei nur eine fossile Erhaltung von größeren, derberen Formen zu erwarten, während von zarten natürlich nichts übrig bleibe. Diese wohl nur mehr von Laien behauptete Sachlage wird heute jedem als fast lächerlich erscheinen, zu dessen Kenntnis es gelangte, daß wir nicht allein im Bernsteine und im Kopalharze auch die kleinsten Zwergformen, wie z. B. Mymariden, die nur einen Bruchteil eines Millimeters betragen, finden und so gut beschreiben können, als lägen sie künstlich in einem mikroskopischen Präparate in Balsam eingebettet, sondern auch in feinen klastischen Sedimentgesteinen noch auf zarte Flügelabdrucke stoßen, die kaum 2 mm lang sind. Solche sind bereits in großer Zahl nicht nur aus jüngeren, sondern auch aus jurassischen und selbst permischen Schichten aufgezeigt worden, und es ist zum Staunen, daß man bei so kleinen Objekten noch ein Flügelgeäder mit allen Details unterscheiden und festhalten kann!

Andere Skeptiker vertreten wieder die Meinung, es könnten natürlich bloß fliegende Insekten vorhanden sein, weil ja nur solche durch Wind ins Wasser getrieben werden, wo sie untersinken und in Schlamm eingebettet werden. Auch das ist natürlich unrichtig, denn in den fossilen Harzen finden sich ebensogut Flieger als Läufer und Kriecher und manche ehemaligen Wassertümpel sind mit samt ihren Bewohnern, flugunfähigen Larven und dergleichen fossil geworden. Hie und da finden sich sogar recht häufig die bei der Häutung abgestreiften Exuvien, z. B. carbonischer Schaben und dergleichen, ja selbst Eier, Nester, Gallen und Fraßspuren sind bekannt geworden. Es ist also auch das Märchen, daß man fossil nur Insektenflügel kenne, aus denen man ja natürlich keine besonderen Schlüsse ziehen könne, längst widerlegt. Wir haben von vielen Arten außer den Flügeln auch Körper, Beine, Fühler, Legeapparate und selbst Mundorgane in prächtiger Konservierung (siehe Eugeneon aus dem Perm!). Nur mit den inneren Organen, den Weichteilen, sieht es schlecht aus. Diesen Umstand werfen uns Paläoentomologen jedoch merkwürdigerweise hauptsächlich solche „rezente“ Kollegen vor, die sich nie um diese Organe kümmerten, obwohl sie dazu ja stets in der Lage wären! Wir werden also in diesem Punkte wohl für immer auf Rückschlüsse per analogiam aus dem rezenten Materiale auf das fossile angewiesen sein, und können nur hoffen, daß die anatomischen Kenntnisse dort bald jene Höhe erreichen werden, daß man solche Rückschlüsse ohne Gefahr wagen kann.

Der Vorwurf, daß nur einseitig mit Hartgebilden gearbeitet wird, trifft

übrigens in gleichem Grade wie den Paläoentomologen auch den Wirbeltierforscher, der oft auf einzelne Knochen oder Zähne angewiesen ist, und in noch höherem Maße den Malacozoologen, der seine Schwäche selbst ja kaum merkt, weil er von den meisten lebenden Formen auch nur die Schalen kennt!

Auf jeden Fall können wir heute verlangen, daß die Phylogenetiker, Tier- und Paläogeographen sich des von der Paläoentomologie aufgebrachten Tatsachenmaterials als eines wertvollen, ja unschätzbaren Behelfes auch wirklich bedienen und ihre bloß aus dem Studium der Gegenwartsfauna gewonnenen Hypothesen aufgeben, wenn die Paläoontologie dagegen spricht!

Die Trilobiten als Stammformen aller Gliederfüßer.

Noch in relativ jungen Lehrbüchern der Zoologie werden die Trilobiten anhangsweise, quasi als unbedeutender Seitenzweig der Crustaceen und speziell der Phyllopoden behandelt. Das stammt noch aus jener Zeit, in der man im Kreise der Zoologen alles Fossile mit Geringschätzung behandelte und speziell von den Trilobiten nur den Rückenschild kannte, der aus einem sogenannten „Cephalothorax“ mit oder ohne Facettaugen bestand und aus einer sich an diesen schließenden, mehr oder minder großen Zahl von Leibesringen, von denen mehr oder minder viele in der hinteren Leibesregion zu einem sogen. „Pygidium“ verschmolzen waren, jeder aus einem Mittelteil, der „Rhachis“, und aus den Seitenlappen oder „Pleuren“ gebildet. Damals waren noch die Gliedmaßen unbekannt, und man hatte daher wirklich keine Anhaltspunkte, nach denen man diese ältesten aller Arthropoden hätte in das System der Gegenwartsformen einreihen können. Schon nach der speziellen Ausbildung der erwähnten Körperteile, die mit allerlei Skulpturen versehen sind, war es möglich, eine enorme Zahl von Arten und Gattungen zu unterscheiden, von denen manche auch als Leitfossilien Bedeutung erlangten. Die Trilobiten finden sich in marinen Sedimenten vom untersten Cambrium an, erreichen im unteren Silur ihren Höhepunkt, um dann rasch abzunehmen und im Perm wieder vollkommen zu erlöschen.

Erst in jüngerer Zeit ist es gelungen, einiges Licht in die Organisation dieser Gruppe zu werfen und insbesondere Aufschluß über die Gliedmaßen einiger Arten zu bekommen. Das Ergebnis dieser Beobachtungen ist in Kürze folgendes: Der sogenannte Cephalothorax ist ein normaler Arthropodenkopf, an dem sich ein Paar einfacher, präoraler, vielgliedriger Fühler befinden und außerdem vier Paare von zweiästigen Mundgliedmaßen, ganz ähnlich jenen, die sich an den folgenden Rumpfsegmenten erkennen lassen. Der Kopf besteht also nur aus 6 Metameren (dem Augensegmente, Antennensegmente und 4 mit zweiästigen Gliedmaßen versehenen) und stimmt also in der Segmentzahl mit den tieferen Crustaceen, Insekten und Myriopoden im weiteren Sinne überein, während bei höheren Crustaceen eine Anlagerung von weiteren Rumpfsegmenten an den Kopfkomples er-

folgt, ebenso bei Arachnoideen, wo wir dann von einem Cephalothorax zu sprechen berechtigt sind. Die einfachen (ersten) Fühler bleiben bei Crustaceen, Insekten und Myriopoden erhalten, unterliegen aber in der Arachnoideenreihe (Cheliceraten) der Reduktion. Von den auf die Fühler folgenden Gliedmaßen des Kopfes ist in der Regel nur das erste Paar bei Crustaceen als typisch zweiästige Extremität erhalten, die sogenannten zweiten Fühler, die bei den Insekten und Myriopoden verloren gingen, bei den Cheliceraten die sogenannten Kieferfühler bilden. Die folgenden drei Gliedmaßenpaare zeigen wohl bei Crustaceen und zum Teil noch bei Insekten einen Rest von Zweiästigkeit, sind aber sonst schon viel höher spezialisiert, ebenso wie bei den Myriopoden, zu typischen Kiefern oder Mundwerkzeugen umgewandelt. Bei den Arachnoideen haben sie den Charakter einfacher Schreitbeine erreicht. Die Rumpfgliedmaßen, die bei den Trilobiten, soweit bekannt, noch alle homonom und zweiästig sind, finden sich in dieser Ursprünglichkeit bei keinem jetztzeitlichen Gliederfüßer mehr, wenn auch bei Crustaceen noch wenigstens an einzelnen Metameren relativ ursprüngliche Zustände herrschen.

Wir sehen schon aus dieser flüchtigen Skizze, daß ein „Anhängen“ der Trilobiten, hinten an irgend eine andere Arthropodengruppe ein Nonsens ist, denn man kann nur diese von jenen ableiten, aber nicht umgekehrt. Das ist heute wohl fast allen Zoologen klar, so daß ich mich über diesen Punkt nicht weiter auszusprechen brauche, umsomehr, als ja der paläontologische Befund in bezug auf die zeitliche Verbreitung genau dasselbe Resultat ergibt, da alle anderen Arthropodenreihen nach den Trilobiten auftreten. Erwähnenswert wäre noch, daß man heute auch schon allerlei über die Ontogenie der Trilobiten weiß. Sie entwickelten sich aus sehr kleinen oligomeren Larven, analog wie es noch heute alle niederen Crustaceen tun und wie es auch noch bei der Cheliceratenreihe, bei einzelnen Myriopoden und selbst bei Insekten andeutungsweise vorkommt.

An den jüngsten bekannten Individuen, die kaum einen halben Millimeter lang sind, finden wir einen Kopfteil, der anscheinend schon aus einigen nicht deutlich geschiedenen Segmenten besteht, und dahinter ein Endsegment oder Pygidium. Die weitere Segmentierung tritt dann im Laufe der weiteren Ausbildung zwischen Kopf und Endsegment in Erscheinung. Jedenfalls ist die Zahl der Gliedmaßen anfangs noch sehr gering, wenn auch vielleicht schon größer als bei den Naupliuslarven der Crustaceen. Seitenaugen scheinen in den Anfangsstadien noch zu fehlen und die ganze Entwicklung dürfte mit dem sogenannten Metanaupliusstadium beginnen. Die Zahl der Stadien, welche ziemlich allmählich zum reifen Tiere führen, dürfte recht groß sein, so daß wir viele Häutungen annehmen können. Allerdings wissen wir von der Organisation der Trilobiten noch immer nicht genug, um die hypothetische Ergänzung vollkommen entbehren zu können. So ist uns z. B. noch nichts über die Geschlechtsunterschiede

oder über die Lage der Genitalöffnungen bekannt, die bei den einzelnen Arthropodengruppen eine recht verschiedene ist. Da diese Organe bei den Arthropoden als Derivate der Nephridien oder Segmentalorgane gedeutet werden, welche von den annelidenähnlichen Vorfahren übernommen sind, können wir wohl annehmen, daß auch bei Urarthropoden noch, wie bei den Anneliden, Segmentalorgane auf vielen, wenn nicht auf allen Segmenten erhalten waren, von denen dann die verschiedenen Deszendentenreihen der Trilobiten nur an bestimmten Segmenten solche Derivate der Nephridien beibehielten, welche der Geschlechtsfunktion dienen, während die übrigen teils in Drüsen verschiedener Natur umgewandelt wurden, teils ganz verloren gingen. Wir werden an diesen Gedankengang später noch anknüpfen, unter Hinweis auf die beigegebenen Tabellen, welche die Segmentierungsverhältnisse bei den verschiedenen Arthropodengruppen zur Darstellung bringen sollen.

Die Hypothese von dem Vorhandensein zahlreicher Nephridien bei ursprünglichen Trilobiten, also des Bestehens eines noch primitiven Verhältnisses, wird übrigens durch einige paläontologische Daten erhärtet: 1. Es ist bei den Trilobiten noch kein als Genitalsegment charakterisiertes Metamer zu erkennen, 2. es ist noch — wenigstens meines Wissens — kein deutlicher Geschlechtsunterschied ausgeprägt, 3. die Eier waren sehr klein.

Dazu kommt noch, daß bei verschiedenen Trilobiten, wie z. B. *Isotelus gigas* Dekay, *Ogygia desiderata* u. a., an den Seiten des Körpers unter den Pleuren segmental angeordnete Organe, die „Panderschen Organe“, gefunden wurden, welche man fast mit Stigmen vergleichen könnte. Man hat sie mit Giftdrüsen oder auch inneren Kiemen vergleichen wollen, anscheinend aber noch nicht an ein Tracheensystem oder an Nephridien gedacht.

Auch über die innere Organisation der Trilobiten sind wir schon etwas unterrichtet. Wir wissen, daß der Darm noch wenig gegliedert war, aus einem kurzen Stomodaeum und Proctodaeum bestand, zwischen denen ein vorne weiterer, hinten sich verjüngender mittlerer Darmabschnitt lag. Das Rückengefäß zeigt viele Segmente und bildet einen langen Schlauch, der in seiner Gliederung an Apus erinnert.

Viel wurde schon über die Augen der Trilobiten geschrieben, doch scheinen diese Organe einen recht mannigfachen Bau zu haben und selbst bei nahestehenden Arten recht verschieden zu sein oder sogar ganz zu fehlen. Meistens sind gut ausgebildete Seitenaugen vorhanden, mit oder ohne deutliche Facetten. Manchmal sind außer diesen noch seitliche Ocellen zu finden und in vielen Fällen ist auch ein medianes Auge zu sehen, welches von einigen Autoren mit dem Parietalorgan, bezw. Naupliusauge verglichen wird und anfangs paarig gewesen sein soll. Andere wollen in diesen Bildungen nur Muskelansätze oder dergleichen sehen — wie ich glaube, mit Unrecht.

Die Frage über die Phylogenie der Trilobiten ist noch lange nicht geklärt, ja es herrschen geradezu diametral entgegengesetzte Ansichten. Es spielen dabei wieder jene Momente mit, die so häufig zu einer „inversen“

Phylogenie führen: „Wenig kommt vor viel und klein vor groß.“ Daher kommt z. B. die sicher falsche Ansicht, die augenlosen Formen seien die ursprünglichen. Da solche aber in verschiedenen Reihen auftreten und zweifellos mit verschiedenen, nicht blinden nahe verwandt sind, müßte man eine heterophyletische Entstehung der Augen innerhalb der Trilobitenreihe annehmen. Wir müssen also wohl die augenlosen Typen als reduziert betrachten. Ähnlich steht es mit der Segmentzahl: *Agnostus* wird oft als Urform angesprochen, weil er außer Kopf und Pygidium nur zwei oder drei Segmente besitzt. Er gleiche also auch als reifes Tier noch den oligomeren Larven — ein Beweis für Ursprünglichkeit. Sollen wir wirklich annehmen, daß alle Crustaceen von oligomeren naupliusähnlichen Geschöpfen abstammen? Ich glaube nicht, denn wenn auch Nauplius eine Urform der Crustaceenlarven darstellt, so ist damit nicht gesagt, daß die Urcrustaceen alle im Reifezustande oligomere Nauplien waren. Man sollte doch das Rekapitulations- oder biogenetische Grundgesetz nicht in diesem Sinne in phylogenetische Betrachtungen einführen, denn sonst müssen wir weitergehen und es käme immer wieder zur Annahme heterophyletischer Entwicklungen aller möglichen Organe, die sicher nicht mehrmals entstanden sind. In neuerer Zeit versucht man es, die heteronom segmentierten Trilobiten, also die Formen mit großem, durch Verschmelzung von Segmenten entstandenem Pygidium, als ursprüngliche hinzustellen — eine Denkweise, der ich mich nicht anschließen kann, denn ich habe mich stets überzeugt, daß die primäre Homonomie bei allen Arthropoden ursprünglicher ist als die Heteronomie. Ich muß also unter den Trilobiten die homonom-polymeren Typen, wie z. B. *Triarthrus*, als Urformen betrachten, umso mehr, als bei ihnen die Zahl der Segmente noch nicht streng limitiert ist.

Ich bin überzeugt, daß die Trilobiten schon lange vor dem Beginn der cambrischen Periode aus bereits polymeren, homonom segmentierten Anneliden (Chaetopoden) entstanden sind, bei denen ja schon segmentale zweiästige Parapodien und Verschmelzung mehrerer (bis fünf) Segmente mit dem ursprünglichen Kopflappen oder Acron vorkommen. Nicht aus oligomeren Würmern. Da die Trilobiten bereits im Cambrium sehr reich differenziert und weit verbreitet sind, kann man ja leicht begreifen, daß Zwischenformen zwischen Chaetopoden und ihnen existierten, die uns noch unbekannt sind und bei denen die typischen Arthropodencharaktere, vor allem die Augen, das feste Integument und die Segmentierung des Muskelschlauches begannen. Auf Spekulationen, wie dieser Prozeß verlaufen sein mag, will ich mich nicht einlassen, denn ich halte sie vorläufig für wertlos.

Auch will ich es vermeiden, weitergehende Schlüsse aus dem Bau der verschiedenen Trilobiten auf ihre Lebensweise zu ziehen, da dies schon von anderen Autoren (Dollo u. a.) besorgt wurde, auf deren Arbeiten ich verweise. Ich möchte nur betonen, daß die Trilobiten Bewohner des Meeres waren, mit Hilfe ihrer Gliedmaßen atmen, schwimmen, aber auch laufen und vermutlich wühlen konnten. Es scheint, daß ihr Hauptlebensraum die

Flachsee war und daß manche Formen auch wenigstens vorübergehend ans Land gehen konnten.

Bilden die Trilobiten wirklich den Ausgangspunkt für alle Arthropodenreihen, so müßten einerseits unter den Trilobiten Formen zu finden sein, welche wenigstens in gewissem Sinne zu einer dieser Reihen hinneigen und anderseits unter den ältesten Fossilien dieser Reihen Formen, welche noch, in einer oder der anderen Beziehung wenigstens, Trilobitencharaktere erkennen lassen. Beides ist der Fall.

Am besten zu verfolgen ist eine *Stufenreihe*, die von echten typischen Trilobiten zu den Spinnentieren hinüberführt. Ich lege dabei auf das Wort *Stufen* die Betonung, da ich nicht behaupten will und kann, daß die hier anzuführenden Typen gerade voneinander abstammen. Es gab ja vermutlich je eine ganze Reihe von Arten und selbst Gattungen, welche auf einer der Stufen standen, so daß wir noch nicht in der Lage sind, eine geschlossene phylogenetische Reihe, eine Ahnenreihe, aufzuzeigen. Das schmälert jedoch den Wert der vorliegenden Formen keineswegs, denn wir wollen ja vorläufig nur wissen, ob die Konstruktion einer von den primitiven Trilobiten, also von den Ur-Arthropoden, zu den modernen Typen führenden Linie als Hypothese eine Berechtigung besitzt. Und das wird niemand mehr leugnen wollen, der von solchen homonom segmentierten Typen, bei denen die Zahl der Metameren noch nicht fixiert war, wie etwa von *Triarthrus*, ausgeht und neben ihnen schon im Cambrium Elemente findet, die zweifellos noch zu den Trilobiten gehören, aber schon genau dieselbe Segmentzahl von 21, bzw. 22 (d. i. $6 + 14$) zeigen, die für tiefstehende Glieder der Cheliceratenreihe so charakteristisch ist und bei welchen Formen — es handelt sich um *Olenellus* aus dem Cambrium — das Endsegment zu allem Überflusse bereits mit einem unpaaren langen Schwertanhange versehen ist, aber keine Cerci trägt. Fühler, Komplexaugen und zweiästige Gliedmaßen stimmen noch mit jenen der Trilobiten überein, ebenso die sogenannten Pleurenplatten der Segmente.

Bei dem von Dunbar sehr gut abgebildeten *Olenellus Getzi* (1925) besteht der Kopf wohl zweifellos noch aus der ursprünglichen Zahl von sechs Segmenten, wie bei allen typischen Trilobiten und es sind Augen und Fühler ganz ähnlich wie etwa bei *Triarthrus*. Hinter dem Kopfe folgen dann 14 deutliche Segmente, die frei sind und kein Pygidium bilden. Dann folgt der lange Fortsatz, den man wohl mit dem Telson eines *Limulus* vergleichen kann. Cerci sind nicht zu sehen. Wenn wir nun annehmen, daß sich drei Segmente des Rumpfes dem Kopfe angliederten, so ergibt sich die der Cheliceratenreihe ursprüngliche Zahl von neun des Cephalothorax und zwölf Segmenten des Rumpfes — vom Telson abgesehen. Sollte das ein Zufall sein? Dann finden wir, gleichfalls schon im Cambrium, etwas höher entwickelte Typen, die in die Gruppen *Limulava* und *Aglaespina* (*Emeraldella*) gestellt werden, auch noch die Fühler, die gesamte Segmentzahl, die Augen und den unpaaren Schwanzanhang besitzen, den wir bei dem Trilobiten *Olenellus* fanden, die aber in der Heteronomie der Segmente und Glied-

maßen bereits weiter vorgeschritten sind, da bei ihnen dem Kopfe bereits weitere drei Segmente angeschlossen sind. Sie unterscheiden sich also von den echten Cheliceraten, z. B. den Skorpionen, hauptsächlich nur mehr durch die normalen ersten Antennen. Es ist gewiß richtig, daß das bisher beschriebene Material noch recht bescheiden ist und manche Fragen nicht beantwortet, doch ist wohl nicht zu verkennen, daß sowohl Beziehungen zu den Trilobiten als auch zur Cheliceratenreihe bestehen.

Sidneya inexpectans Walc., ein Tier von etwas an Eurypteriden erinnerndem Habitus zeigt einen sehr breiten Kopf mit seitlichen Komplexaugen, hinter dem 9 breitere und 2 oder 3? schmälere Segmente folgen, an welche sich ein Telson schließt, neben dem sich flossenartige Platten finden. An der Unterseite des Kopfes fand sich ein großes Hypostoma und 5 Paare von Gliedmaßen, deren erstes vielgliedrige Antennen darstellt, während das 3. komplizierte Klauen darstellt, das 4. und 5. breite („stocky“) Endopodite. Die Coxopodite des 3.—5. Paares haben breite Gnathobasen und bilden starke Kiefer. Die 9 ersten Segmente des Rumpfes tragen je 1 Paar breiter, von Raymond bei den Trilobiten als Exopoditen bezeichneter, ähnlicher Beinäste (denn der andere Ast wurde nicht gesehen). Segment 10 und 11 scheinen keine Anhänge zu haben (vielleicht sind es die Flossen?). Näheres bei H e n r i c k s e n, der betont, daß sich in diesem Fossil Charaktere der Trilobiten, Merostomen und Crustaceen (Branchiopoden) vereinigt finden.

Strabops Thacheri Beecher ist auch eine eurypteridenähnliche Form aus dem Cambrium mit breitem Kopfabschnitt, hinter dem 12 Segmente und ein verlängertes Telson folgen. Seitliche Augen vorhanden. Von Gliedmaßen wird nichts ausgesagt.

Aglaspis Eatoni Whitfield. Eine obercambrische Form mit großem Kopf oder ? Cephalothorax, etwa 8 Körpersegmenten von trilobitenähnlichem Aussehen und einem an Xiphosuren erinnernden Telson. Gehört vielleicht noch zu den Trilobiten.

Molaria spinifera Walcott und *Habelia optata* Walcott aus dem Mittelcambrium haben einen trilobitenähnlichen Kopf und freie Körpersegmente mit Seitenlappen, deren Zahl verschieden angegeben wird: 7 oder 12. Sicher sind vielgliedrige Antennen und zweiästige Gliedmaßen auf Kopf und Rumpf, deren Zahl nicht genau angegeben ist. Das Telson ist xiphosurenähnlich.

Emeraldella Brocki Walcott aus dem Mittelcambrium, hat einen Cephalothorax von fast gleicher Länge und Breite und einen Körper, an dem deutlich 10 breitere und 2 schmälere Segmente zu zählen sind, erstere tragen zweiästige Gliedmaßen. Am Kopf sind außer den einfachen ersten Antennen ein langes Hypostoma und ? 5 Anhangspaare zu sehen, an denen wieder 2 Äste unterschieden werden.

Leancoilia superlata Walcott aus dem Mittelcambrium ist = *Emeraldella micrura* Walcott und gehört nicht in dasselbe Genus wie *Brocki*. Nach der Zahl der Segmente, den Gliedmaßen und dem langen Telson gehört das Tier wohl auch in dieselbe Gruppe wie die vorhergehenden.

Wir sehen also hier eine Reihe von Formen mit noch gut erhaltenen 1. Antennen und bereits der gleichen Segmentzahl, wie wir sie dann bei den Gigantostraken und Xiphosuren sowie bei den Skorpionen finden, wo aber überall die 1. Antennen schon verloren sind, aber das schon bei dem Trilobiten *Olenellus* gut ausgebildete Telson erhalten ist. Die eben besprochenen cambrischen Formen besitzen (wohl alle) noch freie zweiästige Rumpfgliedmaßen so wie die Trilobiten, von denen sie ja ganz zweifellos abstammen. Selbst „Pleuren“ sind noch zu sehen.

Im Silur sind anscheinend diese ganz ursprünglichen Typen bereits verschwunden, beziehungsweise in ihrer Organisation viel weiter vorge-schritten.

An diese Formen kann man nun zwanglos die Gruppe der Gigantostroken (Merostomen) oder „Riesenkrebse“ schließen und außerdem die Gruppe der Xiphosuren oder Schwertschwänze, die beide nicht voneinander abstammen können, sondern nur von Urformen, welche vermutlich noch auf der Stufe der Aglaspinen standen, jedoch schon die Antennen eingebaut hatten, falls sich nicht annehmen läßt, daß dieser Schwund heterophyletisch zustande kam. Bei den Xiphosuren sind die Rumpfsegmente verschmolzen, aber sie haben freie Gliedmaßen behalten, die offenbar auf den zweiästigen Typus hinweisen, während bei den Gigantostroken bereits eine ähnliche Modifikation der Rumpfbeine platzgriff, wie wir sie bei den Skorpionen finden. Auffallend ist die Ähnlichkeit der *Limulus*-Larven mit Trilobiten!

Da bei den meisten Riesenkrebsen eine weitgehende Heteronomie der Gliedmaßen des Cephalothorax zustande kam, können wir bei der Ableitung der Skorpione trotz der Übereinstimmung in der Segmentierung nicht mehr an solche höhere Formen denken, sondern höchstens noch an Typen wie etwa *Eusarcus scorpionis* Gr. u. Pitt., bei denen zu allem Überflusse auch schon die Krümmung des Telson und eine sehr weitgehende habituelle Übereinstimmung zu bemerken ist.

Ob einige alte Formen wie *Naraoia* Walc., *Neolimulus* Woodw. aus dem Obersilur, *Bonodes*, *Hemiaspis* aus dem Silur, bei denen die Körpersegmente meist noch frei sind, auch schon in die Gruppe gehören, bedarf erst näherer Untersuchung, da nichts über die Gliedmaßen bekannt ist.

Alle diese Formen waren so wie die Trilobiten anscheinend noch Bewohner des Meeres, sicher aquatile Tiere, die mit ausgesprochenen Schwimmbeinen versehen waren.

Im Silur beginnt, wie erwähnt, auch schon die gleichfalls noch heute lebende Gruppe der Skorpione mit Formen, welche den heute lebenden in bezug auf die Segmentzahl und Gliedmaßen fast vollkommen gleichen. *Palaeophonus* hat, wie seine heute lebenden Epigonen, die beiden ersten Gliedmaßenpaare des Cephalothorax als Scheren ausgebildet. Die 4 folgenden dagegen, die heute als klauentragende Schreitbeine bekannt sind, waren damals noch einfacher gebaut, aber nicht wie bei Gigantostroken Ruderorgane. Es wird angenommen, daß diese Ur-Skorpione Wassertiere

waren, was ganz gut möglich sein kann. Da die späteren Skorpione alle echte Landtiere sind, meinen einige Forscher, welche noch auf dem Standpunkte stehen, die Ur-Arachnoideen seien Landtiere gewesen, es handle sich in diesen silurischen Ahnen eben um Tiere, bei denen die (als sekundär betrachtete) aquatile Lebensweise beginne, während ich der Ansicht bin, daß bei ihnen gerade im Gegenteile die ursprüngliche aquatile Lebensweise (Trilobiten, Gigantostroken, Xiphosuren) aufhöre. Das stimmt mit der Zeitfolge wohl besser als die andere Ansicht.

Es würde den Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten, wollten wir hier noch weiter auf die Stammesgeschichte der höheren Spinnentiere eingehen. Wir können uns damit begnügen festzustellen, daß die Tendenz zu einer immer weiter gehenden Verschmelzung der Metameren und zu einer Auflösung der ursprünglichen Komplexaugen in Einzelaugen sowie zu einer fortschreitenden Reduktion der Gliedmaßen besteht.

An Reminiszenzen an die noch trilobitenähnlichen polypoden Ahnen fehlt es keineswegs, und ich brauche diesbezüglich nur auf die erwähnten trilobitoiden Larven von *Limulus* und auf die embryonalen Gliedmaßenanlagen hinzuweisen, die sich nicht nur bei Skorpionen finden.

Von älteren paläozoischen Spinnentieren sind außer Skorpionen nicht allzuviele Formen bekannt: Einige Pedipalpen (wie *Geralinura*) aus dem Carbon, haben deutlich segmentiertes Präabdomen und eine dünne, gegliederte Fortsetzung desselben. Die ausgestorbene Gruppe der *Anthracomarti* mit ihrer eigenartigen Segmentierung scheint den Opilioniden nahe zu stehen. Alle anderen fossilen Formen, so namentlich die Milben, sind nur aus den jüngsten Schichten sicher bekannt.

Weniger auffallend ist die Brücke, die von den Trilobiten zu den Crustaceen hinüberführt, denn der Unterschied zwischen den beiden Gruppen ist ja im Grunde so gering, daß man mit einem gewissen Rechte die erstere Gruppe einfach als primitivste Unterabteilung der zweiten auffassen könnte. Wir finden demgemäß auch schon im Cambrium neben den Trilobiten recht ursprüngliche Crustaceen, die man bereits zu den Phyllopoden rechnen kann, und weitere Funde werden sicher die Kluft noch mehr verwischen. Zu diesen Ur-Phyllopoden rechne ich z. B. *Marella splendens* Walc. Es ist ja bekannt, daß gerade in der Gruppe der Krebstiere bei tieferstehenden Formen noch die ungestielten Komplexaugen vorkommen, häufig auch noch Äquivalente der Trilobitenpleuren und typische zweiästige Gliedmaßen. Die ersten einfachen Antennen sind erhalten, aber die ursprünglich gleichartigen folgenden vier Kopfgliedmaßenpaare haben sich verschieden ausgebildet, jedoch, auch abgesehen von den 2. oder zweiästigen Antennen, Reste der Zweiästigkeit beibehalten, selbst dann noch, wenn die Umwandlung zu Kauwerkzeugen schon weit vorgeschritten ist. Die Zahl der Metameren ist bei den primitiven Crustaceen noch ebensowenig streng fixiert wie bei den Trilobiten und der Kopfkomples besteht ursprünglich noch aus der gleichen Segmentzahl (6), an welche sich bei höheren Typen (heterophyletisch) noch einige Ringe anschließen, ganz analog wie in der Reihe der Cheliceraten.

Eine fast intermediäre Form ist die erwähnte *Marella splendens* Walc. aus dem Cambrium, bei der noch alle Segmente trilobitenähnliche zweiästige Beine tragen, während die Pleuren der Segmente fast verschwunden sind. Das Tier erinnert durch die Duplikatur des Kopfes fast an *Apus*. Jedenfalls finden sich schon unter den cambrischen Urphyllopoden solche mit *Apus*-ähnlicher Duplikatur, die den Körper z. T. überdeckt, neben solchen mit freien Segmenten, Formen mit vielen und solche mit wenigen Gliedmaßen, ganz so wie heute. Nach H e n r i c k s e n gehören von diesen alten cambrischen Formen zu den schalenlosen: *Opabinia* Walc., *Yohoia* Walc., zu den schalentragenden: *Burgessia* Walc. Andere Formen wie z. B. *Hymenocaris* Salter u. a. werden für *Leptostraca* gehalten, von anderen Autoren aber auch für Phyllopoden.

Daß sich schon in präcambrischer Zeit verschiedene Formenreihen von Crustaceen aus alten Trilobiten (Ur-Arthropoden) herausbildeten, kann keinem Zweifel unterliegen, denn wir finden schon vom Cambrium an relativ hochspezialisierte Typen wie O s t r a c o d e n (Muschelkrebse) mit ihrer Schalenduplikatur und reduzierter Segmentzahl. Im Silur finden sich bereits C i r r i p e d i e n, die ja auch zu den hochspezialisierten Typen gehören, trotz ihrer zweiästigen Beine. C o p e p o d e n sind zwar noch nicht gefunden worden, doch kennt man bereits aus der Trias die von H a n d l i r s c h beschriebenen *Archicopepoda*, welche als Bindeglied zwischen den hochstehenden Copepoden und primitiven, fast an Trilobiten erinnernden Vorfahren gelten können, bei denen noch die typischen zweiästigen Gliedmaßen und seitlich sitzende Komplexaugen zu finden sind. R a y m o n d möchte dieses Tier fast mit den cambrischen Typen *Sidneya*, *Emeraldella* etc. vergleichen. Da es wohl nicht möglich sein wird, die Archicopepoden von Phyllopoden abzuleiten, wird wohl kaum etwas anderes möglich sein, als die Annahme uns noch unbekannter paläozoischer Zwischenglieder.

Zu den sogenannten Malacostraken-Krebsen gehören von altpaläozoischen Formen höchstens einige, die mit Phyllocariden verglichen werden, weil sie eine gewisse Ähnlichkeit mit *Nebalia* und Verwandten zu haben scheinen. Man hat sie als *Hymenocaris*, *Ceratiocaris*, *Echinocaris*, *Elymocarid* usw. bezeichnet, ohne aber ihre Stellung genau feststellen zu können. Es ist leicht möglich, daß es sich um Phyllopoden handelt. Bei diesen Formen kommen auch noch zweiästige Beine vor. Im Carbon finden sich dann einige Formen, die anscheinend zu den Syncariden gehören, welche noch heute als Relikte vorkommen: *Gampsonyx* u. a. Auch bei ihnen gibt es noch zweiästige Gliedmaßen, aber keinen Rückenpanzer.

Im Devon wurden dann sichere I s o p o d e n (Asseln) entdeckt (*Oxyuropoda ligioides* Carpenter u. a.), die in der Körperform an Trilobiten erinnern, breite Segmente mit Pleurenplatten haben, sitzende Seitenaugen, aber jedenfalls schon um ein Segment mehr am Kopf als die Ur-Crustaceen. Zu den alten Isopoden gehören wohl auch die riesigen Arthropleuriden des Carbon. D e c a p o d e n werden auch schon aus dem Carbon angegeben: *Anthrapalaemon* Salt., doch fällt ihre Hauptentwicklung in das

Mesozoikum, wo wir viele Typen finden, die den rezenten bereits sehr nahe stehen.

Recht lückenhaft ist leider noch das paläontologische Beweismateriale für eine Ableitung der sogenannten *Myriopoden*, also der *Progoneaten* oder *Diplopoden* oder *Chilognathen* einerseits und der *Opisthogoneaten* oder *Chilopoden* anderseits. Die Zahl der Segmente, welche sich an den ursprünglich gebliebenen Kopf schließen, ist nur bei einzelnen Spezialgruppen fixiert, wechselt aber ursprünglich sehr. Die ersten, einfachen Fühler sind erhalten, die zweiten dagegen rückgebildet, die drei folgenden Kopfgliedmaßenpaare (Kiefer) sind stark spezialisiert, die Rumpfsegmente und ihre Gliedmaßen scheinbar noch recht homonom, aber doch insofern modifiziert, als bei den *Opisthogoneaten* das erste postcephale Segment die bekannten Giftklauen trägt und bei den *Progoneaten* viele Segmentpaare zu sogenannten Doppelsegmenten vereinigt sind. Die Genitalöffnung liegt bei der einen Gruppe ganz unabhängig von der Zahl der vorhandenen Segmente, immer bei ♂ und ♀ hinten am letzten (prätelialen) Ringe, bei der anderen Gruppe dagegen immer vorne am dritten postcephalen Segmente. Über die Atmungsorgane werden wir in einem eigenen Abschnitte sprechen.

Es hat natürlich bei den konservativen Zoologen etwas befremdet, daß ich diese rein terrestrischen Gruppen, bei denen heute so gut wie keine Spur von Zweiästigkeit der Gliedmaßen mehr zu sehen ist, trotzdem direkt von Trilobiten abzuleiten wagte. Man war eben, wie wir später sehen werden, allzusehr durch die auf die Haeckelschule zurückgehende Reihe: *Peripatus*-*Myriopoden*-Insekten eingestellt, um sich rasch einer ganz neuen Denkweise anpassen zu können. Es würde das viel leichter gelingen, wenn noch irgend ein Tausendfüßer existierte, der wenigstens teilweise aquatisch lebte und irgendwo noch zweiästige Gliedmaßen besäße, etwa so wie der berühmte *Limulus* in der Cheliceratenreihe. Leider ist noch kein solches Tier lebend gefunden worden, aber die Paläontologie bietet uns doch einige, wenn auch etwas dürftige Anhaltspunkte dafür, daß früher solche Formen existierten. *Fritsch* und *Scudder* haben carbonische Formen beschrieben, die in jene Gruppe gehören, bei welcher Doppelsegmente ausgebildet sind. Bei diesen Tieren finden sich nun zweierlei Typen von Endästen der Gliedmaßen, also von sogenannten *Telopoditen*: die einen einfach wie an den Beinen der lebenden Formen, die anderen ruderartig. Allem Anscheine nach — soweit man sich auf die Bilder von *Fritsch* verlassen kann — handelt es sich hier um zwei Äste einer Gliedmaße und es ist wohl kein Zufall, daß *Scudder* in seiner Rekonstruktion einen solchen Tausendfüßer halb noch im Wasser, halb schon an der Luft abbildet! Es gibt aber noch andere Momente, welche für meine Ansicht sprechen, und zwar das Vorkommen von recht breiten Typen im Carbon, bei denen sogar pleurenähnliche Erweiterungen der Tergite vorkommen (*Fritsch*), und der Nachweis gut erhaltener Komplexaugen, die ja bekanntlich bei den lebenden Typen fast ausnahmslos in Einzelaugen aufgelöst sind.

Vor dem Carbon, aus dem die erwähnten Fossilien stammen, gab es auch schon myriopodenähnliche Tiere, doch sind die Reste vorläufig noch zu mangelhaft erhalten (oder beschrieben?). Jedenfalls war die Gruppe schon im Devon und Silur vorhanden.

Einige aus dem Devon von Schottland durch Peach beschriebene Formen (*Archidesmus loganensis* Peach und *Kampecaris forfarensis* Page), sind breite Formen mit pleurenähnlicher Verbreiterung der Segmente und sollen nur je ein Beinpaar auf jedem Segmente haben, also anscheinend noch keine Doppelsegmente. Diese Beine sind gegen das Ende verbreitert. Die Sternalplatten sind breiter, die Beine also weiter voneinander entfernt als heute. Die Augen waren aus zahlreichen Facetten gebildet und erinnern an jene von *Phacops* (*Trilobita*).

Als letzte und für uns interessanteste Gruppe wollen wir nun die Insekten besprechen, über deren Abstammung, wie ich aus der neueren Literatur entnehme, trotz aller von mir im Verlaufe der letzten 20 Jahre vorgebrachten Argumente noch immer verschiedene Ansichten herrschen. Ich will daher nochmals die wichtigsten Beweise vorbringen, welche gegen die verschiedenen anderen Theorien sprechen und meine Trilobitentheorie auf immer festeren Boden stellen. Hier möchte ich nur kurz noch vorausschicken, daß wir in einem gewissen Sinne auch schon bei Trilobiten Formen treffen, welche in bezug auf bestimmte Organe eine Stufe erreicht haben, auf der Insekten stehen. Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, daß es sich gerade in diesen Formen um direkte Vorfahren der Insekten handelt, sondern nur um Typen, welche zeigen, daß so manche bei Insekten zu beobachtende Gestaltung aus der Organisation eines primitiven Trilobiten hervorgehen kann:

Ein echter typischer Trilobit aus dem Cambrium, *Neolenus serratus* Rom., zählt bereits die für Insekten typische Segmentzahl und besitzt außerdem typische vielgliedrige Cerci.

Manche Trilobiten, wie z. B. *Aeglina prisca* Barr. haben einen bereits sehr insektenähnlichen Kopf mit großen Augen und außerdem auf der Stirne drei einfache Augen oder Ocellen, wie sie für die Insekten so charakteristisch sind.

Bei den Jugendformen von *Olenellus* aus dem Cambrium sind die Pleurenplatten der Segmente heteronom geworden und an jenen Segmenten, die bei Insekten Flügel tragen, stark vergrößert.

Die Abstammung der Insekten.

Es ist psychologisch leicht erklärlich, wenn sich noch immer Forscher finden, welche den Ausgangspunkt aller Stämme und Entwicklungsreihen in möglichst kleinen Formen suchen, denen „noch dies oder jenes fehlt“, was bei den „höheren“, „vollkommeneren“ Formen vorhanden ist. Klein kommt vor groß und wenig vor viel! Dieser Gedankengang mag seine Richtigkeit haben, wenn wir die Evolution des gesamten Tierreiches ins

Auge fassen, eventuell noch jene der großen Phyla, also der Hauptstämme; er verliert aber seine Geltung, sobald wir uns mit einzelnen Zweigen dieser Stämme befassen, denn hier wird von der Natur allzuoft der umgekehrte Weg eingeschlagen, und es muß von Fall zu Fall entschieden werden, was ursprünglich einfach und was vereinfacht ist. Wenn wir die Reihe der Gliedertiere oder *Artikulate*n von trochophoraähnlichen, kleinen, einfach organisierten Wesen ableiten dürfen, so ist es schon nicht mehr statthaft, denselben Gedanken etwa auf den Zweig der Gliederfüßer oder Arthropoden zu übertragen, der jedenfalls schon von vielgliedrigen, mit allerlei höheren Organen ausgestatteten Anneliden entspringt und nicht wieder von kleinen oligomeren Formen. Daran wird durch die Tatsache des Vorkommens solcher Oligomeren (*Nauplius* etc.) in der ontogenetischen Entwicklung der vielgliedrigen Formen nichts geändert. Noch viel weniger statthaft wäre es begreiflicherweise, den Ausgangspunkt für die einzelnen Reihen der Arthropoden wieder in solchen dürftig organisierten Kleintieren zu suchen und etwa die Cheliceraten von kleinen augenlosen Milben, die Crustaceen von augen- und beinlosen parasitischen Copepoden und die Insekten von Fliegenmaden abzuleiten. Das fiel doch niemandem ein, wird man sagen. Ich werde aber im Laufe meiner Ausführungen zeigen, daß die eingangs erwähnte, psychologisch ja erklärliche Denkweise bis in die all jüngste Zeit und noch heute auch auf unserem Gebiete gar manche schöne Blüte lieferte. Hat man doch vor noch nicht allzulanger Zeit den Versuch gemacht, das ganze enorme Reich der Insekten von zwerghaften Proturen, also von Tierchen, welche ihre Augen und Fühler verloren haben, abzuleiten, oder die durch Parasitismus reduzierten Strepsiteren als Urkäfer zu erklären! Und soeben ist wieder eine Arbeit erschienen, welche die Collembolen zum Ausgangspunkte der Insekten und Myriopoden nimmt!¹

¹ Tillyard (1930), dem wir gewiß für eine wertvolle Bereicherung unseres Wissens über fossile Insekten Dank schulden, verwirft in seiner neuesten Arbeit so ziemlich alles, was bisherige tiefere Studien an phylogenetischer Erkenntnis gebracht haben und entwirft ein Entwicklungsschema, welches bei oligomeren Formen beginnt und, von Collembolen ausgehend, über die Proturen zu den Entotrophen und Thysanuren aufsteigt, aus denen schließlich die Pterygoten hervorgingen. In parallelen Linien steigt es dann einerseits über die Schizotarsien zu den Chilopoden und anderseits von den Symphylen zu den Pauropoden (!) und Diplopoden auf. Ich glaube nicht, daß ihm auf diesem Wege viele ernste Forscher folgen werden, denn man ist wohl heute längst darüber einig, daß Collembolen, Pauropoden, Symphylen und Schizotarsier, ebenso wie Proturen und Entotrophe-Apterygoten hochspezialisierte Endglieder sind. Ich glaube nicht, daß es notwendig ist, abermals den Beweis für diese Dinge zu erbringen, die ja wohl schon als erledigt zu betrachten sein dürften. Was Tillyard an Beweisen vorbringt, beruht vorwiegend ja doch wieder nur auf denselben Denkfehlern, über welche wir ja schon oft unsere Meinung geäußert haben. Da in der Arbeit keinerlei einwandfreie paläontologische Belege erbracht werden als einzig und allein die höchst problematischen, winzigen, nicht einmal mit voller Sicherheit als Arthropoden zu erkennenden sogenannten „Collembolen“ aus dem Old Red (Devon) von Schottland, scheint mir die ganze neue Theorie doch auf gar zu schwanken Füßen zu stehen, um ernst genommen zu werden. Darüber kann uns auch

Da echte typische Flügel nur bei Insekten vorkommen, lag es nahe, sie für eine Erwerbung dieser Gruppe zu halten und Ur-Insekten zu suchen, welche noch keine Flügel haben. Man wußte wohl schon, daß es in fast jeder Insektengruppe zur mehr oder weniger weitgehenden, ja auch völligen Reduktion der Flugorgane kommen könne, und unterschied bald (Brauer) zwischen diesen sekundär flügellosen und den, wie man wohl mit einer gewissen Berechtigung annahm, primär flügellosen oder Apterygogenen, wohin man zunächst die Thysanuren, Campodeiden, Japygiden und die Collembolen, später auch noch die Proturen stellte. Schon J. Lubbock betrachtete, so wie Brauer, speziell die *Campodea* als ein sehr primitives Insekt, und bald bürgerte sich der Name Ur-Insekten, teils für *Campodea* allein, teils für alle Apterygogenen gebraucht, recht allgemein ein, doch herrschte bald Meinungsverschiedenheit in bezug auf die Art der Entwicklung des großen Stammes der Pterygogenen aus Apterygogenen und über die Abstammung dieser letzteren.

Heute sind wir endlich so weit, sagen zu können, daß von all diesen sogenannten Ur-Insekten höchstens noch die echten Thysanuren, also *Machilis* und *Lepisma* im weiteren Sinne, eine hinlänglich ursprüngliche Organisation besitzen, um als Basis für eine phylogenetische Speku-

die scheinbar so weitgehende Genauigkeit in der Beschreibung von Details dieser winzigen Gebilde nicht hinwegtäuschen. So lange wir somit nichts über die Organisation wissen und keine Ahnung davon haben, wie Kopf, Thorax, Abdomen beschaffen waren, läßt sich über solche Funde gar nichts aussagen, was phylogenetischer Erörterung dienen könnte. Das wird mir wohl jeder unvoreingenommene Forscher zugestehen, wenn er diese problematischen Restchen mit dem reichen Belegmateriale vergleicht, welches uns in den Trilobiten, Merostomen, Aglaspinen, Palaeodictyopteren und sonstigen fossilen Arthropoden zu Gebote steht! Wohin Tillyards haltlose Spekulationen führen, zeigt sich mit hinlänglicher Deutlichkeit schon daran, daß er zu seiner Hypothese die etwa fünfmalige selbständige Entstehung des Facettenauges braucht. Ich brauche nur die einmalige Entstehung, aber die sich unendlich oft wiederholende Rückbildung dieser hochkomplizierten und überaus charakteristischen Organe, die ja in vielen Fällen ganz zwanglos zu erklären ist. In Bezug auf die Flügel, Gliedmaßen, Tracheenkiemen u. a. verweise ich, um unnütze Wiederholungen zu vermeiden, auf die verschiedenen Abschnitte in Schröder, Kükenthal und in vorliegendem Buche. Meinem Freunde Tillyard aber möchte ich doch dringend empfehlen, sich ein Bild des cambrischen *Neolenus serratus* auf seinen Schreibtisch zu stellen und nach längerer Betrachtung desselben selbst zu entscheiden, ob es nicht besser wäre, die devonischen Restchen vorläufig als dubiosa zu betrachten und liegen zu lassen, bis vollständigeres Material vorliegt, denn, wenn Tillyard (S. 11) behauptet, er sei imstande gewesen zu beweisen, die fraglichen Devonfossilien seien „closely resembling living Poduridae“, so ist das einfach nicht wahr! Wenn er es als „grave mistake“ bezeichnet, daß ich bei all meinen Trilobitenfiguren „entirely ignore the separation of the pygidium from the thoracic region“, so ist er auch da in ein grave mistake verfallen, da eben die ursprünglichen Trilobiten noch kein gesondertes Pygidium besaßen. Nur von solchen primitiven Formen kann man die Arthropodenreihen ableiten, aber sicher nicht von bereits hochspezialisierten. Man würde da in den gleichen Fehler verfallen, der die ganzen Arbeiten Tillyards beherrscht. Ich bedauere, daß sich Tillyard zu dieser Arbeit verleiten ließ.

lation gelten zu können, denn nur bei ihnen sind Komplex- und Stirnaußen normal erhalten, die Segmente in der Normalzahl, welche sich aus dem Studium der Pterygoten ergab und embryologisch bestätigt wird, also in der Zahl von 20 (+ Telson) nachweisbar; Fühler und Cerci entsprechen jenen anderer primitiver Insekten, die Mundorgane sind frei und ähnlich gebaut wie bei den tieferen Gruppen der kauenden Pterygoten, vielleicht sogar in einigen Punkten noch primitiver. Es finden sich an den Thorakalbeinen Hüftgriffel, die auf eine Herkunft von zweiästigen Gliedmaßen deuten, und an der Unterseite der Abdominalsegmente sind gleichfalls Beinrudimente mit Coxalorganen erhalten geblieben. Da auch die innere Organisation als ziemlich primitiv zu betrachten ist und die Atmung bereits durch ein normales Tracheensystem mit thorakalen und abdominalen Stigmen erfolgt, müssen wir heute wohl sagen, daß es sich um relativ ursprüngliche Tiere handelt. Man konnte sich vorstellen, daß solche Tiere Flügel bekamen und so den Ausgangspunkt für die anderen Insekten bildeten. Woraus diese Flügel entstanden sein könnten, darum kümmerte man sich nicht viel, denn es herrschte stets zwischen den Forschern eine ganz bedeutende Uneinigkeit in Betreff der Genese dieses so überaus wichtigen Organsystemes, welches den Insekten eine so dominierende Stellung im Tierreiche verschaffte.

Daß die Campodeiden, die man früher für ganz besonders primitiv hielt, es in Wirklichkeit nicht sind, bedarf keiner weiteren Erörterung mehr, denn ein augenloses Geschöpf mit so reduzierten, in den Kopf versenkten Mundorganen und reduziertem Tracheensystem eignet sich nicht als Stammform; man müßte dann annehmen, daß die so typischen Augen in den verschiedenen Reihen der Arthropoden selbständig entstanden seien. Ähnlich wie *Campodea* verhält sich auch *Japyx*, dessen zu Zangen umgewandelte Cerci einen Autor veranlaßten, die Ohrwürmer (*Dermapteren*) direkt von *Japyx* abzuleiten und dann weiter die anderen Insekten von Ohrwürmern! Inverse Phylogenie, wie so oft. Wollten wir die Proturen — wie es in allem Ernste versucht wurde — zum Ausgangspunkte nehmen, so müßten wir nicht nur die Augen, sondern überdies die Fühler der Arthropoden als heterophyletisch entstanden betrachten und die normalen kauenden Insektenmundteile von stechenden ableiten. An die Collembolen wurde weniger oft gedacht; das wären ja doch oligomere Formen! Der Grund liegt offenbar darin, daß man eine Brücke von den Insekten zu den Myriopoden, speziell den Chilopoden schlagen wollte; und dazu konnte man die Collembolen am wenigsten brauchen.

Bleiben wir also vorläufig bei den Thysanuren, jedoch ohne der Frage vorzugreifen, ob sie wirklich die Ur-Insekten sind. Stammen sie von Myriopoden ab, wie die einen sagen, oder von Crustaceen, was die anderen behaupten?

Unter den „Myriopoden“ kommen die progoneaten Formen, bei denen die Geschlechtsorgane dem 3. postcephalen, also dem 9. Metamer angehören (bei den Insekten bekanntlich dem 18. oder 19.), schon deshalb nicht

in Betracht, denn an eine solche „Wanderung“ der Geschlechtsöffnung ist nicht zu denken. Zudem sind in dieser Reihe die Mundorgane bereits viel höher spezialisiert, d. h. reduziert als bei den Thysanuren, ebenso die Augen. Die Segmentierungsverhältnisse sind ganz anders, da entweder immer zwei Segmente zu Doppelsegmenten verwachsen sind (Diplopoden) oder nur jedem zweiten Segmente ein Gliedmaßenpaar zukommt (Symphylen). Normale Cerci sind nicht vorhanden, müßten also bei den Insekten selbständig entstanden sein, denn höchstens die Symphysen zeigen Organe, die sich eventuell mit modifizierten Cercis vergleichen ließen, wie denn überhaupt diese kleinen Tierchen äußerlich eine gewisse Analogie mit *Campodea* erkennen lassen, denn sie sind auch subterrane oder wenigstens verborgen lebende Geschöpfe ohne Augen und tragen, ähnlich wie die Thysanuren, an den Hüften griffelartige Anhänge. Es wurde aber schon vor langer Zeit darauf hingewiesen, daß diese Griffel, welche bei Thysanuren distal stehen und offenbar Reste eines Exopoditen sind, hier bei den Symphylen (*Scolopendrella*) proximal liegen und wahrscheinlich dem Endopoditrete entsprechen, so daß der lokomotorische Beinast bei Thysanuren und Symphylen vielleicht gar nicht homolog ist. Dazu kommt noch, daß die Symphylen ein von jenem der Thysanuren ganz verschiedenes Tracheensystem besitzen, welches durch ein einziges Kopfstigmenpaar ausmündet und nicht wie bei Thysanuren durch 2 thorakale und 8 abdominale. Es kann sich daher in der Übereinstimmung beider Gruppen ausschließlich um Konvergenzerscheinungen handeln.

Wenden wir uns also der zweiten Hauptreihe der sogenannten „Myriopoden“ zu, den Opisthogoneaten, bei denen die Geschlechtsöffnung immer — ohne Rücksicht auf die Zahl der vorhandenen Segmente — am Hinterende liegt, an dem letzten Segmente vor dem Telson oder Aftersegmente. Diese opisthogoneaten Myriopoden, die Chilopoden, wurden nun mit Vorliebe, und werden es noch heute, von manchen Forschern als Ahnen der Insekten betrachtet, wobei die betreffenden Autoren immer über die Tatsache sich hinwegsetzen, daß die Mundorgane dieser Tausendfüßer ja viel höher entwickelt, d. h. viel mehr reduziert sind als bei primitiven Insekten, daß ferner auch die Facettaugen höchstens bei den Scutigleriden erhalten sind (einer Gruppe, welche aber im übrigen ganz aberrant ist), sonst aber zu Einzelaugen aufgelöst. Auch die Stigmen unterscheiden sich namentlich von jenen der tieferen Insekten und speziell der Thysanuren, denn sie erscheinen, wenigstens bei den Lithobiiden, die in bezug auf Segmentzahl noch die meiste Ähnlichkeit mit Insekten aufweisen, nur an jedem 2. Segmente. Außerdem müßte angenommen werden, daß die Gliedmaßen des 1. postcephalen Rumpfsegmentes, die bei allen Chilopoden zu Giftklauen umgewandelt sind, sekundär wieder einfache Schreitbeine wurden und daß die Cerci sich bei den Insekten an einem Segmente entwickelten, welches bei den Myriopoden noch gliedmaßenlos war. Wir sehen also schon, daß alles, was in die Gruppe der „Myriopoden“ gehört, aus der direkten Vorfahrenreihe der Insekten ausgeschlossen werden muß, umsomehr, als ja

auch die Entwicklungsgeschichte ähnliches zeigte. So kommt es, daß nach und nach ein Abrücken der Forscher von der früher so beliebten, weil bei Vorlesungen recht schön zu gebrauchenden *Peripatus*-Myriopoden-Apterygoten-Pterygoten-Reihenfolge oder -Theorie, eintritt, indem sich neuerer Zeit einige Autoren mehr oder minder entschieden für die Crustaceentheorie einsetzen, wobei sie aber stets betonen, man dürfe dabei nicht an so tiefstehende Crustaceenformen denken wie an die Trilobiten, sondern an bereits viel höher spezialisierte, an Malakostraken, etwa an Amphipoden oder gar Decapoden. Warum man gerade an diese „höheren“ Crustaceen denkt, ist auch sehr leicht zu erkennen: Es ist die oft wirklich ziemlich große Ähnlichkeit zwischen den Kiefern und speziell den Mandibeln gewisser Krebse und Insekten, eine Ähnlichkeit, die aber durch parallele Entwicklung aus gemeinsamer Stammform leicht verständlich wird und jedenfalls nicht genügt, um ihretwegen alle Gegenargumente zu ignorieren oder durch gewagte Hilfhypothesen aus der Diskussion zu schaffen. Wer vorurteilslos der Frage gegenübersteht, wird zugeben müssen, daß bei diesen höheren Krebsen, namentlich bei den Decapoden, der Kopf durch die Angliederung weiterer Segmente (bis zu 8) seine ursprüngliche Natur verloren hat und zu einem Cephalothorax herangewachsen ist. Von den Gliedmaßen dieser Segmente sind die drei ersten Paare zu Maxillipeden oder Kieferfüßen umgewandelt, aus denen sich die drei einfachen Thorakalbeine der Insekten kaum mehr ableiten lassen. Selbst bei tieferstehenden Malakostraken, wie etwa bei Amphipoden und Isopoden ist dem Kopfe ein Rumpfsegment angeschlossen, aus dessen zu Maxillipeden gewordenen Gliedmaßen die Vorderbeine der Insekten abgeleitet werden müßten.

Da also der „Kopf“ dieser höheren Crustaceen um ein Segment mehr enthält, als bei den Insekten embryologisch nachweisbar ist, greift man zu dem Auskunftsmittel: Es war einmal. Man meint, der Insektenkopf bestehe auch ursprünglich aus 7 Segmenten, wie etwa bei Amphipoden, doch sei eines dieser Segmente verschwunden, aber noch an Resten seiner ursprünglichen Gliedmaßen nachweisbar. Dieses Segment soll zwischen dem Mandibel- und dem ersten Maxillensegment liegen, denn dort finden sich bei vielen Insekten jene Anhänge, die von manchen Forschern als ein drittes Maxillenpaar gedeutet werden, welches den ersten Maxillen der Crustaceen gleichzustellen sei, so daß dann eben die ersten Maxillen der Insekten den zweiten der Crustaceen und die zweiten Maxillen (Unterlippe) der Insekten den Maxillipeden der Kruster gleichkommen. Ich verweise diesbezüglich auf meine Ausführungen im I. Bande von Schröders Handbuch und in Kükenthals Handbuch, deren Wiederholung ich hier für überflüssig halte, und betone nur nochmals, daß, wie schon Crampton zeigte, ganz ähnliche Anhänge wie jene, die bei Insekten, wie etwa Ephemeridenlarven, als Reste eines verschwundenen Maxillenpaares gedeutet werden, auch schon bei den Crustaceen neben der, wie man mit Recht meint, dort noch nicht verschwundenen ersten Maxille vorhanden sind.

Daraus folgt wohl, daß die Hilfhypothese, welche aufgebaut wurde, um den Kopf der Insekten und höheren Crustaceen zu homologisieren, hinfällig ist und daß man daher die Insekten nicht von solchen höheren Crustaceen ableiten kann. Es ist dies jedoch nicht das einzige Argument für meine Behauptung. Die Genitalöffnungen liegen bei den erwähnten Crustaceen am 12. bzw. 14. Metamer, bei den Insekten am 17. bzw. 18., also in einer ganz verschiedenen Region. Die „höheren“ Crustaceen haben keine Cerci und keine Stirnagen; es müßten also diese Gebilde bei den Insekten ganz frisch entstanden sein. Das Herz ist bei diesen Crustaceen viel weniger ursprünglich als bei den primitiven Insekten und dergleichen mehr.

Wir können also wohl mit vollem Rechte die „höheren“ Crustaceen, also die Malakostraken aus der direkten Ahnenreihe der Insekten ausschließen und müssen unter den „niederen“ Umschau halten: Die Copepoden und Ostracoden sowie alle die spezialisierten Derivate der Phyllopoden mit ihren Hautduplikaturen, wie etwa *Estheria*, *Apus* etc., fallen dabei von Haus aus weg, ebenso Formen mit merkwürdig umgestalteten Köpfen und Mundteilen oder mit sehr heteronomen Segmenten, wie etwa die Branchipoden, so daß uns faktisch nichts übrig bleibt, als weit hinunterzusteigen zu Formen, welche eben auch nicht spezialisiert waren. Und solche finden wir nur unter den Trilobiten.

Noch ein Wort über „*Peripatus*“, das heißt über die Onychophoren, Protracheaten oder Malacopoden, wie sie richtig zu nennen wären. Man hat diese hochspezialisierten Würmer, ihrer entfernten äußeren Ähnlichkeit mit Myriopoden und ihres Tracheensystemes wegen lange Zeit mit allem Ernste als Urahnen der „Tracheaten“, also der Myriopoden und Insekten hingestellt und ist dadurch logischerweise zu einer diphyletischen Entwicklung der echten Arthropoden gelangt, was ein zweimaliges Entstehen aller echten Arthropodencharaktere in sich schließen würde: Facett-Augen, quergestreifter Muskulatur und vieles anderen, kurz aller Momente, welche die Arthropoden von den Wurmern trennen. Ich glaube doch, daß sich heute bereits jeder wirkliche Zoologe mit dem Gedanken vertraut gemacht hat, daß diese unglückseligen Geschöpfe mit den Arthropoden nicht näher verwandt sind, da ihre Arthropodenähnlichkeiten Konvergenzerscheinungen oder eben nur die gleichen Ähnlichkeiten sind, welche zwischen Anneliden und Arthropoden vorkommen¹. Das habe ich schon so oft erörtert, daß ich hier nur mehr auf diese Argumente hinzuweisen brauche: Die *Peripatus*-Myriopoden-Insekten-Theorie ist erledigt, ebenso die Ableitung der Insekten von „höheren“, bereits irgendwie spezialisierten Crustaceen. Da die Idee einer Ableitung der

¹ Heute weiß man, daß das Tracheensystem von *Peripatus* mit jenem der tracheaten Arthropoden gar nicht zu vergleichen ist, daß die Entwicklung von beiden Gruppen eine gänzlich verschiedene ist und daß eben nur die Herzbildung tatsächlich eine so weitgehende Analogie aufweist, um an eine entfernte Verwandtschaft denken zu können, aber nicht an eine direkte phyletische Beziehung.

Insekten von Cheliceraten doch im Gehirne eines normalen Menschen nicht entstehen kann und andere verwendbare Tiergruppen weder rezent noch fossil bekannt sind, bleibt auch gar nichts mehr übrig, als sich zur *Trilobiten-Theorie* zu bekehren, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß zwischen echten Trilobiten, wie etwa dem famosen *Neolenus serratus* aus dem Cambrium mit seinen Cercis, keine den Übergang zu den carbonischen Insekten vermittelnden Formen existierten, denn die Kluft ist ja immerhin beträchtlich, aber nicht mehr unüberbrückbar. Man wird immer wieder sagen, wie soll denn ein fliegendes Lufttier, etwa eine Libelle oder ein Schmetterling, aus einem solchen marinen Ur-Kruster entstanden sein? Darum wollen wir uns in eigenen Abschnitten mit den Flugorganen und Tracheen etwas näher befassen. Dann wird es sich auch ergeben, ob die vorhin als Ur-Insekten noch geduldeten Thysanuren diese Rolle weiter spielen dürfen.

Die Flügel der Insekten.

Es ist begreiflich, daß ein so auffallendes und für eine der allerformenreichsten Gruppen der Tiere so charakteristisches Organsystem, wie es die Flügel der Insekten sind, schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich lenkte.

Als der Entwicklungsgedanke in die Biologie Eingang gefunden, begann man bald darüber nachzudenken, wie die Flügel entstanden sein mögen, denn, daß sie nicht einfach, dem Flugbedürfnisse entgegenkommend, plötzlich, als ganz neue Bildungen aus dem Körper herausgewachsen sein konnten, war wohl allen klar und man suchte daher Beruhigung in der Errichtung von allerlei kühnen Hilfhypothesen, von denen die meisten ebenso schnell wieder verschwanden, als sie entstanden waren. So versuchte man, die Flügel als thorakale Gliedmaßen zu deuten und meinte, jedes Segment habe früher zwei Gliedmaßenpaare besessen, eines dorsal, das andere ventral. Andere meinten, die Thorakalsegmente seien Doppelsegmente, von denen ein Teil die Beine beibehielt, während die andere in Flügel verwandelte: Hypothesen, welche der anatomischen und ontogenetischen Forschung nicht Stand halten konnten.

Dann kam eine Theorie, welche bis heute nachwirkt und von dem Gedanken ausgeht, die Flügel seien Homologa der sogenannten Tracheenkiemen, die sich z. B. an den abdominalen Segmenten der Eintagsfliegenlarven finden, in ihrer mehr lateralen oder sogar dorsalen Lage mit den Flügeln übereinstimmen und wie diese mit verzweigten Tracheen erfüllt sind. Da an den beintragenden Thoraxsegmenten keine solchen Kiemen vorkommen, schien die Sache leicht verständlich, denn sie erklärte ja auch die Beweglichkeit der Flügel. Freilich setzte diese Hypothese voraus, daß die geflügelten Luftinsekten von aquatischen Tieren abstammen — was der *Campodea*- und Myriopodentheorie widersprach. An eine Ableitung von Crustaceen war aber doch nicht zu denken, da bei diesen solche Kiemen unabhängig von den Beinen nicht bekannt waren. Man mußte also anneh-

men, daß sich etwa thysanurenähnliche Tiere ins Wasser begaben und dadurch Kiemen bekamen, welche dann beim abermaligen Übertritt an die Luft zu Flügeln wurden. Es stimmte also allerlei nicht.

Was sind nun, morphologisch gesprochen, eigentlich diese bösen Flügel? Nichts als seitliche Hautduplikaturen der Tergite des 2. und 3. Thoraxsegmentes, mit dem sie durch (mehr oder minder komplizierte) Gelenke in Verbindung stehen. Wir müssen also in den verschiedenen Gruppen Umschau halten, um zu sehen, ob nicht auch solche laterale Hautduplikaturen bereits irgendwo existieren, wo sie noch nicht als Flügel gebrauchsfähig sind. Und diese Umschau ergibt ein überraschend reiches Tatsachenmaterial!

Bei zahlreichen Larven holometaboler Insekten tragen alle Segmente, die thorakalen sowohl als jene des Abdomens, solche Seitenlappen: z. B. *Silpha* und andere Coleopteren. Bei solchen Heterometabolen, bei denen die Imagines ungeflügelt bleiben, wie bei allerlei Blattarien, finden wir bei den Larven auch ganz gleiche Lappen an den Brust- und Hinterleibesringen. Bekommt aber die Imago Flügel, so zeigt sich das bald an einer Differenzierung zwischen den anfangs ganz gleichen Seitenlappen der Segmente, und im Laufe der Häutungen werden aus den Lappen des 2. und 3. Brusttringes die sogenannten Flügelscheiden, welche zunächst noch unbeweglich verbunden sind, nach der letzten zur Imago führenden Häutung aber ihre Beweglichkeit und volle Größe erreichen. Da haben wir doch schon die Entstehung der Flügel vor uns! Ein Blick auf die fossilen Insekten wird unsere Ansicht leicht bestätigen. Da finden wir gerade bei den primitivsten Formen, bei den später näher zu besprechenden Palaeodictyopteren (im Sinne Handlirsch's) noch sehr viele Formen, bei denen die Segmente des Hinterleibes solche, anscheinend sogar gelenkig abgegrenzte Seitenlappen, tragen; an den zwei normal flügeltragenden Brusttringen sind aber keine solchen kurzen Seitenlappen, sondern zwei große homonome, d. h. gleichartige Flügelpaare vorhanden — immer horizontal abstehend. Zu allem Überflusse trägt auch der erste Brusttring sehr oft solche mehr oder minder große flügelartige, manchmal sicher bewegliche und sogar mit einem sogenannten Geäder versehene seitliche Hautduplikaturen. Auch bei den Larven dieser Palaeodictyopteren, waren die Flügelanlagen horizontal abstehend.

Aber nicht nur bei Insekten finden wir diese seitlichen Erweiterungen der Segmente. Sie kommen auch bei allerlei Crustaceen vor und selbst bei Myriopoden, wenn auch nicht deutlich abgegrenzt. Ganz allgemein verbreitet und geradezu einen Gruppencharakter bildend, finden wir sie aber bei den Trilobiten. Dort sind sie zunächst noch an allen postcephalen Segmenten gleich, aber ich habe schon lange erwartet, daß man auch Formen finden wird, bei denen sie an einigen Segmenten größer sind als an den anderen. Solche wurden in jüngster Zeit aufgefunden; allerdings sind es nur Jugendstadien einer bekannten Form: *Olenellus*. Das macht aber gar nichts, denn ebensogut wie dort können solche Differenzierungen auch bei

anderen Trilobiten eingetreten sein, die wirklich den Ausgangspunkt für die Gruppe der Insekten bilden konnten.

Da man stets mit Recht an die monophyletische Abstammung der Pterygoten glaubte, ist es psychologisch leicht erklärlich, daß sich schon frühzeitig Forscher bemühten, einen Urtypus des Flügels und insbesondere des so auffallenden „Flügelgeäders“ zu ermitteln. Man wollte einen Typus auffinden oder ersinnen, aus dem sich alle die zahllosen Varianten, denen wir begegnen, zwanglos ableiten lassen — eine schwierige Aufgabe, denn es gibt kaum ein anderes Organsystem, welches so labil ist, kaum ein anderes, dessen Bau so auffallend mit der Lebensweise der Tiere verknüpft ist, aber trotzdem einen wertvollen und besonders bequemen, weil offen zutage liegenden Maßstab für die Ermittlung von Verwandtschaften und daher für phylogenetische Spekulationen bietet. Da nun bei den fossilen Insekten vorwiegend, oft sogar ausschließlich die Flügel sehr deutlich ausgeprägt sind, gewinnt die Kenntnis derselben einen erhöhten Wert, und wir wollen uns daher etwas näher mit dem Thema beschäftigen.

Der Insektenflügel ist ein Sack, eine Hautduplikatur, außen von der Chitincuticula überzogen, unter der ursprünglich während der ontogenetischen Entwicklung die einschichtige Hypodermis (Epidermis) erhalten ist. Die Chitincuticula ist von sehr verschiedener Dicke, entweder im Ganzen mächtig, so wie etwa bei den sogenannten „Flügeldecken“ der Käfer, oder sie ist mehr oder weniger zart und durch verdickte Leisten, welche entweder nur der Länge nach verlaufen oder auch durch Querleisten verbunden sind, versteift: das sogenannte Flügelgeäder, dessen Verlauf in der Regel für die Art oder auch für höhere Gruppen sehr charakteristisch zu sein pflegt.

Man hat nun schon frühzeitig bemerkt, daß ein Schnitt quer durch den Flügel meistens keine gerade Linie bildet, sondern eine an den Rippen oder Adern gebrochene. Ein Teil dieser Adern liegt auf den Scheitelpunkten, ein anderer in den Tiefen der Zackenlinie, so daß man *k o n v e x e* und *k o n k a v e* A d e r n unterschied. Bei ersteren soll die Verdickung der Chitinhülle hauptsächlich an der oberen Flügellamelle, bei letzteren an der unteren eintreten, und H a g e n wollte sogar durch Spaltung der Flügel die zwei ganz verschiedenen Adersysteme trennen. Dieser Versuch mußte aber fehlschlagen, da die Äste und Zweige ein und derselben Hauptader sich teils als konvex, teils als konkav erwiesen.

Auf dem regelmäßigen Alternieren hoher und tiefer Adern beruht auch die von A d o l p h begründete Flügeltheorie, deren Ergebnis die Annahme eines *f ä c h e r f ö r m i g e n* U r t y p u s bildet. Auf derselben Basis stand auch noch R e d t e n b a c h i e r, als er seine prächtige, vergleichende Arbeit über das Geäder aller Insektengruppen schrieb, doch mußte er bald erkennen, daß das Problem der Homologisierung aller Adern sämtlicher Gruppen auf diesem Wege nicht zu lösen sei. Es war ihm bekannt, daß immer eine gewisse Beziehung zwischen den Hauptadern oder Rippen und den im Inneren des Flügels verlaufenden Tracheen bestehe, die man am

leichtesten in den Flügeln der Nymphen oder bei frisch ausgeschlüpften Imagines feststellen könne. So kam ihm eine Libellennymphe in die Hände, und er fand, daß sich dort ein Ast der Trachea des Radius, der sogenannte Sector radii, über die vorderen Äste der nächstfolgenden Hauptader, also der Medialis in unserem Sinne, lege, so daß nun die Reihenfolge gestört erscheint, indem auf Medialis 1 und 2 erst Rs, der Sector radii, folge und dann der 3. und 4. Ast der Medialis. Damit erschien ihm Adolphs Theorie als überwunden, aber seine Arbeit war darum nicht fruchtlos, denn die Amerikaner Comstock und Needham griffen die Sache auf und lieferten, auf ontogenetischem Wege arbeitend, ein sehr gut durchgearbeitetes Flügelsystem, welches bald fast allgemein angenommen wurde; erbrachte es doch den Nachweis der Homologie aller Hauptadern bei allen großen Reihen der Insekten und damit eine einheitliche Terminologie, die wir so notwendig brauchten!

Mit diesen Arbeiten erschien endlich die Monophylie der Flügel erwiesen und die Adolph'sche Fächertheorie mit ihrer regelmäßigen Aufeinanderfolge von hohen (konvexen) und tiefen (konkaven) Adern endgültig überwunden. Es war ein Urschema eines Flügelgeäders ermittelt, von dem sich alle Spezialformen ableiten lassen sollten, und dieses Urschema glich, wie Handlirsch betonte, ganz weitgehend dem Geäder, welches wir tatsächlich bei alten fossilen Insekten (Palaeodictyopteren) antreffen.

Comstock und Needham wollten die Homologisierung jedoch außer auf die Hauptadern auch auf deren Äste und Zweige anwenden, ein Vorgang, gegen den ich mich wenden zu müssen glaubte, da ich erkannt hatte, daß sich die Entwicklung nicht nur in einer Richtung und in einer Reihe vollziehe, sondern in sehr vielen. Es sind sichere Belege dafür zu erbringen, daß aus einer verminderten Zahl wieder durch Neubildung von Ästen eine vermehrte entstehen kann und umgekehrt, so daß man nicht mehr feststellen kann, mit welchen ehemaligen Ästen die neuen homolog sind. Bei Formen, wie etwa den Blattarien, muß eine so weitgehende Homologisierung völlig versagen. Ich mache daher auch die von manchen Autoren, wie z. B. Tillyard, geübte Terminologie dieser Nebenäste und Zweige nicht mit und beschränke mich darauf, die Hauptadern einheitlich zu bezeichnen, die Äste aber nur innerhalb einer engeren Gruppe, wo man mit einiger Sicherheit auf ihre Homologie schließen kann, denn es hat meines Frachtens keinen Wert, einen einfachen Ast des Sector radii etwa als R_{3+4} zu erklären, wenn man nicht nachweisen kann, daß er wirklich diesen zwei Ästen entspricht und nicht etwa nur einem. Ich sage in den Beschreibungen lieber, diese oder jene Ader zerfällt durch doppelte oder mehrfache Gabelung in so und so viele Äste oder sie entsendet kammartig ausstrahlend so und so viele Zweige. Das ist einfacher und jedenfalls immer richtig, weil es nur den Tatbestand festlegt. Bei meinen Arbeiten über fossile und rezente Insekten hat mir das Comstock'sche Schema

ganz unschätzbare Dienste geleistet, doch sind natürlich bei mir sowie bei Comstock und bei allen anderen Autoren, welche sich mit diesen Fragen befaßten, allerlei kleine Fehler in der Deutung der Adern unterlaufen, die sich bei Gegenwartsformen wohl im Laufe der Zeit auf ontogenetischer Basis verbessern lassen. Es wäre sehr zu bedauern, wenn sich die Forscher wieder, etwa um die alte Adolph'sche Lehre von dem regelmäßigen Wechsel der hohen und tiefen Adern neuerdings aufzuwärmen, von der bewährten Voranstellung des Tracheenverlaufes abwenden würden, wie es z. B. schon Tillyard versuchte und wie es leider Lameere in seiner 1923 erschienenen neuen Flügeltheorie durchführt. Ich kann das Erscheinen dieser Arbeiten nicht mit Freude begrüßen, denn sie bringen nach meiner Meinung nicht neues Licht in manche noch sehr verworrene Ecken der Flügelkunde, deren endgültige Klärung durch die Comstock-Methode glücklich angebahnt war, sondern schaffen nur neue Zweifel. So z. B. in bezug auf das Geäder der Odonaten. Man sollte doch eines künstlich geschaffenen Schemas wegen, einer noch unausgereiften Idee zuliebe nicht gleich alles über den Haufen werfen, was in mühevoller und exakter jahrelanger Arbeit geschaffen wurde.

Lameere geht wie ich von dem Geäder der Palaeodictyopteren (in meinem Sinne) aus, das auch er für das ursprüngliche hält. Wir sind beide der Meinung, daß die Adern R (Radius), M (Media) und Cu (Cubitus) ursprünglich ganz ähnlich gebaut waren, ähnlich wie noch heute der R bei vielen Insekten, also in zwei Hauptäste geteilt, R und Rs (Sector radii). Bei diesem Radius nimmt auch Lameere einen einfachen vorderen Ast und einen verzweigten hinteren an, den er aber nicht mehr Rs, sondern Sr = Subradius nennen will. R bezeichnet er als konvex, Rs = Sr als konkav. Die zwei Hauptäste der M werden dementsprechend M und Sm genannt, wieder der erste konvex, der zweite konkav. Ganz ähnlich verhält es sich mit Cu, dem konvexen Cubitus, dessen Hinterast Scu wieder konkav ist. Soweit stimme ich bis auf die Konvexität und Konkavität und auf die kleine Frage, ob man etwa Formen wie *Lamproptilia* Brongn., bei welcher beide Äste der M und des Cu in mehrere Zweige zerfallen (im Gegensatze zum R, wo der vordere einfach bleibt), oder, wie ich es meinte, lieber Formen als Urtypus betrachten sollte, bei denen der vordere Ast beider Adern so wie jener des R einfach bleibt. Die Entscheidung werden erst weitere paläontologische Funde bringen.

Lameere geht aber noch weiter und meint, auch C (Costa), eine konvexe, und Sc (Subcosta) eine konkave Ader entsprächen nur den beiden Ästen einer Hauptader, obwohl hier nicht, wie bei den anderen Adern, die Teilung eines Stammes der Trachee erfolgt, sondern beide meist schon getrennt aus der Haupttrachee entspringen. Auch in diesem Punkte sehe ich keine große Schwierigkeit, aber wenn Lameere des Schemas wegen auch die Gruppe der Analadern (A) in zwei auflöst, in die konvexe Penultima P mit der konkaven Subpenultima Sp einerseits und in die konvexe Ultima U mit der konkaven Subultima Su, so gehe ich nicht mehr mit, denn ich finde

dafür weder bei rezenten noch bei fossilen Formen einen festen Stützpunkt. Meine Meinung über den Wert der Unterscheidung zwischen Konvex- und Konkavadern habe ich bereits oben geäußert und verweise hier nur nochmals darauf, daß ja auch die einzelnen Zweige einer konvexen oder konkaven Ader abwechselnd wieder konvex oder konkav sein können. Wir sehen das z. B. bei den Flügeln gewisser Libellen, wie etwa *Calopteryx* oder bei der von Tillyard abgebildeten permischen Ephemeride, wir sehen es aber auch bei den Analfächern von Heuschrecken, deren zahlreiche Adern Äste eines Stammes sind. Der gezackte Querschnitt eines Flügels entsteht vermutlich aus mechanischen Gründen automatisch und es kann genetisch ein und derselbe Aderast einmal konvex sein, ein andermal konkav, wenn z. B. ein Nachbarast ausgefallen oder eine sekundäre Gabelung eingetreten ist.

Um die Hinfälligkeit der Lameere'schen Theorie zu erkennen, genügt schon ein Blick auf Redtenbacher's Tafeln, der uns zeigt, daß der Sector radii (= Subradius Lam.) fast bei allen Formen so wie der Radius selbst konvex ist und nicht konkav: Bei Perlarien, Blattarien, Mantodeen, Embidarien, Phasmodeen, Locustodeen, Acrydiodeen, Homopteren, Heteropteren, Hymenopteren, Lepidopteren, Trichopteren, Panorpaten, Megalopteren, Raphididen, Neuropteren und bei vielen Dipteren. Bei letzterer Ordnung ist oft der basale Teil konkav, der apikale aber konvex. Vorwiegend konkav ist diese Ader nur bei Ephemeriden, aber auch hier sind die Äste zum Teil konvex. Wirklich konkav ist fast ausnahmslos die Subcosta, aber auch hier sind die Äste meist konvex (z. B. Blattarien). Meistens konkav ist auch jene Ader, die zwischen dem Cubitus und der Analgruppe liegt und von mir nach Comstock meist A_1 benannt wurde, vielleicht aber — wenigstens in vielen Fällen — richtiger als Cu_2 (= Subcubitus) zu bezeichnen wäre. Die Medialis ist bei sehr vielen Formen — auch bei tieferstehenden wie z. B. bei Homopteren, Perlarien, Blattarien, Orthopteren, sowie bei Lepidopteren, Trichopteren, Neuropteroiden etc. — ganz oder größtenteils konvex, bei hochspezialisierten dagegen, wie z. B. bei vielen Dipteren, größtenteils konkav. Wo bleibt da das schöne Schema?

Wir müssen wohl zugeben, daß Comstock vollkommen berechtigt war, die Adolph'sche Theorie zu verwerfen mit den Worten: "Subsequent investigations have shown that there is little to support this remarkable theory. There is only one method of formation of the principal wingveins; and the differences in position of the veins, that is along raised lines or along sunken ones, is merely the result of a secondary corrugation of the wing."

So schöne Schemen, wie sie uns Lameere vorführt, existieren wohl in der Natur selten oder nie, und man sollte ihretwegen den Tatsachen nicht Gewalt antun. Das tut aber Lameere, wie wir gleich sehen werden. Wir müssen dabei etwas weiter ausgreifen und auf Dohrn zurückgehen, welcher die Insekten in *Ectoblasta* (*Orthoptera*, *Ephemerida*, ? *Collembola*, *Trichoptera*, *Coleoptera*, *Diptera*) und in *Endoblasta* (*Lepidoptera*, *Hemi-*

ptera, Mallophaga, Odonata, Physopoda, Hymenoptera) einteilte. Diese, auf die Lage des Keimstreifens im Ei begründete Einteilung wurde später verworfen und man unterschied nur mehr Formen mit superfiziell und mit invaginiertem Keimstreifen.

Lameere greift nun diese alte Sache wieder auf, nennt nur die Ephemeriden, Odonaten und Hemipteren „*Endoblasta*“, alle anderen Insekten aber „*Ectoblasta*“. Er will offenbar diese beiden Gruppen als wirkliche phyletische Reihen betrachten — vielleicht um seine Zerreißung der Palaeodictyopteren in *Hemiptera* und *Subulicornia* aufrecht halten zu können — und behauptet daher, das Comstock'sche Schema des Flügelgeäders passe nur auf die *Ectoblasta*, das ist auf alle Orthopteroiden im weiteren Sinne und auf die Holometabolen, bei denen allen der hintere Ast der Media (also seine Sm) verloren gegangen sei. Die Endoblasten dagegen, also die „*Subulicornia*“ (Ephemeriden, Protodonaten, Odonaten) und Hemipteren besitzen noch in der Kohlenzeit ein vollkommenes Geäder, in dem sechs konvexe und sechs konkave Adern vorhanden sind. Alle endoblasten Insekten, die über die Permzeit hinaus lebten, haben nun — wie Lameere behauptet — andere Äste verloren als die Ectoblasten. Die Ephemeriden, Protodonaten und Hemipteren haben keinen vorderen Ast des Cubitus mehr, die Ephemeriden und Hemipteren haben außerdem den Vorderast der Medialis verloren, den die Protodonaten und Odonaten behalten haben, doch haben die Odonaten dafür den hinteren Ast der Medialis verloren.

Lameere meint, bei Beachtung dieses von ihm ersonnenen Schemas hätten sich viele schwere Irrtümer in der Terminologie des Geäders vermeiden lassen. Ich muß nach dem oben Gesagten leider anderer Ansicht sein und meine, wir kehren doch lieber zu den uns von Comstock gewiesenen Wegen zurück, denn nach meiner Überzeugung beruht die neue Theorie Lameeres auf schweren Irrtümern, die sich, wie wir später bei der Behandlung der einzelnen Gruppen sehen werden, ganz zwanglos und leicht aufklären lassen, sobald wir uns von dem Dogma Adolph's abwenden. Lameere selbst hilft uns dabei in entgegenkommendster Weise durch folgende Äußerungen: Was Comstock bei Ephemeriden M_3 und M_4 nennt, ist Sm_1 und Sm_2 ; die tiefen Adern Cu_1 und Cu_2 sind Scu_1 und Scu_2 . Die hohen Adern M und Cu, welche bei der carbonischen Stammform der Ephemeriden, bei *Triplosoba* noch vorhanden waren, fehlen nun zwischen Sm_4 und Sm_1 , beziehungsweise in manchen Fällen auch zwischen Sm_4 und Cu_1 . Es ist sehr interessant zu zeigen, daß die Sm und ihre Zweige bei Ephemeriden hohe Adern sind, während sie bei *Triplosoba* tiefe waren, was die regelmäßige Abwechslung zwischen hoch und tief wiederherstellt. — Soweit Lameere. Wir sehen also, daß im Laufe der Entwicklung aus einer Konvexader eine Konkavader entstehen kann oder umgekehrt und daß es sich also in der

ganzen Sache nur um eine sekundäre Erscheinung mechanischer Natur handelt, nicht um ein fundamentales morphologisches Prinzip. Wenn ein und dieselbe Ader in ihrem Verlaufe teilweise konvex, teilweise konkav sein kann, wenn die Äste oder Zweige einer Ader sich anders verhalten als der Stamm, wenn es viele Flügel gibt, in denen überhaupt kein Unterschied zwischen den beiden Typen besteht, und wenn sogar im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der eine Typus in den anderen übergehen kann, dann können wir wohl mit der Adolph'schen auch die Lameere'sche Theorie ad acta legen!

Durch die Arbeiten von Lameere und Tillyard ist die Geäderfrage, die durch Comstock anscheinend zu einem gewissen Abschlusse gekommen war, neuerdings ins Rollen gekommen. M. P. Vignon veröffentlichte 1929 die Einleitung zu einer groß angelegten flügelmorphologischen Arbeit, bei welcher er reichlich fossiles Material benützt. Er gelangt durch seine Studien zur Aufstellung einer Reihe verschiedener Flügeltypen, die wohl vorläufig keine phylogenetische Bedeutung beanspruchen, da sie, konvergent wiederholt, aus dem ursprünglichen Holoneuren Typus oder aus bereits höher spezialisierten Typen entstehen können. Solche Typen sind: *Prosopterus speciaux* (*Protodonata*, *Odonata*); *Prosopterus* (*Spilapteridae*, *Megasecoptera*, *Ephemerida*, „*Prothemiptera*“, d. i. *Lycocercus* und ein Teil der Dipteren!); *Mesopterus* (*Metopator pusillus*, holometabole „*Neuroptera*“, *Trichoptera*, *Lepidoptera*); *Amphipterus* (*Hymenoptera*, *Coleoptera*); *Eupisthopterus* (*Protorthoptera*, *Locustoidea*, *Grylloidea*); *Catopistopterus typiques* (*Blattaeiformia*, *Acrydiodea*, *Locustodea* pp., *Perlariae*, *Corrodentia*, *Embiidaria*, *Hemiptera*); *Catopistopterus plus évolués* (Phasmides, Termites, Forficulides).

Es ist wohl vorläufig noch nicht möglich, den Wert der Untersuchungen Vignons auch nur annähernd abzuschätzen, doch ist bereits das eine sicher zu erkennen, daß die Parallelismen und Konvergenzen in der Flügelmorphologie eine enorme Rolle spielen. Wir wollen also abwarten.

Es ist aber in jüngster Zeit noch eine andere Arbeit über Insektenflügel erschienen, welche hier nicht unerwähnt bleiben darf, da auch sie den Versuch darstellt, die Flügel in zwei scharf geschiedene Gruppen einzuteilen, die nicht voneinander, sondern höchstens gemeinsam von primitiveren Vorfahren abzuleiten sind. Der Verfasser dieser Arbeit, Martynow, steht anscheinend wie ich auf dem Standpunkte, daß die ursprünglichen Insektenflügelpaare homonom und horizontal ausgebreitet waren, so wie jene der fossilen Palaeodictyopteren, Megasecopteren, Protodonaten und Prothemipteren, sowie der rezenten Odonaten und Ephemeriden, bei welchen wohl eine dorsoventrale Beweglichkeit, jedoch kein Zurücklegen über das Abdomen und namentlich kein Falten der Hinterflügel möglich ist. Diese letzteren Eigenschaften will nun Martynow im Gegensatz zu Handlirsch nicht heterophyletisch, sondern monophyletisch entstanden sehen.

Martynow will an den Flügeln zwei wesentlich verschiedene Teile

unterscheiden: Die *Palaeala* und die *Neala*. Bei den oben erwähnten, mit nur dorsoventral beweglichen Flügeln versehenen Formen sei nur die *Palaeala* vorhanden, weshalb sie als *Palaeoptera* bezeichnet werden, im Gegensatz zu den *Neoptera*, d. i. zu allen Insekten, bei denen die horizontale Stellung aufgegeben oder höchstens sekundär wieder erworben wurde. Diese Formen haben hinter der *Palaeala* noch eine *Neala*, auch *Iugum* genannt, ein Gebilde, welches auch dann noch erhalten bleibt, wenn die Flügel sekundär wieder die horizontale Lage einnehmen (wie etwa bei Tagfaltern). Damit hängt zusammen, daß manche Autoren wohl die Zahl der Analadern mit drei annehmen, aber eine eventuell noch hinter diesen Analadern erhaltene Ader als *vena cardinalis* bezeichnen und einen Ast derselben als *vena arcuata*. Aus dieser *vena arcuata* entspringen nach *Martynow* die zahlreichen, den Fächerteil der Hinterflügel stützenden Adern. Das ist eben die „*Neala*“, deren ähnliche Ausbildung bei so vielen Gruppen eben für eine monophyletische Entstehung der *Neoptera* spreche.

Abgesehen von allerlei anderen Bedenken, die sich gegen eine solche Theorie erheben, möchte ich nur nochmals darauf aufmerksam machen, daß gerade dieser Anteil, also die *Neala* sich bei näherer Untersuchung als recht verschiedenartiges Gebilde erweist. Man vergleiche die Hinterflügel einer Heuschrecke, einer Schabe, einer Perlde, Trichoptere, einer Wanze, Sialide und so weiter. Doch auch bei den Vorderflügeln herrscht in bezug auf den als *Neala* zu bezeichnenden Abschnitt die allergrößte Mannigfaltigkeit. Es sind allerlei Umgestaltungen eingetreten, die sich zum großen Teile rein mechanisch aus dem Zurücklegen der Flügel erklären lassen werden oder aus dem orthogenetisch fortschreitenden Prozesse der $\pm$ weitgehenden (sicher heterophyletischen) Verschmälerung der Flügelbasis, also aus der Bildung gestielter Flügel.

Auch in dieser Beziehung hilft uns die Paläontologie, denn sie läßt keinen Zweifel, daß es auch schon im Paläozoikum Formen gab, bei welchen die Flügel halb oder ganz zurücklegbar waren, ohne daß eine *Neala* beziehungsweise ein großer haltbarer Analfächer ausgebildet gewesen wäre: *Sypharoptera* und *Hadentomum*.

Wohin *Martynow's* Theorie führt, sehen wir schon daraus, daß er zwar den *Eugereon*, natürlich seiner Flügel wegen als ein Paläopteron erklären muß, aber der Theorie zuliebe nicht als Vorläufer der Hemipteren gelten lassen darf. Auch vertritt er die längst überwundene Ansicht, die Flügel der Termiten seien ursprünglich homonom. Es bedarf übrigens all dieser Argumente nicht, denn schon ein Vergleich eines reicheren rezenten Materiales und gar ein Studium des Tracheensystemes genügt, um zu zeigen, daß es keine *Neala* gibt, sondern nur eine sehr mannigfaltige Art von Spezialisierung der Analpartie bei Formen, welche die Flügel zurücklegen und besonders bei solchen, welche ein stark vergrößertes Analfeld der Hinterflügel erworben haben.

Gleichfalls rein theoretischer Spekulation entsprang *Berlese's* Gliederung des Flügels in vier hintereinander liegende Abschnitte: *Anteala*,

Präala, Interala und Postala. Sie ergab sich aus der von Berlese und anderen angenommenen Gliederung eines jeden Thoraxsegmentes in vier metamere Teile, eine Gliederung, welche in keiner Weise durch die Paläontologie bestätigt wird, da sowohl bei den alten fossilen Insekten als auch bei den Trilobiten keine Grenzen zwischen solchen Teilen zu finden sind, weder an den Tergiten noch an den Flügeln. Da endlich auch die Tracheen der Adern eines Flügels entweder alle aus einem Tracheenbogen oder — wie es die Regel zu sein scheint — aus zwei getrennten Hauptstämmen entspringen, haben wir wohl keinen Anlaß, uns weiter mit diesen oder ähnlichen theoretisch ersonnenen Hypothesen zu befassen. Wir wollen uns auf den Boden der Tatsachen zurückbegeben und diese sprechen nach wie vor für die teils von Comstock und teils von Handlirsch schon vor zwanzig Jahren vertretene Auffassung:

Die Insektenflügel sind laterale Erweiterungen der Tergite zweier Thoraxsegmente, abzuleiten von den sogenannten „Pleuren“ der Trilobiten, ein einheitliches Gebilde, äußerst mannigfaltig in seiner speziellen Ausgestaltung, in den verschiedensten Reihen parallel in mancherlei Spezialisierung, aber auch in der Reduktion fortschreitend. Den Urflügel genau zu rekonstruieren ist vorläufig noch nicht möglich, da uns die allerältesten Insekten, welche schon im Unterkarbon oder gar Devon gelebt haben müssen, noch nicht bekannt sind. Wenn wir auch bezüglich der Hauptzüge des Geäders schon so ziemlich einig sind, lassen sich die einzelnen Äste und Zweige vorläufig höchstens innerhalb enger Verwandtschaftskreise wirklich homologisieren.

Die Flügel stehen hinter keinem anderen Organsysteme in bezug auf ihre Verwendbarkeit zu einzelnen phylogenetischen Schlüssen zurück, eignen sich aber ebensowenig wie irgend eines dieser Systeme für sich allein zu einer abschließenden Ermittlung der Stammesgeschichte: Es gibt keine Phylogenie und daher auch kein System der Flügel, sondern nur ein solches der ganzen Organismen.

Sind die Flügel wirklich direkt aus den Pleuren der Trilobiten hervorgegangen, so können die Thysanuren, die keine solche abgegrenzten Pleuren erkennen lassen, nicht leicht den Ausgangspunkt für die Pterygoten bilden, wenn sie auch in vieler Beziehung recht primitiv organisiert erscheinen. Da möchte ich gleich hier vorausschicken, daß Sulc die Seitenlappen der Thoraxsegmente von *Lepisma* nach der Comstock-Methode untersuchte und darin tatsächlich ein rudimentäres Tracheensystem fand, welches dem der Pterygotenflügel zu entsprechen scheint. Wäre das ein im Entstehen begriffener Flügel, so könnte man sich wohl kaum erklären, warum er seit dem Unterkarbon in der Entwicklung nicht weiter kam. Wir denken daher, wie später gezeigt werden soll, an eine Rückbildung der Flügel, an ein Rudimentärwerden. Jedenfalls freut es mich, daß Sulc in bezug auf die Homodynamie der thorakalen und abdominalen Seitenlappen mit mir übereinstimmt.

Die Segmente und ihre Gliedmaßen.

Wir haben diesen Punkt schon in dem Abschnitte, welcher über die Trilobiten handelt, wiederholt berührt, so daß hier nur eine kurze Besprechung erübrigt, die sich hauptsächlich mit neueren Arbeiten auseinanderzusetzen soll. Wir betrachten es dabei als erwiesen, daß der Kopf der Insekten aus dem ursprünglichen Kopflappen oder Akron und 6 Metameren besteht, aus dem Augen-, Antennen-, Intercalar-, Mandibel-, 1. Maxillen- und 2. Maxillensegmente. Dieser Befund ist hinlänglich durch morphologische und entwicklungsgeschichtliche Belege erhärtet und bringt die Insekten, wie schon erwähnt, in Übereinstimmung mit den niederen Crustaceen, mit Einschluß der Trilobiten, und mit den verschiedenen Myriopoden, bei welchen letzteren das hier als Intercalarsegment bezeichnete 3. Metamer gleichfalls seine Gliedmaßen eingebüßt hat, während sie bei den Crustaceen meistens noch als zweite (zweiästige) Antennen erhalten sind.

Von den Sternalteilen der Kopfsegmente ist äußerlich nicht viel zu sehen — abgesehen von dem letzten Segmente —, denn diese Teile sind offenbar als zwischen den Kiefern gelegen atrophiert, entweder weichhäutig geblieben oder vielleicht in das sogenannte „Tentorium“ einbezogen. Da die Mundöffnung an die Ventralseite verlagert wurde, können wir Reste des Akron nicht etwa vorne auf der Stirn, sondern höchstens in der Umgebung der vorderen Pforte des Verdauungstraktes suchen, und ich habe daher bereits die Meinung ausgesprochen, daß vielleicht Epipharynx und Hypopharynx, zwischen denen ja diese Pforte liegt, solche Akronreste sein könnten.

Von den Kopfgliedmaßen sind die Antennen selbst bei tieferstehenden Gegenwartsformen noch in der ursprünglichen einfachen Gestalt und homonomen Vielgliedrigkeit erhalten und gleiches ist der Fall bei allen karbonischen Insekten, deren Fühler an den Abdrücken zu erkennen sind. Leider sind das nicht allzu viele, doch ist hier wohl ein Schluß von den Einzelformen auf die Gesamtheit gestattet. Erst viel später traten mit der allgemeinen höheren Ausbildung und Spezialisierung auch mehr oder minder weitgehende Modifikationen der Fühler ein. Es erscheint mir jedenfalls gewagt, schon paläozoische Formen und sogar Palaeodictyopteren als „*Subulicornia*“ zu bezeichnen, wie es L a m e e r e tut.

Betreffs der Komplexaugen bestätigt das paläontologische Materiale gleichfalls die aus dem rezenten zu ziehenden Schlüsse, denn wir finden bei allerlei alten paläozoischen Formen gut erhaltene Facettaugen der Imagines, aber auch solche mancher Jugendformen, darunter auch Palaeodictyopteren. In bezug auf die Stirn- oder Ocellen sind wir bis jetzt freilich nur auf den naheliegenden Schluß aus dem Befunde an tiefstehenden lebenden Formen auf ihre Vorläufer angewiesen und wir werden nicht irren, wenn wir diesen auch schon drei Ocellen zuschreiben, denn sonst müßten diese Organe in einer Reihe von Fällen ganz gleich neu entstanden sein.

Über die drei Kieferpaare herrschen noch Meinungsverschiedenheiten,

die leider durch das fossile Materiale noch nicht behoben werden können. Es ist ja richtig, daß diese drei Kieferpaare der Insekten von den homologen zweiästigen Gliedmaßen der Trilobiten schon recht verschieden sind. Doch lassen sich diese Verschiedenheiten fast alle aus Reduktionen erklären, wie sie so häufig ja auch bei Crustaceen auftreten. So sind von den ersten Gliedmaßen, den Mandibeln, nur mehr die Basipodite erhalten, also jene Glieder, welche man als Subcoxa und als Coxa bezeichnen kann, aber die beiden Äste der entsprechenden Trilobitengliedmaße sind verschwunden. Es darf uns daher nicht wundern, daß die Mandibeln der Insekten keine Spur von Zweiästigkeit mehr erkennen lassen. Gewisse Bildungen an dem Hauptgliede der Mandibeln, also an dem Coxalgliede können eventuell mit den Gnathobasen der entsprechenden Glieder der Trilobiten verglichen werden. Wo bei fossilen Formen Mandibeln erhalten sind, scheinen sie schon auf derselben Stufe angelangt zu sein, die wir bei rezenten finden; der Taster scheint also schon auf dem Wege vom Trilobiten zum Urinsekten verloren gegangen zu sein. Bei den Crustaceen ist er noch häufig gut erhalten, aber wir finden dort auch Formen, deren Mandibeln jenen der Insekten recht ähnlich sehen — nach meiner Ansicht eine parallele Entwicklung.

In bezug auf die Deutung der Telopodite der zwei Maxillenpaare stehe ich in einem Gegensatze zu Göldi und Börner, denn ich halte den Taster für einen Exopoditen, wenn er auch meistens in der äußeren Form einem Schreitbeine etwas ähnlich sieht. In anderen Fällen zeigt er dagegen noch viel mehr den geißelartigen Charakter, den die Exopodite vieler Crustaceen haben: z. B. bei der von Eaton abgebildeten Ephemeridenlarve, die ich auch in Schröders Handbuch I, S. 1210 abgebildet habe. Die Außenlade der Maxillen wäre nach meiner Auffassung dann der Endopodit. Es spricht dafür dessen speziell bei tieferstehenden Formen besonders deutliche Mehrgliedrigkeit.

Mehr als diese drei Kieferpaare vermag ich bei Insekten nicht anzuerkennen und bin überzeugt, daß schon bei den Urinsekten ähnliche Verhältnisse herrschten — von Detailunterschieden natürlich abgesehen.

Die Ausbildung höher spezialisierter Kiefortypen, die ja bei der weiteren Gliederung des Insektenvolkes in Ordnungen eine so große Rolle spielt, hat schon im Paläozoikum begonnen. Wir kennen aber erst ein einziges einwandfrei festgelegtes Beispiel in dem berühmten *Eugereon* aus dem unteren Perm, der von mir und dann von fast allen Autoren (vielleicht außer Martynow) als Ausgangspunkt der Hemipterenreihe betrachtet wurde. Lameere will freilich weiter gehen und, wie später eingehender zu besprechen sein wird, ähnliche saugende Mundteile bei verschiedenen carbonischen Formen nachweisen, die ich noch zu den Palaeodictyopteren zähle.

Über die drei ursprünglich homonomen Beinpaare des Thorax ist nicht viel zu sagen: Sie bestehen aus den zwei Gliedern des Basipoditen, Subcoxa und Coxa oder Hüfte. An diese schließt sich der dem Endopoditen

eines Spaltfußes entsprechende Schreitbeinast, während der Exopodit meistens ganz verschwunden und höchstens als Rudiment in Form eines distalen Hüftgriffels erhalten ist, wie z. B. bei Thysanuren. Über die Bein-gliederung wurde viel gestritten, meines Erachtens aber ganz überflüssigerweise; denn es wird — auch mit Hilfe der Muskulatur — kaum je gelingen, die Homologien zwischen den Hauptstämmen der Arthropoden nachzuweisen, sondern höchstens innerhalb einer solchen Reihe.

Wir kennen die Beine vieler paläozoischer Insekten und können bereits allerlei Spezialisierungen verfolgen, leider aber sind gerade die Basipodite bei den immer flach liegenden Palaeodictyopteren nicht so gut zu unterscheiden, um etwas über eventuelle Hüftgriffel aussagen zu können. Auch die Zahl der Fußglieder ist meist etwas strittig, doch scheint bereits sicher, daß sie ursprünglich weniger als 5 betrug, diese Zahl aber bald in mehreren Gruppen erreichte, so z. B. bei den Blattarien. Wir werden bei Besprechung der einzelnen Reihen auf dieses Thema zurückkommen.

Über die Zahl der Thoraxsegmente herrscht wohl kaum mehr eine Meinungsverschiedenheit, denn sie ist durch morphologische, embryologische und paläontologische Beweise festgelegt und alle älteren Theorien, welche dem dreigliedrigen Thorax noch ein Segment zuweisen wollen, sei es als „Mikrothorax“ vor dem Prothorax oder irgendwo zwischen den Segmenten, sind aufgegeben, doch ist bekannt, daß sich oft das erste Segment des Hinterleibskomplexes enger an das dritte des Thorax anschließt. Die Feuerborn'schen Hypothesen, die in neuerer Zeit viel Aufsehen erregten, beruhen, soviel ich die Sache verfolgen konnte, auf der Annahme eines eigenen zwischen Pro- und Mesothorax gelegenen Segmentes, welches als „Sphenothorax“ bezeichnet wird, im Gegensatz zu einem von demselben Autor früher hinter dem Mesothorax angenommenen, gleichfalls sternitlosen „Postthorax“. Tritt der Sphenothorax mit dem Prothorax zusammen, so ergibt sich „Proterozygie“, schließt er sich aber an den Mesothorax, so ergibt sich „Deuterozygie“, was natürlich wieder ein neuer Anhaltspunkt für eine phylogenetische Einteilung der Insekten sein soll. Ich glaube nicht, daß diese auch schon von anderer Seite energisch zurückgewiesene Hypothese, die auf der Untersuchung hochspezialisierter beinloser Dipterenlarven aufgebaut ist, aber weder durch die morphologische, noch embryologische Forschung an primitiveren Formen Bestätigung fand, noch einer ernsten Widerlegung bedarf, da ja auch die Paläontologie einwandfrei zeigt, wie einfach und homonom die drei Thoraxringe ursprünglich waren. Wohin Feuerborn's Spekulationskette führt, ergibt sich schon aus dem Umstande, daß er die Insekten von Diplopoden (!) ableiten möchte. So etwas vermag ich nicht ernst zu nehmen.

Etwas weniger Übereinstimmung als jetzt bereits über die Zahl der Thoraxsegmente und ihrer Anhänge herrscht, finden wir betreffs des Hinterleibes und der allerdings meistens recht tiefgreifenden Umwandlungen unterworfenen Gliedmaßen desselben. Ich vertrete stets den Standpunkt, die ursprüngliche Zahl der Segmente des Abdomens betrage 11 und nicht,

wie manche meinen, nur 10, denn wir finden bei Embryonen oft noch ein ganz normales 11. abdominales, d. i. 14. postcephales oder 20. Metamer hinter dem Akron und vor dem Telson, welches letztere nie mehr die Gestalt eines normalen Segmentes hat, sondern höchstens noch in Form der Afterklappen das Ende des Enddarmes umgibt. Dieses Telson kann man auch als Segment 12 des Abdomens bezeichnen, auf keinen Fall aber als 11. Was uns die Entwicklungsgeschichte lehrt, wird auch durch die Untersuchung vieler rezenter Formen erhärtet, bei welchen zwischen dem 10. Segmente und Telson noch ein deutliches Segment liegt, welches die Cerci trägt, soferne solche vorhanden sind, aber selbst noch in solchen Fällen persistiert, in denen die Cerci fehlen. Wir sehen dieses Segment, um nur einige Beispiele zu nennen, bei allerlei Homopteren, bei Odonaten, Ephemeriden und bei Thysanuren, sehr gut auch bei Proturen. Auch bei alten fossilen Insekten, z. B. Palaeodictyopteren und Megasecopteren finden wir hinter dem normal ausgebildeten 10. Segmente noch ein Gebilde, an dem erst die Cerci sitzen, und, wenn *Lameere* mit seiner Zählung bei *Lycocercus Goldenbergi* Br. recht hat und die auffallenden blattartigen ventralen Anhänge männliche Gonopoden sind, also dem 9. Segmente angehören, so muß jeder zugeben, daß hinter diesem 9. Segmente noch ein sehr normales 10. folgt, an dem keine Anhänge sind, daß ferner die Cerci viel weiter hinten liegen und durch mindestens ein sehr deutliches großes Segment von dem 10. getrennt erscheinen. Wir dürfen also auf keinen Fall, wie es einige Autoren noch immer versuchen, diese einästigen fühlerartigen Gliedmaßen dem 10. Ringe zuschreiben, denn sie sind nie auf diesem Segmente ventral, so wie sie es sein müßte, angebracht, sondern stehen immer erst hinter dem Endrande des 10. Tergiten, sekundär verlagert, lateral oder fast dorsal, während sie bei Embryonen (z. B. *Gryllotalpa*) noch als typische Gliedmaßenhöcker wie alle anderen an der Ventralseite erscheinen, und zwar entschieden auf Segment 11. Von einer Zweistöckigkeit, d. h. von einem geteilten Extremitätenhöcker ist dabei keine Rede, und wir können daher endgültig sagen, die Cerci sind (so wie die Fühler) bei den Insekten a priori einästig, sie gehören dem 11. Segmente an. Genau so war es schon bei dem Trilobiten *Neolenus*.

Aber nicht alle Insekten haben noch die Vollzahl der Segmente. Es treten durch Reduktion vor dem Telson Ausfälle ein, so daß oft wirklich nur 10, ja sogar manchmal nur 9 Ringe deutlich kenntlich sind, bei Larven eventuell noch weniger, und schließlich gibt es sogar oligomere Larvenformen, sogenannte Cyclopoide. Das Interessanteste aber scheint mir die Tatsache zu sein, daß sogar im Imaginalstadium bei einer Gruppe nur mehr 6 Hinterleibesringe zu zählen sind: bei den Collembolen. Ich betrachte, wie später noch zur Sprache kommen soll, diese Formen als neotenische, welche schon auf einem oligomeren, embryonalen Stadium geschlechtsreif wurden.

Wir finden jedoch an der Ventralseite des Abdomens vieler Insektenlarven und Imagines noch so vielerlei mehr oder weniger stark modifizierte Glied-

maßen, die nachweisbar aus embryonalen Gliedmaßenanlagen hervorgegangen sind, daß wir eines weiteren Beweises für die Ableitung der Insekten von polypoden Ahnen nicht bedürfen. Alle diese Gliedmaßen unterscheiden sich aber von den thorakalen, so daß man nie im Zweifel zu sein braucht, ob es sich in einem bestimmten Falle um eine Insektenlarve oder etwa eine Myriopodenform handelt. Zu diesen metamorphosierten Abdominalgliedmaßen rechne ich in Übereinstimmung mit allen Autoren die schon so oft besprochenen Anhänge der Thysanuren mit ihren breiten Coxiten, an denen Styli und einziehbare Coxalorgane (Bläschen) sitzen. Ich rechne hieher die Springorgane der Collembolen, die oft sogar gegliederten Anhänge an den ersten Segmenten von Campodea, Japyx und den Proturen. Ich rechne dazu aber auch die als „pedes spurii“ oder „pseudozumpe“ bezeichneten abdominalen Raupenbeine der Tenthrediniden (Hymenopteren), der Panorpaten und der Lepidopteren, aber im Gegensatz zu manchen Autoren auch gewisse sogenannte „Tracheenkiemen“ von allerlei im Wasser lebenden Larven. Ich möchte solche Atmungsorgane, im Gegensatz zu den sicher sekundär erworbenen und nicht auf Gliedmaßen zurückführbaren Tracheenkiemen, etwa der Wassermotten, gewisser Trichopteren und Dipteren, lieber als *K i e m e n g l i e d m a ß e n* bezeichnen. Solche Kiemen-gliedmaßen finden wir bei den Megalopteren allgemein, unter den Neuropteren im engeren Sinne bei den Sisyriden. Ob die analogen Anhänge mancher Coleopteren (z. B. Gyriniden) jedoch auch in diese Kategorie gehören, erscheint meines Wissens noch nicht durch die Entwicklungsgeschichte belegt. Außer Zweifel dürfte dagegen die Gliedmaßennatur jener rein ventralen Anhänge stehen, welche in neuerer Zeit an den Segmenten gewisser zygoter Odonaten nachgewiesen wurden (*Pseudophaea*, *Core*), ebenso wie jener der Perlarie *Eusthenia spectabilis* W. Ja selbst in bezug auf die Gliedmaßennatur der Anhänge der Ephemeridenlarven schien nach den Arbeiten von H e y m o n s kein Zweifel mehr zu walten, bis D ü r k e n neuerdings in einer ausführlichen Arbeit dafür eintrat, daß es sich hier nicht um ventrale, sondern um dorsale Bildungen handle. D ü r k e n will den Beweis für seine Ansicht in der Ontogenie der Muskulatur finden, scheint sich aber, wie ich schon an anderer Stelle ausführte (Handb. Ent. I, S. 1282), dennoch in einem Irrtume zu befinden. Für meine Auffassung spricht ganz entschieden der paläontologische Befund, denn bei permischen Ephemeridenlarven (*Phthartus rossicus* Handl.) sieht man neun Paare ganz deutlicher ventraler Kiemenanhänge, während alle rezenten Formen eine geringere Zahl aufweisen. Das spricht doch dafür, daß die ursprüngliche Lage eine ventrale ist und sekundär ein Hinaufrücken an die Seiten erfolgte. Ich komme immer wieder auf dieses Thema zurück, denn die Frage, ob die Kiemengliedmaßen etwas Ererbtes oder Erworbenes sind, ist von hoher phylogenetischer Bedeutung. Von ihrer Beantwortung hängt es zum Teile ab, ob wir die Insekten von aquatischen, beziehungsweise amphibiotischen Vorfahren ableiten sollen, oder von bereits rein terrestri-

schen. Bis jetzt kennen wir noch keine Palaeodictyopterenlarven so gut, um sagen zu können, ob sie Kiemengliedmaßen besaßen, aber ich bin davon ganz überzeugt, daß man einmal solche finden wird. Die Kluft zwischen Palaeodictyopteren und Ephemeriden ist nicht sehr tief und wird zudem durch die Protephemeriden überbrückt, so daß ich wohl anzunehmen berechtigt bin, auf ähnliche Lebensweise und Organisation der Larven zu schließen. Vielleicht wird sich sogar zeigen, daß die Larven der Urflügler auch noch Hüftgriffel an den thorakalen Beinen und zweiästige Abdominalgliedmaßen besaßen.

Für eine solche Zweiästigkeit, wenigstens in der Genitalregion, sprechen die in den Dienst des Geschlechtslebens getretenen Gliedmaßen von allerlei Insekten, am deutlichsten wohl bei den Thysanuren, wo wir z. B. bei den Männchen von Machilis am 8. und 9. Segmente an den vergrößerten Coxiten sowohl den distalen Stylus finden, als Rest eines Exopoditen, proximal aber je einen zweiten Ast, der sogar noch Spuren einer Gliederung erkennen läßt und anscheinend dem Endopoditen entspricht. Wir bezeichnen ihn vorläufig so wie die analogen Bildungen an den Segmenten 8 und 9 des Weibchens als „Gonapophysen“. Bei den Imagines pterygoter Insekten sind alle abdominalen Gliedmaßen atrophiert und es kommen eben nur mehr die sogenannten „Genitalfüße“ vor, beim ♀ auf Segment 8 und 9, beim ♂ nur auf Segment 9. Von manchen Autoren werden auch Anhänge des 10. Segmentes angenommen, die sich an dem Kopulationsorgan beteiligen sollen. Ich halte diese Ansicht jedoch für irrtümlich, da wir an vielen Beispielen sehen, daß der Penis mit all seinen komplizierten Bildungen ausschließlich dem 9. Segmente angehört und mit Gliedmaßen nichts zu tun hat.

Das Tracheensystem und die Segmentalorgane.

Man betrachtet das Vorhandensein eines Tracheensystems allgemein als eine Anpassung an das Luftleben, also als ein Charakteristikon der echten Landarthropoden, im Gegensatze zu den verschiedenen Arten von Kiemen, welche wieder als Anpassung an das Wasserleben gedeutet werden. Ersteres beruht so wie die analogen Atmungsorgane der Spinnen auf einer Oberflächenvergrößerung durch Einstülpung, letztere dagegen auf einer solchen durch Ausstülpung. Jene, welche noch immer an eine Abstammung der Insekten von Landtieren glauben, sind daher geneigt, die Wasserinsekten in Bausch und Bogen für Abkömmlinge von reinen Landtieren zu halten und suchen infolgedessen in den verschiedenen Kiemen Neuerwerbungen, in den Tracheen dagegen ein altes Erbgut.

Wenn ich nun gegen diese scheinbar so logische und einfache und daher so allgemein eingebürgerte Ansicht Stellung nahm, so haben mich zu diesem Schritte verschiedene Tatsachen bewogen, welche ich hier kurz anführen will: Erstens die Tatsache, daß keineswegs alle sogenannten

Kiemen der aquatischen Larven gleichwertig sind, so daß man die meines Erachtens ursprünglichen Kiemengliedmaßen von den an verschiedenen Stellen des Körpers auftretenden, meiner Meinung nach sekundären Kiemen scheiden kann. Zweitens der Umstand, daß es auch in vielen Gruppen aquatile Imagines und Larven gibt, die trotz dieser Lebensweise durch Tracheen, beziehungsweise durch Stigmen atmen, wobei sie meist irgendwelche Hindernisse durch oft recht beträchtliche Änderungen ihres Baues überwinden müssen. Sie haben aber trotzdem keine Kiemen bekommen, was doch viel einfacher gewesen wäre, da ja die embryonalen Gliedmaßenanlagen meist vorhanden waren. Drittens mußte es mir bedenklich erscheinen, die Erwerbung der Tracheen, selbst entfernter Vorfahren, aus dem Übertritt vom Wasser an die Luft zu erklären, der ja doch einmal erfolgt sein muß, da sich diese Organe schon in frühen Stadien des Embryonallebens anlegen, wo von einem „Bedürfnisse“ noch ebensowenig die Rede sein konnte, als von einer direkten Einwirkung der Umwelt. Eine prospektive Potenz oder dergleichen konnte ich aber nicht annehmen. Viertens die Tatsache, daß jene Gruppen, welche ich für primär amphibiotisch halte, tatsächlich auch in verschiedenen anderen Richtungen zu den tiefststehenden gehören.

Da nun gerade der dritte Punkt auch gegen meine Ansicht ausgewertet werden kann, weil man zu behaupten berechtigt wäre, gerade die Anlage der Tracheen vor ihrer Verwendung sei ja ein Beweis dafür, daß sie von Vorfahren stammen, bei denen sie Verwendung fanden, also von Landtieren, so möchte ich besonders darauf eingehen.

Es ist nun von hohem Interesse festzustellen, daß die Tracheen solcher nach meiner Ansicht primär aquatischer Larven zunächst kein Gas, sondern eine Flüssigkeit enthalten, in welcher sich bald Gasblasen ausscheiden. Dieses Gas wurde chemisch untersucht und erwies sich nicht als „Luft“, sondern nach Angabe Berleses als Kohlendioxyd (CO_2). Wenn nun mit der letzten Häutung die früher geschlossenen Stigmen sich öffnen, so wird offenbar durch das Einsetzen der rhythmischen Kontraktion des Körpers das CO_2 ausgetrieben und bei Nachlassen der Kontraktion strömt Luft in die Tracheen. Es wären also die Tracheen zunächst keine Organe zur Aufnahme von Sauerstoff, sondern Exkretionsorgane, welche die Abfuhr von Endprodukten des Stoffwechsels besorgen.

Wenn wir uns dieser Betrachtungsweise anschließen, so denken wir unwillkürlich an jene Autoren, welche die Tracheen auf Segmentalorgane, also auf Nephridien zurückführen wollen — an die Schule von A r n . L a n g in Zürich, der ich mich nun auch anschließen will, obwohl ich früher anderer Ansicht war, denn diese Nephridientheorie erklärt mit einem Schlage gar manche Erscheinung, an der wir früher achtlos vorbeigingen. Sie erklärt uns das frühe Auftreten der Tracheenanlagen in der ontogenetischen Entwicklung, die streng segmentale Anordnung der Stigmen und Hauptäste, sie erklärt uns aber auch, warum diese Organe allen jenen Segmenten fehlen, welche andere auf Nephridien zurückführbare Organe besitzen, also

jenen Segmenten des Kopfes, welche Speicheldrüsen besitzen, und dem Abdominalsegmente 9, welchem die Gonaden angehören. Daß die Tracheen, beziehungsweise Stigmen auch auf Segmenten atrophieren können, welche keine anderen Nephridialorgane mehr besitzen, hat dabei nichts zu sagen. Wir kommen dadurch wieder auf die Trilobitentheorie zurück, welche das Vorkommen vieler Nephridien bei diesen Tieren annimmt. Sind die Tracheen bei Insekten aus Nephridialorganen hervorgegangen, dann ist auch ihr selbständiges Auftreten bei den Myriopoden und Arachnoiden nicht mehr so schwer zu erklären und es sind die höheren Crustaceen aus der Ahnenreihe der Insekten ausgeschlossen.

Die Insektenfauna der Steinkohlenzeit.

Wie ich schon vor 20 Jahren nachwies, beruhen alle Angaben über ältere als carbonische Insektenreste teils auf falscher Deutung der Objekte, teils auf falschen Angaben über das Alter der Funde. Das galt als erwiesen, aber aus der Tatsache, daß schon im unteren Obercarbon etwas höher spezialisierte Typen gefunden wurden, konnte man auf ein untercarbonisches, wenn nicht devonisches Alter der Ur-Insekten schließen.

Es mag daher vielen Forschern, namentlich jenen, welche noch immer an der Ableitung der Pterygoten von Apterygoten festhalten, als selbstverständlich erschienen sein, daß endlich eine Arbeit zustande kam, die den Nachweis solcher Apterygoten im Devon zu erbringen schien: Hirst und Manlik fanden im Old Red des Rhynie Chert (England) einige fossile Reste, welche sie auf Insekten zurückführen zu dürfen glaubten.

1. *Rhyniella praecursor*, Hirst und Manlik n. g., n. sp.

Geol. Magaz. L.XIII, 1926, 69, t. 7 f. A—F. Tillyard, Tr. Ent. Soc. Lond. 1928, f. 1, 2.

Es ist ein winziges kopfähnliches Gebilde von nur 0.3 mm Länge, mit einem 3—4gliedrigen Anhang, der als Taster, und einem anderen, der als Antenne gedeutet wird. Außerdem sieht man zwei Leisten, welche an der Unterseite liegen dürften und als Mandibeln gedeutet werden. Das ganze erscheint mir doch viel zu problematisch, um überhaupt als Insekt, geschweige denn als Apterygote (? Collembola) gedeutet zu werden. Es kann ja auch ein Krebschen gewesen sein.

2. „Mandibles of supposed larval Insect.“

Geol. Magaz. LXIII, 1926, 70, t. 7 f. J.; *Rhyniognatha* n. g. *Hirsti* n. sp. Tillyard, Tr. Ent. Soc. Lond. 1928, f. 3.

Es handelt sich um zwei mandibelähnliche, an der proximalen Seite gezähnte, aber zarte Gebilde, deren Größe leider nicht angegeben ist, aber nach Tillyard nur 0.17 mm beträgt. Das Ding stammt vielleicht wirklich von einem Arthropoden, vielleicht aber von einem Wurm.

Tillyard spricht aber bereits von ganz sicheren Collembolen und zieht daraus weitgehende phylogenetische Schlüsse!

Wir stehen also faktisch noch auf demselben Punkte wie vor 20 Jahren und beginnen daher unsere Betrachtung mit den Carboninsekten,

von denen mir seinerzeit fast das gesamte aus Deutschland, Belgien und England stammende und ein großer Teil des amerikanischen Materiales aus eigener Anschauung bekannt geworden war. Die herrlichen Schätze aus Commentry, welche im Pariser Museum lagen, durfte ich jedoch nur durch die Gläser der Vitrinen bewundern, aber nicht untersuchen, obwohl ich, mit guten Empfehlungen ausgestattet, eigens zu diesem Zwecke nach Paris gereist war. Unter einem nichtigen Vorwande: es arbeite gerade ein Franzose über fossile Insekten und der habe natürlich ein Vorrecht —, wies man mich ab, und es gelang mir nur per nefas durch diesen selben Franzosen (Herrn Agnus) einige wenige Typen in die Hand zu bekommen. Natürlich konnte ich unter diesen Umständen weder eigene Zeichnungen anfertigen, noch jene Brongniarts kontrollieren und war bei meiner Arbeit daher gezwungen, statt der Originale mit vieler Mühe die teils aus Photogrammen, teils aus Zeichnungen oder aus Kombination beider bestehenden Bilder in Brongniarts Atlas zu deuten. Dem schon damals sattsam als minderverlässlichen Autor bekannten Herrn F. Meunier gestattete man natürlich dann die Untersuchung der kostbaren Stücke und durch die seinen Arbeiten beigegebenen Photogramme kam ich in die Lage, einiges richtig zu stellen, was ich nach Brongniarts Werk falsch gedeutet hatte.

Während des Krieges hat nun der in Entomologenkreisen als Prioniden-spezialist bekannte Brüsseler Forscher Prof. A. Lameere einen Aufenthalt in Paris dazu benützt, um Brongniarts und Meuniers Typen zu revidieren. Er hat dabei festgestellt, daß viele Bilder in dem großen Werke des ersten Autors unrichtig sind, und in jedem Falle, in dem ich mich durch diese Mängel hatte täuschen lassen, hervorgehoben: Handlirsch hat sich geirrt! Wie oft sich jedoch Lameere selbst geirrt hat in seinen 1917 erschienenen Studien, das läßt sich leider ohne neue Untersuchungen der Originale nicht mehr feststellen, denn er hat das Wichtigste, was der Paläontologe zu tun hat, versäumt: Das Anfertigen richtiger, mit dem Zeichenapparate hergestellter Zeichnungen oder Photogramme.

Da Lameere, der meine Arbeit noch vor dem Kriege sehr hoch eingeschätzt hatte, nun anderer Meinung geworden zu sein schien und sich ganz offensichtlich bemühte, möglichst viel von dem Gebäude, das ich errichtet hatte, zu demolieren, unterließ ich es, in meiner Revision der paläozoischen Insekten (1919) und in dem Catalogus fossilium (1922) auf seine Kritik zu antworten, denn ich wollte warten, bis wieder normale Zeiten kommen.

Lameere stößt mein ganzes System um und will sogar, wie wir gleich näher besprechen werden, von den Palaeodictyopteren nichts wissen, die für ihn zum Teil Hemipteren sind, zum Teile *Subulicornia*, d. h. Ephemeroiden, er verwirft auch die Protorthopteren und Protoblattiden, die er alle zusammen „Orthopteren“ nennt und unter denen er weiter Saltatorien, Blattiden, Mantiden und Phasmiden zu erkennen glaubt.

Sein System ist jedoch offenbar kein sehr glückliches, denn es wurde von den anderen Paläoentomologen, denen wir in jüngerer Zeit einige sehr wertvolle Werke verdanken, nicht angenommen. So von Pruvost in seiner großen Zusammenfassung der nordfranzösischen Fauna und von Bolton in seinem schönen Buche über das englische Materiale. Auch Tillyard und Cockerell schlossen sich Lameere nicht an, der eben wieder, wie schon so viele seiner Vorgänger, in den Fehler verfallen war, die höheren Gruppen durch bloß vertikale Teilung des Stammbaumes zu gewinnen und alles, was sich in der Ahnenreihe einer neuzeitlichen Gruppe findet, in diese einzubeziehen, ohne Rücksicht auf die morphologische Differenzierung. Ich habe schon oft betont, daß ein solches rein phylogenetisches System ein Ding der Unmöglichkeit ist, denn man müßte mit demselben Rechte wie die Palaeodictyopteren in Hemipteren und Subulicornier auch die Trilobiten in Crustaceen, Arachnoideen, Insekten und Myriopoden und die Saurier in Säugetiere und Vögel zerlegen, ja vielleicht sogar die Geißelinfusorien in so viele Teile als es Tier- und Pflanzenstämme gibt. So wenig aber etwa der Trilobit *Neolenus* ein Insekt oder der Trilobit *Olenellus* eine Spinne ist, so wenig ist *Spilaptera* eine Ephemeroptera, *Stenodictya* eine Odonatoptere und *Lycocercus* eine Rhynchote. Diese meinen Standpunkt kurz darstellenden Worte vorausgeschickt, will ich nun versuchen, auf die einzelnen Punkte der hier in Betracht kommenden Arbeiten näher einzugehen.

Ich beginne mit den für das Carbon so charakteristischen Palaeodictyopteren, welche ich für die ursprünglichsten unter allen bisher bekannt gewordenen fossilen Insekten halte. Dieser Ansicht haben sich seither alle Forscher angeschlossen und auch Lameere sucht den Urtypus des Geäders bei Formen dieser Gruppe. Auch er ist so wie Martynow und Tillyard der Ansicht, daß die horizontale Ausbreitung der Flügel ein ursprüngliches Verhalten sei. Die Gruppe Palaeodictyoptera in meinem Sinne zeigt — abgesehen vielleicht von einigen etwas einseitig spezialisierten Typen, die man ja eliminieren kann, — ein auffallend einheitliches Gepräge. Es sind die Flügelpaare einander noch sehr ähnlich, einfach gebaut und ohne alle jene Merkmale, die sich bei den abgeleiteten Formen in so großer Mannigfaltigkeit finden (Flügelmal, Gelenkfalten, regelmäßig angeordnete Queradern, vergrößerter Analfächer, Fähigkeit, sich über dem Abdomen zu falten usw.). Soweit bekannt, sind auch Körper und Beine noch recht primitiv, die Segmente des Thorax ziemlich gleich und deutlich geschieden, jene des Abdomens noch recht homonom. Am Hinterende finden sich gut entwickelte vielgliedrige Cerci, an den Seiten des Prothorax sehr oft noch kleine Flügellappen, an den Seiten der Abdominalsegmente abgegrenzte Lappen, die lebhaft an die sogenannten Pleuren der Trilobiten erinnern. Das auch von Lameere als ursprünglich und vollkommen bezeichnete Geäder ist in beiden Flügelpaaren fast gleich und zeigt noch bei manchen Arten eine ähnliche Gestaltung von Radius, Media und Cubitus,

welche stets in zwei gleichwertige Hauptäste zerfallen, die sich weiterhin freilich in verschiedener Weise verzweigen.

Und diese so einheitliche, scharf charakterisierte, sehr artenreiche Gruppe existiert nach L a m e e r e nicht, sondern besteht aus einem Gemisch von Subulicorniern („Ephemeropteren“ und „Odonatopteren“) und von Rhynchoten (Hemipteren), nebst einigen Orthopteren! L a m e e r e s Ausführungen gipfeln in dem Satze: Die Ordnung Palaeodictyoptera H a n d l i r s c h' kann also eliminiert werden!

Wie wird nun dieser Satz begründet? *Eugereon Böckingi* Dohrn aus dem unteren Perm zeigt noch in den horizontal ausgespreizten homonomen Flügeln mit ihrem relativ ursprünglichen Geäder den Charakter von Palaeodictyopteren und wäre sicher nie in eine eigene Ordnung gestellt worden, wenn er nicht jenen berühmt gewordenen wunderbar erhaltenen Saugrüssel besäße, aus dem sich der Schnabel der Wanzen und Cicaden ableiten läßt. Es wurden nun auch bei einigen Carboninsekten, die nach ihrer sonstigen Organisation typische Palaeodictyopteren sind, Gebilde beobachtet, die anscheinend einen ähnlichen Rüssel vorstellten, wie jener von *Eugereon*: *Lithomantis carbonaria* Woodw., *Lycocercus Goldenbergi* Brongn., *Mecynostoma Dohrni* Brongn. Ich habe den sogenannten Rüssel von *Lithomantis* selbst untersucht und bin zu der Ansicht gekommen, daß er nicht dem Kopfe, sondern dem Thorax anhängt und offenbar der Teil eines Beines ist. Auch B o l t o n kommt durch neue Untersuchung zu einem ähnlichen Resultate. *Lycocercus* konnte ich nicht genau untersuchen, aber es kann dessen sogen. Rüssel keineswegs mit jenem von *Eugereon* verglichen werden, wie L a m e e r e behauptet. Da das Fossil in der Seitenlage erhalten ist, können etwas längere Mandibeln leicht den Eindruck eines Rüssels machen. Den *Mecynostoma*-Rüssel endlich habe ich selbst an dem Original-exemplare gesehen und keineswegs so ideal rüsselartig gefunden, wie ihn B r o n g n i a r t bildlich darstellt und L a m e e r e beschreibt.

Lithomantis hat typische, abgegrenzte Prothorakalflügel, ebenso *Lycocercus*; aber bei *Mecynostoma*, wo L a m e e r e einen ähnlichen Prothorax gesehen haben will, wie ihn *Eugereon* zeigt, habe ich keine solchen Erweiterungen gesehen; es kann übrigens sein, daß solche doch vorhanden sind. Das Geäder ist bei allen drei Formen noch ein ganz typisches Palaeodictyoptergeäder, während es bei *Eugereon* doch schon einige sehr auffallende Züge höherer Spezialisierung aufweist: R und M sind ein großes Stück weit eng aneinandergelagert, die Analgruppe ist in Vorder- und Hinterflügel stärker verschieden und die Queradern erscheinen in der vorderen Partie der Flügel zahlreich dicht und parallel, nicht netzartig verschlungen, in der hinteren Partie dagegen bilden sie noch ein weitmaschiges unregelmäßiges Netzwerk.

An das Geäder von *Eugereon* klammert sich nun L a m e e r e bei seinem Versuche, die Palaeodictyopteren zu zerreißen. Er charakterisiert die seiner Meinung nach zu den Rhynchoten gehörigen Formen durch dünne, schütterere Queradern, welche gebogen sind und oft ein weitmaschiges Netz-

werk bilden, dann auch dadurch, daß bei ihnen die Subcosta vor der Spitze des Flügels ende, die vordere Media immer einfach bleibe, ebenso jene des Cubitus oder, wenn verzweigt, ihre Äste nach vorne richte. Nun hat aber *Eugereon* den Apikalteil der Flügel verloren, so daß man gar nicht sagen kann, wie die Subcosta endete. Auch auf *Mecynostoma* paßt diese Charakteristik nicht und *Lycocercus* stimmt nur halbwegs damit. Vielleicht hat eben Lameere auch noch das Geäder einiger anderer Formen herangezogen, denen er einen ähnlichen Rüssel zuschreibt, wie den genannten: *Homoioptera Brongniarti* Meun. (= *Lycocercus pictus* Handl.) und *Homoioptera gigantea* Agnus = *Gaulleyi* Meun. (in genere *Homoeophlebia* Handl.), beides Formen mit Prothorakalflügeln, die jedoch anders aussehen als der verbreiterte Prothorax von *Eugereon*. Erstere Art soll einen $\frac{1}{2}$ cm langen Rüssel besitzen, der auch auf der Photographie sichtbar sein soll und schief nach hinten liegt. Die Basis dieses Rüssels soll den Eindruck eines Fulgoridenclipeus machen. Meine Augen sehen offenbar anders als jene Lameeres, sie erkennen weder den Rüssel noch den Clipeus, dafür aber vor den Augen des Tieres etwas, was beißenden Mundteilen ähnlich sieht. Ebenso wenig wie hier bin ich imstande bei *Hom. gigantea* etwas von dem zu sehen, was Lameere als Rüssel deutet. Von einem langen Rüssel (wie *Eugereon*) kann bei keinem der Tiere die Rede sein, bei *gigantea* schon deshalb nicht, weil der Stein zu nahe dem Kopfe abgebrochen ist. Beide Formen haben recht ursprüngliches Geäder, *Brongniarti* aber eine lange Subcosta, die also mit Lameeres Gruppencharakter nicht übereinstimmt.

Ich habe mich übrigens zu allem Überflusse noch bemüht, bei allen in Betracht kommenden Formen zu prüfen, inwieferne Lameeres Geädermerkmale stichhältig sind. Diese Untersuchung hat einwandfrei ergeben, daß das Merkmal der Subcosta keinerlei Wert besitzt, da diese Ader selbst bei sehr nahe verwandten Formen länger oder kürzer sein kann. Sie ist z. B. bei den „Rhynchoten“ *Lycocercus Goldenbergi* kurz, bei *pictus* lang, bei den „Subulicorniern“ *Graphiptilus* lang, *Lamproptilia* kurz, *Cryptovenia* lang, bei manchen Dictyoneuriden aber kurz. Das System der Queradern ist ungemein wechselnd und läßt mit bestem Willen keine Grenze zwischen den zwei Gruppen erkennen. In beiden Gruppen finden wir verzweigte und einfache Vorderäste von M und Cu, in beiden Gruppen Prothorakalflügel und Cerci, letztere sogar bei einer Form (*Goldenbergi*), welche einen Schnabel haben soll. Ich bemerke hier gleich, daß gerade die Rhynchoten sich von den anderen heterometabolen Insekten durch das vollkommene Fehlen der Cerci unterscheiden. Ob nun diese Organe schon bei *Eugereon* rückgebildet waren, oder erst später verschwanden, läßt sich noch nicht sagen, da bei *Eugereon* der Hinterleib nicht erhalten ist.

Lameeres Zerreißung der Palaeodictyopteren in Rhynchoten und Subulicornier ist also ein Mißgriff, geeignet, neue Verwirrung in die Sache zu bringen.

Daß unter meinen Palaeodictyopteren noch einzelne Formen sich

finden werden, welche vielleicht nach dem Bekanntwerden vollkommenerer Stücke aus der Gruppe entfernt werden müssen, habe ich seinerzeit ja selbst gesagt und sogar erwähnt, daß vielleicht *Breyeria* sich dem *Eugereon*, also den Protohemipteren nähert. Ich muß es ja sogar mit Freude begrüßen, wenn sich in der von mir als Stammgruppe aller Insekten betrachteten Ordnung „*Palaeodictyoptera*“ Elemente nachweisen lassen, die in verschiedenen Richtungen ausstrahlen und Anklänge an die spezialisierteren Zweige erkennen lassen. Theoretisch müssen ja, wenn wir einmal alle fossilen Formen kennen, alle solchen Grenzen verwischt werden, welche heute noch zwischen *Palaeodictyopteren* und den großen Reihen, welche ich direkt von ihnen ableite, bestehen; das sind die Odonaten, Ephemeriden, Locustoiden, Blattaeformien, Neuropteroiden, Panorpiden, Perlarien, Embidarien, Hemipteroiden und vielleicht noch andere.

Wie ich wohl deutlich gezeigt habe, lassen sich aber von *Palaeodictyopteren* auch noch allerlei Typen ableiten, Zweige, die blind enden und in der modernen Insektenwelt keine Nachkommen mehr aufweisen; das sind z. B. die *Megasecopteren*, die *Sypharopteroiden* und dergleichen, auf die wir noch zurückkommen werden. Die Zahl solcher Gruppen wird sich noch vermehren, denn man muß, wie schon früher erwähnt, doch in der Systematik auch der morphologischen Differenzierung Rechnung tragen und darf nicht einfach alles, was nicht in *Lameeres* Hauptreihen *Subulicornia* und *Rhynchota* paßt, kurzweg für „Orthopteren“ erklären, aus denen nach seiner wiederholt geänderten Ansicht nun auch die Holometabolen abstammen sollen, die er bekanntlich früher von *Megasecopteren* ableiten wollte. Doch darauf kommen wir später noch zurück.

Hier scheinen mir noch einige Worte angebracht über jene Formen, die *Lameere* aus meinen *Palaeodictyopteren* ausscheiden will, um sie zu den Orthopteren zu stellen:

1. Die *Stygniden* aus dem unteren Obercarbon, von welchen ich selbst schon bemerkte, daß sie vielleicht zu den Protorthopteren oder Protoblattoiden hinüberleiten. Aber nach einem einzigen erhaltenen Flügelteil, der nicht einmal sicher erkennen läßt, ob die Flügelpaare noch homonom und horizontal ausgebreitet waren, getraute ich mich keine so weitgehenden Schlußfolgerungen zu ziehen und ließ diese immerhin noch recht ursprüngliche Form vorläufig bei der Stammgruppe.

2. Die *Paoliiden*, gleichfalls aus dem unteren und mittleren Obercarbon. Hier spricht die breite Basis bei nicht abgegrenztem Analeile noch sehr für ursprüngliche Flügelstellung. Das feine Zwischengeäder von *Paolia vetusta* Sm. ist ähnlich wie bei Dictyoneuriden, was bei Orthopteroiden nie mehr der Fall ist. *M* und *Cu* zerfallen noch, wie es bei den *Palaeodictyopteren* auch nach *Lameere* sein soll, in je zwei Hauptäste, die sich weiter verzweigen, und es fehlt daher nicht der hintere Hauptast der *M* — was nach *Lameere* ein Charakteristikon der Orthopteren im weitesten Sinne sein soll. Es ist also, wenigstens vorläufig, gar kein Anlaß

vorhanden, diese Gruppe von den Palaeodictyopteren zu den Orthopteren zu übertragen. Auch bei *Pseudofouquea* sind beide Äste der M erhalten.

3. Die *Aenigmatodiden*, auf eine Art aus dem mittleren Obercarbon errichtet, welche wirklich für ein Palaeodictyopteron schon fast zu stark spezialisiert erscheint. Ich konnte diese Form nicht zu den Protorthopteren stellen und hätte müssen eine eigene Ordnung errichten, was bei dem unvollkommenen Erhaltungszustand nicht ratsam schien.

3. Die *Eubleptiden*, deren Körper erhalten ist und durch seine homonome Segmentierung sowie die langen vielgliedrigen Cerci von den Palaeodictyopteren wie etwa *Homaloneura* nicht verschieden ist. Die Flügel sind homonom und horizontal ausgebreitet, zeigen jedoch ein vereinfachtes, reduziertes Geäder mit deutlichen zwei Hauptästen der Medialis und sehr langer Subcosta. Es wird wohl außer *Lameere* niemand in dieser Form ein primitives Orthopteron suchen.

4. Die *Metropatoriden*, errichtet auf den kleinsten, bis damals im Carbon gefundenen Flügel. Stammt auch aus dem unteren Obercarbon und besitzt ein (mit der geringen Größe zusammenhängend) reduziertes Geäder. R mit Rs und M, die in zwei Hauptäste zerfällt, sind noch sehr palaeodictyopterenähnlich, die Cubital- und Analgruppe stark nach hinten gekrümmt, aber es läßt sich nicht feststellen, ob nur die zwei ersten Adern oder auch die dritte verzweigte Ader dem Cu angehören. Die von mir mit Hilfe des Zeichenprismas hergestellte Zeichnung (t. 12, f. 12) weicht auffallend von jener ab, welche Tillyard angeblich nach einem Photogramme herstellte und in einer Weise schematisierte, daß eine Panorpate daraus entstand. Da ich nun nicht weiß, ob ich das Fossil mit *Lameere* als Orthoptere oder mit Tillyard als Panorpate betrachten soll, belasse ich es unter den Palaeodictyopteren, von denen ja diese beiden Gruppen abstammen müssen.

Lameere begnügt sich aber nicht mit der Urteilung der Palaeodictyopteren in die Hauptgruppen Subulicornia und Rhynchota, sondern geht noch weiter mit seinem Auflösungsverfahren, indem er den ersten Teil wieder unter die *Ephemeroptères* und *Odonatoptères* verstreut. Die *Ephemeropteren* gliedern sich bei ihm nämlich in: *Spilapteridae* (*Lamproptilia*, *Epitethe*, *Bequerelia*, *Palaeoptilus*, *Compso-neura*, *Spiloptilus*, *Homaloneura*, *Graphiptilus*, *Spilaptera*), *Megaseco-pteridae*¹ (mit einer Reihe Gattungen) und *Protephemeridae*¹ mit *Apopappus* und *Triplosoba*. *Lameere* hätte getrost die Gattung *Apopappus* noch zu den Spilapteriden rechnen können, da sie noch keine Schaltsektoren hat, welche für die Protephemeriden mit der Gattung *Triplosoba* ganz charakteristisch sind, von welcher *Apopappus* ja auch außerdem noch wesentlich abweicht.

¹ Ein unzulässiger Familienname, weil es kein Genus dieses Namens gibt.

Zu den Odonatopteren zählt nun Lameere die Fouqueiden mit *Fouquea* und *Rhabdoptilus*, die Dityoneuriden und die Dictyoptiliden oder Protodonaten. Hier muß ich leider wieder ganz anderer Meinung sein.

Was die Fouqueiden anbelangt, so scheint mir doch eine Vereinigung der Genera *Fouquea* und *Rhabdoptilus* in einer Familie gewagt, denn man könnte mit demselben Rechte irgend zwei andere Palaeodictyopteren-gattungen herausreißen und in eine Familie stellen. *Rhabdoptilus* hat einfache Vorderäste von M und Cu, *Fouquea* verzweigte; erstere Gattung ganz auffallend reiches, nicht anastomosierendes Zwischengeäder, letztere ein mehr netzartiges, unregelmäßiges. Was diese „Familie“ übrigens mit der Odonatenreihe gemein haben soll, ist mir vollkommen unerfindlich und wird auch von Lameere nicht angegeben.

Auch bei den Dityoneuriden finde ich gar keine näheren Beziehungen zur Odonatenreihe und selbst wenn ein kleines Präcostalfeldchen vorkommen sollte, wie bei Protodonaten, so wäre das gar kein Beweis, denn das findet sich auch bei den Locustiden. Ich finde auch in dem ganz ungeordneten Zwischengeäder keine Übereinstimmung, ebensowenig im Bau des Thorax, so daß ich die Abtrennung von den echten Palaeodictyopteren als völlig willkürlich betrachten muß.

Die „Dictyoptiliden“ sind ein Gemisch. Sie enthalten die auf ein sehr unvollständig erhaltenes, beziehungsweise beschriebenes Objekt errichtete Gattung *Dictyoptilus* Brongn., deren Geäder ich ohne Kenntnis des Originalen natürlich falsch deuten mußte. Erst durch die von Meunier beschriebenen und gut abgebildeten, viel vollständigeren Flügel von *Cockerelliella peromapteroides* und *sepulta* kam Lameere zu einer richtigen Deutung und zog beide Genera zusammen. Die nach dem Apikalteile eines anderen Flügels beschriebene Gattung *Archaemegaptilus* Meunier scheint ähnlich zu sein, doch wäre eine Vereinigung wohl gewagt, weil man ja nicht wissen kann, ob auch der so charakteristische Basalteil übereinstimmt.

Dictyoptilus-Cockerelliella kommt als Ahnenform der Odonatenreihe schon wegen der verkürzten Hinterflügel nicht in Betracht, zeigt aber auch in seinem Geäder keinerlei Odonatencharakter. *Archaemegaptilus* dagegen könnte eventuell mit *Protagrion* Brongn. in Beziehung stehen (wenn der Basalteil stimmt) und müßte dann mit dieser Gattung zu den Protodonaten gestellt werden. *Peromaptera* aber, bei welcher Gattung nach Brongniart auch die Hinterflügel viel kürzer sind als die Vorderflügel, hat mit Protodonaten nichts zu tun; mit *Dictyoptilus-Cockerelliella* ist sie wohl nicht identisch. Die Lameere'schen Dictyoptiliden zerfallen daher in: *Palaeodictyoptera*; Fam.: *Dictyoptilidae* (+ *Cockerelliellidae*), ? *Archaemegaptilidae*; *Protodonata*: *Protagrionidae*, *Meganeuridae*.

An der Teilung der Palaeodictyopteren in Familien von oft noch provisorischem Charakter, wie sie in meinem 1922 erschienenen Katalog steht, ist durch Lameeres Arbeit nichts Wesentliches geändert worden, und

ich verweise daher in bezug auf Ergänzung der Beschreibungen der Arten auf seine 1917 erschienene Arbeit, die ich ja ohne Bilder und Originale nicht zu kontrollieren vermag.

Außerdem ist nicht viel nachzutragen, da sich die von mir damals noch nicht benützte schöne Arbeit *Bolton's* im wesentlichen an meine Arbeiten anschließt, wodurch gar manche Verwirrung erspart blieb.

Mecynoptera tuberculata Bolton 1921 n. sp. S. 37. t. 2. f. 2.

Es erscheint mir nicht ausgemacht, daß dieses Fossil wirklich in dieselbe Gattung gehört wie *Mecynoptera splendida* Handlirsch.

Palaeomantis macroptera Bolton 1917 mußte ich, des präokkupierten Gattungsnamens wegen, in *Paraboltonia macroptera* umbenennen. Bleibt vorläufig bei den Formen unsicherer Stellung.

Pruvostia spectabilis Bolton n. g. n. sp. Wird wohl zu den Lithomantiden gestellt, aber doch nicht ganz sicher als *Palaeodictyopteron* erkannt. *Bolton* vergleicht diesen interessanten Flügel auch mit Protorthopteren. Es kann sein, daß die Media sich schon nahe der Basis in zwei Hauptäste teilt, von denen der zweite von *Bolton* für den Cubitus gehalten wird. Zum Cubitus würden dann die beiden folgenden Hauptäste gehören, zur Analis nur die letzten drei sichtbaren Adern. Ich würde empfehlen, auf dieses Fossil eine eigene Familie: *Pruvostiidae* zu gründen.

Stobbsia Woodwardiana Handlirsch, die ich bei den Lithomantiden unterbrachte, stellt *Bolton* in das Genus *Breyeria*, also zu den Breyeriiden. Wie ich glaube, mit Unrecht; denn trotz einer gewissen äußeren Ähnlichkeit in der Flügelform liegt ein wesentlicher Unterschied in der Subcosta, die hier wie normal in die Costa mündet und nicht in den Radius. Außerdem haben Rs und M bei *Breyeria* viel mehr Äste und die Analgruppe ist ganz verschieden. *Stobbsia* ist viel ursprünglicher.

Spilapterites Sutcliffei Bolton habe ich in meinem Kataloge schon 1922 in ein eigenes Genus gestellt, da mir eine Einreihung in das Genus *Spilaptera* und überhaupt zu den Spilapteriden doch gewagt erscheint. Es ist ja nur der Basalteil erhalten, der nicht genügt, um sich das gesamte Geäder vorstellen zu können.

Aenigmatodes ? regularis Bolton n. sp. t. 4, f. 7, dürfte wohl zu den Palaeodictyopteren gehören. Ich würde aber empfehlen, es nicht in das Genus *Aenigmatodes* und auch nicht in diese Familie zu stellen, mit der tatsächlich nichts als etwa die Art der Queradern übereinstimmt. In solchen Fällen ist ein neuer Name und die Einreihung zu den „incertae sedis“ viel besser als die Anwendung eines bereits gebrauchten Namens, welche in diesem Falle z. B. sagt: Die Familie *Aenigmatodidae* kommt in Nordamerika und England vor und enthält Formen von 20 und von 60 mm. Wir müssen solche Gefahren vermeiden! Nennen wir also das Genus *Aenigmatopsis* m.

Archaeoptilus ingens Scudder wird auf t. 4, f. 9 photographisch dargestellt. Man kann auch aus diesem Bilde keine Schlüsse auf die verwandtschaftliche Stellung ziehen.

schaftlichen Beziehungen dieser Riesenform ziehen, denn es ist ja nur ein ganz kleines Stück von der Basis erhalten.

In einer kleineren, 1925 erschienenen Arbeit übt Bolton insoferne Kritik an meiner Arbeit, als er das alte von Scudder aufgestellte und von mir auf die typische Art *elongata* Goldenb. eingeschränkte Genus *Goldenbergia* wieder so erweitert, daß er es mit *Microdictya* Br. und *Sagenoptera* Handl. vereinigt, was meines Erachtens mindestens verfrüht ist, da *Microdictya* Br. (Typus *Vaillanti* Br.) doch noch das sehr dichte Netzwerk wie *Stenodictya*, *Goldenbergia* aber ein viel weitläufigeres besitzt und *Sagenoptera* einen ganz verschiedenen Hinterast der Medialis. Ob die beiden von Bolton unter dem Namen *Vaillanti* Br. beschriebenen Flügel wirklich zu dieser Art gehören, ist nicht sicher, da die Flügelform verschiedenen zu sein scheint. Es ist jedoch überflüssig, für die Bolton'sche Art einen neuen Namen zu schaffen, da ich sie bereits 1919, S. 7, f. 10 nach dem Originalexemplare: J 7287 im Brit. Mus. abgebildet und *Microdictya latipennis* benannt habe. Eine zweite, von Bolton in der gleichen Arbeit beschriebene und *Goldenbergia Handlirschi* benannte Art gehört wohl auch zu *Microdictya*.

Das Genus *Microdictya* steht *Stenodictya* sehr nahe. Lameere will als Unterschied betrachtet wissen, daß bei letzterem der Hinterast der M einfach bleibt, während er sich bei ersterem gabelt. Diese Gabel kommt z. B. bei *Klebsi* Meun., *aguita* Meun. und *Vaneuri* Meunier vor, die also in das Genus *Microdictya* gehören würden. Bei *grandissima* Meunier dagegen scheint keine Gabel vorhanden zu sein, obwohl es Lameere behauptet. Ich habe gegen eine Vereinigung dieser zwei Gattungen nichts einzuwenden, möchte aber *Goldenbergia* und *Sagenoptera* getrennt lassen, denn sonst müßten nach und nach alle Dictyoneuriden zusammengezogen werden. So weit sind wir aber noch nicht.

Zu der Ordnung *Protephemeroidea* Handl., die Lameere nur als Familie seiner *Ephemeroptera* auffaßt und daher mit dem Namen *Protephemeridae* bezeichnet, welcher als Familienname nomenklatorisch unzulässig ist¹), ist nichts weiter zu bemerken, als daß ich die Gattung *Apopappus* im Gegensatze zu Lameere nicht hier, sondern bei den Palaeodictyopteren belassen muß. Auch Lameere ist, wie ich, der Meinung, daß es sich in *Triplosoba* wirklich um ein Bindeglied zwischen den carbonischen Palaeodictyopteren und den im Perm bereits fertigen Ephemeriden handelt.

Viel weiter gehende Meinungsunterschiede herrschen in bezug auf die Gruppe der *Protodonata* Handlirsch, welche so augenfällig von den Palaeodictyopteren zu den Odonaten hinüberleitet, daß kaum mehr viel über diesen Punkt zu sagen wäre, wenn nicht wieder Lameere durch Vermengung echter Protodonaten mit fremden Elementen durch Errichtung seiner großen Familie: *Dictyoptilidae* Verwirrung geschaffen hätte. Was Tillyard zu dieser Verwirrung beigetragen hat, ist von geringerer Bedeutung

¹ Da kein Genus *Protephemera* existiert.

und beruht hauptsächlich auf einem großen Irrtum, den er durch Einreihung einer aus der australischen Trias stammenden Phasmodee (*Chresmodidae*) unter die Protodonaten beging. Tillyard will, wie wir sehen werden, den Ausgangspunkt für die echten Odonaten bei Formen mit schmalen Flügeln und reduziertem Geäder suchen und denkt dabei wieder an die Megasecopteren, speziell an das Genus *Brodia*, mit welchem wir uns später befassen wollen: eine inverse Phylogenie! Er will daher die breitflügeligen, reiches Geäder besitzenden Meganeuriden als einen Seitenzweig der (allerdings noch unbekannten) echten Ur-Libellen betrachtet wissen. Da übrigens Tillyard in bezug auf diese Frage sowie auf die Deutung des Odonatengeäders seine Meinung wiederholt gewechselt hat, lege ich der Sache geringere Bedeutung bei, weil ich mich der Hoffnung hingeben kann, daß ein abermaliger Wechsel eintreten mag, der vielleicht die wünschenswerte Übereinstimmung bringen wird.

Von den in neuester Zeit erschienenen Arbeiten, die sich mit Palaeodictyopteren befassen, möchte ich hier die von Vignon erwähnen, obwohl sie, offenbar von Lameere beeinflusst, die Palaeodictyopteren in meinem Sinne nicht kennt. Sie bringt jedoch keinerlei Beweis für die Richtigkeit von Lameeres Theorie.

Einige neue Arten aus dem Saarbrücker Gebiet hat jüngst P. Guthörl veröffentlicht.

Daß ich weder die von Lameere angezogenen Fouqueiden, noch die Dictyoneuriden und die Dictyoptiliden: *Dictyoptilus* (= *Cockerelliella*), *Archaemegaptilus* und *Peromaptera*, welche ich bis auf weiteres als ursprüngliche oder irgendwie einseitig spezialisierte Typen der *Palaeodictyoptera* betrachten muß, in nähere Beziehung zu den echten Protodonaten bringen kann, habe ich schon früher erwähnt. Ebenso muß ich, wie später gezeigt werden soll, den aus dem Perm Nordamerikas stammenden Flügel von *Calvertiella* Tillyard von den Protodonaten abgliedern, so daß von den Carbon- und Perm-Fossilien nach meiner Ansicht nur die von mir in die Familien *Protagrionidae*, *Meganeuridae* (+ *Typinae*, die man eventuell als eine Unterfamilie bezeichnen kann) und *Paralogidae* gestellten Formen übrig bleiben, nebst einigen Arten, deren Stellung mir noch nicht ganz klar ist.

Nach Comstocks Untersuchungen, welche sich auf ein großes Material erstreckten, erschien es allgemein als ausgemacht, daß bei den Odonaten der aus der Trachee des Radius entspringende Ast, welcher dem Sector entspricht, sich über die zwei ersten Hauptäste der Medialis schiebt, um dann wie ein solcher Medialast zum Rande zu ziehen, so daß zwischen $M_{1,2}$ und $M_{3,4}$ Rs zu liegen kommt. Dieser Prozeß ist aus vielen Zeichnungen und Photogrammen Comstocks, die nach Nymphen oder frisch gehäuteten Tieren hergestellt wurden, deutlich zu ersehen, so daß niemand mehr an der Richtigkeit der Sache zweifelte. Auch Tillyard stand anfangs auf diesem Standpunkte, wollte aber dann, wenigstens zunächst an Zygopteren erkennen, daß die erwähnte, dem Rs entsprechende

Trachee nur ein Stück weit reiche, um dann zu verschwinden, so daß der von Comstock als Rs bezeichnete Ast nicht mehr von ihr erreicht wird. Tillyard nennt den Ast daher nicht mehr Rs, sondern Ms, so daß diese Tiere dann im Gegensatze zu allen ursprünglicheren Insekten überhaupt keinen Rs hätten. Lameere ist dagegen wieder ganz anderer Ansicht und meint, alles was die Autoren von Comstock an als M_1 , M_2 , Rs und M_3 bezeichnen, sei der Rs (resp. Lameeres Sr) und nur der als M_4 bezeichnete Ast gehöre der M an, und zwar als Vorderast, während der Hinterast (Sm) verloren gegangen sei. Außerdem fehle den Odonaten der vordere Ast des Cubitus (Cu), denn der als Cu_2 gedeutete Ast sei die erste Analis, die meist als solche bezeichnete Ader aber die dritte Analis (= U). Da nun der M_4 in der Entwicklung des Tracheensystemes ganz ausgesprochen als Ast derselben Haupttrachee entsteht, aus welcher die anderen M-Äste entspringen, da ferner in dem Tracheensystem zwei ganz gleichwertige Äste einer als Cubitus zu bezeichnenden Haupttrachee vorhanden sind, hinter denen erst die Analtracheen folgen, kann es für mich keinem Zweifel unterliegen, daß Comstocks Auffassung die einzig richtige ist.

Durch Lameere wurde dann auch noch Tillyard irregeführt, so daß er in seinem sonst so schönen Buche über die australischen Insekten (1926) eine Aderterminologie einführt, die alles bisherige umstößt. Meines Erachtens ganz überflüssigerweise. Er nennt den ganzen vorderen Teil der Media Rs, seine Äste aber, da er den Stamm des R als R_1 bezeichnet, $R_2 = M_1$ Comst., $R_3 = M_2$ Comst., zwischen beiden liegende Schaltäste JR_2 , dann kommt hinter R_3 ein $JR_3 = Rs$ Comstock, dann eine Ader, die als R_{4+5} bezeichnet wird, = M_3 Comstocks, dann ein MA, = M_4 Comstock, hinter ihr $Cu_2 = Cu_1$ Comst., endlich 1 A = Cu_2 Comstocks. Und das geschieht alles auf Grund einer evident unrichtigen Theorie, welche die regelmäßige Aufeinanderfolge konvexer und konkaver Adern behauptet! Ich empfinde es doch als einen Mißbrauch der wissenschaftlichen Freiheit, wenn man so bewährte Methoden wie jene Comstocks verwirft, einem Phantome zuliebe.

Wir wollen daher bei der Beurteilung des Protodonatengeäders nicht an Tillyard und Lameere, sondern an Comstock anknüpfen, denn, wenn die Protodonaten wirklich zwischen Palaeodictyopteren und Odonaten stehen, so muß sich ihr Geäder aus dieser Stellung erklären lassen. Zunächst fällt uns auf, daß alle die auffallenden Spezialisierungen der höheren Odonaten, das Flügelmal, die verkürzte Subcosta, die beim sogenannten Nodus endet, und die Dreiecksbildungen bei allen Protodonaten noch fehlen. Wenn wir *Protagrion* betrachten, so zeigt sich ein Geäder von noch sehr palaeodictyopteroidem Gepräge, indem der R mit seinem Sector noch in der alten Form erhalten ist, die M einen einfachen Vorderast und verzweigten Hinterast bildet, ebenso der Cu, hinter welchem dann noch eine gut erhaltene Analis folgt, deren zahlreiche Zweige schräg nach hinten und außen auslaufen. An Odonaten erinnern nur die Schaltäste zwischen einigen Hauptadern, die Anlagerung der M an den R im Basalteile und die

Art des Zwischengeäders. Würden wir keine anderen Protodonaten kennen, so wäre es kaum jemandem eingefallen, dieses Tier von den Palaeodictyopteren zu trennen. Lameere (1917) nennt es, so wie ich es auch aussprach, die ursprünglichste Form der Libellenreihe, die Protodonate par excellence, denn alle anderen bekannten Typen sind bereits höher spezialisiert.

Beginnen wir mit der Deutung der Adern vom Analteile an, so scheint es mir vollkommen klar, daß es sich bei den höheren Formen, etwa den Meganeuriden, um eine vom Protagrionstadium ausgehende und zu den modernen Odonaten hinüberleitende Änderung handelt, indem die Ader 11 meines Schemas, also die Analis, sich ein Stück weit mit dem Stamme von 10 und 9, den ich als hinteren Hauptast von Cu betrachte, vereinigt, um sich dann wieder zu trennen. Die A wäre also noch reicher entwickelt als bei den Modernen. Die einfach bleibende Ader 8 meines Schemas muß ich für den Vorderast des Cubitus halten, von dem der Hinterast in Form einer derben, schrägen Ader unweit der Basis abzweigt. Der Cu-Komplex erweist sich als ähnlich, aber doch schon höher spezialisiert als bei *Protagrion*, doch ist er noch ursprünglicher als bei den rezenten Odonaten. Was nun zwischen diesem Cubitus und der Subcosta liegt und die größere vordere Hälfte des Flügels einnimmt, ist Radius + Media, wie man schon aus manchen Abdrücken entnehmen kann, bei denen die beiden Adern in ihrem basalen Teile wohl sehr dicht aneinandergelagert, aber doch noch deutlich zu unterscheiden sind.

Ich habe mich 1919 mit der Gliederung dieses Komplexes bemüht, nachdem ich früher einfach die Adern 3 und 3 a dem Radius und dessen Sector, 4, 5, 6, 7 dagegen der Medialis zugerechnet hatte. Es ergaben sich aus meinen Betrachtungen fünf Deutungsmöglichkeiten:

1. Die Kreuzung des Rs mit der M ist eine vollkommene, einfache, so daß die dritte aus der Teilung der Doppelader hervorgegangene Ader, die sich auf meiner Abbildung (1919, fig. 60) bei F_3 in die Adern 5, 6, 7 weiter verzweigt, dem Rs entspricht, die vordere dagegen, welche sich bei F_2 teilt und die Adern 3 und 4 bildet, der M. Wir hätten dementsprechend hier eine M ohne isolierten Vorderast, die in ihrer Gänze, also nicht wie bei den neuzeitlichen Odonaten nur in ihrer vorderen Hälfte, vor dem Rs zu liegen käme.

2. Die Kreuzung bei F_1 ist nur eine scheinbare und die Hauptadern liegen in der ursprünglichen Reihenfolge, wie ich es im Handbuche annahm. Es würden also die Adern 3 und 4 dem Rs, 5, 6, 7 der M entsprechen.

3. Die Kreuzung bei F_1 ist keine vollkommene, sondern nur eine Störung oder Verlötung, wie es öfter vorkommt. Die Ader 5, 6, 7 entspricht dem hinteren Hauptaste der M, welche sich bei F_1 gleichzeitig mit dem Rs gabelt und ihren einfachen Vorderast für die Strecke F_1 — F_2 dem Rs anschmiegt, um ihn dann als Ader 4 wieder frei weiterzuführen. Für diese Auffassung scheint mir vor allem zu sprechen, daß sie sich am besten mit der ursprünglichen Bauart des Rs und der M verträgt und noch eine Ähn-

lichkeit im Bau von M und Cu erkennen läßt. Wenn meine Deutung des Protagriongeäders richtig ist, so wäre in dem Meganeurageäder nur ein Schritt vorwärts in der Richtung zu den modernen Odonaten getan.

4. Die Kreuzung bei F_1 ist eine vollkommene, die Adern 3 und 4 gehören der M an, aber die zweite Hälfte der M bleibt mit dem Rs bis F_3 vereinigt und bildet dann die Adern 6, 7, so daß nur 5 dem Rs entspräche. Wir hätten so die Einlagerung des Rs in die Mitte der M wie bei den echten Odonaten, aber in anderer noch primitiverer Weise erzielt und müßten annehmen, daß dieser Zustand später in anderer Weise noch einmal zustande gekommen sei, was immerhin etwas unwahrscheinlich erscheint.

5. In F_1 haben wir keine Kreuzung, sondern nur eine Verlötung des R mit der M vor uns, die sich hier in zwei Hauptäste gabelt. Der Rs bestünde nur aus Ader 3 a mit wenigen dazugehörigen Endästchen und läge zwischen M_1 und M_2 . Die Abzweigung des Rs vom R müßte etwa im zweiten Drittel der Flügellänge zu suchen sein und wäre derart hoch spezialisiert, daß sie sich unbedingt in irgend welchen Anzeichen wie Nodus, schiefe Queradern oder dergleichen anzeigen müßte. Wir sehen aber nichts dergleichen, und auf den von Sellards abgebildeten vier Flügeln von Typus permianus ist nur an einer Stelle eine kleine schiefe Querader erhalten, die man eventuell ins Treffen führen könnte, wenn nicht auch sonst dergleichen Queradern bei Libellen vorkämen.

Eine endgültige Entscheidung zwischen diesen fünf Möglichkeiten, von denen mir die dritte als die wahrscheinlichste erscheint, wird erst gelingen, wenn wir alle in den Museen aufbewahrten Originale neuerdings genau untersucht und abgebildet haben werden und wenn wir uns vorher von den Schemen Lameeres und Tillyards abwenden, die mit der auf solider ontogenetischer Basis ruhenden Deutung Comstocks nicht vereinbar sind. Schließt man sich der in Punkt 3 angegebenen Deutung an, so stehen die Protodonaten wirklich in der Mitte zwischen Palaeodictyopteren und Odonaten. Der für so wichtig gehaltene Wechsel zwischen konvexen und konkaven Adern ist, wie schon früher gezeigt und wie Lameere selbst sagt, eine rein mechanische Sache. Wir wollen diesem Dogma zuliebe doch nicht jenen Tatsachen Gewalt antun, die sich aus der Untersuchung des Tracheensystemes ergeben haben.

Inwieferne Lameere mit seiner Kritik der einzelnen Arten der Protodonaten im Rechte ist, läßt sich aus seinen kurzen Angaben nicht mit Sicherheit feststellen. Er meint z. B., der Unterschied zwischen *Meganeura Fafair* m. und *Monyi* Br. sei nur auf Rechnung des Zeichners zu stellen; *Meganeura Monyi* Meun. (t. 3, f. 2) sei identisch mit *Brongniarti* Handl., was sicher nicht richtig ist; *Meganeura Selysii* Br. sei kein anderes Genus, da die Unterschiede wieder nur auf der falschen Abbildung in Brongniart beruhen; die Tarsen seien fünfgliedrig! Wenn letzteres richtig wäre, so müßte man annehmen, daß die Zahl, die bei den Palaeodictyopteren sicher gering war, sich bei den Protodonaten vermehrte, um dann wieder auf drei

zu sinken, da alle modernen Odonaten diese Zahl zeigen. Wahrscheinlich ist die aus Brongniarts Bild entnommene Zahl vier ebenso falsch, wie die Zahl fünf, es dürften eben nur drei gewesen sein. Auch möchte ich bezweifeln, daß der von Brongniart als *Titanophasma Fayoli* beschriebene große Körper zu *Meganeura* gehört, denn die Beine sind ganz anders und die Augen viel kleiner als bei *Meganeura*.

Gilsonia titana Meun. ist doch eine typische Meganeuride, und ich finde keine ausgesprochenen Beziehungen zu *Paralogus*, *Dictyoptilus*, *Archaemegaptilus*, wie es Lameere behauptet, höchstens zu *Protagrion* und *Meganeura*. Schade, daß Lameere keine Abbildung bringt, aus welcher man diese Beziehungen entnehmen könnte.

In bezug auf die von Bolton 1921 beschriebene interessante Form *Tillyardia multiplicata* bin ich keines entschiedenen Urteiles fähig, doch glaube auch ich, daß es sich um eine Protodonate handelt.

Ob die von mir im Kataloge (1922) unter den unsicheren Protodonaten angeführte *Aedoeophasma anglica* Scudder wirklich hieher gehört, ist noch nicht sicher zu sagen. 1919 hatte ich sie noch unter den zweifelhaften Palaeodictyopteren aufgeführt; bei Bolton 1921 steht sie aber als Protothopteron. Da ich auf dem ausgezeichneten Photogramm den Saum des Flügels nicht finde, muß ich es für möglich halten, daß es sich nicht um einen ganzen Flügel, sondern nur um einen Teil aus der Endhälfte handelt. Nimmt man das an, so kann man wohl meinen 1922 eingenommenen Standpunkt begreifen, umsomehr, als in der Verzweigung der Adern allerlei Anklänge an die Protodonaten sich finden lassen und anscheinend auch einzelne Äste den Charakter von Schaltadern (Intercalaren) zu zeigen scheinen.

Eine weitere zu den „Subulicorniern“ Lameeres gerechnete Ordnung sind die *Megasecoptera*, welche er aber nur als „Familie *Megasecopteridae*“ betrachtet wissen will — wieder ein nomenklatorisch unzulässiger Name. Er stellt sie zwischen die Spilapteriden und Protephemeriden in die Gruppe der „*Ephemeroptera*“, leitet sie also wie ich auch von Palaeodictyopteren ab, mit denen sie ja noch in den homonomen, horizontal ausgebreiteten Flügeln, homonomen Segmenten und langen Cercis übereinstimmen. Die gezackten Anhänge an den Seiten des Prothorax und der Abdominalsegmente hält auch Lameere wie ich für Homologa der Prothorakalflügel und Seitenlappen der Palaeodictyopteren, nicht für Tracheenkiemen, wie es Brongniart wollte.

Das Geäder ist in einer Weise spezialisiert, daß es wohl nicht mehr als Ausgangspunkt für eine andere Gruppe, sei es nun für die Odonaten, wie Brongniart meinte, oder für die Ephemeriden dienen kann. Ich hatte vor 20 Jahren an die Möglichkeit gedacht, die Panorpatenreihe aus Megasecopteren abzuleiten, bin aber bald davon wieder abgekommen. Lameere jedoch ist gleich viel weiter gegangen, hat die Megasecopteren für holometabol erklärt und von ihnen alle Holometabolen abgebildet. Durch die Auffindung der Nymphen ist jedoch bald die heterometabole Natur der

Gruppe erwiesen worden, und L a m e e r e ließ seine Theorie fallen. Wir betrachten die Megasecopteren am besten als eine einseitig spezialisierte, aus Palaeodictyopteren abzuleitende Ordnung, welche wieder, so wie manche andere, ausstarb, ohne unter der mesozoischen, geschweige der modernen Insektenwelt eine Spur hinterlassen zu haben. Es soll übrigens bei Besprechung der Perminsekten noch einmal darauf zurückgekommen werden. Hier möchte ich nur bemerken, daß L a m e e r e anscheinend im Rechte ist, wenn er die Megasecopteren für Flugräuber hält, deren Larven, wie jene der Ephemeriden und Odonaten im Wasser lebten. Ob seine Beschreibung der Vorderbeine von *Mischoptera*, die er mit jenen der Nepiden vergleicht und als Raubbeine bezeichnet, den Tatsachen entspricht, vermag ich nicht zu sagen. Er meint sogar, daß die auffallend dreieckigen Köpfe mancher Arten nicht auf den vorgequollenen Augen beruhen, sondern auf den an den Kopf gelegten Raubbeinen. Es wundert mich nur, daß Lameere nichts über die bei manchen Stücken gut erhaltenen Fühler sagt, die doch nicht subuliform sind. Bei *Corydaloides* scheinen seiner Ansicht nach die Tarsen 5 Glieder zu haben.

In bezug auf das Genus *Brodia* Scudder, welches Bolton noch zu den Palaeodictyopteren rechnen möchte, kann ich mich leider den Ausführungen Boltons nicht anschließen, der meine Arten: *Scudderi*, *petiolata*, *pictipennis*, *fasciata* und *nebulosa* alle mit *priscotinecta* Scudder vereinigt und nur *furcata* Handl. als eigene Species anerkennt. Die von mir 1919 ausführlich angegebenen Unterschiede würden von jedem mit neuzeitlichen Formen arbeitenden Entomologen — namentlich da es sich um eine Gruppe mit bereits hochspezialisiertem Geäder handelt, als vollwertige Speciescharaktere bewertet werden. Es ist nach meiner Ansicht daher nicht möglich, die Jugendformen, von denen eine Anzahl Exemplare vorliegt, auf eine der Arten zu beziehen, weshalb ich sie unter dem einen Namen *Brodia nympha* zusammenfaßte. Boltons Fig. 16 zeigt nur 3 einfache Äste des Rs, Fig. 17 dagegen 4. Fig. 18 ist ganz verschieden und gehört vielleicht sogar in ein anderes Genus.

Bolton teilt mit, daß diese Larvenformen in einer Schichte vorkommen, welche eine aquatische Fauna enthält. Er schließt daraus wohl, so wie ich es annahm, auf eine amphibiotische Lebensweise der Gattung, die er auch für heterometabol hält. Die Flügelzeichnungen will Bolton auf die verschiedene Erhaltung der einzelnen Flügelteile zurückführen, da in den nicht gefärbten Stellen eben nichts erhalten sei als der Abdruck, in den gefärbten aber ein Kohlenüberzug. Wenn dem so wäre, so dürfte wohl kaum bei einer Reihe von Formen eine ganz ähnliche Zeichnung entstanden sein, ein ganz charakteristischer Zeichnungstypus.

Lameere will die Brodiiden zu den Protohemipteren rechnen, eine Ansicht, über welche niemand weiter diskutieren wird, der an *Eugereon* denkt. Wenn Bolton meint, man dürfe die *Brodia* noch nicht zu den Megasecopteren rechnen, weil bei ihr die M noch frei sei und die A lang, so kann ich nur bemerken, daß mir ersteres Merkmal doch nicht von Belang

zu sein scheint im Vergleiche mit den sonstigen weitgehenden Übereinstimmungen. Die A ist sogar auffallend kurz und das scheint mir ein Zeichen höherer Spezialisierung zu sein, ebenso wie die gestielte Form der Flügel und die Reduktion der Queraderzahl.

Zu den ursprünglicheren Typen der Megasecopteren gehören sicher nicht die Brodiiden und Mischopteriden, sondern viel eher die Corydaloiden oder Fosiriiden.

In seiner Phylogenie der Odonaten (1928) versucht nun Tillyard abermals, die Odonaten von schmalflügeligen reduzierten Typen: *Hemiphlebia*, *Permagrion*, *Kennedya* abzuleiten, die er auf Megasecopteren, speziell *Brodia* zurückzuführen trachtet. *Brodia* ist selbst ein Endglied und nicht ein Ausgangspunkt für eine so mächtige Reihe wie es die Odonaten sind. Da Tillyard an anderer Stelle ausgesprochene Megasecopteren als *Protohymenoptera* beschreibt, so wären die Odonaten und Hymenopteren die nächsten Verwandten! Es scheint mir doch wahrscheinlicher, in den Megasecopteren nichts anderes zu suchen als einen blind endenden spezialisierten Seitenzweig der Palaeodictyopteren. Die Odonaten stammen von Palaeodictyopteren ab, und zwar von Formen mit vollständigem Geäder, nicht von stielflügeligen reduzierten Zygopteren, die Hymenopteren von Formen aus der orthopteroiden Serie. Daran werden alle kühnen Spekulationen Tillyards nichts ändern.

Die Diaphanopteriden und Diaphanopteritiden, welche ich so wie Brongniart früher noch zu den Megasecopteren gezählt hatte, betrachte ich (1919) als eigene Ordnung, bei welcher wir bereits auf zurücklegbare Flügel stoßen: *Diaphanopteroidea* Handl.

Diese vorläufig wie manche andere noch provisorische Ordnung ist nur von Palaeodictyopteren abzuleiten. Gleiches gilt von der Ordnung *Hadentomoidea* Handl., bei welcher auch eine eigenartige, auf Reduktionserscheinungen beruhende Spezialisierung der Flugorgane eingetreten ist. Ob die einander noch sehr ähnlichen Vorder- und Hinterflügel, die sich an dem einzigen bekannten Exemplare schräg nach hinten übereinander legten, bereits vollkommen zurückschlagbar waren, läßt sich vorläufig nicht sagen, doch sehen wir immerhin, daß dieses Zurücklegen nicht, wie Martynow meint, eine Eigentümlichkeit der „Neoptera“ ist, denn *Hadentomum* ist wohl noch typisch palaeopter. Die M zerfällt in zwei gleichwertige Äste und auch der Cu kann als zweiästig betrachtet werden, wenn wir die vorletzte mit einer kleinen Endgabel versehene Ader als seinen zweiten Hauptast betrachten. Bei dieser Deutung könnte man das Geäder auch im Sinne Lameeres noch als vollständig ansehen und annehmen, daß das Zurückdrängen des Cu-Hinterastes, welches wir dann auch bei vielen anderen Gruppen finden werden, mit dem Zurücklegen zusammenhängt. Ich habe die Meinung ausgesprochen, daß wir in den Hadentomiden eventuell eine Ahnenform der rezenten Embidarien finden könnten, deren Flügel ich für ursprünglich homonom halte. Kann sein, daß ich mich täusche, aber die von Tillyard 1918 mit Embidarien verglichene *Megagnatha odonati-*

formis Bolton hat schon gar nichts mit Embidarien zu schaffen. Auch scheint es mir unmöglich, die Embidarien im Sinne M a r t y n o w s von den permischen Probnisiden abzuleiten.

Die Gruppe *Sypharopteroidea* Handl. besitzt gleichfalls schräg zurücklegbare, aber noch fast homonome Flügelpaare, bei welchen die R-Gruppe noch recht ursprünglich erhalten ist, M und Cu aber stark eingeschränkt sind. Es ist eine schlanke Form mit Legescheide, so isoliert, daß man nur an eine Ableitung von Palaeodictyopteren denken kann.

Ob die Gruppe *Mixotermioidea* Handl. eine einheitliche ist, läßt sich heute noch ebenso wenig feststellen wie die Flügelstellung. Die Einschränkung der Cu-Gruppe scheint auf ein Zurücklegen schließen zu lassen. Die verkürzte Subcosta ist wohl ein Zeichen höherer Spezialisierung, der R mit seinem nahe der Basis entspringenden Rs ist jedoch sehr ursprünglich und auch die M zeigt, namentlich bei *Mixotermes* noch einen recht primitiven Bau. Wenn wir die von mir bisher als A angesprochene Ader als Cu₂ deuten, so ist auch noch der Cu relativ ursprünglich, aber die schwächere Entwicklung seines hinteren Hauptastes könnte als Zeichen der Zurücklegbarkeit gedeutet werden. Von den vier bekannten Formen scheint mir *Climaconeura* das primitivste Geäder zu haben. *Kliveria* erinnert in der Bildung der M und Cu gewiß an panorpatenähnliche Typen, aber es wäre doch zu gewagt, daraus etwa den Schluß auf eine Holometabolie zu ziehen.

Für provisorisch halte ich nach wie vor meine Ordnung *Reculoidea*. Es wird vielleicht später möglich sein, dieses kleine Fossil anderweitig unterzubringen, vielleicht bei den Protorthopteren. Wir finden auch hier einen sehr stark eingeeengten Cu, der aber immerhin noch in zwei allerdings nicht weiter verzweigte Hauptäste zerfällt. Die M ist dagegen auffallend reich gegliedert und entspricht sicher den beiden ursprünglichen Hauptästen. Auffallend ist, daß aus dem R distal einige Ästchen nach vorne auslaufen. Das Costalfeld ist sehr breit, das Analfeld kurz. Es wird wohl kaum jemand daran denken, diese Form mit Holometabolen in Beziehung zu bringen.

Zurücklegbare Flügel hatte offenbar auch die Ordnung *Hapaloopteroidea* Handl., die ich auch für provisorisch halte. Auch hier ist der Cu stark eingeschränkt und bildet höchstens eine schmale Gabel. Auch die M ist schwach entwickelt, aber der R mit seinem Rs ist ursprünglich, das Costalfeld lang und schmal, das Analfeld gestreckt und arm an Adern. Würde *Hapalopectera* nicht bekannt sein, so hätte ich *Emphylopectera* Pruv. sicher bei den Protorthopteren eingereiht. *Ampelipectera* Pruv. rechne ich nicht mehr hieher, sondern bereits zu den Protorthopteren, denn die Ähnlichkeit mit *Palaeocixius* und *Fabrecia* ist eine auffallende.

Nach wie vor rätselhaft bleibt die Gattung *Synarmoge* Handl., für welche ich gleichfalls eine provisorische Ordnung errichten mußte. Sie stimmt in vielen Punkten noch mit Palaeodictyopteren überein, hat aber ein ganz eigenartiges Analfeld. Würde dieses nicht erhalten sein, so hätte ich nicht gezögert, das Tier zu den Urflüglern zu rechnen.

Und nun zu jenen Gruppen, welche gewiß die Vorfahren der heute noch lebenden Heuschrecken- und Schabenreihen enthalten, zu den *Protorthopteren* und *Protoblattoiden* meines Handbuches, die zweifellos einer Revision bedürfen, bei welcher auch das neu hinzugekommene Materiale berücksichtigt werden muß, und die sich natürlich nicht nur auf die Arten eines einzelnen Faunengebietes erstrecken darf. Erschwert wird eine Revision durch den Umstand, daß einer der wichtigsten Charaktere, welche die beiden Entwicklungsreihen unterscheiden, im Bau der Hüften liegt, der bei den Fossilien nur in Ausnahmefällen festzustellen ist. Auch der so charakteristische Thorax ist in vielen Fällen nicht erhalten und über die Anhänge des Hinterleibes wissen wir noch wenig. Es bleibt also oft nichts übrig, als nach der mehr oder minder großen Ähnlichkeit des Geäders mit solchen Formen, deren Hüften und Thorax wir kennen, eine vorläufige Scheidung der Reihen zu versuchen, denn der bei Gegenwartsformen allgemein geltende Unterschied zwischen Formen mit Präcostalfeld: *Heteroneura* und ohne Präcostalfeld: *Nomoneura* versagt bei der Mehrzahl der fossilen Formen begreiflicherweise, da die Ahnen der Heteroneuren ja sicher noch *Nomoneura* waren. *Lameere* scheint das nicht recht erfaßt zu haben und kommt daher zu dem Schlusse, *Handlirsch*' *Protorthopteren* enthielten ein Gemisch von *Nomoneuren* und *Heteroneuren*, ebenso dessen *Protoblattoiden*. Sehen wir uns daher zunächst das System *Lameeres* an, um zu prüfen, ob es den Tatsachen und der Phylogenie besser gerecht wird als meine Einteilung.

Er faßt alle alten „Geradflügler“ wieder als „*Orthoptera*“ zusammen, erklärt sie also für monophyletisch, während ich vorsichtiger bin und die Möglichkeit einer diphyletischen Ableitung von noch palaeodictyopterenähnlichen Ahnen offen lassen will; wenigstens so lange wir noch keine Form kennen, die in bezug auf Thorax- und Hüftenbau eine Brücke zwischen den zwei Reihen bilden könnte. Man geht heute allgemein in der Errichtung von höheren Gruppen viel weiter als vor 50 Jahren, da man noch allgemein auf dem Standpunkte stand, den *Lameere* noch heute einnehmen möchte. Das ist übrigens Geschmackssache.

Die „*Nomoneures*“ gliedert *Lameere* in
Blattoides

Hyaloptilidae (*Hyaloptilus* Lam.).

Protoperlidae (*Protoperla* + *Fabrecia* + *Palaeocixius*).

Fayoliellidae (*Roomeria*, *Fayoliella*, *Protoblattina*).

Oryctoblattinidae (*Klebsiella*, *Blattinopsiella*, *Blattinopsis*,
Rhipidioptera).

Blattidae.

Mantoides

Stenoneuritidae (*Stenoneurites*).

Stenoneuridae (*Stenoneura*).

Ischnoneuridae (*Ischnoneura*, *Mesoptilus*, *Commentrya*, *Ctenoptilus*, *Anthracoptilus*, *Bouleites*, *Protodiamphipnoa*).

Die *Heteroneures* zerfallen in

Phasmodes (Marcheurs)

Sthenaropodidae (*Protophasma*, *Archaeacridites*, *Sthenaropoda*, *Parahomalophlebia*, *Homalophlebia*).

Locustoides (Sauteurs)

Oedischiidae (*Oedischia*).

Caloneuridae (*Protokollaria*, *Sthenarocera*, *Caloneura*).

Dazu ist folgendes zu bemerken: Die *Hyaloptiliden*, welche leider nicht abgebildet sind, sollen ein ähnliches Geäder haben wie die permische *Palaeomantis* Handl., also ein reduziertes *Protoblattoiden*-geäder, wie es auch bei anderen Formen, z. B. den *Lemmatophoriden* u. a. vorkommt. Siehe später unter *Perminsekten*.

Die *Protoperliden* enthalten bereits ein Gemisch orthopteroider und blattoider Typen, denn die Genera *Palaeocixius* Br. und *Fabrecia* Meun. gleichen im Geäder und Prothorax sehr den *Spanioderiden*, bei welchen auch schon ein Legebohrer nachgewiesen ist, sind also nicht blattoid, sondern orthopteroid. *Protoperla* Br. selbst, ein Hinterflügel, zeigt im Analfelde deutlich blattoide Natur, muß also zu den *Protoblattoiden* gezählt werden. *Lameere* meint, diese Gruppe sei sicher verwandt mit den Vorfahren der *Blattoiden*, stelle aber vielleicht doch auch *Perliden*vorfahren dar! Ersteres will ich gelten lassen — soweit es nur *Protoperla* betrifft —, letzteres kann ich nicht zugeben, denn die *Perlarien* sind nach meiner Ansicht primär *amphibiotische* Formen, die mit der *Blattarienreihe* ebenso wenig zu tun haben wie mit den *Heuschrecken*.

Die *Fayolielliden* sind wohl alle *Protoblattoiden* in meinem Sinne. *Roomeria* Meun. und *Fayoliella* Meun. scheinen einander wirklich nahe zu stehen, *Protoblattina* dagegen gehört sicher in eine andere Familie. Ich hatte früher *Roomeria* für ein *Protorthopteron* gehalten, bin aber jetzt geneigt, diese Ansicht zu ändern. Nach *Lameere* bilden die *Fayolielliden* den Ausgangspunkt für die *Oryctoblattiniden* und *Blattiden*, zwei parallele Gruppen.

Die *Oryctoblattiniden* sind auch in meinem Sinne echte *Protoblattoiden*. Nur scheint mir *Klebsiella* ein fremdes Element in dieser Reihe und vielleicht doch eher zur *Orthopteroiden-Serie* gehörig.

Unter den *Blattiden* faßt *Lameere* alles zusammen, was wir heute als Ordnung *Blattariae* betrachten. Mit diesen beschäftigt sich *Lameere* nicht weiter und meint nur, sie seien auch in *Commentry* zahlreich vertreten. *Elaphroblatta* habe wirklich eine Legescheide, was aber sicher nicht der Fall ist, wie ich schon vor 20 Jahren betonte.

In bezug auf die als *Mantoides* bezeichneten Typen sagt *Lameere*: Viele *Orthopteren* von *Commentry* haben große *Analogie* mit *Mantiden* (*Stenoneurites*, *Stenoneura*, *Ischnoneuridae*). Diese haben keine *Raubbeine*, aber *Protodiamphipnoa* (*Cnemidolestes* m.) hat große *Vorderbeine*, die wohl ganz anders sind als jene der *Mantiden*. Aber trotzdem könne man

sie in dieselbe Linie stellen. Was heißt das? Sind es Mantiden oder nicht; sind es Vorfahren der Mantiden oder nur analoge Formen?

Von den einzelnen Familien der *Lameere* sehen „Mantoiden“ halte ich die *Stenoneuritiden* für ausgesprochen orthopteroid, denn sie zeigen große Ähnlichkeit mit *Oedischiden*, sind aber ursprünglicher. *Media* und *Cubitus* zeigen einen reich verzweigten Vorderast und einfachen Hinterast. Präcostalfeld ist wohl noch keines entwickelt. An Mantoiden erinnert bei diesem Flügel wohl gar nichts, absolut nichts!

Die *Stenoneuriden* mit der Gattung *Stenoneura* Br. (Typus *Fayoli* Br.) sind typisch blattoide Insekten mit kleinen Vorderbeinen und kurzem, kleinem Leib. An Mantoiden erinnert gar nichts an ihnen.

Von *Lameeres Ischnoneuriden* halte ich *Ischnoneura* Br. (Typus *Oustaleti*) für ein Protorthopteron aus der Verwandtschaft der *Spanioderiden* und *Gerariden*. Dafür spricht der schmale Prothorax und die einfachen Beine. Bei diesem Teile der Protorthopteren ist eben noch kein Präcostalfeld entwickelt. An Mantiden erinnert absolut nichts. *Stenoneura robusta* Br., fig. 9 u. 10, halte ich für den Typus der Art, und daher der Gattung *Eoblatta* Handlirsch. Diese Form bezeichnet *Lameere* als ? *Ischnoneura Brongniarti* n. sp., also als *Ischnoneuride*. Sie gehört zu den typischen Protoblattoiden. *Stenoneura robusta* Br., fig. 8, ist also = *Stenon robusta* *Lameere* nec = *Eoblatta robusta* Br. Handl. *Robusta* Br., fig. 8, ist sehr undeutlich und kann eventuell eine Protorthoptere sein, *robusta* fig. 9, 10 ist aber zweifellos eine Protoblattoide.

Mesoptilus Lam. besteht aus zwei ganz verschiedenen Formen:

1. *Mesoptilus Dolloi* Lam. 1917 = *Stenoneurella Fayoliana* Meun. Handl. 1919, zweifellos eine Protoblattoide, auf welche ich eine eigene Familie *Stenoneurellidae* errichtete. Das Tier soll nun den Namen *Stenoneurella Dolloi* Lam. führen.

2. *Mesoptilus Sellardsi* Lam. 1917 = *Pseudooedischia Berthaudi* Handl. 1919 = *Oedischia Filholi* Meun. 1911), eine Form von zweifelhafter Stellung, aber jedenfalls generisch verschieden von *Dolloi*. Dieses Fossil wird fortan den Namen *Mesoptilus Sellardsi* Lam. führen müssen. Mantidenähnlichkeit finde ich keine.

Commentrya Lam. mit *Maximae* Brongn. ist eine zweifelhafte Form, die nach *Lameere* nicht zu *Oedischia* gehört, wo sie Brongniart früher untergebracht hatte, sondern eher mit *Ischnoneura* verwandt scheint. Stimmt das, so ist es ein Protorthopteron und sicher keine Mantoide.

Ctenoptilus Lam. *Trouessarti* Meun. ist nach *Lameere* mit *Spanioidera* verwandt und daher, wie ich richtig annahm, eine Protorthoptere aus einer Gruppe mit Legebohrer, also sicher keine Mantoide.

Anthracoptilus Lam. 1917 = *Prostenoneura* Handl. 1919, *Perrieri* Meun. (als *Homalophlebia* beschrieben) ist vermutlich eine Protoblattoide, möglicherweise aber doch ein Protorthopteron. Mit *Ischnoneura* sehe ich, im Gegensatz zu *Lameere*, keine nähere Verwandtschaft und finde auch, daß die Vorderbeine ganz anders sind als bei *Cnemidolestes*, mit

denen sie *Lameere* vergleicht. Jedenfalls handelt es sich auch hier um keine den Mantoiden ähnliche Form.

Bouleites Lam. soll nach *Lameere* mit *Protodiamphipnoa* verwandt sein.

Protodiamphipnoa Brongn. In diese, auf einem sehr unvollkommenen Flügelrest errichtete Gattung zwingt *Lameere* auch die beiden von Brongniart als *Protophasma Gaudryi* und *Woodwardi* beschriebenen Fossilien mit den auffallenden Vorderbeinen. Ich nannte sie *Cnemidolestes* und errichtete eine eigene Familie darauf, welche ich, trotz der zweifelhaften Identifizierung mit *Protodiamphipnoa* durch *Lameere*, aufrechterhalte. Siehe später.

Lameeres „Mantoides“ sind also ein Gemisch von allerlei untereinander nicht näher verwandten Protorthopteren und Protoblattoiden, die alle mit Mantiden in keiner wie immer gearteten, nachweisbaren näheren Beziehung stehen.

Die „*Heteroneures*“ im Sinne *Lameeres* sollen wohl alle ein Präcostalfeld besitzen. Wir werden sehen, daß es nicht der Fall ist.

Als „*Phasmoides*“ werden nur die „*Sthenaropodiden*“ betrachtet:

1. *Protophasma*, das vielbesprochene Fossil, welches den Namen *Dumasi* Br. führt und von Br. in phantastischer Weise zu einer wahren Phasmide rekonstruiert worden war, ist entschieden ein nomoneures Insekt mit einem breiten blattoiden Costalfeld und einem Anateil der gut erhaltenen Hinterflügel, wie er wohl in der Blattarienreihe, aber niemals bei Phasmodeen vorkommen kann. Die Beine sind sehr robust und scheinen große Hüften gehabt zu haben. Den Prothorax halte ich entgegen der Ansicht *Lameeres* für scheibenartig und nicht verlängert. Daß die Tarsen fünfgliedrig sind, will ich gerne glauben, denn das paßt zu meiner Ansicht, daß es sich um eine Form aus der Blattoidenreihe, also um eine Protoblattoide, handelt. Daß ich mich lieber an die Photographie von Brongniart hielt, als an seine jedem Fachmanne als unmöglich erscheinende Zeichnung, ist selbstverständlich, und ich begreife nicht, daß mir ein sonst so ernster Forscher wie *Lameere* daraus einen Vorwurf machen kann. Ich halte also meine Deutung nach wie vor aufrecht und bezeichne die Angaben *Lameeres* als „*caractères fantastiques*“ (um seine eigenen Worte zu gebrauchen).

2. *Archaeacridites* und 4. *Sthenaropoda* sind Formen mit verlängertem Prothorax und verlängerten sprungbeinartigen hinteren Extremitäten. Mit Präcostalfeld. Sie gehören nach ihrem Flügelbau wohl schon in die Nähe von *Oedischia*, also zu den „*Locustoiden*“ im Sinne *Lameeres*. Es sind eben echte, schon höher entwickelte Protorthopteren, die keine Spur von näheren Beziehungen zu Phasmoiden erkennen lassen.

5. *Parahomalophlebia* und 6. *Homalophlebia* haben auch mit Phasmoiden gar keine Ähnlichkeit. Es sind zwei Vorderflügel mit locustoiden Charakteren.

Es bilden also auch die „Phasmoides“ *Lameeres* ein Gemisch von Protoblattoiden und Protorthopteren, in dem keine Spur eines phasmiden-ähnlichen Tieres enthalten ist.

Unter den „Locustoides“ unterscheidet *Lameere* die *Oedischiden* mit der Gattung *Oedischia* als Vorläufer der Locustoiden und die *Calonuriden* als Vorläufer der Acrydier.

Zu den *Caloneuriden* stellt *Lameere* die Genera *Protokollaria*, *Sthenarocera* und *Caloneura*. Die erstgenannte Gattung soll nach *Lameere* ein Präcostalfeld haben. Bei *Sthenarocera* ist ein kurzer kräftiger Prothorax erhalten, bei *Caloneura* sind sehr lange Fühler nachgewiesen und die Hinterbeine sollen etwas verlängert und an der Basis verdickt sein. Das Geäder verweist alle diese Tiere in die Locustoidenreihe, doch liefert es keinen Anhaltspunkt für nähere Beziehungen zu Acrydiern. Bei *Caloneura* sind die Hinterflügel den vorderen noch sehr ähnlich, der Analfächer also erst im Entstehen.

Wenn *Martynow* den Versuch macht, unter den Protorthopteren eine Gliederung in mehrere größere Gruppen durchzuführen, so kann ich ihm nur beistimmen. Aber die Sache ist nicht so einfach, wie er meint, da wir von vielen Formen gerade die für eine solche Einteilung maßgebenden Teile nicht kennen und überall Zwischenformen finden, welche alle Grenzen verwischen. Wir wollen vorläufig auch noch von einer Besprechung der reduzierten permischen Formen absehen, die *Martynow* in einer eigenen Ordnung: *Miomoptera* zusammenfaßt, und uns auf die Carbonfauna beschränken, in der *Martynow* in der Ordnung *Protorthoptera* zwei Unterordnungen scheiden will:

1. Die wirklich orthopterenähnlichen Typen, z. B. *Oedischiden*, *Prototettigiden*, *Palaeocixiiden*, *Caloneuriden* und ? *Omaliden*.

2. Jene Formen, deren Kern die *Spanioderiden* bilden, und die mehr an *Perlarien* erinnern als an *Saltatorien*, denn sie haben z. B. wenige Queradern etc. Diese Formen, zu denen unter anderen auch die *Nemuropsiden* *Martynows* gehören sollen, greifen in einigen charakteristischen Zügen den *Perlarien* vor, können jedoch im allgemeinen nicht als deren Vorfahren gelten. Sie sind wohl verwandt, aber aus einer restlos ausgestorbenen Seitenlinie, die er deshalb *Paraplecoptera* nennt.

Daß die *Perlarien* nicht von solchen mit *Spaniodera* verwandten Formen abstammen können, die einen Legebohrer hatten und schon durch ihren Thoraxbau viel höher spezialisiert erscheinen als die *Perlarien* unserer Zeit, geschweige denn deren uns noch unbekannte Stammformen, bedarf keiner weiteren Erörterung; doch ist immerhin ein Körnchen Wahrheit in der Idee einer Zweiteilung der Protorthopteren, und darum soll hier ein solcher Versuch fortgesetzt werden. Zugleich wollen wir noch einmal untersuchen, welche Formen als Protorthopteren und welche als Protoblattoiden gelten können.

Zunächst möchte ich vorschlagen, jene Formen als eigene Ordnung abzutrennen, die ich in der Familie *Cnemidolestidae* vereinigt habe und die *Lameere* fälschlich mit Mantiden in Beziehung bringt, weil ihre Vorderbeine mächtig vergrößert sind, was wohl mit Recht auf räuberische Lebensweise schließen läßt. *Lameere* zieht, wie erwähnt, meine Gattung *Cnemidolestes* zu *Protodiamphipnoa*, ein Vorgang, den ich nicht gutheißen kann, solange von der letztgenannten Gattung nicht mehr vorliegt als ein unvollkommener Flügelrest, der, wie ja auch ich schon längst erkannte, wohl in bezug auf das mit netzartigen Adern erfüllte Costalfeld mit *Cnemidolestes* übereinstimmt. Ich nenne aber vorsichtshalber die neue Ordnung nach den besser charakterisierten Formen, deren auffallend kleiner Prothorax die auffallend großen Vorderbeine trägt, also nach meiner Gattung *Cnemidolestes Cnemidolestoidea* m. und rechne dazu außer der typischen Gattung noch ? *Protodiamphipnoa* Br. und ? *Bouleites* Lam., welche nach des Autors Angabe der *Protodiamphipnoa* ähnlich sein soll. Bei diesen Formen sind die Hinterbeine nicht zu Sprungbeinen umgewandelt und ein Präcostalfeld fehlt.

Unter den Protorthopteren können wir dann eine Reihe von Typen zusammenfassen, deren Prothorax mehr oder minder stark halsartig verlängert ist. Sie haben noch kein Präcostalfeld und weder Sprung- noch Raubbeine. Hierher gehören zunächst die Gerariden und Spanioderiden mit den in meinem Kataloge angeführten Gattungen, dann vermutlich die Gattungen *Geraroides* Handl. und *Gerarites* Handl. (welch letztere Lam. mit *Spanioderu* vergleicht), dann ? *Axiologus* Handl. und *Didymophleps* Sc. Außerdem gehören hierher wohl die Palaeocixiiden mit *Palaeocixius* Br., *Fabrecia* Meun. und *Ampeliptera* Pruv.; wahrscheinlich auch die Cymenophlebiiden, ferner die Ischnoneuriden mit *Ischnoneura* Br. *Ctenoptilus* Lam. (aber ohne *Mesoptilus* Lam.) endlich die Gattungen ? *Ischnoneurilla* Handl. und *Ischnoneurona* Handl. und die Apithaniden. Nennen wir diese Gruppe vorläufig Unterordnung: *Geraroidea* m.

Als zweite Unterordnung könnte man jene Formen zusammenfassen, die sich durch breite Flügel mit breitem, meist verkürztem Costalfelde auszeichnen und bei denen in der Regel eine schiefe Querader M und Cu verbindet. Nur bei einer dieser Formen (*Palaeocarrria*) wurde auch ein Thorax gefunden, der etwa $\frac{1}{3}$ der Flügellänge erreicht. Präcostalfeld konnte ich bei keiner Form feststellen. Das Analfeld scheint immer ziemlich kurz und fast „blattoid“ zu sein. Ich möchte als typische Form dieser Reihe *Cacurgus* Hdl. betrachten und will sie daher *Cacurgoidea* m. nennen. Ich rechne hierher die *Cacurgiden* (mit *Cacurgellus*), die *Narkemiden*, *Coseliiden*, *Omaliden*, und ? die *Pachytylopsiden* mit *Palaeocarrria* Cock.

Als weitere Unterordnung könnte man die *Caloneuriden* (mit *Pruvostiella*), die *Emphylopteriden*, *Sthenaroceriden* und ? *Laspeyresielliden* zusammenfassen, bei denen der Prothorax

kurz und kräftig ist (soweit bekannt); M und Cu sind von geringer Ausdehnung und an den Hinterflügeln ist (wenigstens bei *Caloneura*) noch kaum eine Vergrößerung des Analteiles zu erkennen. Die Fühler sind lang und kräftig und nach Lameere sollen die Hinterbeine etwas verlängert sein und an der Basis verdickt. Ich sehe nirgends ein Präcostalfeld, aber Lameere scheint ein solches anzunehmen. Man kann diese Gruppe jedenfalls von keiner der vorhergehenden ableiten, aber auch kaum als Vorläufer derselben oder der folgenden auffassen. Ich nenne sie **Caloneuroidea m.**

Endlich wären dann als eigene Unterordnung: **Oedischioidea m.** jene Formen zusammenzufassen, welche bereits ein kurzes Präcostalfeld besitzen. Einige von ihnen wenigstens haben bereits deutliche Sprungbeine, auch einen relativ gut entwickelten Analfächer der Hinterflügel. Der Prothorax war mäßig verlängert. Hierher die Oedischiden (mit *Xeroptera* Bolt.), die Sthenaropodiden, Homalophlebiiden und (wenn Lameeres Angaben richtig sind) auch die Protokollariiden.

Es bleiben dann noch eine Reihe von Formen übrig, die ich vorläufig noch nicht einreihen kann, die *Protorthoptera* inc. sedis: *Prototettigidae*, *Schuchertiellidae*, *Klebsiellidae*, *Anomalophlebiidae*, *Stenoneuritidae*, *Thoronyssididae* und die Genera *Gerarianus*, *Endoiasmus*, *Chrestotes*, *Chrestotella*, *Boltonella* m., *Distasis*, *Pseudogerarus*, *Pseudopolyernus*.

Zu den Protoblattoiden, welche ich entschieden als eigene Ordnung betrachtet wissen möchte, weil sie jedenfalls durch den Thorax- und Hüftbau in die Reihe der *Blattaeformia* gehören, rechne ich von den Carboninsekten die folgenden Gruppen:

Fayoliellidae Handl. (mit *Roomeria* Meun.).

Stenoneuridae Handl.

Stenoneurellidae Handl. (mit *Stenoneurella* [Mesoptilus] Dolloi Lam. 1917 = *Fayoli* Meun. 1911 = *Fayoliana* Handl. 1919. Der Name *Mesoptilus* Lam. bleibt für *Sellardsi* Lam., die ich unter den Insekten zweifelhafter Stellung einführe.)

Anthracoptilidae Handl.

Protophasmidae (Brongn.) Handl.

Eoblattidae Handl. (mit *Eoblattina complexa* Bolton 1925).

Oryctoblattinidae Handl. (Von Bolton in Blattinopsidae umgetauft, da er nicht zugeben will, daß der Name *Oryctoblattina*, der von Scudder 1879 nur für die Germarsche Art *reticulata* verwendet worden war und daher synonym mit *Blattinopsis* Giebel ist, als Genusname für die später 1895 von Scudder zu *Oryctoblattina* gestellte Art *laqueata* verwendet wird. Wer ein absoluter Nomenklaturist ist, mag daher für die Familie den Namen *Blattinopsidae* verwenden und für die Gattung *Oryctoblattina* den Namen *Blattinopsiella* Meun. Ich tue es nicht! Durch die Vereinigung der Gattungen *Fulgorina* Gold = *Pseudofulgora* Handl., *Anadyomene* Fritsch und *Blattinopsiella* Meun. mit *Blattinopsis* Gieb. ist meines Erachtens nichts gewonnen. *Klebsiella* Meun. gehört absolut nicht hieher. Die Gattung *Protociccus* Brongn. 1885 dürfte mit *Blattinopsiella* Meun. 1907, also mit

Oryctoblattina Scudder 1895, Handl. 1906 zusammenfallen, aber sie ist nicht vollwertig charakterisiert und kommt daher nomenklatorisch nicht in Betracht. *Fulgorina Kliveri* Gold., welche später von Brongniart *Megablattina* getauft wurde, wird von Bolton mit Unrecht als Synonym zu *Blattinopsis* gezogen; sie gehört anscheinend gar nicht in diese Verwandtschaftsgruppe.)

Asyncritidae Handl.

Epideigmatidae Handl.

Aetophlebiidae Handl.

Cheliphlebiidae Handl.

Eucaenidae Handl.

Gerapompidae Handl.

Adiphlebiidae Handl.

Anthracothremmidae Handl.

Ferner die Gattungen: *Pseudetoblattina* Handl., *Agogoblattina* Handl., *Polyernus* Sc., *Protoperla* Brongn. und die von mir angeführten Larvenformen: (*Protoplattoidea*) *Sellardsi* Handl., *minor* Handl., *caudata* Handl.

Eine Verteilung dieser Familien in höhere Gruppen ist mir vorläufig noch nicht möglich.

Zum Schlusse müssen wir uns hier noch eingehender mit den carbonischen Blattarien beschäftigen, da diese Insektengruppe schon infolge ihrer großen Individuen- und Artenzahl in erster Linie berufen ist, in stratigraphischen und besonders in paläographischen Fragen wichtige Anhaltspunkte zu liefern. Man wird mir vielleicht in manchen Kreisen den Vorwurf machen, ich beschreibe und benenne Individuen und schaffe viel zu viele Genera. Beides ist vielleicht in einem gewissen Grade wirklich der Fall und ich möchte daher meinen Standpunkt mit einigen Worten präzisieren. Ich denke, es ist für allgemeine Schlüsse immer weniger gefährlich, Individuen zusammenzuwerfen, die sich vielleicht nach dem Bekanntwerden anderer Körperteile als gar nicht verwandt erweisen können. Wenn wir jetzt schon mit der synthetischen Arbeit beginnen, riskieren wir die Aufstellung heterogener Gruppen (Spezies, Genera), welche uns leicht zu irrthümlichen Ansichten über horizontale und vertikale Verbreitung führen. Es wird ja hoffentlich in nicht allzuferner Zeit möglich werden, auch hier, wie bei den rezenten Formen, synthetisch zu arbeiten, aber im gegenwärtigen Momente wäre es gefährlich. Immerhin dürfe es auch jetzt schon gelingen, zahlreiche Flügel von gleichem Fundorte einander nahezubringen, aber auch dabei ist große Vorsicht geboten, soferne es sich nur um einzelne lose Flügel oder gar um Teile von solchen handelt. Eine große Schwierigkeit verursacht die so häufige Asymmetrie der Blattarienflügel. Links und rechts sind im Geäder oft so verschieden, daß man sie nicht nur spezifisch, sondern auch generisch zu trennen versucht wäre, wüßte man nicht, daß sie einem Individuum angehören! Findet man solche verschiedene Flügel einzeln, so dürfte es nach dem gegenwärtigen Stande der Bearbeitung wohl

kaum schon möglich sein, sie auch nur mit einiger Sicherheit zu einer Species zu stellen. Wir müssen daher abwarten bis eine viel größere Zahl ganzer Tiere vorliegt als bisher, selbst auf die Gefahr hin, die Zahl der „Species“ übermäßig zu vermehren.

Der berühmteste Fundplatz carbonischer Insekten, Commentry in Zentralfrankreich, das sogenannte „Stephanien“ galt bisher als arm an Blattarien, da Brongniart diese Gruppe offenbar arg vernachlässigte. Aber schon Lameere wies darauf hin, daß im Pariser Museum zahlreiche Blattarien liegen, deren Bearbeitung Meunier anvertraut worden war. — Leider!, denn alles, was dieser Autor bisher leistete, trägt den Stempel der Unzulänglichkeit und Unverlässlichkeit an sich. Dieses harte, schon längst an verschiedenen Stellen von mir und anderen ausgesprochene Urteil wird durch die 1921 erschienene Arbeit über die etwa 1200 im Pariser Museum liegenden Blattarienreste reichlich bestätigt. Für den Fernstehenden sieht ja auch diese letzte Arbeit F. Meuniers recht bestechend aus, aber einer fachgemäßen Analyse können die großen Mängel nicht entgehen. Abgesehen davon, daß von den zahlreichen Arten nur ein verschwindend kleiner Bruchteil richtig in das System eingereiht wurde, fehlen in den Beschreibungen fast immer wichtige Angaben über die Struktur der Flügel, Angaben, die man leider in den meisten Fällen auch aus den photographisch hergestellten 12 großen Tafeln nicht ergänzen kann. Von diesen Bildern sind viele so undeutlich, daß man nicht recht begreift, wie Meunier alle die Details seiner Textfiguren herauslesen konnte.

Die Bearbeitung der Commentry-Blattarien war ein dringendes Bedürfnis, dem aber gründlicher abgeholfen wäre, wenn man sie nicht Herrn Meunier anvertraut hätte. Es hätten sich ja auch unter Franzosen Fachleute gefunden (Leriche, Pruvost), welche unvergleichlich Besseres geleistet hätten. So aber müssen wir mit dem Gebotenen vorlieb nehmen und statt der Originale die immerhin oft etwas problematischen Bilder untersuchen. Wenn sich dabei mancher Irrtum ergibt, so muß ich für meine Person die Verantwortung dafür ablehnen. Auf die verschiedenen sogenannten allgemeinen und kritischen Bemerkungen Meuniers, die ich für vollkommen wertlos halte, will ich nicht näher eingehen und nur versuchen, möglichst viel Tatsächliches aus der Arbeit herauszuholen, dadurch, daß ich wenigstens eine größere Zahl der Formen dem Systeme einfüge.

Meunier steht noch auf dem bereits lange überwundenen Standpunkte, die „*Blattidae*“ als einfache Familie der *Orthoptera* zu behandeln. Die Protoblattiden werden nur als Unterfamilie behandelt, zu der auch das Genus *Blattinopsis* gehört.

„*Blattinopsis Goldenbergi* Br.“ ist anscheinend nicht dieselbe Art, welche Br. abgebildet hat, sicher nicht die Type, welche Br. T. 37, F. 1 darstellte und die 42 mm lang und 18 mm breit ist. Meuniers Exemplar ist 50 lang und 20 breit. Nach dem Photogramm T. 9, F. 1 ist z. B. die Medialis anders verzweigt; sie hat bei *Goldenbergi* Br. nur 2 Gabeln, bei Meuniers Exemplar einen einfachen, einen gegabelten und noch einen

einfachen Ast usw. Ich nenne Meuniers Exemplar, bei dem auch die Querfalte nicht sichtbar ist: *Blattinopsis Brongniartiana* m.

Brongniarts Fig. 3, die ich fälschlich als *ovalis* bezeichnet habe, besteht nur aus dem Basalteile von etwa 23 mm Breite. Das Tier war also viel größer als Brongniarts Fig. 1 und selbst größer als Meuniers T. 9, F. 1. Da auch im Geäder Unterschiede zu sehen sind, nenne ich diese Form (Br. T. 37, F. 3) (= *ovalis* Handlirsch) nun: *Blattinopsis major* m.

Blattinopsis ovalis Brongn. ist nach Lameere und Meunier Brongniarts Figur 2 und nicht 3 der Tafel 53 (37). Nach Lameere soll der Endast des Rs auch aus dem Sektor und nicht aus dem Stamme des R entspringen, wie das für *Blattinopsis* charakteristisch ist. Brongniarts Bild ist gerade an dieser Stelle unklar, doch glaube ich sehen zu können, daß der fragliche Ast tatsächlich aus dem Stamme entspringt, daß *ovalis* also zu *Blattinopsis* gehört. Meunier bildet nun wieder ein anderes Exemplar als *ovalis* Br. ab, dessen Abbildung 44 mm lang ist, während Meunier nur 35 mm angibt. Media und Cubitus sind bei Brongniart und Meunier ganz verschieden. Meuniers Art (Taf. 9, Fig. 2) ist also nicht *ovalis* Br., sondern neu. Ich nenne sie *confusa* m. Auf Taf. 20, Fig. 13 finden wir bei Meunier dann noch einen schönen *Blattinopsis*-flügel als „*Goldenbergi*“ in „nat. Größe“. Dieser zeigt wohl einige Unterschiede von jenem auf Taf. 9, Fig. 1 abgebildeten und scheint etwas kleiner zu sein, doch ist die Medialis ganz ähnlich, aber es ist eine Querfalte wie in Brongniarts Bild zu sehen, wenn auch schwach. Auch die Skulptur scheint etwas verschieden zu sein: Der Sicherheit halber möchte ich diese Form mit dem Namen: *Blattinopsis ? Meunierana* m. belegen.

Als „*Blattinopsis Perrieri* n. sp.“ beschreibt dann Meunier eine Form, die er schon 1912 erwähnte, aber nicht charakterisierte, weshalb ich sie mit ? bei *Blattinopsis* einreichte. Dieses ? war, wie sich heute zeigt, begründet, denn, wenn Meuniers Bilder (Textfig. 3 und Taf. 9, Fig. 3) auch nur halbwegs stimmen, so handelt es sich um keine *Blattinopsis*. Der Thorax ist blattarienähnlich; die Subcosta vereinigt sich mit dem R etwa wie bei *Aetophlebia* und auch die Medialis scheint wie dort reicher verzweigt als bei *Blattinopsis* und Verwandten; auch der R ist verschieden. Ich stelle die Form als *Pseudoblattinopsis* m. *Perrieri* Meun. zu den *Proto-blattoidea* inc. sed. (Meunier gibt die Flügellänge auf einer Zeile mit 35, auf der nächsten mit 27 an; nach der Textfigur beträgt sie 31, nach dem Photogramm 21. Also sehr genau!)

„*Blattinopsiella pygmaea* Meunier“ wurde schon 1907 und 1909 beschrieben und abgebildet. Nach dieser Abbildung konnte ich 1919 eine Zeichnung herstellen, welche genügt, um die Art in das Genus *Oryctoblattina* einzureihen. Nun lag Herrn Meunier eine „belle serie“ von Exemplaren vor — offenbar allerlei verschiedene Tiere. Die Länge des Hinterflügels wird mit 11—14 angegeben, jene des Vfl. mit 7; aber nach den Bildern sind beide Flügel gleich lang. Die nun vorliegende Abbildung Taf. 9, Fig. 4

ist kaum zu deuten und die Textfigur 4 vollkommen falsch. Wir müssen also die von mir 1919 abgebildete Form als Typus betrachten und nennen die Art: *Oryctoblattina pygmaea* Meunier. Sie wird vielleicht mit „*Fulgorina parvula* Brongn.“ und *Protociccus* Br. zusammenfallen.

„*Protoblattina Bouvieri* Meun.“ wird nicht abgebildet, so daß wir noch nichts über ihre Stellung aussagen können. L a m e e r e meint, sie sei ähnlich *Fayoliella*, was offenbar ein Irrtum ist.

„*Protoblattina Giardi* n. sp.“ ist schon 1912 von Meunier unter demselben Namen beschrieben, also keine n. sp. Nach Textfig. 5 und Taf. 9, Fig. 5 liegen 2 Flügel vor, anscheinend rechts ein Vorder- und links ein ? Hinterflügel, verkehrt liegend. Beide scheinen im Geäder etwas verschieden zu sein, soferne die Zeichnung richtig ist. Die Länge beträgt etwa 20 mm. Sc. lang, Costalfeld schmal, Rs schwach verzweigt, Media wie bei *Bouvieri* mit 2 langen Ästen, die aber wieder gespalten sind, Cu etwas geschwungen, mit wenigen Ästen. Wenn meine Auffassung richtig ist (daß der linke Flügel ein Hinterflügel ist), so hat die Form wohl mit *Protoblattina* nichts zu tun, sondern eher mit palaeodictyopteroiden Tieren. Also: insecta incertae sedis.

„*Protoblattinella* n. g. *minutissima* n. sp.“ Fig. 6, 7, Taf. 9, F. 6, 7, T. 20, F. 14, sind Larvenformen, die schon 1912 unter gleichem Namen beschrieben wurden, also nicht n. g. und n. sp. Es sind möglicherweise verschiedene Arten. Die Deutung der Adern durch Meunier ist sehr fraglich. Der Körper ist schlank und die Flügelscheiden sind halb zurückgelegt: insecta incerta sedis.

„*Lapparentiella* n. g. *superba* n. sp.“ Ist auch schon 1912 als „*Lapparentia superba* n. sp.“ beschrieben. Text-Fig. 8 stellt den Thorax ganz anders dar als Taf. 9, Fig. 8, wo er wirklich blattoid erscheint. Das Costalfeld ist lang und breit. Die Form gehört wohl zu den Protoblattiden, aber nicht, wie Meunier meint, zu den Eucaeniden.

„*Polyetes elegantissima* n. sp.“ ist auch schon 1912 beschrieben und gehört sicher nicht zu *Polyetes* Handlirsch. Es ist ein 19 mm langer Vorderflügel mit relativ ursprünglichem Geäder, breitem, etwas verkürztem Costalfeld. Der zweite Hauptast der sogenannten Media gehört vielleicht zum Cu. Ein eigenes Genus: *Polyetopsis* m. ist wohl notwendig.

Nun beginnt die Unterfamilie: *Palaeoblattinae* (ou *Palaeoblattariae* Sc.). „1. Groupe: *Mylacrinae*“ (*Mylacridae* Scudder) mit der Gattung *Dictyomy-lacris* Brongn., die bekanntlich nicht zu den Mylacriden gehört. Von dieser leicht kenntlichen Gattung waren bisher zwei Arten aus Commeny bekannt: *Poiraulti* Brongn. und *insignis* Brongn. Meunier konnte nun eine ganze Reihe von Exemplaren untersuchen, die meiner Meinung nach zu mehreren Arten gehören. Das von Meunier als Fig. 10 dargestellte Exemplar, eine der schlanken Formen, ist identisch mit Brongniarts Fig. 14, ist also der Typus von *Poiraulti* Br. Vielleicht gehört dazu auch Meuniers var. 2, Fig. 13. — *Poiraulti* Meun. var. 1, ist wohl zweifelhaft; die Fig. 11 genügt nicht, da Medialis und Analis fehlen; es scheint

ein kürzeres Tier zu sein. *Poiraulti* Meun. var. 1 b, Fig. 12, ist, sofern die Analis richtig dargestellt ist, verschieden und erinnert durch die Analadern an *multinervis* Br.; leider ist die Medialis nicht kenntlich. Nennen wir sie provisorisch *analis* m.

D. insignis Br. sollte man nur für Brongniarts Fig. 13 verwenden, welche Meunier aber nicht abbildet. Von seinen anderen „*insignis*“-Exemplaren ist das als *insignis* bezeichnete Stück, Taf. 10, Fig. 1, Text-Fig. 14 (Meunier), anscheinend durch schmälere Thorax und mehrere in die Sutura mündende Analadern verschieden; die Medialis ist leider nicht erhalten; ich nenne dieses Tier provisorisch *Meunieri* m. Meuniers var. 1, Fig. 15, Taf. 10, Fig. 2, ist wieder anders, ähnlich gebaut wie die Type von *Poiraulti*, schlanker, mit schmalerem Thorax, der weniger Radien zeigt; wir wollen sie provisorisch mit dem Namen *angustior* m. abtrennen.

Insignis Meunier var. 2, Fig. 16, Taf. 10, Fig. 3, scheint ein sehr breites Tier zu sein, von Fig. 15 (*angustior*) sicher verschieden. Wenn richtig gezeichnet, so hat die Medialis wenigstens fünf Äste und nimmt viel Raum ein; nennen wir sie provisorisch *medialis* m.

Insignis var. *elegantissima* Meunier, Fig. 17, Taf. 10, Fig. 4, ist sehr breit und kurz; auf dem linken Flügel sollen die Medialäste normalerweise nach hinten abzweigen, auf dem rechten ist es umgekehrt dargestellt. Wird wohl auch eine eigene Art sein: *elegantissima* Meun. Zu den breiten Formen gehört endlich auch die *insignis* var. 4, Fig. 18, Taf. 10, Fig. 5, von Meunier. Der Thorax ist schmaler und die Subcosta sendet nur sechs einfache Aderäste aus: *subcostalis* m.

„*Paromylacris Jacobsi* Meunier.“ Ein Exemplar wurde schon 1907 beschrieben als *Dictyomylacris Jacobsi*. Da es weder eine *Dictyomylacris*, noch eine *Paromylacris*, noch überhaupt eine Mylacride ist, nannte ich es 1920 *Anacoloblatta* und stellte es zu den Archimylacriden in die Nähe von *Phyloblatta*. Nach Meunier sollte es 36 mm lang sein. Jetzt (1921) bildet Meunier dasselbe Exemplar ab (Taf. 10, Fig. 6) in „nat. Größe“ mit einer Flügellänge von 29 mm, aber im Texte heißt es wieder 36 mm; nach der Textfigur (19) wäre es 29 mm lang. Der Prothorax ist nach der Beschreibung 17 mm lang und 14 mm breit, nach dem Bilde 6—7 mm lang und etwa 9 mm breit. Was soll man da für richtig halten!? Jedenfalls muß als Typus von *Anacoloblatta Jacobsi* Meun. das Bild von 1907 betrachtet werden, welches mit dem von 1921, Fig. 6 der Taf. 10, Text-Fig. 19, identisch ist. Letztere ist offenbar falsch.

Als Fig. 20, Taf. 10, Fig. 7, als „autre morphologie“ von *Parom. Jacobsi* bezeichnet, also wohl ein anderes Exemplar ist nach dem Photogramm nicht zu entziffern, in der Textfigur evident falsch ist eine breitere Form, die auch nicht zu *Paromylacris* gehört und ebensowenig zu den Mylacriden, sondern zu den *Archimylacridae* incertae sedis.

Fig. 21, Taf. 10, Fig. 8, wieder eine „andere Morphologie“ von *Jacobsi*,

ist abermals etwas anderes; ein Vorderflügel von etwa 38 mm Länge: *Archimylacridae* inc. sedis.

„*Paromylacris Boulei* Meunier“, Fig. 22, 23, F. 10, Fig. 9, 10, schon 1912 beschrieben, eine sehr breite Form mit kurzem Costalfeld. Keine Mylacride, sondern: *Archimylacridae* inc. sed.

Boulei var. a (*antiqua*) Meunier, Fig. 24, Taf. 10, Fig. 11, gehört vielleicht zu *Boulei*, ebenso *Boulei* var. b (*sepulta*), Fig. 25, 26, Taf. 11, Fig. 1, 2, und *Boulei* var. c (*Commentryi*), Fig. 27, 28, Taf. 11, Fig. 3, 4.

„*Paromylacris Thevenini* Meun.“, Fig. 29, Taf. 11, Fig. 5, dürfte vielleicht zu *Soomylacris* gehören, die man ebensogut zu den *Archimylacriden* wie zu den *Mylacriden* rechnen kann. Auch schon 1912 beschrieben.

„*Promylacris Brongniarti* Handlirsch et Meunier“, Fig. 30, Taf. 11, Fig. 6, ist wohl *Mesitoblatta Brongniarti* Handl., aber keines der von *Brongniart* abgebildeten Stücke (Taf. 47, Fig. 10, 11, 12), sondern ein loser Flügel, der mit *Brongniarts* Figur, Taf. 46, Fig. 1, recht gut übereinstimmt. Ich stelle die Gattung nicht zu den *Mylacriden*, sondern zu den *Archimylacriden*. *Brongniarti* gehört sicher nicht zu *Promylacris* (Typus *ovalis* Scudder aus Nordamerika). Das Analfeld ist weder bei *Brongniart*, noch bei *Meunier* ganz richtig gezeichnet, denn es münden nicht so viele Adern in die Sutur. Auf Taf. 20, Fig. 12, bildet *Meunier* ein ganzes Exemplar ab als „Type“. Es ist nicht sehr klar, zeigt aber einen großen gerundeten Thorax.

„*Lithomylacris elegantula*“ Meunier, Fig. 31, Taf. 11, Fig. 7, gehört natürlich nicht zu *Lithomylacris* (Typus *angusta* Sc.), welche eine wirkliche Mylacride ist, sondern zu den *Archimylacriden*. Es ist ein kleines Tier von etwa 15 mm Flügellänge, mit sehr breitem Costalfeld, dessen Äste aber typisch kammartig angeordnet sind. Die Medialis sendet ihre Äste nach hinten aus, ist also relativ ursprünglich. Gestalt etwas zugespitzt; stellenweise sind Querrunzeln zu sehen: ? *Sooblatta m.*

„*Necymylacris Boulei Agnus*“ Meunier, Fig. 32, Taf. 11, Fig. 8. Gehört natürlich nicht zu den *Mylacriden*, sondern zu den *Archimylacriden*, nicht in die Gattung *Necymylacris* (Typus *Lacoana* Sc.), sondern vermutlich zu *Eumorphoblatta m.* oder *Phylomylacris* Pruvost.

Die von *Brongniart*, Taf. 30, Fig. 2, 3, dargestellte und ? *Necymylacris* genannte Form hat auch *Meunier* nicht auffinden können. Ihre Größe bleibt also nach wie vor unbekannt: *Archimylacridae* inc. sed. *semi-discus* Handlirsch.

Es sind also alle *Mylacridae* *Meuniers* *Dictyomylacridae* oder *Archimylacridae*.

Die „2. Groupe: *Blattinae*“ (*Blattinariae* Scudder) beginnt mit:

„*Anthracoblattina gigantea* Brongn.“ *Meuniers* Fig. 33, 34, Taf. 11, Fig. 9, sind die Typen von *Brongniart*, also = *Anthracoblattina gigantea* Handl., Taf. 19, Fig. 13, 14.

„*Anthracoblattina Brongniarti* Handlirsch.“ Bei *Meunier*, Fig. 35,

Taf. 11, Fig. 11, ist die Type Brongniarts, also = *Amorphoblatta Brongniarti* Handl.

„*Anthracoblattina Brongniarti* (Handl.) Meunier var. 1“, Fig. 36, Taf. 12, Fig. 1, halte ich nach den langen Beinen und dem kleinen Thorax für eine *Elaphroblatta ensifera* Br., ebenso wie die var. 2, Fig. 37, T. 12, F. 2.

„*Anthracoblattina ensifera*“ Brongniart, Taf. 32, Fig. 1, = Meunier, Taf. 12, Fig. 3, = Handlirsch, Taf. 19, Fig. 16, ist als Typus der Art und der Gattung *Elaphroblatta* zu betrachten. Brongniart vermeinte eine Legeröhre zu sehen, ebenso Lameere, da ja Handlirsch deren Existenz leugnet. Meunier ist nun der Ansicht Handlirsch'. Zu dieser *ensifera* gehören wohl Meuniers Textfiguren 38 a, b, wenn sie auch nicht richtig gezeichnet sind. Meuniers Taf. 12, Fig. 4, ist nicht von Brongniart abgebildet und scheint einen anderen Thorax zu haben. Auch ist sie kleiner als die Type, doch sind die Beine auch lang. Hieher gehört wohl die Textfigur 39 und 40? Meuniers Taf. 12, Fig. 5, ist recht unvollständig und hat auch einen längeren Thorax. Kleiner als die Type. Ich nenne diese Formen: *Elaphroblatta dubia* m.

„*Anthracoblattina ensifer* (Br.) var. *superba* Meun.“, Fig. 41, Taf. 12, Fig. 6, ist ein einzelner, etwas kleinerer Flügel. ? *Elaphroblatta superba* Meun. (m.).

„*Anthracoblattina ensifer* (Br.) var. *Desguini* Meun.“ Fig. 42, Taf. 12, Fig. 7. Auch ein Vorderflügel, etwas kleiner als die Type, Medialis anders. ? *Elaphroblatta Desguini* Meun. (m.).

„*Anthracoblattina ensifer* Br. var. *elegantissima* Meun.“ Fig. 43, T. 12, F. 8. Ist auch ein einzelner Vorderflügel, kleiner als die Type, mit sehr langem Costalfeld. ? *Elaphroblatta elegantissima* Meun. (m.).

„*Anthracoblattina ensifer* Br. var. *trilineata* Meun.“ Fig. 44, T. 12, F. 9. Nach der Form des Thorax und den schlanken Beinen eine etwas kleinere Art. *Elaphroblatta trilineata* Meun. (m.)

„*Anthracoblattina subensifera* n. sp. Meunier.“ Fig. 45, T. 12, F. 10. Ein einzelner Vorderflügel, vermutlich eigene Art. *Elaphroblatta subensifera* Meun. (m.)

Nun beginnt die Gattung „*Etoblattina*“ mit einer Menge verschiedener Arten, die in allerlei Genera gehören, mit Ausnahme der Gattung *Etoblattina*. Ich will mich bemühen, diese Formen in das von mir errichtete System einzureihen, muß aber darauf verzichten, festzustellen, welche von den vielen Formen eventuell einmal spezifisch vereinigt werden können. Es gehören wohl alle Formen zu den Archimylacriden, auch jene, welche Meunier den Spiloblatiniden zuzählen möchte — obwohl er sie in das Genus *Etoblattina* stellt.

„*Etoblattina Gaudryi* Agnus.“ Fig. 46, 47, T. 12, F. 11, 12. Die Type von Agnus, also: *Stephanoblatta Gaudryi* Agnus (m.).

„*Etoblattina Gaudryi* var. 1.“ Fig. 48, 49, T. 12, F. 13, T. 13, F. 1. Gehören wohl zu *Stephanoblatta*, vielleicht zu *Gaudryi* Agnus?

„*Etoblattina Gaudryi* var. 2“, Fig. 50, T. 13, F. 2, scheint durch die mehr nierenförmigen Flügel verschieden: ? *Stephanoblatta Meunierana* m.

„*Etoblattina Gaudryi* var. 3“, Fig. 51, T. 13, f. 3, ist breiter und kürzer, auch sonst verschieden. ? *Stephanoblatta latior* m.

„*Etoblattina Gaudryi* var. 4“, Fig. 52, T. 13, F. 4, ist sicher nicht *Gaudryi*, kleiner und mehr nierenförmig. Gehört vielleicht zu *Phyloblatta*. ? *Stephanoblatta Gaudryana* m.

„*Etoblattina Gaudryi* var. 5, *Thevenini* Meunier“, Fig. 53, T. 13, F. 5, ist wieder eine mehr gestreckte Form mit elliptischen Flügeln. ? *Stephanoblatta Thevenini* Meunier (m.).

„*Etoblattina Gaudryi* var. 6, *Royeri* Meunier, Fig. 54, T. 13, F. 6, = ? *Stephanoblatta Gaudryi Agnus* (m.).

„*Etoblattina Gaudryi Agnus* var. 7 und 8 sind nicht abgebildet, daher vorläufig nicht zu deuten.

„*Etoblattina Lapparenti* n. sp. Meunier.“ Fig. 45, T. 13, F. 7, 8. Scheint auch in die Verwandtschaft von *Gaudryi* zu gehören. Alle diese Arten werden vielleicht einmal zu *Phyloblatta* kommen, denn die Grenze zwischen den Gattungen ist nicht scharf. ? *Stephanoblatta Lapparenti* Meun. (m.).

„*Etoblattina Lapparenti* var. 1, Meunier.“ Fig. 56, T. 13, F. 9. Der Thorax ist ähnlich wie bei *discifera* Handl. ? *Stephanoblatta Lapparenti* Meun. (m.).

„*Etoblattina Lapparenti* var. 2, a, b“, Fig. 57, 58, T. 13, F. 10, 11. Fig. 57 ist wohl eine andere Art; der Cubitus zieht schief zum Hinterrande und die Media ist in zwei fast gleiche Äste mit zahlreichen Zweigen geteilt. ? *Stephanoblatta Lapparentiana* m.

Fig. 58 kann eher zu *Lapparenti* gehören. Mit der auf T. 20, als F. 8, in nat. Gr. dargestellten, als *Lapparenti* bezeichneten Form kann ich nichts anfangen.

„*Etoblattina Bouvieri* n. sp. Meunier“, F. 59, T. 13, F. 12, ist der Typus von *Bouvieri*. ? = *Stephanoblatta Lapparentiana* m.

„*Bouvieri* var. 1.“ F. 60, T. 13, F. 13. Auch ? = *Stephanoblatta Lapparentiana* m.

„*Bouvieri* var. 2.“ F. 61, T. 13, F. 14. ? = *Stephanoblatta* sp.

„*Etoblattina Horvathi* n. sp. Meunier“. F. 62, T. 13, F. 15. ? *Stephanoblatta Horvathi* Meun. (m.)

„*Etoblattina bella* n. sp. Meunier“. Fig. 63, T. 13, F. 16. Thorax ähnlich wie bei *discifera* Handl. Beine anscheinend gedrunken. *Stephanoblatta bella* Meun. (m.)

„*Etoblattina Brongniarti* n. sp. Meunier.“ Fig. 64, T. 13, F. 17. Zu unvollständig. *Archimylacridae* inc. sed.

„*Etoblattina Horvathella* n. sp. Meun.“ F. 65, T. 14, F. 1. Thorax ähnlich wie bei *discifera* Handl. *Stephanoblatta Horvathella* Meun. (m.)

„*Etoblattina Klebsi* n. sp. Meunier.“ Fig. 66, T. 14, F. 2. Auch diese Form stimmt im Thoraxbau mit *discifera* Handl. überein. *Stephanoblatta Klebsi* Meun. (m.)

„*Etolblattina Gaullei* n. sp. Meunier.“ Fig. 67, T. 14, F. 3. Gehört wohl auch hieher: *Stephanoblatta Gaullei* Meunier (m.).

„*Gaullei* var.“, Fig. 68, T. 14, F. 4, 5, scheint eine andere Art zu sein: ? *Stephanoblatta Gaulleana* m.

„*Etolblattina distinctissima* n. sp.“ Meunier. Fig. 69, T. 14, F. 6. Ist ein schöner Flügel mit kürzerem Costalfeld. 34 mm lang. ? *Stephanoblatta* oder *Phyloblatta distinctissima* Meun. (m.)

„*Etolblattina singularis* n. sp.“ Meunier. Fig. 70, T. 14, F. 7. ? *Stephanoblatta singularis* Meun. (m.)

„*Etolblattina L'Hoësti* n. sp.“ Meunier. Fig. 71, T. 14, F. 8. Thorax ähnlich wie bei *discifera* Handl. *Stephanoblatta L'Hoësti* Meun. (m.)

„*Etolblattina Klebsiella* n. sp.“ Meunier. Fig. 72, T. 14, F. 9. *Stephanoblatta Klebsiella* Meunier (m.).

„*Etolblattina Becquereli* n. sp.“ Meunier. Fig. 73, Taf. 14, Fig. 10. Thorax ähnlich wie bei *discifera* Handlirsch. *Stephanoblatta Becquereli* Meun. (m.)

„*Etolblattina Zitteli* n. sp.“ Meunier. Fig. 74, T. 14, F. 11. Hat auch ähnlichen Thorax. *Stephanoblatta Zitteli* Meun. (m.)

„*Etolblattina Magrettii* n. sp.“ Meunier. Fig. 75, T. 14, F. 12. Gleichfalls mit ähnlichem Thorax. *Stephanoblatta Magrettii* Meun. (m.)

„*Etolblattina brevipetiolata* n. sp.“ Meunier. Fig. 76, T. 14, F. 13. *Stephanoblatta brevipetiolata* Meun. (m.)

„*Etolblattina minutula* n. sp.“ Meunier. Fig. 77, T. 14, F. 14. Eine etwas kleinere Form, deren Thorax doch ähnlich ist wie bei den vorhergehenden. Die Subcosta ist kürzer. ? *Stephanoblatta* (oder *Phyloblatta*) *minutula* Meun. (m.)

„*Etolblattina subbrevipetiolata* n. sp.“ Meunier. Fig. 78, T. 15, F. 1. Thorax wieder ähnlich wie bei *discifera*. *Stephanoblatta subbrevipetiolata* Meun. (m.)

„*Etolblattina minuta* n. sp.“ Meunier. Fig. 80, T. 15, F. 3. Bloß ein 25 mm langer Flügel mit eigenartigem Cubitus. ? *Stephanoblatta* oder *Phyloblatta minuta* Meun. (m.)

„*Etolblattina Oustaleti* n. sp.“ Meunier. Fig. 79, T. 15, F. 2. Thorax scheint etwas kürzer und breiter zu sein. Die Flügel sind 32 mm lang. ? *Stephanoblatta Oustaleti* Meun. (m.)

„*Etolblattina Oustaletiella* n. sp.“ Meunier. Fig. 81, T. 15, F. 4. Flügel etwa 33—35 mm. *Stephanoblatta Oustaletiella* Meun. (m.)

„*Etolblattina Gheynei* n. sp.“ Meunier. Fig. 82, T. 15, F. 5. 33 mm lang. *Stephanoblatta Gheynei* Meun. (m.)

„*Etolblattina Gheyneiella* n. sp.“ Meunier. Fig. 83, T. 15, F. 6. Thorax ähnlich wie bei *discifera* Handl. *Stephanoblatta Gheyneiella* Meun. (m.)

„*Etolblattina Thirioni* n. sp.“ Meunier. Fig. 83 a. ? *Stephanoblatta Thirioni* Meun. (m.)

„*Etolblattina Thalhammeri* n. sp.“ Meunier. Fig. 84, T. 15, F. 7. *Stephanoblatta Thalhammeri* Meun. (m.)

„*Etolblattina Lapparentiella* n. sp.“ Meunier. Fig. 85, T. 15, F. 8. *Stephanoblatta Lapparentiella* Meun. (m.)

„*Etolblattina Lacroixi* n. sp. Meunier. Fig. 86, Taf. 15, F. 9. Thorax etwas kürzer als bei *discifera*. *Stephanoblatta Lacroixi* Meun. (m.)

„*Etolblattina Couloni* n. sp.“ Meunier. Fig. 87, T. 15, F. 10. Der Thorax ist dem von *discifera* etwas ähnlich. Die Subcosta kürzer, einfach kammartig. R mit zwei Hauptästen, deren erster fünf Zweige bildet; die Med.-Äste nach vorne auslaufend; Cu mit isoliertem Vorderast; die Adern sind weiter auseinandergerückt, so daß ich fast an *Syscioblatta* denken möchte, doch sehe ich im Photogramm die charakteristischen Adersäume nicht. 27 mm lang. ? *Syscioblatta Couloni* Meun. (m.)

„*Etolblattina sepulta* n. sp.“ Meunier. F. 89, T. 15, F. 12. Gehört entweder zu *Phyloblatta* oder ? *Stephanoblatta sepulta* Meun. (m.)

„*Etolblattina graciosa* n. sp.“ Meunier. F. 88, T. 15, F. 11. Eine etwas kleinere Art. Cu einfach, Sc kürzer. *Phyloblatta graciosa* Meun. (m.)

„*Etolblattina longicostata* n. sp.“ Meunier. F. 90, T. 15, F. 13. Thorax ähnlich wie bei *discifera*. Etwas kleinere Form mit langer Subcosta. ? *Stephanoblatta longicostata* Meun. (m.)

„*Etolblattina Fayoli* n. sp.“ Meunier. F. 91, T. 15, F. 14. Ein 36 mm langer Flügel mit sehr langem Costalfeld, Der erste Ast des R stärker verzweigt als der zweite. Med. mit wenigen langen Ästen nach hinten. Der Cu ganz eigenartig mit vier Ästen nach vorne und zwei vielverzweigten nach hinten. Dürfte in die Nähe von *Anthracoblattina* gehören. *Cubitoblattina* n. g. *Fayoli* Meun. (m.)

„*Etolblattina Lallemandi* n. sp.“ Meun. F. 92, T. 16, F. 1. Scheint zu *Stephanoblatta* zu gehören. 33 mm lang, Sc kürzer, Med. nur mit zwei Ästen mit einigen kleinen Zweigen. ? *Stephanoblatta Lallemandi* Meun. (m.)

„*Etolblattina glabrata* n. sp.“ Meunier. F. 93, T. 16, F. 2. Ein großes Tier mit *discifera*-ähnlichem Thorax. *Stephanoblatta glabrata* Meun. (m.)

„*Etolblattina latissima* n. sp.“ Meun. Fig. 94, T. 16, F. 3. Ein 39 mm langer Flügel mit großer Medialis und kürzerem Cubitus. ? *Phyloblatta* oder ? *Stephanoblatta latissima* Meun. (m.)

„*Etolblattina longifurcata* n. sp.“ Meun. Fig. 95, T. 16, F. 4. Ein 40 mm langer Flügel, der wohl auch zu (? *Phyloblatta* oder ?) *Stephanoblatta* gehört. *longifurcata* Meun. (m.)

„*Etolblattina Schmitzi* n. sp.“ Meun. F. 96, T. 16, F. 5. 41 mm. Ähnlich *longifurcata*. Thorax ähnlich wie bei *discifera*. ? *Stephanoblatta Schmitzi* Meun. (m.)

„*Etolblattina rara* n. sp.“ Meunier. F. 97, T. 16, F. 6. 33 mm lang. ? *Phyloblatta rara* Meun. (m.)

„*Etolblattina furcata* n. sp.“ Meunier. F. 98, T. 16, F. 7. Ein etwa 35 mm langer Flügel mit breitem Costalfeld. Äste der Media nach hinten ausgehend. Querrunzeln dicht und regelmäßig. Gehört zu den primitiveren Formen, etwa in die Nähe von *Kinklidoptera*. *Archimylacridae* inc. sed. *furcata* Meun. (m.)

„*Etoblattina elongata* n. sp.“ Meunier. F. 99, T. 16, F. 8. Eine sehr schlanke Form von 36 mm Länge und 12 mm Breite, wohl verwandt mit *Phyloblatta* und *Stephanoblatta*. R_1 bildet viele Zweige, Medialäste nach vorne abzweigend, Cu fast wie bei *Cubitoblattina* m. *Meunierula* n. g. *elongata* Meun. (m.)

„*Etoblattina longa* n. sp.“ Meun. F. 100, T. 16, F. 9, ist kleiner als Meunier angibt, nach dem Bilde etwa 30 mm. *Phyloblatta longa* Meun. (m.)

„*Etoblattina manca* n. sp.“ Meun. Fig. 101, T. 16, F. 10. Etwa 35 mm lang. Die Media links alle sechs Äste ausgesprochen nach hinten, rechts fünf nach hinten, der letzte stärker verzweigt. Nach dem Photogramm scheinen Queradern vorhanden zu sein. Gehört vielleicht in die Nähe von *furcata*. *Archimylacridae* inc. sed. *manca* Meun. (m.)

„*Etoblattina mensa* n. sp.“ Meun. F. 102, T. 16, F. 11. Zu undeutlich. *Blattoidea* inc. sed. *mensa* Meun. (m.)

„*Etoblattina modica* n. sp.“ Meun. F. 103, T. 16, F. 12. Eine breite Form mit 34 mm langen Flügeln. Die Äste der Media sind hinten auslaufend. Meunier hält die Form fälschlich für *Sysciophlebia*, aber ich sehe die charakteristischen Adersäume nicht und die Zwischenräume sind nicht erweitert. Thorax nicht sehr groß, etwa halbkreisförmig. Ein älterer Typus mit langem Costalfeld. *Archimylacridae* inc. sed. *modica* Meun. (m.)

„*Etoblattina modificata* n. sp.“ Meun. F. 104, T. 16, F. 13. Ein 38 mm langer Flügel. Die Med. ist ähnlich wie bei *manca*. *Archimylacridae* inc. sed. *modificata* Meun. (m.)

„*Etoblattina Cerarii* n. sp.“ Meunier. Fig. 105, T. 16, F. 14. Ein ziemlich schlanker Vorderflügel von fast 47 mm Länge. Die Äste der Medialis zweigen nach hinten ab. Alle Äste sind sehr lang, die Zwischenräume nicht erweitert. Adersäume sehe ich keine, ebensowenig Queradern. Die Sc ist lang. Nicht, wie Meunier meint, zu *Sysciophlebia* gehörig. *Anthracoblattina Cerarii* Meun. (m.)

„*Etoblattina flexuosa* n. sp.“ Meun. Fig. 106, T. 17, F. 1. Ein 45 mm langer Vorderflügel. Ähnlich *Cerarii*. *Anthracoblattina flexuosa* Meun. (m.)

„*Etoblattina membri* n. sp.“ Meun. F. 107, T. 17, F. 2. 41 mm lang, der *flexuosa* ähnlich; ist nicht, wie Meunier meint, eine *Sysciophlebia*, sondern: *Anthracoblattina membri* Meun. (m.)

„*Etoblattina morata* n. sp.“ Fig. 108, T. 17, F. 3. Flügellänge 38 mm. Thorax nicht wie in der Textfigur, sondern ähnlich wie bei *Elaphroblatta* klein. Auch sieht man die langen Beine. Auch diese Art will Meunier zu *Sysciophlebia* rechnen, ganz mit Unrecht. *Elaphroblatta morata* Meun. (m.)

„*Etoblattina monubilis* n. sp.“ Meun. F. 109, T. 17, F. 4. Eine Art mit 42 mm langen Flügeln und dünnen langen Beinen. *Elaphroblatta monubilis* Meun. (m.)

„*Etoblattina nugatoria* n. sp.“ Meunier. Fig. 110, T. 17, F. 5. Ein 38 mm langer Flügel. Ist keine *Sysciophlebia*, wie Meun. meint, sondern eine ältere

Type mit Querrunzeln und einem Geäder, ähnlich *Elaphroblatta* oder *Anthracoblattina*. *Archimylacridae* inc. sed. *nugatoria* Meun. (m.)

„*Etoblattina mota* n. sp.“ Meun. F. 111, T. 17, F. 6. Ein 32 mm langer Flügel, wie auch Meunier meint: *Phyloblatta mota* Meun.

„*Etoblattina thoracica* n. sp.“ Meun. F. 112, T. 17, F. 7. Flügel 45 mm lang, Prothorax ähnlich *discifera*. Gehört auch nicht zu *Sysciophlebia*, wie Meunier meint, sondern: *Stephanoblatta thoracica* Meun. (m.).

„*Etoblattina ovata* n. sp.“ Meun. F. 113, T. 17, F. 8. Thorax ziemlich abgerundet, nicht sehr groß. Sc. etwas verkürzt. Medialäste nach vorne. Keine Skulptur. 29 mm. *Phyloblatta ovata* Meun. (m.).

„*Etoblattina plasta* n. sp.“ Meun. F. 114, T. 17, F. 9. Ist nicht, wie Meunier meint, eine *Sysciophlebia* sondern: *Phyloblatta plasta* Meun. (m.).

„*Etoblattina praepilata* n. sp.“ Meun. F. 115, T. 17, F. 10. Thorax ziemlich breit, fast halbrund. Auch von Meunier richtig erkannt: *Phyloblatta praepilata* Meun.

„*Etoblattina temporis* n. sp.“ Meunier. Fig. 116, T. 17, F. 11, T. 20, F. 11. Flügel 36 mm. Ist nicht, wie Meunier meint, eine *Sysciophlebia*, sondern: *Phyloblatta temporis*. Meun. (m.).

„*Etoblattina retrusa* n. sp.“ Meunier. F. 117, T. 17, F. 12. Ist auch keine *Sysciophlebia* sondern: *Phyloblatta retrusa* Meun. (m.).

„*Etoblattina temulenta* n. sp.“ Meun. F. 118, T. 18, F. 1. Ein breites Tier mit ziemlich kurzem, breitem Thorax. 37 mm lange Flügel. Medialis mit 2 ziemlich gleichen Ästen, die in je etwa 3 Zweige zerfallen. Sc. und Cu lang. Ist auch keine *Sysciophlebia*, sondern vielleicht eine *Phyloblatta*, *Archimylacridae* inc. sed. *temulenta* Meun. (m.).

„*Etoblattina malaca* n. sp.“ Meun. Fig. 119, T. 18, F. 2. 37 mm lang, schlanker, Medialäste nach vorne auslaufend, Sc. groß, Cu lang. Ist auch keine *Sysciophlebia*, wie Meunier meint, sondern: *Phyloblatta malaca* Meun. (m.).

„*Etoblattina majuscula* n. sp.“ Meunier. F. 120, T. 18, F. 3. Ein großer Flügel von 45 mm Länge, mit langer Sc. und nach hinten auslaufenden Medialästen. Cu groß. Meunier meint, es sei eine intermediäre Form zwischen *Etoblattina*, *Gerablattina* und *Sysciophlebia*. Faktisch hat aber diese Form mit keiner dieser Gattungen etwas zu tun und gehört wohl zu ? *Anthracoblattina majuscula* Meun. (m.).

„*Etoblattina parvitalis* n. sp.“ Meunier. F. 121, T. 18, F. 4 a. Flügel 21 mm lang, Thorax etwa halbrund, ziemlich groß. Hat nach Meunier „grands rapports“ zu *Metaxyblattina*, ist aber nur eine *Phyloblatta*. Das Costalfeld ist wohl verkürzt aber doch ausgesprochen bandartig. *Metaxyblattina* wird wohl auch später zu *Phyloblatta* kommen müssen. Also: *Phyloblatta parvitalis* Meun. (m.). Die Figur Taf. 18, F. 4 b ist eine normale *Phyloblatta* sp. inc.

„*Etoblattina minuscula* n. sp.“ Meun. F. 122, T. 18, F. 5. Flügellänge 24 mm; wird von Meunier wieder als „*Sysciophlebia* (*Phyloblatta*) Handl.

Etoblattina Sc.“ bezeichnet, ist aber eine normale *Phyloblatta minuscula* Meun. (m.).

„*Etoblattina striata* n. sp.“ Meun. F. 123, T. 18, F. 6. Ein Tier mit ziemlich großem, gerundetem Thorax und 27 mm langen Flügeln, ist richtig *Phyloblatta striata* Meun.

„*Etoblattina retrorsa* n. sp.“ Meunier. Fig. 124, T. 18, F. 7. Ein kleines Tier mit 12 mm langen Flügeln, wird von Meunier *Etoblattiniella* n. g. genannt. Der Thorax ist auffallend groß, vorne gerundet und anscheinend in der Mitte abgeflacht. Leider ist das Photobild recht undeutlich. Jedenfalls ist es doch nur eine *Phyloblatta retrorsa* Meun. (m.).

„*Etoblattina pygmaea* n. sp.“ Meunier. Fig. 125, T. 18, F. 8. Hat nur 10 mm lange Flügel. Gehört natürlich nicht zu *Etoblattina*. *Phyloblatta pygmaea* Meun. (m.).

„*Etoblattina parva* n. sp.“ Meun. F. 126, T. 18, F. 9. Mit 25 mm Flügelänge; ist *Phyloblatta parva* Meun. (m.).

„*Etoblattina queribunda* n. sp.“ Meun. Fig. 127, T. 18, F. 10. Hat 25 mm lange Flügel und einen ziemlich breiten halbrunden Thorax. *Phyloblatta queribunda* Meun. (m.).

„*Etoblattina flebilis* n. sp.“ Meun. Fig. 128 a, b, T. 18, F. 11. Scheinen 2 verschiedene Arten zu sein, von denen keine mit dem Photogramm übereinstimmt, welches fast wie eine *Sysciophlebia* aussieht und einen birnförmigen Prothorax hat. Von den Adersäumen sehe ich freilich nichts. ? *Phyloblatta flebilis* Meun. (m.).

„*Etoblattina inclusa* n. sp.“ Meun. F. 129, T. 18, F. 12. Flügel nur 19 mm lang. Nach Meunier soll es eine *Sysciophlebia* sein, doch sehe ich keine Säume an den Adern. Sollte es sich um eine *Spiloblattinide* handeln, so könnte es nur *Syscioblatta* sein und nicht *Sysciophlebia*. ? *Phyloblatta inclusa* Meun. (m.).

„*Etoblattina vulpis* n. sp.“ Meun. Fig. 130, T. 18, F. 13. Flügel nur 16 mm lang. Soll zu *Sysciophlebia* gehören, zeigt aber keine Säume an den Adern. Fig. 9, 10 auf Taf. 20, soll auch zu *vulpis* gehören, sie zeigt einen breiten halbrunden Thorax. *Phyloblatta vulpis* Meun. (m.).

„*Etoblattina fluminis* n. sp.“ Meunier. Fig. 131, T. 19, F. 1. Es sind zwei Exemplare. Das eine (Fig. 131) hat einen fast halbkreisförmigen Thorax, das andere (Taf. 19, F. 1) einen seitlich stärker gewölbten. Auch im Geäder sind Unterschiede. Flügellänge etwa 18 mm. Keines gehört zu *Sysciophlebia*. Fig. 131: *Phyloblatta fluminis* Meun. (m.); Taf. 19, Fig. 1: *Phyloblatta differens* m.

„*Etoblattina aemuli* n. sp.“ Meun. Fig. 132, T. 19, F. 2. 19 mm lang; ist richtig: *Phyloblatta aemuli* Meun.

„*Etoblattina subtilis* n. sp.“ Meun. Fig. 133, T. 19, F. 3. 24 mm lang, ist auch richtig: *Phyloblatta subtilis* Meun.

„*Etoblatta incurvata* n. sp.“ Meun. Fig. 134, T. 19, F. 4. 19 mm lang. *Phyloblatta incurvata* Meun. (m.)

„*Etoblattina gerablattini* n. sp.“ Meun. F. 135, T. 19, F. 5. 18 mm lang, Thorax breit halbkreisförmig. *Phyloblatta gerablattinoides* Meun. (m.).

Nun folgt eine Serie schöner Hinterflügel, die aber nicht benannt sind. Die Figur T. 19, Fig. 6 ist ein 35 mm langer Hinterflügel, bei dem ein Thorax liegt von der Form der *discifera*. Es ist also wohl eine *Stephanoblatta* sp. Die Figuren 7—14 der Taf. 19 sind im Texte nicht zitiert, so daß es viele Mühe verursachen würde, die 8 oft recht guten Bilder den 13 als „*Etoblattina* sp.“ beschriebenen Arten zuzuweisen. Wir wollen sie also alle 13 als *Archimylacridae* sp. anführen, denn das ist wohl sicher richtig.

Es folgt noch ein Supplement mit Arten, welche „entfernte Beziehungen“ zu den Mylacriden zeigen und daher als *Etoblattina pseudomylacridiformes* betrachtet werden sollen:

„*Pseudoacmaeoblatta* n. g. *defecta* n. sp.“ Meun. F. 136, T. 20, F. 1. Dieses Tier soll 27 mm lang sein; die als 1.5mal vergrößert angegebene photographische Abbildung würde aber auf 38 mm schließen lassen, es wird also heißen sollen 2mal vergrößert. In der Textfigur ist der Flügel nicht ganz gezeichnet, die Cu offenbar falsch. Wie jemand auf die Idee kommen kann, diesen Flügel mit *Acmaeoblatta* (Handl.) in Beziehung zu bringen, ist mir unerklärlich. ? *Phyloblatta defecta* Meun. (m.).

„*Necymylaris multiplex* n. sp. Fig. 137, T. 20, F. 2. Ein 33 mm langer eigenartiger Flügel. Natürlich weder eine *Necymylacris* noch eine Mylacride, sondern eine Archimylacride. Der eigentümliche Cu erinnert an *Cubitoblattina Fayoli*. Die Media bildet 2 lange Äste nach vorne. Das Costalfeld ist relativ kurz, die Fläche chagriniert. Meunier vergleicht mit *Pseudoacmaeoblatta defecta* (also *Phyloblatta*), dann mit *Phoberoblatta* und *Eumorphoblatta*, die aber beide anders sind. Ich nenne die Form vorläufig: *Anablatta* n. g. *multiplex* Meun. (m.).

„*Necymylacris Commentryi* n. sp.“ Meunier. Fig. 138, T. 20, F. 3. Ein 38 mm langer Flügel. Meunier vergleicht ihn mit *Atimoblatta* Handl., die aber gar nicht ähnlich ist. Anscheinend handelt es sich wieder um eine Form aus der nächsten Verwandtschaft von *Phyloblatta* oder um eine *Phyloblatta* selbst. ? *Phyloblatta Commentryi* Meun. (m.).

„*Etoblattina (Metaxyblatta) minuscula* n. sp.“ Fig. 139, T. 20, F. 4. Ein 14 mm langer Flügel und breiter, kurzer Prothorax. Tatsächlich im Costalfelde der *Metaxyblatta* Handl., die wohl auch zu *Phyloblatta* kommen wird, ziemlich ähnlich. *Phyloblatta minuscula* Meun. (m.).

„*Etoblattina (Metaxyblatta) perturbata* n. sp.“ Meun. Fig. 140, T. 20, F. 5. 13 mm lange Flügel mit verkürzter Subcosta. Der flache Thorax ist viel breiter als in der Zeichnung und vorne halbkreisförmig. Die Medialäste laufen nach hinten aus. Meuniers Zeichnung ist ganz unmöglich. Mit *Metaxyblatta* hat auch diese Form nichts zu tun. *Archimylacridae* inc. sed. *perturbata* Meun.

„*Necymylacris* sp.“ Meunier. Fig. 141, T. 20, F. 6. Die Endhälfte eines wohl 70 mm langen Flügels mit sehr vielen dicht gedrängten Längsader-

ästen. Die Sc. ist lang. Ob die Medialis der Zeichnung Meuniers entspricht, läßt sich nicht feststellen. *Archimylacridae* inc. sed. *maxima* m.

„*Etoblattina* (*Sysciophlebia*) *Vasseuri* n. sp.“ Fig. 142, T. 20, F. 7. Ist schon 1913 als n. sp. von Meunier beschrieben. Die Medialäste gehen nach hinten ab. Costalfeld bandartig. R mit wenigen Ästen, Cu normal. Ich sehe keine Skulptur. Ein etwa 30 mm langer Vorderflügel. *Archimylacridae* inc. sed. *Vasseuri* Meun.

Endlich mögen hier auch noch jene Blattarien kurz besprochen werden, die das Brit. Mus. aus Commeny erhielt und die Bolton 1925 beschrieb. Das Streben Boltons nach Zusammenfassung ist gewiß anzuerkennen, doch fragt es sich, ob schon der Zeitpunkt für Synthese gekommen ist und ob eine so kleine Arbeit über einige wenige Arten der richtige Platz dafür ist. Ich folge Bolton auf diesem Wege noch nicht.

„*Anthracoblattina gigantea* Br. n. forma *intermedia*“ Bolton. Fig. 10, 11, T. 2, F. 9. Schon ein Blick auf die Tafel läßt erkennen, daß es sich nicht um *Anthracoblattina gigantea*, sondern um eine *Elaphroblatta* mit kleinem Thorax und langen Beinen handelt. Es ist interessant, daß auch in dieser Gattung noch ein Rest von Querrunzeln stellenweise erhalten ist. Das Tier ist 38,5 mm lang. Nennen wir es *Elaphroblatta intermedia* Bolton (m.).

„*Phyloblattia gallica* Handl. n. forma *rigida*“ Bolton Fig. 12, 13, T. 3, F. 13. Der Thorax ist breit, groß und gerundet. Äste der Media deutlich nach vorne abzweigend. Ein großes Tier mit etwa 40 mm langen Flügeln. Bolton erwähnt feines Netzwerk zwischen den Adern, das aber auf dem Photo nicht zu erkennen ist. Eine Identifizierung mit *gallica* Hdl. erscheint mir gewagt, denn es handelt sich wohl um eine mehr gedrungene Form mit kürzerem Cubitus. Also: *Phyloblattia rigida* Bolton (m.).

Phyloblattia monubilis Meunier n. forma *spathulata*“ Bolton Fig. 14, T. 2, F. 10. Etwa 35 mm lang. Thorax gerundet, groß, scheibenartig. Ist wohl sicher nicht *monubilis* Meun. Also: *Phyloblattia spathulata* Bolton (m.).

„*Phyloblattia Gaudryi* Agnus n. forma *Lapparenti* Meun.“ Bolton. Fig. 15, 16, T. 3, F. 11. Der Thorax ist ähnlich wie bei *Steph. discifera* Handl., ebenso das Geäder. Die Identität mit *Lapparenti* Meun. ist wohl möglich, aber keineswegs sicher. Wie schon bemerkt, werden wohl die Grenzen zwischen *Stephanoblattia* und *Phyloblattia* erst nach Untersuchung reicherer Materiales sicher zu ziehen sein. Also: ? *Stephanoblattia Boltoni* m.

„*Phyloblattia Brongniarti* Handl. u. forma *furcata*“ Bolton. Fig. 17, 18, T. 3, F. 12. *Brongniarti* Handlirsch zeigt auch Ähnlichkeiten mit *Stephanoblattia*. Die von Bolton als *furcata* bezeichnete Form scheint einen noch größeren Thorax zu haben als *Brongniarti* m., der wohl in der Form auch mit *discifera* übereinstimmt. Asymmetrie des Geäders auffallend: der

linke Flügel gleicht mehr dem Typus *Stephanoblatta*, der rechte mehr *Phylloblatta*. Sagen wir also lieber: *Stephanoblatta furcata* Bolton (m.).

„*Sysciophlebia euglyptica* Germar n. forma *expansa*“ Bolton. Fig. 19, T. 3, F. 14. Scheint der echten *euglyptica* Germar aus Wettin in Sachsen (Ottweiler Stufe) recht ähnlich zu sein, ist aber kleiner und die Flügel sind am Ende mehr abgerundet. Der Thorax ist birnförmig. Adersäume sind stellenweise zu sehen, also kein Zweifel, daß es sich um eine Spiloblatтинide handelt. Ich möchte aber doch raten, vorsichtiger zu sein und die Species nicht zu identifizieren. Das Bild sieht etwas anders aus als die übrigen Abdrücke aus Commentry. Es wäre zu prüfen, ob das Fossil nicht vielleicht aus einem höheren Horizonte stammt, denn die Kohlenformation von Commentry reicht ja durch mehrere Stufen. Möglich wäre es sogar, daß dieses Fossil gar nicht aus Commentry stammt und nur auf irgendeinem Wege in diese Kollektion gekommen ist. Es wäre wohl gewagt, aus einem solchen Objekte Schlüsse stratigraphischer Natur zu ziehen, da alle anderen Funde aus Commentry auf viel höheres Alter schließen lassen, als die Ottweiler Schichten, aus denen *euglyptica* stammt, und in denen die Spiloblatтинiden häufig sind. Ich nenne das Fossil also vorläufig *Sysciophlebia expansa* Bolton (m.).

Endlich mag hier noch eine 1927 erschienene Arbeit Tillyards erwähnt werden, in der er die Abstammung der Hymenopteren bespricht, eine Ordnung, welche nach seiner Meinung von den permischen „Protohymenopteren“ abgeleitet werden soll, die aber als hochspezialisierte Megasecopteren keineswegs als Stammgruppe in Betracht kommen (siehe später). In dieser Arbeit finden wir nun auch eine Abbildung des Boltonschen *Sycopteron symmetricum* aus Commentry, die uns nicht etwa zeigt, wie dieses Fossil aussieht, sondern wie Tillyard wünscht, daß es aussieht. Mit bestem Willen wird aber kein Hymenopteron daraus!

Tillyards *Protohymenoptera* sind ein Gemisch von Megasecopteren und *Sycopteron*, dessen Stellung noch unklar ist, eine reduzierte Form mit unverzweigtem Rs und 4ästiger M, ohne Queradern.

Die Insektenfauna der Permformation.

Die Fortschritte, die seit dem Erscheinen meines Handbuches gerade auf dem Gebiete der Perminsekten erzielt wurden, übertreffen an phylogenetischer und tiergeographischer Bedeutung wohl jene, die in bezug auf Carboninsekten zu verzeichnen sind, ganz außerordentlich. Wir verdanken dies in erster Reihe den Bemühungen Tillyards und Martynows, und es soll keine Schmälerung der Verdienste dieser beiden Forscher bezwecken, wenn ich ihre Ansichten hier in manchen Punkten einer Kritik unterziehen muß, die sich naturgemäß weniger auf die Deutung der Fossilien erstrecken wird, als auf gewisse daran geknüpfte phylogenetische Spekulationen.

Wir beginnen wieder bei den *Palaeodictyopteren*.

Bisher war nur eine reduzierte Type dieser Ordnung aus dem unteren Perm von Nordamerika (Kansas) bekannt, *Doter minor* Sellards. Sie war meinem verehrten Gegner L a m e e r e unbequem und wurde daher kurzweg ausgewiesen und zu den „Orthopteren“ geworfen. Aber es ist, wie schon erwähnt, doch ein *Palaeodictyopteron*!

Nun ist eine zweite, sehr schöne Form aus der gleichen Formation dazugekommen: *Dunbaria fasciipennis* Tillyard (1924, 1925), ein sehr interessantes Tier, welches sich in die Nähe der Spilapteriden einreihen dürfte, aber jedenfalls als eigene Familie: *Dunbariidae* m. Das Pronotum und die Abdominalsegmente tragen keine Seitenlappen mehr, das Geäder ist reich, zeigt aber wenige Queradern. Der Rs entspringt nahe der Basis und bildet eine größere Zahl sehr regelmäßiger einfacher Äste. Die M teilt sich in 2 große gleichwertige, schwach verzweigte Äste und der Cu hat keinen einfachen Vorderast, sondern nur einen Hauptstamm, aus dem etwa 5 Äste schief zum Hinterrande ziehen. Hinterflügel an der Basis stark verbreitert. Schaltsektoren sehe ich keine. Die Flügel sind etwa 18 mm lang. Das von Tillyard als ♀ bezeichnete Stück scheint ein ♂ zu sein, denn die Anhänge (wenn es überhaupt solche sind?) stehen am 9. und nicht am 8. Ringe. Die langen Cerci sind ephemeridenähnlich, sie stehen hinter dem 10. Segment und dazwischen sieht man einen unpaaren Fortsatz, vermutlich ein Terminalfilum.

Tillyard wendet sich mit Recht gegen L a m e e r e s Zerreißung der *Palaeodictyopteren*. Auf die dann folgende breite Diskussion über L a m e e r e s Geäderarbeit brauche ich wohl nicht mehr einzugehen, umsomehr, als sie in mancher Beziehung sehr widerspruchsvoll erscheint und zur Klärung der Frage nichts beiträgt. Auch gehe ich auf die neue „Theorie“ nicht ein, wonach das ursprüngliche Geäder nur aus einer starken konvexen Mittelrippe bestand, vor und hinter welcher sich einige konkave Adern befanden. Für diese Hypothese spricht eben gar keine Tatsache!

Außer diesen zwei sicher zu den *Palaeodictyopteren* gehörenden Fossilien wurden von Martynow noch einige andere aus dem russischen Perm stammende als *Palaeodictyopteren* gedeutet. Ich glaube, mit Unrecht: *Kamia angustovenosa* Mart. ist ein Stück eines großen Flügels, anscheinend der Medial- und Cubitalregion angehörend. Das feine, dichte Queradersystem erinnert wohl an gewisse *Palaeodictyopteren* und wird speziell mit jenem der *Breyeria* verglichen. Es ist dem von mir seinerzeit unter den Ephemeriden beschriebenen *Thnetus Stuckenbergi* aus dem russischen Perm zweifellos ähnlich und Martynow möchte daher auch diese Form noch zu den *Palaeodictyopteren* zählen. Da bei meiner Art aber ausgesprochene Schaltadern zu sehen sind, möchte ich sie doch bei den Ephemeriden belassen und auch *Kamia* hier unterbringen. Eine dritte ähnliche Form aus der gleichen Formation ist *Spongoneura incerta* Martynow, gleichfalls ein Fragment mit netzartigem unregelmäßigen Zwischengeäder. Auch hier halte ich die Zuweisung zu den *Palaeodictyopteren* für

gewagt und würde das Fossil lieber zu den „Insecta incertae sedis“ stellen, womit entschieden weniger Gefahr einer falschen Schlußfolgerung verbunden ist, als mit der Anführung eines Palaeodictyopteron aus dem russischen Perm. Eine dritte von Martynow aus dem russischen Perm als Palaeodictyopteron beschriebene Form: *Thnetodes erraticus* muß ich auch zu den Insecta incertae sedis stellen.

Ich möchte aber noch eine außerordentlich interessante Form aus dem unteren Perm Nordamerikas zu den Palaeodictyopteren rechnen: *Calvertiella permiana* Tillyard. Dieses Fossil wird von Tillyard in den Verwandtschaftskreis der Protodonaten gestellt und als „highly specialized off-shoot from the much older *Protagrion*“ betrachtet, als ein vor dem Aussterben der Familie erreichtes Endstadium.

Ich finde, so sehr ich auch suche, gar keinen sicheren Anhaltspunkt dafür, daß es sich in *Calvertiella* wirklich um ein odonatenähnliches Tier handelt und schon gar nicht um einen Abkömmling der carbonischen Gattung *Protagrion*, deren Analpartie nach meiner Meinung höher spezialisiert ist als bei *Calvertiella*, wo die Analadern in starken Bögen zum Hinterrande ziehen. Die in den Radius mündende verkürzte Subcosta ist wohl höher spezialisiert als bei den Protodonaten, aber ansonsten ist R und Rs, M mit ihrem isolierten Vorderast und ebenso der Cubitus noch sehr palaeodictyopterenhaft. Nur das Zwischengeäder, in dem sich Schaltsektoren ausbilden und ziemlich polygonale Zellen erinnert an höhere Odonaten — offenbar nur eine Konvergenzerscheinung.

Da ich es immer vermeiden will, zwangsweise phylogenetische Typen zu finden, möchte ich also vorschlagen, *Calvertiella* wenigstens vorläufig als ein etwas spezialisiertes Palaeodictyopteron zu betrachten und nicht als Protodonate. Jedenfalls muß eine eigene Familie *Calvertiellidae* m. errichtet werden (= *Protagriidae* Tilly. 1925 pp.).

Jüngst hat nun Martynow unter neuen Funden aus Tikhie Gory (Kazan) wieder ein interessantes Insekt gefunden, welches er den Protodonaten zurechnen will und als *Tillyardella distincta* beschreibt. Es ist die Basalhälfte eines etwa 35 mm langen Flügels, an dem er R, Rs, M₁, M₂, Cu₁ und Cu₂, die alle durch grobe Queradern verbunden sind, außerdem aber eine reich verzweigte Analgruppe unterscheidet, die von jener aller bekannten Protodonaten abweicht und durch ihre Ursprünglichkeit an Palaeodictyopteren erinnert. Daß diese Form rätselhaft ist, sieht man schon daraus, daß der Autor Anklänge an Meganeuriden, Paralogenen, *Calvertiella* und selbst *Protereisma* sucht. Auf jeden Fall handelt es sich um den Vertreter einer eigenen Familie, die von den Protagioniden, zu denen er sie stellt, sehr stark abweicht und die Errichtung einer eigenen Familie: *Tillyardellidae* m. erfordert. Ob wir diese Familie zu den Protodonaten oder noch, als hochspezialisierte Type, zu den Palaeodictyopteren stellen sollen, wird die Zukunft lehren.

Die Ordnung *Protodonata* setzt sich aus dem Carbon in die Permformation fort und ist hier durch eine Reihe schöner Formen in Nord-

amerika vertreten, die ich als eigene Familie: *Typidae* von den Meganeuriden abtrennte. Tillyard ist der Meinung, es genüge eine Subfamilie und er mag Recht haben!

Es kamen in neuerer Zeit zu der ursprünglich bekannten: *Typus permianus* Sellards, noch *Megatypus* (Tilly.) *Schucherti* Tillyard (mit 25 cm langen Flügeln) und *ingentissimus* Tillyard aus Kansas, *Typus Whitei* Carpenter und *Typus Gilmorei* Carpenter vom Unt.-Perm des Grand Cañon.

In die Ordnung *Ephemera* gehören zweifellos die von Sellards aus Kansas in Amerika beschriebenen Prottereismiden, welche jedoch wahrscheinlich nicht so viele Genera bilden als der Autor meint. Tillyard bildet 1923 einen sehr schönen *Prottereisma*-Flügel von Kansas ab, ohne die Spezies zu benennen. Ich nenne sie daher *Tillyardi* m. Das Geäder der Prottereismiden ist recht ursprünglich und die Flügelpaare sind noch nahezu gleich groß.

Martynow fand im russischen Perm den Apikalteil eines Flügels, der wohl eine Ähnlichkeit mit den amerikanischen Formen erkennen läßt: *Loxophlebia apicalis* Mart. Ich möchte jedoch vorschlagen, ihn vorläufig vorsichtshalber nur als *Ephemera incertae sedis* einzureihen und möchte mich auch noch nicht entschließen, die von mir beschriebenen Larvenformen *Phthartus* und *Dyadentomum* nach dem Vorschlage Martynows als Prottereismiden zu deuten. Sie können ja doch auch anderen Ephemeridengruppen angehören. Diese Larven sind wegen ihrer Kiemengliedmaßen von großer morphologischer und phylogenetischer Bedeutung. Vielleicht gehören sie zu *Thnetus*, *Kamia* oder ähnlichen Formen?

Drei Formen aus dem unteren Perm von Kansas müssen wohl schon zu der Ordnung *Odonata* gerechnet werden, aber es sind nicht, wie Tillyard meint, Urformen, sondern hochspezialisierte Typen, die jedoch in einer von den späteren Zygoteren stark abweichenden Richtung ausgebildet sind. Am besten erhalten ist *Kennedya mirabilis* Tillyard, eine Form mit auffallend lang gestielten Flügeln und stark reduzierter Analis. Es ist kein ausgesprochener Nodus zu erkennen, aber die Subcosta ist doch stark verkürzt. Flügelmal ist deutlich. Das Geäder läßt sich nach der Comstock-Methode zwanglos deuten, während nach der Tillyard'schen Deutung manches rätselhaft bleibt, vor allem die Reduktion der Medialis auf eine ganz unverzweigte einfache Ader. Man mag übrigens betreffs der Deutung der Adern auf was immer für einem Standpunkt stehen, so wird man auf jeden Fall zugeben müssen, daß die Spezialisierung einen so hohen Grad erreicht hat, wie er kaum bei den höchstspezialisierten Agrioniden unserer Tage zu finden ist. Die Ableitung der gesamten Zygoterenreihe oder gar aller Odonaten von *Kennedya* ist also völlig unmöglich. Es ist sehr interessant, daß auch im frühen Mesozoikum ein solcher zygoterenähnlicher Seitenzweig auftritt: die *Archizygotera* Handlirsch mit der Familie *Protomyrmeleonidae*, denen sich nun die par-

alle Reihe der *Protozygoptera* Tillyard beigesellt mit der Familie *Kennedyidae* Tillyard.

Zweifellos gehört zu diesen Kennedyiden auch *Opter Brongniarti*, ein undeutliches Fossil, welches Sellards für ein Megasecopterion hielt, Handlirsch aber ? zu den Orthopteroiden stellte unter der Annahme, es sei das Analfeld verloren gegangen. Durch die Entdeckung Tillyards ist nun wohl auch das Sellardsche Fossil aufgeklärt.

Als dritte Form möchte ich in diese Unterordnung, *Protozygoptera*, allerdings mit ? Tillyards *Ditaxineuridae* mit *Ditaxineura anomalostigma* Tillyard stellen. Es ist bis jetzt nur der Apikalteil eines Flügels bekannt geworden, dessen Geäder einigermassen an *Kennedyia* erinnert. Ich deute es anders als Tillyard. Wer Recht hat, wird sich nach neueren, vollständigeren Funden ergeben.

Auch aus dem oberen Perm Rußlands sind bereits Odonaten nachgewiesen, die nach Ansicht Martynows gleichfalls zu den Protozygopteren und sogar zu den Kennedyiden gehören sollen: *Sushkinia parvula* und *elongata*. Die Ähnlichkeit dieser Formen mit *Kennedyia* scheint nicht so weit zu gehen, daß man die Verwandtschaft für erwiesen halten kann, doch handelt es sich sicher um Zygoptera im weiteren Sinne, vielleicht einer eigenen Familie angehörend.

Jüngst wurde wieder eine zygoterenähnliche Type aus dem Perm der Falklandsinseln (S. Amer.) durch Tillyard bekanntgemacht: *Permagrion* n. g. *falklandicum* n. sp. Vertreter einer eigenen Familie *Permagriidae* (recte *Permagrionidae*). Er ist 34 mm lang und leider etwas undeutlich, so daß man die von Tillyard entworfene Rekonstruktion nicht nach dem Photogramme überprüfen kann. An der Zygoterenatur zweifle ich nicht, denn es handelt sich um einen lang gestielten, hochspezialisierten Flügel mit allerdings noch primitivem Nodus. Ich deute die Adern natürlich anders als Tillyard, denn ich stehe auf dem Standpunkte von Comstock, dessen ontogenetische Methode doch immerhin sicherere Resultate ergab als die vagen Spekulationen Lameeres und Tillyards. Selbstverständlich muß ich mich auch auf das Entschiedenste dagegen wenden, daß die offensichtlich reduzierten und schon durch die Stilbildung und Reduktion der Analis als hochspezialisiert zu erkennenden Formen wie *Kennedyia* als Ausgangspunkt der Zygoteren oder gar aller Odonaten gewählt werden. Die ursprünglichen fertigen Odonaten hatten sicher ein reicheres Geäder und ungestielte Flügel. Es waren anisozygoterenähnliche Formen, wie wir sie schon reichlich aus dem Mesozoikum kennen und sicher auch bald im Perm finden werden. Dann wird wohl auch Tillyard seinen phylogenetischen Irrtum erkennen.

Die Ordnung *Megasecoptera* Handlirsch war bisher nur aus dem Carbon Europas und Nordamerikas bekannt. Ich glaube nun sagen zu können, daß sich hochspezialisierte Endglieder dieser Reihe auch noch im Perm Nordamerikas finden, wo sie von Tillyard als „*Protohymenoptera*“ gedeutet wurden. Ich bedauere, meinem Freunde Tillyard in

diesem Punkte scharf entgegentreten zu müssen, denn nach meiner Ansicht spricht nichts als höchstens das Vorkommen von einer Art *Pterostigma* für eine Ähnlichkeit, aber noch lange nicht für phyletische Beziehungen zwischen diesen Fossilien und den holometabolen Hautflüglern.

Die „*Protohymenopteren*“ Tillyards hatten noch homonome, horizontal ausgebreitete Flügel, deren Geäder sich auch ganz anders deuten läßt, als es Tillyard annimmt. Man kann z. B. den von Tillyard S. 113, f. 1 abgebildeten Flügel von *Protohymen permianus* auch so interpretieren, daß Tillyards R_{4+5} dem eigentlichen R entspricht, seine M_1 und M_2 dann dem Rs. M_{3+4} würde dann dem M_1 entsprechen, der ein Stück weit mit R_1 anastomosiert; Cu_1 wäre dann = M_2 ; Cu_2 und A_1 der Cu, der sich wieder eine kurze Strecke weit dem M-Stamme anschmiegt; „A 2“ wäre dann = A_1 und wir hätten ein ganz typisches, nur etwas reduziertes und in der Costalgegend mehr spezialisiertes Megasecopterengeäder! Für die Hymenopteren ist nach meiner Deutung — aber nicht nach jener der neueren amerikanischen Schule — gerade die Reduktion der Medialis charakteristisch. Nach Tillyard wäre aber gerade diese Ader besonders gut ausgebildet. Das Pterostigma der *Protohymenoptera* ist eine Bildung, die mit jener der Hymenopteren nicht homolog ist und zu keinerlei Schlüssen berechtigt, da ja analoge Bildungen auch bei Odonaten, Perlarien, Panorpaten, Trichopteren, Psociden, Neuropteren und anderen Insekten vorkommen. Die anderen in ihrem Geäder noch mehr reduzierten „*Protohymenopteren*“, z. B. *Asthenohymen* Tillyard haben eine noch viel geringere Ähnlichkeit mit Hymenopteren und können ganz unmöglich den Ausgangspunkt einer solchen Reihe, wie es die Hautflügler sind, bilden. Ich muß schon sagen, daß eine solch oberflächliche Phylogenie doch nicht mehr ganz unserer Zeit entspricht. Es geht doch nicht an, die zahlreichen Argumente, die ich für die Ableitung der Hymenoptera von orthopteroiden Typen anführte, einfach zu ignorieren oder mit ein Paar Worten abzutun: „Für die Ableitung der Hymenopteren von Orthopteren spricht gar nichts.“ Im Gegenteil, Herr Tillyard! Es spricht sehr viel dafür, jedenfalls unvergleichlich mehr als für Ihre *Protohymenopteren*-theorie. Die „*Protohymenoptera*“ waren offenbar noch heterometabole und wahrscheinlich amphibiotische Tiere, die sich zwanglos an die *Megasecoptera* reihen lassen. Es sind zum Teil sehr reduzierte kleine Tierchen von 5—11 mm Länge. Bei einigen sollen die Flügel zurückgelegt sein. Tillyard unterscheidet die Familie: *Protohymenidae* mit *Protohymen permianum* und *Permohymen Schucherti*, und die Familie: *Asthenohymenidae* mit *Asthenohymen Dunbari*, *affinis*, *gracilis*, *stigmatizans*, *Kansasensis*, *stenobasis* und *pusillus*.

Martynow bildet die Spitze eines mittelgroßen Flügels aus dem russischen Perm ab, *Kuloja expansa* Mart., und stellt das Fossil — wie ich glaube, mit Recht — zu den Megasecopteren. Es hat ein ganz ähnliches Ende des Radius, wie Tillyards *Asthenohymen*-Arten. Martynow errichtet dafür die Familie *Kulojidae*. Martynow verhält sich so wie ich

in bezug auf die „*Protohymenoptera*“ Tillyards vollkommen ablehnend und erkennt ganz richtig die Verwandtschaft mit Megasecopteren. Er möchte daher den Namen *Protohymenoptera* durch „*Synsecoptera*“ ersetzt wissen. Das halte ich, abgesehen von nomenklatorischen Bedenken, für überflüssig, denn ich nehme keinen Anstand, die Tillyard'schen und Martynow'schen Arten alle direkt in die Ordnung „*Megasecoptera*“ einzureihen, wodurch die „*Protohymenoptera*“ ja ohnedies verschwinden.

Eine neue schöne Form aus dem oberen Perm von Tikhie Gory, Kazan, die Martynow 1928 beschrieb und *Aspidohymen extensus* nennt, hat ein relativ reiches Megasecoptergeäder und dient zur Errichtung einer neuen Familie: *Aspidohymenidae* Mart., deren Unterschiede von den gleichfalls russischen *Kulojidae* und den amerikanischen *Protohymenidae* und *Asthenohymenidae* Tillyards in der Arbeit besprochen werden.

Die Ordnung *Perlariae* ist noch immer nicht einwandfrei aus der Permformation nachgewiesen. *Dyadozoarium pachypus* Handlirsch und *Chalcorychus Walchiae* Handlirsch, beide aus dem Perm Rußlands, sind zweifelhafte Formen. Gleiches gilt für die von Martynow 1925 vom Ussurgebiet beschriebene *Nemuropsis tenuis* Martynow, gleich den anderen eine größere Form. Der Autor hält sie für orthopteroid und errichtet dafür den Familiennamen *Nemuropsidae* und den Ordnungsnamen *Paraplecoptera*. Er denkt aber noch immer an die näheren Beziehungen zwischen Perlarien und Orthopteren.

Martynow (siehe Karboninsekten, S. 62) spricht sich über die Beziehungen der Perlarien zu den Protorthopteren überhaupt in einer recht unsicheren Weise aus, und es macht fast den Eindruck, als wäre seine Ordo *Paraplecoptera* ein systematischer Ausdruck dieser Unsicherheit. So stellt er in diese Ordnung außer den echten orthopteroiden Spanioderiden auch seine Fam. *Hypoperlidae* mit der Gattung *Hypoperla* aus dem Perm Rußlands. Diese Form hat ja wirklich viel Ähnlichkeit mit kleineren reduzierten Perlarien, aber Martynow meint doch, es sei keine Perlarie, sondern eine Protorthoptere, da die primitiven Perlarien offenbar ein reicheres Geäder besaßen. Wir wollen uns daher der Ansicht des russischen Forschers anschließen und auch *Hypoperla* nicht zu den Perlarien, sondern zu den Protorthopteren rechnen. Vollständigeres Material wird ja, wie so viele Fragen, auch diese lösen.

In neuerer Zeit hat nun Tillyard aus den von Sellards beschriebenen Lemmatophoriden nach allen Regeln der Rekonstruktionskunst „*Protoperlarien*“ gemacht, auf die wir später noch näher zu sprechen kommen werden, denn ich kann mich trotz der suggestiven Wirkung der schönen Zeichnung (Fig. 1, 1928) Tillyards nicht seiner Denkweise anschließen und bin nach wie vor davon überzeugt, daß die Urformen der Perlarien ein reiches Geäder besaßen, wie etwa die noch heute lebenden altertümlichen Eustheniiden und nicht ein so reduziertes wie die kleinen Formen aus dem Perm Nordamerikas.

Was die große Ordnung der *Protorthoptera* betrifft, welche schon

bei den Carboninsekten näher besprochen wurde, so liegt auch hier ein interessantes Material aus der Permformation Europas und Amerikas vor, in welchem sich relativ ursprüngliche Formen mit stark spezialisierten mischen.

In die Unterordnung *Geraroidea* m., zu der ich auch die Spanioderiden und Palaeocixiiden rechne, gehören von permischen Fossilien die *Camptoneuridae* Martynows mit *Camptoneura reticulata* Mart. Eine Trennung von den Palaeocixiiden als eigene Familie ist vielleicht nicht begründet, denn die Ähnlichkeit mit *Fabrecia* Meunier ist auffallend. Von russischen Fossilien rechne ich in diese Unterordnung auch die oben besprochenen *Hypoperlidae* Martynows mit *Hypoperla elegans* Martynow, eine von den „*Paraplecoptera*“ Martynows, eine bereits reduzierte, nur 10 mm lange Form.

Von den durch Sellards beschriebenen Typen gehören in diese Unterordnung:

1. Die *Lepiidae* mit der Gattung *Lepium* Sell., welche auffallend an die *Palaeocixiidae* erinnert (*elongatum* Sell., *reticulatum* Sell., *Sellardsi* Handl.). Die Gattung *Atava* Sellards dagegen muß ich zu den Insecta incertae sedis stellen, da es mir nicht möglich ist, zu sagen, ob sie hieher oder vielleicht zu den Blattaeformen gehört. Dagegen möchte ich wohl meine Gattung *Permula* aus dem unteren Perm Deutschlands in diese Gruppe stellen.

2. Die *Liomopteridae* mit der Gattung *Liomopterum* Sellards (*ornatum* und *extensum* Sell.) und der kaum davon zu trennenden Gattung *Horates* Sellards (*elongatus* Sell.).

3. Die *Probnisidae* mit den Gattungen *Probnis* Sell. (*speciosa* Sell., *coriacea* Sell., ? *Sellardsi* Handlirsch), *Espira* Sell. (*obscura* Sell.), *Stoichus* Sell. (*elegans* Sell., *arcuatus* Sell., *minor* Sell., *tenuis* Sell.), *Stinus* Sellards (*brevicubitalis* Sell.) und ? *Lecopterum* Sell. (*delicosum* Sell.).

Martynow (1927) behandelt diese kleinen Protorthopterenformen bei Besprechung seiner Ordnung *Miomoptera* (siehe später) und glaubt in ihnen wieder einmal eine Wurzel für die Embiodeen gefunden zu haben. Beweisend sind seine Ausführungen keineswegs, und ich möchte nur den einen Punkt zu bedenken geben, daß bei einer solchen Ableitung die Homonomie der Embidenflügel eine sekundäre sein müßte, wogegen aber die sonstige primitive Organisation dieser Tiere spricht.

Zu bemerken wäre hier noch, daß auch unter diesen kleinen Protorthopteren Formen mit verlängertem Prothorax gefunden wurden, ein bei den carbonischen Geraroiden sehr allgemeines Merkmal. Wir werden sehen, daß dagegen bei den in die Blattaeformenreihe gehörenden eigentlichen *Miomoptera* (*Palaeomantidae*, *Lemmatophoridae* etc.) ein verbreiteter Prothorax beobachtet wurde.

Auch die Unterordnung *Oedischioidea* m. ist in der Permformation vertreten: *Plesioidischia* Schlechtendal (*Baentschi* Schlechtendal) aus den Lebacher Schichten von Deutschland, *Metloedischia* Martynow (*magnifica*

Mart.) aus dem unteren Perm Rußlands und ? *Pinegia* Martynow (*oknowae* Mart.) ebendaher.

Als Protorthopteren zweifelhafter Stellung wären die sehr merkwürdigen *Enthygramma parallelum* Martynow und *Palenthygramma tenuicornis* Mart. aus Rußland zu erwähnen, Tiere mit auffallend geringer Zahl der Längsadern und sehr langem Analfeld, durch äußerst regelmäßige Quersadern ausgezeichnet. Diese Fossilien werden vielleicht eine eigene Ordnung bilden. Ein interessanter Flügel mit relativ ursprünglichem Geäder ist *Idelia Permiakovi* Zalesski aus dem russischen Perm. Es ist eine Form ohne Praecostalfeld, mit langer Subcosta, normal gebautem ursprünglichen Radius und dreiästigem Sector; die Medialis sendet 4 Äste schief nach dem Spitzenrande und der Cubitus bildet einen lang geschwungenen Stamm, aus welchem einige Äste fast blattoidenartig nach hinten auslaufen. Der Anteil ist verloren, aber nach der geraden Suture zu schließen, war er nicht blattoid, sondern orthopteroid. Das Zwischengeäder ist ein sehr dichtes, fast lederartiges Netzwerk. Die Errichtung einer eigenen Familie ist wohl berechtigt, doch kann ich vorläufig nicht sagen, in welche Verwandtschaft sie gehört. Zalesski findet auch Beziehungen nach allen Seiten, sogar zu den Palaeodictyopteren. Mag sein, daß es sich wirklich um einen Rest sehr alter Protorthopterenformen handelt.

Außerdem dürfte zu den Protorthopteren auch *Sthenaropodites reticulata* Martynow zu rechnen sein, ein unvollkommener Rest.

Von echten Orthopteren oder Saltatorien liegt erst eine sichere Form aus dem oberen Perm Australiens vor, die offenbar zu den später im Mesozoikum so reich vertretenen kleinen Locustodeenformen gehört. Tillyard stellt dieses Fossil: *Elcanopsis Sydneyensis* Till. zu den Elcaniden. Es scheint übrigens noch etwas ursprünglicher zu sein und erinnert durch die längere Subcosta eher an die Locustopsiden.

Eine bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der *Protoblattoidea* (also der Ur-Schaben) verdanken wir Tillyard und Martynow. Durch die neuen Entdeckungen wird auch das von Sellards so unzulänglich dargestellte Material erst einigermaßen verwertbar. Wie ich schon bei den Carboninsekten bemerkte, bin ich vorläufig noch nicht in der Lage, eine Gliederung der Ordnung *Protoblattoidea* in mehrere Unterordnungen vollkommen durchzuführen. Es wird dazu vermutlich später Gelegenheit sein. Für den Moment aber wird es vielleicht genügen, wenigstens die kleinen permischen Formen, die einige Familien bilden, nach dem Vorschlage Martynows als Subordo *Miomoptera* zusammenzufassen, ohne damit behaupten zu wollen, daß es sich dabei um eine monophyletische Gruppe handelt. Eine scharfe Abgrenzung von den Oryctoblattiniden ist kaum möglich. Ich unterscheide also provisorisch: Unterordnung: *Protoblattoidea typica*, von welchen bisher nur die Familie *Oryctoblattinidae* aus dem Perm nachgewiesen ist, und zwar *Oryctomylabris* Handlirsch (*oblonga* Deichmüller) und *Pseudofulgora* Handlirsch (*Ebersi* Dohrn), beide aus dem unteren Perm Deutschlands; dann *Sindon*

Sellards (*speciosa* Sellards) und *Pursa* Sellards (*ovata* Sellards), beide aus dem unteren Perm von Kansas in Nordamerika. Martynow (1927) fügt diesen Formen noch drei aus dem unteren Perm Rußlands bei, die wohl schon einigermaßen zu den später zu besprechenden reduzierten Typen hinüberleiten: *Sindonopsis* Martynow (*subcostalis* Mart. und *reducta* Mart.) und *Epimastax* Mart. (*parvulus* Mart.), für welche eine eigene Familie: *Epimastacidae* Mart. errichtet wird. Ob diese berechtigt ist, wird erst festzustellen sein, wenn wir die bisher fehlende Apikalhälfte finden werden. Nach Martynow hat *Epimastax* einige Ähnlichkeit mit *Glaphyrophlebia*.

Als Unterordnung *Miomoptera* Martynow will ich, wie erwähnt, nun eine ganze Reihe von kleinen Formen aus dem Perm Rußlands und Nordamerikas zusammenfassen, obwohl ich nicht überzeugt bin, daß es sich um eine monophyletische Gruppe handelt. Die erste Art dieser Gruppe habe ich seinerzeit (1904) als *Palaeomantis* beschrieben und — allerdings mit einigem Zögern — zu den Mantodeen gerechnet, da mir schon damals die Zugehörigkeit zur Blattaformienreihe auffiel. Nach dem Bekanntwerden einer größeren Serie ähnlicher Formen hat sich nun wohl ergeben, daß man diese Tiere wohl nicht als Mantodeen, aber doch als Blattaformien ansprechen darf. Ähnliche Formen in größerer Zahl wurden auch in Amerika gefunden und zunächst von Sellards als Protorthopteren gedeutet.

Wie bei vielen anderen reduzierten Typen hat sich auch hier die phylogenetische Spekulation mächtig entfaltet. Tillyard will aus einem Teile (*Lemmatophoridae*) wieder einmal die Stammformen der Perlarien machen und errichtet dazu die Ordo: *Protoperlaria*¹.

Martynow dagegen findet Beziehungen zu den carbonischen Reculiden, aber ich glaube nicht, daß solche wirklich existieren, sondern vielleicht nur durch Konvergenz in bezug auf die Reduktion des Geäders vorgetäuscht werden. Auch Beziehungen zu Embiodeen werden von diesem Autor erwähnt, aber nicht bewiesen. Außer den Palaeomantiden und Lemmatophoriden, bei denen das Geäder noch weniger spezialisiert ist, rechnet Martynow noch eine Reihe anderer Gruppen zu den *Miomoptera*, unter anderen auch die *Delopteridae* Sellards, bei welchen die Reduktion noch weiter vorgeschritten ist, so daß schließlich auch kein Analfächer der Hin-

¹ Ich kann es nicht unterlassen, hier ein Wort über die Rekonstruktionen anzubringen. Jede Rekonstruktion ist eine bildlich dargestellte Hypothese: Die Vorstellung, die sich der betreffende Autor von einem Fossil eben macht. So arbeiten wir alle und setzen das Bild an die Stelle langer Ausführungen in Worten; wir erleichtern es dem Leser, sich ein Bild von den betreffenden Tierformen zu machen. Selbstverständlich hat jede Rekonstruktion eine gewisse suggestive Kraft. Das bedenken wir vielleicht oft zu wenig und zeichnen etwas, was wir ja nur vermuten, so deutlich, als ob wir es gesehen hätten. Tillyard will in *Lemmatophora* eine Ur-Perlaria sehen, und seine Rekonstruktion fügt sich diesem Willen: Aus einem gedrungenen Tier wird ein schlankes, fast doppelt so langes, mit dreigliedrigen Tarsen und flügelartigen Anhängen des Prothorax, mit Seitenlappen der Abdominalsegmente — eine schöne Zwischenform zwischen Palaeodictyopteren und Perlarien. Ist das auch noch Rekonstruktion?

terflügel mehr erhalten ist. Diese Delopteriden sollen nun nach Tillyard wohl Beziehungen zu den Embiden und Corrodentien (Copeognathen) haben, aber doch nicht als Vorfahren dieser oder irgend einer anderen Insektengruppe in Betracht kommen. Die Stellung wäre etwa so zu präzisieren, daß die später zu besprechenden Delopteriden einen Seitenzweig der Copeognathen bilden, der der Unterordnung *Permopsocida* Tillyard am nächsten steht und als Unterordnung *Embiopsocida* Tillyard zu bezeichnen wäre. Ich muß mich gegen diesen Namen aussprechen, da die Gattung *Embidopsocus* seit langer Zeit bei den Corrodentien (Copeognathen) vergeben ist, so daß leicht Konfusion entstehen könnte. Sachlich habe ich auch einzuwenden, daß die Embiden mit den Psociden in gar keiner wie immer gearteten näheren Beziehung stehen. Eine solche Beziehung wird aber durch den Namen *Embiopsocida* vorgetäuscht. Aus ähnlichem Grunde möchte ich auch den Tillyard'schen Namen *Protoperlaria* ablehnen, denn es gibt eine carbonische Gattung *Protoperla*, die gar nicht hieher gehört und nach der auch schon eine Gruppe *Protoperlida* errichtet wurde, und möchte lieber den fast gleich alten, die Gruppe besser und in vorurteilsloser Weise bezeichnenden Martynow'schen *Miomoptera* für die Unterordnung anwenden, für die Familien genügen dann die betreffenden, schon vorhandenen Namen. Ob man die von Tillyard bereits den Copeognathen (Corrodentien) zugerechneten reduzierten Typen, also die Delopteriden und Permopsociden (siehe später), nun noch zu den Miomopteren rechnen will oder nicht, ist eigentlich mehr oder minder Geschmackssache, denn die Hauptsache ist, daß von den noch mehr blattaeformen Typen wie *Palaeomantis*, *Lemmatophora*, *Artinska* u. a. bis zu den echten Psociden eine reiche Serie von Zwischenformen vorhanden ist.

Wir wollen nun die einzelnen Glieder der *Miomoptera* etwas näher betrachten:

Zunächst die Familie *Lemmatophoridae* Sellards, in welche der Autor folgende Gattungen und Arten stellte. *Lemmatophora* (*typa*, *delicosa*, *anomala*, *hirsuta*, *elongata*); *Lisca* (*minuta*); *Artinska* (*clara*, *medialis*, *gracilis*, *pecta*, *major*, *extensa*); *Estadia* (*elongata*, *arcuata*, *tenuis*); *Lectrum* (*anomalum*); *Prosaites* (*compactus*, *secundus*); *Prisca* (*fragilis*); *Lecorium* (*elongatum*). In die nächste Familie *Ortadae* Sellards kamen dann *Orta* (*ovata*); *Stemma* (*elegans*, *extensa*).

Tillyard, der ein überaus reiches Material vor sich hatte, beginnt nun bereits mit der synthetischen Arbeit und will möglichst viele von Sellards Arten vereinigen, aber ich glaube, sein Versuch ist verfrüht, denn er stützt sich doch nur auf die Aderung der Vorderflügel, die er für sehr variabel erklärt. Es sind aber allerlei Unterschiede vorhanden, denen ich doch größere Bedeutung beilegen möchte, umsomehr, als es sich ja um bereits hochspezialisierte Formen handelt, bei denen meist eine viel beschränkere Variabilität herrscht, als bei den primitiveren, mit vielen Adern versehenen. Gewisse Variationen kommen freilich vor, und man riskiert, namentlich wenn nur einzelne Flügel vorliegen, immer die Errich-

tung von Arten, die vielleicht später fallen müssen. Ich werde trotzdem vorläufig noch den analytischen Standpunkt einnehmen. Dieser wird mir aber durch Tillyards Arbeit sehr erschwert, weil ich nicht leicht ermitteln kann, welche von seinen Formen mit denen, die Sellards beschreibt und benennt, identisch sind, denn nach den Musealnummern hat er meist nicht gerade die Typen abgebildet. Es wäre besser gewesen, wenn er alle Stücke gezeichnet hätte, die ihm vorlagen, etwa so, wie ich es bei den Liasinsekten mache¹.

Als charakteristisch für die Gattung *Lemmatophora* Sell. betrachte ich: Körper gedrunken, das Pronotum seitlich flach erweitert, mit ziemlich breitem genetzten Saum (aber nicht mit Prothoraxflügeln!). Kopf kurz, breit, nicht vorgestreckt, anscheinend mehr vertikal gestellt. Segmente des Hinterleibes vermutlich mit pleuralen Erweiterungen (wie sie bei vielen Insekten, namentlich bei Blattarien und Larven vorkommen, aber nicht mit Kiemenanhängen). Hinterende mit langen, gegliederten Cerci. Von Legebohrern oder dergleichen ist nichts zu sehen und die als ♂ Genitalanhänge bezeichneten Gebilde sind noch sehr problematisch. Von den Beinen ist leider nicht viel erhalten und die von Tillyard angegebene Dreigliederung der Tarsen erscheint mir nicht richtig, denn der auf Fig. 2 und 4 von Tillyard abgebildete linke Vordertarsus (Photogramm!) scheint fünf Glieder zu haben. Die Hüften sind groß. Die Vorderflügel haben kein Praecostalfeld, aber ein $+ -$ verkürztes Costalfeld von mäßiger Breite, in dem meist viele schiefe Aderästchen liegen. Der Radius (R_1) sendet distal vom Ende der Sc. meist mehrere kurze Ästchen zum Costalrande; R_s ist immer eine einfache Ader von mehr als halber Flügellänge. Die Media zerfällt immer in zwei Hauptäste, deren vorderer (M_1) sich in der Regel nicht verzweigt, während der hintere (M_2) immer eine große Gabel bildet, deren zweiter Ast manchmal noch einmal geteilt ist. Vom R_s ist die M_1 unabhängig. Cu_1 immer gut ausgebildet, von der M unabhängig und frei, in 2—4 schräg zum Hinterrande ziehende kräftige Äste geteilt. Cu_2 einfach, als sutura analis entwickelt. Zwei Analadern. Die Hinterflügel besitzen einen mäßig großen faltbaren Analfächer, ihr R sendet zahlreiche Ästchen nach vorne, R_s ist einfach, mit M_1 (? immer) ein Stück weit verbunden, M_2 einfach, Cu_1 gegabelt, Cu_2 einfach, etwa 4—5 Analadern. Queradern im Vorderflügel schütter, gut ausgebildet. Die Flügel sind behaart und tragen an bestimmten Adern Dörnchen. Dunkle größere Flecken und Adersäume meist deutlich. Kleine, etwa 6—10 mm lange Tiere.

Zu den einzelnen Arten möchte ich bemerken:

Lemmatophora typa Sellards ist als Typus der Gattung zu betrachten und als Typus der Art die Nummer 1162, die auch in Fig. 24 (pag. 164)

¹ Tillyard geht übrigens in anderen Gruppen (*Panorpatae*, *Psocidiidae*, *Homoptera* etc.) auch ganz anders vor als hier. Das führt zu Ungleichheiten und verschleiert die tatsächlich herrschenden Verhältnisse. Gerade das „Splittern“ gewisser Gruppen in bestimmten Zeiten ist deszendenztheoretisch höchst interessant. Die *Miomoptera* sind eine solche splitternde Gruppe.

abgebildet ist. Als Flügellänge gibt Sellards 7 mm an, während die 4fach vergrößerte Abbildung 32 mm lang ist. Bei diesem Stück ist das Costalfeld ziemlich breit und nimmt $\frac{3}{5}$ der Länge ein. Die Subcosta endet normal in den Vorderrand und der R sendet eine größere Zahl von Ästchen in den freien Costalrand. M_2 bildet eine einfache Gabel, Cu_1 3 Äste. Da Sellards 14 Exemplare vor sich hatte, ist es sehr leicht möglich, daß sie verschiedenen Arten angehören.

Lemmatophora typica Tillyard. Das typische Exemplar Nr. 5115 ist nicht unter den von Sellards als „*typica*“ bezeichneten Formen enthalten. Es hat asymmetrische Flügel, denn der hintere Ast von M_2 bildet rechts eine kleine Endgabel, während er links einfach bleibt. Die Cu_1 zerfällt in drei Äste. Dieses Exemplar (5115) ist wohl das allervollständigste und gewiß der „*Typa*“ Sellards sehr nahestehend, wenn nicht identisch. Sollte das der Fall sein, so muß die Art *typica* Sell. und nicht *typica* Sell. heißen, denn solche Namensänderungen sind nicht erlaubt. Unter den zahlreichen (56) von Tillyard untersuchten Stücken sind nun ganz zweifellos verschiedene Arten enthalten, von denen ich natürlich nur die separat abgebildeten beurteilen kann. Sellards' *Lemmatophora delicosa* Nr. 1050 (S. 163) entspricht dem Typus des rechten Vorderflügels von *typica* Tillyard und hat den 2. Ast von M_2 abermals gegabelt.

Lemmatophora typica var. *quadrifurcata* Tillyard zeigt einen anderen Cubitus, denn Cu_1 zerfällt in 4 Äste. M und R sind normal, aber ihre Zeichnung ist auch verschieden. Ich betrachte *quadrifurcata* als eigene Art.

Lemmatophora hirsuta Sellards (Nr. 1047) wird von Tillyard zu *typica* gezogen, der versichert, die verschiedene Beborstung der Flügel sei nur darauf zurückzuführen, daß einmal die Oberseite, ein andermal die Unterseite zutage liegt. Mag sein, daß er Recht hat. Zu welcher von den unter *typica* vereinigten Formen diese *hirsuta* gehört, muß erst festgestellt werden.

Lemmatophora typica var. *quadrimedia* Tillyard, auf ein einzelnes Stück (Nr. 5201) errichtet, halte ich auch für eine selbständige Art, denn abgesehen davon, daß hier die sonst einfach bleibende M_1 auch gegabelt ist, sehe ich auch einen nicht zu ignorierenden Unterschied in der Sc., die nicht wie normal, in den Costalrand mündet, sondern sich mit ihrer Spitze davon entfernt und anscheinend sogar in den R zieht. Auch die Zeichnung ist verschieden.

? *Lemmatophora anomala* Sellards (Nr. 1089) ist Tillyard nicht vorgelegen. „One branch of media of this species coalesces for a short distance with the cubitus.“ Soll es nicht vielleicht heißen sector radii statt cubitus? Wenn dem so wäre, so hätten wir einen Zustand wie bei *Lisca*.

? *Lemmatophora typica* var. *conjuncta* Tillyard (Nr. 5200) wo M_1 sich ein Stück weit an Rs anlegt. Diese Form (fig. 14) gehört wohl auch nach der Bildung der Subcosta nicht zu *typica*. Tillyard hätte, wenn das Tier in einer anderen Ordnung wäre, gewiß ein eigenes Genus dafür er-

richtet. Ich trete hier an seine Stelle und nenne die Form *Lisca* Sellards (siehe später). Man vergleiche, ob nicht auch *anomala* Sell. hierher gehört!

Lemmatophora elongata Sellards (Nr. 149) scheint auch eine eigene Art zu sein und man soll sie nicht kurzerhand zu *typica* stellen ohne nachzuprüfen, ob nicht außer der Flügelform noch andere Unterschiede vorhanden sind. 9 mm.

Lemmatophora longipennis m. Mit diesem Namen möchte ich die von Tillyard als „*Paraprisca fragilis* Sell. Nr. 5194, fig. 13, dargestellte Form anführen, die wohl nicht von *Lemmatophora* zu scheiden ist. Die Sc ist sehr lang, Rs und M_1 getrennt. 10.5 mm. Die anderen zu *Paraprisca* gestellten Exemplare haben Rs und M_1 verbunden und sind wohl auch anderweitig verschieden.

Lemmatophora reducta Tillyard. Eine sehr kleine Form (Nr. 5224) von etwa 6 mm Länge. Die Cu_1 ist nur zweiästig, die Färbung eigenartig.

Lisca minuta Sellards. Eine kleine Form mit $5\frac{1}{2}$ mm langen Flügeln (Nr. 916), bei welcher auch Rs und M_1 ein Stück weit aneinander gelagert sind. Ich möchte sie nicht mit *Lemmatophora* zusammenwerfen und schon gar nicht in eine Spezies stellen mit Formen, bei welchen Rs und M_1 ganz voneinander unabhängig bleiben. Solche Formen hat Tillyard als *Lemmatophora minuta* beschrieben. Es lag ihm auch hier ein sehr reiches Material (47 Stück) vor und er unterscheidet ebenfalls mehrere Varietäten, die sicher verschiedenen Arten angehören. Die Sellard'sche Type hatte er nicht darunter, und ich betrachte daher alle seine 47 *minuta* nicht als *minuta* Sellards. Sie variieren in der Länge von 4.8—5.8 mm. Einige zeigen auch andere Körperteile als nur die Flügel, so z. B. einen wohl schmäleren Saum des Pronotum oder mehrgliedrige Cerci oder sehr lange vielgliedrige Fühler, oder ein Abdomen mit schwachen seitlichen Erweiterungen der Segmente. Bei einem Exemplar will Tillyard wieder die drei Tarsenglieder unterscheiden. Schade, daß er nicht alle Stücke abbildet, denn es ist nun bei einer Aufteilung in mehrere Arten kaum mehr möglich, diese Angaben den einzelnen Formen zuzuschreiben. Ich unterscheide als Arten:

Lemmatophora minuta var. *obscura* Tillyard, eine Form mit ganz schmalem und sehr langem Costalfelde und dreiästigem Cu_1 (Nr. 5196) (Fig. 16).

Lemmatophora minuta var. *pusilla* Tillyard (Nr. 5193), gleichfalls mit sehr langem, schmalem Costalfelde und dreiästigem Cu_1 ; anders geformt als *obscura*, im Basalteile breiter, im ganzen fast elliptisch (Fig. 18).

Lemmatophora cubitalis m. (Nr. 5208) mit vierästigem Cu_1 und stark verkürztem Costalfelde (Fig. 17).

Lemmatophora minuta var. *semitincta* Tillyard (Nr. 5216 a), eigentümlich durch die halb dunklen, halb lichten Flügel, die sich schon in der Zeichnung von den anderen Formen unterscheiden.

Paraprisca fragilis Sellards. Hierher möchte ich die von Tillyard beschriebenen Exemplare Nr. 5251, 5252, 5254, 5250, 5256, 5258 rechnen, bei denen Rs und M_1 in Verbindung treten. Leider ist nur wenig davon abgebildet, aber schon der Fig. 14 A dargestellte Flügel zeigt eine viel

kürzere Subcosta als die oben von mir als *longipennis* abgetrennte Form. Ob die Darstellung des Hinterbeines mit einem äußerst zarten und langen, dreigliedrigen Tarsus den Tatsachen entspricht, möchte ich doch mit einem ? versehen. Es ist sehr zu bedauern, daß Tillyard die anderen Körperteile nicht abbildet und sich mit der Feststellung der großen Variabilität des Geäders seiner 10 Exemplare begnügt. Ich bin überzeugt, daß sie mehreren Arten angehören. Ob die Gattung von *Lisca* Sell. zu scheiden ist, muß erst festgestellt werden. Zu welcher Art der auf Fig. 15 abgebildete Hinterflügel gehört (Nr. 5262) ist vorläufig nicht zu bestimmen. Er zeigt eine sehr lange Sc., einen einfachen Rs, an den sich eine größere Strecke weit M_1 anlegt, M_2 einfach gegabelt, ebenso Cu_1 , Cu_2 einfach, 5 Analadern im Fächer, darunter eine gegabelt; Queradern deutlich.

Die Gattungen *Artinska* Sell. und *Estadia* Sell. stehen einander gewiß sehr nahe und zeichnen sich vor allem vor den vorhergehenden insoferne durch ein vollständigeres, also ursprünglicheres Geäder aus, als der Rs nicht einfach, sondern mit einer großen und oft noch mit einer kleinen Gabel versehen ist. Die M bleibt entweder vom Rs ganz unabhängig (*Artinska*) oder es lagert sich ihr Vorderast, M_1 , mehr oder weniger deutlich an Rs an (*Estadia*), wobei es anscheinend an Zwischenformen nicht ganz fehlt. M_1 ist entweder einfach oder verzweigt, M_2 fast immer verzweigt. Cu_1 bildet 3 oder 4 Äste und verbindet sich nicht mit der M_2 . Cu_2 ist einfach, 2 Analadern gut ausgebildet. Die Sc ist meist etwas verkürzt, das Costalfeld ziemlich breit mit schiefen Aderästen. R bildet oft distal vom Costalfelde einige Ästchen. Queradern sind reichlich ausgebildet. Der Körper ist gedrungen, die Seitenlappen des Prothorax sind mäßig gut entwickelt. Flügelzeichnungen verschieden.

Tillyard vereinigt nun nicht nur diese beiden Sellards'schen Genera, sondern stellt auch *Lectrum* Sell. und *Orta* Sell. dazu, bei denen eine Anlagerung des Cu an die M erfolgte. Ich kann ihm in diesem Punkte nicht folgen und bleibe vorläufig bei der Trennung der Gattungen im Sinne von Sellards, umsomehr als er selbst sagt, zwischen 31 *Artinska* und 19 *Estadia* habe er nur eine Zwischenform gefunden, die aber eigentlich schon zu *Estadia* paßt.

Als Typus der Gattung *Artinska* betrachte ich *clara* Sell. Nr. 115 (S. 164, f. 25). Eine Art, bei der der Vorderflügel kaum mehr als $2\frac{1}{2}$ mal so lang als breit ist und M_1 einfach bleibt. Tillyard hat dieses Stück nicht untersucht, sondern lauter andere, mit gegabelter M_1 , so daß seine *clara* nicht mit der Sellards'schen identisch ist. Hätte Tillyard alle ihm vorliegenden Stücke gezeichnet, so könnte man außer den von ihm erwähnten Unterschieden sicher noch manche finden, die vielleicht wichtig sind und nur von ihm gering eingeschätzt oder übersehen wurden.

Tillyard gibt folgende Übersicht der Zahl der Aderäste:

Nr.	Rs.,	M ₁ ,	M ₂ ,	Cu,	
115	2	1	2	3	(Type von <i>clara</i> Sellards).
5287	2	2	1	4	(„new variety“ <i>inversa</i> m. Till., Fig. 5 a).
1381	2	2½	2	3	(Type von <i>medialis</i> Sellards).
1003	2	2	2	3	(zu <i>medialis</i>).
5289	2	2	2	3	(var. <i>submaculata</i> Tillyard).
5292	2	2	2	3	(zu <i>medialis</i>).
5293	2	2	2	3	(zu <i>medialis</i>).
5294	2	2	2	3	(zu <i>medialis</i>).
1087	2	3	2	3	(Type von <i>pecta</i> Sell.).
1090	2	2	2	4	(Type von <i>gracilis</i> Sell.).
5263	2	2	2	5	(„new variety“ <i>pentamera</i> m.).
28	2	3	1	4	(Type von <i>extensa</i> Sell.).
5265	3	3	3	3	(„new variety“ <i>Tillyardi</i> m., Fig. 3, M ₁ ist auch 3!).
5290	3	2	3	3	(„new variety“ <i>nova</i> m., Fig. 5 b).
5286	3	2	2	3	(„new variety“ <i>simplex</i> m.).
1375	4	2	2	4	(Type von <i>major</i> Sell.). Dazu kommen noch:
5291	3	2	2	3½	(Type von <i>Sellardsi</i> Till.).
5315	2	1	2	3	(Type von <i>ovata</i> Till. nec Sellards).
5317	2	1	2	3½	(Type von <i>colorata</i> Till., nec <i>ovata</i> Sell.!).

Zu *Estadia* Sell. möchte ich dann die folgenden Formen zählen:

Nr.	Rs.,	M ₁ ,	M ₂ ,	Cu,	
412	2	2	2	3	(Type von <i>arcuata</i> Sellards).
1112	2	2	2	3	(Type von <i>elongata</i> Sellards).
1382	2(?)	1	2	3	(Type von <i>tenuis</i> Sellards).
5298	2	2	2	3	(zu <i>tenuis</i> Till.) <i>altera</i> m.
5303	2	2	2	3	(zu <i>tenuis</i> Till.) (? zu <i>altera</i>).
5305	2	2	1	3½	(new variety Till.) <i>inversa</i> m.
5264	2½	3	2	3	(new variety Till., Fig. 4, 5 E) <i>maculipennis</i> m.
5296	3	1	1	3½	(new variety Till.) <i>reducta</i> m.
5297	3	1	2	3	(new variety Till.) <i>Kansasia</i> m.
5299	3	1	2	3	(new variety Till., Fig. 5 F) (? zu <i>Kansasia</i>).
5295	3	1	2	4	(new variety Till.) <i>aucta</i> m.
5302	3	2	3	3	(new variety Till., Fig. 5 D) <i>Banneria</i> m.
5304	3	2	3	4	(new variety Till., Fig. 5 C) (? zu <i>Banneria</i>).

Mus. Comp.
Zool.

2786 2½ 2 2 3½ (Type von *tripunctata* Carpenter).

Zu *Estadia* sind jedenfalls auch noch zu rechnen:

Nr.	Rs.	M ₁ ,	M ₂ ,	Cu,	
5306	2	2	1	4	(<i>anomalum</i> Till., Fig. 6 A, nec Sell.) <i>confusa</i> m.
5300	2	2	1	5	(new variety Till., Fig. 6 B) <i>pentamera</i> m.

Wo der Hinterflügel Fig. 7 (Nr. 5310) hingehört, ist nicht zu bestimmen. Nr. 173, die Type von *Lectrum anomalum* Sell., gehört wohl gar nicht zu *Estadia* und muß vorläufig als ? Genus angeführt werden.

Auch das Genus *Prosaites* Sellards muß vorläufig als zweifelhaft bezeichnet werden, denn für die durch Tillyard vorgenommene Zuweisung in die Gruppe *Lecorium-Stemma*, bei welcher Cu mit M vereinigt ist, dürfte kaum ein Anlaß sein, denn Sellards hätte dieses Merkmal erwähnt. Es gehören zu *Prosaites*: *compactus* und *secundus* Sell., p. 167, Nr. 628 und 241, beide mit gegabeltem Rs, beide mit Anlagerung der M an den Rs. Die zwei von Tillyard zu *Prosaites* gezogenen Stücke Nr. 5278 und 5280 haben Cu und M verbunden, gehören also wohl in eine der folgenden Gattungen, welche Sellards als Familie *Ortadae* bezeichnet.

Von diesen Formen, bei welchen, wie gesagt, Cu an der Basis mehr oder weniger weit mit dem Stamme der M vereinigt ist, möchte ich folgende Genera unterscheiden.

Orta Sellards mit *ovata* Sellards als Typus, S. 168, f. 23 (Nr. 295 und 190). Der Rs ist gegabelt, M_1 einfach, M_2 gegabelt, Cu_1 dreiästig, M und Rs nicht aneinandergelagert.

Welche von den zur Gattung *Artinska* gestellten *Orta*-Formen mit *ovata* Sell. identisch sind, vermag ich nicht festzustellen, aber ich möchte doch die zwei abgebildeten Exemplare Nr. 5323 und 5322 wenigstens in die Gattung *Orta* einreihen; es sind sicher verschiedene Spezies, die ich als *Tillyardiana* m. (= *Artinska ovata* Till., p. 332, Fig. 10) und *Sellardsiana* m. (= *Artinska ovata* Tillyard, p. 332, Fig. 11) bezeichne. (Ein anderes Exemplar Tillyards, Nr. 5317, p. 333, Fig. 12, habe ich oben als *Artinska colorata* m. bezeichnet.) Zu *Orta* möchte ich dann auch noch Tillyards Nr. 5269 rechnen: *O. quadrifida* m. mit 4 Cubitalästen und Nr. 5277, bei der M_2 nur einfach sein soll, als *O. reducta* m.

Lecorium Sellards mit *elongatum* Sell. als Typus, p. 167, Fig. 26, Nr. 524. Nach Sellards hat Rs eine kleine Endgabel, M_1 und M_2 gegabelt, M nicht an Rs angelegt, Cu_1 dreiästig. Tillyard stellt nun zu *Lecorium elongatum* mehrere Formen, die wohl in der Anlagerung von Cu an M mit der Type übereinstimmen, aber sonst verschieden sind. Sie haben alle einfachen Rs und einfache M_1 ; ein typisches *Lec. elongatum* Sell. ist aber nicht darunter.

Von diesen Tillyard'schen Exemplaren hat Nr. 5270, S. 341, Fig. 16 M_1 und Rs ein Stück weit verschmolzen, Rs und M_1 einfach, M_2 gegabelt, Cu_1 dreiästig, ebenso Nr. 5276. Ich nenne sie *Paralecorium* m. *parvum* m. (= *Lecorium elongatum* Till. pp.).

Nr. 5272 und 5275 und 5267 zeichnen sich dadurch aus, daß M_2 in 3 Äste zerfällt, von denen Tillyard allerdings den dritten als vordersten Zweig des Cu betrachtet. Ob dies richtig ist, vermag ich nicht zu sagen, aber es handelt sich in jedem Falle um eine von *Lecorium* und *Paralecorium* verschiedene Gattung, für die ich den Namen *Metalecorium* m. vorschlage.

Nr. 5272, Fig. 17, nenne ich *confusum* m., Nr. 5267, Fig. 18, *anomalum* m.; sie sind an der M_2 leicht zu unterscheiden. Ob Nr. 5275 zu einer dieser Arten gehört oder zu einer dritten, muß erst festgestellt werden. Auch Nr. 5281 dürfte hierher gehören.

Die Gattung *Stemma* Sellards stimmt in bezug auf die Anlagerung des Cu an die M mit den vorhergehenden überein, aber Rs und M_1 bleiben unverbunden; Rs einfach, M_1 einfach, M_2 dreiästig — wie Tillyard meint, durch Angliederung des 1. Cubitalastes an M_2 —, vermutlich aber nicht so. Cu_1 ist 2- oder 3ästig. Ich rechne hierher *elegans* Sellards, Nr. 31, Fig. 27 und *extensa* Sell., Nr. 1272.

Tillyard's Nr. 5279 könnte eventuell zu *extensa* Sell. gehören.

Die von Tillyard aufgestellte Gattung *Sellardsia* unterscheidet sich von *Orta* Sell. durch die teilweise Verschmelzung von M_1 mit Rs . Der Rs ist immer gegabelt, M_1 einfach, M_2 entweder gegabelt oder mit 3 Ästen, Cu_1 mit 2 oder 3 Ästen. Es gehört hierher: *Kansasensis* Tillyard, Nr. 5266, Fig. 19, 20; Nr. 5278, Fig. 21 ist sicher eine andere Art, wie schon aus M_2 und Cu_1 hervorgeht — abgesehen von allen anderen Unterschieden: *separanda* m.; *lecorioides* Tillyard, Nr. 5271, Fig. 22, mit 2ästiger M_2 ; Nr. 5280 gehört wohl auch in die Gattung *Sellardsia*, vermutlich auch Nr. 5268, für welche letztere ich, der aberranten M_2 und Cu_1 wegen, den Namen *abnormis* m. vorschlage (siehe Tillyard, p. 340). Die Nummern 5269 und 5277, bei denen keine Verschmelzung von Rs und M_1 entwickelt, aber der Rs gegabelt ist, rechne ich zu *Orta* Sell.

Ich glaube, daß durch meine Einteilung die Orientierung in der Formenfülle erleichtert wird. Phylogenie der Spezies zu treiben, erscheint mir noch verfrüht. Zur Bestimmung der Genera mag dienen:

1. Cubitus im Basalteile nicht an die Media gelagert, frei 2.
— — — an die Media gelagert 5.
2. Rs und M ganz frei, nicht verschmolzen 3.
— — — ein Stück weit verschmolzen 4.
3. Rs einfach: *Lemmatophora*
 Rs gegabelt: *Artinska*.
4. Rs einfach: *Paraprisca*, *Lisca*.
 Rs gegabelt: *Estadia*, ? *Prosaites*.
5. Rs und M nicht aneinandergelagert 6.
— — — ein Stück weit verbunden 7.
6. Rs einfach: *Stemma*.
 Rs gegabelt: *Orta*, *Lecorium*.
7. Rs gegabelt: *Sellardsia*.
 Rs einfach 8.
8. M_2 gegabelt: *Paralecorium*.
 M_2 dreiästig: *Metalecorium*.

Die Gattung *Lectrum* kann ich nicht einfügen.

Als Typus seiner Ordnung *Miomoptera* bezeichnet Martinow die Palaeomantiden Handlirsch', mit Ausscheidung der zu den Panorpaten gezählten Gattung *Petromantis* Handl. *Palaeomantis* (Typus *Schmidti* Handl.) ist, wie schon erwähnt, keine Mantodee, wie ich seinerzeit vermutete, sondern eine hochspezialisierte, d. h. reduzierte Protoblattarie, wie sich jetzt an der Hand eines reichen Materiales feststellen läßt. Damals lag mir nur ein Exemplar vor, jetzt aber sind mehrere verwandte Genera gefunden worden, welche Martynow in folgender Weise zu unterscheiden sucht:

1 (6) A_2 und A_3 gewöhnlich durch eine Querader verbunden, die eine Basalzelle abschließt, aber manchmal fehlt; R_s und M in je 2 lange Äste geteilt; R_s bildet eine kleine Gabel.

2 (5) Der Stamm von R_s nicht mehr als doppelt so kurz als seine Äste. Länge der Flügel 6—7.5 mm.

3 (4) Der Stamm des R_s fast doppelt so kurz als seine Zweige; $Sc.$ endet an der C etwa in der Höhe der Sectorgabelung. *Palaeomantis.*

4 (3) der Stamm des R_s nur wenig kürzer als seine Äste; $Sc.$ endet weit vor (proximal) der Sectorgabel. *Leptoneurula.*

5 (2) Der Stamm des R_s dreimal so kurz als seine Äste. $Sc.$ weit distal von der Sectorgabel endend. Länge 4.6—5.2 mm. *Pseudomantis.*

6 (1) A_2 und A_3 durch 3—4 Queradern verbunden; M_1 gewöhnlich so durch eine Querader mit R_s verbunden, daß sie als Ast des R_s erscheint. *Miomatoneura.*

In bezug auf die Arten der Gattung *Palaeomantis* Handl. möchte ich nur bemerken, daß unter *Schmidti* im Sinne Martynow's anscheinend die ursprüngliche *Schmidti* Handlirsch und noch mehrere andere enthalten sind. Von den abgebildeten gehört Taf. 13, Fig. 5 wahrscheinlich zu der von Handlirsch beschriebenen Art. Taf. 16, Fig. 2 und Taf. 13, Fig. 1 möchte ich *Martynowi* m. nennen, Taf. 13, Fig. 2 *furcata* m. Was Martynow im Zool. Anz., Bd. 57, S. 107, Fig. 1 abbildet, dürfte auch mit Taf. 13, Fig. 1 identisch sein, also *Martynowi*. Als *aequalis* Mart. betrachte ich den im Texte 1927 abgebildeten Flügel Fig. 1, halte es aber für möglich, daß die Figuren Taf. 13, Fig. 3, 4 und 6 nicht alle zu derselben Art gehören.

In die Gattung *Pseudomantis* Mart. gehören *minuta* Mart., Taf. 16 (nec 14!), Fig. 3, und *incerta* Mart., Taf. 11, Fig. 3, ein winziges Tierchen von etwa 5 mm. In der Gattung *Miomatoneura* unterscheidet Martynow drei Arten: *frigida*, Taf. 11, Fig. 5 (und? Taf. 14, Fig. 1), *rotundata*, Taf. 14, Fig. 2, und *intermedia*, Taf. 14, Fig. 4. Die dritte Gattung: *Leptoneurula* Mart. enthält die Arten: *insignis* Mart., Taf. 8, Fig. 2, Taf. 14, Fig. 3, *analis* Mart., p. 78, Fig. 2.

Was Martynow über die verwickelten phyletischen Beziehungen der *Miomoptera* spricht, halte ich für verfrüht.

Noch weiter reduziert ist die Gruppe kleiner Formen aus dem unteren Perm von Kansas, welche schon von Sellards als Familie: *Delopteridae* bezeichnet und von Tillyard 1928 dann näher behandelt wurde. Es kann

kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese Formen eine gewisse habituelle Ähnlichkeit mit Corrodentien (Copeognathen) zeigen, die aber offenbar auf paralleler Entwicklung beruht. Von den vorher besprochenen, gleichfalls schon reduzierten Abkömmlingen der *Protoplattoidea*, also von den Lemmatophoriden und Palaeomantiden unterscheiden sich die Delopteriden auffallend durch die Rückbildung des Analfächers der Hinterflügel. Die Sc des Vorderflügels ist immer verkürzt, der Rs zerfällt in einen gegabelten vorderen und einfachen hinteren Zweig. Die M bildet eine große Gabel und ist an der Basis + — weit mit dem Cu₁ verschmolzen, der entweder einfach bleibt oder eine kurze Gabel bildet. Cu₂ ist einfach; dahinter zwei einfache freie Analadern. Im Hinterflügel scheint die Cu₂ zu fehlen und das Analfeld kleiner zu sein. Fühler vielgliedrig, Cerci mehrgliedrig.

Was Tillyard über die phyletischen Beziehungen der Delopteriden aussagt, hat, glaube ich, keinen Wert und kann höchstens dazu dienen, die ohnehin bestehende Verwirrung bei den Nichtphylogenetikern zu erhöhen. Ich kann nur feststellen, daß eine Verwandtschaft mit den Lemmatophoriden und Palaeomantiden besteht, daß eine Ableitung der Corrodentien von Delopteriden ebensowenig möglich ist als der umgekehrte Fall. Daß wieder einmal die Stammformen der Embidarien aufgefunden wurden, wundert mich nicht, doch finde ich es für unstatthaft, eine solche gewagte Hypothese durch derartige — sagen wir verschönerte — Bilder zu belegen wie Fig. 11 (S. 480). Man bedenke nur, daß es sich um ein 3-mm-Tier handelt, dessen Abdruck in einem, wenn auch feinkörnigen Steine liegt. Wie will man da solche embidenähnliche Merkmale wirklich sehen! Soll es eine Rekonstruktion, also eine Hypothese sein, so ist gegen ein solches Bild nichts einzuwenden, aber man sage nicht, daß das Objekt wirklich diese Details zeige. Tillyard will die Delopteriden als Unterordnung „*Embiopsocida*“ zu den Copeognathen (= Corrodentien Handl.) stellen und meint, es sei gut möglich, daß die Holometabolen von solchen kleinen Tierchen abstammen. Ich halte es für unmöglich und finde, daß derartige ganz vage und haltlose Spekulationen gar keinen Zweck haben. Zumindest hätte Tillyard den ganz überflüssigen Namen *Embiopsocida* vermeiden sollen, da es eine Gattung *Embidopsocus* gibt, die mit den Delopteriden nichts zu tun hat.

Tillyard unterscheidet drei Genera: *Delopterum* Sell. mit *minutum* Sell., *Dunbari* Till. = *Pseudopterum* Martynow 1927 (S. 66, Anm. 1, welcher Name prioritätsberechtigt ist) mit *elongatus* Sell., *fasciatus* Till. und *latus* Sell., *Permembia* Till. mit *delicatula* Till.

Ob die von Sellards zu den Delopteriden gerechnete Gattung *Urla* Sell. mit der Art *punctata* Sell. wirklich in diese Gruppe gehört, kann ich ohne Type nicht feststellen. Tillyard erwähnt sie nicht.

Martynow beschrieb 1927 eine interessante Form aus dem oberen Perm Rußlands (Iva-Gora an der Sojana). Er stellt sie zu den Corrodentien (*Psocoptera*) als neue Familie *Dinopsocidae* Mart. Der Flügel des einzigen Exemplares ist etwa 11 mm lang und zeigt tatsächlich eine gewisse Ähnlichkeit mit den später zu besprechenden Perm-Corrodentien aus

Amerika. Die Sc ist kurz und zieht in den Radius, dessen Sector wie bei den Delopteriden in einen gegabelten Vorderast und einfachen Hinterast zerfällt. Die M hat dagegen einen einfachen vorderen und gegabelten hinteren Ast. Der Cu₁ bildet gegen das Ende zu 2 oder 3 kurze Ästchen. Cu₂ ist einfach und dahinter liegen 2 Analadern. Queradern verbinden die Längsadern und begrenzen einige Zellen. M und Cu sind nicht verschmolzen.

Der Rs ist also ursprünglicher als bei den Perm-Corrodentien, die M dagegen mehr reduziert. Es dürfte sich empfehlen, diese Form an die Delopteriden anzuschließen und nicht zu den Corrodentien zu rechnen. Die Form heißt: *Dinopsocus arcuatus* Martynow.

Vielleicht gehört in diese Verwandtschaft auch eine Form aus dem Gebiete der Kama (oberes Perm), welche D. Zalessky 1929 als *Idelopsocus* n. g. *tataricus* n. sp. beschrieb. Sie stimmt in der kurzen Subcosta, dem 3ästigen Rs, der 3ästigen M mit *Dinopsocus* Martynow überein, aber Cu₁ ist eine einfache Ader, hinter der noch in einem ziemlich großen Analfeld 3 Adern folgen. Es ist vermutlich ein Hinterflügel und gehört wohl nicht zu den Corrodentien, sondern zu den *Miomoptera*.

Die Ordnung der Blattarien oder Schaben, die bekanntlich im Carbon eine so hervorragende Rolle spielt, tritt im Perm bereits stark zurück und was seit meinem Kataloge (1922) Neues dazugekommen ist, hat das Bild kaum verändert.

In den Lebacherschichten des unteren Perm (Saargebiet) wurde eine kleine, etwa 12 mm lange Form (*minuta* Guthörl) gefunden, die Guthörl (1930) wohl mit Recht in die aus dem Obercarbon beschriebene Gattung *Olethroblatta* Handl. stellt, welche ja sehr nahe verwandt mit *Phyloblatta* ist.

Aus dem unteren Perm des Gouvern. Perm in Rußland wurde von Martynow ein schöner großer Flügel als *Kunguroblattina* n. g. *arcuata* n. sp. beschrieben, der noch auffallend an die älteren karbonischen Typen erinnert, denn die Sc ist lang; der R zeigt einen mit 5 nach vorne gerichteten Zweigen versehenen Vorderast (R) und einen schwächer verzweigten Hinterast (Rs); die M bildet anscheinend 2 gleichwertige, mäßig verzweigte Äste, der Cu eine Reihe schräg in den Hinterrand ziehenden Äste; das Analfeld ziemlich groß, mit durchwegs in den Hinterrand ziehenden Adern. Zwischen den Adern netzartige, feine Runzeln, keine Queradern. 57—58 mm lang.

Zwei Hinterflügel, die anscheinend auch den Archimylacriden gehören, wurden von Zalessky 1928 und 1929 aus dem Kamagebiet beschrieben:

Sardycblatta n. g. *Tikhvinensis* n. sp. und *Tamacblatta* n. g. *bachkirica* n. sp.

Die Familie *Ideloblattidae* Zalessky mit *Ideloblatta* n. g. *rossica* n. sp. muß ich leider vorläufig noch unter Insecta inc. sed. anführen.

Bei den Corrodentien (Copeognathen) wies die palaeontologische

Überlieferung bisher eine sehr empfindliche Lücke auf, denn die ältesten, sicher deutbaren Formen stammten aus dem Alttertiär (Bernstein) und zeigten ein so rezentes Gepräge, daß man unbedingt auf eine lange, uns unbekannte Ahnenreihe schließen mußte, vorausgesetzt, daß meine phylogenetische Hypothese, wonach diese Ordnung auf blattoide Urformen zurückzuführen sei, den Tatsachen entspreche.

Es ist unstreitig ein Verdienst Tillyards, diese empfindliche Lücke wenigstens teilweise ausgefüllt zu haben. Er fand unter dem reichen Material aus dem unteren Perm von Kansas, welches in der Yale-University verwahrt wird, eine ganze Reihe sehr kleiner Formen, deren Beziehungen zu den Corrodentien aus der Flügelmorphologie wohl zweifellos abgeleitet werden können. Ebenso zweifellos scheint mir aber auch nunmehr festzustehen, daß diese alten permischen Formen eine Brücke zu den reduzierten Protoblattoiden der Gruppe *Miomoptera* bilden. Das Geäder ist bei manchen dieser Perm-Corrodentien noch ausgesprochen primitiver als heute, was sich besonders in der reicher verzweigten Medialis, die 4—5 Zweige bildet, in der noch deutlichen Unabhängigkeit von Rs, M und Cu, in dem noch recht ursprünglichen Analteile und der geringeren Reduktion der Hinterflügel zeigt. Der Analfächer der letzteren war schon damals reduziert, was jedoch auch schon bei den Miomopteren: *Delopteridae* vorkommt.

Wenn Tillyard richtig sieht, so sind die Tarsen noch 5gliedrig, wie es bei Protoblattoidenabkömmlingen zu erwarten ist, und noch nicht, wie bei den heute lebenden Corrodentien auf 3 oder 2 Glieder reduziert. Außerdem scheinen wirklich noch Cerci vorhanden zu sein und recht große Hüften. Dagegen erscheint mir der große „Ovipositor“, den Tillyard, S. 326, Fig. 7, darstellt, kein solcher zu sein, denn er gehört dem 9. Segmente an. Vielleicht ist es ein Penis und das Exemplar daher ein ♂ und nicht ein ♀! Ganz unklar ist mir S. 325, Fig. 6, wo gegliederte Anhänge auf Segment 8 und 9 gezeichnet werden, hinter denen erst ein merkwürdiger unpaarer „Penis“ liegt und außerdem vielgliedrige Cerci. Hier stimmt etwas nicht! Tillyard hat eben wieder einmal zu viel gesehen, mehr als man bei Abdrücken von 3 mm langen Tierchen sehen kann. Doch wir können uns mit dem begnügen, was mit größerer Wahrscheinlichkeit ermittelt wurde, denn es bestätigt sehr gut meine phylogenetische Hypothese.

Jedenfalls hat Tillyard recht, wenn er die permischen Formen als eigene Unterordnung *Permopsocida* von den modernen Corrodentien (Copeognathen) trennt, denn es waren sicher auch die Mundorgane noch nicht so spezialisiert und die Gesamtorganisation ursprünglicher. Tillyard unterscheidet zwei Familien:

Areola postica (d. i. der Raum zwischen den zwei Zweigen von Cu₁) der Vorderflügel, 2—3mal so lang als hoch, oben mit M nicht durch eine Querader verbunden. Fam.: *Psocidiidae* Tillyard.

Areola postica oben stark gebogen, fast immer kürzer als hoch, mit M oben durch eine Querader verbunden. Fam.: *Permopsocidae* Till.

In der ersten Familie werden 6 Genera in folgender Weise unterschieden; sie werden wohl an der Hand weiterer Funde eine Reduktion erfahren müssen:

1. Vorderflügel Sc am Ende gegabelt. Der eine Ast zieht in die C, der andere in den R₁. *Dichentomum* Till.
Vorderflügel mit einfacher Sc, die in den R mündet 2.
2. Vorderflügel sehr schmal, die 2 Analadern nahe dem Rande. *Permentomum* Vill.
Vorderflügel nicht so schmal, die 2 Analadern vom Rande gut getrennt 3.
3. M mit 4 Zweigen 4.
M mit 5 Zweigen. *Pentapsocidium* Till.
4. Interradiale Querader vorhanden 5.
Interradiale Querader fehlend. *Psocidium* Till.
5. Interradiale Querader einfach, quer. Basalteile von R, M und Cu mit starken Borsten. *Chaetopsocidium* Till.
Interradiale Querader spezialisiert, eine lange hypostigmatische Ader bildend. Basalteile der R, M und Cu unbewehrt. *Metapsocidium* Till.

In die Gattung *Dichentomum* gehört *tinctum* Till. und als zweite Art *complexum* Carpenter von gleicher Provenienz.

Die Gattung *Psocidium* enthält *permianum* Till., bei welcher auch ein Hinterflügel beschrieben wird, in welchem R, M und Cu ein Stück weit verbunden sind. Rs, M und Cu₁ bilden je eine Gabel. Dann *Ps. abnormale* Till. von welcher Vfl., ein 5gliedriger Tarsus und das oben erwähnte rätselhafte Hinterende mit den vielgliedrigen Cercis, dem Penis und 2 gegliederten Anhängen auf Segment 8 und 9. — Die dritte Art, *robustum* Till., zeigt einen stark geneigten Kopf, große Hüften, kurze Cerci und den erwähnten Ovipositor, der aber vermutlich ein Penis ist. Die vierte Art, *kansasense* Till., welche uns auch in einer höchst psocidenartigen Rekonstruktion (Fig. 9) vorgeführt wird. Die fünfte Art, *minimum* Till., soll gar nur 2.8 mm lange Flügel haben.

In das Genus *Chaetopsocidium* gehört *Sellardsi* Till. mit den auffallenden Borsten an den Adern.

Metapsocidium loxoneurum Till. ist durch die schiefe Interradialader auffallend, *Pentapsocidium indistinctum* Till. durch die dreiästige M₂.

Bei *Permentomum tenuiforme* Till. steht die Interradial-Querader in anderer Richtung schief als bei *Metapsocidium* und A₂ ist ganz nach hinten gerückt.

Bei den Permopsociden werden 3 Genera geschieden:

1. Vorderflügel mit einer offenen Medianzelle und nur einer Interradialquerader. *Progonopsocus* Till.
Vorderflügel mit geschlossener Medianzelle und 2 Interradialqueradern 2.
2. Vorderflügel breit mit einfacher Cu₂. *Permopsocus* Till.

Vorderflügel schmaler mit gespaltener Cu_2 , die eine geschlossene Zelle einschließt. *Ancylopsocus* Till.

Zu *Progonopsocus* gehören *permianus* Till. und *pusillus* Till., zu *Premopsocus* gehören *latipennis* Till. *congener* Till. und *Enderleini* Till., *Ancylopsocus* enthält die Art *insolitus* Till.

Im oberen Perm von Belmont (Neusüdwaless), Australien, wurde ein über 20 mm langer Vorderflügel gefunden, der in seinem Aussehen schon sehr an eine Käferflügeldecke erinnert, aber doch noch ein deutliches Geäder zeigt, welches sich mit einiger Wahrscheinlichkeit deuten läßt und nach meiner Ansicht an Formen aus der Blattoidenreihe erinnert. Es ist die Radialgruppe stark ausgebildet, M in zwei verzweigte Hauptstücke geteilt, Cu_1 verzweigt, Cu_2 fast einfach, A in einige Äste gespalten. Der Hinterrand ist ähnlich wie die Suture bei den Coleopteren beschaffen, so daß anscheinend keine Kreuzung der Flügel mehr vorhanden war. Die Struktur scheint mehr derb, lederartiger gewesen zu sein, mit einzelnen undeutlichen Queradern.

Wenn wir auf dem Standpunkt stehen, daß die Coleopteren von Protoblattoiden abstammen, so paßt dieses interessante Fossil, welches Tillyard *Protocoleus Mitchelli* nennt, ganz gut zu dieser Hypothese.

Bewiesen kann die Sache wohl erst werden, bis wir neues Material haben, welches auch Einblick in die übrige Organisation gestattet. Auch ist es uns vorläufig nicht möglich zu entscheiden, ob das Tier schon holometabol war oder noch heterometabol.

Weder im Carbon noch im unteren Perm konnten bisher sichere Coleopteren nachgewiesen werden, so daß wir wohl in Hinblick auf das häufige Vorkommen fossiler Flügeldecken in allen mesozoischen und kainozoischen Schichten den Schluß auf das Fehlen dieser holometabolen Insektengruppe in jenen alten Schichten ziehen dürfen. Im oberen Perm Australiens finden sich jedoch bereits zweifellose Formen, die von Tillyard aus den Belmont Beds (N. S. W.) beschrieben wurden. Sie werden in zwei Familien verteilt, in die *Permophilidae*, bei welchen ähnlich den Hydrophiliden und gewissen Carabiden eine „Alula“ an der Basis des Hinterrandes vorhanden sein soll und keine Streifen zu sehen sind, und in die *Permosynidae* mit 9 deutlichen Streifen und anscheinend ohne „Alula“.

Zu den Permophiliden wird ein Genus: *Permophilus* Till. mit 2 Arten *Pincombei* Till. und ? *minor* Till. gestellt, zu den Permosyniden das Genus *Permosyne* Till. mit den Arten *Belmontensis* Till., *affinis* Till., *Mitchelli* Till. und *Pincombeae* Till.

Dazu kommt nun noch eine von Zalesky 1929 aus dem oberen Perm des Kamabeckens in Rußland angeführte, leider aber nur (russisch) beschriebene und nicht abgebildete Käferflügeldecke, *Elateridopsis permianensis* n. g. n. sp. Sie wird in die Familie der Elateriden gestellt, womit

ich nicht einverstanden bin, denn die dadurch aufgestellte Behauptung, daß die hochspezialisierten Elateriden schon so früh existierten, müßte wohl näher begründet werden. Immerhin ist es wichtig zu wissen, daß nicht nur in Australien, sondern etwa gleichzeitig auch in Osteuropa schon Käfer existierten.

Da eine als Sialide beschriebene Form aus dem Perm Rußlands offenbar zu den Neuroptera im engeren Sinne, also in die Hemerobiidenreihe gehört, bleiben hier nur Martynow's *Permosialidae* zu besprechen. Es sind anscheinend wirklich Tiere aus dieser holometabolen amphibiotischen Reihe, aber etwas reduzierte Formen, fast höher spezialisiert als die verwandten Typen, die man in der Trias fand. Beide bisher beschriebenen Flügel haben nur eine Länge von 12 mm, sind also für Sialiden recht klein und das Geäder ist ärmlich. Die Sc. verkürzt, einfach, mit einer Anzahl schiefer einfacher Ästchen; R einfach, Rs nahe der Basis entspringend, in einen gegabelten vorderen und einfachen hinteren Ast geteilt. Die M bildet nur eine einfache große Gabel, während der Cu in einen gegabelten vorderen und einfachen hinteren Ast zerfällt, hinter dem noch eine einfache und eine gespaltene A folgt. Queradern mäßig zahlreich. Auffallend ist das Fehlen aller höheren Spezialisierungen. Endgabeln (Zinken) sind nicht entwickelt. Die beiden Arten *Permosialis paucinervis* Mart. und *lata* Mart. stammen aus dem oberen Perm von Tikhie Gory an der Kama, Rußland.

Neuroptera im engeren Sinne liegen in einer Anzahl interessanter Typen aus dem unteren und oberen Perm Rußlands und aus dem oberen Perm Australiens vor, sind aber aus dem unteren Perm Westeuropas und Nordamerikas bis jetzt nicht bekannt. Man hat diese Formen in mehrere Familien verteilt, ein Vorgang, der wohl erst berechtigt sein wird, sobald wir mehr Materiale besitzen und auch die mesozoischen Prohemerobiiden in mehrere Familien teilen. Ich möchte daher vorläufig auch die permischen Formen als Prohemerobiidae anführen. Es sind:

Sialidopsis Zalessky *kargalensis* Zalessky aus dem unteren Perm von Kargala (Orenburg). Ursprünglich für eine Sialide gehalten und auch noch von Martynow in diesem Sinne gedeutet. Die schön entwickelten Gabelzinken und der reich verzweigte Rs sowie andere Charaktere verweisen das Fossil in die Gruppe der Prohemerobiiden. Es ist eine Form von 12.5 mm Flügellänge. Zalessky errichtet dafür die Familie *Sialidopsidae*, die ich für überflüssig halte.

Palaemerobius Martynow *proavitus* Mart. aus dem oberen Perm von Tikhie Gory an der Kama in Rußland. Eine sehr schöne kleine Form von 8.1 mm Flügellänge, relativ ursprünglich im Vergleich zu anderen Prohemerobiiden, namentlich in bezug auf das Ende der Subcosta. Die Errichtung einer eigenen Familie *Palaemerobiidae* durch Martynow halte ich für verfrüht.

Eopsychopsis Martynow *permiana* Mart. aus dem oberen Perm an

der Kama in Rußland. Ist eine höher spezialisierte Prohemerobiide, deren Subcosta bereits in den Radius mündet. Kleines Tier.

Permithone Tillyard *Belmontensis* Till. (1922) aus dem oberen Perm von Belmont (N.S.W.) Australien, und *oliarcoides* Tillyard (1926) ebendaher, dienen zur Errichtung der Familie: *Permithonidae* Till., in die noch einige andere Arten gestellt werden: *Permorapisma* Till. *biserialis* Till. und *triserialis* Till., *Permosmylus* Till. *Pincombeae* Till. und *Permopsyrops* Till. *Belmontensis* Till. Es sind dies recht verschiedene Formen, die wohl alle vorläufig bei den *Prohemerobiiden* am besten untergebracht sein dürften.

Es ist also das Vorkommen der echten holometabolen Neuroptera im engeren Sinne für das Perm wohl endgültig festgestellt.

Die erste permische Panorpaten- (oder Mecopteren-)Form, also das erste palaeozoische holometabole Insekt habe ich selbst, ohne es richtig zu erkennen, aus dem russischen Perm beschrieben: *Petromantis rossica* Handl. 1904. Ich habe das Geäder, wie M a r t y n o w fand, insoferne falsch gedeutet, als ich den Hinterast der M für den Cubitus hielt und den Cu daher als Analis. Nach dieser Deutung schien mir das Fossil mit *Palaeomantis* verwandt und ich dachte gar nicht an Panorpaten! Nachdem nun M a r t y n o w jetzt mehrere ähnliche Formen entdeckt hat, scheint mein Irrtum berichtigt zu sein.

Es sind dann viel später von Tillyard im unteren Perm von Kansas und im oberen Perm von Australien zahlreiche, fast durchwegs sehr kleine Formen entdeckt und beschrieben worden, für welche er in seiner Begeisterung nicht nur zahlreiche Genera und Familien schuf, sondern sogar neue Ordnungen, denn es sollten ja nicht nur die bereits von Handlirsch vor langer Zeit nachgewiesenen engen Beziehungen zwischen Panorpaten, Trichopteren, Lepidopteren und Dipteren durch Fossilien belegt werden, sondern auch Formen gefunden werden, die für eine von Handlirsch vermeinte Zusammengehörigkeit der Neuropteren und Megalopteren mit der Panorpatenreihe zeugen und dadurch gegen Handlirsch für die Monophylie aller Holometabolen sprechen. Tillyard macht sich immer seine Hypothesen und sucht dann die fossilen Belege dafür — wenn nötig durch übermäßige Rekonstruktion und Überwertung kleiner Details. Ich bedauere, ihm auf diesem Wege nicht folgen zu können, muß aber dankbar anerkennen, daß er durch seine Entdeckungen die positiven Kenntnisse über palaeozoische Insekten ganz wesentlich gefördert hat, was ja schließlich doch wichtiger ist als die Spekulation.

Bei der Besprechung muß ich auch auf die mesozoischen, namentlich auf die triassischen Typen übergreifen, von denen er uns gleichfalls manche aus Australien geliefert hat, so daß sich zusammen mit den uns schon früher bekannten und später hier zu beschreibenden jurassischen Formen bereits das Bild einer ganz ungeahnt reichen Entwicklung dieser alten holo-

metabolen Insektengruppe entrollt, die heute bekanntlich zu den in Reduktion begriffenen gehört.

Vorausschicken muß ich ein Wort über die Deutung des Geäders. In bezug auf Sc., R und Rs stimme ich mit den neueren Autoren überein, ebenso was die M anbelangt, nur lege ich auf die sogenannte M_5 , das ist auf jene in Reduktion begriffene Ader, die nie mehr frei und vollkommen ausgebildet ist, sondern sich nach kurzem Laufe in Form einer meist schiefen queraderähnlichen Bildung mit dem vorderen Aste des Cu zu einer Ader vereinigt, weniger Wert und bezeichne diese, wie man annimmt und durch $M_5 + Cu_1$ ausdrückt, kombinierte Ader kurz als Cu_1 . Nach meiner Meinung ist sie nicht immer ungegabelt, sondern bildet — allerdings nur mehr selten — eine meist kurze, seltener längere Endgabel, was ich für einen ursprünglichen Zustand halte. Cu_2 , den 2. Hauptast des Cubitus, sehen wir gleichfalls meist einfach, manchmal aber gegabelt und dahinter folgen 2 oder 3 Analadern.

Schon 1917 beschrieb Tillyard die ersten Arten aus dem australischen oberen Perm von Newcastle als *Permochorista* n. g. *australiana* n. sp. und *Mitchelli* n. sp., die er zwar mit der rezenten Gattung *Taeniochorista* vergleicht, aber doch zur Errichtung einer eigenen Familie der „Mecoptera“: *Permochorisidae* n. f. verwendet. Mit Recht. Das Charakteristische an dieser Gruppe, zu der später, 1922, 1926, noch eine Reihe von Arten dazu kam, scheint mir zu sein, daß der Rs nur in 2 Äste zerfällt, deren vorderer eine kurze und deren hinterer eine längere Gabel bildet; die M zerfällt in 2 Äste, deren jeder meist 3, seltener nur 2 Zweige bildet; Cu_1 ist ungegabelt, durch die schiefe, sogen. M_5 mit dem Stamm der M verbunden; 2—3 einfache Analadern; Sc etwas verkürzt, in die C mündend und meist nur mit einem kurzen Ästchen nach vorne. Es scheint, daß diese Formen meiner Gattung *Neorthophlebia* aus dem Lias etwas ähnlich sind.

Noch im selben Jahre (1917) beschrieb Tillyard aus der Trias Australiens eine sehr große Form als *Archipanorpa* n. g. *magnifica* n. sp., auf die wohl mit Recht eine eigene Familie: *Archipanorpidae* n. f. errichtet würde. Ob aber die Errichtung einer eigenen Ordnung: *Protomecoptera* Till. auch berechtigt ist, möchte ich sehr bezweifeln, denn ich halte mich an die tatsächlich vorhandene Endhälfte der beiden Flügel, aber nicht an die frei erfundenen basalen und apikalen Teile von Tillyards Bild. Es ist jedenfalls eine Form mit reichem, verzweigtem Geäder und zahlreicheren Queradern. Zwischen Subcosta und R liegen zwei Reihen von Zellen, die eine Längsader vortäuschen, so daß man die Sc für eine vom Rande abgerückte C halten könnte. Das Tier sieht also recht fremdartig aus, gehört aber offenbar doch zu den Panorpaten, wo ja auch noch heute sehr merkwürdige Dinge vorkommen, wie z. B. *Notiothauma* M. L.!

1922 wird dann eine zweite Form aus dem Perm, allerdings ? zu *Archipanorpa* gestellt, die aber sicher nicht hieher gehört (siehe später).

Im Jahre 1919 wurde dann wieder eine neue Ordnung veröffentlicht: *Paramecoptera* Till. Familie: *Belmontiidae* Till., *Belmontia* Till. *Mitchelli* Till. aus Australien. Ein unvollständiger, 16 mm langer Vorderflügel, dessen Rs reicher verzweigt ist, während die M zwei Äste bildet mit 2 bzw. 3 Zweigen. Auffallend ist, daß Cu_1 , die mit M_2 verbunden ist, eine Endgabel bildet, Cu_2 aber einfach bleibt, 2 Analadern einfach. — Nach der ganzen Anlage des Flügels handelt es sich um eine echte Panorpate und alles, was Tillyard darin sehen will: Beziehungen zu Trichopteren, Lepidopteren, Paratrachopteren, Dipteren, Megalopteren und Neuropteren, halte ich für reine Phantasie.

1922 kommt nun zu diesen „Paramecopteren“ wieder eine neue Familie aus Australien: *Parabelmontiidae* für *Parabelmontia* n. g. *permica* n. sp. (17 mm). Es ist eine zweifellose echte Panorpate, deren Cu_1 keine Gabel mehr bildet. Auch sonst von *Belmontia* verschieden. In bezug auf die Berechtigung der Ordo *Paramecoptera* wird bereits ein Rückzug angetreten.

In derselben Arbeit finden wir die schon erwähnte *Archipanorpa*? *Bairdae* n. sp. aus Australien, eine ca. 30 mm lange Form, bei der ich es wirklich ganz unbegreiflich finde, warum sie zu der merkwürdigen triassischen Form gehören soll. Es ist eine typische Panorpate (Stück aus der Mitte eines größeren Flügels) mit typisch reicher verzweigtem Rs, wie bei vielen anderen, zweiästiger in 2 bzw. 3 Zweigen gespaltener M., hinter der dann eine nicht sehr gut erhaltene, am Ende anscheinend verzweigte Cu_1 folgt. Von allen Skulptur- und sonstigen Merkwürdigkeiten der triassischen Form ist nichts zu sehen. Ich glaube das Fossil in ein eigenes Genus *Tillyardites* m. stellen zu sollen, welches vielleicht sogar eine eigene ? Familie bilden muß, wenn sich die Bildung von Cu_1 als richtig erweisen sollte.

In der gleichen Arbeit werden noch zwei neue *Permochorista*-Arten — *sinuata* Till. und *affinis* Till. — beschrieben, denen sich 1926 noch folgende anschließen: *jucunda* Till., *Collinsi* Till., *Pincombei* Till., *angustipennis* Till., *Osbornei* Till., *inaequalis* Till., *Belli* Till.

Die gleiche Arbeit bringt unter *Mecoptera*, Subord.: *Eumecoptera*, noch folgende Neuheiten: Familie *Mesochoristidae* Till., *Cladochorista* n. g. *belmontensis* n. sp., eine Form, die mich durch ihre verzweigte Sc und auch sonst an die russischen *Petromantis*-ähnlichen Tiere erinnert, dann *Parachorista* n. g. *Pincombeae* n. sp., *Warnerensis* n. sp., *splendida* n. sp. und *Bairdae* Till., letzteres ist die frühere *Archipanorpa Bairdae* Till., also jetzt keine Archipanorpide mehr. Wenn der Cu_1 richtig ist, kann sie aber nicht zu *Parachorista* gehören.

Die seinerzeit auf die triassische *Archipanorpa magnifica* Till. begründete Ordo: *Protomecoptera* wird jetzt (1926) nur mehr als Subordo bezeichnet und erhält nach Ausscheidung der oben erwähnten „*Parachorista Bairdae*“ Till. nach und nach einen anderen Inhalt, da nun auch die im gleichen Jahre von Tillyard beschriebene nordamerikanische Form *Protomerope*, Familie *Protomeropidae*, hierher gestellt wird. Diese Gattung

wird dann später von Carpenter mit *Platychorista* Till. vereinigt. Von australischen Formen kommt dafür *Permomerope* zu den Protomecopteren. *Permomerope* stimmt mit *Protomerope* allerdings in mancher Beziehung, namentlich der vielästigen Subcosta überein, scheint aber — wenn ich das Geäder richtig deute, eine mehrästige Cu₁ zu haben. Die zahlreichen, ziemlich kurzen Endgabeln von Rs und M erinnern wohl etwas an Neuropteren, doch scheint es sich dennoch um eine zweifellose Panorpace zu handeln. Außerdem wird noch eine andere rätselhafte Form: *Aphryganoneura* n. g. *anomala* n. sp. hier untergebracht, welche aber vermutlich zu den Neuropteren (Prohemerobiida) gehört. Wir können also wohl die Ordo und Subordo *Protomecoptera* aus unseren Betrachtungen streichen und *Permomerope australis* Till. als eigene Familie zu den Panorpaten stellen. Ein von Tillyard stets wieder angenommener Zusammenhang zwischen Panorpaten und „Neuropteren“ wird durch alle diese Fossilien nicht bewiesen.

Desgleichen fällt die Ordo: *Paramecoptera*, die für *Belmontia* und *Parabelmontia* errichtet wurde, und es spricht nichts dafür, daß von der ersten Gattung die Trichopteren und Lepidopteren, von der zweiten die Dipteren abstammen.

In seiner 1926 erschienenen Bearbeitung der unterpermischen Panorpaten aus Nordamerika (Kansas), wird eine Reihe schöner Formen beschrieben, durchwegs kleine Tierchen, die nun alle, wie es richtig ist, in die Ordnung *Mecoptera* (= *Panorpatae*) eingereiht werden. Freilich bilden sie verschiedene Genera und Familien:

Permopanorpidae n. fam. mit *Protochorista* n. g. *tetraclada* n. sp. und *pentaclada* n. sp. — *Permopanorpa* n. g. mit *formosa* n. sp., *inaequalis* n. sp., *tenuis* n. sp., *gracilis* n. sp., *Schucherti* n. sp., *Dunbari* n. sp., *Sel-lardsi* n. sp. — *Protopanorpa* n. g. *permiana* n. sp., *pusilla* n. sp., *Platy-chorista* n. g. *venosa* n. sp.

Anormochoristidae n. fam. mit *Anormochorista* n. g. *oligoclada* n. sp.

Protomeropidae n. fam. mit *Protomerope* n. g. *permiana* n. sp.

Protomerope soll durchaus beweisen, daß die Neuropteren von Panorpaten abstammen, ebenso die Megalopteren. Das ist Phylogenie des Flügelgeäders, die gar keine Rücksicht auf die Gesamtorganisation nimmt und daher ganz wertlos ist. Zum Schlusse kommt dann wieder der Versuch, die Holometabolen schon im Carbon nachzuweisen, und zwar mit Hilfe des armen kleinen *Metropator pusillus* Handl., über den ja schon früher berichtet wurde. Die Zeichnung, die das beweisen soll, ist wieder nur eine bildlich (siehe auch Crampton) dargestellte Hypothese!

In jüngster Zeit hat sich nun Carpenter an der Hand eines reichen Materiales mit diesen nordamerikanischen Formen eingehend beschäftigt und er kommt in mehreren Punkten zu ganz anderen Resultaten als Tillyard. Zunächst beschrieb er 1926 eine neue *Permopanorpa* (*Raymondi* n. sp.), 1930 begann er mit einer vielleicht für jetzt noch nicht angezeigten Synthese. Die Tillyard'schen Genera *Platychorista* und *Proto-*

merope wurden vereinigt und bilden die Familie *Platychoristidae*, deren Vorderflügel eine vielästige Sc. haben. Unter der Art *venosa* Till., die sehr variabel sein soll, scheinen hier doch mehrere Spezies vereinigt zu sein, zu deren Scheidung jedoch die abgebildeten Sektoren des Radius nicht genügen.

In die zweite Familie *Permopanorpidae* stellt Carpenter *Permopanorpa* Till. mit *inaequalis* Till., in welcher außer dieser Tillyard'schen Art noch *tenuis* Till., *gracilis* Till., *Dunbari* Till., *Sellardsi* Till. und *Raymondi* Carp. vereinigt sind, was nach meinem Dafürhalten zu weit geht, da ja außer den angegebenen Unterschieden des Rs noch allerlei andere existieren. Ferner stellt er in das Genus *Permopanorpa*, von dem auch schon das Hinterende des ♂ und der Kopf bekannt sind, noch *formosa* Till. und *Schucherti* Till. Dann die Gattung *Protopanorpa* Till. mit *permiana* Till.; ferner *Protochorista* Till. mit *tetraclada* und *pentaclada* Till., die meiner Ansicht nach mit Unrecht zusammengezogen werden. Dann wird *Anormochorista oligoclada* Till. als Fam. *Anormochoristidae* angenommen. In die neue Familie *Lithopanorpidae* Carp. kommt das Genus *Lithopanorpa* Carp. mit der von Tillyard als *Protopanorpa pusilla* beschriebenen Art und endlich die neue Fam. *Agetopanorpidae* Carp. mit *Agetopanorpa* Carp. *maculata* Carp., die in der Bildung der Subcosta und auch sonst an die russischen Formen erinnert, die wir später besprechen wollen.

Für diese Formen aus dem oberen Perm Rußlands ist die mehrfach verzweigte Sc. charakteristisch. Ich unterscheide folgende Genera: *Petromantis* Handl. mit der typischen Art *rossica* Handl., bei der die M_2 in 4 Zweige zerfällt. Ähnlich, aber nur mit 3 Zweigen der M_2 , Rs wie bei *Petromantis* mit 2 großen Gabeln sind die 3 Arten von Martynow: *borealis*, *similis* und *kamensis*, für die ich nun ein eigenes Genus: *Martynowiella* m. errichte. Als dritte Gattung dieser Gruppe betrachte ich *Kamopanorpa* Mart., *lata* Mart., bei welcher M_1 und M_2 je 3 Zweige bilden, die erste Gabel des Rs aber in 4 Zweige zerfällt. Als Familienname für diese russischen Formen muß (leider) *Petromantidae* verwendet werden.

Die von Zalesky 1929 beschriebene 5 mm lange Form aus dem Kamagebiet, *Idelopanorpa elegans* n. g. n. sp., scheint falsch gezeichnet zu sein oder es ist keine Panorpate. Die darauf errichtete Familie: *Idelopanorpidae* Zalesky stelle ich daher vorläufig zu den Dubiosen.

Ich möchte nun folgende Einteilung vorschlagen, die wohl noch eine Änderung erfahren wird, sobald wir mehr und vollständigeres Material haben werden, welches die Zusammengehörigkeit der Vorder- und Hinterflügel und die Beziehungen zu den mesozoischen und kainozoischen Formen besser erkennen läßt: Ordo: *Panorpatae* (= *Mecoptera*).

Familia: *Permomeropidae* Handlirsch = *Protomeropidae* Tillyard.

Enthält bisher nur *Permomerope australis* Till. (aber nicht *Aphryganoneura*). Subcosta lang mit vielen regelmäßigen Ästen; Pterostigma groß, ohne Adern; Rs 2 große Gabeln mit 4, bzw. 6 Ästen; M_1 und M_2 mit je 4 Zweigen. Cu_1 (?) mit 3 Zweigen. Australien.

? Familia: *Tillyarditidae* m. Provisorisch errichtet für *Tillyardites* m. *Bairdae* Till. (= *Archipanorpa*? *Bairdae* Till. = *Parachorista Bairdae* Till.). Sc.?, Rs in 2 Äste mit je 3 Zweigen geteilt; M_1 mit 2, M_2 mit 3 langen Ästen; ? Cu_1 am Ende verzweigt.

Familia: *Platychoristidae* Carpenter (= *Protomeropidae* + *Permopanorpidae* pp. Till.). Enthält *Platychorista venosa* Till., zu der als Vorderflügel *Protomerope permiana* Till. gehört. Sc. lang, im Vfl. mit zahlreichen, im Hfl. mit einigen Ästchen. Im Pterost. mehrere Adern. Rs durch mehrfache Gabelung in etwa 10 Zweige geteilt; M_1 mit 4, M_2 in 7 (Vfl.) oder 4 (Hfl.) Zweige geteilt, Cu_1 ohne Gabel. A 1 und 2 Zellen bildend. Nordamerika.

Familia: *Belmontiidae* Tillyard. Enthält nur *Belmontia Mitchelli* Till. aus Australien. Sc. mit einigen kleinen Ästchen. Rs in einem Punkte in 3 gegabelte Äste geteilt. M_1 in 2, M_2 in 3 Zweige geteilt. Cu_1 mit Endgabel; Cu_2 einfach; 2 Analadern.

Familia: *Parabelmontiidae* Tillyard. Enthält nur *Parabelmontia permiana* Till. aus Australien. Sc. lang, einfach, mit einigen Ästchen; Rs mit lang gegabeltem vorderem und 2 Gabeln bildendem hinterem Ast. M_1 und M_2 in je 3 Äste gespalten; Cu_1 einfach ohne Gabel; Cu_2 einfach; 3 Analadern einfach. Form des Flügels mehr dreieckig; ? Hinterflügel.

Familia: *Permopanorpidae* (Tillyard) Handlirsch. Enthält nur das Genus *Permopanorpa* Till. aus Nordamerika. Als charakteristisch betrachte ich die verkürzte Subcosta, die einfache Cu_1 . Rs zerfällt in 2 Hauptäste, deren vorderer eine lange Gabel bildet, deren 1. Zweig fast ausnahmslos noch weiter gespalten ist, während der 2. Hauptast immer mindestens 3 Zweige bildet. Die Äste der M bilden 4, bzw. 2 Zweige. Ich unterscheide folgende Arten: *Schucherti* Till.; *formosa* Till.; *Raymondi* Carp.; *Sellardsi* Till.; *Dunbari* Till.; *tenuis* Till.; *inaequalis* Till. und *gracilis* Till., von denen Carpenter viele vereinigt.

Familia: *Protopanorpidae* m. Enthält nur das Genus *Protopanorpa* Till. mit *permiana* Till. aus Nordamerika. Sc. etwas länger, einfach, in die C mündend. 1. Ast des Rs mit 2 nach vorne auslaufenden Zweigen, 2. Ast eine sehr lange Gabel bildend; M_1 und M_2 mit je 3 Zweigen; Cu_1 einfach, kurz.

Familia: *Parachoristidae* m. (= *Mesochoristidae* Till. pp.). Enthält die australische Gattung *Parachorista* Till. mit *Pincombeae* Till. und *warnerensis* Till. und vielleicht noch *splendida* Till. als eigenes Genus: *Tillyardina* m. Charakteristisch ist im Vfl., die am Ende gespaltene Sc. Vorderast des Rs mit 4 Zweigen, Hinterast sehr lange Gabel; M_1 und M_2 je 3 Zweige. Cu_1 einfach. Bei dem von mir *Tillyardina splendida* Till. genannten ? Hfl. bildet Rs_1 nur 3 Zweige, M_1 und M_2 nur je eine Gabel.

Familia: *Cladochoristidae* m. (= *Mesochoristidae* Till. pp.). Enthält bisher nur das australische Genus *Cladochorista* Till. mit der Spezies *belmontensis* Till. Stimmt in der Sc., die einige schiefe Äste nach vorne aussendet und dem undeutlichen Pterostigma mit den beiden folgenden

Familien überein. Der Rs bildet zwei fast gleiche, lange Gabeln, die nicht weiter verzweigt sind; M_1 bildet nur eine lange Gabel, M_2 dagegen 3 Zweige. Cu_1 kurz, einfach.

Familia: *Agetopanorpidae* Carpenter mit der nordamerikanischen *Agetopanorpa* Carp. *maculata* Carpenter. Reich gefleckt. Sc. mit 2 längeren Ästen; Rs_1 bildet nur eine lange Gabel, Rs_2 dagegen 3 Zweige. M_1 und M_2 mit je 3 Zweigen; Cu_1 einfach, aus dem Stamm von M entspringend; 3 Analadern.

Familia: *Petromantidae* m. Der vorigen Familie sehr ähnlich, besonders in bezug auf die verzweigte Sc. und vermutlich nur durch Cu_1 wesentlich verschieden. Ich rechne hierher folgende Formen aus dem oberen Perm Rußlands: *Petromantis* Handlirsch (Martynow pp.) mit der Spezies *rossica* Handl., bei der Rs_1 und Rs_2 je eine einfache lange Gabel bilden, M_1 in 3 und M_2 in 4 Zweige zerfällt. Ferner *Martynowiella* m. mit den Arten *borealis* Mart., *similis* Mart. und *kamensis* Mart., die von Martynow alle zu *Petromantis* gestellt werden, sich aber von dieser Gattung dadurch unterscheiden, daß M_1 und M_2 nur je 3 Zweige bilden. Endlich *Kamopanorpa* Martynow mit der Spezies *lata* Mart., bei welcher Rs_1 durch Gabelung ihrer 2 Äste in 4 kurze Endäste zerfällt, während Rs_2 und M mit *Martynowiella* übereinstimmen.

Familia: *Protochoristidae* m. (= *Permopanorpidae* Carp. pp.).

Hierher rechne ich nur die nordamerikanische Gattung *Protochorista* Tillyard mit den Arten *pentaclada* Till. und *tetraclada* Till., die von Carpenter, wie ich glaube, mit Unrecht vereinigt werden. Auffallend ist die kurze Sc., die in den R mündet. Rs_1 bildet eine einfache lange Gabel, Rs_2 nur eine große Gabel oder es ist ihr hinterer Zweig abermals gespalten. M_1 mit 3, M_2 mit 2 Zweigen. Cu_1 einfach. Pterostigma groß.

Familia: *Permochoristidae* m. (*Mesochoristidae* Till. pp.) mit der australischen Gattung *Permochorista* Till., zu der die Arten *inaequalis* Till., *Osbornei* Till., *Pincombei* Till., *juncunda* Till., *angustipennis* Till., *australica* Till., *Mitchelli* Till., *sinuata* Till., *affinis* Till., *Belli* Till. gehören. Bei all diesen Arten bildet Rs eine kurze, Rs_2 eine lange Gabel, M_1 und M_2 sind meist dreiästig, manchmal nur einfach gegabelt. Cu_1 nicht verzweigt; Sc. verkürzt, am Ende oft gegabelt, aber nicht in den R mündend. Pterostigma groß.

? gehört hierher auch noch *Permochorista Collinsi* Till., für die ich aber doch ein neues Genus: *Permochoristella* m. errichten möchte, da die Sc. am Ende gegabelt ist und mit einem Ast in die C , mit dem anderen in den R mündet. Auch ist der vordere Zweig der Rs_1 wieder gegabelt.

Familia: *Lithopanorpidae* Carpenter, auf das nordamerikanische Genus *Lithopanorpa* Carp. errichtet, welches Tillyards *Protopanorpa pusilla* enthält. Sc. sehr kurz. Rs_1 und Rs_2 bilden einfache kurze Gabeln; M_1 und M_2 je 3 Zweige. Cu_1 ungeteilt.

Familia: *Anormochoristidae* Tillyard Carpenter — *Permopanorpidae* Till. pp., für *Anormochorista oligoclada* Till. aus Nordamerika errichtet.

Sc. lang, in den R mündend, Rs₁ eine Gabel bildend, Rs₂ ungeteilt, M₁ und M₂ je eine Gabel bildend, Cu₁ einfach; 3 Analadern.

? F a m i l i a : *Idelopanorpidae* Zalessky. Perm Rußlands. Für *Idelopanorpa elegans* n. g. n. sp. Zalessky. Gehört vielleicht überhaupt nicht zu den Panorpaten.

In jüngster Zeit (1929) hat nun Tillyard aus dem oberen Perm Australiens noch eine neue Form beschrieben, die er bereits den Dipteren zurechnen zu dürfen glaubt, obwohl nach seiner eigenen Angabe vermutlich noch 4 Flügel vorhanden waren. Er nennt das sehr kleine Tierchen (nur 5 mm) *Permotipula patricia*. Die Sc. ist verkürzt, der R endet in einem Flügelmal, sein langer Sector teilt sich in einen einfachen vorderen und einen gegabelten hinteren Ast. Die M bildet 2 lange Gabeln und ist durch eine Querader mit Cu₁ verbunden, welche sich nicht gabelt; hinter dieser ist als feine Punktlinie Cu₂ eingezeichnet, offenbar eine Falte. A₁ gut ausgebildet, A₂ in A₁ mündend, also eine geschlossene Analzelle bildend. Es ist nicht zu leugnen, daß dieser Flügel schon sehr an liassische Dipteren (*Eoptychoptera* etc.) erinnert, aber anscheinend doch etwas höher spezialisiert ist. Daß die Lepidopteren, Dipteren und Trichopteren von Panorpaten abstammen, ist ja bereits allgemein bekannt und wurde von mir und schon viel früher von Brauer betont. Es freut mich, daß sich auch Tillyard dieser Ansicht anschließt und nun auch zugibt, daß seine *Paratrachoptera* und *Paramecoptera* keine eigenen Ordnungen, sondern nur Unterabteilungen der Panorpaten (*Mecoptera*) bilden. Ich möchte die *Permotipula*, so lange wir nicht mehr davon haben, als einen Vorderflügel, doch auch lieber noch zu den Panorpaten stellen, etwa als eigene Familie: *Permotipulidae* m.

Zu *Protohemipteren*, als deren Repräsentanten ich nach wie vor nur *Eugereon* betrachte, da ich die von Lameere zu den Protohemipteren gestellten Palaeodictyopteren des Carbon, wie schon im früheren Abschnitte besprochen, nicht anerkennen kann, wurden durch Zalessky 2 Flügelreste aus dem russischen Perm gestellt, die anscheinend größeren Formen angehören und durch sehr viele einfache Queradern zwischen den Längsadern auffallen. Es ist dies ein Charakter, der tatsächlich an *Eugereon* erinnert. Da ich aber sonst keine Übereinstimmung finde, möchte ich doch vorschlagen, die beiden Fossilien vorläufig unter Insecta inc. sedis anzuführen. Sie heißen *Tscholmanvissia Noinskii* und *Kamaites mirabilis*.

Im oberen Perm Rußlands wurden schon vor langer Zeit 2 Flügel gefunden, in denen ich mit Recht Vertreter der Schnabelkerfe oder Hemipteren suchte, obwohl beiden der sogenannte Clavus, ein für den Hemipterenflügel so charakteristisches Gebilde, verloren gegangen war. Ich konnte deshalb auch nicht darüber klar werden, ob es sich hier um Homopteren oder Heteropteren handle und errichtete daher die Ordo *Palaeohemiptera*, von der ich annahm, sie stehe zwischen den beiden Hauptgruppen der Schnabelkerfe. Da beide Flügel sehr verschieden sind, mußte ich auf jeden eine Familie errichten: *Prosolidae* für *Prosbole hirsuta* und *Scytinopteridae* für *Scytinoptera Kokeni*. Spätere Autoren glaubten dann, es handle sich

doch bei beiden Formen um fertige Homopteren und ich schloß mich in bezug auf *Scytinoptera* später dieser Ansicht an, beließ aber *Prosbole* bei den Palaeohemipteren. Und so will ich es auch weiterhin halten, solange nicht durch neue Funde erwiesen ist, daß auch *Prosbole* schon ein vollkommenes Homopteron ist.

Die Zahl der permischen Hemipteren hat sich seit 1917 sehr stark vermehrt: Tillyard beschrieb sehr interessante Typen aus Nordamerika und Australien, Martynow eine größere Zahl aus Rußland.

Abgesehen von einigen der *Prosbole* nahestehenden, sind es durchwegs echte Homopteren, unter denen sich merkwürdigerweise sogar schon eine Reihe stark reduzierter Typen findet, die man als Vorläufer der Psylliden und Blattläuse betrachten kann. Da manche dieser Formen begreiflicherweise in ihren Reduktionerscheinungen ähnliche Wege gehen, wie die Protoblattoiden, die in den Psociden ausklingen, so bricht Tillyard, der ja immer noch die reduzierten Formen für ursprünglich hält, wieder einmal eine Lanze für die Abstammung nicht nur der Physopoden, sondern auch der Hemipteren von Psociden! Er vergißt dabei, daß es unter den ursprünglichsten Homopteren gerade die vieladerigen Fulgoriden gibt und schweigt auch über *Eugereon*.

Eine definitive Einteilung der permischen Hemipteren wird vorläufig durch zwei Umstände sehr erschwert, und zwar erstens durch das fast allgemeine Fehlen der Hinterflügel und zweitens durch das Fehlen des Clavus oder Analteiles, dessen Adern sehr charakteristisch sind und die Unterscheidung von Fulgoriden, Cercopiden und Jassiden ohneweiters gestatten würden. Die Fulgoriden haben einen Hinterflügel ohne Randader, die Cercopiden und Jassiden dagegen besitzen so wie die Singcikaden eine deutliche Randader.

Zu den Prosboliden, von denen bisher nur *Prosbole hirsuta* Handl. bekannt war (ein Vorderflügel ohne Clavus), kommt als zweite Art *elongata* Martynow und als dritte *ideliana* Zalessky, gleichfalls aus dem russischen oberen Perm, leider auch ohne Clavus erhalten. Aus dem oberen Perm Australiens beschreibt Tillyard einen großen, schönen Hinterflügel, dessen Geäder lebhaft an *Prosbole* erinnert: *Mitchelloneura permiana*. Dieser Flügel hat keine Randader und einen umgeschlagenen Analteil und ich würde ihn ohne weiteres zu den Fulgoriden rechnen, wenn er nicht dem Vorderflügel von *Prosbole* so ähnlich wäre. Vielleicht gehört ja doch *Prosbole* auch zu den Fulgoriden. Martynow stellt dann noch eine ganze Reihe von Formen zu den Prosboliden, wobei ich ihm aber vorläufig nicht folgen kann: *Prosbole biexcisa*, ein größerer Hinterflügel mit sehr auffallend ausgebuchtetem Vorderrande, ohne Randader, ein Typus, der sich öfter bei Fulgoriden findet. *Permocicada* mit zwei Arten, die wohl eher in die Scytinopteridenverwandtschaft gehören: *umbrata* und *nigronevosa* Mart., ferner die Gattung *Sojanoneura* mit zwei Vorderflügeln und einem Hinterflügel. Ein Vorderflügel ist groß, aber ohne Clavus, *Edemskii* Mart., der andere kleinere: *elytrata* Mart. hat einen Clavus, der aber nicht wie

bei Fulgoriden zwei zusammenlaufende Analadern und nicht wie bei Jassiden zwei weit getrennte, sondern eher wie bei Cercopiden eine freie und eine am Hinterrande hinziehende zeigt. Da beide Flügel einander sonst ähnlich sind, werden sie wohl in ein Genus gehören, aber nicht zu den Prosboliden. Ein als *Sojanoneura proxima* bezeichneter Hinterflügel zeigt keine Randader und ein viel ärmeres Geäder als der oben als *Prosbole biexcisa* bezeichnete. Außerdem wird noch eine *Sojanoneura* sp. erwähnt.

Tillyard reiht zu den Prosboliden auch zwei ganz fremde Formen aus Australien, hauptsächlich weil auch sie den Basalteil des Vorderflügels stärker chitinisiert haben (was bekanntlich in sehr vielen Gruppen der Homopteren vorkommt). Er nennt das eine Genus, bei dem der Clavus fehlt, *Permodiphthera (robusta)*, das andere *Permoglyphis (belmontensis)*. Dieses hat den Clavus erhalten und seine zwei Adern sind frei, ähnlich wie bei jassidenartigen Formen. Die Form dieser Tiere ist eine ganz andere als bei *Prosbole*.

Ich möchte daher vorschlagen, zu den *Prosboliden*, gleichviel ob man sie als *Protohemiptera* oder schon als *Homoptera* bezeichnet, nur *Prosbole hirsuta* Handlirsch, *elongata* Martynow und *ideliانا* Zalessky zu rechnen. Mit ? möchte ich hier noch den australischen Hinterflügel *Mitchelloneura permiana* Tillyard anreihen.

Zu den *Auchenorhyncha* oder *Cicadariae* (Latr.) m. stelle ich zunächst als eigene Familie: *Permoglyphidae* m., *Permoglyphis* Tillyard (*belmontensis* Till.) und *Permodiphthera* Tillyard (*robusta* Till.) und ? *dubia* Till. aus Australien.

Als eigene Familie möchte auch ich mit Tillyard die aus dem unteren Perm Nordamerikas stammenden *Archaescytinidae* Till. betrachten. Ihr Geäder ist etwas reduziert, das Analfeld auffallend kurz, aber mit 2 gut getrennten Analadern versehen, die Sc. gut ausgebildet, Rs einfach, M mit 3, Cu mit 2 Ästen. Es gehören hieher *Archaescytina permiana* Till. und *Permoscytina* mit *kansasensis* und *Muiri* Tillyard.

Die große Menge der permischen Auchenorhynchen möchte ich vorläufig noch in der Familie: *Scytinopteridae* Handlirsch vereinigt lassen, denn das Fehlen des Clavus bei den meisten Arten und die geringe Zahl bekannter Hinterflügel gestattet noch keine sichere Unterscheidung. Ich glaube aus den wenigen, vollständig erhaltenen Vorderflügeln schließen zu dürfen, daß die erste Analader frei durch den Clavus zog, die zweite dagegen dem Hinterende entlang, etwa so wie bei den Procercopiden, die aber bereits im Hinterflügel eine Randader besaßen, was hier nicht der Fall zu sein scheint. Ich rechne hieher vor allem die ursprüngliche Gattung *Scytinoptera* Handlirsch mit *Kokeni* Handl. *Martynowi* m. (= *Kokeni* Martynow), *maculata* Mart., *similis* Mart., *obliquo-ovata* Mart.; *Permocicada* Martynow *umbrata* Mart., *nigronevosa* Mart., *ideliensis* Zalessky, *similis* Zalessky; *Sojanoneura* Mart., *Edemskii* Mart., *elytrata* Mart., *Kazanensis* Zalessky. Vermutlich gehört hieher auch der Hinterflügel, welchen Martynow als *Sojanoneura proxima* Mart. beschrieb. Vermutlich gehört in

diese Gruppe auch *Anomoscyta reducta* Mart. mit stark reduziertem undeutlichen Geäder und ebenso ? *Permocixius kazanensis* Martynow, der wohl ganz mit Unrecht zu den Cixiiden gestellt wurde, mit denen er gar nichts gemein hat.

Endlich möchte ich noch die von Z a l e s s k y als *Scytinoptera curta* bezeichnete, sehr kurzflügelige Form hieher rechnen, aber in ein eigenes Genus *Scytinopterula* m. stellen. Alle diese Tiere entstammen dem oberen Perm Rußlands.

? Zu den Fulgoriden möchte ich eine Reihe australischer Formen stellen, denen leider allen der Clavus fehlt. Die Verzweigung der Adern R, M, Cu erinnert mich mehr an Fulgoriden als an Scytinopteriden: *Orthoscytina* Tillyard, *Mitchelli* Till., *quinquimedia* Till., *indistincta* Till., *subcostalis* Till., *irregularis* Till., *belmontensis* Till., *obliqua* Till., *Pincombei* Till., *tetraneura* Till.; *Stenoscytina* Till., *australiensis* Till.; *Homaloscytina* Till., *plana* Till.; *Elliptoscarta* Till., *ovalis* Till.

? Zu den Procercopiden (Handl.) dürften gehören: *Permoscarta* Tillyard aus Australien mit den Arten *Mitchelli* Till. und *trivenulata* Till.

? Zu den Jassiden stelle ich den Vorderflügel von *Permojassus australis* Till. Er stimmt in der Bildung des Clavus ganz mit den liassischen *Archijassus*-Arten überein und hat wie diese zwei freie Analadern. Der dazugestellte Hinterflügel liegt gar nicht auf derselben Platte und scheint etwas ganz anderes zu sein, vielleicht eine Fulgoride.

Als *Cicadariae* (*Auchenorrhyncha*) inc. sed. wären dann noch einige Formen anzusprechen: *Actinoscytina belmontensis* Till. aus Australien; „*Prosbole* (*Prosbolina* m.) *biexcisa*“ Mart., ein Hinterflügel aus Rußland, vermutlich eine Fulgoride; „*Permojassus australis*“ Till., Hinterflügel, vermutlich auch eine Fulgoride, *Permojassula* m., *Permodiphtheroides dubitans* Mart. aus Rußland, vielleicht eine Scytinopteride.

Zur Unterordnung: *Psyllides* kann man wohl schon einige kleine, reduzierte Formen aus dem Perm Nordamerikas und Australiens zählen, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, daß die Ähnlichkeit mit Psylliden auf paralleler Reduktion beruht. Hieher die Fam.: *Permopsyllidae* Tillyards mit der nordamerikanischen *Permopsylla americana* und den australischen, anscheinend sehr ähnlichen Formen *Protopsyllidium australe* und *Permopsyllidium Mitchelli* und *affine* Till. Ob auch noch die Gattung *Permothea* mit *latipennis* Till. aus Australien hiehergehört, erscheint unsicher.

Rätselhaft erscheint mir auch die ganz sonderbare kleine *Pincombea mirabilis* Till. aus Australien, für welche eine eigene Familie der *Sternorrhyncha*, *Pincombeidae*, errichtet wird, von der „certainly“ die Aphiden abgeleitet werden können. Ich bin davon keineswegs überzeugt und kann nicht einmal sagen, ob es sich um einen Vorder- oder Hinterflügel handelt, denn das Photogramm zeigt viel weniger, als im schematischen Bilde dargestellt wird. Also Homoptera inc. sed. Ebenso rätselhaft bleibt mir *Lophioneura ustulata* und *conjuncta* Till. aus Australien, Familie *Lophioneuridae*. Bei dieser Form könnte man eventuell auch an Aphididen denken.

Permotulgor belmontensis Till. aus Australien und *indistinctus* Till. ist sicher keine Fulgoride und vielleicht überhaupt kein Homopteron. Der Flügel zeigt drei freie Analadern und vielleicht eine Randader, ist aber im übrigen schwer zu entziffern: Insecta incertae sedis.

Verzeichnis der bisher bekannt gewordenen Perm-Insekten.

Ordo: Palaeodictyoptera (Goldenberg) Handlirsch.

Familia: Dunbariidae m.

Genus: *Dunbaria* Tillyard. Unteres Perm von Kansas, Nordamerika.

fasciipennis Tillyard (1924. S. 205. Taf. 1. 2. et Fig. 4. 1925. S. 328. f. 1—3).

Familia: Doteridae Handlirsch.

Genus: *Doter* Sellards. Unteres Perm von Kansas, Nordamerika.

minor Sellards.

Familia: Calvertiellidae m. (= Protagriidae pp. Tillyard 1925).

Genus: *Calvertiella* Tillyard. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

permiana Tillyard (1925. 45. f. 1. 2).

Familia: Tillyardiellidae m.

Genus: *Tillyardiella* Martynow. Oberes Perm, Kazan, Rußland.

distincta Martynow. 1928. 77. f. 3.

Ordo: Ephemerida Leach.

Familia: Protereismidae Handlirsch. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

Genus: *Protereisma* Sellards. Kansas, Nordamerika.

permianum Sellards (Carpenter 1926. t. 1. f. 2.), *minus* Sellards, *latum* Sellards, *Tillyardi* m. (= *Protereisma* sp. Tillyard, 1923. 145. f. 1.), sp. Carpenter (1926, t. 1. f. 1).

Genus: *Protechma* Sellards. Kansas, Nordamerika.

acuminatum Sellards.

Genus: *Bantiska* Sellards. Kansas, Nordamerika.

elongata Sellards.

Genus: *Prodromus* Sellards. Kansas, Nordamerika.

rectus Sellards.

Genus: *Recter* Sellards. Kansas, Nordamerika.

armatus Sellards, ? *extensus* Sellards.

Genus: *Misthodotes* Sellards. Kansas, Nordamerika.

obtus Sellards.

Genus: *Pinctodia* Sellards. Kansas, Nordamerika.

curta Sellards.

Genus: *Mecus* Sellards. Kansas, Nordamerika.

gracilis Sellards.

Genus: *Esca*, Sellards. Kansas, Nordamerika.

plana Sellards.

? Genus. Oberes Perm. Tikhie-Gory, Kazan.

sp. Martynow 1928. 85. fig. 6.

Ephemerida incertae sedis.

Genus: *Loxophlebia* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

apicalis Martynow (1927. p. 8. t. 1. f. 5).

Genus: *Thnetus* Handlirsch. Unterer Perm, Rußland.

Stuckenbergi Handlirsch (Martynow 1927. 9.).

Genus: *Kamia* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

angustovenosa Martynow (1927. p. 4. t. 1. f. 1.).

Genus: *Phthartus* Handlirsch. Unterer Perm, Rußland.

Netschajewi Handlirsch, *rossicus* Handlirsch (Martynow, 1927. 9.).

Genus: *Dyadentomum* Handlirsch. Unterer Perm, Rußland.

permense Handlirsch (Martynow, 1927. 9.).

Ordo: Protodonata Handlirsch.

Familia: Meganeuridae Handlirsch.

Genus: *Ephemerites* Geinitz. Unterer Perm, Franken.

Rückerti Geinitz.

Genus: *Typus* Sellards. Unterer Perm, Nordamerika.

permianus Sellards (Tillyard, 1925. 51. f. 4), *Gilmorei* Carpenter (1927, 3. Taf. 1.), *Whitei* Carpenter (1928. 189. Taf. 5).

Genus: *Megatypus* Tillyard. Unterer Perm, Nordamerika.

Schucherti Tillyard (1925. 53. Fig. 2 B. 5—8), *ingentissimus* Tillyard (1925. 58. fig. 9).

Ordo: Odonata.

Subordo: Protozygoptera Tillyard.

Familia: Kennedyidae Tillyard.

Genus: *Kennedya* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

mirabilis Tillyard (1925. p. 65. fig. 10—12).

Genus: *Opter* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

Brongniarti Sellards (Handlirsch 1919, Tillyard 1925, p. 72).

? **Familia: Ditaxineuridae Tillyard.**

Genus: *Ditaxineura* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

? *anomalostigma* Tillyard (1926, p. 71, fig. 8. 9).

Subordo: Zygoptera.

Familia: Sushkiniidae m.

Genus: *Sushkinia* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

parvula Martynow 1928. 72. f. 1.; *elongata* Martynow 1928. 73. f. 2.

Familia: Permagrionidae m. (Permagriidae Tillyard). (? Oberes) Perm, Falklandsinseln.

Genus: *Permagrion* Tillyard. *falklandicum* Tillyard. 1928. 55. f. 1—3. t. 4. (= „Insect Remains“ Holm in Halles Arbeit 1911).

Ordo: Megasecoptera Handlirsch.

Familia: Protohymenidae Tillyard (1924, S. 112). (+ Protohymenoptera Tillyard 1924, + Synsecoptera Martynow 1928).

Genus: *Protohymen* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

permianus Tillyard (1924, p. 114. t. 4. f. 1. et. f. 1. 1927. 314. f. 5.).

Genus: *Permohymen* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

Schucherti Tillyard (1924. p. 116. f. 2. t. 4. f. 2., 1926. p. 61. f. 1.).

Familia: Asthenohymenidae Tillyard (1924, S. 117).

Genus: *Asthenohymen* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

Dunbari Tillyard (1924. 118. f. 3.), *affinis* Tillyard (1926. 65. f. 2.),

gracilis Tillyard (1926. 66. f. 3.), *stigmatizans* Tillyard (1926. 66. f. 4.),

kansasensis Tillyard (1926. 67. f. 5.), *stenobasis* Tillyard (1926. f. 67,

f. 6.), *pusillus* Tillyard (1926. 68. f. 7.).

Familia: Kulojidae Martynow.

Genus: *Kuloja* Martynow. Oberer Perm. Rußland.

expansa Martynow (1927. 7. t. 1. f. 4., 1928. 84.).

Familia: Aspidohymenidae Martynow.

Genus: *Aspidohymen* Martynow. Oberer Perm, Rußland.

extensus Martynow. 1928. 81. f. 4. 5.

? Ordo: Perlariae Latreille.

? Genus: *Dyadozoarium* Handlirsch. Unterer Perm, Rußland.

pachypus Handlirsch.

? Genus: *Chalcorychus* Handlirsch. Unterer Perm, Rußland.

Walchia Handlirsch.

? Genus: *Nemuropsis* Martynow. Perm von Ussuri, Ostasien.

tenuis Martynow (1925. 41. fig.).

Ordo: Protorthoptera Handlirsch.

Subordo: Geraroidea m.

Familia: Camptoneuridae Martynow.

Genus: *Camptoneura* Martynow. Oberes Perm, Rußland.
reticulata Martynow (1928. 53. t. 8. f. 1. t. 10. f. 4.).

Familia: Hypoperlidae Martynow.

Genus: *Hypoperla* Martynow. Oberes Perm, Rußland.
elegans Martynow (1928. 57. t. 5. f. 4. t. 7. f. 6.).

Familia: Lepiidae Sellards.

Genus: *Lepium* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
elongatum Sellards, *reticulatum* Sellards, *Sellardsi* Handlirsch.
Genus: *Permula* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.
lebachensis Handlirsch.

Familia: Liomopteridae Sellards.

Genus: *Liomopterum* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
ornatum Sellards, *extensum* Sellards.
Genus: *Horates* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
elongatus Sellards.

Familia: Probnisidae Sellards.

Genus: *Probnis* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
speciosa Sellards, *coriacea* Sellards, ? *Sellardsi* Handlirsch.
Genus: *Espira* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
obscura Sellards.
Genus: *Stoichus* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
elegans Sellards (Martynow 1927. 109. fig. 4), *arcuatus* Sellards,
minor Sellards, *tenuis* Sellards.
Genus: *Stinus* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
brevicubitalis Sellards.
? Genus: *Lecopterum* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
delicosum Sellards.

Subordo: Oedischiioidea m.

Familia: Oedischiidae Handlirsch.

Genus: *Plesioidischia* (Schlechtendal) Handlirsch. Unt. Perm, Deutschland.
Baentschi (Schlechtendal) Handlirsch.

Genus: *Metoedischia* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

magnifica Martynow (1927. 45. t. 5. f. 2. t. 9. f. 1.).

Genus: *Pinegia* Martynow. Oberes Perm. Rußland.

oknowae Martynow (1927. 47. t. 9. f. 2.).

Protorthoptera incertae sedis.

Genus: *Sthenaropodites* Martynow. Oberes Perm. Rußland.

reticulata Martynow (1927. 47. t. 9. f. 3.).

F a m i l i a: *Euthygrammidae* Martynow.

Genus: *Euthygramma* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

parallelum Martynow (1927. 50. t. 2. f. 5. t. 11. f. 1.).

Genus: *Paleuthygramma* Mart. Oberes Perm, Rußland.

tenuicornis Mart. 1928. 43. f. 4—7.

F a m i l i a: *Ideliidae* Zaleski.

Genus: *Idelia* Zaleski. Oberes Perm, Rußland.

Permiakovi Zaleski (1928. Ann. Soc. Geol. Nord. LIV. 20. t. 2. und Kasan Trudii LII. (1) 4. f. 1.).

Ordo: *Saltatoria* Latreille.

? F a m i l i a: *Elcanidae* Handlirsch.

Genus: *Elcanopsis* Tillyard. Oberes Perm, Australien.

sydneyensis Tillyard. (1928. 263. f. 1.).

Ordo: *Protoblattoidea* Handlirsch.

Subordo: *Protoblattoidea typica* m.

F a m i l i a: *Oryctoblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Oryctomylabris* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.

oblonga Deichmüller.

Genus: *Pseudofulgora* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.

Ebersi Dohrn.

Genus: *Sindon* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

speciosa Sellards.

Genus: *Pursa* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

ovata Sellards.

Genus: *Sindonopsis* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

subcostalis Martynow (1927. 61. t. 12. f. 3.), *reducta* Martynow (1927. 62. t. 12. f. 7.).

? Genus: *Epimastax* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

parvulus Martynow (1927. 63. t. 11. f. 2.).

Subordo: Miomoptera Martynov (= Protoperlaria Tillyard).**Familia: Lemmatophoridae Sellards. (Tillyard 1928).**

Genus: *Lemmatophora* Sellards. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

typa Sellards, *typica* Tillyard 1928, ? *delicosa* Sellards, *quadrifurcata* Tillyard 1928, ? *hirsuta* Sellards, *quadrimedia* Tillyard 1928, *elongata* Sell., *longipennis* m. (= *Paraprisca fragilis* Till. 1928, Nr. 5194, f. 13), *obscura* Till. 1928, *pusilla* Till., *cubitatis* m., *semitincta* Till. 1928.

Genus: *Lisca* Sellards. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

minuta Sellards, ? *anomala* Sellards, *conjuncta* Tillyard 1928.

Genus: *Paraprisca* Handlirsch. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

fragilis Sellards.

Genus: *Artinska* Sellards. Unt. Perm, Kansas, Nordamerika.

clara Sellards (Tillyard pp.), *inversa* m. (= *clara* Till. 1928, Nr. 5287, f. 5 a), *medialis* Sell. (= *clara* Till. 1928, pp. Nr. 1381), *submaculata* Till. (= *clara* Till. 1928, Nr. 5289), *pecta* Sell. (= *clara* Till. 1928, Nr. 1087), *gracilis* Sell. (= *clara* Till. 1928, Nr. 1090), *pentamera* m. (= *clara* Till. 1928, Nr. 5263), *extensa* Sell. 1928 (= *clara* Till. 1928, Nr. 28), *Tillyardi* m. (= *clara* Till. Nr. 5265 new variety). *nova* m. (= *clara* Till. 1928, Nr. 5290, new var.), *simplex* m. (= *clara* Till. 1928, Nr. 5286, new var.), *major* Sell. (= *clara* Till. 1928, Nr. 1375), *Sellardsi* Till. 1928 (Nr. 5291), *ovata* Till. 1928 (nec Sellards!, Nr. 5215), *colorata* Till. 1928 (nec *ovata* Sell. Nr. 5317).

Genus: *Estadia* Sellards. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

arcuata Sell. (*Artinska clara* Till. pp.), *elongata* Sell. (= *Artinska clara* Till. 1928, pp.), *tenuis* Sell. (= *Artinska clara* Till. 1928, pp.), *altera* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, Nr. 5298, ? Nr. 5303), *inversa* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Nr. 5305), *maculipennis* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Nr. 5264. fig. 4. 59), *reducta* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Nr. 5296), *kansasia* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Nr. 5297. ? 5299. fig. 5 F), *aucta* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Nr. 5295), *Banneria* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, n. var. Fig. 5 D. Nr. 5302. ? Fig. 5 C. Nr. 5304), *tripunctata* Carpenter (1926. 443. t. 3. f. 3. t. 2. f. 2—4), *confusa* m. (= *Artinska clara*, *Lectrum anomalum* Till. 1928), nec Sellards, fig. 6 A. Nr. 5306, *pentamera* m. (= *Artinska clara* n. var. Till. 1928, fig. 6 B. Nr. 5300), ? *parva* Handl. (= Sellards, fig. 19. Hinterflügel).

? Genus: *Lectrum* Sell. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

anomalum Sell. Nr. 173. p. 167. fig. 28.

? Genus: *Prosaites* Sellards. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

compactus Sell., *secundus* Sell.

Genus: *Orta* Sellards. Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

ovata Sellards S. 168. f. 23. Nr. 295 et 190 (= *Artinska ovata* Till. 1928, pp.), *Tillyardiana* m. (= *Artinska ovata* Till. 1928, p. 332. f. 10.

Nr. 5323), *Sellardsiana* m. (= *Artinska ovata* Till. 1928, p. 332. f. 11. Nr. 5322), *quadrifida* m. (= *Artinska clara* Till. 1928, Nr. 5269), *reducta* m. (= *Artinska* Till. 1928, Nr. 5277).

Genus: *Lecorium* Sell. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
elongatum Sellards (nec Tillyard!).

Genus: *Paralecorium* m. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
parvum m. (= *Lecorium elongatum* Tillyard, p. 341. f. 16. Nr. 5270. 5276).

Genus: *Metalecorium* m. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
confusum m. (= *Lecorium elongatum* Tillyard 1928, fig. 17. Nr. 5272),
anomalum m. (= *Lecorium elongatum* Tillyard 1928, fig. 18. Nr. 5267),
? sp. (= *Lecorium* Tillyard 1928, Nr. 5275 und 5281).

Genus: *Stemma* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
elegans Sellards (= *Lecorium elongatum* Tillyard 1928, pp.), *extensa*
Sellards (= *Lecorium elongatum* Tillyard 1928, pp.).

Genus: *Sellardsia* Tillyard. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.
kansasensis Tillyard 1928, p. 443. fig. 19. 20. Nr. 5266), *separanda* m.
(= *Sellardia kansasensis* Till. 1928, fig. 21. Nr. 5278), *lecoriodes*
Tillyard, ? *abnormis* m. (= *Sellardsia kansasensis* Tillyard 1928,
Nr. 5268. p. 340).

F a m i l i a : *Palaeomantidae* (Handl.) Martynow. Oberer Perm,
Rußland.

Genus: *Palaeomantis* Handlirsch.

Schmidtii Handlirsch, Martynow 1927. t. 13. f. 5; *Martynowi* Handlirsch
(= *Schmidtii* pp. Martynow, 1927. t. 16. f. 2. t. 13. f. 1. Zool. Anz. f. 1);
furcata Handlirsch (= *Schmidtii* pp. Martynow 1927. t. 13. f. 2); *aequa-*
lis Martynow (1927. fig. 1 Text, ? t. 13. f. 3. 4. 6).

Genus: *Pseudomantis* Martynow.

minuta Martynow 1927, t. 16 (nec 14!). fig. 3; *incerta* Martynow
1927. t. 11. f. 3.

Genus: *Miomatoneura* Martynow.

frigida Mart. 1927. t. 11. f. 5. ? t. 14. f. 1; *rotundata* Martynow 1927.
t. 14. f. 2; *intermedia* Mart. 1927. t. 14. f. 4.

Genus: *Leptoneurula* Martynow.

insignis Mart. 1927. t. 8. f. 2. t. 14. f. 3; *analis* Mart. 1927. S. 78. f. 2.

F a m i l i a : *Delopteridae* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

Genus: *Delopterum* Sellards. Tillyard 1928.

minutum Sellards Tillyard (1928. 472. fig. 1); *Dunbari* Tillyard (1928.
473. f. 2. 3).

Genus: *Pseudelopterum* Martynow 1927 (= *Delopsocus* Tillyard 1928).

elongatus Sellards (Tillyard 1928. 475. f. 4. 5); *fasciatus* Tillyard (1928.
476. f. 6. 7); *latus* Sellards (Martynow 1927. 66; Tillyard 477. f. 8. 9).

Genus: *Permembia* Tillyard 1928.

delicatula Tillyard (1928. 479. f. 10. 11).

? Genus: *Urba* Sellards.

punctata Sellards. Unteres Perm, Kansas.

F a m i l i a: *Dinopsocidae* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

Genus: *Dinopsocus* Martynow.

arcuatus Martynow (1927. 39. t. 7. f. 2).

? Genus: *Idelopsocus* Zalesky.

tataricus Zalesky (1929. 17. f. 6).

Ordo: Blattariae Latr.

F a m i l i a: *Archimylacridae* Handl.

Genus: *Kunguroblattina* Martynow. Unteres Perm, Rußland.

arcuata Martynow.

Genus: *Dictyoblatta* Handl.

dresdensis Gein. Unteres Perm, Sachsen.

Genus: *Gondwanoblatta* Handl. Gondwanaschichten, Kaschmir.

reticulata Handlirsch.

Genus: *Dromoblatta* Handl. Unteres Perm, Deutschland.

sopita Scudder.

Genus: *Phauloblatta* Handl. Unteres Perm, Deutschland.

clathrata Heer; *porrecta* Geinitz.

Genus: *Aissoblatta* Handl. Unteres Perm, Rußland.

rossica Handlirsch, *orenburgensis* Handl.

Genus: *Phyloblatta* Handlirsch. Carbon und unteres Perm, Europa und Nordamerika.

Arten aus Deutschland und Böhmen: *ornatissima* Deichm.; *olyadica* Gein.; *Deichmülleriana* Handl.; *Stelzneri* Deichm.; *Deichmülleri* Gein.; *gracilis* Goldenb.; *Fritschii* Heer; *manebachensis* Goldenb.; *Purkynei* Handl.

Arten aus Nordamerika: *communis* Scudder; *macroptera* Handlirsch; *macilentata* Scudder; *mucronata* Scudder; *mediana* Scudder; *ovata* Scudder; *deducta* Scudder; *abdicata* Scudder; *uniformis* Scudder; *funeraria* Scudder; *lata* Scudder; *angusta* Scudder; *residua* Scudder; *cassvilleana* Handlirsch; *regularis* Handlirsch; *abbreviata* Handlirsch; *mactata* Scudder; *expugnata* Scudder; *obatra* Scudder; *elatior* Handlirsch; *dichotoma* Handlirsch; *fracta* Handlirsch; *arcuata* Handlirsch; *mortua* Handlirsch; *exsecuta* Scudder; *gratiosa* Scudder; *vulgata* Handlirsch; *virginiana* Handlirsch; *immolata* Scudder; *debilis* Handlirsch; *accubita* Scudder; *expulsata* Scudder; *macerata* Scudder; *imperfecta* Scudder; *secreta* Scudder; *concinna* Scudder; *Scudderiana* Handlirsch; *praedulcis* Scudder; *Rogi* Scudder; *dimidiata* Handlirsch;

rebaptizata Handlirsch; *pecta* Sellards; *Curtula* Handlirsch; *Wellingtoniana* Handlirsch; ? *permiana* Sellards; ? *Meieri* Scudder.

Genus: *Olethroblatta* Handlirsch. Oberes Perm, Deutschland und Nordamerika; unteres Perm, Deutschland.

minuta Guthörl (1930. 2. f. 1. 2).

Genus: *Liparoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
vata Scudder; *radiata* Scudder.

Genus: *Bradyblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
sagittaria Scudder.

Genus: *Amblyblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
lata Scudder.

Genus: *Compsoblatta* (Schlechtendal) Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.

Mangoldti (Schlechtendal) Handlirsch.

Genus: *Procoptoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.
Schusteri Handlirsch.

Genus: *Amoeboblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
permanenta Scudder.

Genus: *Distatoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
persistens Scudder.

Genus: *Exochoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
hastata Scudder.

Genus: *Acosmoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
permacra Scudder; *Eakiniana* Scudder.

Genus: *Penetoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
virginiensis Scudder; *rotundata* Scudder.

Genus: *Apempherus* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
complexinervis Scudder; *fossus* Scudder.

Genus: *Symphyoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
debilis Scudder.

Genus: *Pareinoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
expuncta Scudder; *compacta* Sellards; *Sellardsi* Handlirsch; *curvata* Sellards.

Genus: *Scudderula* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.
arcta Scudder.

Archimylacridae incertae sedis.

? Genus: *Limmatoblatta* Handlirsch. Oberer Perm, Kama, Rußland.
permensis Handlirsch.

? Genus: *Anomoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland.
Rückerti Goldenberg.

? Genus:

ampla (Schl.) Handlirsch (unterer Perm, Deutschland); *Rollei* Deichmüller (unterer Perm, Deutschland); *Geinitziana* Handlirsch (unterer Perm, Deutschland); *coriacea* Handlirsch (unterer Perm, Deutschland); *neuropteroides* Göppert (unterer Perm, Deutschland); *inculta* Scudder

(unteres Perm, Nordamerika); *eversa* Scudder (unteres Perm, Nordamerika); *virginica* Handlirsch (unteres Perm, Nordamerika); *cassvilleana* Handlirsch (unteres Perm, Nordamerika); *aequa* Scudder (unteres Perm, Nordamerika); *acompecta* Handlirsch (unteres Perm, Nordamerika).

? Genus: *Sardyclatta* Zalesky. Oberes Perm, Rußland.

Tithvinskii Zalesky (1928. 387. f. 1. Taf. 26 et 1929. 8. f. 2) (Hinterflügel).

? Genus: *Tamacblatta* Zalesky. Oberes Perm, Rußland.

bachkirica Zalesky (1929. 11. f. 3) (Hinterflügel).

F a m i l i a: *Spiloblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Sysciophlebia* Handlirsch. Unterer Perm, Deutschland und Nordamerika.

Arten aus Deutschland: *Frankei* Fritsch; *ilfeldensis* (Schlechtend.) Handl.; *elongata* Scudder; *weissigensis* Geinitz.

Arten aus Nordamerika: *invisa* Scudder; *recidiva* Scudder; *patiens* Scudder; *occulta* Scudder; *diversipennis* Scudder; *Cassvici* Scudder; *fenestrata* Handlirsch; *guttata* Scudder; *triassica* Scudder.

Genus: *Dicladoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.

defossa Scudder; *marginata* Scudder.

Genus: *Spiloblattina* Scudder. Unterer Perm, Nordamerika.

Gardineri Scudder; *perforata* Handlirsch.

Genus: *Arrhythmoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.

detecta Scudder; *scudderiana* Handlirsch.

? Genus. Unterer Perm, Deutschland und Amerika.

Mahri Goldenberg (Deutschland); ? *aperta* Scudder (Nordamerika); *balteata* Scudder (Nordamerika); *triassica* Scudder (Nordamerika); *Gardinerana* Handlirsch (Nordamerika).

F a m i l i a: *Neorthroblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Neorthroblattina* Scudder. Unterer Perm, Nordamerika.

albolineata Scudder.

F a m i l i a: *Poroblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Poroblattina* Scudder. Unterer Perm, Nordamerika.

arcuata Scudder; *Lakesii* Scudder.

F a m i l i a: *Mesoblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Neuroblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.

rotundata Scudder; *Lakesii* Scudder.

Genus: *Epheoblatta* Handlirsch. Unterer Perm, Nordamerika.

attenuata Scudder.

Genus: *Scutinoblattina* Scudder. Unteres Perm, Nordamerika.
Brongniarti Scudder.

Familia: *Diechoblattinidae* Handlirsch.

Genus: *Nepioblatta* Handlirsch. Unteres Perm, Nordamerika.
intermedia Scudder.

Genus: *Brephoblatta* Handlirsch. Unteres Perm, Nordamerika.
recta Scudder.

Familia: *Proteremidae* Handlirsch.

Genus: *Proterema* Handlirsch. Unteres Perm, Böhmen.
rarinervis Göppert.

Blattariae incertae sedis.

Unteres Perm, Deutschland: *lebachensis* Goldenb.; *constricta* (Schlecht.) Handl.; *Goldenbergi* Mahr; *oligoneuria* Handlirsch; *multifida* Handlirsch; *Reisi* Handlirsch; sp. Handlirsch; unteres Perm, Italien: *Canavarii* Handlirsch; unteres Perm, Nordamerika: *perita* Scudder; *exigua* Scudder; *coloradensis* Handlirsch; *schematica* Handlirsch; *debilis* Handlirsch; *parva* Handlirsch; *dyadica* Handlirsch; *instructiva* Handlirsch; *latipennis* Handlirsch; *Banneria* Handlirsch; *Wellingtonia* Handlirsch.

Ordo: Corrodentia (= Copeognatha).

Unterordnung: *Permopsocida* Tillyard (1926). Unteres Perm, Kansas, Nordamerika.

Familia: *Psocidiidae* Tillyard (1926).

Genus: *Dichentomum* Tillyard (1926. p. 320).
tinctum Tillyard (1926. 320. f. 3); *complexum* Carpenter (1926. 440. t. 2. f. 1. t. 3. f. 2).

Genus: *Psocidium* Tillyard (1926).
permianum Tillyard (1926. 322. f. 4); *abnormale* Tillyard (1926. 324. f. 5. 6); *robustum* Tillyard (1926. 326. f. 7). *kansasense* Tillyard (1926. 328. f. 8. 9); *minimum* Tillyard (1926. 330).

Genus: *Chaetopsocidium* Tillyard (1926).
Sellardsi Tillyard (1926. 332. f. 10).

Genus: *Metapsocidium* Tillyard (1926).
loxoneurum Tillyard (1926. 333. f. 11; Martynow 1927. t. 7. f. 3).

Genus: *Pentapsocidium* Tillyard (1926).
indistinctum Tillyard (1926. 335. f. 12).

Genus: *Permentomum* Tillyard (1926).
tenuiforme Tillyard (1926. 336. f. 13).

F a m i l i a : *Permopsocidae* Tillyard (1926).Genus: *Progonopsocus* Tillyard (1926).*permianus* Tillyard (1926. 338. F. 1 B. et 14); *pusillus* Tillyard (1926. 339).Genus: *Permopsocus* Tillyard (1926).*latipennis* Tillyard (1920. 340. f. 1 C et 15); *congener* Tillyard (1926. 341. f. 16; Martynow 1927. t. 7. f. 4); *Enderleini* Tillyard (1926. 342. f. 17. 18).Genus: *Ancylopsocus* Tillyard (1926).*insolitus* Tillyard (1926. 345. f. 1 D et 19).Ordo: *Protocoleoptera* Tillyard (1924).F a m i l i a : *Protocoleidae* Tillyard (1924). Oberes Perm, N.S.W.-Australien.Genus: *Protocoleus* Tillyard (1924).*Mitchelli* Tillyard (1924. 434. t. 46. f. 5. Text-Fig. 3; Handlirsch).Ordo: *Coleoptera*.F a m i l i a : *Permophilidae* Tillyard (1924). Oberes Perm, Australien.Genus: *Permophilus* Tillyard. *Pincombei* Tillyard (1924. 430. f. 1); ? *minor* Tillyard (1924. 431).F a m i l i a : *Permosynidae* Tillyard (1924). Oberes Perm, Australien.Genus: *Permosyne* Till.*belmontensis* Till. (1924. 433 f. 2. t. 14. f. 1); *affinis* Till. (1924. 433. t. 14. f. 2); *Mitchelli* Till. (1924. 433. t. 14. f. 3); *Pincombeae* Till. 1924. 433. t. 14. f. 4).

F a m i l i a : ? Oberes Perm, Rußland.

Genus: *Elateridopsis* Zalessky.*permiensis* Zalessky (1929. 29).Ordo: *Megaloptera*.F a m i l i a : *Permosialidae* Martynow (1927). Oberes Perm, Rußland.Genus: *Permosialis* Martynow.*paucinervis* Martynow (1927. 94. t. 8. f. 5. t. 15. f. 3); *lata* Martynow (1927. 95. t. 18. f. 1).Ordo: *Neuroptera* (L.) Handl.F a m i l i a : *Prohemerobiidae* Handlirsch + ? *Protomecoptera* Till. pp. + *Sialidopsidae* Zalessky + *Palaemerobiidae* Mart. + *Permithonidae* Tillyard.Genus: *Sialidopsis* Zalessky. Unteres Perm, Kargala, Rußland.*kargalensis* Zalessky (1926. 76. f. 1. 2. t. 3. 4; 1928. 694. f. 1. 2. t. 37. 38).Genus: *Palaemerobius* Martynow. Oberes Perm, Kama, Rußland.*proavitus* Martynow (1927. 86. f. 3. t. 8. f. 3. 4. t. 15. f. 2).

Genus: *Eopsychopsis* Martynow. Oberes Perm, Kargala, Rußland.
permiana Martynow (1927. 92. t. 15. f. 1).

Genus: *Permithone* Tillyard. Oberes Perm, N.S.W., Australien.
Belmontensis Tillyard (1922. 289. f. 6. t. 33. f. 3; 1926. 278); *oliar-*
coides Tillyard (1926. 278. f. 14).

Genus: *Permorapisma* Tillyard. Oberes Perm, N.S.W., Australien.
biserialis Tillyard (1926. 279. f. 15. t. 16. f. 6); *triserialis* Tillyard
(1926. 279. f. 16).

Genus: *Permosmylus* Tillyard. Oberes Perm, N.S.W., Australien.
Pincombeae Tillyard (9. 26. 281. f. 17).

Genus: *Permopsychops* Tillyard. Oberes Perm, N.S.W., Australien.
Belmontensis Tillyard (1926. 281. f. 18).

? Genus: *Aphryganoneura* Tillyard. Oberes Perm, Australien.
anomala Tillyard (1926. t. 16. f. 5).

Ordo: *Panorpatae* Brauer (= *Mecoptera*) (= *Mecoptera*, *Eumecoptera*, *Proto-*
mecoptera, *Paramecoptera*, Tillyard).

Familia: *Permomeropidae* Handl. = *Protomeropidae* (Tillyard pp.).
Oberes Perm, Australien.

Genus: *Permomerope* Tillyard (1926. 275).
australis Till. (1926. 275. fig. 13).

? Familia: *Tillyarditidae* m. Oberes Perm, Australien (= *Archipanor-*
pidae + *Mesochoristidae* pp. Tillyard).

Genus: *Tillyardites* m. (= *Archipanorpa* pp. = *Mesochorista* pp. Till.),
Bairdae Tillyard (= *Archipanorpa* ? *Bairdae* Tillyard (1922. 284. t. 33.
f. 1) = *Parachorista Bairdae* Tillyard (1926. 275).

Familia: *Platychoristidae* Carpenter (1930). Unteres Perm. Kansas.
(= *Protomeropidae* Tillyard + *Permopanorpidae* pp. Tillyard 1926).

Genus: *Platychorista* Till. (+ *Protomerope* Till. 1926).
venosa Tillyard (= *Platychorista venosa* Till. 1926. 154. f. 16 + *Proto-*
merope permiana Till. 1926. 158. f. 18, = *Platychorista venosa* Carpen-
ter 1930. 78. t. 3. f. 1. t. 4. f. 2).

Familia: *Belmontiidae* Till. (1919). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Belmontia* Tillyard (1919).
Mitchelli Till. (1919. 234. t. 12. 13; 1926. 277).

Familia: *Parabelmontiidae* Till. (1922). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Parabelmontia* Till. (1922).
permiana Till. (1922. f. 3. t. 33. f. 2.; 1926. 277).

F a m i l i a: *Permopanorpidae* Tillyard (1926, pp., Carpenter 1930, pp.)
Handlirsch. Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Permopanorpa* Tillyard 1926. Carpenter 1930.

formosa Till. (1926. 144. f. 1. 7. Carpenter 1930. 90); *inaequalis* Till. (1926. 145. f. 8 = *inaequalis* Carp. 1930. 87. pp.); *tenuis* Till. (1926. 146. f. 9 + *inaequalis* Carp. 1930 pp.); *gracilis* Till. (1926. 147. f. 2. 10 = *inaequalis* Carp. 1930 pp.); *Schucherti* Till. (1926. 148. f. 11, Carpenter 1930. 91); *Dunbari* Till. (1926. 149. f. 12, = *inaequalis* Carp. 1930. 87. pp.); *Sellardsi* Till. 1926. 150. f. 13. = *inaequalis* Carp. 1930. pp.); *Raymondi* Carpenter (1926. 438).

F a m i l i a: *Protopanorpidae* m. (= *Permopanorpidae* pp. Till. Carpenter). Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Protopanorpa* Tillyard (= *Protopanorpa* Till. 1926. pp. Carpenter 1930).

permiana Tillyard (1926. 151. f. 14. 15. Carpenter 1930).

F a m i l i a: *Parachoristidae* m. (= *Mesochoristidae* pp. Till. 1926). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Parachorista* Tillyard (1926. 273. pp.).

Pincombeae Tillyard (1926. 273. f. 10. t. 15. f. 3); *warnerensis* Tillyard (1926. 273. f. 11).

? Genus: *Tillyardina* m. (= *Parachorista* Till. 1926. pp.).

splendida Tillyard (1926. 274. 12. t. 16. f. 4).

F a m i l i a: *Cladochoristidae* m. (= *Mesochoristidae* Till. 1926 pp.). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Cladochorista* Tillyard (1926. 272.) *belmontensis* Tillyard (1926. 272. f. 9).

F a m i l i a: *Agetopanorpidae* Carpenter (1930). Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Agetopanorpa* Carpenter 1930.

maculata Carpenter 1930. 97. t. 2. f. 1. t. 5. f. 4.

F a m i l i a: *Petromantidae* m. (= *Palaeomantidae* Handl. pp. = *Permopanorpidae* pp. Martynow). Oberes Perm, Rußland.

Genus: *Petromantis* Handlirsch (1904. = Martynow 1927 pp.).

rossica Handlirsch 1904. Martynow 1927. 100.

Genus: *Martynowiella* m. (= *Petromantis* Martynow 1928 pp.).

borealis Martynow (1927. 100. t. 17. f. 1); *similis* Martynow (1927. 101. t. 17. f. 2. 3); *kamensis* Martynow (1927. 99. t. 17. f. 4).

Genus: *Kamopanorpa* Martynow (1927).

lata Martynow (1927. 101. t. 17. f. 5).

Familia: *Protochoristidae* m. (= *Permopanorpidae* Tilly. 1926. Carp. 1930 pp.). Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Protochorista* Tillyard (1926, Carp. 1930).

pentaclada Tillyard 1926. 141. f. 6 (= *tetraclada* Carp. 1930 pp.);

tetraclada Tillyard 1926. 141. f. 5 (= *tetraclada* Carp. 1930 pp.).

Familia: *Permochoristidae* m. (= *Mesochoristidae* Tilly. 1926 pp.). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Permochorista* Tillyard (1917. 1926 pp.).

australica Tillyard (1917. 733. 1926. 268); *Mitchelli* Tillyard (1917.

734. 1926. 268); *jucunda* Tillyard (1926. 268. f. 1. t. 15. f. 1); *Pincombei*

Tillyard (1926. 269. f. 3); *angustipennis* Tillyard (1926. 270. f. 4);

Osbornei Tillyard (1926. 271. f. 5. 6); *sinuata* Tillyard (1926. 287. f. 4.

1926. 272); *affinis* Tillyard (1922. 288. f. 5. t. 34. f. 7. 1926. 272);

inaequalis Tillyard (1926. 272. f. 7); *Belli* Tillyard (1926. 272. f. 8).

Genus: *Permochoristella* m. (= *Permochorista* Till. 1926. pp.).

Collinsi Tillyard (1926. 269. f. 2. t. 15. f. 2).

Familia: *Lithopanorpidae* Carpenter (1930) (= *Permopanorpidae* Tillyard pp.). Unteres Perm von Kansas.

Genus: *Lithopanorpa* Carpenter 1930 (= *Protopanorpa* Tillyard pp.).

pusilla Tillyard (= *Protopanorpa pusilla* Tillyard (1926. 153. f. 15

= *Lithopanorpa pusilla* Carpenter 1930. 96. t. 2. f. 4. t. 5. f. 3).

Familia: *Anormochoristidae* Tillyard 1926. Carpenter 1930 (= *Permopanorpidae* Tillyard 1926 pp.). Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Anormochorista* Tillyard 1926.

oligoclada Tillyard (1926. 156. f. 3. 17. Carpenter 1930. 95).

? Familia: *Idelopanorpidae* Zalesky 1929. Oberes Perm, Rußland.

Genus: *Idelopanorpa* Zalesky 1929. 18.

elegans Zalesky 1929. 18. f. 17.

? Familia: *Permotipulidae* m. (= *Diptera* pp. Tillyard 1929). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Permotipula* Tillyard.

patricia Tillyard (1929. 3. fig. 1).

Ordo: Protohemiptera Handlirsch.

F a m i l i a: *Eugereonidae* Handlirsch. Unteres Perm, Deutschland.

Genus: *Eugereon* Dohrn. *Böckingi* Dohrn.

Ordo: Palaeohemiptera Handlirsch.

F a m i l i a: *Prosbolidae* Handlirsch (= *Prosbolidae* Mart. pp. 1927). Oberes Perm, Rußland und ? Australien.

Genus: *Prosbole* Handlirsch (Martynow 1927. pp.). Oberes Perm, Rußland.
hirsuta Handlirsch; *elongata* Martynow (1927. 16. t. 1. f. 3); *ideliana* Zalesky (1929. t. 22. f. 10).

Genus: *Mitchelloneura* Tillyard (1921). Oberes Perm, Australien.
permiana Tillyard (1921. 414. f. 1. t. 35. f. 1, Martynow 1927. 18. t. 3. f. 4).

Ordo: Homoptera Latr., Westwood, Handlirsch.

Subordo: Cicadariae Latr. (= Auchenorrhyncha auct.).

F a m i l i a: *Permoglyphidae* Handlirsch (= *Prosbolidae* Till. 1926. pp.). Oberes Perm, Australien.

Genus: *Permoglyphis* Tillyard (1926).
belmontensis Till. (1926. 22. f. 19).

Genus: *Permodiphthera* Tillyard (1926).
robusta Tillyard (1926. 24. f. 20); *dubia* Tillyard (1926. 24. f. 21).

F a m i l i a: *Archescytinidae* Tillyard (1926). Unteres Perm, Kansas.

Genus: *Archescytina* Tillyard (1926).
permiana Tillyard (1926. 386. f. 1. 4).

Genus: *Permoscytina* Tillyard (1926).
kansasensis Tillyard (1926. 387. f. 2. 5); *Muii* Tillyard (1926. 389. f. 3. 6).

F a m i l i a: *Scytinopteridae* Handlirsch. Oberes Perm, Rußland.

Genus: *Scytinoptera* Handlirsch (Martynow, Zalesky pp.).
Kokeni Handlirsch; *Martynowi* Handlirsch (= *Kokeni* Mart. 1927. 29. t. 16. f. 1); *maculata* Martynow (1927. 31. t. 4. f. 3. t. 5. f. 5. t. 6. f. 2); *similis* Martynow (1927. 33. t. 4. f. 4); *obliquo-ovata* Martynow (1927. 32. t. 6. f. 1).

Genus: *Permocicada* Martynow (1927).
umbrata Martynow (1927. 20. t. 2. f. 1. t. 4. f. 2); *nigronevosa* Martynow (1927. 21. t. 3. f. 2); *idelensis* Zalesky (1929. 24. f. 11); *similis* Zalesky (1929. 25. f. 12).

Genus: *Sojanoneura* Martynow (1927). *Edemskii* Martynow (1927. 23. t. 2. f. 2. t. 4. f. 1); *elytrata* Martynow (1927. 25. t. 6. f. 4); ? *proxima* Martynow (1927. 26. t. 3. f. 1); ? sp. Martynow (1927. 27); *kazanensis* Zalessky (1929. 26. f. 13).

Genus: *Scytinopterula* m. (= *Scytinoptera* pp. Zalessky).
curta Zalessky (1929. 28. f. 14).

? Genus: *Anomoscyta* Martynow (1927).
reducta Martynow (1927. 34. t. 6. f. 3).

? Familia: *Fulgoridae* (auctor.).

Genus: *Orthoscytina* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
Mitchelli Tillyard (1926. 10. f. 4); *quinquimedia* Tillyard (1926. 11. f. 5); *indistincta* Tillyard (1926. 11. f. 6); *subcostalis* Tillyard (1926. 11. f. 7); *irregularis* Tillyard (1926. 12. f. 8); *belmontensis* Tillyard (1926. 13. f. 9); *obliqua* Tillyard (1926. 13. f. 10); *Pincombei* Tillyard (1926. 14. f. 11); *tetraneura* Tillyard (1926. 15. f. 12).

Genus: *Stenoscytina* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
australiensis Tillyard (1926. 16. f. 13).

Genus: *Homaloscytina* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
plana Tillyard (1926. 16. f. 14).

Genus: *Elliptoscarta* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
ovalis Tillyard (1926. 17. f. 15).

? Familia: *Procercopidae* Handlirsch.

Genus: *Permoscarta* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
Mitchelli Tillyard (1926. 19. 1918. 726. f. 2); *trivenulata* Till. (1926. 18. f. 17).

? Familia: *Jassidae* (auct.).

Genus: *Permojassus* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
australis Tillyard (1926. 7. f. 2.) (nec f. 3.).
? *dubius* Tillyard (1926. 8.).

Cicadariae (Auchenorhyncha) inc. sed.

Genus: *Actinoscytina* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.
belmontensis Tillyard (1926. 18. f. 16.).

Genus: *Prosbolina* m. (= *Prosbola* pp. Martynow 1927). Oberes Perm, Rußland.
biexcisa Martynow (1927. 17. t. 2. f. 4. t. 3. f. 3.).

Genus: *Permojassula* m. (= *Permojassus* Till. pp.). Oberes Perm, Australien.
australis Till. (= *Permojassus australis* Till. (1926. f. 3.).

Genus: *Permodiphtheroides* Martynow (1927). Oberes Perm, Rußland.
dubitans Martynow (1927. 37. t. 7. f. 1.).

Genus: *Permocixius* Martynow (1927). Oberes Perm, Rußland.

kazanensis Martynow (1927. 35. t. 12. f. 1).

? „Body of a Scytinopterid“ Tillyard. Oberes Perm, Australien. 1926, 20. f. 18.

Subordo: Psyllides.

Familia: *Permopsyllidae* Tillyard.

Genus: *Permopsylla* Tillyard (1926). Unterer Perm, Kansas.

americana Till. (1926. 391. f. 7).

Genus: *Protopsyllidium* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.

australe Tillyard (1926. 26. f. 24).

Genus: *Permopsyllidium* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.

Mitchelli Tillyard (1926. 28. f. 25); *affine* Tillyard (1926. 28. f. 26).

? Genus: *Permothea* Tillyard (1926). Oberes Perm, Australien.

latipennis Tillyard (1926. 28. f. 27).

Hemiptera incertae sedis:

? Familia: *Pincombeidae* Tillyard. Oberes Perm, Australien.

Genus: *Pincombea* Tillyard (1922. 282).

mirabilis Tillyard (1922. 282. f. 2. t. 34. f. 4).

? Familia: *Lophioneuridae* Tillyard. Oberes Perm, Australien.

Genus: *Lophioneura* Tillyard (1921).

ustulata Tillyard (1921. 418. f. 3. t. 35. f. 2).

„Clavus of a large Homopteron“. Tillyard. Oberes Perm, Australien. Tillyard. 1926. 27. fig. 22.

Insecta incertae sedis.

Genus: *Thnetodes* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

craticus Martynow (1927. 5. t. 2. f. 3).

Genus: *Spongoneura* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

incerta Martynow (1927. 6. t. 1. f. 2).

Genus: *Atava* Sellards. Unterer Perm, Kansas, Nordamerika.

ovata Sellards.

Genus: *Orthoneurites* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

regularis Martynow (1927. 49. t. 12. f. 4).

Genus: *Atactophlebia* Martynow. Oberes Perm, Rußland.

termitoides Martynow (1927. 51. t. 5. f. 1. t. 10. f. 1).

Aus dem Oberen Perm Rußlands wurden außerdem erwähnt:

Gen.? Spec.? „?Oedischiiidae“ Martynow (1927. 102. t. 18. f. 3).

Gen.? Spec.? „Homalophlebiidae?“ Martynow (1927. 102. t. 10. f. 2).

Gen.? Spec.? „?Protorthoptera“ Martynow (1927. 102. t. 18. f. 5).

- Gen.? Spec.? „?Protorthoptera“ Martynow (1927. 102. t. 18. f. 4).
 Gen.? Spec.? „?Hadentomidae“ Martynow (1927. 102. t. 10. f. 3).
 Gen.? Spec.? „?Neuroptera“ Martynow (1927. 103. t. 18. f. 2).
 Gen.? Spec.? Ob. Perm, Rußland. Martynow 1927. t. 11. f. 6 (Hinterflügel).
 Genus? *Palaeomantopsis* Martynow. Oberes Perm, Rußland.
 furcatella Martynow 1927. 83. t. 11. f. 4.
 Genus: *Haplopterum* Martynow. Oberes Perm, Rußland.
 majus Martynow 1927. 84. t. 11. f. 2. t. 5. (Gehört entweder zu Protorthopt. oder Protoblattoiden. Hinterflügel.)
 Genus: *Tscholmanvissia* Zalessky. Oberes Perm, Rußland.
 Noinskii Zalessky (1929. 20. f. 8). Als Protohemipteron beschrieben.
 Genus: *Kamaites* Zalessky. Oberes Perm, Rußland.
 mirabilis Zalessky (1929. 21. fig. 9). Als Protohemipteron beschrieben.
- F a m i l i a: *Pruvostitidae* Zalessky. Oberes Perm, Rußland.
 Genus: *Pruvostites* Zalessky.
 takhtachurensis Zalessky 1928. 381. fig. t. 25. (Wird als Neuropteron gedeutet.) 1929. 13. f. 5.
- ? F a m i l i a: *Permofulgoridae* Tillyard. Oberes Perm, Australien.
 Genus: *Permofulgor* Tillyard.
 belmontensis Tillyard (1917. 730. f. 3).
 indistinctus Tillyard (1922. 280. f. 1).
- ? F a m i l i a: *Ideloblattidae* Zalessky. Oberes Perm, Rußland.
 Genus: *Ideloblatta* Zalessky.
 rossica Zalessky 1929. 12. fig. 4.
- ? F a m i l i a *Jurinidae* Zalessky. Oberes Perm, Rußland.
 Genus: *Jurina* Zalessky.
 scutulata Zalessky. 1929. 29. f. 15.
 Genus: *Sphalmatoblattina* Handl. Unterer Perm, Thüringen.
 latinervis Heer.
 Genus: *Alienus* Handl. Unterer Perm, Deutschland.
 lebachensis Goldenberg.
 Genus: *Cercopyllis* Scudder. Unterer Perm, Colorado.
 justiciae Scudder; *delicatula* Scudder; *adolescens* Scudder.
 Gen.? spec.? Nr. 25—32. Oberes Perm, Australien. Tillyard (1917), ? wohl später beschrieben.
 „*Blattina*“ *splendens* Göppert. Unterer Perm, Böhmen.
 „Abundant Insects.“ Perm, Brasilien. Oliveira. Bull. Mus. Comp. Zool. LVI (1) 1912. p. 47. Noch immer nicht beschrieben!

Literatur zu den palaeozoischen Insekten und zum allgemeinen Teil.

Bezüglich der älteren Literatur siehe auch Handlirsch, *Fossilium Catalogus, Insecta palaeozoica*, Berlin 1922, Seite 4 ff.

Die Literatur über Trilobiten, Arachniden etc. wurde hier nicht vollständig zitiert und ist aus den Werken von Versluys-Demoll und Raymond zu ersehen.

Bather, F. A., *Guide to the fossil invertebrates* (The Geol. Dep. Brit. Mus. 1907).
Beecher, C. E., *On the thoracic legs of Triarthrus* (Amer. Journ. Sc. Vol. 46, H. 3, 1893).

Beede, J. W. and Rogers, A. F., *Coal Measures faunal studies* (Univ. Geol. Surv. Kansas IX, 1908, p. 318—380).

Berlese, A., *Gli Insetti*, Milano, 1909, 1925.

Bolton, Herb., *The Palaeontol. of the Lancashire Coal Meas.* (Trans. Manch. geol. Soc. Vol. 28, 1904, p. 378, 578, 668).

— Notes on the Geol. Horiz. and Palaeont. of the Soap-stone Red in the Lower Coal Meas. near Colne, Lancashire. (Geol. Mag. II, H. 5, 1905, p. 433—437.) (Schon in Bolton 1921 benützt.)

— On some insects from the Brit. coal meas. (G. J. G. S. 72, 1917, p. 43—62).

— Notes from the Manchester Mus. No. 23. II. The Mark Stirrup Collection of foss. Ins. from Commentry. (Manchest. Mus. Public. No. 80, 1917, 32 pp., 5 pl.).

— A monogr. of the foss. Ins. of the Brit. Coal. Meas. (London, Palaeontogr. Soc., Pt. I., 80 pp., 4 pl., 1921; Pt. II; VIII. 75 pp., 6 pl., 1922).

— On a new form of Blattoid from the Coal Measures of Dean. (Quart. Journ. Geol. Soc. LXXX, 1924, p. 17—20.)

— Insects from the Coal Measures of Commentry. (London Brit. Mus. Foss. Ins. Nr. 2, 1925, p. 56, 3. Taf.).

Brun, P. de, et Vedel, L., *Etude Géol. et Pal. des environs de Saint Ambroix (Gard)* (Bull. Soc. Et. Sc. nat. Nimes. 1909/10, T. 37 p. 100, T. 38, p. 26).

Carpenter, F. M., *Fossil Insects from the lower Permian of Kansas.* (Bull. Mus. Comp. Zool. LXVII, H. 13, 1926, p. 437—444, t. 1—3).

— A fossil Insect from the lower Permian of the Grand Canyon. (Proc. U. S. Nat. Mus. LXXI, H. 23, 1927, p. 1—4).

— A new Protodonatan from the Grand Canyon. (Psyche. XXXV, H. 3, 1928, p. 188—190, t. 5).

— The lower permian Insects of Kansas. Part. I. Introduction and the Order Mecoptera. (Bull. Mus. Comp. Zool. LXX, H. 2, 1930, p. 68—101, 5. Taf.).

Clarke, J. M. u. Ruedemann, R., *The Eurypterida of New York.* (N. Y. State Mus. Mem. 14, 1912).

Cockerell, T. D. A., *Fossil Insects.* (Entom. News XXXV, 1924, p. 28—30). (Referat über Handlirsch mit Notizen über Palaeoz. Mesoz. u. Tert. Insekten).

— British fossil Insects. (Pr. U. S. nat. Mus. Vol. 49, 1915, p. 469—499).

Crampton, G. C., *The evolution of the arthropods.* (Amer. Nat. Vol. 53, 1919, p. 143).

— The probable ancestors of Insects and Myriopods. (Canad. Ent. L. 1918, p. 285—288).

— ? wo, wann? Nennt die Paratrachoptera Tilly. Protodiptera. (cf. Till. 1929 Nature. p. 1).

Dollo, L., *La paleontologie éthologique.* (Bull. Soc. Belge de Geol. Mem. Vol. 23, 1909.)

Drake, H. C. and Sheppard, Th., *Classified List of Organ. Rem. from the Rocks of the East Riding of Yorkshire.* (Proc. Yorkshire geol. Soc. N. S. Vol. 17, 1910, p. 4—71).

Dunbar, C. O., *Kansas Perm. Ins. II. Xiphosura.* (Amer. Journ. Sc. V, 1923, p. 443—454, t. 2.)

— *Antennae in Olenellus getzi* n. sp. Amer. Journ. Sc. IX, 1925, p. 303—308).

Fedotov, D., *On the Relations between the Crustacea, Trilobita, Merostomata and Arachnida.* (Bull. Acad. Sc. Russ. 1924, p. 383).

Felix, Johannes, Die Leitfossilien. Leipzig 1906.

Guthörl, P., Eine neue Insektenart aus den Lebacher Schichten des Saarbrücker Rotliegenden. 1930, 3 pp., 2 Fig.).

— Neue Insektenfunde aus dem Saarcarbon. Neue Jahrb. Mineral. (Beilage-Band 64, Abt. B., 1930, p. 147—164, Taf. 11.)

Handlirsch, Ant., Handbuch der Zoologie (Kükenthal-Krumbach) (Allg. Einleitung in die Naturg. der Gliederfüßer III, 1926. Insecta. IV. 1926).

— Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pars 16. Insecta palaeozoica. Berlin 1922. 230 pp.

— Insekten in Steinmann's Einführung in die Palaeontologie 1907.

— Fossil Insects and the development of the class Insecta (Pop. Sci. Monthly LXX, 1907, p. 55—62.)

— Zur Palaeontologie und Phylogenie der Insekten. (Zeitschr. f. Indukt. Abstammungsl. I, 1909, p. 238—252).

— Über fossile Insekten. (1. Congr. d'Entomol. Brüssel. [1910] 1911, p. 177—184, t. 6—10).

— Chapter on Insecta (Zittel-Eastmann's „Palaeontology“, 1913, p. 794—822).

— Die Bedeutung der foss. Ins. für die Geologie. (Mitt. Geol. Ges. Wien III, 1910, p. 503—522, t. 21).

— Insekten-Palaeontologie in Handwörterb. der Naturw. V. Jena 1913, p. 512—518).

— Rekonstruktionen palaeozoischer u. mesozoischer Insekten. (Verh. VIII. Int. Zool. Kongr. Graz 1910 [1912], p. 668—671).

— Einige interessante Kapitel der Palaeo-Entomologie. (Verh. zool. bot. Ges. Wien, LX, 1910, p. [160]—[185]).

— Beiträge zur exakten Biologie. (Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wien CXXII, H. 1, 1913, 121 pp.)

— Über einige Beziehungen zwischen Palaeontologie, geogr. Verbreitung u. Phylogenie der Insekten. (Trans. 2. Entom. Congr. Oxford [1912] 1913, p. 248—270, t. 11—13).

— Revision der palaeozoischen Insekten. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. 96, 1919, p. 513—592).

— Beiträge zur Kenntnis der palaeoz. Blattarien. (S.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Vol. 129, 1920, p. 431—461).

Hatch, M. H., Tillyard on Permian Coleoptera. (Bull. Brooklyn Ent.-Soc. XXI, H. 5, 1926, p. 193. (Nichts neues.)

— Palaeocoleopterology. (Bull. Brookl. Ent. Soc. XXI, H. 4, 1926, p. 137—144).

Heilprin, A., The geographical and geological Distribution of Animals. (Inter. Sci. Series. Lond. 1887).

Hirst, St. et Maulik, S., On some Arthropod Remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). (Geolog. Magaz. LXIII, 1926, p. 69—71, t. 6, 7).

Henricksen Kai, L., The segmentation of the Trilobites Head. (Meddel. Dansk. geol. Foren, VII, 1926).

— Critical notes upon the cambrian Arthropods described by Walcott. (Vidensk. med. Dansk. naturh. Foren V. 26, 1928).

Heymons, R., Über Morphologie u. verwandtschaftl. Beziehungen des Xenusion Anserwaldae Pomp. aus dem Algonkium. (Zeitschr. Morph. Oekol. der Tiere, Bd. 10, H. 2/3, 1928).

Hohn, G. in T. G. Halles Arbeit über Falklandsinseln (sec. Tillyard 1928, p. 55).

Holmgren, N., Zur vergl. Anat. des Gehirnes. (Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl., Vol. 56, nr. 1, 1916).

Horwood, A. R., A Contribution to the Palaeontology of the North Derbyshire and Notts Coalfield. (55. ann. Rep. Trans. Nottingham. Nat. Soc., 1908, p. 38).

- Hutchinson, George Ewelyn, Restudy of some Burgess-shale Fossils. (Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 78, H. 11, 1930, p. 1—24, 1 Taf., 1930).
- Karny, H., Zur Systematik der Orthopteroiden Insekten. (Treubia 1921, p. 163—269).
- Kirkaldy, G. W., Notes on the ancestry of the Hemiptera. (Proc. Hawaiian Ent. Soc. II, 1910, p. 116—118).
- (Krause, E.), Sterne, Carus, Die Insekten der Steinkohlenzeit. (Prometheus, VII, 1896, p. 550, 561).
- Krausse, A., Hexapodologische Notizen. (Arch. f. Nat. Jahrg. 87, A. (10) 1921. Laspegresia für Laspegresia Hdl.).
- Krausse, A. u. Wolff, M., Eine Übersicht über die bisher aufgestellten fossilen u. rezenten Insektenordnungen. (Arch. f. Naturg., Jahrg. 85, A., H. 3, 1920, p. 151—171).
- Lameere, A., La metabolie des Ins. (Rev. gener. des Sciences pures et appl. Paris 1916, p. 370).
- Note sur les Insects houillers de Commeny. (Bull. Soc. Zool. Fr. XLII, 1917, p. 27—37).
- Etudes sur l'Evolution des Ephemeres. (Bull. Soc. zool. Fr. XLII, 1917, p. 41—59, 61—81).
- Paleodictyopteres et Subulicornes. (Bull. Soc. Ent. Fr. 1917, p. 101—104).
- Holometaboliques du Houiller. (Bull. Soc. Ent. Fr. 1917, p. 268—270).
- Revision sommaire des Insects fossiles du Stéphanien de Commeny. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris XXIII, 1917, p. 141—200).
- La vie des Ins. aux temps primaires. (Rev. gen. Sc. 1918, p. 5, 15. Jänner).
- Breyeria borinensis, un protohémiptère (Ann. Soc. ent. Belg. LIX, 1919, p. 18).
- Sur la nervation alaire des Insectes. (Bull., Sc. Acad. Roy. Belg. 38—49, 1922. Übersetzt von Brues, Psyche 1923, XXX, p. 123—132.)
- Lengerken, H. v., Über Widerstandsfähigkeit organischer Substanzen gegen natürliche Zersetzung (Biol. Cbl. XLIII, 1923, p. 546—555).
- Lindstroem, G., Researches on the visual organs of the Trilobites. (K. Sv. Vet. Ak. Handl. Vol. 34, 1901).
- Martynow, A., Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. (Ztschr. Morph. Ökol. IV, 1925, p. 465—591).
- Sur une nouvelle forme d'Orthopteroidea des dépôts permians dans la région de l'Oussouri méridional. (C. R. Acad. de Sciences de Russie, 1925, p. 41).
- Über eine neue Ordnung der foss. Ins. Miomoptera n. ord. (Zool. Anz. LXXII, 1927, p. 99—109).
- Permian fossil Insects of North-East Europe. (Trav. Mus. Geol. Acad. Sc. Russ. IV, 1928, 118 pp., 19 Taf.).
- New Permian Insects from Tikhie Gory, Kazan. (Prov. Trav. Mus. Geol. Acad. Sc. de l'Urss. VI, 1928, p. 71—86).
- On two new Orthopteroid Insects from the Permian deposits of the gov. of Perm. (Ann. Soc. Paleont. Russe, 1930, p. 35—47).
- Matthew, G. F., Remarkable Forms of the Little River Group. (Proc. Trans. R. Soc. Canad. Vol. III, H. 3, Sect. 4, p. 115).
- Meunier, F., Nouv. recherches sur les Insectes du Terrain houiller de Commeny. (Ann. Paléont. X, 1921, 37—168, t. 8—19).
- Les types ancestraux des Insectes. (Ann. Soc. Scient. Bruxelles. XXII, 1898, p. 23—28).
- Meyrik, Ed., Note on some fossil Insects. (Ent. Monthly Mag. LII, 1916, p. 180).
- Miall, L. C., „Coal Measure Insects“ in: Coal, its History and Uses by Green, Miall, Sharpe, Rucker and Marshall. Lond. 1878, p. 154—157).
- Michael, R., Die Geologie des oberschlesischen Steinkohlenbezirkes. (Abh. preuss. geol. Landesanst., N.F., Heft 71, 415 pp., 18 Taf., 73 Text-Fig.).

- Moysey, L., On the Arthrop. Remains from the Nottingham and Derbyshire Coalfield. Geol. Mag. V, H. 5, 1911, p. 497—507).
- Oliveira, P., de, Brief über das Vorkommen zahlreicher Permensekten in Brasilien. (Bull. Mus. Comp. Zool. LVI, H. 1, 1912, p. 47).
- Paoli Guido, Rivista degli Insetti Fossili. Redia IX, 1913, 58 pp.
- Parker, Will. A., Fossil Arthropoda and Pisces from Middle Coal Meas. of Sparth, Rochdale. (Tr. Rochdale Liter. scient. Soc. IX, 1908, p. 64—76).
- Parkinson, J., Organic Remains, III. Lond. 1804—1811, p. 258.
- Peach, B. N., On some fossil myriopods from the lower Old Red Sandstone. (Proc. R. Soc. Edinb. VII, 1882, p. 177; *ibid.* Vol. XIV, 1899, p. 113).
- Pruvost, P., La faune continentale du terrain houiller du Nord de la France (C. R. XII-Congrès géol. internat. Toronto 1913, p. 925).
- Observ. sur les Ins. foss. du houiller Belge. Megasecoptères. (Ann. Soc. Sc. Bruxelles 41, 1921, p. 101).
- Sur une aile d'insecte fossile trouvée au sondage de Gulpen. (Limburg) (Geolog. Bureau vor het nederlandsche mijngebied Te Heerlen. 1926, p. 76—77. tab. 1).
- Rauther, M., Über den Begriff der Verwandtschaft. (Zool. Jahrb. Supplem. XV, H. 3, 1912, p. 69—134).
- Raw, Fr., The ontogenies of Trilobites, and their significance. (Amer. Journ. Sc. XIV, 1927, p. 7—35, 131—149).
- Raymond, P. E., The Appendages, Anat. etc. of Trilobites (Mem. Connecticut. Acad., VII, p. 1—169).
- Resser, C. E., New lower and middle Cambrian Crustacea. (Proc. U. S. Nat.-Mus., Vol. 76, H. 9, 1929).
- Ripper, W., Versuch einer Kritik der Homologiefrage der Tracheen. (Ztschr. wiss. Zool., Bd. 138, H. 2, 1931).
- Schenckling-Prévôt, Die Insekten der Steinkohlenzeit. (Insektenbörse, XIII, 1896, p. 194—195, 205—206).
- Schmieder, R. G., The Tracheation of the Wings in Early larval Instars of Odonata. (Ent. News, XXXIII, H. 9, 1922, p. 257 et 299. t. 10. 11).
- Seitz, A., Zur Phylogenie des Insektenstammes. (Ent. Rundschau, XLI, 1924, p. 21—23, 26—27, 29—31). (Nichts neues.)
- Sellards, E. H., Two new insects from the Permian of Texas (Carnegie-Inst. Publ. Nr. 146, 1911, p. 149—152). *Etoiblattina texana* n. *robusta* n. sp. p. 151, 152 fig., 52 a. c.
- Cockroaches of the Kans. Coal meas. and Perm. (Univ. geol. Surv. Kansas 9, 1908, p. 501).
- Types of Perm. Ins. (Amer. Journ. Sc. (4), 1906—1909, 22, p. 249; 23, p. 345; 27, p. 151).
- Storch, O., Über Bau u. Funktion der Trilobitengliedmassen. (Ztschr. wiss. Zool. Vol. 125, 1925, p. 300).
- Stromer v. Reichenbach, Ernst, Lehrbuch der Palaeozoologie. I. Leipz. 1909.
- Thevenin, Arm., Les animaux contemporains de la houille. (Bull. Soc. Hist. nat. Autun Nr. 21, 1908, p. 309).
- Tillyard, R. J., Permian and Triassic Insects from N. S. W. (Proc. L. S. N. S. W. XLII, 1917, p. 720—756).
- The Panorpid complex. Proc. L. S. N. S. W. XLIII, 1918, p. 265—284, 286—319, 626—657; XLIV, 1919, p. 533—718, t. 31—35).
- On the Affinities of two interesting Fossil Insects from the Upper Carboniferous of Comentry. (Proc. L. S. N. S. W. XLIII, 1918, p. 123—134.) (Über *Megagnatha odonatiformis* u. *Sycopteron symmetricum* Bolton.)

- Tillyard, R. J., Two fossil insect wings in the collection of Mr. J. Mitchell, from the upper Permian of Newcastle. N. S. W. (Proc. L. S. N. S. W. XLVI, 1921, p. 413—422, fig. 1—5, t. 35). — Palaeohemiptera (Mitchelloneura), Homoptera, Sternorrhyncha, Lophioneuridae, Lophioneura.
- New researches upon the problem of the wing-venation of Odonata. (Ent. News XXXIII, 1922, p. 1—7, t. 1, p. 45—51).
 - Some new Permian Insects from Belmont, N. S. W. The Collection of J. Mitchell. (Proc. L. S. N. S. W. XLVII, 1922, p. 279—292, t. 33. 34). — Homoptera, Permo-fulgoridae, Pincombeidae, Protomecoptera, Paramecoptera, Mecoptera, Planipennia: Permitionidae.
 - The lower permian Insects of Kansas. (Ent. News XXXIV, 1923, p. 292—295).
 - Wing-Venation of the Order Plectoptera or Mayflies. (Journ. Linn. Soc. London. Zoology XXXV, 1923, p. 143—162).
 - Kansas permian Ins. III. The new Order Protohymenoptera. (Amer. Journ. Sc. VIII, 1924, p. 111—122, t. 4).
 - Upper Permian Coleoptera and a new Order from the Belmont beds, N. S. W. (Proc. L. S. N. S. W. XLIX, 1924, p. 145—146, 429—435).
 - Kansas perm. Ins. IV. Palaeodictyoptera. (Amer. Journ. Sc. IX, 1925, p. 327—335).
 - Kansas perm. Ins. V. Protodonata and Odonata. (Amer. Journ. Sc. X, 1925, p. 41—73).
 - Kansas perm. Ins. VI. Additions to the orders Protohymenoptera and Odonata. (Amer. Journ. Sc. XI, 1926, p. 58—73).
 - The Evolution of the Class Insecta. (Proc. Royal Soc. Tasmania 1930, 90 pp.).
 - Kansas perm. Ins. VII. Mecoptera. (Amer. Journ. Sc. XI, 1926, p. 133—164).
 - The Insects of Australia and New Zealand. 1926.
 - Upper Permian Insects of N. S. W. I. Introd. and the Order Hemiptera. (Proc. L. S. N. S. W. LI, 1926, p. 1—30, t. 1. II. Mecoptera, Paramecoptera and Neuropt. (ibid. 1926, p. 265—282, t. 15. 16).
 - Fossil Insects in Relation to living forms. (Nature, 1926, p. 1—7).
 - The Ancestry of the order Hymenoptera. (Trans. Ent. Soc. Lond. Vol. 75, 1927, p. 307). (Sycopteron fig.)
 - Kansas perm. Ins. VIII. Copeognatha. (Amer. Journ. Sc. XI, 1926, p. 315—349).
 - Kansas perm. Ins. IX. Hemiptera. (Amer. Journ. Sc. XI, 1926, p. 381—395).
 - The ancestry of the Order Hymenoptera. Trans. Ent. Soc. Lond. LXXV, H. 2, 1927, p. 307—317, 7 fig., Taf. 26).
 - A Permian fossil Damselfly-wing from the Falkland Islands. (Trans. Ent. Soc. Lond. 1928, p. 55—63, t. 4).
 - Some remarks on the Devonian fossil Insects from Rhynie Chert Beds, Old Red Sandstone. (Trans. Ent. Soc. Lond. 1928, p. 65—71).
 - Kansas permian Insects. X. Protoperlaria. Lemmatophora. (Amer. Journ. Sc. XVI, 1928, p. 185—220).
 - Kansas permian Insects XI. Protoperlaria (Contin.). (Amer. Journ. Sc. XVI, 1928, p. 313—348).
 - Kansas permian Insects. XII. Delopteridae. (Amer. Journ. Sc. XVI, 1928, p. 469—483).
 - The Evolution of the Order Odonata. I. Introd. and Early History of the Order. (Proc. Indian Mus. XXX, H. 2, 1928, p. 151—172).
 - Permian Diptera from Warners Bay N. S. W. (Nature 18. May. 1929, 4 pp.).
 - The Evolution of the Order Odonata. IV. Intern. Congr. Entomol. II. 1929.
- Tillyard, R. J. et Dunbar, C. O., Kansas permian Insects. I. The geologic occurrence and the environment of the Insects. by C. O. Dunbar, with a Description of a New Palaeodictyopterid by R. J. Tillyard. (Amer. Journ. Sc. VII, 1924, p. 171—209, t. 1 u. 2).

- Tothill, J. D., The ancestry of Insects, with particular reference to Chilopods and Trilobites. (Amer. Journ. Sc. (4) Vol. 42, 1916, p. 373).
- Ulrich, E. O., Ordovician Trilobites of the Family Telephidae. (Proc. U. S. Nat.-Mus. Vol. 76, H. 2, 1929).
- Versluys, J. and Demoll, R., Das Limulus-Problem. (Ergebn. u. Fortschr. der Zool. V, 1922).
- Vignon, P., Sur l'anatomie des organes du vol chez les Phasgonurides actuelles et chez les Protolocustides du Houiller. (Comptes Rendus. 1926, Vol. 182, p. 1355).
- Sur la nervation primitive de l'aile des Insectes et sur les changements que les Orthoptères ont apportés au plan originel. (Comptes Rendus. 1927, p. 234).
 - Sur les origines ancestrales des Libellules. (Comptes Rendus. 1927, p. 301—302).
 - Introduction à de nouvelles recherches de morphologie comparée sur l'aile des Insectes. (Archives du Museum d'hist. nat. Paris. IV, 1929, p. 89—123. Mit 4 Tafeln).
- Waagen, L., Entwicklungslehre und Tatsachen der Palaeontol. München 1909.
- Walcott, C. D., Middle Cambrian Merostomata etc. Cambrian Geol. and Palaeont. (Smithson. Misc. Coll. Vol. 57, 1911, 1912).
- Walcott, D. and Trechmann, C. T. On the highest Coal Measures, Longton, N. Staffordsh. (Geol. Mag. VI, H. 6, 1919, p. 203).
- Warren, Hazzledine S., Notes on the Fauna and Flora of the so called „Arctic bed“ of the Valley of the Lea. (Essex Natural. XVII, 1912, p. 36—39).
- West, W., Fossil Insects. (Proc. S. Lond. Ent. N. H. Soc. (1901) 1902, p. 1—4).
- Wheeler, W. M., Les sociétés d'Insectes. Paris 1926. (Revision von Wheeler: Social life among the Insects 1923). (Bespricht auch die Protöhymenoptera Tillyards.)
- Willert, H., Beitrag zur Kenntnis der tierischen Versteinerungen im Saarbrücker Steinkohlengebirge. (Berg- u. Hüttenm. Ztschr. Glückauf (Essen) LI, H. 18, 1915, p. 433—437).
- Zittel-Broili, Grundzüge der Palaeontol. I. Invertebr. Berlin 1910.
- Zalesky, M. D., Observations sur un nouvel Insecte fossile du Permien de Kargala. (Bull. Soc. Geol. France. XXVI, H. 4, 1926, p. 75—83, t. 3, 4, et Bull. Comit. Geol. Leningrad XLVI, H. 7, 1928, p. 695—700, t. 37, 38.) (Sialidopsis kargalensis n. g. n. sp.)
- Sur un nouvel Insecte Blattoïde du Permien de Sardyk dans le bassin de Viatka. (Bull. Soc. geol. France XXVIII, H. 4, 1928, p. 387—390, t. 26.)
 - Sur un nouvel Insecte Névropteroïde du Permien du Bassin de Kama. (Bull. Soc. geol. France. XXVIII, H. 4, 1928, p. 381—385, t. 25).
 - Sur un nouveau Protorthoptère du Permien de Kama. (Ann. Soc. Geol. Nord. Lille. T. LIV, (1928) 1929, p. 20—26, t. 2).
 - Sur les nouveaux insectes du permien du Kama. (Viatka et Belaïd. Kazan, Trudii T. LII, H. 1, 1929, 30 pp.).