

Die Bedeutung der fossilen Insekten für die Geologie.

Von A. Handlirsch.

(Mit 11 Abbildungen und 4 Entwicklungsschemen, Tafel XXI).

Nichts ist so bezeichnend für den geringen Wert, den man den fossilen Insekten bis in die jüngste Zeit im Kreise der Geologen beizulegen pflegte, als eine Bemerkung Johann Felix' in seinem 1906 erschienenen Werke: „Die Leitfossilien aus dem Pflanzen- und Tierreich“: „Nur wenige besitzen geologische Bedeutung und mag daher die Anführung einiger Beispiele genügen“. Dementsprechend wird diese Gruppe, welche heute mehr als drei Viertel der Tierwelt umfaßt, auch in dem genannten Werke auf einer einzigen Seite und mit einer einzigen, noch dazu recht unglücklich gewählten Abbildung, abgetan.

Um zu beweisen, daß jenes harte Urteil schon heute jeder Berechtigung entbehrt, will ich es versuchen, in aller Kürze ein Bild des heutigen Standes unserer Kenntnisse zu geben und aus der Fülle der bekannten Tatsachen einige wenige hervorzuheben, welche geeignet sein dürften, die Aufmerksamkeit der Geologen auf die Paläo-Entomologie zu lenken.

Herrn J. Felix aber will ich mit diesen einleitenden Bemerkungen keineswegs einen Vorwurf gemacht haben, denn es ist niemandem so gut als mir bekannt, in welch' desolatem, für den Nichtspezialisten ganz unbrauchbarem Zustande sich die Literatur über fossile Insekten bis zum Ende des 19. Jahrhunderts befand.

Unter der Masse teils laienhafter, teils von allzu lebhafter Phantasie beherrschter Publikationen verschwanden die wenigen exakten und durchaus vorurteilsfreien, ehrlichen Arbeiten. Während eine Reihe von Autoren bestrebt war, alle alten Fossilien in die auf rezente Formen begründeten Familien, Genera, ja selbst Spezies zu zwingen und so, von der Voraussetzung eines enorm hohen Alters und einer nahezu absoluten Konstanz der Insektentypen beherrscht, unbekümmert den Fossilien das Interessanteste raubte, wollten andere in jedem Funde, auch in dem geologisch jüngsten, etwas möglichst Fremdartiges erblicken. Von den vorhandenen Ab-

bildungen waren die allermeisten ohne optische Hilfsmittel hergestellt, daher ganz unverläßlich, von den Rekonstruktionen ein Teil der Ausfluß ungezügelter Phantasie, ein anderer Teil Kombination fossiler Fragmente mit Zeichnungen jetzt lebender Insekten. Aus ganz unkenntlichen oder wenigstens nicht zu den Insekten gehörigen Objekten, Pflanzenresten, Mollusken, Spinnen, Krebsen, Früchten wurden Raupen, Käfer usw. „gemacht“; im Karbon, Devon und Silur wurden Vertreter der höchstspezialisierten Insektenordnungen „entdeckt“ und durch alle diese Mißgriffe, Nachlässigkeiten, ja selbst Schwindeleien gelang es, die Paläontologie der Insekten in eine Sackgasse zu treiben, aus welcher sie nur eine rücksichtslose Zensur befreien konnte. Jahrelange Arbeit war erforderlich, um jene Kinderkrankheiten zu heilen, welche andere Zweige der Paläontologie schon längst überwunden hatten, um die allergrößten Fehler auszumerzen und in die Masse von Details auch nur einigermaßen Ordnung zu bringen.

Und nun erst sind wir in der Lage, wenigstens in groben Umrissen ein Bild der Evolution dieser formenreichsten Tiergruppe zu entwerfen, ein Bild, an dessen Ausgestaltung jetzt zahlreiche berufene Hände eifrig tätig sind. Wir sind in der Lage, die Lehre von der langen Persistenz und dem enormen Alter der Insekten in das Bereich der Fabel zu verweisen, denn diese Tiere verhalten sich diesbezüglich nicht anders als die meisten anderen. Wir sind imstande, das relative Alter der einzelnen Insektengruppen (Ordnungen, Familien) wenigstens annähernd festzustellen und die erloschenen Typen bis zu einem gewissen Grade morphologisch zu charakterisieren, echte Schalttypen als solche zu erkennen. Wir wissen nun, daß die heute lebenden Spezies fast ausnahmslos nur in das Quartär zurückreichen, selbst da schon vielfach Rassenunterschiede aufweisen, daß nur relativ wenige Spezies unverändert seit dem Tertiär bestehen, daß dagegen nicht nur die quartären, sondern auch die tertiären Genera sich fast immer mit den rezenten als identisch erweisen. Nur ausnahmsweise finden sich im Tertiär Genera und fast nie Familien, die heute nicht mehr vorhanden sind. Dagegen finden wir im Jura fast ausnahmslos fremde Genera, meist sogar fremde Familien, doch noch dieselben Ordnungen wie heute. Noch fremdartiger erscheint uns die Fauna des Paläozoikums,

denn hier finden sich, abgesehen von den primitivsten der heute lebenden Ordnungen, die bis in das Perm reichen, nur mehr Blattoiden und eine Reihe erloschener Ordnungen, von denen einige offenkundig den Ausgangspunkt für die modernen Entwicklungsreihen gebildet haben. Je tiefer wir steigen, desto häufiger begegnen wir den Vertretern der Paläodiktyopteren, das heißt der Stammgruppe aller Insekten, deren älteste Glieder dem unteren Oberkarbon angehören.

In ganz groben Umrissen läßt sich der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis von der Entfaltung der Insektenwelt etwa folgendermaßen darstellen:

Im unteren Oberkarbon nur Paläodiktyopteren (Fig. 1), höchst primitiv organisierte Formen, die wir als

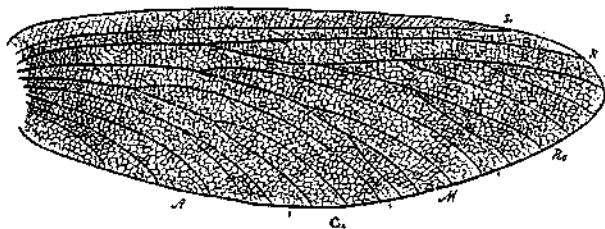


Fig. 1. Paläodiktyopteron.

Stammformen aller geflügelten Insekten betrachten müssen. Schon im mittleren Oberkarbon treten neben diesen höher spezialisierte Gruppen auf, welche deutlich zu noch heute bestehenden Entwicklungsreihen hinüberleiten, aber noch nicht so weit vorgeschritten sind, daß man sie ohne weiteres in diese, sagen wir, „modernen“ Reihen oder Ordnungen einreihen könnte. Ich mußte sie daher als eigene Ordnungen abtrennen und betrachte sie als Bindeglieder zwischen den Urinsekten (Paläodiktyopteren) und den modernen Typen. Der Kürze wegen will ich sie „Uebergangsordnungen“ nennen: *Protorthoptera* (zu Orthopteren), *Protoblattoidea* (zu Blattoiden und Mantoiden), *Protephemeroidea* (zu Ephemeroiden), *Protodonata* (zu Odonaten), *Megasecoptera* (zu Panorpaten), *Hadentomoidea* (vermutlich zu Embioiden). Außerdem finden sich um diese Zeit auch einige offenbar blind endende höher spezialisierte Seitenäste der Paläodiktyopteren, wie die *Mixotermiteoidea*, *Sypharopteroidea*, von sogenannten „moder-

nen“, das heißt bis in die Gegenwart erhaltenen Ordnungen aber nur die *Blattoidea* oder Schaben, auf die wir später noch näher eingehen müssen, weil sie zu der häufigsten paläozoischen Fossilien gehören und daher geologisch von größerer Bedeutung sind, als so manche phylogenetisch wichtige Form.

Im oberen Oberkarbon treten die Paläodiktyopteren bereits stark zurück, die oben erwähnten, blind endenden Seitenäste und Uebergangsordnungen scheinen gleichfalls nicht mehr zuzunehmen, dafür aber beherrschen die Blattoiden in immer größerer Formenzahl und Mannigfaltigkeit das Feld. Gleiches gilt für das untere Perm, wo sich die letzten Reste von Paläodiktyopteren noch neben Protorthopteren, Protoblattoiden, Protodonaten und Protohemipteren (Uebergangsordnung zu den Schnabelkerfen) erhalten haben. In den jüngeren Stufen dieser Formation treten sowohl die Blattoiden als die anderen typisch paläozoischen Gruppen mehr in den Hintergrund; es finden sich dagegen bereits echte *Ephemeroidea* (Eintagsfliegen), (?) *Perlaria*, *Mantoidea* (Fangheuschrecken) und *Palaeohemiptera* — ein Bindeglied zwischen gleich- und ungleichflügeligen Schnabelkerfen. Alle höher entwickelten Typen der modernen Insektenwelt fehlen offenbar; es gibt noch keine Insekten mit vollkommener Verwandlung, also keine Käfer, Schmetterlinge, Bienen, Wespen, Fliegen usw.

Daß an der Wende der Primär- und Sekundärzeit eine gewaltige Veränderung in der Insektenwelt vor sich gegangen sein muß, lehren uns, trotz ihrer Dürftigkeit, die in der Trias gemachten Funde, unter denen sich kein einziges Paläodiktyopteron, kein einziger Vertreter der oben erwähnten, blind auslaufenden Seitenäste dieser Stammgruppe und von den „Uebergangsordnungen“ nur eine einzige Protodonate nachweisen ließ. Auch die Blattoiden scheinen nur mehr durch höher spezialisierte Elemente (*Poroblattinidae* und *Mesoblattinidae*) vertreten zu sein. Dafür gibt es zahlreiche *Coleoptera* (Käfer) und auch einige Netzflügler aus der Ordnung der *Megaloptera* (Sialiden), also bereits holometabole Insekten. Wir können aber sicher annehmen, daß sowohl Mantiden als echte Orthopteren aus der Lokustoidenreihe, Embioiden, Perlarien, Ephemeroïden, Neuropteren, Panorpaten, Homopteren, Hemipteren und vielleicht auch Phryganoiden und Dipteren existierten, denn schon

im Lias finden wir relativ hoch entwickelte Vertreter der meisten dieser Gruppen.

In dieser ältesten Abteilung der mächtigen Juraperiode sind die Geradflügler oder Orthopteren durch die noch unmusikalischen Gruppen der *Elcanidae* (Fig. 8) und *Locustopsidae*, aber auch schon durch zirpende Grillen, also durchwegs durch Mitglieder der langfühlerigen Lokustoidenreihe vertreten; die Blattoiden durch zierliche Formen aus der schon am Ende des Paläozoikums auftretenden Familie der Mesoblattiniden; die Mantoiden durch relativ ursprüngliche Elemente. Echte Odonaten (Libellen) treten uns in einer Formenreihe entgegen, welche die Mitte zwischen den beiden heute herrschenden Gruppen (*Anisoptera* und *Zygoptera*) hält und daher mit dem Namen *Anisozygoptera* belegt wurde. Von Homopteren finden sich Fulgoriden, nebenbei aber auch jassiden- und zerkopiden-ähnliche Formen, von Hemipteren allerlei Elemente, die sich noch nicht in die modernen Familien einfügen. Echte Neuropteren (Netzflügler) von sehr ursprünglichem Aussehen, die Prohemerobiiden, sind häufig, desgleichen verschiedene ursprüngliche Panorpaten, die ich vorläufig in eine eigene Familie (*Orthophlebiidae* [Fig. 9]) zusammenfassen mußte. Daneben finden sich auch schon echte Phryganoiden (= Trichopteren) und Dipteren (Zweiflügler) aus der tiefstehenden Reihe der nematozeren Orthorrhaphen (Mückentypus). Die zahlreichen Koleopteren lassen sich nur zum Teile in rezenten Familien unterbringen.

Zu dieser schon recht reichen Fauna kommen im Dogger die ersten Lepidopteren (Schmetterlinge) dazu, aber es sind nicht die denkbar ursprünglichsten, obwohl noch zu einer nicht honigsaugenden Gruppe gehörig. Der Malm liefert uns die bekannten Pseudosiriziden, holzwespenähnliche Formen, in denen wir aber auch nicht die Stammformen aller Hautflügler suchen dürfen. Außerdem finden sich jetzt auch die beiden modernen Hauptreihen der Libellen in größerer Zahl als die Stammgruppe und die auffallenden Chresmodiden, in denen ich auf der Oberfläche des Wassers lebende Urformen der Stabheuschrecken erblicke. Land- und Wasserwanzen sind nunmehr scharf geschieden und von Zweiflüglern finden sich bereits kurzhörnige Orthorrhaphen.

Die Kreidezeit hat uns erst ganz unzulängliches Material geliefert, aber doch müssen wir annehmen, daß sich die Insektenwelt in dieser Periode, zugleich mit oder infolge des Auftretens der angiospermen Pflanzen auf jene unglaubliche Höhe emporschwang, die sie heute einnimmt, denn schon im Alttertiär finden wir alle nennenswerten Ordnungen und selbst Familien, ja eine große Zahl der Genera vertreten, die wir lebend kennen. Es sind nun (auch die Feldheuschrecken oder Akridier vorhanden, die Forfikuliden oder Ohrwürmer, die Psoziden oder Holzläuse, die Termiten, höheren Schmetterlinge, alle Gruppen der Zweiflügler und Hautflügler (Wespen, Bienen, Ameisen usw.), Blasenfüße, Blattläuse, Schildläuse, ja sogar Flöe.

Ungemein anregend ist es, durch einen Vergleich der Zahlenverhältnisse das Auf- und Absteigen der Entwicklung in den verschiedenen Perioden für einzelne Gruppen festzustellen und wenn auch solche Berechnungen in erster Linie der phylogenetischen Forschung dienen sollen, so liegt es doch auf der Hand, daß sie auch dem Geologen manchen Dienst leisten können. Darum mögen hier einige Beispiele angeführt werden.

In ganz abgerundeten Zahlen ergibt sich für unteres, mittleres und oberes Oberkarbon, bzw. Perm in bezug auf die Stammgruppe Paläodiktyoptera, auf die „Uebergangsordnungen“ und „modernen“ Ordnungen etwa folgendes Verhältnis:

1000.	330.	3.	2.
0.	300.	60.	50.
0.	370.	940.	950.

Aus diesen Zahlen ergeben sich etwa die nachstehenden Entwicklungskurven (Taf. XXI, I).

Vergleichen wir die drei Hauptreihen der Odonaten (Libellen), so zeigt sich, daß die Stammgruppe *Anisozygoptera* von 88% im Lias auf 40% im Malm, 2% im Tertiär und 0.04% in der Gegenwart herabsinkt, während die abgeleiteten Gruppen *Anisoptera* und *Zygoptera* von 6% im Lias auf 40% im Malm, 65% im Tertiär und 56% in der Gegenwart, bzw. von 6% auf 20%, 33% und 44% ansteigen, was etwa den Kurven auf Taf. XXI, IV, entspricht.

Von den Dipteren oder Zweiflüglern sind die nematozeren Orthorrhaphen im Lias durch 100%, im oberen Jura durch 76%, im Tertiär durch 69% und in der Gegenwart durch 14% vertreten, die brachyzeren Orthorrhaphen dagegen durch 0%, 5%, 13% und 27%, die Zyklorrhaphen durch 0%, 0%, 11% und 59%, so daß das unglaubliche Emporschnellen der höchstentwickelten Gruppe am Ende des Tertiär oder erst im Quartär in der graphischen Darstellung durch sehr scharfe Kurven zum Ausdrucke kommt (Taf. XXI, III).

Wir können aber bereits noch weiter gehen und in einzelnen Fällen häufig vorkommende Genera in Rechnung ziehen. Ein glänzendes Beispiel hierfür bilden die Bibionidengenera (Diptera) *Penthetria* (ursprünglicher) und *Bibio* (abgeleitet) (Fig. 10 und 11), von denen ersteres im Paläogen durch 110 Arten, im Neogen durch 20 Arten und in der Gegenwart durch 34 vertreten ist, während von letzterem 20, bzw. 30 und 90 Arten bekannt sind.

Wenn auch alle derart ermittelten Zahlen im Verlaufe der weiteren Forschung noch so manche Korrektur erfahren werden, so zeigt sich doch schon jetzt, daß die Rolle des Zufalles mehr und mehr zurücktritt, und daß wir mit einiger Berechtigung Statistik treiben dürfen, denn alle seit dem Erscheinen meines Handbuches zu meiner Kenntnis gelangten Materialien fügen sich zwanglos in denselben Rahmen. Trotzdem wir bis jetzt nicht mehr als 1000 paläozoische, etwa ebensoviele mesozoische und ungefähr 6500 kainozoische Insektenpezies feststellen konnten — verschwindend wenig im Ver-
gleiche zu der enormen Zahl von mindestens 400.000 lebenden Arten — so sind diese 8500 Fossilien doch schon zu viel, um als quantité négligeable betrachtet zu werden, und dies um so mehr, als es sich bei Insektenfunden meistens um solche Schichten handelt, die auch sonst nicht allzu reich an tierischen Resten sind. In rein marinen Hochsee- oder Tiefseebildungen gibt es keine Insekten, denn die Lebensweise dieser Tiere bringt es mit sich, daß sie, außer in Harzen, nur in limnischen, fluviatilen, brakischen oder höchstens litoralen Ablagerungen eingebettet werden können, so daß wir schon aus der Anwesenheit von Insektenresten auf eine derartige Natur der betreffenden Fazies schließen können. Eine auch nur einigermaßen genauere Analyse der betreffenden Fauna bei Berücksichtigung

der anderen neben den Insekten vorkommenden Fossilien führt uns jedoch bald weiter und läßt erkennen, ob es sich um Ablagerungen eines austrocknenden Sees, eines Moores, Tümpels, um Anschwemmungen durch Flüsse oder um eine ruhige Meeresbucht handelt, in welche die Insekten entweder durch den Wind oder durch Flüsse befördert wurden. Wie verschieden werden wir Bildungen beurteilen, in denen sich große Mengen ungeflügelter, an das Süßwasser gebundener Insektenlarven befinden, gemengt mit spärlichen Pflanzenresten und ohne marine Organismen (wie z. B. jene von Grasseth bei Falkenau an der Eger oder von Ust Balei in Sibirien), von solchen, wo neben Ammoniten und Brachiopoden zahlreiche einzelne Flügel oder Beine von Landinsekten liegen, aber nur selten ganze Objekte (wie z. B. Dobbertin in Mecklenburg); oder von solchen, in denen neben allerlei Kriechspuren und Resten mariner Organismen fast gar keine Pflanzen, aber viele prachtvoll in toto und in ganz natürlichen Stellungen erhaltene, entweder als gute Flieger oder als „Wasserläufer“ bekannte Landinsekten und gar keine Süßwasserlarven zu finden sind. Wie werden wir über eine Schichte urteilen, in der wir die meist verstümmelten Insekten zwischen großen Mengen wurzelloser Landpflanzenreste finden oder in Torf, in Harz, Phosphorit, Ozokerit usw. eingebettet? Es hieße wohl Eulen nach Athen tragen, wollte ich in dieser Zeitschrift näher auf die Bedeutung der Insektenreste zur Erklärung einer Fazies eingehen, denn wer die hochinteressanten Arbeiten von Joh. Walther über die Fauna der Solnhofener Plattenkalke oder T. D. A. Cockerells „Florissant, A miocene Pompeii“ (1908) gelesen hat, braucht in dieser Beziehung nicht mehr auf die geologische Bedeutung der fossilen Insekten aufmerksam gemacht zu werden.

Viel größere Schwierigkeiten stellten sich bisher einer Altersbestimmung und Parallelisierung der Schichten an der Hand fossiler Insekten entgegen, denn dazu bedarf es genauer Bestimmung und phylogenetischer Bewertung der Objekte — beides für Geologen bis vor kurzem so gut wie unerreichbar. Es mag daher etwas kühn erscheinen, wenn ich behaupte, daß man nach dem heutigen Stande unseres Wissens schon an der Hand weniger Funde mit ziemlicher Sicherheit nicht nur die Formation erkennen, sondern oft auch eine

genauere Altersbestimmung vornehmen kann. Je reichlicher die Funde sind, desto sicherer wird natürlich die engere Begrenzung gelingen, bei der uns zwei Wege offen stehen: 1. Die Feststellung von Leitfossilien und 2. die phylogenetisch-statistische Methode unter Berücksichtigung der gesamten Fauna.

An Leitfossilien ist kein Mangel und wir werden kaum irren, wenn wir eine Schichte, in welcher sich eine *Chresmoda*, ein *Pseudosirex*, eine *Mesonepa*, *Pycnophlebia*, *Lithoblattina* finden, dem Malm zuschreiben. Kleine Elkanen (Fig. 8), Fulgoridien, Orthophlebiiden (Fig. 9) oder Prohemerobiden, sowie sehr kleine Mesoblattiniden deuten auf Lias; Termiten, Penthetrien, Bibionen, Akridier und viele andere auf Tertiär. Für unteres und mittleres Oberkarbon sind die großen Paläodiktyopteren, Prothorthopteren und Megasekopteren sehr charakteristisch und in ähnlicher Weise ließe sich noch eine ganze Reihe von Beispielen relativ häufiger, leicht kenntlicher, weit verbreiteter, aber auf eine verhältnismäßig kurze Zeit beschränkter Typen anführen, welche daher zur annähernden Altersbestimmung einer Schichte brauchbar sind. Keine Gruppe aber kommt in dieser Beziehung den Schaben oder Blattoiden gleich, auf die wir daher noch etwas näher eingehen wollen, um so mehr, als uns diese Gruppe auch bei Anwendung der phylogenetisch-statistischen Methode stets gute Dienste leisten wird.

Halten wir an einer Ableitung der Blattoiden von Paläodiktyopteren durch Vermittlung der Protoblattoiden fest, so ergibt sich, daß jene Formen die ursprünglichsten sind, bei denen die Subkosta (Sc) relativ lang und mit zahlreichen, schief nach vorne gerichteten, kammartig angeordneten Aestchen versehen ist, bei denen der Stamm des Radius (R) noch als solcher bis zum Rande zu verfolgen und deutlich vom Sektor (Rs) zu unterscheiden ist, bei denen ferner die Medialis (M) als unabhängige Ader ausgebildet ist und entweder in zwei schwach verzweigte Aeste zerfällt oder nur eine geringe Zahl von Aesten schief nach hinten aussendet; Formen, bei denen der Kubitus (Cu) im Bogen zum Hinterrande zieht und nur eine mäßige Zahl ziemlich regelmäßig gegen den Hinterrand auslaufender Aeste bildet; bei denen endlich im Analfelde (A) nur mäßig viele und durchwegs in den Hinterrand ziehende Adern vorhanden sind und das Zwischengeäder aus zahlreichen, stellenweise netzartig

verschlungenen Queradern besteht. Solche Formen finden sich tatsächlich und gerade unter den ältesten Blattoiden: *Aphthoroblattina*, *Parellthoblatta*, *Kinklidoptera* usw., die durchwegs dem mittleren Oberkarbon angehören und den Ausgangspunkt für die enorm formenreiche Familie der Archimylakriden bilden. (Fig. 2.)

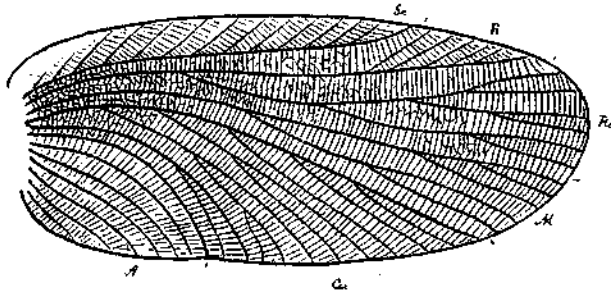


Fig. 2. Aeltere Archimylakride.

Als charakteristisch für diese Familie betrachte ich die relativ lange, kammartige Subkosta, die in den Hinterrand mündenden Analadern und die in normalen Abständen angeordneten Hauptadern, welche niemals von Queraderresten eingesäumt sind. Der Radius verliert bei den meisten Formen seinen ursprünglichen Charakter, so daß dessen Stamm nicht mehr von den anderen, aus einer Hauptrippe schief nach vorne abzweigenden Aesten des Sektors zu unterscheiden ist. Auch die Medialis erfährt eine analoge Umgestaltung und entsendet ihre Aeste schief nach vorne. (Fig. 3.) Wir sind imstande,

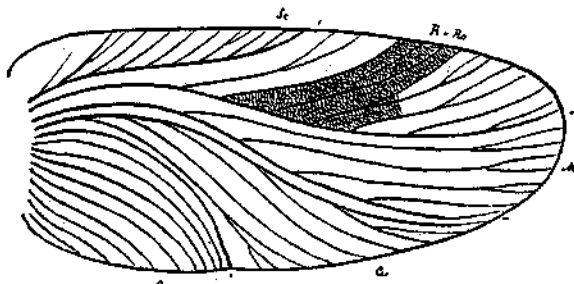


Fig. 3. Jüngere Archimylakride.

zahlreiche Genera von Archimylakriden zu unterscheiden, je nach dem Grade der Spezialisierung der einzelnen Aderkomplexe, der Flügelform usw. Dieselben verteilen sich auf alle Stufen bis zum Ende des Paläozoikums und nur wenige sind längere Zeit unverändert geblieben. Die primitivsten Formen finden sich im Pottsville Nordamerikas, im Lanarkian Schott-

lands, im Westphalian Englands und Belgiens, in der Saarbrücker Stufe in Böhmen, Sachsen und im Rheinlande, an der Basis des Stephanien in Frankreich; höher spezialisierte Typen finden sich hauptsächlich in den Anthrazitkohlen Nordamerikas, in den Ottweiler Schichten Sachsens, im deutschen und böhmischen Rotliegenden, im unteren Perm Nordamerikas, im russischen Perm und in jenem des Gondwanasystems, aber in das Mesozoikum scheint diese Stammgruppe nicht mehr hinüberzureichen.

Einer eigentümlichen Spezialisierung der Subkosta verdankt die Familie der Mylakriden (Fig. 4) ihren Ursprung,

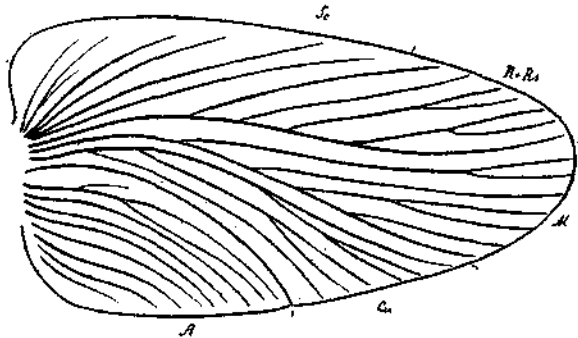


Fig. 4. Mylakride.

denn hier entspringen die Aeste dieser Ader nicht der Reihe nach aus einem Hauptstamme, sondern büschelartig aus der Basis. Bei manchen Mylakriden ist die Medialis noch in ursprünglicher Form erhalten, so daß wir den Ausgangspunkt bei tiefstehenden Archimylakriden suchen müssen, und es finden sich auch noch Uebergangsformen im mittleren Oberkarbon Sachsens, sowie in Frankreich. Typische Mylakriden kommen in größerer Zahl in der Kittaningkohle und in der Anthrazitkohle F. Nordamerikas, seltener in der Anthrazitkohle C. D., im Conemaugh Nordamerikas und im Radstockian Englands vor. Früher und später scheinen sie gänzlich zu fehlen, so daß man sie mit vollem Rechte als Leitfossilien für ganz bestimmte Schichten betrachten kann.

Durch das Auseinanderrücken der Hauptadern und Auslöschen der Queradern in den breiteren Zwischenräumen haben sich die Spiloblattiniden (Fig. 5) aus Archimylakriden entwickelt. Auch diese höchst charakteristische Gruppe ist für ganz bestimmte Stufen typisch. Sie findet sich gleich häufig

und in identischen Gattungen im Conemaugh Nordamerikas und in der Ottweiler Stufe Europas. Dieselben Genera aber andere Spezies finden sich häufig im Rotliegenden Europas und im unteren Perm Nordamerikas.

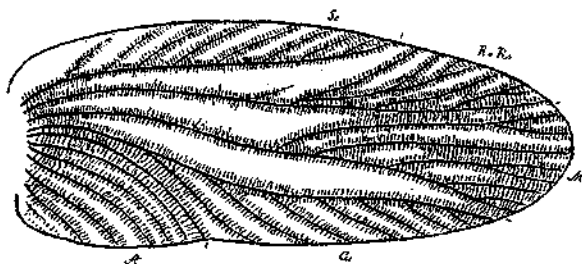


Fig. 5. Spiloblattinide.

Als spezialisierte Seitenzweige der Stammgruppe sind auch die für die Ottweiler Stufe so charakteristischen Neorthroblattiniden und einige andere, noch wenig bekannte Familien zu betrachten, ebenso die in den Ottweiler Schichten, im amerikanischen Conemaugh und im Perm vorkommenden Poroblattiniden (Fig. 6), von denen einzelne Formen in

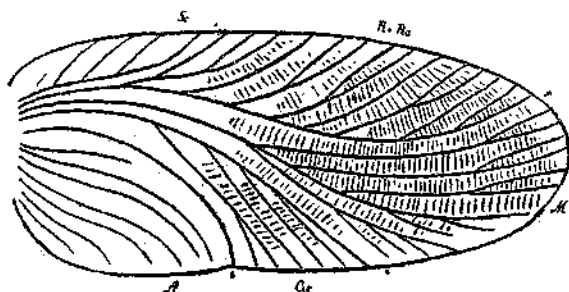


Fig. 6. Poroblattinide.

der Trias und selbst im Dogger gefunden wurden, endlich auch die Mesoblattiniden (Fig. 7), die in paläozoischen

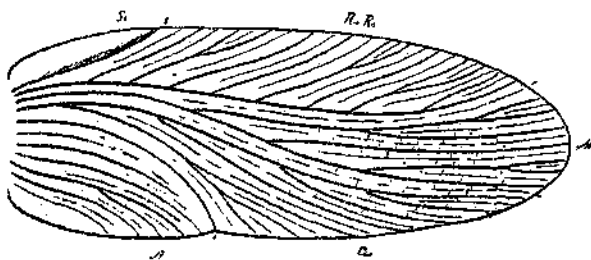


Fig. 7. Mesoblattinide.

Schichten zugleich mit Poroblattiniden, aber relativ selten vorkommen, dafür aber durch das ganze Mesozoikum fast allein herrschen. Für die beiden zuletzt genannten Familien ist eine Reduktion der Subkosta charakteristisch, welche bei den Mesoblattiniden ihren Höhepunkt erreicht, so daß durch Korrelation

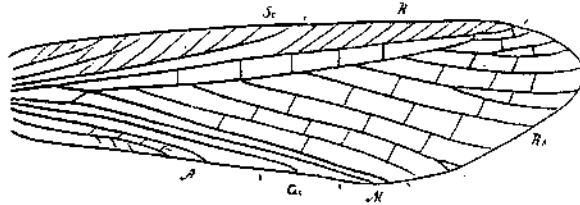


Fig. 8. Elcanide.

der Radius fast über den ganzen Vorderrand des Flügels ausgedehnt erscheint. Entwicklungskurven der hier besprochenen Blattoidenreihen würden sich etwa in der auf Taf. XXI, II, dargestellten Weise ergeben.

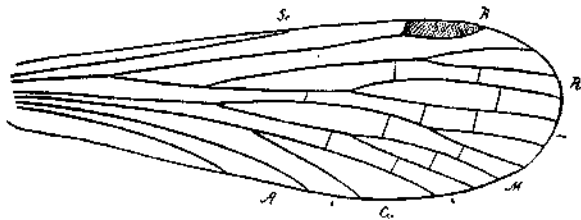


Fig. 9. Orthophlebiide.

Aus all diesen Andeutungen ergibt sich schon, daß wir eine Schichte für um so älter halten müssen, je mehr Spezies, Genera, Familien, bzw. Ordnungen von den heute lebenden verschieden sind. Wir werden eine Fauna von vorwiegend noch heute lebenden Arten als quartär, eine solche von vorwiegend fremden Arten aber vorwiegend rezenten Gattungen und durchwegs rezenten Familien als unbedingt postjurassisch bezeichnen und als tertiär, wenn sie Termiten, Ameisen, viele Bibioniden, Akridier usw. enthält. Ein Ueberwiegen der Gattung *Penthetria* (Fig. 10) über *Bibio* (Fig. 11) spricht für Paläogen, der umgekehrte Fall für Neogen. Je mehr Musziden, Apiden und andere hochspezialisierte Elemente wir im Tertiär finden, für desto jünger werden wir mit Recht die betreffende Schichte einschätzen können.

Begegnen wir einer Fauna mit fast durchwegs fremden Gattungen und vielfach auch schon verschiedenen Familien aber rezenten Ordnungen, so können wir sie als jurassisch betrachten. Das Verhältnis zwischen Anisopteren, Zygopteren einerseits und Anisozygopteren andererseits, das Vorkommen

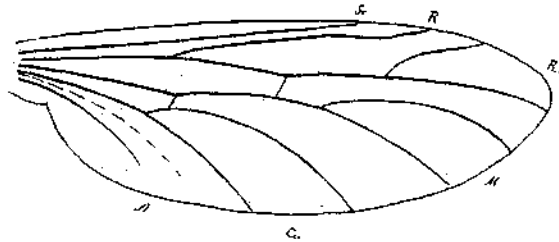


Fig. 10. Penthetria.

oder Fehlen der großen charakteristischen Lepidopteren, Pseudosiriziden, Chresmoden usw. wird uns unschwer entscheiden lassen, ob es sich um Malm, Dogger oder Lias han-

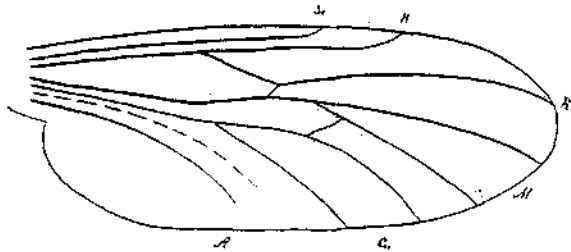


Fig. 11. Bibio.

delt, um so mehr als — wie wir später noch besprechen werden — diese Faunen auch habituell sehr verschieden sind. Das vollständige Fehlen aller holometabolen Typen, die Alleinherrschaft der Heterometabolen, charakterisiert das Paläozoikum und die zwischen Stammgruppe (Paläodiktyopteren), „Uebergangsordnungen“ und „modernen“ Ordnungen herrschenden Zahlenverhältnisse werden eine genauere Bestimmung gestatten, sobald nur eine entsprechend reiche Ausbeute vorliegt. Dazu kommen noch jene Anhaltspunkte, welche wir den Blattoiden verdanken: Ursprüngliche Archimylakriden, eventuell mit Mylakriden gemengt, deuten auf mittleres Oberkarbon, besonders wenn Spiloblattiniden, Poroblattiniden, Neorthroblattiniden und Mesoblattiniden fehlen. Sind diese „höheren“ Blattoiden vorhanden und auch die Archimylakriden schon auf höherer Stufe, verschwinden noch dazu die Paläo-

diktyopteren, so handelt es sich sicher um oberes Oberkarbon oder höchstens unteres Perm und ich glaube, daß diese Hinweise genügen werden, um die Insekten in den Augen der Geologen etwas zu rehabilitieren. Mit Mollusken, Echinodermen usw., die uns so oft eine viel genauere Altersbestimmung der Schichten ermöglichen, darf man sie noch lange nicht vergleichen, aber sie haben immerhin schon in einigen Fällen gute Dienste geleistet. Sie bestätigten die Ansicht der Phytopaläontologen, wonach die Tonkinger Kohle zur Trias gehört und nicht, wie Scudder behauptete, zum Karbon; sie bilden einen neuen Beweis zugunsten Weithofers, der die Kohlen von Nürschan, Stradonitz, Rakonitz, Kladno, Lubna und so weiter der Saarbrücker Stufe und nicht, wie bisher üblich, dem Perm zurechnet; sie weisen darauf hin, daß die Basis des Kohlenlagers von Commentry dem mittleren Oberkarbon und nicht dem oberen angehört; sie sagen uns, daß die tertiären Insektenablagerungen von Britisch-Kolumbien nicht dem Neogen, sondern dem Paläogen angehören u. dgl. m.

Damit ist die geologische Bedeutung unserer Fossilien aber noch lange nicht erschöpft.

In neuerer Zeit ist es Mode geworden, alle großen Ozeane durch hypothetische Kontinente zu überbrücken, um das Vorkommen nahe verwandter Tierformen hüben und drüben möglichst leicht zu erklären und umgekehrt wurde dann das Vorkommen solcher Vikarianten in Australien und Südamerika, in Südamerika und Afrika, Afrika und Australien usw. geradezu als Beweis für die einstige Existenz dieser Landbrücken angeführt. Die fossilen Insekten zeigen uns schon heute, daß hierbei manchmal über das Ziel geschossen wurde, oder daß zum mindesten manche der angeführten Beispiele keine Beweiskraft besitzen. So wurden z. B. die sicher nicht vor der Kreide entstandenen Ameisengenera *Oecophylla*, *Plagiolepis* und *Techonomyrmex* unter den Beweisen für die Existenz eines „karbonischen“ Kontinentes an Stelle des indischen Ozeans angeführt, was sicher unterblieben wäre, wenn der betreffende Autor gewußt hätte, daß alle drei Genera im Tertiär Europas vertreten sind. Die Lukanidengenera *Lamprina* und *Neolamprina* einerseits, *Sphenognathus* andererseits gehören mit zu jenen Belegen, welche eine nahe Beziehung zwischen der Fauna Australiens und Südamerikas zu beweisen geeignet erscheinen, denn sie

finden sich sonst nirgends auf der Welt. Ein offenkundiges Bindeglied zwischen diesen Gattungen lebte aber in den Bernsteinwäldern des Samlandes.

Welch enorm wertvolles Material für den Paläogeographen sonst noch unter den fossilen Insekten zu finden sein mag, davon habe ich selbst bis jetzt erst eine dunkle Ahnung; daher nur einzelne Beispiele für viele:

Der Sandlaufkäfer *Tetracha carolina* kommt heute nur im südlichen Teile Nordamerikas und in Zentralamerika vor, findet sich aber im europäischen Bernstein. Die Blattwespen aus der Verwandtschaft von *Perga* leben heute nur in Australien und spärlicher in Südamerika. Noch im Miozän waren sie in Nordamerika. Die Tsetse-Fliegen (*Glossina*) sind heute glücklicherweise nur im tropischen Afrika vorhanden, aber im Miozän waren sie noch in Nordamerika. Die Nemopteridengattung *Halter* ist heute ostmediterran, aber auch sie reichte im Miozän nach Nordamerika. Verschiedene Ameisengenera, die sich heute nur in den Tropen Asiens finden, lebten im Oligozän in Nordeuropa usw. Es scheint mir überhaupt, als ob sich die Insekten im allgemeinen besser als Beweise für die zu verschiedenen Zeiten bestandenen Landverbindungen zwischen den nördlichen Kontinentalmassen und zwischen diesen und den südlichen Gebieten eignen würden, als für Landbrücken der südlichen Hemisphäre, denn schon im Paläozoikum herrscht eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der östlichen und westlichen Fauna: Alle Ordnungen, von denen wir mehr als einen Vertreter kennen gelernt haben, sind in Amerika und Europa nachgewiesen worden; fast alle halbwegs formenreichen Familien und viele Genera kommen auf beiden Seiten des atlantischen Ozeans vor, aber die Spezies scheinen immer verschieden zu sein, doch war der Unterschied der Faunen sicher nicht größer als heute zwischen Europa und dem paläarktischen Ostasien. Da nun auch im Tertiär immer ein ähnliches Verwandtschaftsverhältnis bestand, so können wir wohl schließen, daß den Insekten wiederholt die Möglichkeit gegeben war, zwischen Eurasien und Nordamerika zu verkehren.

In bezug auf die Klimatologie vergangener Perioden können uns die Insekten als typische Landtiere so manchen Fingerzeig geben, wenn wir einerseits die Physiognomik der

einzelnen Faunen in Rechnung ziehen und andererseits die wechselnde geographische Verbreitung heute auf bestimmte Klimagebiete angewiesener Typen berücksichtigen.

Aus der Tatsache, daß heute im arktischen Gebiete die Insekten mit vollkommener Verwandlung (Holometabolen) viel stärker vertreten sind als jene mit unvollkommener Verwandlung (Heterometabolen) (14⁰/₀₀ aller Lepidopteren, 15⁰/₀₀ aller Hymenopteren, ähnliche Anteile der Koleopteren und Dipteren und darunter viele Endemismen, gegen 2⁰/₀₀ aller Hemipteren und fast oder gar keine Orthopteren, Phasmiden, Dermapteren, Blattoiden, Mantoiden und Termiten), daß ferner nördlich des 50. Breitengrades von europäischen Lokustoiden nur 6%, von Akridiern nur 20%, von Dermapteren 10%, von Blattoiden 20%, von Phasmiden und Mantiden 0% und kaum Endemismen vorkommen, daß endlich von allen bekannten Dermapteren in gemäßigten Gegenden mit ausgesprochenem Winter nur 4%, von Blattoiden 2%, von Mantoiden, Lokustoiden, Phasmoiden noch weniger und von Hemipteren höchstens 10% vorkommen, dagegen von Koleopteren 30%, von Hymenopteren 40% und von Dipteren etwa 50%, sowie aus anderen, hier nicht näher zu erörternden Umständen scheint mir hervorzugehen, daß die Holometabolie geradezu eine Anpassung an Kälteperioden im Jahre ist. Die Heterometabolen — wenigstens die Landbewohner unter ihnen — sind ausgesprochen termophil. Halten wir uns nun vor Augen, daß im Paläozoikum nur heterometabole Formen vorhanden waren, und daß die Holometabolie ganz unvermittelt in verschiedenen Reihen mit dem Beginne des Mesozoikums eingetreten war, so drängt sich von selbst der Gedanke an eine gewaltige Verschlechterung des Klimas am Ende des Paläozoikums auf, die zur Entstehung der Holometabolie geführt haben kann. Nun wissen wir ja, daß eine „permische Eiszeit“ existierte, die wohl keiner Bestätigung durch die Paläo-Entomologie mehr bedarf, aber es bleibt immerhin interessant, daß sich die Wirkung eines solchen Ereignisses auch schon auf diesem Gebiete nachweisen läßt, und wir können es daher vielleicht wagen, aus anderen analogen Erscheinungen auf ähnliche Ursachen zu schließen.

Berechnungen und Nachforschungen haben ergeben, daß die Riesenformen in unserer modernen Insektenwelt oder die Mehrzahl der großen Formen den tropischen oder doch wenig-

stens den wärmer gemäßigten Gebieten angehören. Die durchschnittliche Länge des Vorderflügels beträgt z. B. bei den lebenden Insekten Mitteleuropas etwa 7 mm, bei jenen des tropischen Asien etwa 16 mm. Im unteren und mittleren Oberkarbon betrug sie in unseren Breiten 51 mm! Man mag hier mit Recht einwenden, daß an dieser großen Differenz das Fehlen aller hochspezialisierten winzigen Holometabolen (Chalzidier, Mikrokolepteren, Psoziden, Thripse, Cezidomyiden, Akalypteren usw.) Schuld sei, aber dieser Einwand ist nicht ganz stichhältig, denn im tropischen Asien sind alle diese Gruppen heute ebensogut vertreten, wie in Mitteleuropa, auch fehlten sie im oberen Oberkarbon und Perm noch ebensogut wie im mittleren Oberkarbon und trotzdem sinkt in diesen Perioden das Durchschnittsmaß auf 20, bzw. 17 mm herab, um in der Trias, wo schon relativ kleine Käfer, aber noch lange nicht die hochspezialisierten Zwerge da waren, 14 mm zu betragen. Für den Lias ergibt sich ein Maß von 11 mm, welches im Dogger und namentlich im Malm wieder auf 22 mm emporschnellt. Das Absinken der Größe gegen den Schluß des Paläozoikums fällt wieder mit der Verschlechterung des Klimas zusammen, mit dem Auftreten von Jahresringen bei den Pflanzen. Wie läßt sich aber der so auffallende Unterschied zwischen Lias und Malm erklären, wenn wir bedenken, daß die Funde aus diesen Perioden alle aus der heutigen, kälter gemäßigten Zone stammen, und daß in beiden Perioden nahezu identische Familien und Genera vertreten sind, daß z. B. die Elkanen des Malm doppelt so groß sind als jene des Lias usw. ? Sollen wir da nicht auch an eine Aenderung des Klimas denken, um so mehr, als auch andere interessante Momente, wie der Rückgang der Riffkorallen im Lias und ihr neues Aufblühen im Malm, der Rückgang der riesigen Equisetazeen am Ende der Trias u. dgl., für eine Verschlechterung des mitteleuropäischen Klimas in der älteren und für eine abermalige Verbesserung desselben in der jüngeren Jurazeit sprechen? Sollte das Fehlen aller typisch tropischen Elemente im Lias Mitteleuropas nicht ebenso schwer in die Wagschale fallen, als das Vorkommen südlicher Elemente im Tertiär der heute kälteren oder höchstens gemäßigten Gegenden? Denn es wird niemand dagegen etwas einwenden, wenn man das Vorkommen von Termiten, Paussiden, Cupediden, tropischen Poneriden und

anderen Ameisen, Trigonon usw. im baltischen Bernsteine oder das Vorkommen von Belostomiden, Scutelleriden und dergleichen in der Nähe des Bodensees, von vielen Penthetrien in Britisch Kolumbien, von Glossinen in Kolorado usw. für ein tropisches oder subtropisches Klima jener Zeiten ins Treffen führt, und aus dem Verschwinden all dieser Elemente in der jüngsten Phase des Tertiärs, aus ihrem gänzlichen Fehlen in quartären Ablagerungen unserer Breiten ganz ähnliche Schlüsse auf eine Verschlechterung des Klimas zieht, wie aus der fossilen Flora, aus der Vertebraten- und Molluskenfauna.

*

Mögen diese wenigen ziemlich willkürlich aus der Masse des Stoffes herausgehobenen Beispiele genügen, um zu zeigen, daß sich die fossilen Insekten in bezug auf geologische Bedeutung manchen anderen Tiergruppen bereits als gleichwertig an die Seite stellen lassen. Wir dürfen uns freilich nicht verhehlen, daß die Hauptmasse der Detailarbeit noch vor uns liegt und daß noch gar manches Jahr vergehen wird, bevor wir an einen Vergleich mit Mollusken, Echinodermen und ähnlichen Tiergruppen denken können, deren Natur und Lebensweise eine sichere und nicht allzusehr dem Zufalle unterworfenene Erhaltung als Fossilien verbürgt. Die Bedeutung der fossilen Insekten scheint mir in erster Linie darin zu liegen, daß sie es sind, welche gerade dann wertvolle Aufschlüsse geben können, wenn uns die marinen Formen total im Stiche lassen.

Ich möchte daher mit einem Appell an die Herren Geologen und Montanisten schließen: Achten Sie auf diese unscheinbaren Objekte; denken sie daran, daß Ostrau, Grünbach, Lunz und viele andere pflanzen- und daher sicher auch insektenführende Lokalitäten Oesterreichs bisher noch gar nichts zu unseren Kenntnissen beigetragen haben; daß in den Kohlengebieten Australiens, Chinas, in den Gondwanaschichten Indiens, in der Kreide Australiens, in Afrika, Südamerika, in Grönland, Spitzbergen und in der Antarktis noch Schätze von unschätzbarem phylogenetischen, tiergeographischen und daher auch geologischem Werte schlummern, ja, daß selbst in so manchem Museum wertvolles Material un-

beachtet oder mangelhaft bearbeitet liegt, dessen exakte zeitgemäße Untersuchung manche Lücke in unserem Wissen ausfüllen könnte.

Abbildungen.

Alle Abbildungen sind schematisch und beziehen sich auf Vorderflügel. Sc = Subcosta, R = Radius, Rs = Sector radii, M = Medialis, Cu = Cubitus, A = Analis. — Die Figuren 2 bis 5 sind etwa 2 mal, 6 und 7 etwa 5 mal, 8 und 9 etwa 10 mal, 10 und 11 etwa 6 mal vergrößert.

Fig. 1. Ein Paläodiktyopteron. (Mittleres Oberkarbon.)

Fig. 2. Eine der ursprünglichsten Archimylakriden. (Mittleres Oberkarbon.)

Fig. 3. Eine höher spezialisierte Archimylakride. (Skulptur nur angedeutet. Oberes Oberkarbon.)

Fig. 4. Eine Mylakride. (Oberes Oberkarbon.)

Fig. 5. Eine Spiloblattinide. (Oberes Oberkarbon.)

Fig. 6. Eine Poroblattinide. (Oberes Oberkarbon.)

Fig. 7. Eine Mesoblattinide. (Lias.)

Fig. 8. Eine Etecanide. (Lias.)

Fig. 9. Eine Orthophlebiide. (Lias.)

Fig. 10. Eine Pentheiria. (Paläogen.)

Fig. 11. Ein Bibio. (Neogen.)
