BEITRÄGE ZUR ENTOMOLOGIE

3. BAND · SONDERHEFT · BERLIN JUNI 1953

# Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten

Von Willi Hennig

mit Beiträgen von H. Bollmann und J. Machatschke

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

(Mit 12 Textfiguren)

Inhalt

Seite

I. Die allgemeinen Voraussetzungen einer Kritik am System 1
A. Einleitung . . . . . 2
B. Theoretische Grundlagen der systematischen Arbeit . . . . . 3
II. Das phylogenetische System der Insekten . . . . . 18
III. Schlußbemerkungen . . . . . 53
IV. Literaturverzeichnis . . . . . 57
V. Verzeichnis neuerer Monographien und Revisionen rezenter Insektengruppen 63

## I. Die allgemeinen Voraussetzungen der Kritik am System

### A. Einleitung

Auch für den Entomologen, der selbst als Systematiker wissenschaftlich tätig ist, wird es ständig schwieriger, die Fortentwicklung des Systems der Insekten und den Stand der Arbeiten in denjenigen Teilgebieten seiner Wissenschaft zu verfolgen, die ihn nicht unmittelbar angehen. Die ungeheuere Zahl der Insektenarten, die ständig wachsende Zahl der Arbeiten, die in ständig zunehmendem Maße auch in neuen und wenig zugänglichen Zeitschriften und in Ländern erscheinen, die noch vor kurzem wenig am wissenschaftlichen Leben teilnahmen, macht dies verständlich. Es ist daher kein Wunder, wenn auch in modernen Lehrbüchern der Entomologie Darstellungen des Systems der Insekten sich finden, die an neueren Erfahrungen gemessen entweder ganz unhaltbar oder zum mindesten doch recht anfechtbar sind.

Einen wesentlichen Teil der Verantwortung hierfür tragen freilich nicht die Verfasser solcher Lehrbücher, sondern die systematischen Spezialisten. Sie vergessen nur allzu leicht, daß sie nicht nur für sich und ihre Spezialistenkollegen arbeiten. Jeder, der eine Insektengruppe von nicht allzu niederem



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Range systematisch bearbeitet, sollte aber die Verpflichtung fühlen, die Ergebnisse seiner Arbeit zusammenfassend und in einer auch dem Fernerstehenden verständlichen Form mitzuteilen. Nur dann hat er das Recht, sich zu beklagen, wenn Hand- und Lehrbücher an veralteten Vorstellungen festhalten. Nun gibt es freilich Insektengruppen, über die neuere Darstellungen von verschiedenen Spezialisten vorliegen, ohne daß diese aber untereinander übereinstimmen. Nicht immer haben die Abweichungen sachliche Gründe. Häufig genug sind sie nur darin begründet, daß ihre Autoren verschiedene Auffassungen darüber haben, wie sachlich übereinstimmend anerkannte Tatsachen im System zum Ausdruck gebracht werden sollen. Das wäre tragbar, wenn über das Prinzip, nach dem die voneinander abweichenden Darstellung ineinander übersetzt werden können, Klarheit herrschte. Aber auch das ist nur selten der Fall.

Hier macht sich der beklagenswert unzureichende Stand der theoretischen und terminologischen Klärung der wichtigsten Grundlagen der systematischen Arbeit verhängnisvoll bemerkbar, ein Mangel, den Remane (1952) übrigens, wohl mit Recht, der gesamten Biologie vorwerfen zu müssen glaubt. In der Systematik machen sich diese Mängel freilich besonders und in steigendem Maße bemerkbar. Das liegt daran, daß die Spezialisierung hier einen besonders hohen Grad erreicht hat, der übrigens notwendig und auf keine Weise rückgängig zu machen ist. Wer sich darüber noch nicht hinreichend klar geworden ist, möge sich die Namen der Familien, die bei den Insekten unterschieden worden sind, in dem bekannten Buche von Brues & Melander (1932), oder auch die wenigen in der vorliegenden Arbeit (S. 64—85) genannten Familiennamen ansehen und sich Rechenschaft darüber ablegen, mit wie vielen von diesen Namen er eine Vorstellung verbindet; und er möge dazu bedenken, daß die meisten Systematiker Spezialisten für eine oder wenige von diesen Familien sind. In anderen Tiergruppen steht es ähnlich. Das moderne Handbuch der Ichthyologie von Berg unterscheidet bei den Fischen mehr als 600 Familien und ähnlich ist es bei den Mollusken, den Cheliceraten und anderen großen Tiergruppen. Es liegt auf der Hand, daß kein Zoologe und auch kein Systematiker das System der Tiere unter diesen Verhältnissen wirklich übersehen kann.

Das wäre zu ertragen, wenn die Systematik nur praktische Aufgaben hätte. Dann würde das unverbundene Nebeneinander der systematischen Arbeit in verschiedenen Tiergruppen auch weiter keine nachteiligen Folgen haben. Aber so liegen die Dinge nicht. Die Systematik ist eine echte Teilwissenschaft der Biologie mit eigenen wissenschaftlichen Problemen. Allerdings wird sie diesen Anspruch nur behaupten und begründen können, wenn sie, wie andere Wissenschaften, „vergleichend" wird. Das bedeutet, daß die systematische Gliederung verschiedener Tiergruppen, also etwa die der Insekten, der Mollusken und der Wirbeltiere, und natürlich diese Tiergruppen selbst in irgendeiner Weise vergleichbar sein müssen und daß klar erkennbar sein muß, inwieweit und in welcher Weise sie verglichen werden

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

können. Es ist merkwürdig, wie wenig diese doch selbstverständliche Tatsache erkannt und anerkannt wird. In jeder anderen Wissenschaft ist es oberster Grundsatz, daß die verwendeten Allgemeinbegriffe eindeutig definiert und in ihrer Verwendbarkeit im Einzelfalle dadurch genau bestimmt sein müssen. In der Systematik aber begnügt man sich erstaunlicherweise weithin mit der Feststellung, daß die verwendeten Kategorien (Familie, Ordnung, Klasse usw.) in den einzelnen Teilbezirken (d.h. bei den verschiedenen größeren Tiergruppen) verschiedene Bedeutung haben und nicht eigentlich vergleichbar sind.

Nun ist es zwar richtig, daß die wissenschaftlichen (lateinischen) Namen der Tiergruppen aller Ordnungsstufen (also etwa die Gattungsnamen *Musca Passer*, *Felis*, *Helix*, die Familiennamen Muscidae, Passeridae, Felidae, Helicidae usw.) wenigstens im phylogenetischen System Eigennamen sind, weil die Gruppen selbst in einem genau definierbaren Sinne Individuen sind. Diese Gruppen und ihre Namen sind also nicht definierbar, d.h. die Festlegung ihrer Grenzen ist nicht aus bestimmten, axiomatischen Voraussetzungen herleitbar, sondern Sache der empirischen Einzelforschung. Anders die Bezeichnungen für die Kategorienstufen des Systems (also die Bezeichnungen Gattung, Familie, Ordnung, Klasse usw.). Sie sind echte Allgemeinbegriffe, die definiert werden müssen und deren Definitionen aus bestimmten allgemeineren Prinzipien abzuleiten sind, für deren Festlegung auch Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit maßgebend sein können.

Die Erkennung dieses fundamentalen Unterschieds zwischen der einzelnen Tiergruppe als Individuum, das einen Eigennamen trägt, und derselben Tiergruppe als Repräsentantin einer bestimmten Kategorienstufe des Systems wird erschwert durch weitverbreitete terminologische Unsauberkeiten, oder richtiger: diese letzteren lassen erkennen, daß die Einsicht in die Wichtigkeit dieser Unterscheidung weithin fehlt. Oft genug wird die Kennzeichnung einer Tiergruppe in systematischen Arbeiten als „Definition" bezeichnet, während es sich doch um ihre Diagnose handelt: die Angabe von Merkmalen, mit Hilfe deren diese Tiergruppe als „Individuum" von anderen Gruppen unterschieden werden kann. In systematischen Spezialarbeiten wirkt diese terminologische Ungeschicklichkeit nicht schwer. Man weiß im allgemeinen, was der Autor meint. Sie erweckt aber bei allen, die aus anderen Zusammenhängen an terminologische Sauberkeit gewöhnt sind, Unbehagen und den Verdacht, daß der Autor auch bei wichtigeren Auseinandersetzungen unklare Begriffe verwendet und leistet überhaupt der Verschleierung wichtiger Unterschiede Vorschub. Daher sollte sie möglichst vermieden werden.

## B. Theoretische Grundlagen der systematischen Arbeit

Zur Behebung einer der Schwierigkeiten, denen sich die Systematik somit gegenübersieht, hat W. Ulrich (1951) vor einiger Zeit vorgeschlagen, eine Kommission zu bilden, die ein modernes System des Tierreiches auszu-



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

arbeiten hätte. Es scheint zweckmäßig, sich mit dem Vorschlage Ulrichs etwas eingehender auseinanderzusetzen; denn solange eine solche Kommission nicht besteht, steht praktisch jeder Systematiker vor der Notwendigkeit für seine eigene Arbeit einige der Entscheidungen zu treffen, vor die sich auch die Kommission gestellt sehen würde. Käme sie aber zustande, dann hätte ebenfalls jeder Systematiker sich mit ihren Entscheidungen auseinanderzusetzen.

Aus den einleitenden Erörterungen der vorliegenden Arbeit ergibt sich, daß die erste und grundlegende Aufgabe einer Kommission es sein müßte, das Prinzip festzulegen, nach dem das System gearbeitet werden soll, das Principium divisionis also. Man könnte sich auf eine Klassifizierung nach der phylogenetischen Verwandtschaft, nach der morphologischen oder typologischen Ähnlichkeit oder vielleicht auch nach anderen Prinzipien einigen. Auf jeden Fall aber wäre eine genaue Definition des zugrunde gelegten kategorialen Begriffes zu geben. Aus dieser Definition würden sich dann die Definitionen für die einzelnen Teilkategorien des Systems logisch ergeben. In deren Festlegung würde dann eine weitere Aufgabe der Kommission bestehen müssen. Hierbei hätten dann auch praktische Gesichtspunkte ihre Berechtigung. Obwohl die Definitionsweise der Kategorien streng von dem einmal gewählten Principium divisionis abhängig ist, könnten doch praktische Gesichtspunkte dafür maßgebend gemacht werden, welchen der Kategorienstufen im einzelnen man die eingeführten Bezeichnungen Familie, Ordnung, Klasse usw. beilegen will. Das Ergebnis dieses Teiles der Arbeit einer gedachten Kommission würde ein ausgearbeitetes Schema abgestufter Systemkategorien und ihrer Definition sein. Dieses Schema hätte also den Charakter eines Vorschlages.

Kritik an diesem Vorschlage wäre von den Gesichtspunkten der Logik und der praktischen Zweckmäßigkeit aus möglich. Bemängelt werden könnte die Wahl des Principium divisionis oder die Logik, mit der die Definitionen der Einzelkategorien aus der Definition des Principium divisionis abgeleitet sind, oder auch die praktische Zweckmäßigkeit, bestimmten Kategorienstufen bestimmte Bezeichnungen (wie Familie, Ordnung, Klasse usw.) zuzulegen.

Würde die gedachte Kommission über dieses Stadium hinaus ihre Arbeit fortsetzen und zur Aufstellung eines konkreten Systens schreiten, so hätte sie klar zum Ausdruck zu bringen, daß es sich dabei um die Bewältigung einer ganz neuen Aufgabe handelt. Maßgebend für die Lösung dieser Aufgabe wären nicht mehr die Gesichtspunkte der Logik und der Zweckmäßigkeit, sondern die Ergebnisse der Einzelforschung. Ein von der gedachten Kommission etwa vorgelegtes System des Tierreiches, wäre nicht, wie das erste Teilergebnis ihrer Arbeit, ein Vorschlag, sondern Ausdruck der Einsicht der Kommissionsmitglieder in die Ergebnisse der zoologischen Forschung und ihrer (der Kommissionsmitglieder) Fähigkeit diese Er-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

gebnisse den theoretischen Grundlagen des Systems gemäß darzustellen, die sie im ersten Teil ihrer Arbeit selbst festgelegt haben.

Kritik an diesem zweiten Teil der Arbeit einer Kommission könnte also von der empirischen Forschung geübt werden. Auch ein Systematiker, der sich vorbehaltlos zu der Lösung bekennt, die im ersten theoretischen Teil ihrer Aufgabe von der Kommission gefunden wurde, könnte also am konkreten System Kritik üben. Er könnte beispielsweise nachweisen, daß eine bestimmte Gruppenbildung im System der Kommission (etwa die „Articulata") überhaupt nicht nach dem gewählten Principium divisionis gebildet ist und somit als Gruppenbildung gar keinen Status im System haben kann, oder er könnte zeigen, daß sie der Definition der gewählten Kategorienstufe nicht entspricht, also z. B. keine Ordnung, sondern eine Klasse darstellt usw.

Wie wichtig es ist, sich genau darüber klar zu werden, was in der systematischen Arbeit Voraussetzung und was Folgerung ist, geht daraus hervor, daß auch in systematischen Arbeiten ein Autor gelegentlich vorschlägt die von ihm behandelte Gruppe als Ordnung oder Unterordnung usw. zu betrachten. Diese Ausdrucksweise kann nur als Ausfluß theoretischer Unklarheiten angesehen werden. Jeder Autor, der systematisch arbeitet, muß sich über die Prinzipien klar sein, nach denen das System gebaut ist, an dem er mitarbeiten will. Er muß also gleichsam für sich die Entscheidungen getroffen haben, die zu fällen oben als die erste Aufgabe einer Kommission im Sinne des Vorschlages von Ulrich bezeichnet worden ist. Ein Autor kann also beispielsweise die unten kurz skizzierten Prinzipien der phylogenetischen Systematik anerkennen oder er kann sie ablehnen. Erkennt er sie an, dann ist er in allem weiteren gebunden, lehnt er sie ab, dann muß er zu erkennen geben, nach welchen Grundsätzen er selbst Systematik betreibt. Er ist aber dann an diese Grundsätze gebunden. Er mag im Zweifel sein, ob er die von ihm anerkannten Grundsätze im Einzelfall richtig angewendet hat oder seine Untersuchungen mögen verschiedene Lösungsmöglichkeiten offen lassen. Er muß dann darauf verzichten, sich für eine von ihnen zu entscheiden. Entscheidet er sich für eine, dann muß er sie aus den Prinzipien heraus begründen und als die ihm richtiger erscheinende vertreten. Vorschlagen kann er sie nicht.

Aus allen diesen Überlegungen geht wohl hervor, daß eine Kommission mit den von Ulrich vorgeschlagenen Zielen nützliche Arbeit leisten könne, sei es, daß sie bei hinlänglich befriedigender Lösung ihrer Aufgabe eine Grundlage für künftige Arbeiten schaffen würde, sei es auch nur, daß jeder Systematiker sich veranlaßt sehen müßte, darzulegen, daß und warum er seine eigene Arbeit lieber auf andere Grundlagen stellen möchte. Voraussetzung wäre allerdings, daß sich eine genügende Zahl von Systematikern finden ließe, die sich mit den theoretischen Grundlagen ihrer Wissenschaft hinreichend gründlich beschäftigt haben und die zugleich, in ihrer Gesamtheit, die Kenntnis aller Tiergruppen hinreichend vollständig vertreten können. Wer die gegenwärtige Lage der Systematik kennt, wird daran zweifeln müssen, daß diese Voraussetzungen heute schon erfüllt sind. Sind sie aber nicht erfüllt, dann könnte eine solche Kommission wohl mehr Schaden als Nutzen stiften.

Auch der Versuch, eine Übersicht über das System der Insekten zu geben, der den eigentlichen Gegenstand der vorliegenden Arbeit bildet, hat

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

zunächst darzulegen, welche Grundsätze er dem Aufbau des Systems zugrunde legt. Nur dann kann deutlich werden, warum und mit welchem Recht bestimmte Lehrmeinungen anerkannt, andere verworfen werden, zumal eine ausführliche Begründung im einzelnen hier schon mit Rücksicht auf den zur Verfügung stehenden Raum nicht möglich ist. Eine ausführliche Darstellung der Grundlagen ist freilich hier nicht möglich. Sie ist an anderer Stelle (Hennig 1950) gegeben worden, auf die verwiesen wird.

Ausgangspunkt aller Überlegungen muß die Tatsache sein, daß die Organismen, hier also im speziellen auch die Insekten, eine vieldimensionale Mannigfaltigkeit bilden. Das heißt, schlicht ausgedrückt, nichts anderes, als daß sie sich in vielen, nicht aufeinander zurückführbaren Hinsichten (Richtungen) voneinander unterscheiden. Wie eine solche vieldimensionale Mannigfaltigkeit klassifikatorisch („systematisch" also) zu behandeln ist, lehrt die Mengenlehre (oder Klassentheorie), ein Teilgebiet der Mathematik, bzw. der mathematischen Logik.

In meinem bereits erwähnten Buche habe ich diese Überlegungen auf ganzheitstheoretische Erwägungen bezogen. Heute würde ich das lieber vermeiden. Wesentliche Änderungen in den Folgerungen ergeben sich hieraus allerdings nicht.

Die Mengenlehre zeigt, daß für die Klassifikation einer vieldimensionalen Mannigfaltigkeit ebensoviele verschiedene Möglichkeiten gegeben sind, wie Dimensionen vorliegen. Eine gleichzeitige Berücksichtigung aller Dimensionen in einem System ist ohne Kunstgriff nur möglich, wenn die Dimensionen homogen und isometrisch sind. Für die Organismen trifft das nicht zu, selbst dann nicht, wenn man die Klassifikation allein auf die morphologische „Gestalt" begründen wollte. Die an sich gegebene Möglichkeit, der Einteilung bestimmte, willkürlich herausgegriffene Merkmale zugrunde zu legen, die freilich einen Wechsel des Einteilungsgrundes von Tiergruppe zu Tiergruppe erfordern würde, ist frühzeitig und recht allgemein abgelehnt worden: der allgemeinen Forderung nach einem „natürlichen" System liegt diese Ablehnung zugrunde. Wie eine theoretisch einwandfreie Berücksichtigung aller Verschiedenheiten (oder wenigstens aller Gestaltverschiedenheiten) zu bewerkstelligen wäre, das ist eine schwierige Frage. Sie wird von der typologischen Morphologie und den Befürwortern einer typologischen Systematik auf ihre Weise vertreten. Eine Auseinandersetzung mit ihnen ist hier nicht möglich. Wichtiger ist die Feststellung, daß *eine* Dimension angegeben werden kann, auf die alle übrigen Dimensionen rückbezogen sind. Das ist die Dimension der Zeit. Die Organismen und alle ihre Verschiedenheiten haben eine Geschichte. Nun gilt dies und die Rückbezogenheit aller Dimensionen auf die Zeit zwar, wie Nic. Hartmann (1950) ausführt, für die ganze reale Welt. Daß aber die Verschiedenheiten der Organismen in der Zeit in der biologischen Systematik zum Principium divisionis gemacht werden können, abweichend von den Möglichkeiten anderer Wissenschaften mit klassifikatorischen Aufgaben, das hat seinen Grund in dem besonderen Verlauf der Geschichte der Organismen. Deren

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Geschichte wird nämlich wesentlich bestimmt durch die Existenz der Arten (Fortpflanzungsgemeinschaften). Daraus erwächst der biologischen Systematik zunächst einmal die Aufgabe, die gegenwärtig existierenden Arten festzustellen. Die Arten sind, gemessen an der Dauer des menschlichen Lebens, relativ dauerhafte, andererseits aber auch wieder vergängliche Gebilde. Als gut begründete Tatsache darf gelten, daß neue Arten nur durch Aufspaltung bereits bestehender Arten entstehen. Nicht jede Art, die früher einmal existierte, existiert noch heute, aber jede heute existierende Art ist auf eine Art zurückführbar, die früher existiert hat. Je weiter man in die Vergangenheit zurückgeht, um so häufiger wird man dort Arten antreffen, die als Stammarten mehrerer heute lebender Arten anzusehen sind, die heute also nur in ihren Spaltungsprodukten, ihren Tochter- und Enkelarten weiterleben. Daraus erwächst der Biologie auf jeden Fall die Aufgabe, die genetischen (genealogischen) Beziehungen der heute lebenden Arten zu ermitteln. Das Ziel dieser Arbeit ist das, was wir das „phylogenetische System" nennen.

Man kann nun dieses phylogenetische System zur Aufgabe der Systematik schlechthin machen, oder man kann diese Entscheidung ablehnen. Für sie spricht die Tatsache, daß alle anderen, zwischen den Organismen bestehenden Verschiedenheiten auf die phylogenetischen Beziehungen rückbezogen, gleichsam in ihnen enthalten sind, weil diese in der Zeit verlaufen. Die Forderung, im natürlichen System der Organismen alle Verschiedenheiten zu berücksichtigen, wird also vom phylogenetischen System (und nur von diesem) erfüllt. Die phylogenetischen Beziehungen der Arten (und auch der aus diesen gebildeten Gruppen höherer Ordnung) sind ferner prinzipiell einwandfrei meßbar, weil sie nur in einer Dimension, der Dimension Zeit, verlaufen. Diese beiden Tatsachen bedingen die Vorzugsstellung des phylogenetischen Systems vor allen anderen möglichen, auf anderen Einteilungsprinzipien begründeten Systemen.

Wer die Logik der vorstehenden Überlegungen und die Zuverlässigkeit der Tatsachen anerkennt, von denen sie ausgehen, und wer daraufhin die phylogenetischen Beziehungen, bzw. den „Grad der phylogenetischen Verwandtschaft der Arten" zum Principium divisionis seines Systems zu machen bereit ist, wird auch die logische Zwangsläufigkeit weiterer Folgerungen anerkennen müssen. Er wird zunächst zugeben müssen, daß die Struktur des phylogenetischen Systems und das gegenseitige Verhältnis der in ihm unterschiedenen Kategorien in einem Schema von der in Fig. 1, 3 und 4 dargestellten Art und nur in einem solchen zutreffend zum Ausdruck gebracht wird.

Dieses Schema erleichtert die Ableitung einiger Definitionen. Grundlegend ist zunächst die Definition der phylogenetischen *Verwandtschaft* (s. dazu auch Fig. 4). Eine Art *B* ist mit einer Art *C* dann und nur dann näher verwandt als mit jeder beliebigen anderen Art *A*, wenn sie mit der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Art *C* mindestens eine Stammart gemeinsam hat, die nicht zugleich auch Stammart von *A* ist.

Diese Definition besagt also, daß für die Feststellung des Grades der phylogenetischen Verwandtschaft allein der Zeitpunkt der Trennung von einer gemeinsamen Stammart maßgebend ist. Gehen wir nur genügend weit zurück, dann finden wir sicher auch eine Stammart, die den Arten *B* und *A* gemeinsam ist. Aber der Zeitpunkt, an dem diese Stammart existierte und sich aufspaltete liegt weiter zurück als der Zeitpunkt in dem wir die Stammart *B/C* finden.

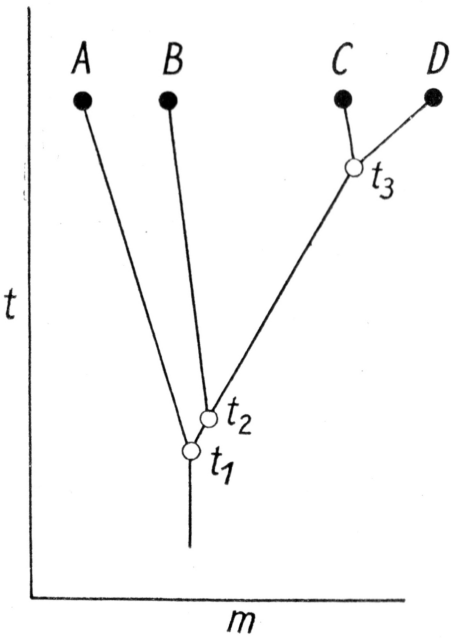


Fig. 1. Schema zur Erläuterung der Definition des Begriffes „phylogenetische Verwandtschaft" (s. Text S. 7–8). Die Dimension *m* soll die morphologischen Verschiedenheiten versinnbildlichen; *t* Zeit

Aus der Definition ergibt sich weiterhin die Berichtigung eines weitverbreiteten Mißverständnisses: In Fig. 1 ist die Art *B* z. B. mit den Arten *C* und *D* näher verwandt als mit der Art *A*, obwohl der Zeitpunkt der Entstehung von *B* (also $t_2$) dem Zeitpunkte der Entstehung von *A* (also $t_1$) näher liegt als dem Zeitpunkte der Entstehung von *C* und *D* ($t_3$ also). Aber die Art *B* hat mit den Arten *C* und *D* eine Stammart gemeinsam (zum Zeitpunkte $t_2$), die nicht gleichzeitig die Stammart von *A* ist; *B* ist also mit *C* und *D* näher verwandt als mit *A*. Daraus ergeben sich wichtige Folgerungen in der Methodenfrage, auf die wir noch zurückkommen.

Die Verwendung des Begriffes der „Verwandtschaft" ist eines der ärgsten Kapitel terminologischer Verwirrung und damit auch sachlich unzutreffender Folgerungen in der Systematik. Ich möchte die Behauptung wagen, daß die aequivokatorische Verwendung dieser Bezeichnung für Begriffe, die verschiedenen Begriffssystemen (z. B. denen der phylogenetischen und der typologischen Systematik) angehören, für den Fortschritt der Systematik und der Phylogenetik ebenso hinderlich ist, wie es die Vermengung verschiedener Begriffe unter der gemeinsamen Bezeichnung „Ursache (Causa)" im Mittelalter für den Fortschritt der Naturwissenschaften überhaupt gewesen ist. Der resultierende logische Fehler der „Metabasis" mit allen seinen Folgen ist eine alltägliche Erscheinung in phylogenetischen Erörterungen.

Im Vorstehenden ist die Definition der Verwandtschaft zunächst auf die Verwandtschaft der Arten bezogen worden. Sie gilt aber ebenso für alle Gruppenkategorien höherer Ordnung des phylogenetischen Systems. Man braucht in die Definition nur den Namen der betreffenden Gruppen-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

kategorie einzusetzen: Eine bestimmte Familie, Ordnung, Klasse oder allgemein „Gruppe" *B* ist mit einer anderen Gruppe des Systems *C* dann und nur dann näher verwandt als mit jeder beliebigen dritten Gruppe *A* des Systems, wenn sie mit der Gruppe *C* mindestens eine Stammart (hier bleibt also die „Stammart" bestehen) gemeinsam hat, die nicht zugleich Stammart der Gruppe *A* ist. Voraussetzung für die Gültigkeit dieser erweiterten Definition ist, daß es sich um monophyletische Gruppen handelt und daß die verglichenen Gruppen *B* und *C* nicht in einem Subordinationsverhältnis stehen.

Was eine *monophyletische Gruppe* ist, ergibt sich aus der Definition der phylogenetischen Verwandtschaft: Eine monophyletische Gruppe ist jede Gruppenbildung des Systems, für die gilt, daß eine jede beliebige, zu ihr gehörende Art mit jeder beliebigen anderen, ebenfalls zu ihr gehörenden Art näher verwandt ist als mit irgendeiner Art, die nicht zu ihr gehört.

Diese Definition kennzeichnet also das Prinzip, nach dem die Gruppen des phylogenetischen Systems gebildet werden müssen. Eine Artengruppe, die nicht dieser Definition entsprechend gebildet ist, hat keinen Platz im phylogenetischen System zu beanspruchen. Häufig wird auch dagegen verstoßen. Als monophyletische Gruppen werden auch solche bezeichnet, aus denen bestimmte, meist morphologisch markant gekennzeichnete Artengruppen (Fig. 2 *B*) herausgeschnitten sind. Es ist aber klar, daß die „Restkörper" (*A* in Fig. 2) nicht der Definition der monophyletischen Gruppe entsprechen: Die Arten (*a*, *b*, *c*) der Restkörpergruppe *A* (in Fig. 2) haben zwar gemeinsame Stammart. Trotzdem entspricht die Gruppe *A* der Definition einer monophyletischen Gruppe nicht, denn nicht jede ihrer Arten ist mit allen ihren anderen Arten näher verwandt als mit irgendeiner anderen, außerhalb stehenden Art: die Art *c* der Gruppe *A* ist mit den Arten der Gruppe *B* näher verwandt als mit den Arten *a* und *b*. Die Gruppe *A* ist also keine monophyletische Gruppe im Sinne der Definition. Sie hat keinen legitimen Platz im phylogenetischen System.

Für den Begriff der monophyletischen Gruppe gibt es noch keine handliche Bezeichnung. Simpson (1949) hat dafür die Bezeichnung „Phylum" verwendet. Das ist keine sehr glückliche Lösung, weil diese Bezeichnung schon für eine bestimmte Kategorienstufe des Systems („Tierstamm") üblich ist. Eher würden sich die Bezeichnungen Monophylum oder Homophylum empfehlen. Im folgenden werde ich mich aber mit der etwas umständlichen Bezeichnung „monophyletische Gruppe" begnügen.

Das Schema (Fig. 2) läßt weiterhin erkennen, daß jede Gruppe (bis hinunter zur Art) des phylogenetischen Systems eine *Schwestergruppe* (die auch eine Einzelart sein kann), haben muß. Das gilt für die Gruppen aller Kategorienstufen.

Man kann die Meinung vertreten hören, die Schwestergruppe einer rezenten Tiergruppe sei ausgestorben. Das ist natürlich möglich. Die Schwestergruppe der rezenten Gruppe (*a*, *b*) in Fig. 2 ist die fossile Gruppe (*d*, *e*). Trotzdem bleibt die Tatsache bestehen, daß die Gruppe (*a*, *b*) auch in der rezenten Tierwelt einer Schwestergruppe hat: die Gruppe (*c*, *f*, *g*). Es ist dies nur ein Schwesterngruppenverhältnis auf der Ebene einer

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

höheren Rangstufe. Hier findet das Problem der sog. „leeren Einheiten" seinen Platz, auf das aber nicht näher eingegangen werden kann (s. Hennig 1950).

Wollte man die Aufgabe des Systematikers, soweit sie die der Art übergeordneten Kategorien des Systems betrifft, schlagwortartig kennzeichnen, so könnte man sagen, sie bestehe in der „Suche nach der Schwe-

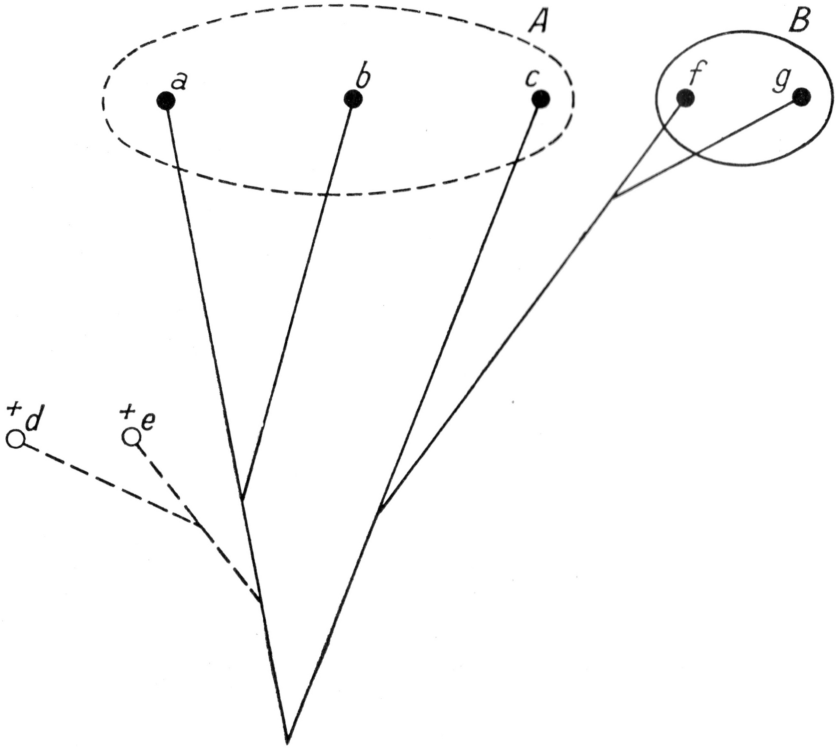


Fig. 2. Schema zur Erläuterung eines häufigen Mißverständnisses der Begriffe „phylogenetische Verwandtschaft" und „monophyletische Gruppe" (s. Text S. 7—9). Die Gruppe *A* ist keine monophyletische Gruppe

stergruppe". Keine als monophyletisch erkannte Tiergruppe kann ihren Platz im System zugewiesen erhalten, ehe nicht ihre Schwestergruppe bekannt ist.

Die „Suche nach der Schwestergruppe" verfährt nach bestimmten Regeln, die sich wieder kurz durch die Schlagwort-Fragen „wie kann die Schwestergruppe aussehen" und „wie und wo lebt sie" kennzeichnen lassen.

Damit gehen die Erörterungen aber auf die Methodenfrage über. Waren alle bisherigen Feststellungen solche allgemeiner Art, die sich aus bestimmten Grundtatsachen und Entscheidungen rein logisch ableiten lassen, so hat der Systematiker nun zu fragen, welche Methoden und

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Kriterien ihm denn zur Feststellung der phylogenetischen Verwandtschaft und zur Erkennung der monophyletischen Gruppen zur Verfügung stehen. Hier spielen die morphologischen Beziehungen — Unterschiede und Übereinstimmungen — der Organismen eine große Rolle. In weiten Bereichen der Systematik muß aus ihrer Analyse allein auf die phylogenetischen Beziehungen geschlossen werden. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die morphologische Seite der systematischen Arbeit vielfach allein gesehen wird, daß man versucht, die systematische Arbeit allein auf die morphologischen Methoden zu begründen und die phylogenetische Systematik als abhängig von der morphologischen ansieht.

Wohin diese Verkennung des wahren Sachverhaltes aber führt, dafür liefert das kürzlich erschienene Buch von Remane (1952) über die „Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik" eindrucksvolle Hinweise.

Der zentrale Gedanke Remanes besagt, „jede Verwandtschaft und somit jede Phylogenetik beruhe in erster Linie auf der Homologien-Ermittlung. Die Klärung der Homologien sei also notwendige Voraussetzung für phylogenetische Forschung". Remane weigert sich indessen, eine Definition für den Begriff Homologie einzuführen. „Die Homologie sei keine in die Biologie eingeführte Maßeinheit für die man eine konventionell festgelegte Definition einführen kann, sie sei vielmehr ein durch empirische Arbeit allmählich gewonnener Begriff, der auf der Identifikation verschiedener Strukturen beruht." Remane erarbeitet dann eine Anzahl von Haupt- und Hilfskriterien für die Erkennung von Homologien. Er übersieht dabei den fundamentalen Unterschied zwischen Definition und Kriterium oder läßt doch ihn und vor allem die Tatsache außer Acht, daß noch so viele und noch so gute Kriterien eine Definition nicht ersetzen können, daß vielmehr jedes Kriterium erst durch seine Beziehung zur Definition zu einem solchen wird. Die Folgen zeigen sich auch bei Remane sofort. Wenige Seiten, nachdem er die phylogenetische Deutung an die 2. Stelle gerückt und von den „empirischen" Kriterien des Homologiebegriffes abhängig gemacht hat, spricht er in einem speziellen Falle von „Gebilden, die unabhängig entstanden und demnach nicht homolog sind" (p. 60). Zum Schluß stellt er sogar kurz und bündig fest „Wären 2 Merkmale phylogenetisch nicht in kontinuierlichem Zusammenhange, so würden wir sie gar nicht als homolog anerkennen" (p. 301). Damit ist eindeutig geschehen, was geschehen mußte und was Remane ausdrücklich zu vermeiden beabsichtigt hatte: die phylogenetische Definition des Homologiebegriffes ist eingeführt, logisch an die erste Stelle gerückt und die morphologischen Kriterien sind, wie es sich gehört, von ihr abhängig gemacht worden.

Trotzdem bleibt aber der Homologie-Begriff, auch in seiner phylogenetischen Definition, unzureichend. Man kann eine Theorie des phylogenetischen Systems nicht auf ihm allein begründen. Die praktischen Folgen einer solchen Verkennung sind verhängnisvoll. Sie verführen überall dazu,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

die morphologischen Ergebnisse der Phylogenese in den Mittelpunkt des Interesses bzw. als das für das phylogenetische System allein Maßgebende zu betrachten. Man glaubt daher, genug getan zu heben, wenn man die „monophyletische" oder „polyphyletische" Entstehung eines Merkmales, eines Bauplans oder eines „Typus" (z. B. des „Säugetiertypus": REMANE p. 124) aus einem anderen Merkmal, Bauplan oder Typus im einzelnen aufgezeigt und verständlich gemacht hat. „Die Phylogenese ist die Umwandlung der Organismen in der Aufeinanderfolge der Generationen" (REMANE p. 165). Diese Feststellung ist unzulänglich. Die Phylogenese ist vielmehr der Prozeß, der die gegenwärtig existierende Mannigfaltigkeit der Organismen und ihre besondere Struktur aus einem früheren andersartigen Zustande hervorgebracht hat. Für den Systematiker steht daher nicht der Organismus als Gestalt, als Träger eines bestimmten Merkmales, als Repräsentant eines bestimmten Bauplanes oder Typus im Mittelpunkt des Interesses, und noch weniger das Einzelmerkmal oder der nur als Abstraktum zu denkende Bauplantypus (z. B. der „Säugetiertypus") und deren Entwicklung. Ihn interessiert allein der Organismus in seiner Stellung innerhalb der Hierarchie individueller engerer und weiterer Abstammungsgemeinschaften. Dieses Interesse aber findet seine Befriedigung nur durch die Beantwortung ganz bestimmter Fragen, die letzten Endes alle auf die Frage nach den zwischen den Organismen und Organismengruppen bestehenden Schwestergruppenverhältnissen hinauslaufen.

Daher interessieren den Systematiker auch Feststellungen kaum wie etwa die, daß sich die drei großen Arthropodenstämme unabhängig aus anneliden-artigen Vorfahren heraus entwickelt haben, oder die, daß die Homopteren und Heteropteren unabhängig aus Protohemipteren hervorgegangen sind, denn solche Feststellungen, die eine typologische Denkweise verraten, antworten auf die von ihm zu stellenden präzisen Fragen nicht, besagen andererseits aber auch nicht, daß eine präzise Beantwortung dieser Fragen unmöglich wäre. Aber dies möge im einzelnen aus den folgenden (S. 18 sequ.) speziellen Ausführungen deutlich werden.

Zu diesen, die einseitig morphologische Orientierung der Systematik zurückweisenden Erwägungen paßt sehr gut die Feststellung von SMART (1945), daß Systematik und Tiergeographie untrennbar verbunden sind, wenn freilich diese Erkenntnis bisher auch nur für die niedersten Stufen des systematischen Kategorienschemas allgemein anerkannt ist. Hier liegt das Aufgabengebiet der „Vikariantypenkunde", das bisher allerdings kaum entwickelt worden ist. Eine solche Vikarianztypenkunde, der übrigens neuerdings von anderen Gesichtspunkten ausgehend besonders JEANNEL (1946) vorgearbeitet hat, müßte von der Erkenntnis ausgehen, daß die Teilgruppen vieler Tiergruppen bestimmter Kategorienstufen häufig geographische Vikarianz zeigen, und sie müßte in Form von Vikarianztypen Regeln aufstellen, die mit der Beantwortung der oben gestellten Frage „wo lebt die Schwestergruppe" eine Feststellung von Schwestergruppenverhältnissen erleichtern helfen könnten (s. auch HENNIG 1950).

Für den in der vorliegenden Arbeit behandelten Bereich des Systemes der Insekten stehen freilich bisher fast nur die morphologischen Kriterien

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

der phylogenetischen Verwandtschaft zur Verfügung. Auch sie können hier nicht ausführlich behandelt werden. Einige Gesichtspunkte sind in meinem bereits erwähnten Buche angeführt. Umfassender hat sie REMANE (1952) behandelt. Einige grundlegende methodische Prinzipien müssen hier aber doch kurz besprochen werden.

Auszugehen ist hier von der Erscheinung, die ich als „Deviationsregel" bezeichnet habe. Sie besagt, daß bei der Spaltung der Arten, der Entstehung von Schwestergruppen also, häufig die eine (und das gilt dann auch für ihre weiteren Nachkommen) auf dem Standpunkte der gemeinsamen Stammart stehen bleibt, während die andere davon abweicht (Fig. 3). Das gilt für einzelne Merkmale wie für den Organisationsplan im ganzen. Zur Unterscheidung habe ich die Bezeichnungen plesiomorph und apomorph geprägt (HENNIG 1949). Das Phaenomen selbst ist längst bekannt[1]). Es wird gedeckt durch die von anderen Autoren verwendeten Bezeichnungen primitiv und abgeleitet, prototypisch und metatypisch (WEBER 1952). Auch die von WEBER (1949) getroffene Unterscheidung zwischen „Grundplan" und „typischem Plan" hat einige Beziehungen zu diesem Phaenomen. Im englischen Sprachbereich wird gleichbedeutend mit plesiomorph auch häufig die Bezeichnung „archetypic" oder auch „archaic" verwendet. All diese Bezeichnungen aber sind zum Teil mit Vorstellungen behaftet, die nicht in diesem Zusammenhang gehören oder sie werden vieldeutig, manchmal auch für andere Erscheinungen gebraucht. Zum mindesten sind sie wenig geeignet, vom morphologischen auch auf andere Gebiete (Ökologie, geographische Verbreitung) übertragen zu werden, wo die gleichen Erscheinungen zu beobachten und in der Systematik zu berücksichtigen sind. Ich ziehe daher die Bezeichnungen plesiomorph und apomorph, die leicht übertragen werden können (plesioök, plesiochor usw.), auch in der vorliegenden Arbeit vor. Es mag noch betont

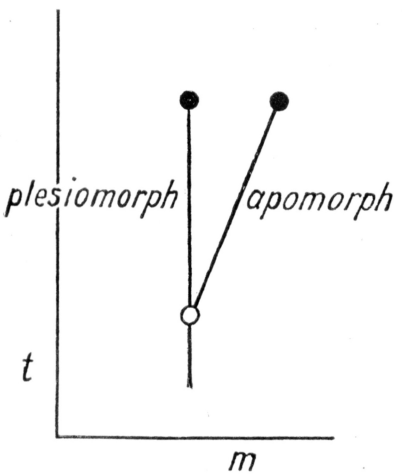

Fig. 3. Schema zur Erläuterung der „Deviationsregel" (s. Text S. 13)

[1]) A n m. b. d. K o r r.: Eine klare Darstellung der „Deviationsregel" hat vor kurzem auch MASLIN (1952) gegeben unter der Bezeichnung „Principle of Identity of Chrono- and Morphoclines". Seine Begriffe des „primitive extreme" und „derived extreme" decken sich mit meinen Begriffen des plesiomorphen und des apomorphen Merkmales (bzw. der plesiomorphen und der apomorphen Ausprägungsform morphologischer Eigenschaften). Sehr glücklich scheint mir auch die von MASLIN geprägte Bezeichnung „Morphocline", weil sie, sachlich identisch mit dem Begriffe der „orthogenetischen Reihe", die Belastungen vermeidet, die sich für die letztere Bezeichnung aus den verschiedenen Vorstellungen ergeben, die sich mit dem Begriffe der Orthogenese verbinden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

werden, daß die Bezeichnungen nicht identisch sind mit negativ und positiv oder mit regressiv und progressiv. Eine apomorphe Gruppe kann sich also beispielsweise auch negativ (durch den Verlust von Merkmalen) bzw. regressiv (durch sekundäre Vereinfachung ihrer Organisation) von ihrer plesiomorphen Schwestergruppe unterscheiden.

Die Berücksichtigung der Deviationsregel ist nun bei der systematischen Arbeit von großer Bedeutung, was aber werkwürdigerweise bisher kaum klar erkannt wurde. Bei der Entscheidung, welcher Platz im System einer bestimmten Gruppe zugewiesen werden muß, d.h. also bei jeder systematischen Arbeit, hat der Systematiker in praxi stets eine Art von Regel-de-tri-Aufgabe zu lösen. Er hat zu untersuchen (Fig. 4) ob diese Gruppe ($B$) mit einer Gruppe $C$ oder mit einer beliebigen Gruppe $A$ näher verwandt ist. Dazu hat er zunächst die Übereinstimmungen und die Abweichungen festzustellen. Übereinstimmungen und Abweichungen an sich lassen sich zwischen je zwei ganz beliebigen Gruppen des Systems stets feststellen. Es gilt also zu entscheiden, welche von ihnen für die Feststellung des Verwandtschaftsgrades maßgebend und welche hierfür bedeutungslos sind. Da ist es nun von entscheidender Bedeutung, ob die Übereinstimmungen plesiomorphe oder apomorphe Merkmale betreffen. Nur Übereinstimmungen in apomorphen Merkmalen („Synapomorphien") sprechen für die nähere Verwandtschaft zweier Gruppen, während die Übereinstimmungen in plesiomorphen Merkmalen (bzw. Zügen des Bauplanes), die Symplesiomorphien, hierfür bedeutungslos sind.

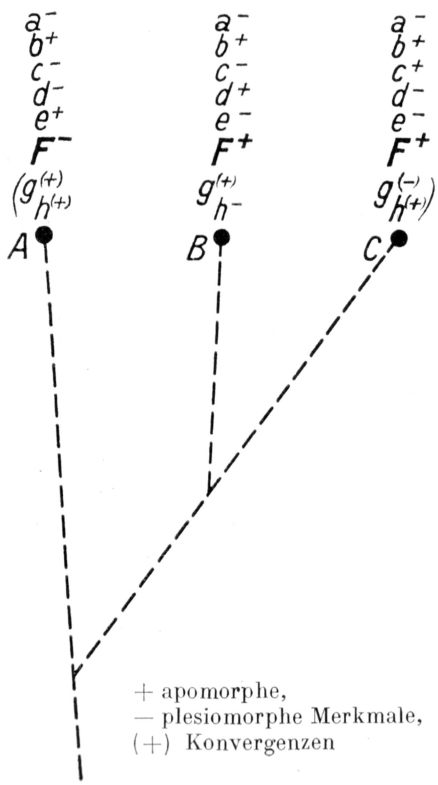


Fig. 4. Schema zur Erläuterung der möglichen Merkmalsverteilung bei nächstverwandte Gruppen (vgl. Text S. 4—5)

In Fig. 4 ist schematisch dargestellt, wie dieser aus der Gültigkeit der Deviationsregel abgeleitete Grundsatz praktisch anzuwenden ist. Es sei die Frage zu entscheiden, ob die Mecoptera näher verwandt sind mit den Dipteren oder mit den Planipennia (Neuroptera). Wie Fig. 4 zeigt, scheiden für die Lösung dieser Aufgabe, zunächst alle die Merkmale aus, in denen alle drei Gruppen übereinstimmen seien das nun plesiomorphe ($a^-$) oder

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

apomorphe ($b^+$) Merkmale. Diese Feststellung ist ziemlich selbstverständlich. Anders ist es mit der Erkenntnis, daß auch die Symplesiomorphien, in denen nur zwei der in Frage stehenden Gruppen übereinstimmen, ohne Bedeutung sind ($c^-$, $d^-$, $e^-$). Für die Beurteilung der Verwandtschaft der Mecopteren ist es also bedeutungslos, daß sie zwei Flügelpaare besitzen wie die Planipennia, denn das ist ein deutlich plesiomorphes Merkmal (die Übereinstimmung der Mecoptera und Planipennia eine deutliche Symplesiomorphie dieser beiden Gruppen). Ebenso bedeutungslos ist der Besitz der Thorakalbeine bei den Larven der Mecoptera und Planipennia usw., ebenso aber auch der Besitz einfacher Mundwerkzeuge mit getrennten Mandibeln und Maxillen bei den Larven der Mecoptera und Diptera (wenigstens in ihrem „Grundplan") usw. So leicht es ist, die Gültigkeit dieses Grundsatzes einzusehen, so wenig selbstverständlich scheint er zu sein, denn viele Erörterungen des Verwandtschaftsverhältnisses verschiedener Tiergruppen sind mit der Aufzählung von Übereinstimmungen belastet, von denen aus dem übrigen Text der gleichen Arbeiten ganz klar hervorgeht, daß es sich um Symplesiomorphien handelt.

Im Grunde nur eine andere Fassung desselben Grundsatzes ist die Feststellung, daß auch apomorphe Merkmale, die nur eine Gruppe besitzt („Autapomorphien") dieser Gruppe bedeutungslos sind ($c^+$, $d^+$, $e^+$ in Fig. 4). Die Rückbildung der Hinterflügel zu Halteren bei den Dipteren, die eigenartige Mundbildung der Larven der Planipennia und die eigenartige Ausbildung des männlichen Kopulationsapparates bei den Mecoptera müssen also aus den Erörterungen ebenfalls ausscheiden: es sind Autapomorphien dieser Gruppen. Auch dieser Grundsatz ist, einleuchtend wie er sein müßte, anscheinend nicht selbstverständlich, denn sehr häufig begegnet man der Feststellung, daß eine Gruppe mit der anderen nicht verwandt sein könne, weil sie zahlreiche Besonderheiten zeige. Das ist also nicht richtig: die zahlreichen Besonderheiten in Bau und Lebensweise der Pupipara (deren „Autapomorphie" und „Autapoökie" also) besagen nicht das Geringste gegen ihre nahe Verwandtschaft mit den Muscidae, deren Schwestergruppe sie wahrscheinlich sind.

Übrig bleiben für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse also nur diejenigen Merkmale, in denen zwei oder drei Gruppen apomorph übereinstimmen („Synapomorphien" ($F^+$) in Fig. 4). Nur diese Synapomorphien würden also eine nähere Verwandtschaft zweier Gruppen ($B$ und $C$ in Fig. 4) begründen, da sie die Annahme nahelegen, daß die beiden Gruppen das synapomorphe Merkmal von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart übernommen haben. Das Fehlen des tergalen Beinremotors $M_2$ bei den Mecoptera und Diptera (er ist vorhanden bei den Planipennia) und die Einästigkeit von $cu_1$ bei Dipteren und Mecopteren würde also dafür sprechen, daß die Mecoptera mit den Diptera näher verwandt sind als mit den Neuroptera, denn beides sind deutlich apomorphe Merk-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

male. Diese Beispiele zeigen zugleich, daß die Synapomorphie auch in einem negativen, regressiven Merkmal bestehen kann.

Besondere Verhältnisse liegen vor, wenn die zu untersuchende Gruppe synapomorphe Übereinstimmungen mit mehreren anderen Gruppen zeigt. Dann ist die Annahme einer Konvergenz in einigen dieser Merkmale unabweisbar. In Fig. 4 beispielsweise wäre an der Annahme einer näheren Verwandtschaft der Gruppen $B$ und $C$ nur festzuhalten, wenn sich nachweisen ließe, daß die Synapomorphien zwischen $B$ und $A$ (also $g^{(+)}$) und $C$ und $A$ (also $h^{(+)}$) auf Konvergenz beruhen.

Es könnte scheinen, als sei damit die morphologische Methode der Systematik ganz wieder auf die Unterscheidung zwischen Homologien und Kovergenzen zurückgeführt. Aber das wäre ein Trugschluß. Homologien sind ja nicht nur die echten Synapomorphien, sondern auch die Symplesiomorphien. Die Begriffe Synapomorphie und Homologie decken sich also nicht. Natürlich stehen die Kriterien der Homologien am Anfange der systematischen Arbeit, soweit sie morphologische Methoden benutzt. Verglichen werden können überhaupt nur Übereinstimmungen in homologen Merkmalen. Aber nicht alle Homologien sind für die Lösung einer systematischen Frage von Bedeutung: die Symplesiomorphien sind es nicht. Die festgestellten Homologien erhalten aus der Deviationsregel und den Folgerungen, die sich aus der Annahme ihrer Gültigkeit ableiten lassen, erst ihren Maßstab und ihren Wert als Indikatoren bestimmter Verwandtschaftsverhältnisse.

Oft kann man die Bemerkung lesen, daß dieses oder jenes Organsystem (z. B. das Respirationssystem der Arachnida) für die Ableitung phylogenetischer Schlußfolgerungen und damit auch für die systematische Verwertung ungeeignet sei. Obwohl mit solchen Bemerkungen sicher etwas Richtiges gemeint ist, können sie doch nur zu leicht mißverstanden werden; denn alle Übereinstimmungen und alle Unterschiede zwischen Organismen haben ihre phylogenetische Bedeutung. Die Unterschiede sind ja nichts anderes als die Negativa bestehender Übereinstimmungen und jede Übereinstimmung zwischen 2 Organismen ist entweder Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz (von gewissen Zwischenstufen zwischen Synapomorphie und Konvergenz abgesehen.) Soweit ihre Deutung nach einer dieser 3 Kategorien nicht primär geschieht und selbst zur Grundlage der Einordnung ihrer Träger im System gemacht wird, erfolgt diese ihre Deutung sekundär eben durch die Einordnung ihrer Träger im System, auch dann wenn dieser Einordnung primär die Analyse anderer Merkmale zugrunde liegt.

So wie die Deviationsregel und ihre Anwendung eng mit dem Begriffe der Homologien und seinen Kriterien verbunden ist, so ist ihre Verwendung auch nicht denkbar ohne Rücksichtnahme auf andere Begriffe und Regeln, die sich aus der Erforschung der Phylogenese ergeben haben. Die Bedeutung der Synapomorphien z. B. ist nicht voll verständlich ohne Kenntnis der sogenannten Irreversibilitätsregel. Wenn die Evolution der Merkmale und Baupläne ohne Einschränkung auch rückläufig verlaufen könnte, wäre ja damit zu rechnen, daß scheinbare Symplesiomorphien, ebenso wie das bei scheinbaren Synapomorphien möglich ist, durch Konvergenz zustande gekommen sind. Das ist sicherlich in manchen Fällen anzunehmen. Über

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

den Geltungsbereich der Irreversibilitätsregel ist ja viel diskutiert worden (Hennig 1950, Remane 1952; in der Entomologie unter der Bezeichnung Meyrick's Law bei Tillyard 1919, siehe dazu auch Sachtleben 1951), mit dem Ergebnis, daß sie sicher nicht uneingeschränkt gilt. Die Auswirkungen auf die systematische Arbeit sind aber nicht übermäßig groß, weil im allgemeinen wohl angenommen werden darf, daß die rückläufige Entwicklung nicht so weit geht, daß keinerlei Synapomorphien zwischen den wirklich verwandten Gruppen übrig bleiben.

Als Hilfsprinzip möge schließlich noch der Grundsatz eingeführt werden, daß Synapomorphien stets den Verdacht auf Verwandtschaft nahe legen und ihre konvergente Entstehung nicht von vornherein angenommen werden sollte. Manche Autoren verfahren nach dem entgegengesetzten Prinzip. Konvergenzen gibt es sicherlich in großer Fülle, auch solche, die sich schwer aufdecken lassen. Ein wenig Überlegung zeigt aber leicht, daß die phylogenetische Systematik allen Boden unter den Füßen verlieren würde, wenn sie alle Synapomorphien zunächst als Konvergenzen auffassen und in jedem Falle den Beweis des Gegenteils verlangen wollte. Die Last des Beweises muß vielmehr der Behauptung auferlegt werden, daß bestimmte Synapomorphien in Einzelfällen nur auf Konvergenz beruhen können.

Hier ist die Feststellung am Platze, daß keine der morphologischen Regeln und keines der Kriterien, deren sich die Systematik zur Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse bedient, uneingeschränkt gültig ist. Sie haben alle zunächst nur den Wert heuristischer Prinzipien. Aber den haben sie auch. Radikale Skepsis gegenüber der Möglichkeit des Erfolges ist auch in der Systematik nicht geeignet, vor den Beginn der wissenschaftlichen Arbeit gestellt zu werden. Das Vertrauen, daß eine richtige Anwendung von Methoden und Kriterien, die sich als logische Folgerungen aus theoretisch gut begründeten Voraussetzungen ergeben, häufiger zu richtigen als zu falschen Ergebnissen führt, ist hierfür geeigneter. Viele Arbeiten der phylogenetischen Systematik begnügen sich freilich mit der Aufzählung von Übereinstimmungen und Unterschieden zwischen den in Frage stehenden Tiergruppen. Daraus werden dann Schlüsse auf deren Verwandtschaft gezogen. Wie diese Schlüsse sich aber zwingend aus den Tatsachen und bestimmten Folgerungsprinzipien ergeben, ist meist nicht klar erkennbar. Daher war es notwendig, dem folgenden Überblick über das System der Insekten die vorstehenden Ausführungen vorauszuschicken, die klarstellen sollen, welche Maßstäbe bei der Bewertung der von anderen Autoren geäußerten Vorstellungen angewendet worden sind.

Zunächst muß aber noch einiges gesagt werden über die Fossilien, deren Berücksichtigung auch in der systematischen Entomologie eine immer größere Bedeutung gewonnen hat. Obwohl die Wichtigkeit der Fossilien in gar keiner Weise bestritten werden soll, muß doch festgestellt werden, daß ihre Bearbeitung in manchen Fällen mehr Verwirrung als Aufklärung gebracht hat. Meist sind es ja bei Fossilien höheren Alters nur die Flügel, die



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

zur Verfügung stehen, also nur ein bescheidener Ausschnitt aus dem Merkmalsgefüge der ganzen Organismen.

Wie sehr infolgedessen Vorsicht geboten ist, zeigt die Tatsache, daß noch in neuester Zeit die Vorder- und Hinterflügel ein und derselben Art als die Reste von Angehörigen zweier verschiedener Familien beschrieben worden sind. Aus der Deviationsregel ergibt sich auch die Folgerung, daß von zwei Schwestergruppen, von denen die eine als plesiomorph, die andere als apomorph zu bezeichnen ist, die Vorfahren der apomorphen Gruppe dem rezenten Zustande der plesiomorphen Gruppe ständig ähnlicher werden müssen, je weiter man in der Zeit zurückgeht. Es ist also nicht gestattet, die einfache Übereinstimmung fossiler Formen mit bestimmten rezenten Tieren als Ausdruck einer näheren Verwandtschaft zu werten. Soll die Berücksichtigung fossiler Formen bei der Ableitung rezenter Gruppen nicht in ein verwegenes Spiel mit bloßen Möglichkeiten ausarten, dann ist eine sorgfältige Berücksichtigung der Deviationsregel und eine strenge Unterscheidung zwischen synapomorphen und symplesiomorphen Übereinstimmungen unerläßlich.

Eine feste Ausgangsgrundlage für die systematische (phylogenetische) Beurteilung fossiler Formen kann nur die genaueste Kenntnis der rezenten Gruppen liefern. Für die Beanwortung der Frage, mit welcher rezenten Gruppe bestimmte Fossilien verwandt sind, gelten die gleichen strengen Regeln der morphologischen Methodik, die auch für die Beurteilung neu gefundener rezenten Formen verbindlich sind. Die Frage, ob sich von den Merkmalen der betreffenden Fossilien die Merkmale bestimmter rezenter Gruppen ableiten lassen, ist verhältnismäßig uninteressant und genügt auch im Falle ihrer positiven Entscheidung nicht für die systematische Zuordnung der Fossilien. Hierfür muß in jedem Falle auch bei Fossilien der Nachweis synapomorpher Übereinstimmungen mit der für verwandt gehaltenen rezenten Gruppe gefordert werden.

## II. Das phylogenetische System der Insekten

(s. dazu Fig. 12)

Daß die Insekten eine monophyletische Gruppe bilden, dürfte heute mit Sicherheit feststehen. Schwieriger ist die Frage nach der Schwestergruppe der Insekten zu beantworten. Aber auch hier ist sicher, daß diese unter den sog. Myriopodengruppen gesucht werden muß. Vielleicht sind es nicht die alten „Myriopoden" im Ganzen genommen. Während man aber früher, soweit man überhaupt an die Myriopoden dachte, in erster Linie die Chilopoden in Betracht zog — so noch Weber (1933) — werden heute sehr allgemein die Symphyla als die nächsten Verwandten der Insekten angesehen (s. Imms 1945). Fraglich bleibt aber, ob nur die Symphyla allein als Schwestergruppe der Insekten in Frage kommen, oder ob nicht doch die Diplopoda und Pauropoda mit den Symphyla näher verwandt sind, als diese mit den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Insekten, so daß also die Symphyla + Diplopoda + Pauropoda als Schwestergruppe der Insekten betrachtet werden müßten. SNODGRASS (1938) hatte das in seinem Stammbaumdiagramm so dargestellt und die Insekten mit den Symphyla, Diplopoda und Pauropoda in einer Gruppe „Labiata" zusammengefaßt. Seine Ausführungen im Text sind aber nicht so eindeutig klar, daß die Darstellung im Diagramm (1938, p. 148; dieses Diagramm ist auch wiedergegeben in Fortschr. Zool. *4*, p. 102, 1939) zwingend daraus folgen würde.

Nach neueren Untersuchungen (TIEGS; s. WEBER 1952, p. 51) sollen wieder umgekehrt die Chilopoden mit den Symphyla + Insecta näher verwandt sein als die Diplopoda und Pauropoda. Ich halte das in dieser Form nicht für richtig. Die Frage bleibt aber vorläufig in der Schwebe. Die von HANDLIRSCH bis zuletzt, wenn auch in modifizierter Form, vertretene Trilobiten-Hypothese darf dagegen wohl endgültig als begraben gelten. Für das System der Insekten selbst sind freilich die Meinungsverschiedenheiten auf diesem Gebiet ohne Belang, da sie die Deutung der Insekten als einer monophyletischen und daher legitimen Gruppe des phylogenetischen Systems nicht in Frage stellen.

### Sind Apterygota und Pterygota Schwestergruppen?

Mit Sicherheit steht heute fest, daß die Einteilung der Insekten in zwei Hauptgruppen, Apterygota und Pterygota, im phylogenetischen System keine Berechtigung hat. Eine echte Abstammungsgemeinschaft (monophyletische Gruppe) bilden zwar die Pterygota. Zahlreiche Synapomorphien der unter dieser Bezeichnung zusammengefaßten Teilgruppen beweisen das. Dagegen sind die „Apterygota" nicht die Schwestergruppe der Pterygota. Sie stellen eine auf Symplesiomorphien begründete und im phylogenetischen System daher unberechtigte Gruppenbildung dar. Eine echte Abstammungsgemeinschaft bilden unter den früheren „Apterygota" dagegen wahrscheinlich die *Entognatha*: Diplura, Protura und Collembola. EWING (1943) und WEBER (1949) lassen die Gruppe in ihren Stammbaumentwürfen zwar keine Einheit bilden. Die Gründe, die SNODGRASS (1938) für die Zugehörigkeit dieser 3 Gruppen zu einer Abstammungsgemeinschaft beibringt, scheinen mir aber überzeugender, als das, was dagegen sprechen könnte. Jede der 3 Teilgruppen zeigt stark autapomorphe Züge. Das hindert ja aber die Annahme einer engen Verwandtschaft nicht (s. S. 15). Relativ am stärksten plesiomorph sind wohl die Diplura, die früher mit den „Thysanura" zusammengefaßt wurden. Es scheint aber, daß das älteste bekannte Insekt, *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik (aus dem Psilophytenquarzit des Mitteldevon von Schottland), tatsächlich zu den Collembola, also einer Teilgruppe der Entognatha und nicht etwa zu den Vorfahren aller Entognatha gehört (SCOURFIELD 1940). Wann die Trennung der einzelnen Teilgruppen erfolgt ist, kann bei dem gänzlichen Fehlen von Fossilfunden und



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

dem ausgesprochenen Reliktcharakter aller dieser Gruppen kaum entschieden werden.

Die Schwestergruppe der Entognatha ist primär ektognath. Es sind dies alle übrigen Insekten. Sie besitzt Geißel- statt Gliederantennen und andere apomorphe Merkmale, die sie als monophyletische Gruppe erweisen (*Ectognatha*).

Als relativ plesiomorphe, primär apterygote Formen gehören hierher außer den Pterygota die sog. „*Thysanura*". Aber nicht einmal die Thysanura kommen als Schwestergruppe der Pterygota in Frage. Auch sie sind eine auf Symplesiomorphien begründete Gruppenbildung. Die Lepismatidae (*Zygentoma*) zeigen eine ganze Reihe von apomorphen Übereinstimmungen mit den Pterygota, die dafür sprechen, daß diese beiden Gruppen enger verwandt sind. Daher müssen die Machilidae (*Archaeognatha*) als plesiomorphe Schwestergruppe der Lepismatidae + Pterygota angesehen werden. Das kommt auch in den neueren Stammbaumentwürfen (Snodgrass 1938, Ewing 1943) ganz richtig zum Ausdruck, ohne daß freilich die Folgerungen für das System bisher gezogen worden wären. In der Übersicht (S. 64) sind die Lepismatidae + Pterygota als *Dicondylia* bezeichnet. Der Name bezieht sich auf die zwei Gelenkhöcker ihrer Mandibeln.

## Pterygota

Daß die Pterygota eine monophyletische Gruppe bilden, darf angenommen werden. Lemche (1940, 1942) hat zwar versucht, die polyphyletische Entstehung der geflügelten Insekten nachzuweisen. Er hält beispielsweise die flügellosen, oder einige der flügellosen Schaben (Blattodea) für primär flügellos. Sein Beweis kann aber nicht als geglückt gelten. Für den Systematiker hätte die Annahme einer polyphyletischen Entstehung der Pterygota auch nur dann einen Sinn und praktische Folgen für das System, wenn sich zeigen oder jedenfalls wahrscheinlich machen ließe, daß die verschiedenen Teilgruppen der Pterygota ihre Schwestergruppen unter verschiedenen apterygoten Insektengruppen haben. Für die Berechtigung einer solchen Annahme ist bisher nicht der Schatten eines Beweises erbracht worden. Als absolut ältester bekannter Pterygoten-Rest wird von Haupt (1941) der Flügel von *Stygne roemeri* Handlirsch aus dem unteren Oberkarbon (obere Ottweiler Schichten = unteres Namur) Europas bezeichnet. Von ihm wird später noch zu reden sein.

Als die am stärksten plesiomorphen Gruppen der Pterygota gelten mit Recht die Ephemeroptera und die Odonata, obwohl beide, besonders aber die Odonata, auch stark autapomorphe Züge haben. Beiden Gruppen ist unter anderem gemeinsam, daß ihre Flügel nicht über dem Abdomen zusammengelegt werden können (daß ihnen jedenfalls der Bau des Flügelgelenkes das nicht ermöglicht), daß ihre Flügel primär homonom sind und keine Neala besitzen. Beide Gruppen werden daher von manchen Autoren

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

als Palaeoptera (Martynov 1923, Jeannel 1949) „Palaeoptilota" (Lameere 1933, 1935) oder „Palaeopterygota" (Crampton 1938) den übrigen Pterygota („Neoptera", „Neoptilota" oder „Neopterygota") als Schwestergruppe koordiniert. Es ist aber die Frage, ob das richtig ist. Die angegebenen Übereinstimmungen sind zweifellos Symplesiomorphien, die eine nähere Verwandtschaft nicht beweisen können (s. S. 15). Als einzige Synapomorphie nennt Crampton (1938) die Verschmelzung der Lacinia und der Galea der Maxillen bei den Larven beider Gruppen. Auch die Fühlerbildung der Imagines könnte wohl genannt werden („Subulicornia"). Beides könnte aber auch als Konvergenz zu deuten sein. Schwanwitsch (1946) stellt auf Grund des Baues der Thorakalmuskulatur der Imagines die Odonata als „Orthomyaria" allen übrigen Pterygota (einschließlich Ephemeroptera: „Chiastomyaria") gegenüber. Die Besonderheiten der Thorakalmuskulatur der Odonaten lassen sich aber als Autapomorphien deuten, die für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse keine Bedeutung haben. Wahrscheinlicher ist, daß die Ephemeroptera, die — z. B. im Besitz der Subimago — noch Plesiomorphien besitzen, die den Odonaten wie den übrigen Pterygota fehlen, als Schwestergruppe aller übrigen Pterygota (einschließlich Odonata) gelten müssen. Eine Stütze dieser Annahme ergibt sich neuerdings aus den Befunden von Grandi (1947; vgl. Weber 1952), nach denen sich „die Flügelwurzel der Odonaten, contra Snodgrass, nicht mit der der Ephemeriden vergleichen läßt, sondern von dem für die anderen Pterygoten gültigen Typ abgeleitet werden muß" (Weber 1952, p. 102). Man kann also die Ephemeroptera den übrigen Pterygota mit Börner als *Archipterygota* gegenüberstellen[1]). Für die Odonata + Neoptera liegt die Gruppenbezeichnung Metapterygota vor.

Die ältesten Fossilien, die nach allgemeiner Ansicht mit den Ephemeroptera näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen Insektengruppe, sind die „Protephemeroidea" mit der einzigen Form *Triplosoba pulchella* Brongniart aus dem mittleren Oberkarbon von Commentry. Für die Systematik der rezenten Insekten ist daher die Frage belanglos, ob auch die von Lameere — gegen den Protest von Handlirsch — von den Palaeodictyoptera abgetrennten etwa gleichalterigen „Spilapteroidea" wirklich mit den Ephemeroptera näher verwandt sind oder nicht. Die Archipterygota dürfen jedenfalls als seit dem mittleren Oberkarbon bekannt gelten.

## Metapterygota (Börner)

Daß unter den übrigen Pterygota (Metapterygota) die Odonata (*Odonatoptera*, Orthomyaria) der Gesamtheit aller übrigen Gruppen (den

[1]) Weber (1949) bezeichnet verständlicher- aber unglücklicherweise als „Archipterygota" eine von ihm angenommene Vorfahrengruppe aller Pterygota. Da Börners Verwendung der Bezeichnung aber älter und ein anderer Name für die Ephemeroptera als Schwestergruppe aller übrigen Pterygota mir nicht bekannt ist, schließe ich mich in der Nomenklatur hier Börner an.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

„Neoptera") als Schwestergruppe gegenübergestellt werden müssen, bedarf keiner weiteren Begründung. Die ältesten Odonata (*Protagrion*) sind ebenfalls aus dem mittleren Oberkarbon von Commentry bekannt. Demgegenüber ist es für das System der rezenten Insekten bedeutungslos, ob die gleichaltrigen „Stenodictyoidea" (Teil der Palaeodictyoptera bei Handlirsch) ebenfalls mit den Odonata näher verwandt sind, wie Lameere annimmt. Großes Interesse, auch vom methodologischen Standpunkte, hat aber die Frage nach der Untergliederung der Odonata und nach dem Alter der Teilgruppen. Von den herkömmlicherweise unterschiedenen Teilgruppen sind hinsichtlich des Flügelgeäders die Zygoptera zweifellos plesiomorph die Anisoptera apomorph. Die Anisoptera sind daher zweifellos als monophyletische Gruppe (begründet auf Synapomorphie der Teilgruppen) anzusehen. Es bleibt aber die Frage, ob die Zygoptera ihr im ganzen als Schwestergruppe gegenüberzustellen sind. Daß die meist als 3. Gruppe betrachteten Anisozygoptera mit den Anisopteren näher verwandt sind, ist allgemein anerkannt. Beide würden also zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Sind aber die Zygopteren nun als deren Schwestergruppe zu betrachten? Die ältesten Fossilien, die in die von den Anisozygoptera + Anisoptera gebildete Gruppe gehören, stammen aus der oberen Trias von Ipswich (Queensland). Über die weitere Rückverfolgung dieser Gruppe bestehen aber Meinungsverschiedenheiten. Nach Carpenter, dem sich Tillyard später angeschlossen haben soll, wären als älteste Vertreter der Anisozygoptera-Anisoptera die sog. „Protanisoptera" aus dem unteren Perm von Kansas und dem oberen Perm von N. S. Wales anzusehen. Als älteste echte Zygoptere wird *Permagrion falklandicum* Till. aus dem oberen Perm der Falklandinseln angesehen. Fraser (in Tillyard & Fraser 1939—40) ist aber hinsichtlich der Ableitung der Anisoptera anderer Meinung. Eine Entscheidung ist schwer zu treffen. Man hat den Eindruck, daß beide Gruppen, die Zygoptera und die Anisozygoptera-Anisoptera, stark autapomorphe Züge als Verwirklichungen alternativer Möglichkeiten im Bauplan verschiedener Organe zeigen. Das gilt besonders für den Kopulationsapparat der Männchen, besonders auch den sekundären Apparat an den vorderen Abdomialsegmenten, und für die Atmungseinrichtungen der Larven. Da die autapomorphen Merkmale einer Tiergruppe zugleich die synapomorphen Merkmale ihrer Teilgruppen sind, würde das also bedeuten, daß die Zygoptera und Anisozygoptera-Anisoptera, was ihre lebenden Vertreter anbelangt, Schwestergruppen sind. Von den Fossilien aber sind die entscheidenden Merkmale nicht bekannt. Die Einordnung der fossilen Flügel geschieht nach typologischen Gesichtspunkten: Flügel, die mit denen der rezenten Zygoptera übereinstimmen, werden als Flügel von Zygopteren bezeichnet. Da aber nun das Flügelgeäder der rezenten Zygopteren gegenüber dem der Anisoptera plesiomorph ist, liegt es auf der Hand, daß die betreffenden Übereinstimmungen auch bloße Symplesiomorphien sein können, die eine nähere Verwandtschaft der fossilen Formen mit den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

rezenten Zygopteren nicht beweisen können. Es ist nicht gesagt, daß nicht eine sorgfältige Analyse des Flügelgeäders hier Klarheit schaffen könnte. Die vorliegenden Arbeiten sind aber in dieser Beziehung alle unzureichend. Weil sie theoretische Klarheit in diesen Punkten vermissen lassen, lassen sich aus ihnen auch keine Anhaltspunkte für die Entscheidung der gestellten Frage entnehmen. Die Frage, ob die Zygoptera und Anisozygoptera-Anisoptera wirklich Schwestergruppen sind, oder ob die Zygoptera nur eine auf Symplesiomorphie begründete Gruppe sind, von der ein Teil mit den Anisozygoptera-Anisoptera näher verwandt ist als mit den übrigen Zygoptera, muß also offen bleiben und ebenso die weitere, damit zusammenhängende Frage, mit wievielen getrennten, heute noch lebenden Stämmen die Odonata die Grenze zwischen dem Paläozoikum und dem Mesozoikum überschritten haben.

### *Neoptera* (Martynov 1923, *Neoptilota* Lameere 1933)

Crampton (1938) unterscheidet hier 3 Teilgruppen: *Paurometabola*, *Parametabola* und *Holometabola*. Sie entsprechen den *Polyneoptera*, *Paraneoptera* und *Oligoneoptera* von Martynov 1923 und Jeannel 1949. Daß die beiden zuletzt genannten Gruppen, zunächst jede für sich genommen, monophyletisch sind, ist sehr wahrscheinlich. Wahrscheinlich ist auch, daß sie beide zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Crampton bringt diese vermutete engere Verwandtschaft der beiden Gruppen auch in seinem Stammbaumentwurf zum Ausdruck. Auf die beiden Gruppen gemeinsame (bei den Holometabola allerdings viel weitergeführte) Tendenz zur Vertiefung der Metamorphose, ist mehrfach hingewiesen worden. Neuerdings hat die Hypothese einer näheren Verwandtschaft der Parametabola und Holometabola eine Stütze erhalten durch Untersuchungen von Dupuis über die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane. Danach wird bei den Parametabola und Holometabola die euphallische Anlage vertikal geteilt. Aus den seitlichen Teilen gehen die „Parameren" hervor. Bei den Paurometabola dagegen wird die euphallische Anlage horizontal in eine obere und untere Valve zerteilt (zit. nach Weber 1952, p. 117). Eine gemeinsame Bezeichnung für die Parametabola und Holometabola gibt es anscheinend bisher nicht. Sie mögen im folgende als *Eumetabola* bezeichnet werden.

### „*Paurometabola*" (*Polyneoptera* Martynov 1923)

Während die *Eumetabola* also wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe darstellen, ist das für die *Paurometabola* weniger sicher. Diese Gruppe ist möglicherweise durch Symplesiomorphien zusammengehalten und nicht in ihrer Gesamtheit als Schwestergruppe der Eumetabola zu bezeichnen. Crampton unterscheidet 3 Teilgruppen: *Orthopteria*, *Isopteria* und *Plecopteria* (*Perlaria*).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Die *Orthopteria* haben wahrscheinlich im Besitze des Praekostalfeldes im Vorderflügel ein plesiomorphes Merkmal, das den übrigen Gruppen fehlt. Diese (die *Isopteria* und *Plecopteria*) wären im Fehlen dieses Merkmales also synapomorph. Auch manche anderen „orthopteroiden" Merkmale, von denen sich die Merkmale der übrigen Neoptera ableiten lassen, sind bei den Orthopteria wahrscheinlich plesiomorph. Es ist aber doch nicht ganz sicher, ob die diesbezüglichen Synapomorphien der übrigen Neoptera nicht durch Konvergenz zu erklären sind.

Zu den Orthopteria gehören zunächst die *Orthoptera* im Sinne älterer Arbeiten. Das sind die *Notoptera* (*Grylloblattoptera*), die *Phasmida* und die *Saltatoria*. Die ältesten Fossilien dieser ganzen Gruppe sind aus dem mittleren Oberkarbon bekannt („Protorthoptera"), also gleichaltrig mit den ältesten bekannten Archipterygota (Ephemeroptera) und Odonatoptera (Odonata). Nach ZEUNER (1939) steht vor allem die karbonische Gattung *Thoromopsis* (Pachytylopsidae) den Vorfahren der späteren Saltatoria nahe. Unter den rezenten Insekten zeigt vor allem die reliktäre Familie Grylloblattidae (6 Arten in Nearktis und im asiatischen Teil der Palaearktis) — obwohl autapomorph in ihrer Flügellosigkeit — so stark plesiomorphe Züge, daß sie geradezu als ein Überrest der Protorthoptera bezeichnet wird. Übereinstimmung besteht aber darin, daß die *Grylloblattidae* den Saltatoria näher stehen als irgendeiner anderen rezenten Gruppe. Ist diese Übereinstimmung aber wirklich eine auf Synapomorphie beruhende, also engere Verwandtschaft begründete, oder handelt es sich nicht doch um Symplesiomorphie? Die *Saltatoria* sind als monophyletische Gruppe ebenfalls allgemein anerkannt. Hinsichtlich der Untergliederung weichen die beiden Autoren, die sich in neuerer Zeit mit dieser Frage beschäftigt haben (ZEUNER 1939 und ANDER 1939) aber etwas voneinander ab. Gut begründet erscheint die Gliederung in *Caelifera* und *Ensifera*. Die Trennung dieser beiden Gruppen scheint im mittleren Oberkarbon schon bestanden zu haben: ANDER (1939) betrachtet z. B. die Oedischiidae (z. B. *Oedischia williamsoni* Brongniart aus dem mittleren Oberkarbon von Commentry) als Angehörige der Ensifera und selbst HANDLIRSCH hatte dies (schon vorher) ausdrücklich anerkannt. Wenn also Caelifera und Ensifera tatsächlich Schwestergruppen sind, müßten auch die Caelifera zur gleichen Zeit schon existiert haben. ZEUNER (1939) nimmt das in der Tat an: Er stellt die *Caloneuridae* (mittl. Oberkarbon von Europa) in die direkte Vorfahrenreihe der Caelifera. CARPENTER (1943) hält die Verwandtschaftsbeziehungen der Caloneuridae für ungeklärt scheint aber die *Locustopsidae* mit ZEUNER für eine „primitive acridioid family" zu halten (*Triassolocusta* aus der Trias von Australien nach ZEUNER). Damit bliebe also das Alter der Caelifera und das Verwandtschaftsverhältnis der Caelifera und Ensifera noch ungeklärt. Fossilien vom morphologischen Typus der rezenten Caelifera sind erst aus dem Tertiär bekannt. Die von ZEUNER (1942) angekündigte Monographie der fossilen Acridioidea scheint noch nicht erschienen zu sein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Hinsichtlich der weiteren Gliederung der *Ensifera* bestehen Unstimmigkeiten. Nach ZEUNER bilden die *Grylloidea* (mit *Gryllidae* und *Gryllotalpidae*) mit den *Tettigoniidae* und *Prophalangopsidae* eine engere Abstammungsgemeinschaft innerhalb der Ensifera, deren Trennung in die beiden Schwestergruppen Grylloidea und Tettigoniidae-Prophalangopsidae in der Trias erfolgt wäre. Als älteste echte Grille gilt *Archaegryllodes stormbergensis* Haughton aus der oberen Trias (Stormberg-Serie) von Südafrika. Die anderen Gryllacrididen-Familien hätten sich früher abgetrennt. Dagegen betrachtet ANDER (1939) die Grylloidea als Schwestergruppe der Tettigonoidea (zu denen nach ihm auch die sog. Gryllacrididen-Familien gehören würden) und hält es für „recht gut möglich", daß die Oedischiidae (mittleres Oberkarbon) „sogar in engerer Verwandtschaft mit den Tettigonoiden als mit den Grillen stehen, welch letztere demnach von anderen Protorthopteren ausgegangen wären". Der Grillenstamm müßte demnach schon im Oberkarbon bestanden haben. Im übrigen betreffen die Meinungsverschiedenheiten besonders die sog. Gryllacriden-Familien.

Die Gliederung der *Caelifera* ist ebenfalls noch ungeklärt. Ziemlich allgemein anerkannt scheint nur die Tatsache daß zwei Schwestergruppen, *Tridactyloidea* (früher für Verwandte der Grillen gehalten) und *Acridioidea*, zu unterscheiden sind. Ein Diagramm von der Anordnung der Unterfamilien der Acridiidae hat UVAROV (1943) gegeben (kurz vorher auch ROBERTSON 1941).

Die *Phasmida* als weitere Gruppe der Orthopteria sind in neuerer Zeit nicht zusammenfassend bearbeitet worden. Sie gelten wohl mit Recht als Schwestergruppe der Saltatoria. Als ältestes Fossil dieser Gruppe gilt (auch von HANDLIRSCH und ZEUNER anerkannt) *Aeroplana mirabilis* Tillyard aus der oberen Trias von Queensland. Nach LAMEERE (1935) könnten auch die „Protophasmiden" (*Protophasma Dumasi* Brongniart aus dem Oberkarbon) in diesen Verwandtenkreis gehören. Das wird sich schwer beweisen lassen, doch müssen die Phasmida bereits im Oberkarbon existiert haben, wenn sie wirklich die Schwestergruppe der Saltatoria sind.

Schließlich gehört zu den Orthopteria wohl auch die stark autapomorphe Gruppe der *Dermaptera*. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe werden allerdings verschieden beurteilt. Man hat Beziehungen zu den Isopteria und zu den Plecoptera angenommen. Am meisten scheint mir HANDLIRSCHS Auffassung für sich zu haben, daß sie mit den Saltatoria am nächsten verwandt sind. CRAMPTON (1938) neigt, wenn auch mit Vorbehalten, ebenfalls dieser Auffassung zu. Als älteste in diese Gruppe gehörende Fossilien gelten *Protodiplatys fortis* Martynov aus dem mittleren Jura von Turkestan und vielleicht *Protelytron permianum* Tillyard (u. ä. Formen) aus dem Unterperm von Kansas (neuerdings auch im Ural gefunden: *Uralelytron martynovi* Rohdendorf 1943 aus dem Unterperm des Ural). Die Zugehörigkeit der zuletzt genannten Art (*Protelytron*) wird aber von ZEUNER (1939) bezweifelt. Die systematische Gliederung der Der-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

maptera selbst scheint nicht über Zacher (1911, 1912) hinausgekommen zu sein.

Zu den Dermaptera gehören wohl sicher auch die *Arixeniidae* und *Hemimeridae* („Ordnung Diploglossata"). Da beide in ihrer Lebensweise sehr speziell an bestimmte Säugetiere angepaßt sind, kann ihre Entstehung nicht besonders weit zurückliegen. Als eigne Ordnung sind sie keinesfalls zu betrachten.

An der Monophylie der *Isopteria* ist kein vernünftiger Zweifel möglich. Wohl sicher mit Recht werden sie von Formen abgeleitet, die im Oberkarbon neben den Protorthoptera vorkommen und z. T. mit den rezenten Blattodea in einer Gruppe vereinigt werden. Die Möglichkeit, daß die im mittleren Oberdevon (Psilophytenquarzit) von Schottland gefundenen, mit dem Namen *Rhyniognatha hirsti* Tillyard belegten Mandibeln einer Form angehören, die zu den Isopteria gehört (s. Jeannel 1949), ist zu unbestimmt als daß man sie ernsthaft berücksichtigen könnte.

Im allgemeinen unterscheidet man bei den Isopteria „*Oothecaria*" (*Dictyoptera* = *Blattodea* = *Blattaria* und *Mantodea*) und *Isoptera*. Möglicherweise aber sind die „*Oothecaria*" nur eine durch Symplesiomorphie zusammengehaltene Gruppe, die im System keine Berechtigung hat. Daß andererseits die *Isoptera* (Termiten) eine monophyletische Gruppe sind, scheint sicher. Handlirsch (1937) bezeichnet sie als „sozialgewordene Blattarien" und auch Lameere (1935) betont, daß sie von Blattoideen und nicht von Protoblattoideen abzuleiten wären. Das genügt nun freilich dem Systematiker noch nicht, denn es läßt die verschiedenen Möglichkeiten offen, daß die Isoptera entweder als Schwestergruppe der Blattodea + Mantodea, oder der Blattodea allein oder gar nur einer Teilgruppe der Blattodea zu betrachten sind. Letzteres ist nicht ausgeschlossen. Fossil sind die Termiten erst aus dem Eocän sicher belegt und Handlirsch führt sie daher im obersten Jura mit den Blattodea zusammen. Tillyard (1936) dagegen findet im unteren Perm von Kansas eine Form (*Pycnoblattina* spec.), die ihm darauf hinzuweisen scheint, daß die Isopteren aus einer Vorfahrenform abzuleiten sind, die nur sehr wenig von *Pycnoblattina* verschieden war.

Neuere Übersichten über die *Isoptera* liegen zwar vor (s. auch S. 67) und Ahmad (1950) gibt auch stammbaumartige Diagramme von den Beziehungen der einzelnen Gattungen. Im ganzen ist aber seine Arbeit doch mehr „merkmalsphylogenetisch" orientiert, als daß sie ein klares Bild von der phylogenetischen Gliederung der Isoptera liefern könnte. Eine sichere Beurteilung der Gesamtgruppe und ihrer Beziehungen zu anderen Gruppen (vor allem: die Ermittlung ihrer Schwestergruppe) wird erst möglich sein, wenn die Blattodea besser durchgearbeitet sind. Nach Ahmad (1950) steht unter den Schaben vor allem die subsoziale, flügellose, lignivore Art *Cryptocercus punctulatus* Scudder den Isoptera nahe. Das gilt auch für die Darmprotozoen dieser Art. Ehe aber eine moderne Gesamtbearbeitung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

der *Blattodea* vorliegt, wird die Frage nach dem Verwandtschaftsverhältnis zwischen Blattodea und Isoptera nicht zu entscheiden sein. Die Arbeit von Rehn (1951) ist noch stärker merkmalsklassifikatorisch orientiert als die von Ahmad und löst diese Aufgabe nicht.

Für die *Mantodea* liegen die Dinge insofern etwas günstiger, als wenigstens eine moderne Gesamtbearbeitung vorliegt (s. S. 67). Beier hat darin auch die unmäßig hohe Zahl der Unterfamilien von Giglio-Tos zusammengezogen, so daß sich dadurch vielleicht ein zutreffenderes Bild von den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gruppe ergibt. Der gleiche Autor hat (1939) auch die geographische Verbreitung der Mantodea besprochen, doch hat auch diese Analyse einen mehr statistisch-deskriptiven Charakter ohne klare Fragestellung, so daß ein deutliches Bild von der phylogenetischen Gliederung der Mantodea noch nicht zu gewinnen ist.

Mit Sicherheit den Mantodea zuzurechnende Fossilien sind erst aus dem Tertiär (balt. Bernstein) bekannt. Die früher aus dem Paläozoikum beschriebenen „Palaeomantidae" hat Handlirsch später (1937) selbst für „Protoblattoidea" erklärt. Auch die von Handlirsch (1937!) in die Verwandtschaft der Mantodea gestellten beiden mesozoischen Familien *Haglidae* und *Geinitziidae* gehören nach Zeuner (1939) nicht dorthin, sondern in die Verwandtschaft der Grylloidea, wären also Saltatoria! Die Frage, mit wievielen noch heute lebenden Stämmen die *Isopteria* die Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum überschritten haben, ist also noch weithin ungeklärt und ebenso die Frage nach den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb dieser Gruppe.

Fast noch schwieriger zu beurteilen sind die *Plecopteria* (*Perlaria*). Sie werden heute recht allgemein von den „*Protoperlaria*" (Unterperm von Kansas; häufigste Art *Lemmatophora typa* Sellards) abgeleitet (Carpenter 1935, Zeuner 1939). Handlirsch aber hat sich bis zuletzt (1937) energisch dagegen gewehrt. Er hält die „Protoperlaria" und ebenso die oberkarbonische Gattung *Protoperla*, von der Lameere (1935) annimmt, daß sie in die Vorfahrenreihe der Plecoptera gehört, für Protoblattoidea, die mit den Plecoptera nichts zu tun haben.

Die Beurteilung hängt hier, wie auch sonst meist bei fossilen Formen, stark von der Deutung des Flügelgeäders ab. Nach einer verbreiteten Ansicht (z. B. Lameere 1935) ist bei den rezenten Plecopteren — im Gegensatz zu den meisten anderen Insektengruppen — der konvexe (hohe) Ast der Media ($MA^+$) erhalten und der konkave (tiefe) Ast ($MP^-$) zurückgebildet. Bei den Protoperlaria sind beide Äste erhalten. $MP^-$ neigt an der Basis aber zum Verschwinden und $MA^+$ zum Verschmelzen mit dem Radialsektor. Ich bin nun keineswegs davon überzeugt, daß bei den rezenten Plecoptera wirklich $MA^+$ erhalten und $MP^-$ reduziert ist. Vielmehr dürften die frei zum Flügelrande ziehenden Äste der Media dem tiefen Aste $MP^-$ angehören und $MA^+$ in den Zug des Radialsektors geraten und

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

zum Teil mit diesem (im Distalteil des Flügels), zum Teil sogar mit dem Radialisstamm (an der Basis) verschmolzen sein.

Es wäre dies dieselbe Erscheinung, die offenbar bei allen Eumetabolen eingetreten ist und hier (wo der Basalteil des $MA^+$ verschwunden ist) zum Teil (bei den Dipteren) dazu geführt hat, daß der letzte Ast des Radialsektors geradezu (und in dieser Form sicherlich in abzulehnender Weise) als $MA^+$ bezeichnet worden ist.

Wenn sich diese Vermutung bestätigen sollte, so würde das erstens recht gut zu den bei Protoperlaria zu beobachtenden Tendenzen (hinsichtlich des Schicksales von $MA^+$, weniger für $MP^-$, der bei rezenten Plecopteren an der Basis nicht zurückgebildet wird) passen, andererseits aber auch für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Eumetabola (s. S. 30) von Bedeutung sein.

Unabhängig von der Deutung der „Protoperlaria" scheint aber die Existenz des Plecopterenstammes im unteren Perm auch durch die Auffindung von Larven bewiesen zu werden, die ganz auffällig mit rezenten Plecopterenlarven übereinstimmen (Abbildung bei Carpenter 1935).

Von hohem Interesse wäre auch die Untergliederung der Plecopteren wegen der Vikarianz, die zwischen Teilgruppen der Süd- und solchen der Nordhemisphaere zu bestehen scheint. Die neuerdings wieder bevorzugte Einteilung in *Systellognatha* und *Holognatha* (s. z. B. Claassen 1940; Ricker 1950, Zitat S. 67) macht den deutlichen Eindruck einer typologischen Merkmalsklassifikation, die den wahren Verwandtschaftsbeziehungen nicht entspricht. Der durch diese Einteilung gesetzte Schnitt liegt auch an einer Stelle des von Tillyard (1921) gegebenen Stammbaumentwurfes, an der er nicht liegen dürfte, wenn die Einteilung den phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechen soll und wenn Tillyards Stammbaumentwurf einigermaßen richtig ist. Die Diskussion dieser Frage leidet besonders unter der begrifflichen und terminologischen Unklarheiten, die für viele phylogenetischen Arbeiten so kennzeichnend ist (S. 8), so daß ich aus keiner der einschlägigen Arbeiten eine klare Antwort auf die klaren Fragen entnehmen kann, die der Systematiker zu stellen hat.

Das tritt ebenso in Erscheinung bei der Beurteilung der *Embioptera*. Diese kleine Reliktgruppe wird heute meist mit den Plecopteren in Verbindung gebracht (Zeuner 1936, Crampton 1938) und mit diesen zusammen von den Protoperlaria abgeleitet. „Die Unterschiede sind so unbedeutend, daß man ohne Kenntnis der übrigen Organisation den Vorderflügel von *Clothoda* (Embioptera) unbedenklich als den einer spezialisierten Lemmatophoride (Protoperlaria) ansehen könnte" (Zeuner 1936). Aber diese Begründung, daß man einen Bauplan vom anderen ableiten kann, genügt eben nicht. Die Frage ist, ob die Plecoptera und Embioptera Schwestergruppen sind oder ob ihre Übereinstimmungen als Symplesiomorphien zu deuten sind, wie durchaus möglich erscheint (s. dazu unten S. 30). Crampton (1938) gibt zwar mehrere, vielleicht als Synapomorphien zu deutende Übereinstimmungen zwischen den Plecoptera

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

und den Embioptera an, aber seine Ausführungen sind nicht klar genug, da manche dieser Übereinstimmungen auch weiterhin, bei den Zorapteren und anderen Eumetabolen zu finden sind.

Für die Frage nach dem Alter der Embioptera sind die angenommenen Beziehungen zu den Protoperlaria weniger entscheidend, wenn *Protembia permiana* Tillyard aus dem unteren Perm von Kansas (also gleichaltrig mit den Protoperlaria) wirklich eine Embioptere ist, wie Tillyard (1937) annimmt und Davis (1940) anerkennt.

### *Eumetabola*

Die Gründe, die dafür sprechen, daß die Eumetabola eine monophyletische Gruppe sind, wurden z. T. oben (S. 23) schon angeführt. Die Frage wird auch bei der Besprechung der Holometabola (S. 35—38) noch einmal angeschnitten werden müssen. Hier ist zunächst der Anschluß dieser Gruppe „nach unten", ihre Beziehung zu den Paurometabloa also, zu erörtern. Von Bedeutung sind hierbei vor allem die Psocoptera und die Zoraptera.

Zunächst die *Psocoptera* (*Copeognatha*), weil bei ihnen die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Gruppen verhältnismäßig durchsichtig und auch durch Fossilienfunde relativ gut belegt sind. Die ältesten hierher gehörigen, auch von Handlirsch anerkannten Fossilien sind die „*Permopsocida*" aus dem unteren Perm von Kansas. Handlirsch (1937) gibt auch zu, daß die Psocopteren durch Fossilienfunde lückenlos mit den „Protoblattoidea" verbunden sind. Dabei ist nun freilich zu berücksichtigen, daß Handlirsch zu den „Protoblattoidea" auch die „Protoperlaria" stellen, die andere Autoren (Tillyard, Carpenter, Zeuner) als Vorfahren der Plecoptera und Embioptera ansehen. Somit bliebe also die Frage offen, ob als plesiomorphe Schwestergruppe der Parametabola (zu denen die Psocoptera eindeutig gehören), die Plecopteria oder die Isopteria oder eine die Plecopteria + Isopteria gemeinsam umfassende Gruppe anzusehen sind.

Da sind nun die *Zoraptera* von Bedeutung. Fossilienfunde sind von dieser sehr artenarmen Reliktgruppe nicht bekannt. Auf Grund morphologischer Befunde sind sie mit den Isopteria, besonders den Isoptera, mit den Psocoptera und auch mit den Embioptera und den Plecoptera in Verbindung gebracht worden. Crampton (1938) neigt der Auffassung zu, daß es sich um die „primitivsten" (d. h. um die am stärksten plesiomorphen) Angehörigen des Psocopterenstammes handelt und Gurney (1938) schließt sich dem mit weiteren Gründen an. Aus Gurneys Darstellung geht klar hervor, daß er die Übereinstimmungen mit den Isoptera und anderen Paurometabolen als Symplesiomorphien werten möchte. Nimmt man diese sehr einleuchtende Auffassung an, dann wird die Frage des Anschlusses der Zorapteren „nach unten" identisch mit der Frage nach der Frage des Anschlusses der Eumetabolen überhaupt; denn die Verwandtschaft des Psocopterenstammes, dem die Zorapteren demnach angehören, mit den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

übrigen Parametabola ist wiederum gut begründet. Für diese Frage des Anschlusses der Zorapteren und der gesamten Eumetabolen an die Paurometabola, scheint es mir nun von Bedeutung zu sein, daß Crampton (1920 und später) eine ganze Reihe interessanter Übereinstimmungen zwischen den Zorapteren einerseits und den Plecopteren und auch Embiopteren andererseits angibt. Die Annäherung des Psocopterenstammes, dem die Zoraptera angehören, an die Embiopteren kommt auch in der Gattungsbezeichnung *Permembia* und der Gruppenbezeichnung „Embiopsocida" zum Ausdruck, wenn auch Handlirsch annimmt, daß es sich bei den Ähnlichkeiten um bloße Analogien handelt und wenn auch Tillyard zugibt, daß es sich bei den genannten Gruppen um echte Psocopteren handelt.

Alle Erörterungen, die sich um diese Fragen drehen, leiden besonders stark unter den Mangel an Klarheit in den Folgerungsprinzipien. Die Autoren zählen wohl eine Reihe von Übereinstimmungen auf, die zwischen den einzelnen für eine Verwandtschaft in Frage kommenden Gruppen bestehen. Es fehlt aber immer die Entscheidung darüber, welche der Übereinstimmungen Symplesiomorphien, welche Synapomorphien sind. Diese Entscheidung ist aber grundlegend wichtig. Damit soll nicht gesagt werden, daß sie sich immer leicht und ohne die Möglichkeit des Irrtums treffen ließe. Eine Stellungnahme ist aber für jede der festgestellten Übereinstimmungen notwendig, weil sich nur aus ihr der Schluß auf die phylogenetische Verwandtschaft ergibt. Nur auf Grund der getroffenen Entscheidungen kann dann auch über ihre Berechtigung und über die Zuverlässigkeit der daraus gezogenen phylogenetischen Folgerungen diskutiert werden. Es ist ja nicht so, daß die betreffenden Autoren überhaupt auf Folgerungen verzichten, weil die sachlichen Unterlagen unzureichend oder vieldeutig sind. Vielmehr trifft jeder Autor Entscheidungen, sei es, daß er die fragliche Gruppe (hier also die Zoraptera) in einem Stammbaumdiagramm mit anderen Gruppen verbindet, sei es, daß er sie in einem System mit anderen zu einer Gruppe höherer Ordnung zusammenfaßt. Aber nur ganz selten wird ersichtlich, daß sich diese Maßnahmen als Folgerungen zwingend aus seinen Untersuchungen ergeben und oft stimmt das, was sich im Text recht eindeutig zugunsten der Entscheidungen über „plesiomorphe" und „apomorphe" Übereinstimmungen zu ergeben scheint, durchaus nicht zu den Folgerungen, die der Autor schließlich zieht.

Immerhin scheint sich aus den bisherigen Unterlagen ziemlich deutlich zu ergeben, daß die Stammlinie der Parametabola über die relativ plesiomorphen Psocoptera und Zoraptera mit den Embioptera und Plecoptera zusammenläuft. Offen bleibt die Frage, ob die Embioptera nicht doch vielleicht wie die Zoraptera (und vor diesen, d.h. früher „selbständig geworden") mit den Parametabola näher verwandt sind als mit den Plecoptera, d.h. ob die Ähnlichkeit, die zwischen den Plecoptera und Embioptera besteht, nicht vielleicht als Symplesiomorphie zu deuten ist. Offen bleibt weiterhin die Frage, ob die Plecoptera, wenn sie wirklich mit den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Parametabola näher verwandt sein sollten und in diesem Falle zusammen mit diesen (als Schwestergruppe der Embioptera + Zoraptera + Parametabola) mit den Orthopteria (wie Weber 1949 und auch Jeannel 1949 annehmen) oder mit den Isopteria eine Abstammungsgemeinschaft höherer Ordnung bilden. Für das letztere würde sprechen, daß viele Autoren auf die Ähnlichkeit mit den Isoptera und Blattodea hinweisen, daß Handlirsch die Protoperlaria (von denen viele die Plecoptera und Embioptera ableiten, s. o.) zu den Protoblattoidea (und nicht zu den Protorthoptera) stellt, und daß vielfach auch die Holometabola (deren Verwandtschaft mit den Parametabola festzustehen scheint) an die Isopteria bzw. „Blattaria" angeschlossen werden. Das würde dann bedeuten, daß die „*Paurometabola*" Cramptons (= *Polyneoptera* Martynov) keine monophyletische Gruppe, sondern auf „Symplesiomorphie" begründet wären. Dann wären vielleicht die „Orthopteria" (mit Einschluß der Dermaptera ?) als Schwestergruppe der übrigen Paurometabola + Eumetabola anzusehen. Aber auch da würde offen bleiben, ob als Schwestergruppe der Eumetabola die Isopteria + Plecoptera oder nur eine von diesen beiden letzteren Gruppen anzusehen wären. Es ist durchaus möglich, daß die vorliegenden Tatsachen schon für eine Entscheidung dieser Frage ausreichen, wenn sie nur in einer theoretisch einwandfreien Weise hierfür benutzt werden.

Daß mit den Psocoptera die *Mallophaga* und *Anoplura* eine monophyletische Gruppe bilden, wird heute mit Recht nicht mehr bezweifelt. Ich nenne diese Gruppe im folgenden *Psocodea*. Auch die Zugehörigkeit der Mallophaga und Anoplura zu einer engeren Abstammungsgemeinschaft steht wohl fest. Es wird sich freilich schwer entscheiden lassen, wann alle diese Gruppen entstanden sind. Die unterpermischen „Psocoptera" (s. o. S. 29) könnten schließlich ebensogut die Vorfahren der rezenten Psocoptera wie die gemeinsamen Vorfahren der Psocoptera + Mallophaga + Anoplura, also aller Psocodea, gewesen sein. Daher wird man (wie es auch häufig geschieht) die Mallophaga + Anoplura als Ordnung *Phthiraptera* wohl als Schwestergruppe der Psocoptera zu betrachten haben. Ferris (1951) möchte in einer, übrigens sehr wichtigen, Arbeit die Anoplura als eigene Ordnung betrachten. Aber daß die Anoplura „are sufficiently different to justify separation" genügt im phylogenetischen System als Begründung hierfür eben nicht. Für den Systematiker ist es auch ganz unerheblich, daß der Vorfahr („the ancestry") der Anoplura und Mallophaga „is entirely hypothetical and even definitely known would still not preclude their being considered as separate orders". Die Unsicherheit bezieht sich doch nur auf die morphologische Seite der „Ableitung" im einzelnen. Systematik aber ist nicht angewandte Morphologie. Ihr genügt es „that the two groups go back to some common ancestry" wie das auch Ferris durchaus für wahrscheinlich hält.

Bei dem wahrscheinlich geringen Alter der Mallophaga und Anoplura ist es sogar fraglich, ob die Phthiraptera als „Ordnung" gelten dürfen. Nach

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Hopkins (1949) wären die Anoplura sogar nicht einmal als Schwestergruppe der gesamten Mallophaga zu betrachten, sondern den Ischnocera + Rhynchophthirina näher verwandt als den Amblycera. Aber diese Frage und ein Eingehen auf die interessanten Ausführungen von Hopkins über die Bindung der Mallophaga und Anoplura an bestimmte Wirtstiergruppen, liegt außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit, ebenso wie die Beurteilung der Rhynchophthirina, die wohl zweifellos nur ein sehr apomorphes Glied einer sehr untergeordneten Teilgruppe der Mallophaga vorstellen.

Crampton (1938) ist wohl sicher im Recht, wenn er eine enge Verwandtschaft der *Psocodea* mit den *Rhynchota* (Hemiptera) annimmt. Abgesehen von den Synapomorphien in der Ausbildung des Clypeus und in gewissen Tendenzen in der Ausbildung der Mundwerkzeuge besteht bei den plesiomorphen Gliedern beider Gruppen und vor allem ihren fossilen Angehörigen eine bemerkenswerte und schwerlich zufällige Annäherung. In diesen Verwandtenkreis gehören zweifellos auch die stark autapomorphen *Thysanoptera*. Schon nach den in ihrer Mundbildung zum Ausdruck kommenden Tendenzen passen sie kaum in eine andere Verwandtschaftsgruppe. Wahrscheinlich ist Crampton (1938) im Recht, wenn er sie zusammen mit den eigentlichen Hemiptera (Rhynchota) und als einen vor den anderen selbständig gewordenen Zweig dieses Stammes von einem Vorfahren ableitet, der den Psocoptera sehr ähnlich war. Das würde auch gut mit den schon früher geäußerten Vorstellungen von Börner (1929) übereinstimmen Die ältesten Fossilien sind aus dem Jura (Lias) bekannt (*Liassothrips* Priesner; Syn. *Mesothrips* Martynov). Mehr ist auch kaum zu erwarten, da bei dem stark apomorphen Flügelbau der Thysanoptera normalflügelige Vorfahren, ohne lückenlose Übergangsreihe, schwerlich als solche erkannt werden würden.

Ein sehr schwieriges Gebiet ist das System der *Rhynchota* (*Hemiptera*). Die Schwierigkeiten sind ganz denen analog, die bei anderen Gruppen, z.B. den Odonata, vorliegen. Wie dort, so werden auch unter den Rhynchota heute zwei Teilgruppen unterschieden, von denen die eine wenigstens im Flügelgeäder apomorphe (*Heteroptera*), die andere wesentlich plesiomorphe (*Homoptera*) Merkmale zeigt. Wie bei den Odonata, so kann auch bei den Rhynchota die apomorphe Gruppe ohne weiteres als monophyletische Gruppe gelten, während es zweifelhaft bleibt, ob als deren Schwestergruppe die plesiomorphe Gruppe im ganzen zu gelten hat, oder ob nur eine ihrer Teilgruppen näher mit der apomorphen Gruppe verwandt ist. Durch Fossilienfunde hat sich die Frage bisher nicht klären lassen. Als älteste Form der Heteroptera möchte Evans (1950) *Paraknightia magnifica* Ev. aus dem oberen Perm von Australien (N.S. Wales) ansehen. Dagegen sind „Homoptera" schon aus älterer Zeit bekannt. Diese Frage ist aber nicht ohne Berücksichtigung der weiteren Untergliederung der Rhynchota zu erörtern.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Was zunächst die, hierfür allerdings bedeutungslose, Frage der Untergliederung der Heteroptera anbelangt, so sind die Meinungen hierüber recht geteilt (Börner 1934, Lameere 1940 und 1935, China 1933). Freilich dürfte die Ursache der Meinungsverschiedenheiten mehr an der Art liegen, wie die verschiedenen Autoren ihre systematischen Folgerungen aus den Tatsachen ableiten als an deren Vieldeutigkeit selbst. Es dürfte, bei Einigung über die Folgerungsprinzipien (s. S. 7–18) schon jetzt durchaus möglich sein, zu einer einheitlichen Auffassung zu kommen. Eine gute Diskussionsgrundlage bietet der Stammbaumentwurf von China (1933), wenn auch hier schon einige Abweichungen zwischen dem Text und dem Stammbaumentwurf selbst bestehen. Die herkömmliche Einteilung der Heteroptera in *Gymnocerata* und *Cryptocerata* ist wohl sicher eine Äußerung mehr typologischer als phylogenetischer Denkweise.

Die ältesten Fossilien, die allgemein als Vertreter der „*Homoptera*" anerkannt werden, sind aus dem unteren Perm bekannt. Haupt allerdings nimmt noch viel ältere Flügelreste für die Homopteren in Anspruch. Evans (1948) weist das für einige zurück, gibt aber die Möglichkeit zu, daß der Vorderflügel von *Recula parva* Schlechtendal aus dem oberen Oberkarbon (Ottweiler Schichten) von Wettin an der Saale zu den Homopteren gehören könne. Später hat Haupt (1944) noch andere, darunter den ältesten bekannten Insektenflügel überhaupt (*Stygne roemeri* Handl., s. S. 20), für Homopteren erklärt. Daraus würden sich aber ganz einschneidende Folgerungen für das Alter der anderen Pterygotengruppen ergeben. Man hat nicht den Eindruck, daß Haupt sich dieser Folgerungen ganz bewußt geworden ist und sie und die Schwierigkeiten, die sich daraus ergeben, daß sie in den Fossilienfunden kaum eine Stütze haben, bei seinen Überlegungen voll in Rechnung gestellt hat. Haupt begründet seine Auffassung mit einer neuen Deutung des Flügelgeäders. Von einem solchen Unternehmen aber müßte man verlangen, daß es sich mit den anderen, bisher vertretenen Deutungen auseinandersetzt, von denen es ja mehrere gibt, die aber doch nicht beziehungslos nebeneinander stehen. Haupt erfüllt diese Bedingungen aber nicht. Aus seinen Arbeiten kann man weder direkt noch indirekt erkennen, ob er diese anderen Auffassungen und ihre Begründungen, von denen sich viele nicht mit einer Handbewegung abtun lassen, überhaupt vollständig kennt. Ein Fernstehender kann die Stichhaltigkeit neu vorgebrachter Auffassungen doch nur nach der Art und Weise beurteilen, wie ihr Autor sich mit abweichenden Auffassungen auseinandersetzt. Da dies bei Haupt, wenn überhaupt, nur in sehr ungenügender Weise geschieht, müssen seine Auffassungen vorläufig außer Betracht bleiben. Am wahrscheinlichsten ist jedenfalls immer noch Tillyards Auffassung (1937), nach der die Psocopteren und Homopteren (richtiger wohl die „Rhynchota", da die „Homopteren" im Zusammenhange dieser Äußerung Tillyards ein typologischer Begriff sind) einen gemeinsamen Vorfahren hatten, der im Oberkarbon lebte, von dem aber noch nichts bekannt ist.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Da die Bezeichnung „Homoptera" mit Rücksicht auf die Plesiomorphie des Flügelgeäders dieser rezenten Rhynchotengruppe in den diesbezüglichen Arbeiten nur typologisch gemeint sein kann, bleibt also die Tatsache bestehen, daß die ältesten bekannten *Rhynchota* die *Archescytinidae* und *Lithoscytinidae* des unteren Perm von Kansas sind. Sie vereinigen die plesiomorphen Merkmale der rezenten Auchenorrhyncha (Flügelgeäder, Zahl der Tarsenglieder, Lage der Rüsselbasis) mit den plesiomorphen Merkmalen der rezenten Sternorrhyncha (Zahl der Fühlerglieder), könnten also Vorfahren der gesamten rezenten Homoptera, vielleicht auch der Heteroptera, sein. Carpenter (1931) und Evans (1943) vereinigen beide fossilen „Familien" daher in einer Gruppe „*Palaeorhyncha*". Später hat Evans (1948) die Auffassung Haupts (etwas modifiziert) allerdings insofern anerkannt, als auch er glaubt, daß die Archescytinidae mit den *Jassoidea* (diese entsprechen offenbar der „Phalanx *Cicadina*" bei Metcalf 1951) näher verwandt sind als mit anderen Homopterengruppen. Er meint ganz folgerichtig, daß dann mindestens auch Vertreter der *Fulgoroidea* („Phalanx *Fulgorina*" bei Metcalf 1951) gleichzeitig gelebt haben müssen, aus irgendwelchen Gründen bisher aber noch nicht gefunden worden sind.

Gegen diese Auffassungen sind aber schwerwiegende Bedenken möglich, auf die Evans nicht eingeht: die charakteristische, synapomorphe Fühlerbildung der Auchenorrhynchengruppen (also der Cicadina = Jassoidea s. l. und der Fulgorina) müßte dann konvergent entstanden sein, da ja die Archescytinidae noch plesiomorphe, lange Fühler besaßen, die dann ihre Nachkommen, die „Jassoidea" verkürzt haben müßten parallel zu der Verkürzung der Fühler der Fulgorina, die damals, nach Haupt und Evans, von ihnen ja schon getrennt gewesen sein müßten. Das ist doch recht unwahrscheinlich, da Fühlerverkürzungen auch bei den Sternorrhyncha vielfach vorkommen, hier aber niemals zu dem für die Auchenorrhyncha so charakteristischen Ergebnis führen. Daher möchte man die Fühlerbildung der Cicadina („Jassoidea s. l.") und der Fulgorina doch wohl lieber für eine echte, von einem unmittelbar gemeinsamen Vorfahren übernommene Synapomorphie halten. Da die „Palaeorrhyncha" dieses Apomorphie nicht zeigen, können sie wohl auch schwerlich einer Teilgruppe der Auchenorrhyncha angehören, sondern höchstens deren gemeinsame Vorfahren sein. Ich glaube daher nicht, daß ein Beweis dafür vorliegt, daß die Teilgruppen der Auchenorrhyncha im unteren Perm bereits getrennt waren.

Das möchte man um so eher für unwahrscheinlich halten, als sogar unsicher ist, ob die Trennung zwischen *Auchenorrhyncha* und *Sternorrhyncha* bereits erfolgt war. Tillyard (1926) hatte die Gattung *Permopsylla* aus dem unteren Perm von Kansas zwar zu den Sternorrhyncha gestellt. Carpenter (1931) und Evans (1943) dagegen trennen diese Gattung nicht von den „Palaeorrhyncha" (Archescytinidae). Zu den *Sternorrhyncha* stellt Evans (1943, 1948) erst die „*Protopsylliidae*" aus dem Oberperm von Australien, und auch dies nur mit Vorbehalten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Alles in allem wird man sagen dürfen, daß keine sicheren Anzeichen dafür vorliegen, daß im Unterperm die Teilgruppen der Rhynchota bereits getrennt waren. Für das Oberperm ist es schon wahrscheinlicher, daß die Heteroptera neben den Homoptera und bei diesen vielleicht die beiden Teilgruppen Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha bereits vorhanden waren.

Die Untergliederung der *Auchenorrhyncha* ist verhältnismäßig gut begründet (vgl. die Darstellung verschiedener Ansichten bei KRAMER 1950). METCALF (1951) hat ihr System übersichtlich dargestellt. Wahrscheinlich gehört zu ihnen auch die merkwürdige Familie der *Peloridiidae*, für die MYERS & CHINA (1929) eine besondere Unterordnung *Coleorrhyncha* geschaffen haben. Früher wurde sie häufig zu den Heteroptera gestellt. Nach dem Symbiosetypus zu urteilen wäre es nach MÜLLER (1951) gerechtfertigt, die Peloriidae „als Vorläufer der Fulgoroiden an die Basis der Auchenorrhynchen-Entwicklung zu verweisen". Das scheint mir auch aus anderen Erwägungen heraus der wahrscheinlichste Platz für die Peloridiidae.

Unsicherer ist das System der *Sternorrhyncha*. HANDLIRSCH u. a. (SINGPRUTHI 1925, SPOON 1938; s. die Darstellung bei KRAMER 1950) haben die Sternorrhyncha als polyphyletische Gruppe angesehen. Gewisse Synapomorphien aller Teilgruppen scheinen mir aber dafür zu sprechen, daß sie die monophyletische Schwestergruppe der Auchenorrhyncha sind, wie auch BÖRNER (1934), LAMEERE (1925) und (implicite) auch METCALF (1951) annehmen.

Von den Teilgruppen der Sternorrhyncha werden aber bald die *Psyllidae* (OSBORN 1895), bald die *Aphididae* (KIRKALDY 1910, LAMEERE 1935), bald die *Coccidae* (z. B. JEANNEL 1949) der Gesamtheit aller übrigen Teilgruppen als Schwestergruppe gegenübergestellt. TILLYARD (1919) faßt die *Psyllidae* und *Aphididae* einerseits, die *Coccidae* (s. l.) und *Aleyrodidae* andererseits, BÖRNER (1934) dagegen die *Aphididae* + *Coccidae* und die *Psyllidae* + *Aleyrodidae* enger zusammen. Eine Entscheidung dürfte vorerst kaum möglich sein. Fossilien sind kaum bekannt. Die oberpermischen *Protopsylliidae* (s. oben) sind wohl eher Vorfahren der Gesamtgruppe (wenn sie überhaupt zu dieser gehören) als die der Psyllidae allein. Mindestens ebenso problematisch ist es, die oberpermische Gattung *Lophioneura* mit den Aphididae in Verbindung zu bringen. Als älteste sichere Aphidide gilt *Genaphis waldensis* Brodie aus dem Oberjura (Purbeck) von England.

Mit dem System der *Psyllidae* hat sich neuerdings HARRISON (1949), mit dem der *Coccina* BALACHOWSKY (1942; stark typologisch gedacht) und mit dem der *Aleyrodina* SAMPSON (1943) beschäftigt.

*Holometabola* (*Oligoneoptera* MARTYNOV, *Heterognatha* BÖRNER)

In der Frage, ob die Holometabola eine monophyletische oder polyphyletische Gruppe sind, besteht noch immer keine Einigkeit. Im Ganzen neigt man heute, wie ich glaube völlig mit Recht, zu der Auffassung, daß



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

es sich um eine monophyletische Gruppe handelt (Crampton 1938, Chen 1946, Bradley 1947, Jeannel 1949 u. a.). Gegen diese Auffassung hat sich Handlirsch bis zuletzt (1937) gewehrt. Auch Zeuner (1939) scheint eine polyphyletische Auffassung anzunehmen und schließlich hat Weber (1949, 1952) diese Auffassung mehrfach vertreten. Weber nimmt eine triphyletische Entstehung der Coleoptera, Hymenoptera und „Neuropteroidea", d.h. der übrigen Holometabola, an (1952, p. 214).

Vor allem die unabhängige Entstehung der *Coleoptera* ist es, die auch von anderen Vertretern der Polyphylie-Hypothese angenommen wird. In erster Linie sind es gewisse Übereinstimmungen mit den schabenartigen Insekten, die manche Autoren veranlaßt haben, eine nähere Verwandtschaft der Coleoptera mit den Schaben anzunehmen. Dazu ist nun zu sagen, daß z. B. Weber auch für die übrigen Holometabolen eine Ableitung von schabenartigen Insekten annimmt. Weber weist dazu gern auf den übereinstimmenden Besitz von „Spalthüften" bei diesen Gruppen hin. Nun haben aber gerade die Arbeiten von Larsén (1945) gezeigt, daß die Ausbildung von Spalthüften, bzw. das Vorhandensein eines vergrößerten und selbständig in Erscheinung tretenden Meron überhaupt, stark von der Lebensweise und besonders von der Ausbildung des Flugapparates abhängt und damit starken sekundären Veränderungen unterworfen ist. Bei den Coleoptera (!) fehlt nach Larsén das Meron an den Mittelhüften stets; an den Hinterhüften ist es z. T. vorhanden, z. T. nicht. Andererseits haben die Plecoptera nach Larsén ein Meron an den Mittel- und Hinterhüften. Der Besitz eines Meron könnte also ebenso gut für die Ableitung der Holometabolen von plecopterenartigen wie von schaben- und termitenartigen Vorfahren als Stütze in Anspruch genommen werden. Bei den Zoraptera fehlt das Meron, bei den Psocoptera ist es nur am Mesothorax vorhanden und bei den Rhynchota tritt es nur zum Teil auf. Schließlich hat Larsén auch gezeigt, daß die „Spalthüften" der Flöhe, die denen der Schaben äußerlich wohl am meisten zu gleichen schienen, gar nicht aus Meron und eigentlicher Hüfte bestehen, und daß die Flöhe überhaupt kein Meron besitzen. Spalthüfte und Meron eignen sich also, in dieser vereinfachten Weise nach Vorhandensein und Fehlen beurteilt, überhaupt nicht für phylogenetische Schlußfolgerungen. Schließlich muß immer wieder hervorgehoben werden, daß für den Systematiker Feststellungen wie die, daß die verschiedenen Holometabolen unabhängig aus verschiedenen schabenartigen Vorfahrenformen hervorgegangen wären (z. B. aus Protoblattoidea) überhaupt keine Bedeutung haben. Für ihn hätten sie nur Bedeutung, wenn etwa wahrscheinlich gemacht werden könnte, daß z. B. die Coleoptera mit anderen nicht-holometabolen Insektengruppen näher verwandt wären (in diesen ihre Schwestergruppe hätten), als die Hymenoptera oder die „Neuropteroidea". Das ist aber bisher nicht geschehen, wenn auch Weber (1949) in seinem Stammbaumentwurf die Verhältnisse so annimmt. Weber (1952, p. 214) spricht freilich von der „mehrfach

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

gesicherten Feststellung der triphyletischen Entstehung der Holometabolie" und beruft sich auf entwicklungsphysiologische Untersuchungen von KRAUSE und von SEIDEL, BOCK & KRAUSE (1940).

Die genannten Autoren stellen aber nur fest, daß sich zwischen den Eiern der sog. Neuropteroidea „ein naher Zusammenhang erkennen läßt". „Aber sowohl bei diesen wie innerhalb der Gruppe Hymenoptera . . . und der Coleoptera . . . finden sich Eier, die in bezug auf die Plasmaarmut und die Beweglichkeit der Keimanlage an die Kurzkeim-Eier der hemimetabolen Formen erinnern. Die Eier der drei Gruppen: Hymenoptera, Coleoptera und Neuroptera sind offenbar nicht voneinander ableitbar, sondern hinsichtlich ihrer Struktur gesondert an solche der Hemimetabola anzuschließen. Da auch innerhalb der hemimetabolen Gruppen die Tendenz zur Bildung von plasmareichen und Langkeim-Eiern hervorgetreten waren, können die verschiedenen holometabolen Eitypen als gesondert aus hemimetabolen entstanden gedacht werden."

Mit solchen Feststellungen kann der Systematiker (für den sie ja auch zunächst wohl nicht gedacht sind) natürlich gar nichts anfangen. Aus ihnen ergibt sich auch nicht der Schatten eines Beweises für die polyphyletische Entstehung der Holometabola. Sie sind hier ausführlich zitiert um die Anwendbarkeit der oben gegebenen Terminologie und die Unerläßlichkeit einer logisch völlig einwandfreien Fragestellung auch auf diesem Gebiete zu zeigen. Die Feststellungen von SEIDEL, BOCK & KRAUSE besagen doch offenbar nur, daß es in den verschiedenen Teilgruppen der Holometabolen und offenbar auch bei den „Hemimetabolen" plesiomorphe und apomorphe Eitypen gibt, und daß die Entwicklung von plesiomorphen zu apomorphen Zuständen auf verschiedenen parallelen Wegen erfolgt ist. Das ist leicht vorstellbar und nichts Besonderes. Solange nicht gezeigt wird, daß die verschiedenen apomorphen Eitypen der verschiedenen Holometabolengruppen syn*apo*morph mit verschiedenen „Hemimetabolengruppen" übereinstimmen und welche das sind, und solange nicht der im Hinblick auf die synapomorphe Übereinstimmung der Holometabolenteilgruppen in anderen, wichtigen Merkmalen berechtigte Verdacht entkräftet ist, daß es sich hierbei nur um Konvergenzen handeln könnte, solange geht für den Systematiker aus den Feststellungen von SEIDEL, BOCK & KRAUSE nur hervor, daß ein bestimmter Eitypus nicht zum „Grundplan" der Holometabolen gehört, daß die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Holometabolengruppen offenbar plesiomorphe Eitypen (ebenso wie gewisse Hemimetabolen) besaßen und daß ihre Nachkommen gewisse, schon bei den „Hemimetabolengruppen" erkennbare Tendenzen unabhängig und konvergent verwirklichten. Sicherlich spielt bei den Formulierungen von SEIDEL, BOCK & KRAUSE, und noch mehr bei den von WEBER gezogenen Folgerungen, die auch sonst oft verhängnisvolle Vernachlässigung der Unterscheidung zwischen der Gruppe als phylogenetischer Einheit („Sippe") und der gleichen Gruppe als Vertreter eines Bauplanes und die Vernachlässigung der Unterscheidung zwischen „Sippenphylogenie" und „Merkmalsphylogenie" eine Rolle. Wenn die Holometabola eine monophyletische Gruppe sind, ist es durchaus nicht nötig, daß alle

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

ihre Merkmale (nicht einmal die Holometabolie selbst, obwohl dies wahrscheinlich ist), im Sinne der Merkmalsphylogenie „monophyletisch" entstanden sind.

Abgesehen davon, daß der besondere Verlauf der Metamorphose und die Morphologie der Metamorphosestadien selbst starke Synapomorphien der Holometabolengruppen sind, von denen man sich nur wundern kann, daß sie von manchen Autoren so leicht genommen werden können, ist daher die Tatsache von Bedeutung, daß bedeutende Kenner (z. B. Bradley 1947) der vielleicht am schwersten zu beurteilenden Holometabolengruppe, der Coleoptera, die Übereinstimmung gewisser Coleopterenlarven mit den Larven der Megaloptera für so bedeutend halten, daß sie nur durch die Annahme einer Abstammung von gemeinsamen Vorfahren zu erklären sei.

Die engeren Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Holometabola sind freilich schwer zu klären. Ziemlich sicher festzustehen scheint immerhin, daß die Mecoptera + Diptera + Trichoptera + Lepidoptera eine engere Verwandtschaftsgruppe (*Mecopteria*) bilden. Neben anderen, bisher schon stärker beachteten Synapomorphien ist ihnen das Fehlen des tergalen Beinremotors ($M_2$) gemeinsam. Bei den übrigen Gruppen (Coleoptera, Hymenoptera, Megaloptera, Planipennia und Siphonaptera) ist dieser Muskel vorhanden. Diese Symplesiomorphie erweist nun freilich die Gesamtheit der zuletzt genannten Gruppen nicht als die Schwestergruppe der *Mecopteria*. Im allgemeinen stellt man sich die Verwandtschaftsbeziehungen wohl so vor (z. B. Crampton 1938), daß zunächst die Coleoptera, später die Hymenoptera, dann die Megaloptera-Planipennia usw. als Gruppen selbständig wurden.

Dazu ist aber zu bedenken, daß insbesondere die Coleoptera und Hymenoptera stark autapomorphe Gruppen darstellen, besonders auch hinsichtlich des Flügelgeäders, und daß Autapomorphien an sich für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse nichts besagen. Tillyard hat auch mit Recht wiederholt festgestellt, daß die Megaloptera-Planipennia und z. T. auch die Mecoptera ein stark plesiomorphes Flügelgeäder besitzen. Das ist besonders für die Zuordnung der Fossilien wichtig. Man wird es sich kaum anders vorstellen können, als daß die Flügel der Coleoptera und der Hymenoptera und anderer Holometabolengruppen ursprünglich den Flügeln gewisser plesiomorpher Megaloptera-Planipennia außerordentlich ähnlich waren. Daher ist es interessant, daß Bradley (1947) auch für die aquatischen Larven der Coleoptera und Megaloptera die großen Übereinstimmungen sehr stark betont und eine enge, unmittelbare Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gruppen annimmt. Er meint sogar, daß sich diese aquatischen Larven ohne große Lücke an die aquatischen Larven anderer Insekten (Plecoptera usw.) bis zu den ältesten herab, anschließen dürften. Das ist kaum stichhaltig. Ursprünglich aquatisch sind wahrscheinlich weder die Insekten im Ganzen genommen noch die Holometabolen im Besonderen. Die große Übereinstimmung zwischen den aquatischen Coleopteren- und

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Megalopterenlarven dürfte sich doch wohl eher aus der auch sonst zu beobachtenden Tatsache erklären lassen, daß die „noch" relativ plesiomorphen Formen an sich bereits getrennter Stämme auch viel leichter und viel intensiver bei Übergang zu gleicher Lebensweise Konvergenzen ausbilden als die mehr apomorphen Glieder derselben beiden Gruppen. Coleoptera und Megaloptera mögen wohl bald nacheinander entstanden sein. Daß innerhalb der Holometabolen zwischen diesen beiden Gruppen aber ein engeres, unmittelbares Schwesterngruppenverhältnis besteht ist mindestens nicht wahrscheinlicher als andere Deutungsmöglichkeiten. Die noch stark plesiomorphen Larven beider Gruppen dürften unabhängig voneinander aquatisch geworden und auf der Basis der gemeinsamen Plesiomorphie durch Konvergenzen einander dann noch ähnlicher geworden sein.

Bradley hat auch in übersichtlicher und klarer Weise die neueren Auffassungen über das System der Coleoptera dargestellt und dabei die Larvenuntersuchungen von Böving & Craighead und deren Auswertung durch Peyerimhoff ebenso berücksichtigt wie die neueren morphologischen Untersuchungen der Imagines von Lameere und von Jeannel & Paulian. Das Ergebnis hat Bradley (1947) in einem Stammbaumschema dargestellt. Das genaue Alter der Coleoptera und ihrer Teilgruppen ist aber nach wie vor unbekannt. Von Haupt (1950) wird die aus dem unteren Perm beschriebene Flügeldecke von *Blattocoleus tillyardi* Zeuner als „ältester Abdruck der Flügeldecke eines Käfers" anerkannt. Da der Abdruck einen deutlichen freien $MA^+$-Ast zu besitzen scheint, ist das kaum wahrscheinlich. Der Abdruck hat mit den Holometabolen wahrscheinlich ebenso wenig zu tun wie die *Protocoleopteren* Tillyards. Die Frage ist aber ziemlich bedeutungslos, weil in dem etwa gleichaltrigen *Tshekardocoleus magnus* Rohdendorf 1944 (Unterperm des Ural) vor kurzem ein wohl zweifelsfrei zu den Coleoptera gehörendes Fossil bekannt geworden ist. Es ist sehr interessant, daß nach Jeannel (1949) diese Form, ebenso wie verschiedene genauer deutbare Coleopterenreste aus dem Oberperm, den Cupedidae nahezustehen scheinen, einer Gruppe, die Jeannel zusammen mit ihren nächsten Verwandten („Archostemata") als „le plus archaique de l'ordre" betrachtet. Die Frage ist daher berechtigt, ob die alte, auch von Bradley (1947) beibehaltene Haupteinteilung der Coleoptera in *Adephaga* und *Polyphaga* richtig ist. Wahrscheinlich entspricht es, nach Machatschke (in litt.), den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen besser, wenn man die Cupedidae („Archostemata" bei Jeannel 1949) der Gesamtheit aller übrigen Coleoptera als Schwestergruppe gegenüberstellt. Das würde einen Gliederungstypus ergeben, wie er auch bei den Lepidoptera, Strepsiptera, bei den Insekten im Großen und bei vielen anderen Tiergruppen vorliegt.

Viele der fossilen Coleopterenreste sind in rezente Familien gestellt oder als deren Vorläufer angesehen worden. Ihre Beziehung zu den rezenten Coleopterengruppen ist aber ganz unsicher. Wie Jeannel gelegentlich

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

(1950) sehr mit Recht feststellt, ist die morphologische Unergiebigkeit der Elytren der Käfer ein schweres Hemmnis für die Einordnung der fossilen Formen und all die unzulänglich begründeten Versuche, sie zu rezenten Gruppen in Beziehung zu setzen, können die Arbeitsweise der phylogenetischen Systematik nur in Mißkredit bringen[1]). Eine nützliche Zusammenstellung der im Coleopterorum Catalogus unterschiedenen Coleopterenfamilien mit ihren Artenzahlen hat Schilder (1949) gegeben.

Mit den Coleoptera werden meist die *Strepsiptera* in Verbindung gebracht. Das wäre berechtigt, wenn man z. B. den unter den Holometabolen einzig dastehenden posteromotorischen Bau des Flugapparates beider Gruppen als echte Synapomorphie deuten dürfte. Oft wird sogar eine engere Verwandtschaft mit bestimmten Teilgruppen (Familien) der Coleoptera angenommen. Wahrscheinlich ist aber Ulrich im Recht, der die Strepsiptera als Schwestergruppe der Coleoptera ansehen möchte. Ulrichs Arbeit (1943) ist auch insofern von Bedeutung, als sie bei den Strepsipteren einen Typus der systematischen Gliederung findet, der auch sonst bei Insekten und anderen Tiergruppen häufig ist, und der sich aus der Wirksamkeit der „Deviationsregel" erklärt: Mit der artenarmen Gruppe der *Mengeidae* stellt Ulrich der Gesamtheit der übrigen, mehr apomorphen und apooeken Strepsipteren eine relativ plesiomorphe und plesioöke Schwestergruppe gegenüber.

Jeannel (1945) hat sich übrigens gegen die Verwandtschaft der Strepsiptera mit den Coleoptera ausgesprochen und eine nähere Verwandtschaft mit den Hymenopteren angenommen. Das verdient, vorgebracht von einem genauen Kenner der Coleoptera, Beachtung; doch ist bisher nicht abzusehen, ob sich diese Auffassung bewähren wird.

Ebenso schwer zu beurteilen sind die Verwandtschaftsbeziehungen der *Hymenoptera*. Diese sind mindestens darin stärker plesiomorph als alle anderen Holometabolengruppen, als die Weibchen ein Legrohr von orthopteroidem Bau besitzen. Wenn man das Fehlen eines solchen Legrohres bei allen anderen Holometabolen als echte Synapomorphie deuten dürfte — wofür die Tatsache sprechen könnte, daß bei den sonst so stark plesiomorphen Megaloptera-Planipennia ein Legrohr auf anderer morphologischer Basis neu entsteht — dann wären die Hymenoptera möglicherweise als die Schwestergruppe der übrigen Holometabola anzusehen. Daß die Hymenoptera in zahlreichen anderen Merkmalen stark autapomorph sind, braucht nicht dagegen zu sprechen. Besonders abweichend ist das Flügelgeäder, dessen Deutung große Schwierigkeiten gemacht hat. Es scheint aber, daß Ross (1936) eine einleuchtende und gut begründete Deutung

[1]) Die zusammenfassende Arbeit über die fossilen Käfer von Théodoridès (1952) erschien erst während des Druckes der vorliegenden Arbeit und konnte daher nur im Literaturverzeichnis nachgetragen, im Text aber nicht mehr berücksichtigt werden. Wesentliche neue Gesichtspunkte zu den oben besprochenen Fragen ergeben sich aus ihr nicht.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

gefunden hat. Die Frage ist jedenfalls von großer Bedeutung für die Beurteilung der fossilen Formen.

Die ältesten einwandfreien Hymenopteren (*Liadoxyela praecox* Martynov 1937) sind aus dem Unterlias von Kisyl-kiya (Ferghana) bekannt. TILLYARD freilich hatte aus dem Perm „*Protohymenoptera*" beschrieben. Heute sind sich die meisten Autoren darin einig, daß es sich dabei um Megasecoptera handelte, die verwandtschaftlich mit den Holometabola nichts zu tun haben. Auch Ross (1936) stellt fest, daß CARPENTER (1930) dies verbindlich nachgewiesen haben. HAUPT allerdings (1941) zieht die umgekehrten Folgerungen. Er stellt nicht nur die Protohymenoptera sondern auch die Megasecoptera in die Stammlinie der Hymenoptera, die damit bis ins Oberkarbon zurückgeführt wäre. Diese Auffassung hat, wie HAUPTS Umdeutungen des Flügelgeäders (s. oben S. 33), kaum mit Anerkennung zu rechnen. Die älteren Vorfahren der Hymenoptera werden, falls sie überhaupt gefunden wären, viel eher unter bestimmten vermeintlichen „Neuropterenflügeln" zu suchen sein.

Bedeutung für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Hymenoptera hat auch der männliche Kopulationsapparat. HANDLIRSCH, SNODGRASS, WEBER u. a. Autoren sind der Ansicht, daß die Hymenopteren keine Gonopoden besitzen, und daß die manchmal dafür gehaltenen Gebilde Parameren sind. MICHENER (1944) allerdings glaubt, nach ausdrücklicher Auseinandersetzung mit der abweichenden Auffassung von SNODGRASS, daß die Hymenopteren Gonopoden besitzen. Merkwürdigerweise nimmt WEBER (1952), obwohl er die Arbeit MICHENERS nennt, davon nicht Kenntnis und weist auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen hin, die ebenfalls gegen die Gonopodennatur der fraglichen Gebilde sprechen sollen. Die Frage ist jedenfalls nicht entschieden, aber darum von Bedeutung, weil unter den Holometabolen sonst angeblich nur die Coleoptera und vielleicht die Siphonaptera (s. S. 42) keine Gonopoden besitzen sollen.

Freilich hatte CRAMPTON bis zuletzt daran festgehalten, daß die „Parameren" der Käfer, die umstrittenen Gebilde der Hymenopteren und die sog. Gonopoden der Dipteren, Mecopteren usw. homologe Gebilde und zwar Parameren, seien und Gonopoden den Holometabolen überhaupt fehlen (s. dazu S. 23). Ganz vor kurzem hat nun WOOD (1952) die Auffassung begründet, daß die „Parameren" der Käfer den Gonopoden homolog seien. Wenn WOODS Auffassung für die Käfer und MICHENERS Auffassung für die Hymenopteren richtig ist, so wäre also — sehr einleuchtend — der Besitz von Gonopoden für alle Holometabolengruppen wahrscheinlich gemacht.

Die Untergliederung der Hymenoptera ist anscheinend seit BÖRNER (1919) nicht mehr zusammenfassend behandelt worden, wenn man nicht die Darstellungen von LAMEERE (1935) und HANDLIRSCH (im Handbuch der Zoologie von KÜKENTHAL-KRUMBACH) dafür nehmen will.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Zu den problematischsten Gruppen gehören neuerdings auch wieder die *Siphonaptera*, nachdem man sie lange Zeit als nahe Verwandte der Dipteren angesehen hatte. Daß sie nicht aus den Dipteren selbst hervorgegangen sein, sondern höchstens als deren Schwestergruppe angesehen werden können, und daß eine etwaige gemeinsame Vorfahrenform daher nicht später als in der Trias gelebt haben kann, war zwar auch aus den bisher bekannten morphologischen Tatsachen leicht abzuleiten. Neuere Untersuchungen (Larsén 1945, Snodgrass 1946) haben aber gezeigt, daß die morphologische Deutung mehrerer Organsysteme der Aphanipteren bisher fehlerhaft war: die Deutung der Mundwerkzeuge, der „Spalthüften" und vielleicht auch der männlichen Kopulationsorgane. Besonders bedeutungsvoll erscheint das Vorhandensein des tergalen Beinremotors ($M_2$; nach Larsén 1945), der den Mecopteria (Mecoptera + Diptera + Trichoptera + Lepidoptera) fehlt und also wohl auch bereits den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren dieser wohl sicher monophyletischen Gruppe gefehlt haben muß. Die Flöhe könnten also wohl bestenfalls als Schwestergruppe der Mecopteria angesehen werden! Damit rückt auch die ältere, bisher kaum beachtete Auffassung von Martini (1922, 1923) wieder in den Bereich der Möglichkeiten, nach der die Flöhe mit den Käfern nahe verwandt sein sollen. Dazu würde es vielleicht auch ganz gut passen, daß der männliche Kopulationsapparat mit den Gonopoden bei beiden Gruppen nicht frei liegt, sondern von den vorangehenden Segmenten umschlossen wird. Jedenfalls ist die Frage nach der näheren Verwandtschaft der Flöhe vorläufig offen. Von der Paläontologie her ist auch kaum Aufklärung zu erwarten, weil die plesiomorphen Vorfahren der Flöhe kaum als solche erkannt werden würden, wenn nicht eine lückenlose Übergangsreihe gefunden würde, was wohl auch für die fernere Zukunft kaum zu erhoffen ist.

Die früher sog. *Neuropteren* (im folgenden: *Neuropteria*) gelten recht allgemein als die nahen Verwandten, genauer: als die Schwestergruppe, der Mecopteria. Die Plesiomorphie der Neuropteria läßt es aber durchaus möglich erscheinen, daß dies nicht stimmt, und daß die autapomorphen Coleoptera und Hymenoptera mit ihnen näher verwandt sind als meist angenommen wird. Insbesondere ist es die Frage, ob die älteren fossilen Flügelreste, die gemeinhin für die Neuropteria in Anspruch genommen werden, wirklich Neuropteria gemessen an der strengen Fassung, des Begriffes der phylogenetischen Verwandtschaft (S. 7—8) sind, oder ob nicht vielmehr einige von ihnen den plesiomorphen, neuropterenartigen Vorfahren anderer Holometabolengruppen angehören. Sie wären dann nur im typologischen Sinne (hinsichtlich der Flügel) „Neuropteren", nicht im Sinne der engeren phylogenetischen Verwandtschaft mit dieser Gruppe.

Nach allgemeiner Auffassung wären im Perm bereits drei Teilgruppen der „Neuropteren" nachzuweisen: *Sialoidea*, *Raphidioidea* und *Planipennia*. Nach meiner Auffassung ist das sicher ein Irrtum. Charakteristisch für alle rezenten *Megaloptera* (= Sialoidea + Raphidioidea) ist es, daß die *sc* am

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Ende in $r_1$ mündet. Nach allgemeiner Auffassung allerdings soll bei den *Raphidioidea sc* getrennt von $r_1$ in die Costa münden. TILLYARD hat dies schon 1919 als beweisend für die Sonderstellung der Raphidioidea ange-

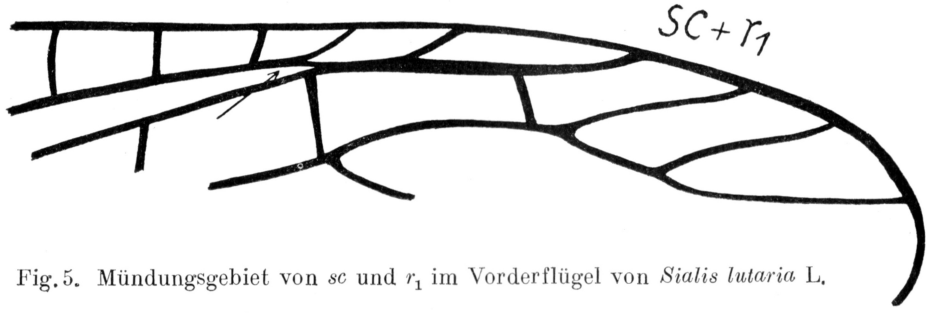


Fig. 5. Mündungsgebiet von *sc* und $r_1$ im Vorderflügel von *Sialis lutaria* L.

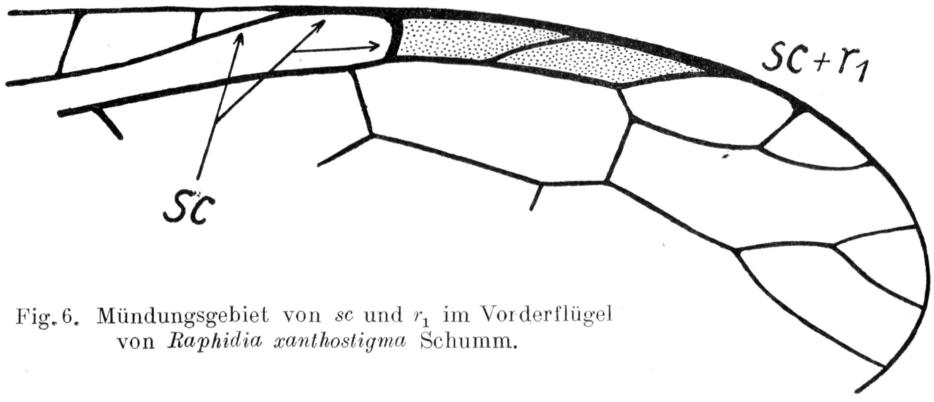


Fig. 6. Mündungsgebiet von *sc* und $r_1$ im Vorderflügel von *Raphidia xanthostigma* Schumm.

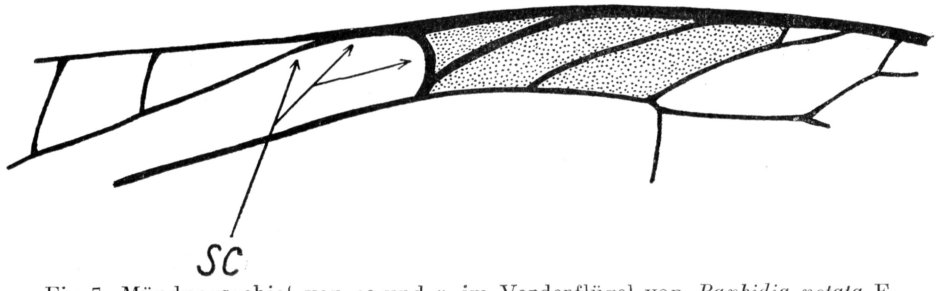


Fig. 7. Mündungsgebiet von *sc* und $r_1$ im Vorderflügel von *Raphidia notata* F.

sehen. Diese Auffassung ist aber wahrscheinlich falsch. Eine genauere Untersuchung des Mündungsgebietes der Subcosta bei *Raphidia* zeigt, daß auch hier die *sc* in $r_1$ mündet! Der eigenartige Verlauf dieser Ader bei den Raphidioidea läßt sich leicht verständlich machen, wenn man von einer Situation ausgeht, wie sie etwa bei *Sialis* vorliegt (Fig. 5), und wenn man sich dann den Endabschnitt der *sc* vor ihrer Mündung in Richtung der Pfeile gegen die Costa gedrückt denkt. Die Subcosta verläuft dann (Fig. 6

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

und 7: *Raphidia*) kurz vor ihrer Mündung eine Strecke weit dicht neben der Costa, praktisch mit ihr verschmolzen, biegt dann aber um und mündet, an der proximalen Grenze des Pterostigma fast rückläufig werdend, schließlich doch in $r_1$. Vielleicht hängt das in irgendeiner, bisher allerdings kaum verständlichen Weise mit der Lebensweise von *Raphidia* zusammen, da sich auch im Flügel der ähnlich lebenden und auch sonst merkwürdig ähnlichen Mantispidae ähnliche Tendenzen zeigen. Daß sekundär schließlich das letzte Stück der Subcosta (zwischen $c$ und $r_1$) rückgebildet werden kann, wie das bei manchen Raphidiidae der Fall zu sein scheint, ist damit nicht ausgeschlossen. Die $sc$ mündet dann tatsächlich in $c$. Aber das ist eben ein sekundärer Zustand, der durch Rückbildung des letzten Subcosta-Stückes entstanden ist. Stärker plesiomorph als die Raphidiidae und Sialidae sind die *Corydalidae*, auch im Flügelgeäder. Bei ihnen verlaufen alle Längsaderstämme bis zur Basis getrennt (wenn auch Tillyard 1919 und 1932 bei Corydalidenflügeln fälschlich $m$ und $r$ aus gemeinsamem Stamme entspringen läßt).

Da *Sialoidea* und *Raphidioidea* in der teilweisen Verschmelzung von $cu_1$ und $m$ wenigstens ein synapomorphes Merkmal besitzen, das den *Corydalidae* fehlt, ist die Frage berechtigt, ob sie nicht eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden, die als Schwestergruppe der plesiomorphen Corydalidae anzusehen wäre. Da die „Synapomorphie" der Raphidioidea und Sialoidea aber immerhin durch Konvergenz entstanden sein könnte, reicht die Untersuchung des Flügelgeäders wohl für die Entscheidung dieser Frage nicht aus. Jedenfalls muß von fossilen Flügeln, die zu den *Megaloptera* (= Corydalidae + Raphidiidae + Sialidae) gehören könnten, gefordert werden, daß $sc$ und $r_1$ gemeinsame Mündung haben. Auf keinen Fall können Flügel zu den Megaloptera gehören, bei denen $sc$ und $r_1$ getrennt münden, $cu_1$ und $m$ aber verschmolzen sind (denn bei den Corydalidae ist das letztere nicht der Fall), es sei denn, man wollte eine polyphyletische Entstehung der „Megaloptera" annehmen, wofür aber kein Grund vorliegt.

Damit aber scheiden die von Tillyard (1932 und 1937) beschriebenen *Martynoviidae* und *Permoraphidiidae* aus der möglichen Verwandtschaft der Megaloptera aus. Schon Tillyard weist auf die Ähnlichkeit dieser Formen mit Megasecopteren hin, und ich möchte glauben, daß es sich tatsächlich um solche handelt, wenn die Frage sicher auch nur durch Untersuchungen an den Objekten selbst zu klären wäre. Für die *Martynoviidae* hat auch Carpenter inzwischen (1943) die Zugehörigkeit zu den Megasecoptera festgestellt, für die *Permoraphidiidae* hält dieser Autor, wie ich sicher glaube durchaus mit Unrecht, an der Zugehörigkeit zu den Raphidioidea fest. Auch *Permisialis* und *Archisialis* erfüllen die Bedingungen nicht, so daß also tatsächlich keine sicheren Megaloptera aus dem Perm bekannt sind.

Da nun die getrennte Mündung von $sc$ und $r_1$ bei den Holometabola sicher als plesiomorph anzusehen ist, müssen wohl gewisse Flügel der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

sog. „Planipennia", bei denen dies der Fall ist, als stärker plesiomorph bezeichnet werden, als die Flügel der Megaloptera, bei denen *sc* und $r_1$ nach dem Vorstehenden stets am Ende verschmelzen. Es besteht somit die Möglichkeit, daß gewisse Flügel permischer Fossilien, bei denen *sc* und $r_1$ getrennt münden, und die auch in anderen Merkmalen plesiomorphe Züge haben ($cu_1$ und *m* nicht verschmolzen, alle Längsaderstämme von der Basis an getrennt verlaufend) den gemeinsamen Vorfahren der Megaloptera und Planipennia angehören, obwohl sie meist wegen allgemeiner Ähnlichkeiten zu den Planipennia gestellt werden. Die Zuordnung zu den Planipennia geschieht meist deswegen, weil das System der Queradern stärker ausgebildet ist als bei den rezenten Megaloptera und weil auch die Längsadern manchmal am Ende stärker gegabelt sind als bei diesen: die betreffenden permischen Fossilien stimmen in diesen beiden Merkmalen stärker mit den rezenten Planipennia überein. Es steht aber keineswegs fest, daß es sich dabei um Synapomorphieen handelt, die allein eine engere Verwandtschaft beweisen könnten, und daß die geringe Zahl der Queradern und der Gabeläste im System der Längsadern der Megalopteren plesimorphe Merkmale sind.

Als monophyletische Gruppe werden die *Planipennia* vor allem durch die synapomorphe Mundbildung ihrer Larven erwiesen. Von den fossilen Formen sind aber nur Flügel bekannt. Davon werden eine größere Anzahl aus dem unteren und oberen Perm zu den Planipennia gestellt. Das Bild ihres Flügelgeäders könnte durchaus für diese Annahme sprechen. Es bestehen selbst deutliche Ähnlichkeiten mit bestimmten rezenten Familien (*Psychopsidae*, *Ithonidae*, *Sisyridae*), die auch oft durch die Namengebung angedeutet werden. Die Voraussetzung für sichere Deutungen ist im ganzen aber doch noch kaum gegeben. Den Palaeo-Entomologen muß hier nachdrücklich in Erinnerung gerufen werden, daß eine sichere Grundlage für die Beurteilung der fossilen Formen mindestens dort, wo nicht auch zeitlich lückenlose Übergangsreihen vorliegen, nur durch die genaueste Untersuchung der rezenten Gruppen gewonnen werden kann und auch da nicht durch eine gleichsam statistische Registrierung der einzelnen Merkmale, sondern nur durch die genaueste Berücksichtigung der Entwicklungstendenzen und Klärung der Frage, welche Merkmale apomorph , welche plesiomorph sind, oder doch sein könnten. Die Freude an der Möglichkeit, recht viele Fossilien in rezente Gruppen einordnen oder zu diesen in Beziehung bringen zu können, ist hierbei ein sehr schlechter Berater.

Die Voraussetzungen für eine sichere Beurteilung der fossilen Formen sind bisher gerade bei den „Neuropteria" noch kaum gegeben. Auch in der einzigen neueren Erörterung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Planipennia (Withycombe 1924) ist noch vieles problematisch und im einzelnen sind auch hier die Ausführungen im Text manchmal schwer mit Darstellungen im Stammbaumschema in Übereinstimmung zu bringen. Daher muß auch vorläufig unentschieden bleiben, ob einige der rezenten Teil-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

gruppen der Planipennia schon im Perm vorhanden waren und mit wievielen heute noch lebenden Stämmen die „Neuropteren" die Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum überschritten haben.

Die noch verbleibenden Holometabolengruppen (*Mecopteria*) bilden wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe. Das ist kaum zu bezweifeln. Ebenso wahrscheinlich ist, daß hier zwei Schwestergruppen — Mecoptera + Diptera einerseits, Lepidoptera + Trichoptera andererseits — zu unterscheiden sind. Nach den Ansichten von TILLYARD (1935) wäre das freilich nicht ganz sicher. Immerhin erkennt auch TILLYARD an, daß die Lepidoptera und Trichoptera gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden. Die Annahme von CHEN (1946), daß die Trichopteren mit den Dipteren näher verwandt wären als mit den Lepidopteren, darf als ganz unzulänglich begründet außer Betracht bleiben.

CHEN begründet seine Ansicht mit der Annahme einer primär aquatischen Lebensweise der Trichopteren und Dipteren. Aber die ursprünglichen Dipterenlarven waren so gut wie sicher terrestrisch.

Die ältesten *Trichoptera* sind aus dem Lias bekannt. Sie werden zwar in eine besondere Familie gestellt (*Necrotauliidae*), sind aber nach ULMER (1907) z. T. wohl schon rezenten Familien (z. B. den *Rhyacophilidae*) zuzurechnen. Da die betreffenden rezenten Familien aber, mindestens im Flügelgeäder, plesiomorph sind, kann man nicht mit Sicherheit beurteilen, ob es sich hierbei nur um eine typologische Übereinstimmung handelt, oder ob die fossilen Formen wirklich im Sinne des strengen Begriffes der phylogenetischen Verwandtschaft (S. 7—8) mit bestimmten rezenten Familien näher verwandt sind als mit anderen. Eine klare und einleuchtende Darstellung der systematischen Gliederung der Trichoptera nach der phylogenetischen Verwandtschaft der Teilgruppen haben neuerdings MILNE & MILNE (1939) gegeben.

Obwohl Trichopteren und *Lepidopteren* wohl sicher Schwestergruppen sind, liegen vortertiäre Lepidopterenfunde merkwürdigerweise nicht vor[1]). Die von HANDLIRSCH dafür gehaltenen jurassischen *Palaeontinidae* gelten heute wohl allgemein als Homopteren. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Trennung der beiden Schwestergruppen Trichoptera und Lepidoptera erst im Mesozoikum erfolgt ist. Die Degradierung der beiden Gruppen zu Unterordnungen einer sie gemeinsam umfassenden Ordnung *Amphiesmenoptera* (KIRIAKOFF 1948) scheint daher gut begründet.

Die Untergliederung der *Lepidopteren* ist von hohem Interesse. Sie eignet sich ganz besonders gut zur Demonstration der Prinzipien der phylogenetischen Systematik und der Fehler, die auf diesem Gebiete fast allgemein begangen werden. In vielen Systementwürfen sind die Lepidopteren

[1]) Diese Feststellung gilt trotz der kürzlich erfolgten Beschreibung eines vermeintlichen Schmetterlings (*Geisfeldiella benharti*) aus dem Lias Nordfrankens durch KUHN (1951). Obwohl KUHN sich auf ein Gutachten HAUPTS beruft, scheint mir nichts in seiner Beschreibung und Abbildung die Lepidopterennatur des fraglichen Fossils zu beweisen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

dichotomisch gegliedert worden: Macrolepidoptera — Microlepidoptera, Rhopalocera — Heterocera, Frenatae — Jugatae, Heteroneura — Homoneura, Ditrysia — Monotrysia sind die bekanntesten Namen für solche dichotomischen Gruppenpaare. Allen diesen Gruppierungen liegt die für gegenwärtige Systematik so charakteristische Vermengung von typologischer und phylogenetischer Denkweise zugrunde. In allen genannten

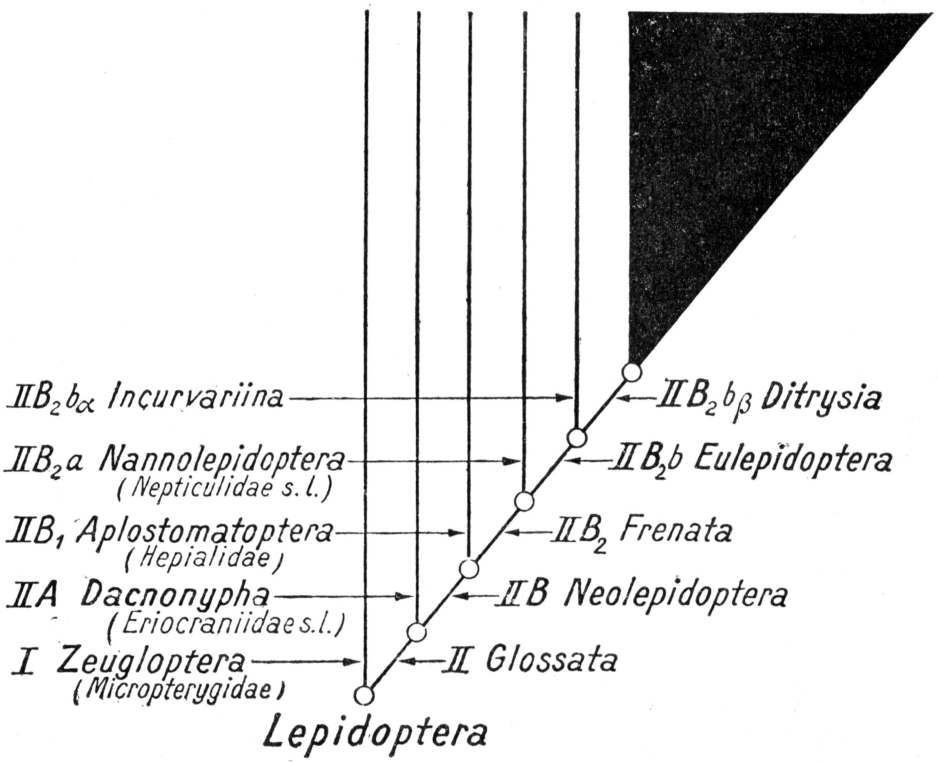


Fig. 8. Hauptgliederung der Lepidoptera im phylogenetischen System (s. Text S. 47–50), als Beispiel für die Wirksamkeit der „Deviationsregel" und für einen Gliederungstypus, der bei den Insekten wie bei anderen Tiergruppen weit verbreitet ist (vergl. auch Fig. 9)

Beispielen (abgesehen vielleicht vom ersten) ist die zuerst genannte, apomorphe Gruppe wahrscheinlich eine monophyletische Einheit. Aber die jeweils an zweiter Stelle genannte Gruppe ist offenbar in keinem Falle deren tatsächliche Schwestergruppe, sondern eine auf Symplesiomorphie begründete typologische Einheit. Aus den neueren Arbeiten von Lameere (1936), Börner (1939) und besonders Kiriakoff (1946, 1948) und Hinton (1946) — die Arbeit von Turner (1947) ist mir leider nicht zugänglich — scheint mit mir hinreichender Klarheit hervorzugehen, wie die Verwandtschaftsverhältnisse bei den Lepidopteren wirklich liegen (Fig. 8 u. 9). Eine besondere Erwähnung verdienen die *Micropterygidae* (s. str.). Sie sind wiederholt als

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

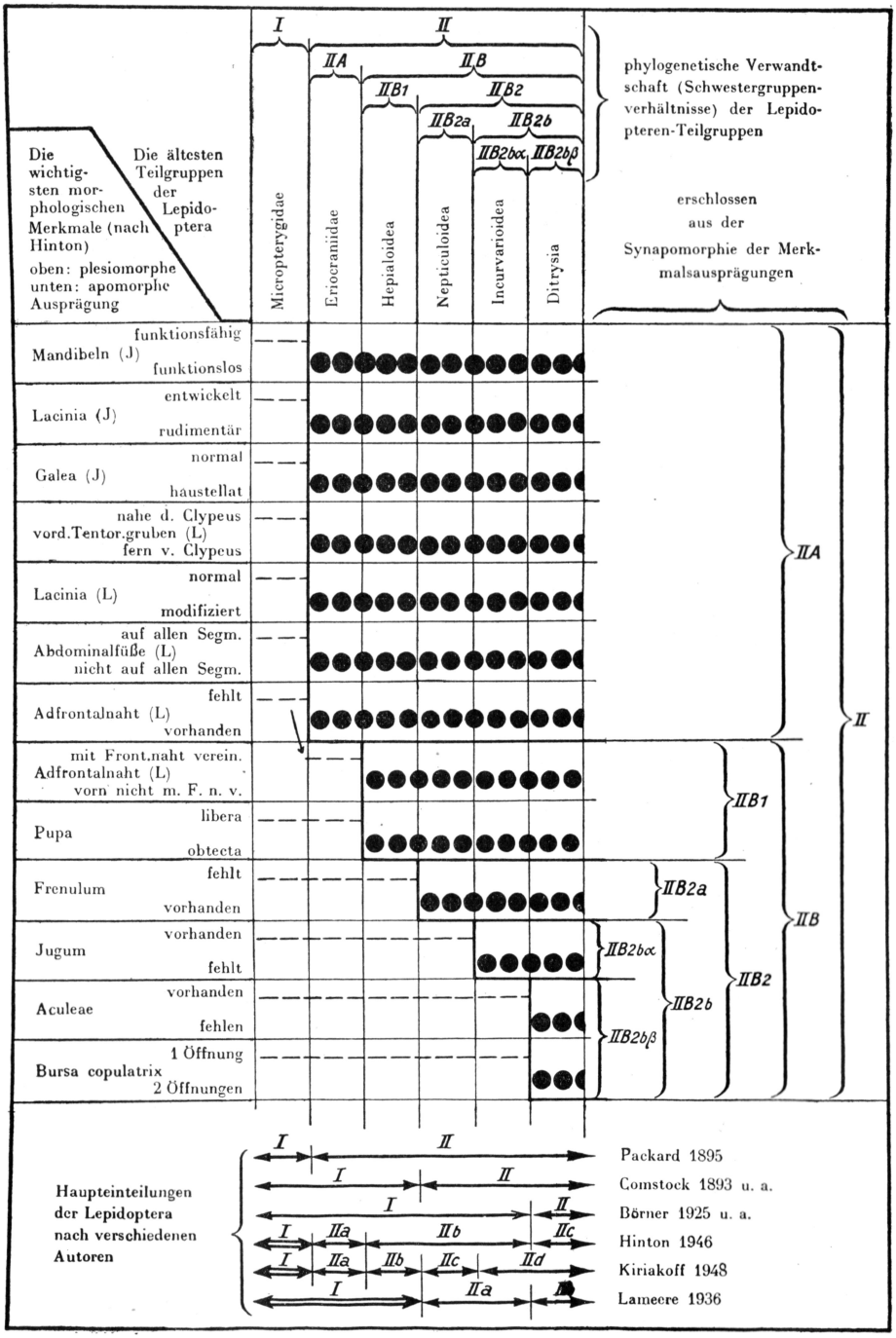


Fig. 9. (Erläuterungen hierzu s. S. 49 unten; vergl. auch Fig. 8)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Vertreter einer besonderen Ordnung *Zeugloptera* angesehen worden. Diese „Zeugloptera" sind manchmal sogar enger mit den Trichoptera zusammengefaßt worden. Nach HINTON (1946) sind sie „a much more archaic order than either the Trichoptera or Lepidoptera". Diese Begründung für die Sonderstellung der Zeugloptera ist ebenso charakteristisch wie falsch. Für die Beurteilung der phylogenetischen Verwandtschaft einer Gruppe sind niemals die plesiomorphen („archaic"), sondern stets nur die apomorphen (und zwar die mit anderen Gruppen synapomorphen) Merkmale maßgebend. Diese scheinen mir klar für eine Zugehörigkeit der Zeugloptera zu den Lepidoptera (genauer: für eine engere Verwandtschaft mit den übrigen Lepidoptera als mit den Trichoptera) zu sprechen.

Aus HINTONS diagrammatischer Übersicht (1946, p. 3) scheint mir klar hervorzugehen, daß die Übereinstimmungen zwischen den Trichoptera und Zeugloptera hauptsächlich plesiomorpher Natur (also Symplesiomorphien) sind. Zwischen den Trichopteren und den Lepidopteren gibt es zwar auch einige synapomorphe Übereinstimmungen (die an sich für die Annahme sprechen könnten, daß die Zeugloptera eine mehr plesiomorphe Schwestergruppe der Trichoptera + Lepidoptera sind). Diese betreffen aber, wie es scheint, nur Verlust-Merkmale (an den Mundwerkzeugen), die ohne Schwierigkeiten auf Konvergenz zurückgeführt werden können, wie es ja auch sonst mancherlei Konvergenzen in der Weiterentwicklung der Mundwerkzeuge bei den Trichoptera und Lepidoptera gibt. Ganz abgesehen von

Fig. 9. Verteilung plesiomorpher (– – – –) und apomorpher (·····) Merkmalsausprägungen bei den Teilgruppen der Lepidoptera. In der Übersicht über die „Haupteinteilungen der Lepidoptera nach verschiedenen Autoren" haben die römischen Zahlen folgende Bedeutung:

| | | |
|---|---|---|
| PACKARD 1895: | I | Lepidoptera laciniata |
| | II | Lepidoptera haustellata |
| COMSTOCK u. a.: | I | Jugata (COMSTOCK 1893), Isoneuria (KARSCH 1898), Homoneura (TILLYARD 1918) |
| | II | Frenata (COMTOCK 1893), Anisoneuria (KARSCH 1898), Heteroneura (TILLYARD 1918) |
| BÖRNER u. a.: | I | Monotrysia (BÖRNER 1925), Monostomiogyna (MARCHAND 1945) |
| | II | Ditrysia (BÖRNER 1925), Distomiogyna (MARCHAND 1945) |
| HINTON 1946: | I | Zeugloptera |
| | II | Lepidoptera: IIa Dacnonypha; b Monotrysia; c Ditrysia |
| KIRIAKOFF 1948: | I | Zeugloptera |
| | II | Lepidoptera: IIa Hoplostomoptera; b Aplostomatoptera; c Nannolepidoptera; d Eulepidoptera |
| LAMEERE 1936: | I | Jugates |
| | II | Frénates: IIa Adéliformes; b unbenannt |



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

anderen Synapomorphien sind die Zeugloptera (Micropterygidae) ja auch ihrem Habitus nach zweifellos Lepidopteren und nicht Trichopteren. Den Habitus sollte man, als Indikator von Verwandtschaftsbeziehungen, zwar sicher nicht über- ebenso sicher aber auch nicht unterschätzen.

Somit liefern die Lepidopteren eines der besten mir bekannten Beispiele für die Wirksamkeit der Deviationsregel und für einen Typus der systematischen Gliederung (Fig. 8) wie er mehr oder weniger ausgeprägt auch bei vielen anderen Tiergruppen auftritt (Strepsiptera s. oben S. 40 u. a.).

Die Schwestergruppe der Amphiesmenoptera bilden die *Mecoptera* + *Diptera*. Beide Gruppen haben mindestens das eine synapomorphe Merkmal gemeinsam, daß $cu_1$ ($CuA^+$) einästig ist oder doch jedenfalls nur mit einem freien Aste den Flügelrand erreicht. Die Mecoptera und Diptera sind ihrerseits wahrscheinlich Schwestergruppen, von denen die Mecopteren im ganzen als plesiomorph, die Diptera als apomorph anzusehen sind. Tillyard freilich ist anderer Ansicht (1935). Er trennt als besondere Gruppe die „*Protomecoptera*" ab, zu denen an rezenten Formen nur die *Notiothaumidae* (1 Art in Chile) und *Meropidae* (je 1 Art in Nearktis und in Australien) gehören sollen. Diese „Protomecoptera" sollen nach Tillyard als Schwestergruppe den Eumecoptera + Diptera + Trichoptera + Lepidoptera gegenüberstehen, und beide genannten Schwestergruppen sollen im Unterperm von Kansas bereits vertreten sein. Zu den Protomecoptera soll nach Tillyard von Fossilienfunden nur *Platychorista venosa* Till. gehören. Dazu ist folgendes zu sagen: Die rezenten „Protomecoptera", an sich zweifellos eine monophyletische Gruppe, zeichnen sich durch die starke Vermehrung der Queradern und Gabelung der Längsadern aus. $Cu_1$ ist bei ihnen aber ungegabelt wie bei den „Eumecoptera" und den Diptera. *Platychorista* (unteres Perm) hat aber eine gegabelte $cu_1$ und darf daher schwerlich zu den Mecoptera gestellt werden. Die große Ähnlichkeit mit den „Neuropteren", die auch Carpenter (1930) betont, läßt es mich für möglich halten, daß *Platychorista* zu dieser Gruppe gehört. Allenfalls könnte es sich um einen plesiomorphen Rest des frühen Mecopteren-Dipterenstammes handeln, der ohne Nachkommen ausstarb und neben dem schon die Formen lebten, von denen die rezenten Mecopteren und Dipteren abstammen.

Nach Crampton (1930) wäre allerdings möglicherweise auch bei *Notiothauma reedi* McLachlan im Vorderflügel $cu_1$ gegabelt. Das ist aber unsicher, und wenn es der Fall sein sollte, handelt es sich sehr wahrscheinlich um eine sekundäre Erscheinung. Die übermäßige Vermehrung der Queradern und der Verästelung der Längsadern ist bei dieser Art (und anderen rezenten „Protomecoptera") sicherlich eine sekundäre Erwerbung. Es wäre verwunderlich, wenn nicht auch $cu_1$ von dieser Tendenz ergriffen worden sein sollte. Phylogenetische Schlüsse könnte man jedenfalls aus einer Gabelung der $cu_1$ bei *Notiothauma*, wenn sie sich bestätigen sollte, kaum ziehen. Auch Carpenter hat sich übrigens schon 1930 gegen Tillyards (1935 dann wiederholte) Auffassung ausgesprochen. Gegen die Auffassung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Tillyards spricht weiterhin der Bau des männlichen Kopulationsapparates der rezenten Protomecoptera: Der männliche Kopulationsapparat ist bei *Notiothauma* deutlich apomorph-mecopteroid (Crampton 1931). Auch Tillyard gibt das zu. Mir scheint das sehr deutlich dafür zu sprechen, daß Tillyards Darstellungen von dem Verwandtschaftsverhältnis der „Protomecoptera" und „Eumecoptera" nicht richtig sind. Jedenfalls liegt kein Grund zu einschneidenden Veränderungen des Systems vor, die unvermeidlich wären, wenn Tillyard Recht hätte. Wahrscheinlicher ist, daß die (rezenten) Mecopteren (incl. „Protomecoptera") und Dipteren monophyletische, und zwar Schwestergruppen sind.

Zu den Mecopteren hat Tillyard, übrigens sehr vorsichtig, auch den oberkarbonischen Flügel von *Metropator pusillus* Handl. in Beziehung gesetzt, der auch anderen (z. B. Chen 1946) als ältester bekannter Holometabolenflügel gilt. Obwohl die Richtigkeit dieser Ansicht schwer zu widerlegen wäre, ist sie doch ebenso schwer zu begründen. Ich möchte in diesem Falle daher Handlirschs (1937) Skepsis teilen und den Nachweis von Holometabolen oder gar Mecopteren im Oberkarbon nicht für erwiesen halten[1]).

Unsicher bleibt vorläufig auch die Herkunft der *Dipteren*. Die ältesten sicher zu dieser Gruppe gehörenden Fossilien sind aus dem Lias beschrieben. Tillyard (1936) hat zwar berichtet, daß in der Obertrias von Queensland ein Dipterenflügel gefunden wurde. Zu einer wirklichen Beschreibung ist er aber nicht mehr gekommen und die wenigen von ihm vorliegenden Angaben genügen für eine Beurteilung nicht. Man wird um so vorsichtiger sein, weil Tillyard schon früher ein wenig großzügig mit den Vorfahren der Dipteren im Perm verfahren ist. Er beschrieb (1929) aus dem Oberperm von N.S. Wales einen Flügel als „*Permotipula patricia*", von dem er angab, daß er etwas „more advanced" (also stärker apomorph) sei als die Flügel der rezenten Tanyderidae und zu den Tipuloidea gestellt werden müsse. Später (1937) stellte er dann fest, daß die zugehörigen Tiere zwei Flügelpaare besaßen und errichtete für sie die neue „Ordnung *Protodiptera*". Die Ähnlichkeit mit den Dipteren ist sicherlich bedeutend, besonders wegen der Rückbildung von $cu_2$, die für alle rezenten Dipteren so charakteristisch ist. Es bleibt aber manches, was eine direkte Beziehung zu den rezenten Dipteren wohl ausschließt. Daß die Dipteren in der Zeit zwischen Oberperm und Trias entstanden sind und daß die Trennung der beiden Schwestergruppen Mecoptera und Diptera um diese Zeit erfolgt ist, darf wohl als höchst wahrscheinlich gelten. Trotzdem bleibt die Tatsache, daß wir über die Vorfahren der Dipteren aus der Zeit vor dem Lias bisher nichts Sicheres wissen.

[1]) Auch die vor kurzem von Haupt (1952) aus dem Unterperm (Rotliegenden) des Thüringer Waldes beschriebene vermeintliche Mecoptere *Ctenostematopteryx thuringiana* gehört schwerlich zu dieser Gruppe.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Zur Untergliederung der Dipteren habe ich mich erst vor kurzem (1948 bis 1952) geäußert. Ich hoffe, mich mit ihr etwas eingehender auch noch an anderer Stelle auseinandersetzen können. Hier möchte ich nur erwähnen, daß ich die Zuordnung der *Trichoceridae* („Petauristidae") zu den Psychodiformia heute für einen Fehler halte. Die Trichoceridae sind vielmehr die am stärksten plesiomorphe Gruppe der Tipuliformia. Die Tipuliformia sind den Psychodiformia + Culiciformia wahrscheinlich als Schwestergruppe gegenüberzustellen. Auch in der von mir angenommenen Gliederung der Brachycera steckt wahrscheinlich noch ein Rest systematischer „Zusammenfassung nach unten": Die Sektion *Tabanomorpha*, so wie ich sie angenommen habe, ist wahrscheinlich auf Symplesiomorphie begründet. An der Monophylie der Muscomorpha halte ich dagegen fest. Ich glaube aber, daß die Asiliformia mit den Muscomorpha näher verwandt sind als mit den Tabaniformia. Zwischen die Tabaniformia und die Asiliformia ist also ein schärferer Schnitt zu legen. Die *Asiliformia* (einschließlich *Cyrtidea*!) bilden wohl mit den Muscomorpha zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung, innerhalb deren die Asiliformia und Muscomorpha als Schwestergruppen zu betrachten sind. Das läßt sich gut begründen, doch soll diese Begründung später erfolgen. Im ganzen können die Dipteren und ihre Untergliederung als Beispiel für

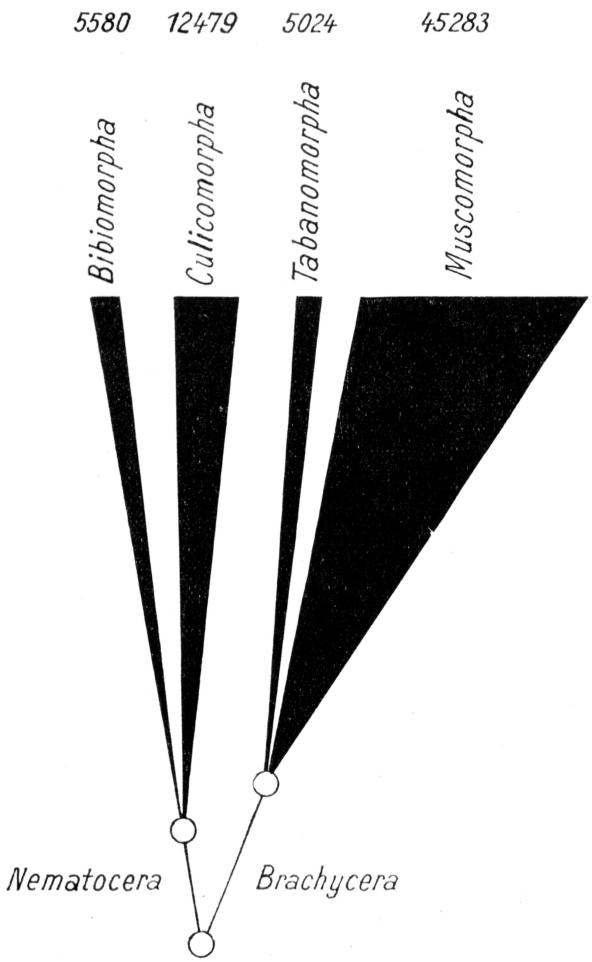


Fig. 10. Hauptgliederung der Diptera als Beispiel für einen Gliederungstypus, der in einem gewissen Gegensatz steht (s. Text S. 53) zum Gliederungstypus der Lepidoptera (Fig. 8)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

einen Gliederungstypus gelten, der in einem gewissen Gegensatze zu dem der Lepidoptera (Fig. 8) steht (Fig. 10): *Nematocera* und *Brachycera* sind wahrscheinlich Schwestergruppen 1. Ordnung. Sie halten sich in ihrer Artenzahl zwar nicht ganz die Waage, doch ist die plesiomorphe Schwestergruppe hier nicht wie bei den Lepidoptera ein winziges Relikt und auch die weitere Gliederung ist etwas ausgewogener. Lepidopteren (Fig. 8) und Diptera (Fig. 10) sind daher Beispiele (wenn auch vielleicht nicht ganz ideale) für zwei mögliche Grenzfälle der systematischen Gliederung einer Tiergruppe hinsichtlich der Entfaltungsbreite der jeweiligen Schwestergruppen.

## III. Schlußbemerkungen

Die vorstehenden Erwägungen zum System der Insekten und der Stammbaumentwurf, zu dem sie geführt haben (Fig. 12) sollten nun Veranlassung bieten zu einigen allgemeineren Betrachtungen im Sinne der eingangs geforderten „vergleichenden" Systematik. Dafür steht der Raum hier aber nicht zur Verfügung. Ich muß mich daher mit einigen wenigen Bemerkungen begnügen.

Zunächst eine Erkenntnis, die in methodischer Hinsicht fruchtbar werden kann:

Was bei den Lepidopteren im Kleinen für eine Gruppe verhältnismäßig niederen Ranges gezeigt wurde, gilt auch für die Insekten im Großen: Viele älteren und neueren Systeme nehmen eine dichotomische Gliederung an: Apterygota — Pterygota und innerhalb der letzteren Palaeoptera — Neoptera (Martynov) oder Orthomyaria — Chiastomyaria (Schwanwitsch) oder Archipterygota — Metapterygota usw. Alle diese Haupteinteilungen legen den Schnitt an eine andere Stelle und fast alle sind sie falsch. Richtiger: in jedem dieser Systeme ist der eine Partner des jeweiligen Gruppenpaares eine monophyletische Gruppe, der andre aber nicht. In jedem Falle ist monophyletisch die apomorphe Gruppe (Pterygota, Neoptera, Orthomyaria, Metapterygota), während abgesehen von den Archipterygota, die Partnergruppe nicht monophyletisch entstanden ist und im System daher nicht anerkannt werden kann.

Daraus läßt sich für die praktische Arbeit des Systematikers Wichtiges lernen. Die Aufgabe besteht für ihn heute ja niemals mehr darin, ein System völlig neu aufzubauen. Vielmehr gilt es, überlieferte Systeme zu beurteilen und, wenn nötig, zu berichtigen. Für diese Aufgabe ergibt sich aus dem Vorstehenden nun als wichtige Arbeitsregel, daß es zweckmäßig ist, von den eindeutig apomorph gekennzeichneten Gruppen auszugehen. Solche lassen sich in allen Tiergruppen und auf allen Kategorienstufen finden. Man darf nach dem Vorstehenden voraussetzen, daß es sich bei diesen Gruppen um monophyletische Gruppen handelt bei aller Anerkennung der Möglichkeit, daß die Apormorhie dieser Gruppen auch auf Konvergenz beruhen kann. Bei der Suche nach der „Schwestergruppe", in der ja

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

alle weitere Arbeit besteht und die sich nach zu weiter oben (S. 14—17 und Fig. 4) besprochenen Regeln zu vollziehen hat, wird man sich sehr bewußt vor dem Fehler hüten müssen, für die gesuchte Schwestergruppe die Gesamtheit aller der Formen zu halten, die nicht zu der apomorphen Gruppe gehören, von der man ausgegangen ist. Vielmehr wird sich zeigen, daß jeweils einzelne Teilgruppen der vermeintlichen plesiomorphen Gruppe mit der apomorphen Gruppe näher verwandt sind, von der man ausgegangen ist. Die Auflösung der Myriapoda (als der vermeintlichen Schwestergruppe der Insekten), der Apterygota (vermeintliche Schwestergruppe der Pterygota), der Palaeoptera (vermeintliche Schwestergruppe der Neoptera) und die wahrscheinlich notwendig werdende Auflösung der Polyneoptera = Paurometabola („Schwestergruppe" der Eumetabola) sind gute Beispiele hierfür, die sich aber durch Beispiele aus allen anderen Tiergruppen leicht beliebig vermehren ließen.

Diese Überlegungen lassen auch erkennen, inwiefern der Verdacht der Unnatürlichkeit begründet ist, der dichotomischen Einteilung von Tiergruppen vielfach entgegen gebracht wird. Dieser Verdacht ist begründet und hat seinen richtigen Kern, insofern als der eine Partner des Gruppenpaares in den hergebrachten dichotomischen Systemen oft auf Symplesiomorphien begründet und daher unnatürlich, nicht monophyletisch entstanden, dem apomorphen Partner also nicht „gleichwertig" ist. Wenn der Verdacht aber soweit geht, daß er sich gegen jede dichotomische Gliederung überhaupt richtet, wird er unbegründet. Es lassen sich nämlich gute Gründe für die Berechtigung der dichotomischen Gliederung mindestens der höheren Gruppen beibringen (Hennig 1950), die hier aber nicht wiederholt werden können.

Neben diesen Bemerkungen zur Methodik der systematischen Arbeit erlaubt die vorstehende Darstellung aber noch einige Folgerungen zu allgemeinen Problemen der Phylogenetik. Der Stammbaumentwurf (Fig. 12) könnte dazu verführen, ihn als Beispiel für die explosive Entfaltung einer Tiergruppe, hier also der Insekten, oder für die gehäufte Entstehung neuer Typen innerhalb einer verhältnismäßig kurzen Zeitspanne zu sehen. Das wäre indessen ein Trugschluß. Der Stammbaumentwurf ist so angelegt, daß er zu zeigen versucht, mit wievielen getrennte, heute noch existierenden Stämmen die Insekten die Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum überschritten haben. Wahrscheinlich sind es (z. B. bei den Coleoptera und Neuropteria) noch mehr gewesen. Das läßt sich bis jetzt aber nicht genauer feststellen. Diese alten Stämme sind keineswegs alle sehr ausgeprägte Bauplantypen. Andererseits sind manche Gruppen der Insekten, die in allen ihren bekannten Vertretern einen sehr markant umgrenzten Bauplantypus verwirklichen (z. B. sehr ausgeprägt die Phthiraptera) wahrscheinlich wesentlich jünger. Eine vollständig ausgearbeitete Darstellung des Systems, die freilich heute noch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

ganz unmöglich ist, würde wohl zeigen, daß die Aufspaltung vieler Gruppen seit der Zeit ihrer Entstehung ununterbrochen weitergegangen ist. Der Stammbaumentwurf, und noch mehr die dazugehörigen Ausführungen zeigen wohl eher umgekehrt, daß eine konsequente Anwendung der Prinzipien der phylogenetischen Systematik dem scheinbar so unvermittelten Nebeneinander verschiedener Bauplantypen vieles von seiner tatsächlichen Begründung nimmt. Dieses Nebeneinander ist vielmehr weitgehend ein Artefakt der typologischen Systematik. Der Stammbaumentwurf im ganzen und manche Einzelbeispiele, besonders wohl das System der Lepidoptera (Fig. 8), zeigen vielmehr ein Bild, das sehr gut zu den Vorstellungen paßt, die vor allem SIMPSON (1949) über die Entstehungsweise neuer Bauplantypen entwickelt hat. Auch die neuen, markanten Bauplantypen sind schrittweise entstanden. Von den stufenweise noch relativ plesiomorphen Übergangsstadien, die zunächst immer entsprechend der Deviationsregel noch nebeneinander existieren konnten, sind in manchen Fällen (z. B. bei den Lepidopteren) einige noch erhalten. Sie sind dann aber oft ausgesprochen artenarm und reliktär und konnten sich meist gegenüber ihren in der erfolgreichen Richtung stärker apomorphen Schwestergruppen wohl nur dann erhalten, wenn die Erwerbung autapomorpher Eigenheiten sie in einer abgelegeneren „ökologischen Nische" und oft genug auch nur in einem geographischen Rückzugsgebiet der allzu starken Konkurrenz ihrer erfolgreicheren Schwestergruppen entrückte. Es ist daher auch verständlich, daß in vielen Fällen dies nicht gelang (Siphonaptera, Phthiraptera) und die relativ plesiomorphen Stufen nicht als Relikte erhalten geblieben, sondern ausgestorben sind. Warum sie auch als Fossilien meist nicht gefunden werden, dafür hat der Paläontologe SIMPSON ebenfalls einleuchtende Erklärungen gegeben.

Mit alledem ist nun freilich nichts über den Mechanismus der Morphogenese gesagt, soweit er die Entstehung abweichender Individuen betrifft, von denen die Entstehung abweichender Arten und Gruppen überhaupt ausgeht. Es könnten da an sich sehr wohl verschiedene Typen der Morphogenese bestehen (REMANE 1952). Die Klärung dieser Frage ist weniger der phylogenetischen Systematik als den mehr experimentellen Zweigen der Biologie aufgegeben. Aber die Frage ist doch sehr wichtig, ob eine genaue Untersuchung der phylogenetischen Beziehungen der Arten, so wie sie dann im phylogenetischen System niedergelgt werden, überhaupt Gründe für eine solche Annahme liefert, und solche Gründe sind der Struktur des Systems ja auch tatsächlich entnommen worden. Wenn nun aber die Struktur des Systems ein Ergebnis typologischer Betrachtungsweise ist, das Nebeneinander der „Typen" also weitgehend in das System „hinein- gesehen" ist (wie das z. B. auch REMANE für zulässig hält), dann werden die dem System entnommenen Gründe für die Annahme einer besonderen „Typogenese" doch offenbar wertlos, weil sie durch eine petitio principii entstandene Scheingründe sind.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Die Tatsache, daß eine strenge Anwendung phylogenetischer Prinzipien Strukturbilder der phylogenetischen Beziehungen zutage fördert, wie sie im System der Lepidopteren, Strepsipteren usw., wenn auch im einzelnen noch unvollkommen, schon vorliegen, spricht jedenfalls dafür, daß der Begründung einer besonderen Typogenese aus der Struktur des Systems schrittweise der Boden entzogen werden dürfte. Diejenigen, die eine nur lässige Anwendung phylogenetischer Prinzipien im System befürworten, sollten sich das und die Konsequenzen ihrer Haltung genau überlegen.

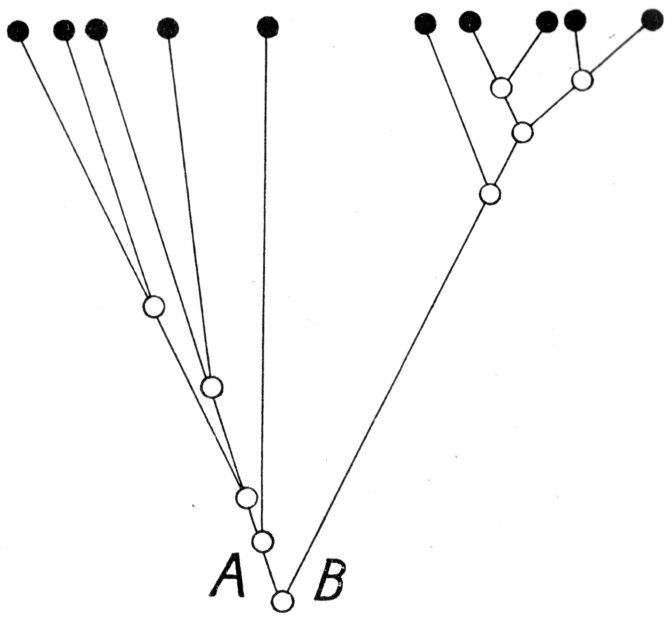


Fig. 11. Schema zur Erläuterung des Unterschiedes zwischen Entstehungs- und Gliederungsalter einer Gruppe. Die Teilgruppen *A* und *B* haben gleiches Entstehungsalter, die Teilgruppe *A* jedoch ein hohes, die Teilgruppe *B* ein geringes Gliederungsalter (s. Text S. 56—57)

Zum Schluß möge noch darauf hingeweisen werden, daß das Alter einer monophyletischen Gruppe nicht mit der Entstehung des morphologischen Bauplanes, den sie heute verwirklicht, gleichgesetzt werden darf. Das Alter einer Gruppe als Sippe und das Alter ihres typischen Bauplanes sind also nicht identisch. Weiterhin darf nicht ohne weiters angenommen werden, daß auch die Gliederung einer alten Gruppe ein hohes Alter haben muß. „Entstehungsalter" und „Gliederungsalter" einer Gruppe dürfen also nicht gleichgesetzt werden.

Der Wirbeltierstamm, dem die Säugetiere angehören, ist nach gut begründeter Vorstellung schon seit dem Karbon von allen anderen lebenden Wirbeltierstämmen getrennt. Der Bauplan der Säugetiere und ihre Gliederung sind aber viel jünger.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Die möglichen Grenzfälle sind in Fig. 11 dargestellt. Wegen der ungünstigen paläontologischen Bedingungen und der viel ungenügenderen systematischen Durcharbeitung ist es aber bei den Insekten viel schwieriger, sicher belegte Beispiele vorzubringen. Buchner (1952) ist daher ganz im Recht, wenn er die Entscheidung der Frage, ob die Symbiose der Schaben und der Termiten schon im Paläozoikum bestanden hat, von den Vorstellungen abhängig macht, die wir uns von den phylogenetischen Beziehungen dieser Insektengruppen machen müssen. Obwohl „Schaben" (dem Typus nach!) schon aus dem Karbon bekannt sind, könnten die Stammlinien der rezenten Schabengruppen und möglicherweise auch die der Termiten ja in viel jüngerer Zeit zusammenlaufen (S. 26). Ähnlich ist es mit der Symbiose der Peloridiidae (Müller 1951). Wenn die herrschenden Vorstellungen richtig sind, könnte der Stamm, deren einzige Vertreter die Peloridiiden heute sind, schon im Perm selbständig existiert haben. Der Verbreitungstypus der Peloridiidae (amphinotisch: Neuseeland und Chile) tritt aber auch bei sehr viel jüngeren Gruppen auf. Die heutigen Arten der Peloridiidae könnten sich also durchaus erst am Ende des Mesozoikum und vielleicht noch später getrennt haben, die Peloridiiade also ein Beispiel für den in Fig. 10B dargestellten Gliederungstypus sein. Übereinstimmender Symbiosetyp, für sich genommen, würde also nicht unbedingt beweisen, daß die Peloridiidae ihn schon lange vor dem Tertiär erworben haben, obwohl sie als Gruppe vielleicht sehr viel älter sind.

Diese Beispiele wurden besonders gewählt, weil sie die Bedeutung des phylogenetischen Systems auch für andere, nicht im engeren Sinne morphologische Fragestellungen zeigen. Ein auf morphologischen Prinzipien (im Sinne typologischer Betrachtungsweise) errichtetes System würde für diese Fragen nichts bedeuten, ein synkretistisches System würde sie nur irreleiten können.

## IV. Literaturverzeichnis


Ahmad, M., The Phylogeny of Termite Genera based on Imago-worker Mandibles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **95**, 37—86, 1950.

Ander, K., Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria). Opusc. Ent., Suppl. **2**, 1—306, 1939.

—, Systematische Einteilung und Phylogenie der Ensiferen (Saltatoria) auf Grund von vergleichend-anatomischen Untersuchungen. Verh. 7. intern. Kongr. Ent. Berlin **2**, 621—627, 1939.

Aubert, J., L'origine et l'évolution des Insectes. Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. **64**, 461—477, 1950 (konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden).

Balachowsky, A., Essai sur la classification des Cochenilles. Ann. Ecole Nationale d'Agriculture de Grignon (3) **III**, 34—48, 1942.

Beier, M., Die geographische Verbreitung der Mantodeen. Verh. 7. intern. Kongr. Ent. **1**, 5—15, 1939.

Börner, C., Stammesgeschichte der Hautflügler. Biol. Zbl. **39**, 145—186, 1919.

—, Mandibeln und Maxillen bei Psociden, Thysanopteren und Rhynchoten. Z. wiss. Ins. biol. **24**, 108—116, 1929.


DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Börner, C., Über System und Stammesgeschichte der Schnabelkerfe. Ent. Beihefte **1**, 138—144, 1934.

—, Die Grundlagen meines Lepidopterensystems. Verh. 7. intern. Ent. Kongr. Berlin **2**, 1372—1424, 1939.

Bradley, J. C., The Classification of Coleoptera. The Coleopterists Bull. **1**, 75—84, 1947.

Brues, C. T. & Melander, A. L., Classification of Insects. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. **73**, 1—672, 1932.

Buchner, P., Historische Probleme der Endosymbiose bei Insekten. Tijdschr. Ent. **95**, 143—165, 1952.

Carpenter, F. M., The Lower Permian Insects of Kansas I. Introduction and the Order Mecoptera. Bull. Mus. Comp. Zool. **70**, 69—101, 1930.

—, Dasselbe II. The Orders Palaeodictyoptera, Protodonata, and Odonata. Amer. Journ. Sci. (5) **21**, 97—139, 1931.

—, Dasselbe III. The Protohymenoptera. Psyche **37**, 343—374, 1930.

—, Dasselbe IV. The Order Hemiptera, and Additions to the Palaeodictyoptera and Protohymenoptera. Amer. Journ. Sci. (5) **22**, 113—130, 1931.

—, Dasselbe V. Psoptera and Additions to the Homoptera. l. c. (5) **24**, 1—22, 1932.

—, Dasselbe VI. Delopteridae, Protelytroptera, Plecoptera and a new Collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. Boston **68**, 411—501, 1933.

—, Dasselbe VII. The Order Protoperlaria. l. c. **70**, 101—146, 1935.

—, Dasselbe VIII. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria. l. c. **73**, 29—70, 1939.

—, Dasselbe IX. The orders Neuroptera, Raphidioidea, Caloneurodea and Protorthoptera (Probnisidea), with additional Protodonata and Megasecoptera. l. c. **75**, 55—84, 1943.

China, W. E., A new Family of Hemiptera-Heteroptera with Notes on the Phylogeny of the Suborder. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) **12**, 180—196, 1933.

Chen, S. H., Evolution of the Insect Larva. Trans. Roy. Ent. Soc. London **97**, 381—404, 1946.

Crampton, G. C., Some anatomical Details of the remarkable winged Zorapteron, *Zorotypus hubbardi* Caudell, with Notes on its Relationships. Proc. Ent. Soc. Wash. **22**, 98—106, 1920.

—, The Wings of the remarkable archaic Mecopteron *Notiothauma reedi* Mc Lachlan with Remarks on their protoblattoid Affinities. Psyche **37**, 83—103, 1930.

—, The Genitalia and Terminal Structures of the Male of the archaic Mecopteron, *Notiothauma reedi*, compared with related Holometabola from the Standpoint of Phylogeny. l. c. **38**, 719—720, 1936.

—, The Interrelationships and Lines of Descent of living Insects. l. c. **45**, 165—181, 1938.

Davis, C., Family Classification of the Order Embioptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **33**, 677—682, 1940.

—, Taxonomic Notes on the Order Embioptera XX. The Distribution and Comparative Morphology of the Order Embioptera. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales **65**, 533 bis 542, 1940.

Evans, J. W., The Upper Permian Homoptera from New South Wales. Rec. Austral. Mus. **21**, 180—198, 1943.

—, Some Observations on the Classification of the Membracidae and on the Ancestry, Phylogeny and Distribution of the Jassoidea. Trans. R. Ent. Soc. London **99**, 497—515, 1948.

—, A Re-Examination of the Upper Permian Insect, *Paraknightia magnifica* Ev. Rec. Austral. Mus. **22**, 246—250, 1950.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Ewing, H. E., The Origin and Classification of the Apterygota. Proc. Ent. Soc. Wash. **44**, 75—98, 1943 (Kritik: Wygodzinsky, Rev. Ent. Rio de Janeiro **14**, 516—521, 1943).

Ferris, G. F., The Sucking Lice. Mem. Pacific Coast Ent. Soc. **1**, San Francisco 1951.

Gurney, A. B., A Synopsis of the Order Zoraptera, with Notes on the Biology of *Zorotypus hubbardi* Caudell. Proc. ent. Soc. Wash. **40**, 57—87, 1938.

Handlirsch, A., Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten 1 und 2. Ann. Naturhist. Mus. Wien **48**, 1—140, 1937 und l. c. **49**, 1—240, 1938.

Harrison, G., Subfamily Separation in the Homopterous Psyllidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (12) **2**, 802—810, 1949.

Hartmann, N., Philosophie der Natur. Berlin 1950.

Haupt, H., Die ältesten geflügelten Insekten und ihre Beziehungen zur Fauna der Jetztzeit. Z. Naturwiss. Halle **94**, 60—121, 1941.

—, Die Beziehungen der permokarbonischen zur rezenten Insektenwelt und die sich daraus ergebenden Lehren. Nova Acta Leopoldina Halle (N. F.) **13**, 463—472, 1944.

—, Die Käfer (Coleoptera) aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. Geologica **6**, 1—168, 1950.

—, Insektenfunde aus den Goldlauterer Schichten des Thüringer Waldes. Hallesches Jahrb. mitteldeutsche Erdgesch. **1**, 241—258, 1952.

Hennig, W., Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. **25**, 137—139, 1949.

—, Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin 1950.

—, Die Larvenformen der Dipteren **I—III**. Berlin 1948—1952.

Hinton, H. E., On the Homology and Nomenclature of the Setae of Lepidopterous Larvae, with some Notes on the Phylogeny of Lepidoptera. Trans. R. Ent. Soc. London **97**, 1—37, 1946.

Hopkins, G. H. E., The Host-association of the Lice of Mammals. Proc. Zool. Soc. London **119**, 387—604, 1949.

Jeannel, R., La génése des faunes terrestres. Paris 1943.

—, Sur la position systématique des Strepsiptères. Rev. franc. Ent. p. 111—118, 1945.

—, Les Insectes. Classification et phylogénie, les Insectes fossiles évolution et géonémie in: Grassé, P. P., Traité de Zoologie **9**, 1—110, 1949.

—, Origine et évolution des insectes. Verh. 8. intern. Kongr. Ent., p. 80—86, 1950.

Imms, A. D., The Phylogeny of Insects. Tijdschr. Ent. **88**, 63—66, 1945.

Kiriakoff, S. G., Position systématique des Lepidoptères et les divisions primaires de l'ordre. Lambillionea **46**, 21—26, 1946.

—, Principes généraux et critères de la classification des Lepidoptères. l. c. **46**, 51—64, 1946.

—, Classifications récentes des Lepidoptères. l. c. **46**, 111—116, 1946.

—, A Classification of the Lepidoptera and related Groups with some Remarks on Taxonomy. Biol. Jaarb. Kon. Natuurw. Gen. „Dodonaea" Gent **15**, 118—143, 1948.

Kramer, S., The Morphology and Phylogeny of Auchenorrhynchous Homoptera. Illinois Biolog. Monogr. **20**, 4, 1—111, 1950.

Kuhn, O., Ein vermutlicher Schmetterling *Geisfeldiella benharti* n. g. n. sp. aus dem Lias Nordfrankens. Neues Jahrb. Geol. Paläont. Stuttgart, Monatsh. **2**, 58—61, 1951.

Lameere, A., Evolution des Lépidoptères. Bull. Ann. Soc. ent. Belg. **76**, 407—413, 1936.

—, Précis de Zoologie **4** u. **5**. Brüssel 1935 und 1938.

—, Evolution des Hémiptères. VI. Congr. intern. Ent. Madrid 1935, **1**, 17—22, 1940.

Larsén, O., Das Meron der Insekten. Kgl. fysiogr. Sällsk. Lund Förhandl. **15**, 96—104, 1945.

—, Die hintere Region der Insektenhüfte. l. c. **15**, 105—116, 1945.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Lemche, H., The Origin of winged Insects. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. **104**, 127—168, 1940.
—, The Wings of Cockroaches and the Phylogeny of Insects. l. c. **106**, 287—318, 1942.
Martini, E., Die Eidonomie der Flöhe, als Beweis für ihre stammesgeschichtliche Herkunft. Cbl. Bakt. Paras., Abt. 1, Orig. **88**, 205—221, 1922.
— & Burgarth, H., Die Anatomie des weiblichen Hundeflohes als Beweis für die stammesgeschichtliche Herkunft der Flöhe. l. c. **90**, 29—38, 1923.
Maslin, T. P., Morphological Criteria of Phyletic Relationships. Systematic Zoology **1**, 49—70, 1952.
Metcalf, Z. P., Phylogeny of the Homoptera Auchenorrhyncha. Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn. **12**, 1, p. 1—14, 1951.
Michener, Ch. D., Comparative external Morphology, Phylogeny, and a Classification of the Bees (Hymenoptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **82**, Art. 6, p. 157—226, 1944.
Mickel, C. E., The Classification of Insects. Ann. Ent. Soc. Amer. **42**, 1—6, 1949.
Milne, M. J. & Milne, L. J., Evolutionary Trends in Caddis Worm Case Construction. Ann. Ent. Soc. Amer. **32**, 533—542, 1939.
Müller, H. J., Über die intrazellulare Symbiose der Peloridiide *Hemiodoecus fidelis* Evans und ihre Stellung unter den Homopterensymbiosen. Zool. Anz. **146**, 150 bis 167, 1951.
Myers, J. G. & China, W. E., The Systematic Position of the Peloridiidae as elucidated by a further Study of the External Anatomy of *Hemiodoecus leai* China. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) **3**, 282—294, 1929.
Rehn, J. W. H., Classification of the Blattaria as indicated by their Wings. Mem. Amer. Ent. Soc. **14**, 1—134, 1951.
Remane, A., Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig 1952.
Ricker, W. E., Some Evolutionary Trends in Plecoptera. Proc. Indiana Acad. Sci. **59**, 197—209, 1950.
Sachtleben, H., Zur Priorität des Satzes von der Irreversibilität der Entwicklung. Beitr. Ent. **1**, 93, 1951.
Ross, H. H., The Ancestry and Wing Venation of the Hymenoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **29**, 99—111, 1936.
Sampson, W. W., A Generic Synopsis of the Hemipterous Superfamily Aleyrodoidea. Entomologica americana **23**, 173—223, 1943.
Schilder, M., Zahl und Verbreitung der Coleoptera. Biol. Cbl. **68**, 385—397, 1949.
Schwanwitsch, B. N., Subdivision of Insecta Pterygota into subordinate Groups. Nature. London, **152**, 727—728, 1943.
—, On the Interrelations of the Orders of Insecta Pterygota as dependent on the Origin of Flight. Zool. Journ. (Moskau) **25**, 529—542, 1946.
Scourfield, D. J., The oldest known fossil Insect (*Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik) — further Details from additional Specimens. Proc. Linn. Soc. London **152**, 113—131, 1940.
Seidel, F., Bock, E. & Krause, G., Die Organisation des Insektenei es. Naturwiss. **28**, 433—446, 1940.
Smart, J., Entomological Systematics examined as a practical problem. The New Systematics, p. 475—492. London 1945.
Simpson, G. G., Tempo and Mode in Evolution. New York 1949.
Snodgrass, R. E., Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. Smithson. Miscell. Coll. **97**, no. 6, 1938.
—, The Skeletal Anatomy of Fleas (Siphonaptera). l. c. **104**, no. 18, 1946.
Théodoridès, J., Les Coléoptères fossiles. Ann. Ent. Soc. France **121**, 23—48, 1952.
Tillyard, R. J., The Panorpoid Complex. Part 3. The Wing-Venation. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **44**, 533—718, 1919.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Tillyard, R.J., A Classification of the Order Perlaria. Canad. Ent. **53**, 35—43, 1921.
—, Kansas Permian Insects. Part 9. The Order Hemiptera. Amer. J. Sci. (5) **11**, 381—395, 1926.
—, Permian Diptera from Warner's Bay, N.S.W. Nature, London **123**, 778—779, 1929.
—, Kansas Permian Insects. Part 13. The New Order Protelytroptera, with a Discussion of its Relationships. Amer. J. Sci. (5) **21**, 232—266, 1931.
—, Dasselbe. Part 14. The Order Neuroptera. l. c. (5) **23**, 1—30, 1932.
—, The Evolution of the Scorpion-Flies and their Derivativs. Ann. Ent. Soc. Amer. **28**, 1—45, 1935.
—, A New Upper Triassic Fossil Insect Bed in Queensland. Nature, London **138**, 719—720, 1936.
—, Are Termites descended from true Cockroaches? l. c. **137**, 655, 1936.
—, The Ancestors of the Diptera. l. c. **139**, 66—67, 1937.
—, Kansas Permian Insects. Part 17. The Order Megasecoptera and Additions to the Palacodictyoptera, Odonata, Protoperlaria, Copeognatha and Neuroptera. Amer. J. Sci. (5) **33**, 81—110, 1937.
—, Dasselbe. Part 18. The Order Embiaria. l. c. (5) **33**, 241—251, 1937.
Tillyard, R. J. & Fraser, F. C., A Reclassification of the Order Odonata based on some new Interpretations of the Venation of the Dragonfly Wing. Aust. Zool. **9**, 125—169, 1938 und l. c. **9**, 195—221, 1940.
Turner, A. J., A Review of the Phylogeny and Classification of the Lepidoptera. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **71**, 303—338, 1947.
Ulrich, W., Die Mengeiden (Mengenillini) und die Phylogenie der Strepsipteren. Z. Paras.kunde **13**, 62—101, 1943.
—, Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreiches. Zool. Anz. Suppl. **15** (Verh. Dtsch. Zool. Ges., Marburg 1950), p. 244—271, 1951.
Uvarov, B. P., The Tribe Thrinchini of the Subfamily Pamphaginae, and the Interrelations of the Acridid Subfamilies. Trans. R. Ent. Soc. London **93**, 1—72, 1943.
Weber, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.
—, Grundriß der Insektenkunde, 2. Aufl. Jena 1949.
—, Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. **9**, 18—231, 1952.
Withycombe, C. L., Some Aspects of the Biology and Morphology of the Neuroptera, with special Reference to Immature Stages and their possible phylogenetic significance. Trans. R. Ent. Soc. London 1924, p. 303—412, 1924.
Wood, St. L., Observations on the homologies of the copulatory apparatus in male Coleoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **45**, 613—617, 1952.
Zacher, F., Studien über das System der Protodermapteren. Zool. Jahrb., Syst. **30**, 303—400, 1911.
—, Das männliche Copulationsorgan und das System der Eudermapteren. Z. wiss. Ins.biol. (N.F.) **8**, 276—284, 1912 (enthält Stammbaumentwurf für die gesamten Dermaptera).
Zeuner, F., Das erste Protoperlar aus europäischem Perm umd die Abstammung der Embien. Jahrb. preuß. geolog. Landesanst. Berlin **56**, 266—273, 1936.
—, Fossil Orthoptera Ensifera. London 1939.
—, The Locustopsidae and the Phylogeny of the Acridodea. Proc. Roy. Ent. Soc. London (B) **11**, 1—18, 1942.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

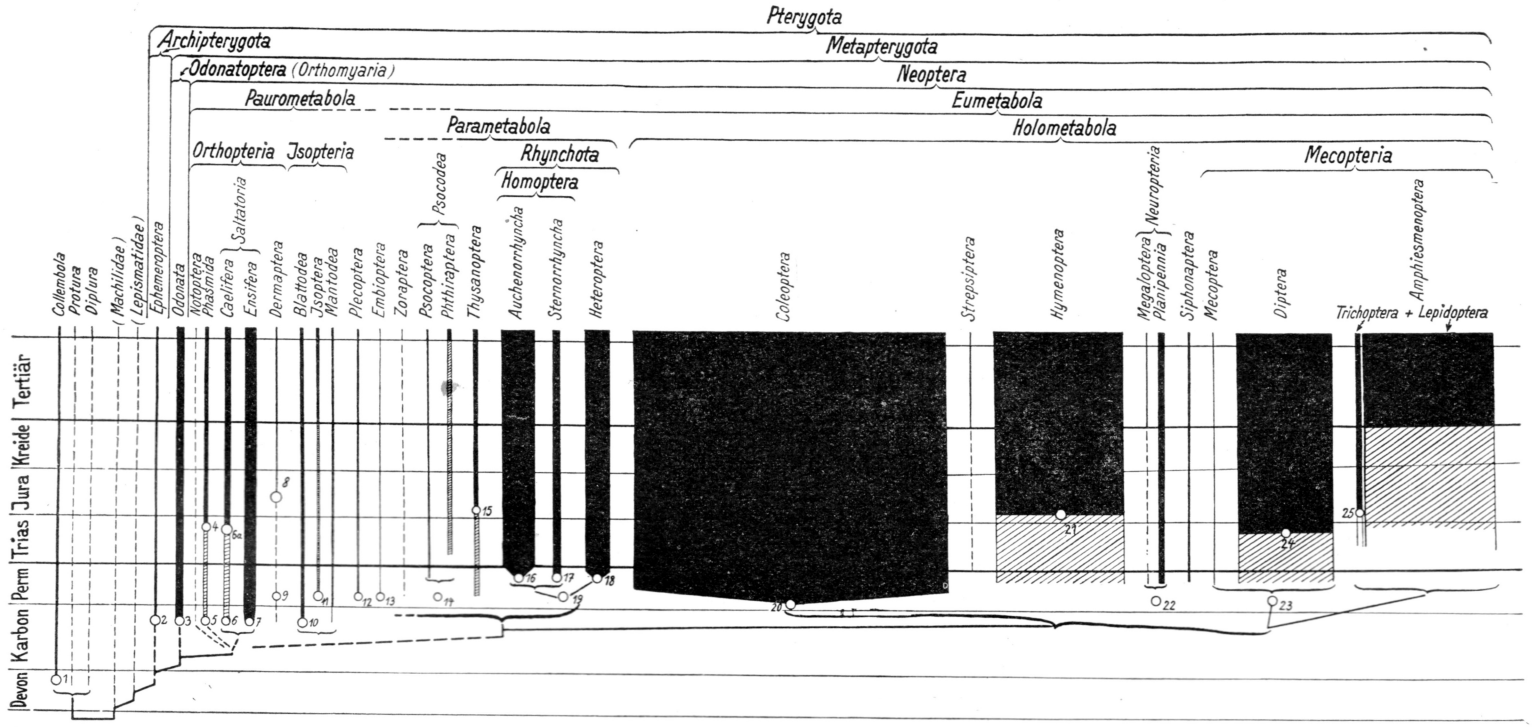


Fig. 12. Stammbaumentwurf der höheren Teilgruppen der Insekten. Als Ziel ist die Absicht gesetzt, möglichst alle Zweige des Insektenstammbaumes darzustellen, die im Palaeozoikum entstanden sind und heute noch Nachkommen besitzen. Die Verzweigungen im Meso- und Kaenozoikum sind im allgemeinen nicht berücksichtigt. Die Kreise mit nebenstehenden Zahlen bezeichnen die Fundzeiten der jeweils ältesten Fossilien in jeder dargestellten Gruppe (s. dazu die Erläuterung S. 63)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

Erläuterung zu Textfig. 12

*1* *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik 1926. Mitteldevon (Psilophytenquarzit) von Rhynie (Schottland).
*2* *Triplosoba pulchella* Brongniart. Mittleres Oberkarbon (Stephanien) von Commentry.
*3* *Protagrion* specc. aus dem mittleren Oberkarbon von Commentry.
*4* *Aeroplana mirabilis* Tillyard aus der Oberen Trias von Queensland.
*5* *Protophasma dumasi* Brongniart aus dem Oberkarbon von Commentry.
*6* „*Caloneuridae*" aus dem mittleren Oberkarbon von Europa, fraglich.
*7* *Oedischia williamsoni* Brongniart u. a. aus dem mittleren Oberkarbon von Commentry.
*8* *Protodiplatys fortis* Martynov aus dem mittleren Jura von Turkestan.
*9* *Protelytron permianum* Tillyard aus dem unteren Perm von Kansas u. ä. gleichaltrige Formen.
*10* Verschiedene „*Blattodea*" aus dem mittleren Oberkarbon von Europa und Nordamerika (z. B. *Archimylacridae* u. a.).
*11* *Pycnoblattina* spec. aus dem unteren Perm von Kansas.
*11/12* (ohne Nummer): Mantodea. Aus dem Rotliegenden (Unterperm) des Thüringer Waldes hat Haupt vor kurzem eine angebliche Mantodeenform (*Archaeomantis fleischmanni* Haupt 1952) beschrieben. Der Fund (Vorderflügel) bedarf aber der kritischen Nachprüfung.
*12* „*Protoperlaria*" (z. B. *Lemmatophora typa* Sellards) aus dem unteren Perm von Kansas u. a.
*13* *Protembia permiana* Tillyard aus dem Unterperm von Kansas.
*14* „*Permopsocida*" (z. B. *Dichentomum tinctum* Tillyard) aus dem unteren Perm von Kansas.
*15* *Liassothrips* (= *Mesothrips*) aus dem Lias von Turkestan.
*16* „*Prosbolidae*" und „*Scytinopteridae*" aus dem oberen Perm von Australien und Europa.
*17* *Protopsyllium australe* Tillyard aus dem oberen Perm von Australien.
*18* *Paraknightia magnifica* Evans aus dem Oberem Perm von New South Wales (Australien).
*19* „*Palaeorrhyncha*" (*Archescytinidae* und *Lithoscytinidae*) aus dem unteren Perm von Kansas.
*20* *Tshekardocoleus magnus* Rohdendorf 1944 aus dem unteren Perm des Ural.
*21* *Liadoxyela praecox* Martynov 1937 aus dem unteren Lias von Kisyl Kiya (Ferghana).
*22* Verhältnismäßig zahlreiche Fossilien, die meist zu rezenten Teilgruppen der „*Neuropteria*" in Beziehung gesetzt werden. Nach dem im Text (S. 42) Gesagten ist das fragwürdig und mindestens für die unterpermischen Fossilien nicht mehr als die Zugehörigkeit zu den Neuropteria mit einiger Sicherheit zu begründen. Die älteste bekannte Form wäre nach Jeannel (1949) *Permoberothe* (Tillyard; aus dem unteren Perm von Kansas).
*23* „*Permochoristidae*" aus dem Unterperm von Kansas.
*24* Unbenannter Dipterenflügel aus der Oberen Trias von Australien (s. Text S. 51).
*25* „*Necrotauliidae*" aus dem Lias von Europa.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

## V. Verzeichnis neuerer Monographien und Revisionen rezenter Insektengruppen

(Siehe dazu auch die Erläuterungen S. 85)

| | |
|---|---|
| **A. Entognatha** ..... | Dalla Torre, K. W. v., Die Gattungen und Arten der Apterygogenea (Brauer). — Programm Staats-Gymnasium Innsbruck **46**, 1—23, 1895. |
| *AI. Diplura* (390 Arten) | |
| *Projapygidae* } ..... | Silvestri, F., Japygidarum et Projapygidarum Catalogus. Boll. Lab. Ent. agrar. Portici **9**, 40—79, 1949. |
| *Japygidae* } | Rapp jr., W. F., The generic and subgeneric names of Japygidae, with their genotypes. Ann. Ent. Soc. Amer. **39**, 704—705, 1946. |
| *Campodeidae* ..... | (Dalla Torre 1895, s. oben.) |
| *AII. Protura* (64 Arten)..... | Rosas Costa, J. A., Catálogo de Protura. Arthropoda, Buenos Aires, **1**, 327—356, 1950. |
| *AIII. Collembola* (1425 Arten) | Salmon, J. T., Keys and bibliography to the Collembola. Zool. Publ. Victoria Univ. Coll., Wellington, N. Z., **8**, 82 pp., 1951. |
| *Neelidae* ..... | Börner, C., Genera Ins. **45**, 1906. |
| andere Familien ..... | (Dalla Torre 1895, s. oben.) |
| **B. Ectognatha** | |
| *BI.* ***Archaeognatha*** (Börner) (130 Arten) | |
| *Machilidae* ..... (+ *Meinertellidae*) (+ *Praemachilidae*) | (Dalla Torre 1895, s. Entognatha.) Gattungen mit Angabe der Artenzahl und Verbreitung auch bei Denis in Grassé. Traité de Zoologie **9**, 1949. |
| *BII.* ***Dicondylia*** | |
| *BIIa.* ***Zygentoma*** (220 Arten) | |
| *Lepismatidae* ..... | Escherich, K., Das System der Lepismatidae. Zoologica. Stuttgart, **18**, Heft 43, 164 pp., 1905. |
| | Gattungen mit Angabe der Artenzahl und Verbreitung auch bei Denis in Grassé. Traité de Zoologie **9**, 1949. |
| *BIIb.* ***Pterygota*** | |
| *BIIb1. Archipterygota* (Börner) (1400 Arten) | |
| *Ephemeroptera* (*Plectoptera*) | Ulmer, G., Übersicht über die Gattungen der Ephemeroptera, nebst Bemerkungen über einzelne Arten. Stett. Ent. Zeit. **81**, 97 bis 144, 1920 (verzeichnet auch die Arten!). |
| | —, Revised key to the genera of Ephemeroptera. Peking Nat. Hist. Bull. **7**, 195—218 1933. |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

*BIIb2. Metapterygota* (Börner)
*BIIb2α.* Odonatoptera
(4700 Arten)

| | |
|---|---|
| *Odonata* ..... | Tillyard, R. J. & Fraser, F. C., A reclassification of the order Odonata. Based on some new interpretation of the venation of the Dragonfly wing. Austral. Zool. **9**, 125 bis 169, 195—221, 359—396, 1938/40 (keine Arten und nicht alle Gattungen genannt). |
| | Kirby, W. F., Catalogue of Odonata. London 1890. |
| *Chlorocyphidae* ..... | Laidlaw, F. F., A survey of the Chlorocyphidae, with diagnoses of proposed new genera, and description of a new geographical subspecies. Trans. Roy. Ent. Soc. London **101**, 257—280, 1950. |
| *Aeschnidae* ..... | Martin, R., Coll. Selys-Longchamps **18/19**, 1909 (Aeschninae auch in Genera Ins. **115**, 1911). |
| *Corduliidae* ..... | Martin, R., Genera Ins. **155**, 1914. |
| *Libellulidae* ..... | Ris, F., Coll. Selys-Longchamps **9—16**, 1909 bis 1914. |

*BIIb2β.* Neoptera (Martynov)[1])
Paurometabola (Polyneoptera)[2])
(rd. 17000 Arten)

*Orthopteria*

| | |
|---|---|
| *1. Phasmida* ..... (= *Phasmoptera*) (= *Cheleutoptera*) | Brunner v. Wattenwyl, C. & Redtenbacher, J., Die Insektenfamilie der Phasmiden **I—III**. Leipzig 1906—1908. |
| *2. Notoptera* (6 Arten) ..... *Grylloblattidae* | Gurney, A. B., The taxonomy and distribution of the Grylloblattidae. Proc. Ent. Soc. wash. **50**, 86—102, 1948. |
| | Bej-Bienko, G., Neue Vertreter der orthopteren Insekten aus der Gruppe Grylloblattoida in der Fauna der UdSSR. Ent. Obozr. **31**, 506—509, 1951 (russisch). |
| **Saltatoria** ..... (= Orthoptera s. str.) | Kirby, W. F., A Synonymic Catalogue of the Orthoptera. **I—III**. London 1904—1910. |
| | Beier, M., Orthopterorum Catalogus. 's Gravenhage 1938 — (nur wenig erschienen). |

[1]) Bei den Neoptera sind, um die Übersichtlichkeit zu erhöhen, die etwa als Ordnungen anzuerkennenden Gruppen fortlaufend numeriert. Über die Bedeutung der übergeordneten Gruppennamen geben Fig. 12 und die Ausführungen in Kapitel II Aufschluß.
[2]) Nur vorläufig den Eumetabola koordiniert.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

*3. Ensifera*

| | |
|---|---|
| *Grylloidea* | Kirby **II**, 1, 1906 (Achetidae). |
| *Tettigonoidea* | |
| *Gryllacrididae* (= *Rhaphidiophoridae* + *Schizodactylidae* + *Gryllacrididae* + *Stenopelmatidae* + *Prophalangopsidae*) | Karny, Genera Ins. **206**, 1937. |
| *Tettigoniidae* | |
| Deracanthinae, Ephippigerinae, (+ Rammeinae), Pycnogasterinae, Bradyporinae | Ebner, Orthopt. Cat. **1**, 1938. |
| Hetrodinae | Ebner, l. c. **2**, 1939. |
| Pseudophyllinae | Kirby **II**, 1, 1906. |
| Decticinae | Caudell, Genera Ins. **72**, 1908. |
| Tettigoniinae | Caudell, Genera Ins. **138**, 1912. |
| Saginae | Bolivar, Genera Ins. **170**, 1916. |
| Mecopodinae | Caudell, Genera Ins. **171**, 1916. |
| Acridoxena | Ebner, Orthopt. Cat. **2**, 1939. |
| Phyllophorinae, Meconeminae | Caudell, Genera Ins. **138**, 1912. |
| Conocephalinae | Karny, Genera Ins. **135**, 1912. |
| Copiphorinae | Karny, Genera Ins. **139**, 1912. |
| Listroscelinae | Karny, Genera Ins. **131**, 1912. |
| Tympanophorinae | Caudell, Genera Ins. **138**, 1912. |
| Agraeciinae (= Salomoninae) | Karny, Genera Ins. **141**, 1912. |
| Zaprochilinae, Phasmodinae | Caudell, Genera Ins. **138**, 1912. |
| Phaneropterinae | Kirby **II**, 1, 1906. |

*4. Caelifera*

| | |
|---|---|
| *Tridactyloidea* | Kirby **II**, 1, 1906 (als Curtillinae B und C). |
| *Acridoidea* | |
| *Acrydiidae* (*Tettigidae*) | Günther, K., Revision der Acrydiinae **I**—**III**. Mitt. zool. Mus. Berlin **23**, 299—437, 1938; Stett. Ent. Zeit. **99**, 117—148, 161—230, 1938; Abhandl. Berichte Staatl. Mus. Tierk. Völkerk. Dresden, N.F. **1**, 16—335, 1939. Kirby **III**, 1910 (Für den bei Günther noch nicht erschienenen Teil). |
| *Pneumoridae* | Rehn, J. A. G., On new and previously known species of Pneumoridae. Trans. Amer. Ent. Soc. **67**, 137—159, 1941. |
| *Proscopidae* | Mello-Leitão, C. de, Estudio monográfico de los Proscópidos. Rev. Mus. La Plata, Buenos Aires (N.S.) **1**, 279—448, 1939. |
| *Eumastacidae* | Rehn, J. A. G., The Acridoid family Eumastacidae. — A review of our knowledge of its components, features and systematics, with a suggested new classification of its major |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

groups. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **100**, 77—139, 1948.
Bolivar & Pieltain, C., Monografia de los Eumastacidos. Trab. Mus. Nac. Sci. Nat. Madrid (Zool.) **46**, 22 & 380 pp., 1930.

*Acrididae*
meiste Subfamm..... Kirby **III**, 1910.
Pyrgomophinae ..... Bolivar, Genera Ins. **90**, 1909.
Pamphaginae..... Bolivar, Genera Ins. **170**, 1916.

*5. Dermaptera* (1000 Arten).. Townes, H. K., A list of the generic and subgeneric names of Dermaptera, with their genotypes. Ann. Ent. Soc. Amer. **38**, 343 bis 356, 1945.
Burr, Genera Ins. **122**, 1911.

*Isopteria (Blattaria)*

*6. Isoptera* (1600 Arten) ... Snyder, Th. E., Catalog of the Termites (Isoptera) of the World. Smithson. Miscell. Coll. **112**, 1949.

*7. Blattodea* (rd. 3500 Arten) Kirby **I**, 1904.
Shelford, Genera Ins. **55**, **73**, **74**, **101**, **109**, 1907—1910.

*8. Mantodea* (rd. 1500 Arten)

*Mantidae*
Vatinae..... Rehn, Genera Ins. **119**, 1911 und Giglio-Tos, Tierreich **50**, 1927 (Gesamtbearbeitung der Mantidae, für die übrigen Unterfam. aber zu ersetzen durch Beier):

Orthoderinae, Choeradodinae, Deroplatynae ..... Beier, Genera Ins. **201**, 1935.
Mantinae..... Beier, Genera Ins. **203**, 1935.
Thespinae..... Beier, Genera Ins. **200**, 1935.
Toxoderinae..... Beier, Genera Ins. **198**, 1934.
Sibyllinae, Empusinae ..... Beier, Genera Ins. **197**, 1934.
Hymenopodinae ..... Beier, Genera Ins. **196**, 1934.

*Plecopteria*[1])

*9. Plecoptera* (1400 Arten).. Claassen, P. W., A catalogue of the Plecoptera of the world. Cornell Univ. Agric. Exper. Sta., Memoir **232**, 1940.
Hanson, J. F. & Aubert, J., First Supplement to the Claassen Catalogue of the Pleroptera of the World. Printed by offset in the U.S.A., May 1952 (nur Bibliographie).
Ricker, W. E., Systematic studies in Plecoptera. Indiana Univ. Publ., Sci. Ser. **18**, 1—200, 1952.

[1]) Vielleicht mit den Eumetabola näher verwandt als mit den paurometabolen Gruppen; siehe S. 29—31.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *10. Embioptera* (140 Arten) . . | Davis, C., Family classification of the order Embioptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **33**, 677 bis 682, 1940 (keine Arten genannt, aber alle Gattungen mit Angabe der Verbreitung). |
| Eumetabola | |
| **Parametabola** (Paraneoptera Martynov) | |
| *Psocopteria* | |
| *11. Zoraptera* (18 Arten) . . . | Gurney, A. B., A synopsis of the order Zoraptera, with notes on the biology of Zorotypus hubbardi Caudell. Proc. Ent. Soc. Wash. **40**, 57—87, 1938. |
| *12. Psocodea* | |
| Psocoptera (1000 Arten). | Roesler, R., Die Gattungen der Copeognathen. Stett. Ent. Zeit. **105**, 127—166, 1944. |
| Phthiraptera | |
| *Mallophaga* (2700 Arten) | Hopkins, G. H. E. & Clay, Th., A check list of the genera and species of Mallophaga. London 1952. |
| *Anoplura* (270 Arten) . . . | Ferris, G. F., The Sucking Lice. Mem. Pacific Coast Ent. Soc. **1**. San Francisco 1951. |
| *Hemipteria* | |
| *13. Thysanoptera* (3000 Arten) | Priesner, H., Genera Thysanopterorum. Bull. Soc. Fouad I er Ent. **33**, 31—157, 1949. |
| **Rhynchota** (Hemiptera) | Horváth, G. & Parshky, H. M. (später: China, W. E. & Parshky, H. M.), General Catalogue of the Hemiptera, Northampton, Mass. seit 1927. |
| *14. Homoptera* | |
| „Coleorrhyncha" | |
| *Peloridiidae* . . . . . | Drake, C. J. & Salmon, J. T., A second *Xenophyes* from New Zealand. Domin. Mus. Rec. Ent., Wellington, **1**, 63—67, 1948 (Verzeichnis der bekannten Arten). |
| Auchenorrhyncha (26000 Arten) | Metcalf, Z. P., A Bibliography of the Homoptera (Auchenorrhyncha) **I** u. **II**. Raleigh, North Carolina, 1945. |
| *Cicadina* . . . . . | Distant, Genera Ins. **142**, 1912 und l. c. **158**, 1914. |
| *Cercoparia* . . . . . | Lallemand, Genera Ins. **143**, 1912. |
| *Jassoidea* . . . . . | Evans, J. W., A natural classification of Leaf-Hoppers 3. -Trans. Ent. Soc. London **98**, 105—271, 1947. (Nur Gattungen, aber mit Verbreitungsangaben; p. 263—271, Register aller Gattungen der Jassoidea.) |
| *Membracoidea* . . . . . | Funkhouser, Genera Ins. **208**, 1950. |
| *Fulgorina* . . . . . | |
| *Fulgoridae* . . . . . | Metcalf, Gen. Cat. Hem. **IV**, 9, 1947. |
| *Dictyopharidae* . . . . . | —, l. c., **IV**, 8, 1946. |
| *Cixiidae* . . . . . | —, l. c., **IV**, 2, 1936. |
| *Derbidae* . . . . . | —, l. c., **IV**, 4, 1945. |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | Fennah, R. G., On the generic classification of Derbidae (Fulgoride), with descriptions of new neotropical species. Trans. R. Ent. Soc. London **103**, 109—170, 1952. |
| *Achilixiidae* ..... | Metcalf, Gen. Cat. **IV**, 5, 1945. |
| *Meenoplidae* ..... | —, l. c., **IV**, 6, 1945. |
| *Kinnaridae* ..... | —, l. c., **IV**, 7, 1945. |
| *Achilidae* ..... | Fennah, R. G., A generic revision of Achilidae with descriptions of new species. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, Ent. **1**, 1—170, 1950. |
| | Metcalf, Gen. Cat. Hem. **IV**, 10. 1948. |
| *Araeopidae* (= *Delphacidae*) ..... | Metcalf, l. c., **IV**, 3, 1943. |
| *Tropiduchidae* ..... | Melichar, L., Monographie der Tropiduchinen. Verh. Nat. Ver. Brünn **53**, 82—226, 1915. |
| *Issidae* ..... | Melichar, L., Monographie der Issiden. Abh. zool. bot. Ges. Wien **3**, Heft 4, 1—327, 1906. |
| *Nogodinidae*<br>*Flatidae*<br>*Acanaloniidae*<br>*Ricaniidae* ..... | Melichar, Genera Ins. **182**, 1923. |
| *Lophopidae* ..... | Melichar, L., Monographie der Lophopinen. Ann. Mus. Nat. Hung. **13**, 337—385, 1915. |
| *Eurybrachidae* ..... | fehlen. |
| *Tettigometridae* ..... | Metcalf, Gen. Cat. Hem. **IV**, 1, 1932. |
| *Gengidae* ..... | Fennah, R. G., A new genus of Fulgoroidea from South Africa. Ann. Mag. N.H. (12) **2**, 111—120, 1949. |

Sternorrhyncha (rd. 5000 Arten).

| | |
|---|---|
| *Psyllina* ..... | Aulmann, G., Psyllidarum Catalogus. Berlin 1913. |
| | Heslop-Harrison, G., Subfamily separation in the Homopterous Psyllidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (12) **4**, 1—35, 1951. |
| *Aleyrodina* ..... | Quaintance, A. L. & Baker, A. C., Classification of the Aleyrodidae **I** u. **II**. U. S. Dept. Agric., Techn. Ser. **27**, **I** u. **II**, 1913, 1914. |
| | Sampson, W. W., A generic synopsis of the Hemipterous superfamily Aleyrodoidea. Ent. Amer. **23**, 173—223, 1943. |
| *Coccina* ..... | Fernald, M. E., A catalogue of the Coccidae of the world. Spec. Bull. Hatch Exper. Sta. Massachus. Agric. Coll. **88**, 1—360, 1903; mit Nachträgen: „Catalogue of recently described Coccidae **I—V** von J. G. Sanders (**I, II**) und E. R. Sasscer (**III—V**) in: Bull. U. S. Bur. Ent., Techn. Ser. **12**, 1, 18, 1906; l. c. **16**, 3, 33—60, 1909; l. c. **16**, 4, 61—74, 1911; l. c. **16**, 7, 99—116, 1913 |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | (mit Index!) und in: Proc. Ent. Soc. Wash. **17**, 25—38, 1915. |
| *15. Heteroptera* (rd. 20000 Arten) | Lethierry, L. & Severin, G., Catalogue général des Hémiptères Héteroptères **I—III**. Brüssel 1893—1896. |
| *Aphylidae* | Schouteden, Genera Ins. **47**, 1906 und Kirkaldy 1909 (s. *Pentatomidae*). |
| *Belostomatidae* | Cummings, C., The giant water bugs (Belostomatidae). Univ. Kansas Sci. Bull. **21**, 197 bis 219, 1934 (Gattungen). |
| *Corixidae* | Hungerford, H. B., The Corixidae of the western Hemisphere. Univ. Kansas Sci. Bull. **32**, 1—827, 112 pls., 1948. |
| *Cydnidae* | Kirkaldy, 1909 (s. unter *Cimicidae*). |
| *Henicocephalidae* (= *Enicocephalidae*) | Jeannel, R., Les Hénicocéphalides. Ann. Soc. Ent. France **110**, 273—368, 1942. |
| | Usinger, R. L., Classification of the Enicocephalidae. Ann. Ent. Soc. Amer. **38**, 321 bis 342, 1945. (Nachtrag zur Abstimmung mit Jeannel: l. c. **39**, 170, 1946.) |
| *Hydrometridae* | China, W. E. & Usinger, R. L., A new genus of Hydrometridae from the Belgian Congo, with an new subfamily and a key to the genera. Rev. Zool. Bot. Afr. **41**, 314—319, 1949. |
| *Mesoveliidae* | Horváth, Gen. Cat. Hem. **II**, 15, 1929. |
| *Pentatomidae* | Kirkaldy, G. W., Catalogue of the Hemiptera Heteroptera, **1**: Cimicidae. Berlin 1909. |
| *Plataspidae*<br>*Phloeidae* | Schouteden, Genera Ins. **24**, **30**, **47**, **52**, **153**. |
| *Phymatidae* | Handlirsch, A., Monographie der Phymatiden. Ann. Hofmus. Wien **12**, 127—230, 1897. |
| *Piesmidae* | Monte, O. (s. unter *Tingidae*). |
| *Polyctenidae* | Usinger, R. L., Gen. Cat. Hem. **V**, 1946. |
| | Ferris, G. F. & Usinger, R. L., The family Polyctenidae. Microentomology **4**, 1—50, 1939. (Nachtrag in Pan-Pacific Ent. **21**, 121—124, 1945.) |
| *Pyrrhocoridae* | Hussey & Sherman, Gen. Cat. Hem. **III**, 1929. |
| *Termitaphidae* | Usinger, R. L., Revision of the Termitaphidae. Pan-Pacific Ent. **18**, 155—159, 1942. |
| *Tingidae* | Monte, O., Gêneros e genótipos dos Tingideos do mundo. Papéis avulcos **8**, 1—22, 1948. |
| *Urostylidae* (= *Urolabidae*) | Yang, We-J., A new method for the classification of Urostylid insects. Bull. Fan mem. Inst. Biol. **8**, 35—48. Peiping 1938. |
| Übrige Familien | s. Lethierry & Severin 1893—1896. |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

**Holometabola**
(Heterognatha Börner)

| | |
|---|---|
| *16. Coleoptera* (264000Arten)[1] | Schenkling, S., Coleopterorum Catalogus, **I—XXXI**. Berlin, später 's-Gravenhage 1910—1940. Übersicht über die geplanten Neuauflagen und Supplemente: Hincks, W. D., Coleopterorum Catalogus Supplementa. Progress Report. The Coleopterists Bull. **3**, 30—32, 1949. |
| *Paussidae* | Darlington, P. J., Paussid beetles. Trans. Amer. ent. Soc. Philadelphia **76**, 47—142, 1950. |
| *Rhysodidae* | Arrow, G. J., The beetle family Rhysodidae, with some new species and a key to those at present known. Proc. R. ent. Soc. London (B) **11**, 171—183, 1942. |
| *Gyrinidae* | Balfour-Browne, J., The genera of the Gyrinoidea and their genotypes. Ann. Mag. Nat. Hist. London (11) **12**, 103—111, 1945. |
| *Silphidae* (+ *Catopidae*) | Jeannel, R., Monographie des Catopsidae. Mém. Mus. Hist. nat. Paris (N.S.), **1**, 433 pp., 1936. |
| *Histeridae* | Wenzel, R. L., On the classification of the Histerid beetles. Publ. Field Mus., Chicago **28**, Zool. Ser. 51—151, 1944. |
| *Histeridae* Niponiinae | Gardner, J. C. M., Genera Ins. **202**, 1935. |
| *Nitidulidae* | Parsons, C. T., A revision of Nearctic Nitidulidae. Bull. Mus. comp. Zool. **92**, 119 bis 278, 1943. |
| *Languriidae* | Villiers, A., Révision des Languriids de l'Ancien Monde. Abeille. Paris **37** (1945) 1—316, 1946. |
| *Erotylidae* | Delder, C. L., Revision of the Erotylidae of the Leiden Museum. Zool. Med. **24**, 49 bis 115, 1942. |
| *Dryopidae* | Bollow, H., Monographie der paläarktischen Dryopidae mit Berücksichtigung der evtl. transgredierenden Arten. Mitt. Münchn. ent. Ges. **28**, 147—187, 1938; **29**, 109—144, 1939; **30**, 24—71, 1940; **31**, 1—88, 1941. Bertrand, H., Les Larves et nymphes des Dryopids paléarctiques. Ann. Sci. nat. Paris (11) **2** (1939), 299—412, 1940. |
| *Bostrychidae* | Fisher, W. S., A revision of the North American species of beetles belonging to the family Bostrychidae. Misc. Public. U. S. Dep. Agric. Washington D. C. **698**, 147 pp., 1950. |
| *Cleridae* | Wolcott, A. B., Catalogue of North Ameri- |

[1]) Zusammengestellt von J. Machatschke.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | can beetles of the family Cleridae. Fieldiana, Chicago zool. **32**, 61—105, 1947. |
| *Drilidae* | Wittmer, W., Catalogue des Drilidae E. Oliv. Rev. Soc. ent. argent. **12**, 203—221, 1944. |
| *Melasidae* (= Eucnemidae) | Fleutiaux, E., Revision des Eucnemids africains. Abeille, Paris **34** (1927—45), 149 bis 274, 1945. |
| *Tenebrionidae* | Gebien, H., Katalog der Tenebrioniden. — Teil I, Pubbl. Mus. Ent. „Pietro Rossi" **2**, 505—883, 1937. Teil II, Mitt. Münchn. Ent. Ges. **28**, 49—80, 283—314, 397—428, 1938; **29**, 443—474, 739—770, 1939; **30**, 405—436, 755—786, 1061—1092, 1940; **31**, 331—362, 803—834, 1131—1146, 1941; **32**, 308—346, 1942; Teil III, **32**, 729—760, 1942; **33**, 399—430, 895—926, 1943; **34**, 497—555, 1944. |
| *Lagriidae* | Borchmann, F., Genera Ins. **204**, 1936. |
| *Oedemeridae* | Arnett jr., R. H., Generic names of the beetle family Oedemeridae and their type species. Journ. Washington Acad. Sci. **40**, 217—225, 1950. |
| *Hylophilidae* | Báguena Corella, L., Estudio sobre los Aderidae, Xylophilidae, Hylophilidae sive Euglenidae. Madrid Inst. Estud. afr., XIV + 547 pp., 1948. |
| *Meloidae* | Denier, P. C. L., Coleopterorum americanorum familiae Meloidarum enumeratio synonymica. Rev. Soc. ent. argent. **7**, 139—176, 1935. |
| *Mordellidae* | Ermisch, K., Die Gattungen der Mordellidae der Welt. Ent. Blätter **45/46** (1949/50), 34 bis 92, 1950. |
| | Liljeblad, E., Monograph of the family Mordellidae of North America, north of Mexico. Misc. Publ. Zool. Univ. Michigan **62**, 229 pp., 1945. |
| *Scolytidae* (= *Ipidae*) | Chamberlain, W. J., The bark and timber beetles of North America, north of Mexico. The taxonomy, biology and control of 575 species belonging to 72 genera of the superfamily Scolytoidea. Corvallis, Ore., O. S. C. Coop. Ass. IV + 513 pp., 1939. |
| | Kleine, R., Die Gesamtliteratur der Borkenkäfer (Ipidae und Platypoidae) bis einschl. 1938. Stett. Ent. Ztg. **100**, 1—184, 1939. |
| *Brenthidae* | Kleine, R., Genera Ins. **207**, 1938. |
| *Cerambycidae* | Mc Keown, K. C., Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of Australia. Mem. Aust. Mus. Sydney, **10**, 190 pp., 1947. |
| *Bruchidae* (= *Lariidae*) | Bridwell, J. C., The genera of beetles of the family Bruchidae in America, north of Mexico. J. Wash. Acad. Sci. Menasha **36**, 52—57, 1946. |


DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *17. Strepsiptera* (220 Arten) | Bohart, R. M., A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America. Univ. Calif. Publ. Ent. **7**, 91—160, 1941. |
| | Hofeneder, K. & Fulmek, L., Verzeichnis der Strepsiptera und ihrer Wirte. Arb. phys. angew. Ent. **9**, 179—185, 249—283, 1942 und l. c. **10**, 33—58, 139—169, 196—230, 1943. |
| *18. Hymenoptera* (106500 Arten) | Dalla Torre, G. C., Catalogus Hymenopterorum **I—X**, 1892—1902. |
| | Hedicke, H., Hymenopterorum Catalogus. 1935 (bis 1939 11 Teile erschienen). |
| | Muesebeck, C. F. W., Krombein, K. V. K. & Townes, H. K., Hymenoptera of America North of Mexico. Synoptic Catalogue. U. S. Dept. Agric., Agric. Mon. **2**, 1—1420, 1951 (auch für die übrigen Gebiete sehr wichtig). |
| Symphyta | |
| *Xyelidae* | Klima, Hymen. Cat. **4**, 1937. |
| *Pamphiliidae* (= *Lydidae*) | Klima, Hymen. Cat. **3**, 1937. |
| *Tenthredinoidea* | Konow, Genera Ins. **29**, 1905. |
| | Malaise, R., Gattungstabelle der Blattwespen der Welt. Ent. Tidskr. **62**, 131—140, 1941. |
| *Syntexidae* | Klima, Hymen. Cat. **2**, 1937. |
| *Siricidae* | Hedicke, Hymen. Cat. **6**, 1938. |
| *Xiphydriidae* | Hedicke, Hymen. Cat. **7**, 1938. |
| *Oryssidae* | Guiglia, D., Catalogo degli Orissidi di tutto il mondo. Mem. Mus. Stor. Nat. Genova **61**, 159—175, 1943. |
| *Cephidae* | Klima, Hymen. Cat. **2**, 1937. |
| Apocrita | |
| *Stephanidae* | Elliott, E. A., A Monograph of the Hymenopterous Family Stephanidae. Proc. Zool. Soc. London p. 705—831, 1922. |
| *Braconidae* (+ *Paxylommatidae*). (+ *Aphidiidae*) | Szepligeti, Genera Ins. **22a, b**, 1904. |
| *Ichneumonidae* s. l. (+ *Ophionellidae*) (+ *Agriotypidae*) (+ *Neorhacodidae*) (+ *Lysiognathidae*) | |
| Ichneumoninae | Berthoumieu, Genera Ins. **18**, 1904. |
| Ophioninae | Szepligeti, Genera Ins. **34**, 1905. |
| Pimplinae | Schmiedeknecht, Genera Ins. 62, 1907. |
| Cryptinae | —, Genera Ins. **75**, 1908. |
| Mesochroinae | Szepligeti, Genera Ins. **114**, 1911. |
| *Cynipoidea* | Dalla Torre, Tierreich **224**, 1910. |
| | Weld, L. H., Cynipoidea 1905—1950 (being |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | a Supplement to the Dalla Torre and Kieffer monograph — the Cynipidae in Das Tierreich, Lieferung 24, 1910 and bringing the systematic literature of the world up to date, including keys to families and subfamilies and list of new generic, specific and variety names. Ann. Arbor, Michigan (Privately print 1952). |
| *Evaniidae* ..... | Hedicke, Hymen. Cat. **9**, 1939. |
| *Gasteruptiidae* ..... | —, Hymen. Cat. **11**, 1939. |
| *Aulacidae* ..... | —, Hymen. Cat. **11**, 1939. |
| *Proctotrupidae* (= *Serphidae*), *Ceraphronidae* (= *Calliceratidae*) ..... | Kieffer, Tierreich **42**, 1914. |
| *Diapriidae* (= *Belytidae*) ..... | Kieffer, Tierreich **44**, 1916. |
| *Scelionidae*, *Platygasteridae* ..... | Kieffer, Tierreich **48**, 1926. |
| *Monomachidae* ..... | Schulz, W. A., Systematische Übersicht der Monomachidae. 1. Congr. Ent. Bruxelles, p. 404—424, 1911. |
| *Chalcidoidea* ..... | Schmiedeknecht, Genera Ins. **97**, 1909. |
| *Chrysidoidea* ..... | Bischoff, Genera Ins. **151**, 1913. |
| *Bethyloidea* ..... | Kieffer, Tierreich **41** 1914. |
| *Trigonalidae* ..... | Bischoff, Hymen. Cat. **5**, 1938. |
| *Tiphiidae* ..... | Hedicke, Hymen. Cat. **1**, 1936. (Methocinae s. Mutillidae.) |
| *Mutillidae* (+ *Methocidae*) ..... | André, Genera Ins. **11**, 1903. |
| *Thyniidae* ..... | Turner, Genera Ins. **105**, 1910. |
| *Formicidae* | |
| Dorylinae ..... | Emery, Genera Ins. **102**, 1910. |
| Ponerinae ..... | — Genera Ins. **118**, 1911. |
| Dolichoderinae ..... | — Genera Ins. **137**, 1912. |
| Myrmicinae ..... | — Genera Ins. **174** a, b, c, 1921. |
| Formicinae ..... | —, Genera Ins. **183**, 1925. |
| *Vespoidea* ..... | Dalla Torre, Genera Ins. **19**, 1904. Buysson, R. du, Monographie des guépes. Ann. Soc. Ent. France **72**, 260—288, 1903; **73**, 485—556, 565—634, 1904 (*Vespa*); **74**, 537—566, 1905 (*Nectarina*); **75**, 333—362, 1906 (*Apoica*, *Synoeca*); **78**, 199—270, 1909 (*Belonogaster*). |
| *Sphecidae* ..... | Maidl & Klima, Hymen. Cat. 8, 1939 (nur Astatinae und Nyssoninae). |
| *Dryinoidea* ..... | Kieffer, Genera Ins. **54**, 1907. |
| *Apoidea* ..... | Michener, Ch. D., Comparative external Morphology, Phylogeny and Classification of the Bees. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **82**, 151—326, 1944 (keine Arten genannt und nicht alle Gattungen; aber weitere Literaturhinweise). |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| Übrige Familien der Apocrita siehe | Dalla Torre 1892—1902 und Muesebeck, Krombein & Townes 1951. |
| *19. Siphonaptera* (1000 Arten) | Costa Lima, A. da & Hathaway, C. R., Pulgas, Bibliografia, Catálogo e animais por elas sugados. Monogr. Instituto Oswaldo Cruz **4**, 522 pp., 1946. |
| *20. Megaloptera* (rd. 200 Arten) | |
| *Corydalidae* } ..... | van der Weele, Coll. Selys-Longchamps **5**, 1910. |
| *Sialidae* } | |
| *Raphidiidae* ..... | Navás, L., Monografía de l'Ordre dels Rafidiopters. Publ. Inst. Cienciés Barcelona, 1918 (Esben-Petersen, Genera Ins. **154**, 1903). |
| *21. Planipennia* (4300 Arten) | |
| *Ithonidae* ..... | Tillyard, R. J., Studies on Australian Neuroptera 8. Revision of the Family Ithonidae, with Descriptions of a new Genus and two new Species. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **44**, 414—437, 1919. |
| *Coniopterygidae* ..... | Enderlein, Genera Ins. **67**, 1908. |
| *Sisyridae* ..... | Navás, L., Monografía de la Familia de los Sisíridos. Mem. Acad. Ciencias Zaragoza **4**, 1—87, 1935. |
| *Osmylidae* ..... | Krüger, L., Osmylidae. Beiträge zu einer Monographie der Neuropterenfamilie Osmylidae. Stett. Ent. Zeit. **73**, 319—373, 1912; l. c. **74**, 3—123, 1913 (in diesem Teil die systematische Übersicht); l. c. **75**, 9—130, 1919. |
| *Berothidae* ..... | Navás, L., Monografía de la Familia de los Berótidos. Mem. Acad. Ciències Zaragoza **2**, 1—107, 1929. |
| *Dilaridae* ..... | Navás, L., Genera Insect. **156**, 1914. |
| *Mantispidae* ..... | Enderlein, G., Klassifikation der Mantispiden nach dem Material des Stettiner Zoologischen Museums. Stett. Ent. Zeit. **71**, 341—379, 1910. |
| *Polystoechidae* ..... | Banks, N., Catalogue of the Neuropteroid Insects (except Odonata) of the United States, 53 pp., 1907. |
| *Hemerobiidae* ..... | Krüger, L., Hemerobiidae. Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Hemerobiidae. Stett. Ent. Zeit. **83**, 138 bis 172, 1922. |
| *Chrysopidae* } ..... | Bearbeitung fehlt. |
| *Apochrysidae* } | |
| *Psychopsidae* ..... | Krüger, L., Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Psychopsiden. Stett. Ent. Zeit. **83**, 17—48, 1922. |
| *Nymphidae* ..... (+ *Myiodactylidae*) | Esben-Petersen, Australische Neuropteren III. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **42**, 203 bis 219, 1917. |
| *Myrmeleontidae* ..... | Bearbeitung fehlt. |

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Ascalaphidae* ..... | Navás, L., Sinopsis de los Ascaláfidos. Arxivs de l'Institut de Ciències **1**, no. 3. Barcelona 1913. |
| | van der Weele, Coll. Selys-Longchamps **8**, 1913. |
| *Nemopteridae* ..... | Navás, Genera Ins. **136**, 1912. |
| (*Trichomatidae*) ..... | s. Tillyard, Proc. Linn. Soc. N.S. Wales **41**, 221—248, 1906. |

*Mecopteria*

*22 Amphiesmenoptera*

| | |
|---|---|
| Trichoptera (4200 Arten) .... | Ulmer, Genera Ins. **60**, 1907. |
| Lepidoptera[1]) ..... (110 000 Arten) | Aurivillius, Ch., Wagner, H. S., Strand, E. & Bryk, F., Lepidopterorum Catalogus, partes **1—84**, **86**, **88—94**. Berlin 1911—39, unvollständig. |
| | Seitz, A., Die Groß-Schmetterlinge der Erde **I—XVI** (VII, VIII, XI, XII, XV, XVI unvollständig). Stuttgart 1909—1940, Suppl. zu I—IV (IV unvollständig). Stuttgart 1932—1943. |
| | Hampson, G. F., Some small families of the Lepidoptera which are not included in the key to the families in the catalogue of Lepidoptera Phalaena, a list of the families and subfamilies of the Lepidoptera with their types and a key to the families. Novit. Zool. **25**, 366—394, 1918. |
| | Staudinger, O. & Rebel, H., Catalog der Lepidopteren des palaearctischen Faunengebietes. Berlin 1901. |
| *Micropterygidae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **1**, pt. 6, 1912. |
| (+ *Neopneustidae*) | —, Genera Ins. **132**, 1912. |
| (+ *Eriocraniidae*) | |
| (+ *Mnesarchaeidae*) | |

*Hepialoidea*

| | |
|---|---|
| *Prototheoridae* ..... | Meyrick, E., Descriptions of South African Microlepidoptera. Ann. S. Afr. Mus. **17**, 273—348 (Prototheor., p. 312—315), 1917. |
| *Palaeosetidae**) ..... (+ *Anomosetidae*) | Turner, A. J., Observations on the structure of some Australian Lepidoptera Homoneura including the diagnoses of two families. Trans. Ent. Soc. London, p. 592—603, 1921. |
| *Hepialidae**) ..... | Wagner & Pfitzner, Lep. Cat. **1**, pt. 4, 1911. |

*Tineoidea*

| | |
|---|---|
| *Adelidae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **1**, pt. 6, 1912. |
| | —, Genera Ins. **133**, 1912. |
| *Prodoxidae* ..... | Dyar, H. G., A review of North American species of Pronuba and Prodoxus. Journ. |

[1]) Zusammengestellt von H. G. Bollmann.

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | N. Y. Ent. Soc. **11**, 100—103, 1903. Artenbest.-Schlüssel. |
| *Arrhenophanidae* ..... | Walsingham, A., Biologia Central-Americana, Lep. Het., Vol. **4**, 204, 1913. |
| *Agonoxenidae* ..... | Meyrick, E., Exot. Microlep. **3**, 245. London 1926. |
| *Anomologidae* ..... | —, Exot. Microlep. **3**, 308. London 1926. |
| *Gelechiidae* ..... | Gaede, Lep. Cat. **4**, pt. 79, 1937. |
| | Meyrick, Genera Ins. **184**, 1925. |
| *Plutellidae*<br>*Amphitheridae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **2**, pt. 19, 1914. |
| *Gracilariidae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **2**, pt. 6, 1912. |
| | —, Genera Ins. **128**, 1912. |
| *Epipyropidae* ..... | Kato, M., A monograph of Epipyropidae (Lepidopt.). Ent. World **8**, 67—94. Tokio 1940. |
| | Dyar & Strand, Lep. Cat. **5**, pt. 16, 1913. |
| *Coleophoridae* ..... | Barasch, A., Natürliche Gruppierung der mitteleuropäischen Coleophoriden (Lep.) auf Grund der Struktur der männlichen Kopulationsapparate und ihre Beziehungen zum Sackbau der Raupe und zum System der Nährpflanzen. Deut. Ent. Z., p. 1—116. Berlin 1934. Artenbestimmungsschlüssel. |
| *Hyponomeutidae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **2**, pt. 19, 1914. |
| *Glyphipterygidae* ..... | —, Genera Ins. **164**, 1914; Lep. Cat. **2**, pt. 13, 1913. |
| *Heliodinidae* ..... (+ *Augasmidae*) | —, Genera Ins. **165**, 1914; Lep. Cat. **2**, pt. 13, 1913. |
| *Aegeridae**) ..... (= *Sesiidae*) | Dalla Torre & Strand, Lep. Cat. **2**, pt. 31, 1925. |
| | Wagner, Lep. Cat. **8**, pt. 18, 1914. |
| | Rothschild, Genera Ins. **57**, 1907 (Sphingidae). |
| *Stenomidae* ..... | Busck, Lep. Cat. **3**, pt. 67, 1935. |
| *Oecophoridae* ..... (= *Depressariidae*) | Gaede, Lep. Cat. **3**, pt. 88, 1938; pt. 92, 1939. |
| | Meyrick, Genera Ins. **180**, 1922. |
| *Pterophoroidea* | |
| *Orneodidae* ..... | Meyrick, Lep. Cat. **3**, pt. 17, 1914; Genera Ins. **108**, 1910. |
| *Pterophoridae* ..... | —, Lep. Cat. **7**, pt. 17, 1914; Genera Ins. **100**, 1910. |
| *Cossoidea**) | |
| *Cossidae* | |
| Cossinae<br>Zeuzerinae<br>Hypoptinae ..... | Dalla Torre, Lep. Cat. **4**, pt. 29, 1923. |
| Argyrotypinae ..... (+ Eulophonotinae) | Bryk, Lep. Cat. **4**, pt. 81, 1937. |
| *Lepidarbelidae* ..... (= *Metarbelidae*) | Dalla Torre & Strand, Lep. Cat. **4**, pt. 28, 1923. |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Ratardidae* | Hering, Lep. Cat. **20**, pt. 81, 1937. |
| *Tortricoidea* | |
| *Carposinidae* | Meyrick, Genera Ins. **179**, 1922; Lep. Cat. **3**, pt. 13, 1913. |
| *Tortricidae* | Meyrick, Lep. Cat. **4**, pt. 10, 1912.<br>Kennel, J., Die palaearktischen Tortriciden. Zoologica **21**, Heft **54**, 5 pt., 742 pp., 24 Taf., 1908—1921.<br>Meyrick, Genera Ins. **149**, 1913. |
| *Phaloniidae* | Busck, A., Review of Tortricid subfamily Phaloniinae. Journ. N.Y. Ent. Soc. **15** 19—36, 1907. |
| *Ceracidae* | Diakonoff, H., A revision of the family Ceracidae. Bull. Brit. Mus. (N.H.), Entomology **1**, 173—219. London 1950. |
| *Castnioidea**) | |
| *Castniidae* | Dalla Torre, Lep. Cat. **5**, pt. 15, 1913.<br>Rothschild, W., Revision of the Castniidae. Novit. Zool. **26**, 1—27, 1919. |
| Castniinae | Houlbert, C., Revision monographique de la sous-famille des Castniinae, in: Oberthür, Étud. Lep. Comp. **15**, XVI + 736 pp., 26 col. + 67 schw. Taf. Rennes 1918. |
| *Pyralidioidea* | |
| *Pyralididae* | |
| Galleriinae | Hampson, G. F., Classification of Pyralidae, subfamily Galleriinae. Novit. Zool. **24**, 17 bis 58, 1917. |
| Crambinae<br>Schoenobiinae | Hampson, G. F., Classification of Schoenobiidae and Crambidae. Proc. Zool. Soc. London, p. 897—974, 1895. |
| Hypsotropinae | Hampson, G. F., Classification of Pyralidae subfamily Hypsotropinae. Proc. Zool., Soc. London, p. 55—131, 1918. |
| Phycitinae | Ragonot, E. L., Monographie des Phycitinae et des Galleriinae in: Romanoff, Mém. Lepid. **7**, LVI + 658 pp., 23 Taf. St. Petersburg 1893 und l. c. **8**, XLI + 602 pp., 33 Taf. Paris 1901. |
| Epipaschiinae<br>Endotrichinae<br>Pyralidinae | Hampson, G. F., Classification of some subfamilies of Pyralididae, Epipaschiinae, Endotrichinae and Pyralidinae. Trans. Ent. Soc. London, p. 451—550, 1896. |
| Chrysauginae | Hampson, G. F., Classification of the Chrysauginae. Proc. Zool. Soc. London, p. 633 bis 692, 1897. |
| Nymphulinae (= Hydrocampinae)<br>Scopariinae | Klima, Lep. Cat. **6**, pt. 84, 1937. |
| Pyraustinae | Klima, Lep. Cat. **6**, pt. 89 und pt. 94, 1939. |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Psychoidea**) | |
| *Psychidae* | Dalla Torre&Strand, Lep. Cat. **1**, pt. 34, 1929. |
| *Eucleidae* (= *Cochlidionidae, Limacodidae*) | Eecke, Lep. Cat. **5**, pt. 32, 1925. |
| *Dalceridae* | Dyar & Strand, Lep. Cat. **5**, pt. 16, 1925. |
| *Chrysopolomidae* | Hering, M., Revision der Chrysopolomidae. Ann. Transv. Mus. **17**, 233—257, 1937. |
| | Aurivillius, Lep. Cat. **5**, pt. 1, 1911. |
| *Megalopygidae* | Dyar & Strand, Lep. Cat. **5**, pt. 16, 1913. |
| Trosiinae | Hopp, W., Die Megalopygiden-Unterfamilie der Trosiinae. Mitt. zool. Mus. Berlin **13**, 206—336. 1926. |
| *Zygaenidae* | Burgeff, Lep. Cat. **5**, pt. 33, 1926 (Zyg. I). |
| | Brky, Lep. Cat. **5**, pt. 71, 1936 (Zyg. II). |
| *Heterogynidae* | Strand, Lep. Cat. **5**, pt. 28, 1923. |
| *Mimallonidae* (= *Perophoridae*) | Gaede, Lep. Cat. **8**, pt. 50, 1931. |
| *Geometroidea**) | |
| *Geometridae* | |
| Sterrhinae | Prout, Lep. Cat. **12—14**, pt. 61 und pt. 63, 1934; pt. 68, 1935. |
| Brephinae, Oenochrominae | Prout, Lep. Cat. **12—14**, pt. 8, 1912. |
| | —, Genera Ins. **103**, 1910 (Brephinae). |
| | —, Genera Ins. **104**, 1910 (Oenochrominae). |
| Hemitheinae | —, Lep. Cat. **12—14**, pt. 14, 1913; Genera Ins. **129**, 1912. |
| *Uranioidea**) | |
| *Uraniidae*, *Epiplemidae* | Dalla Torre, Lep. Cat. **15—16**, pt. 30, 1924. |
| *Epicopeiidae* | Janet & Wytsman, Genera Ins. **16**, 1903. |
| *Phalaenoidea**) | Hampson, G. F., Catalogue of the Lepidoptera Phalaenei in the British Museum, **I—XIII**, Sppl. **I, II**, 239 + 71 col. Taf., London (Brit. Mus.) 1898—1920. (Syntomidae, Arctiidae, Agaristidae, Noctuidae.) |
| *Cymatophoridae* | Dalla Torre, Lep. Cat. **11**, pt. 25, 1921. |
| *Drepanidae* | Gaede, Lep. Cat. **11**, pt. 49, 1931. |
| *Arctiidae* | |
| Callimorphinae, Nyctemerinae | Bryk, Lep. Cat. **15—16**, pt. 82, 1937. |
| Nolinae | Strand, Lep. Cat. **15—16**, pt. 24, 1920. |
| Lithosiinae | —, Lep. Cat. **15—16**, pt. 26, 1922. |
| Arctiinae | —, Lep. Cat. **15—16**, pt. 22, 1919. |
| Pericopinae | Bryk, Lep. Cat. **15—16**, pt. 45, 1931. |
| *Aganaidae* | Gaede, Lep. Cat. **15—16**, pt. 52, 1932. |
| *Syntomidae* (= *Euchromiidae*) | Zerny, Lep. Cat. **15—16**, pt. 7, 1912. |
| *Noctuidae* (= *Agrotidae*) | |
| Agaristinae | Strand, Lep. Cat. **17—19**, pt. 5, 1912. |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Lymantriidae* (= *Liparididae*) | Bryk, Lep. Cat. **20**, pt. 62, 1934. |
| *Callidulidae* | Pagenstecher, Lep. Cat. **20**, pt. 2, 1911. |
| *Anthelidae* | s. Bryk, *Lymantriidae*. |
| | Hulstaert, P., Genera Ins. **191**, 1928. |
| *Bombycoidea**) | |
| *Lasiocampidae* | Collier, Lep. Cat. **7**, pt. 73, 1936. |
| *Brahmaeidae* | Strand, Lep. Cat. **8**, pt. 16, 1913. |
| *Cercophanidae* | Schüssler, Lep. Cat. **10**, pt. 76, 1936. |
| *Oxytenidae* | —, Lep. Cat. **10**, pt. 75, 1936. |
| *Saturniidae* | |
| Attacinae | —, Lep. Cat. **10**, pt. 55, 1933. |
| Saturniinae (+ Hemileucinae) | —, Lep. Cat. **10**, pt. 56, 1933; pt. 58, 1934. |
| Ludiinae | —, Lep. Cat. **10**, pt. 58 und pt. 65, 1934. |
| *Syssphingidae* (= *Citheroniidae* = *Ceratocampidae*) | —, Lep. Cat. **10**, pt. 70, 1936. |
| *Notodontoidea**) | |
| *Notodontidae* | Gaede, Lep. Cat. **11**, pt. 59, 1934. |
| *Thaumetopoeidae* | Agenjo, R., Monografia de la familia Thaumetopoeidae. Eos **17**, 69—130, 1941. |
| *Dioptidae* | Bryk, Lep. Cat. **11**, pt. 42, 1930. |
| *Thyretidae* | s. Zerny, *Syntomidae*. |
| *Sphingoidea**) | |
| *Sphingidae* | Rothschild, Genera Ins. **57**, 1907. |
| Ambulicinae | Wagner, Lep. Cat. **8**, pt. 18, 1914. |
| Acherontiinae | —, Lep. Cat. **8**, pt. 12, 1913. |
| Philampelinae | —, Lep. Cat. **8**, pt. 21, 1915. |
| Choerocampinae | —, Lep. Cat. **8**, pt. 23, 1919. |
| *Thyrididae* | Dalla Torre, Lep. Cat. **7**, pt. 20, 1914. |
| *Hesperioidea**) | Mabille, Genera Ins. **17**, 1903—1904. |
| *Megathymidae* | Mc Dunnough, Lep. Cat. **21—22**, pt. 9, 1912. |
| *Hesperiidae* | Evans, W. H., A catalogue of the African Hesperiidae indicating the classification and nomenclature adopted in the Brit. Mus. (Nat. Hist.), XII + 212 pp., 30 Taf. London (Brit. Mus.) 1937. |
| | —, A catalogue of the Hesperiidae from Europe, Asia and Australia in the Brit. Mus. (Nat. Hist.), XIX + 502 pp., 53 Taf., London (Brit. Mus.) 1949. |
| | —, A catalogue of the American Hesperiidae indicating the classification and nomenclature adopted in the Brit. Mus. (Nat. Hist.), X + 92 pp., 9 Taf., London (Brit. Mus.) 1951. |
| Hesperiinae | Shephard, Lep. Cat. **21—22**, pt. 83, 1937; pt. 90, 1939. |
| | Warren, B. C. S., Monograph of the tribe Hesperiidi (European species) with revised |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| | classification of the subfamily Hesperiinae (Palaearctic species) based on the genital armatur of the males. Trans. Ent. Soc., London **74**, 1—170, 1926. |
| Pyrginae | Shephard, Lep. Cat. **21—22**, pt. 47, 1931; pt. 64, 1934; pt. 69, 1935; pt. 74, 1936. Hayward, K. I., Insecta Lepidoptera (Rhopalocera) Hesperiidarum subfamiliae Pyrrhopyginarum et Pyrginarum. Gen. Sp. Anim. Argent. Tucuman **1**, 389 pp., 1948. |
| Pyrrhopyginae | Mabille, Lep. Cat. **21—22**, pt. 9, 1912; s. Hayward, Pyrginae. |
| Ismeninae | Shephard, Lep. Cat. **21—22**, pt. 57, 1933. |
| Euschemoniinae<br>Trapezitinae | —, Lep. Cat. **21—22**, pt. 74, 1936. |
| *Riodinoidea**) | |
| *Lycaenidae* | |
| Liptoninae | Draeseke, Lep. Cat. **25**, pt. 72, 1936. |
| *Riodinidae* (= *Erycinidae*) | |
| Nemeobiinae | Stichel, Lep. Cat. **26**, pt. 38 und pt. 40, 1930. |
| Riodininae | —, Lep. Cat. **26**, pt. 40, 41, 1930; pt. 44, 1941. Genera Ins. **112**, 1910. |
| Libytheinae | Pagenstecher, Lep. Cat. **23**, pt. 3, 1911; Genera Ins. **5**, 1902. |
| *Nymphaloidea**) | |
| *Nymphalidae* | |
| Apaturinae | Stichel, Lep. Cat. **30—32**, pt. 86, 1938. |
| Charaxidinae | —, Lep. Cat. **30—32**, pt. 91 und pt. 93, 1939. |
| Limenitini | Chermock, R. L., A generic revision of Limenitini of the world. Amer. Midl. Natur. **43**, 513—569, 1950. |
| Acraeinae | Eltringham & Jordan, Lep. Cat. **30—32**, pt. 11, 1913; Genera Ins. **169**, 1916. |
| *Heliconiidae* (= *Eueididae*) | |
| Heliconiinae | Neustetter, Lep. Cat. **30—32**, pt. 36, 1929. Stichel, Genera Ins. **37**, 1906. |
| Dioninae | —, Lep. Cat. **30—32**, pt. 86, 1938; Genera Ins. **63**, 1907. |
| *Brassolidae* | —, Lep. Cat. **27**, pt. 51, 1932; Genera Ins. **20**, 1904. |
| *Amathusiidae* | —, Lep. Cat. **27**, pt. 54, 1933. |
| Amathusiinae | —, Genera Ins. **36**, 1906. |
| Hyantinae | —, Genera Ins. **39**, 1905. |
| Discophorinae | —, Genera Ins. **31**, 1905. |
| *Satyridae* | Gaede, Lep. Cat. **29**, pt. 43, pt. 46, pt. 48, 1931. |
| *Danaioidea**) | |
| *Mechanitididae* | Bryk, Lep. Cat. **28**, pt. 80, 1937. |
| Tellervinae (+ Ituninae) | Hulstaert, Genera Ins. **193**, 1931. |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Danaidae* | |
| Anetinae | Stichel, Lep. Cart. **30—32**, pt. 86, 1938. |
| Danainae | Bryk, Lep. Cat. **28**, pt. 78, 1937. Hulstaert, Genera Ins. **193**, 1931. |
| *Papilionoidea**) | |
| *Pieridae* (= *Asciidae*) | Talbot, Lep. Cat. **23**, pt. 53, 1932; pt. 60, 1934; pt. 66, 1935. |
| *Baroniidae* | Bryk, Das Tierreich **64**, 1934; **65**, 1935; Lep. Cat. **24**, pt. 27, 1923. |
| *Teinopalpidae* | Stichel, Genera Ins. **59**, 1907 (Zerynthiinae); s. Bryk, Baroniidae. |
| *Parnassiidae* | —, Genera Ins. **58**, 1907; s. Bryk, Baroniidae. |
| *Papilionidae* | Bryk, Lep. Cat. **24**, pt. 35, 1929; pt. 37 und pt. 39, 1930. |
| Leptocircinae | Wytsman, Genera Ins. **4**, 1902. |
| *23. Mecoptera* (330 Arten) ... | Esben-Petersen, Coll. Selys-Longchamps **5** (2 me. partie) 1921. |
| *24. Diptera* (80000 Arten) ... | Kertész, C., Catalogus Dipterorum hucusque descriptorum **I—VII**, Budapest (Leipzig). 1902—1910 (Schizophora nicht erschienen). |
| Nematocera | (nicht aufgezählte Familien s. Kertész). |
| *Tipulidae* | Pierre, Genera Ins. **186**, 1926. |
| *Cylindrotomidae* | Alexander, Genera Ins. **187**, 1927. |
| *Tanyderidae* | —, C. P., The Dipterous family Tanyderidae in Japan. Annot. Zool. Japon. **13**, 273 bis 281, 1932. —, Genera Ins. **189**, 1930. |
| *Liriopeidae* (= *Ptychopteridae*) | —, Genera Ins. **188**, 1927. |
| *Nymphomyiidae* | (nur 1 Art, Japan). |
| *Deuterophlebiidae* | Pennak, W. R., Notes on the Mountain Midges (Deuterophlebiidae) with a description of the immature stages of a new species from Colorado. Amer. Mus. Nov. **1276**, 1—10, 1945. |
| *Culicidae* | Edwards, Genera Ins. **194**, 1932. |
| *Heleidae* (= *Ceratopogonidae*) | Macfie, J. W. S., The Genera of Ceratopogonidae. Ann. Trop. Med. Paras. **34**, 13—30, 1934. |
| *Tendipedidae* (= *Chironomidae*) | Kieffer, Genera Ins. **42**, 1906. |
| *Melusinidae* (= *Simuliidae*) | Smart, J., The Classification of the Simuliidae Trans. Roy. Ent. Soc. London **95**, 463—528, 1945. |
| *Trichoceridae* (= *Petauristidae*) | Edwards, Genera Ins. **190**, 1928. |
| *Itonidoidea* (= *Cecidomyioidea*) | Kieffer, Genera Ins. **152**, 1913. Felt, E. P., Gall Midges or Gall Gnats of the Orient. Lingnan Sci. Journ. **7**, 413—474, |

*) Die mit Stern bezeichneten Gruppen sind auch bei Seitz, Großschmetterlinge, behandelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

1929. (Gattungstabelle aller Gattungen der Welt.)

*Phryneidae* ..... EDWARDS, Genera Ins. **190**, 1928.
(= *Anisopodidae*)

Brachycera

*Pantophthalmidae* ..... RAPP. JR., W. W. & SNOW, W. E., Catalogue of the Pantophthalmidae of the world. Rev. Ent. Rio de Janeiro **16**, 252—254, 1945.

*Tabanidae* ..... SURCOUF, Genera Ins. **175**, 1921.

*Omphralidae* ..... KRÖBER, O., Ein Beitrag zur Kenntnis der
(= *Scenopinidae*) Omphraliden. Stett. Ent. Zeit. **98**, 211 bis 231, 1937.

*Apioceridae* ..... RAPP JR., W. F. & SNOW, W. E., Catalogue of the Apioceridae of the world. Pan Pacific Ent. **21**, 157—160, 1945.

*Nemestrinidae* ..... BEQUAERT, J., The Nemestrinidae in the V. v. Röder collection. Zool. Anz. **100**, 13—33, 1932.

*Bombyliidae* ..... PARAMONOW, S. J., Kritische Übersicht der gegenwärtigen und fossilen Bombyliidengattungen der ganzen Welt. Rept. Zool. Mus. Acad. Sci. Ukr.SSR **23**, 23—50, 1938.

*Empididae* ..... MELANDER, Genera Ins. **185**, 1927.

*Musidoridae* ..... RAPP. JR., W. F. & SNOW, W. E., Catalogue
(= *Lonchopteridae*) of the Lonchopteridae of the world. Bull. Brooklyn Ent. Soc. **40**, 81—83, 1945.

*Sciadoceridae* ..... SCHMITZ, H., Sciadoceridae and Phoridae. Dipt. Patag. S. Chile **VI**, 1, 1929.

*Phoridae* ..... SCHMITZ, H., Revision der Phoridae. Berlin und Bonn 1929.

*Termitoxeniidae* ..... SCHMITZ, H., Beiträge zu einer Monographie der Termitoxeniidae. Brotéria (Sér. Ciências Nat.) **7**, 22—40, 55—70, 132—162, 1938 l. c. **8**, 35—148, 1939 und l. c. **20**, p. 65—86, 1951.

*Dorilaidae* ..... ACZÉL, M., Grundlagen einer Monographie der
(= *Pipunculidae*) Dorilaiden. Acta Zool. Lilloana **6**, 5—168, 1948.

*Syrphidae* ..... HULL, F. M., The morphology and interrelationship of the genera of Syrphid flies. Trans. Zool. Soc. London **26**, 257—408, 1949.

*Conopidae* ..... KRÖBER, O., Katalog der Conopiden, nebst Beschreibung der Gattungen und Arten. Arch. Nat. **83** A 8, p. 1—91 und l. c. **83** A 9, p. 1—52, 1919 (wichtigste Nachträge in Ann Mag. Nat. Hist. (11) **4**, 1939 und l. c. (11) **5**, 1940.

Übrige Familien der niederen
Brachycera ..... KERTÉSZ (s. unter Dipteren).

*Platystomidae* ..... HENDEL, Genera Ins. **157**, 1914.

(*Phytalmiidae*) ..... HENNIG, W., Kritische Übersicht über die verwandtschaftliche Stellung der bisher als „Phytalmiidae" zusammengefaßten Gat-



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

tungen. Arb. morph. taxon. Ent. **7**, 58—64, 1940.

*Otitidae*
Pterocallinae ..... Aczél, M., Catalogo de la subfamilia americana „Pterocallinae". Acta Zool. Lilloana **11**, 397—433, 1951.

*Ulidiidae* ..... Hendel, Genera Ins. **106**, 1910.

*Richardiidae* ..... Aczél, M., Catalogo de la subfamilia americana „Richardiinae". Acta Zool. Lilloana **9**, 1—47, 1950.

*Tylidae* ..... Hennig, W., Revision der Tyliden. Stett. Ent. Zeit. **95**, 65—108, 294—330 und l. c. **96**, 27—67, 1935 und Konowia **14**, 68—93, 192 bis 216, 289—310, 1935 und l. c. **15**, 129 bis 144, 201—239, 1936.
(= *Micropezidae*)

*Clusiidae* ..... Melander, A. L. & Argo, N. G., Revision of the two-winged flies of the family Clusiidae. Proc. U.S. Nat. Mus. **64**, art. 11, 54 pp, 1924. (Nachträge s. Hennig Enc. Ent. B II Dipt. **9**, 121—138, 1938.)

*Diopsidae* ..... Shillito, J. E., Studies on Diopsidae. Novit. zool. London **42**, 147—164, 1940 (Gattungen)

*Sepsidae* ..... Duda, O., Monographie der Sepsiden. Ann. nat.-hist. Mus. Wien **39**, 1—153 und l. c. **40**, 1—110, 1925 und 1926.

*Rhopalomeridae* ..... Lindner, E., Revision der amerikanischen Dipterenfamilie der Rhopalomeridae. Dtsch. Ent. Ztschr. 1930, p. 122—137, 1930.

*Lauxaniidae* ..... Hendel, Genera Ins. **68**, 1908.
(= *Sapromyzidae*) Hendel, F., Neue Übersicht über die bisher bekannt gewordenen Gattungen der Lauxaniiden. Enc. Ent. B II, Dipt. **2**, 103—142, 1925.

*Pyrgotidae* ..... Enderlein, G., Klassifikation der Pyrgotiden Sitz.ber. Ges. Naturforsch.Freunde. Berlin 1941, p. 97—134, 1942.

*Helomyzidae* ..... Czerny, L., Monographie der Helomyziden. Abhandl. zool.-bot. Ges. Wien **15**, 1—166, 1924. (Nachträge I—X in Konowia **5**—**16**, 1926—1937. In X.-Konowia **16**, 137—142, 1937 ein Index der in den Nachträgen I—X behandelten Gattungen und Arten.)

*Lonchaeidae* ..... Hennig, W., Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Acalyptraten IV. Lonchaeidae und Lauxaniidae. Acta Zool. Lilloana **6**, 333—429, 1948.

*Tethinidae* ..... Hendel, F., Revision der Tethiniden. Tijdschr. Ent. **77**, 37—54, 1934.

*Cryptochaetidae* ..... Ghesquière, J., Recherches sur les Diptères d'Afrique II. Notice monographique sur les Muscoides Cryptochaetidae, parasites de Coccides Monophlebinae. Rev. Zool. Bot. Afr. **36**, 390—410, 1943.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85

| | |
|---|---|
| *Chloropidae* | Sabrosky, C. W., An annotated list of genotypes of the Chloropidae of the world. Ann. Ent. Soc. Amer. **34**, 735—765, 1941. |
| *Braulidae* | Örösi-Pal, Z., Méhellenségek és a köpü állatvilága. Budapest 1939. |
| *Periscelidae* | Malloch, J. R., New Genera and Species of Acalyptrate Flies in the United States National Museum. Proc. U.S. Nat. Mus. **68**, art. 21, p. 1—35, 1926. (Gattungstabelle der Periscelidae, p. 24.) |
| *Ephydridae* | Jones, B. J., Catalogue of the Ephydridae with Bibliography and description of new species. Univ. Calif. Publ. Techn. Bull. Coll. Agr., Agr. Exper. Sta., Entomology **1**, 153 bis 198, 1906. |
| *Cordyluridae* (= *Scatophagidae*) | Séguy, Genera Ins. **209**, 1952. |
| *Muscidae* (= *Anthomyiidae*) | —, Genera Ins. **205**, 1937. |
| *Hippoboscidae* Melophaginae | Bequaert, J., A Monograph of the Melophaginae, or keds flies, of Sheep, goats, deer and Antelopes. Ent. Amer. **22**, 1—220, 1942. |

Die vorstehende Übersicht verfolgt den praktischen Zweck, den Benutzer über diejenigen zusammenfassenden Arbeiten zu informieren, mit deren Hilfe er sich einen Überblick über den Artenbestand und die Verbreitung einer ihm ferner stehenden Insektengruppe verschaffen kann. Daher sind nur Kataloge, Monographien oder Revisionen ganzer Insektengruppen (im allgemeinen von der „Familie" an aufwärts) aufgeführt, Arbeiten, die sich auf ein einzelnes Faunengebiet beschränken aber nur ganz ausnahmsweise aufgenommen worden. Grundsätzlich sind nur die zuletzt erschienenen Arbeiten aufgeführt, so daß die Auswahl der berücksichtigten oder weggelassenen Arbeiten keinerlei Werturteil einschließt. Ebensowenig will die vorstehende Übersicht zu sachlichen Fragen der Systematik oder der Nomenklatur Stellung nehmen. Obwohl die Abgrenzung der höheren Gruppen möglichst nach den in Kapitel I und II dargelegten Gesichtspunkten durchgeführt wurde, ist im einzelnen sehr oft ziemlich willkürlich verfahren und manchmal — z. B. in Anlehnung an umfassende Katalogwerke — eine Gruppierung und Benennung der systematischen Einheiten benutzt worden, die einer strengen Kritik zweifellos nicht standhalten kann. Die vorstehende Übersicht kann also über den angestrebten praktischen Zweck der Orientierungshilfe hinaus keinesfalls bis in Einzelheiten hinein als Darstellung des „derzeit geltenden" oder gar als Wiedergabe des von den Autoren bevorzugten „Systems der Insekten" gelten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.1-85