

Handlirschia Gelasii nov. gen. et spec.

aus dem Schaumkalk Frankens.

Von

Otto M. Reis.

Mit 1 Tafel.

Handlirschia Gelsell nov. gen. et spec.

aus dem Schammkalk Frankens.

Von

Otto M. Reia.

Mit 1 Tafel.

Durch das freundliche Vertrauen des Herrn Paters Gelasius Kraus vom Gymnasium zu Münnerstadt wurde mir ein im Schaumkalk daselbst gefundenes, ihm überbrachtes und von ihm mit richtigem Gefühl als Seltenheit aufbewahrtes Fossil zur Deutung und Bestimmung überlassen; obwohl ein Fragment, ist das Fossil bei seinem sonst ganz vorzüglichen Erhaltungszustand der Oberfläche in vielen Einzelheiten in mehr als nur einer Hinsicht von Anziehung und von Wichtigkeit. Wenn nun auch seine systematische Einordnung und die anatomische Deutung der Nerven nicht geringe, aber doch wohl überwindliche Schwierigkeiten bieten, so besteht, wie aus Nachfolgendem hervorgehen wird, eine vielfache sachliche Verpflichtung, sich eingehendst mit dem sehr interessanten Objekt zu beschäftigen.

Ich benenne die Gattung, die durch dieses Fossil gekennzeichnet wird, nach dem Verfasser des höchst verdienstvollen Werks, des Handbuchs der „Fossilen Insekten“, Anton Handlirsch in Wien¹⁾; die Art sei dem früheren Besitzer des Stückes, Herrn Pater Gelasius Kraus, der es mit Zustimmung seiner Vorgesetzten der Palaeontologischen Sammlung des Staates in München überlassen hat, dankbarst zugeeignet.

I. Übersicht über den Erhaltungszustand.

Das in Fig. 1 im Abguß dargestellte Fragment sieht im Original (Fig. 2) etwa aus wie das Stück einer Schwanzflosse eines Fisches, dessen axial verdickte Strahlen durch feinste Längsfurchen von einander geschieden, sich doch zu einer enggeschlossenen Fläche zusammenlegen; diese Strahlen, könnte man meinen, seien für sich aus einer Anzahl ebenso durch feinste Furchen separierter Querglieder in Form von plattig-schuppenartigen Gebilden zusammengesetzt.

¹⁾ Vgl. Die fossilen Insekten etc. Leipzig, Engelmann 1906—1908, ein Werk, welches den Palaeontologen ermöglicht, nunmehr selbständig wichtige entomologische Gegenstände zu bearbeiten.

Der diese Formen zeigende flache Körper liegt nun wie ein selbständiges Petrefakt auf der bräunlichen, luckig-porösen Schaumkalkunterlage auf; seine Substanz sieht in ihrer dichten, glatten und jeder Skulptur, jeder Porenmündung etc. entbehrenden Oberfläche, endlich in ihrer dunkelgrauschwarzen Farbe aber durchaus nicht wie „Knochen“ aus! — Bei näherem Zusehen erkennt man auch, daß die fragliche Versteinerungsmasse über den völlig unverletzten Teil des Hinterrandes hinausreicht und daß die allerdings nur schmal erhaltenen Bruchflächen außerhalb des Bereiches der organischen Form ganz genau die gleiche Beschaffenheit haben wie jene innerhalb. Die mikroskopische Prüfung der Masse ergab nun auch, daß sie nicht organischen Ursprungs ist, sondern aus einem sehr fein sedimentierten Kalk besteht.

Somit ist das Formenbild die Folge eines Abdrucks im Schlamm, der eine Lage sehr gleichmäßigen und feinkörnigen Kalkes erzeugte, wie solche in beiden Schaumkalkbänken als dünne Einlagerungen nicht selten sind. Die relativ dünne Kalklage ist um den vorliegenden Fossilabdruck herum, teils bei der Absprengung im Steinbruchbetrieb, teils, wie noch erkenntlich, durch Präparation weggeschafft worden.

An Stelle des oben skizzierten Bildes zeigt nun der hergestellte Abguß als Positiv ein Netz von feinen erhöhten Leistchen, die in faltenartigen Längserhöhungen und -vertiefungen längs- und quergestellt sind; sie bilden eine ziemlich regelmäßige, nach einer sehr gut ausgeprägten Randlinie hingerichtete und dort feinstens endigende Verzweigung.

Hiermit hat man nun das Relief des regelmäßigen Faltenflügels eines Insektes mit Längs- und Queradern und einer deutlichen Aufwölbung der die Adermaschen verbindenden Flügelmembran (vgl. Fig. 1).

2. Allgemeine Charakteristik des Geäders.

Zuvörderst sei bemerkt, daß die eigentlichen, als Längsadern zu deutenden fadenartigen Linien in ihrer Dicke in keinem Verhältnis stehen zu der Tiefe der konkaven Einfaltungen, daß die Queräderchen im Verhältnis zu den zwischen den aufgeblähten Membranfacetten liegenden Vertiefungen stärker sind, als die Längsadern zu den konkaven Falten. Andererseits erscheinen die Rücken der sämtlichen konvexen Falten, in deren Mitte die Adern verlaufen, noch für sich verbreitert und „versteift“. Alles dies spricht dafür, daß nicht die Adern die eigentlichen Stützen des Flügels sind, sondern daß diese durch die Faltungen und Verstärkungen der Flügelmembran geschaffen sind, welche allerdings den Verlauf der Adern einhalten (über Einzelheiten vgl. unten).

So gleichmäßig fein die Ader- und Faltenverzweigungen auf den linear-gestreckten Hinterrand des Flügels auslaufen, so zeigen sich doch im Innern des Geäders und Faltenwerks in der Richtung nach der leider nicht erhaltenen Flügelwurzel hin stärkere Unterschiede. — Es fallen insbesondere zwei recht breite konkave Falten auf, deren Tiefenaxe mit der eigentlichen Ader besonders bei der hinteren von beiden stark nach vorne verschoben ist; es entsteht hierdurch in ihr ein vorderes schmales und ein hinteres breiteres Längensegment mit Queräderchen. — Die hinter der letzteren herziehende konvex liegende Ader läuft in beiden Fällen in ununterbrochener, schwach nach vorne konvexer Bogenlinie nach dem Hinterrand. Die zunächst dahinter folgenden Längsadern sind nun zu dieser Stammader oder Stammfalte als wirkliche Verzweigungen oder zweigartige Angliederungen zugeordnet und laufen nun, nur etwas steiler, in ähnlicher Konvexität nach dem Hinterrand. Während nun alle an diesem auslaufenden, noch so schwachen Fältchen, wirkliche Gabelabzweigungen sind, können die innerhalb der äußersten Abzweigungen an den beiden Hauptstämmen selbst sich anschließenden Längsfalten nur „zweigartig“ genannt werden; sie konvergieren im Sinne einer Abzweigung nach dem Hauptstamm, haben aber kein Auslaufen ihrer Faltenfirste auf dem First der Stammesfalte. Wenn so diese Teilfalten morphologisch nur zweigartige Falteneinschaltungen sind, so sieht man doch wie sie nach innen, hinten oder auch außen zu in wirkliche Faltenverzweigungen, zuletzt sogar in gleichwertige Faltengabelungen übergehen; die „Einschaltung“ ist somit wohl aus der „Verzweigung“ abzuleiten. Entsprechend unserer obigen Bemerkung, daß die Faltenbildung sich an die Aderung halte, ist nun in dieser Hinsicht zu betonen, daß die eigentliche Ader in nahezu sämtlichen Fällen im Sinne einer unveränderten Verzweigung nach der Hauptader sich einbiegt und in sie einmündet, so daß man bezüglich der Falteneinschaltung nur von einer sich steigernden „Abdrängung“ der Seitenfalten von der Hauptfalte sprechen kann, die wohl als eine Folge der Verstärkung dieser letzteren anzusehen ist.

Als Begleiterscheinung dieser Abdrängung können auch die hier auftretenden, oft eigenartig verzerrten und verzogenen Membranzellen betrachtet werden, welche Umbildung sich sogar durch die wirklich noch bestehende Aderabzweigung auf die jenseitige Fläche der Stammesfalte fortsetzt und erkannt werden kann; hier zeigen sich unregelmäßige Aderteilungen und Anastomosen in den Queradern, das heißt unregelmäßige Einschaltungen und Teilungen der Membranzellen.

Wirkliche Längsschaltadern, d. h. solche, welche von einer richtigen Querader möglichst rechtwinkelig so abstoßen, daß kein Teilstück dieser nach

Richtung oder Stärke als Stammesfortsetzung der Längsader gelten kann, liegen bei unserem Fossil nur in den konkaven Falten und entspringen meist von einer verzerrt rhombisch oder auch trapezoidisch gestalteten Winkelzelle, welche im Scheitelraum einer wirklichen Konvexen-Verzweigung gelegen ist.

Trotzdem also die reichgegliederten Aderkomplexe auch wirkliche Einschaltungen aufweisen, so sind diese doch durch tatsächliche Verzweigungen derart eingeschlossen und zusammengefaßt, daß die natürlichen Adereinheiten sofort ins Auge springen, was für deren Deutung von größter Wichtigkeit ist.

3. Deutung des Nervengeäders.

Als Costa bezeichne ich jene dicke Ader am oberen Rande des Flügel-torsos, welche auf einer flachkonvexen Auffaltung liegt, deren Außenhälfte sehr schmal ist (vgl. *c* in Fig. 3); es zeigt sich hier umgekehrt mit einer Verringerung der Konvexität eine Verdickung der eigentlichen Ader, welche nun die stärkste des ganzen Fossilrestes ist. — Daß hier der Vorderrand des Flügels sehr nahe liegt, geht schon daraus hervor, daß die hinter der Ader folgenden Transversalnerven, die in ziemlicher Stärke nach der Flügelwurzel geneigt entwickelt sind, breit auseinanderstehen; hiermit zusammen hängt eine starke Spannung der Membran an dieser Stelle und die Entwicklung einer vorderen schwächeren und hinteren stärkeren „Begleitleiste“, welche sich an die benachbarten Längsadern engstens anlegt. An den Verlauf der Quernerven legt sich ebenso von beiden Seiten her eine feine Kantenerhebung an, welche vorne und hinten zusammengeschlossen den Nerven selbst nicht mehr in der entstandenen Vertiefung herausblicken läßt; auf eine ähnliche Tatsache kommen wir unten zurück! Auf der Außenseite der Costa macht sich ein sehr schmaler, wie rundlich vertiefter Saum bemerkbar, an dessen Außenrand eine sehr feine Längskante (Ader?) verläuft; es scheint dies ein Analogon des sehr wohl erhaltenen Hinterrands des Flügels zu sein, welcher einen ebenso nach oben umgebogenen Verdickungssaum mit einer Längsader trägt (vgl. unten).

Als Subcosta (*sc*, II) halte ich den nächsten Längsnerv, an welchen sich der oben erwähnte feine Zwillingsfaden anfügt; sie läge in einer flachkonkaven Falte, deren eine (vordere) Muldenfläche das oben erwähnte schwach costo-anal gewölbte, großzellige Längsband bildet, deren andere Fläche aber eine größere Anzahl schmalerer, schon stark aufgeblähter Membranzellen trägt; das Verhältnis zwischen beiden ist 5:8 Zellen auf die gleiche Länge.

Die letzterwähnte Fläche ist zugleich die Vorderfläche einer sehr starken und breiten Auffaltung, welche ich als dem Radius (*r*, III) angehörig deute, deren

Hinterfläche bis zum Flügelrand erhalten ist; die ganze distale Verzweigung fehlt bis auf einige schwache periphere Reste. Was von dem der Flügelwurzel genäherten Teile vorliegt, zeigt deutlichst den Beginn einer Zweiteilung, nicht nur in zwei Faltungsfirsten, von welchen der hintere, schmalere schärfer und höher ist, sondern auch in einer auf eine Einschaltung von zwei Längsadern hinauslaufenden Aderteilung und Zellvermehrung. Dies und die Winkelgröße des Gabel weisen im Verein mit der schon nicht unbeträchtlichen Entfernung der Gabelungsstelle von der vermutlichen Spitze des Flügels auf eine nicht geringe Verzweigung in dem Sektor, welcher zwischen dem vorderen und hinteren Gabelarm gelegen ist; vor letzterem, welcher in ununterbrochener, nach hinten verzweigungsloser Bogenlinie nach dem Hinterrand zieht, bemerkt man hier noch drei nach vorne, d. h. nach diesem Sektor-Innenraum zu gerichtete, kleinere Zweige, wie wir sie in vollständiger Erhaltung an dem nächsten Sektor gleich besprechen werden.

Das Zwischengeäßer gibt in dem erhaltenen Teil des Winkelraums von Radius und Radius sector zu einigen Bemerkungen Anlaß; im Scheitel ist die Aderung noch etwas undeutlich. Es lassen sich, soweit die Quersellen den Gabelungswinkel noch einheitlich überbrücken, am Fossil selbst eigenartige kleine und flache trichterartige Vertiefungen inmitten der Zellmembranen erkennen, welche in der Mitte eine noch kleinere Pustel tragen; im Positiv erscheinen kleine warzige Erhebungen mit einem kleinen Loch. Solche Wärrchen werden auch bei den Palaeodictyopteren *Homoioptera* und *Rhabdoptilus* (vgl. Handlirsch, l. c. Taf. X Fig. 19 und Taf. XI Fig. 1—2) erwähnt; es sind dies Gattungen, bei denen das Quergeäßer nicht wie sonst kleinzellig ist. Man darf wohl hieraus auf einen Besatz mit kleinen Schutz- oder Schmuckgebilden schließen (vgl. unten Näheres), wohl auch darauf, daß man es mit der Oberseite eines Flügels zu tun hat.¹⁾

Nach außen von dieser Region mit den Wärrchen setzt mit der Verbreiterung des Winkelraumes auch eine Teilung der Quersellen ein; hiermit erkennt man den Beginn einer vorderen konvexen und einer hinteren konkaven Längsschaltader.

Die Queradern der Hinterfläche der Rad.-sect.-falte sind ebenso dicht gestellt und gestaltet wie jene der Vorderfläche, soweit sie erhalten ist; nach der konvex zum Hinterrand gerichteten Umbiegung der Ader zu werden die Membranzellen, die hier auf dem Stamme senkrecht stehen, etwas breiter.

¹⁾ Nach dieser Seite waren also die Zellmembranen konvex aufgebläht und der Hinterrand des Flügels emporgebogen. Diese Orientierung wird auch dadurch bestätigt, daß einer der konkaven Falten am hinteren Flügelrand ein einspringender Winkel entspricht (vgl. S. 666).

Als Medialis (*m*) ergibt sich darnach der gesamte Komplex von der zunächst konkav liegenden Ader (IV) bis zu der durch eine noch etwas breitere Einfaltung bezeichneten konkav liegenden Ader (VI), deren Auslaufen auf den Hinterrand durch eine schwache Einziehung daselbst (einspringenden Winkel) gekennzeichnet ist; es ist der Komplex, der aus der großen mittleren Gabelung eines starken einheitlichen Stammes am Bruchrand des Fragments entspringt.

Der vordere Aderzweig hat einen ununterbrochenen Bogenlinienverlauf, auf welchen vom Hinterrand her sechs Abzweigungen auslaufen, welche weniger dem Aderkonnex als der Falte nach als „Einschaltungen“ zu bezeichnen wären; von diesen bleibt eine, die zweite von außen, einfach, drei weitere teilen sich einmal, die hinterste zweimal, und zwar alle erst dem Rande genähert; diese Endzweige bilden am Rande ein gleichmäßiges Auslaufen feiner Fältchen, welche sich natürlich verschmälern und verflachen.

Der hintere Aderzweig der Medialis gabelt sich ungefähr in der Mitte; sein vorderer Gabelarm zeigt vier einseitig nach hinten gerichtete Abzweigungen, durch welche die Bogenlinie des Stammes geringe Knieabbiegungen erhält; sein hinterer Gabelarm teilt sich nun 2—3 mal in fast gleichmäßigen Verzweigungen (die dritte findet an der hintersten Verzweigung statt), durch welche sowohl vorne wie hinten die Bogenlinie der Adern durch stumpfwinkelige Achselbuchten unterbrochen ist.

Wie diese Verzweigungskomplexe von zwei Hauptachsen von *m* abgehen, so sind sie auch in auffälliger Weise von einander getrennt durch eine von dem Gabelscheitel bis zum Flügelrand laufende, in breiter Einfaltung konkav liegende Ader. Diese Ader, die nach dem Rand zu sich verdünnt und dort durch die auslaufenden Queräderchen zickzackförmig geknickt ist, erscheint als die typischste „Schaltader“ des erhaltenen Teils des Flügels. Sie entspringt etwa von der siebten der unpaaren Queradern im Winkel der Hauptgabelung; diese Querader erhält so durch die Angliederung der Schaltader einen nach innen stumpfwinkeligen Knick (die Membranzelle wird fünfeckig). Dieser Knick ist auch bei den übrigen mehr peripher liegenden Schaltadern nur etwas weniger stumpfwinkelig; da aber hier die Abzweigung meist schon von der ersten Querader im Gabelungswinkel stattfindet, so entsteht eine verzerrt rhombische Winkelzelle.

An den erwähnten „falschen“ Einschaltungen bzw. den eingeschalteten Zweigfalten ist diese Winkelzelle meist verlängert und verzerrt, welche Unregelmäßigkeit auch an den Zellen auf der anderen Seite der Abzweigung zu bemerken ist. Auffällig ist auch, daß alle jene nach hinten gelegenen Abzweigungen sich auch in etwas unregelmäßigen Abteilungen und Aderverzweigungen der Querzellen vor den betreffenden Stämmen oder Stämmchen kundgeben.

Es ist noch übrig, einiges über das distale Geäder bis zum Flügelrande zu sagen, was zugleich auch für den noch nicht im einzelnen gedeuteten Teil des Hauptgeäders zu gelten hätte.

Die Queräderchen sind in den konkaven Längsfalten durch die Längschaltadern in zwei ungleichbreite Reihen (Längssegmente) gestellt, da jene nicht ganz in die Mitte der Konkavität, sondern etwas nach vorne verschoben sind; die im allgemeinen kürzeren vorderen Äderchen (bzw. Membranzellen) stehen senkrecht auf ihren zugehörigen vorderen Stämmchen, während die meist längeren hinteren sich mehr parallel der Körperachse oder senkrecht zum Flügelhinterrand zu stellen streben. Die Membranzellen sind ausnahmslos durch verhältnismäßig dichten Stand der Queräderchen stark querverlängert und immer nach außen (oben) gebläht (vgl. S. 665 Anm.); dies gilt sogar für die kleinsten, mehr quadratisch gestalteten zunächst des Hinterrandes.

Wir haben oben erwähnt, daß die Hauptaderstämme eine breite Versteifung aufweisen, welche darin besteht, daß zugleich mit einer steileren Aufbiegung der seitlichen Faltenfläche eine Verbreiterung des Rückens der Falte eintritt (Fig. 5—7); diese ist nicht etwa die Folge irgend eines späteren Druckvorgangs, sondern ist als ursprünglich durch eine (auch bei rezenten Flügeln beobachtete) mit ihr eintretende J -förmige seitliche Ausbiegung des queren Aderverlaufs gekennzeichnet. Gegen den Rand des Flügels ist auch in den konkaven Fältchen eine solche durch die Flügelmembran verursachte schwache Versteifung zu bemerken, so daß eine gewisse, wenn auch nicht vollständige Gleichmäßigkeit auch hier ausgedrückt ist. Eine Ungleichheit in den konvexen und konkaven Falten zeigt sich aber hier doch darin, daß die ersteren statt einer Aderkonvexität auf dem breiten Aderrücken eine entsprechende feine Rinne (Fig. 7) aufweisen, die sich im Negativ des fossilen Objekts an einem feinen medial gelegenen Wulststreifen zu erkennen gibt. Die Erscheinung ist im Negativ des Originals besser zu studieren als im Positiv der künstlichen Abgüsse, welche die wie in Erz gegossene Feinheit des Fossils nicht wiedergeben können.

Diese an allen auf den Hinterrand auslaufenden Adern gleichmäßige Merkwürdigkeit verlangt eine gesonderte Ableitung und Deutung, weil auch am Vorderrand und am Postkostalfeld Ähnliches beobachtet wurde. Die erwähnte Versteifung äußert sich in einem entweder nach vorne oder auch nach hinten etwas über die Membranfelder überhängenden Rand, so daß zwischen der mittleren Ader und dem Versteifungsteil eine Senke entsteht; diese Senke vertieft und verbreitert sich z. B. auf der Vorderseite der Hauptfalte von *m* nach dem Flügelrand zu und rückt mehr und mehr nach der eigentlichen

Ader, welche sich verdünnt und zuletzt verschwindet; so zeigt sich endlich auf allen randlichen Verzweigungen und konkaven Einschaltungsfältchen eine mediane Rinne, welche an dem Randnerven abstößt. Wie nun dieser Sammelrandnerv die Vereinigung sämtlicher erhabenen Nerven der konkaven Falten ist, so scheint auch eine Einigung aller jener auf ihn auslaufenden Rinnen dadurch gegeben zu sein, daß der gesamte hintere Flügelrand sich nach oben umbiegt, wodurch jener Sammelnerv also in einer nach oben offenen Randrinne liegt; es ist dies eine analoge, lediglich durch die Flügelmembran gebildete Versteifungsvorrichtung des Flügelrandes.

Das beschriebene Verschwinden der konvex liegenden Ader ist vielleicht dadurch unterstützt, daß die Ader hier auf der Unterseite des Flügels stärker vortritt, wie ja ein völlige Kongruenz der oberen und unteren Flügelplatte durchaus nicht die Regel ist. Auch am postkostalen Längsband wurde (S. 664) ein ähnliches stellenweises Verschwinden der eigentlichen Quernerven erwähnt.

Hinter der oben beschriebenen Verzweigung von *m* liegt in der konkaven Falte eine Ader (VI), welche morphologisch völlig jener (IV) gleichwertig ist, welche hinter *rs* den Beginn der Medialis bezeichnet; es ist dies der vordere ungeteilte Ast des Cubitus, hinter welchen die Hauptfalte des Cubitus sich erhebt; auf diesen laufen nun genau so von hinten außen her die Verzweigungen des Cubitus aus wie auf der vorderen Hauptfalte der Medialis die zugehörigen Zweige. Die Hauptfalte des Cubitus hat auch den gleichen ungeknickten, konvex nach vorne gebogenen Verlauf, den breiten Versteifungsrücken, auf welchem die eigentliche Ader nur einen recht geringen Raum einnimmt. Der dachförmige Abfall der Falte nach vorne ist ebenso flacher und viel breiter als der viel steilere hintere Abfall. Die Trennung dieses Faltenkomplexes vom vorhergehenden ist ungleich auffälliger als die der Medialis vom Radius.

Von vier vorderen zweigartigen Falteneinschaltungen auf der Hinterseite des Faltenstammes ist die hinterste auch der Aderverbindung nach eher eine Einschaltung (Fig. 5) zu nennen. Wie die beiden unvollständigen dahinter folgenden Adern zu deuten sind, ob die erste sich noch mit dem Hauptstamm verbindet, ob die zweite schon den Beginn der Analis kennzeichnet, das ist leider nicht zu entscheiden; jedenfalls ist noch mit einem nicht unbeträchtlichen Teil des Flügels nach der Wurzel zu hier ebenso zu rechnen, wie am distalen Ende des Fragments nach der Flügelspitze zu.

Bemerkenswert ist die nach hinten eintretende Verflachung der Faltungen und die hiemit auftretende Verringerung der Längenunterschiede der

mehr in medial gelegener konkaver Längsader zusammentreffenden Membranzellen. Auffällig ist die starke Verbreiterung der hintersten konkaven Falte, deren Längsader schon möglicherweise ein vorderer ungeteilter Zweig (VIII) der Analis ist.

Die distalen Partien des Flügels verhalten sich hier wie bei der Medialis; auf den Rand stoßen auch hier ziemlich gleichmäßig verlängerte Zellen nahezu senkrecht auf. Überall zeigt sich auch die erwähnte Rinne.

Die mechanischen Momente in der Adergestaltung.

In der bei Insektenflügeln ja weit verbreiteten, aber bei *Handlirschia* besonders stark ausgeprägten alternierenden Längsfaltung der Flügelmembran nach konvex und konkav liegenden Adern tut sich nicht nur eine sagittale (costo-anale) Verschmälerung des Flügels kund, sondern es kann darin auch eine Verstärkung im Zusammenhalt des Adernetzes in Hinsicht auf eine etwas ausgreifende Verlängerung des Flügels erkannt werden. Es zeigt sich hierin das gleiche mechanische Prinzip, das die Faltung und Nervatur der Blattflächen der Pflanzen beherrscht. Man erinnere sich, daß ein in Längsfalten gelegtes Papier als improvisierter Fächer zum Luftfächeln gegen quere Abknickungen viel besser gesichert ist als ein flaches ungefaltetes Blatt, dem man andernfalls eine starke nach unten konkave Wölbung geben müßte; letztere wird indessen beim Insektenflügel auch erstrebt und äußert sich auch bei *Handlirschia*.

Für *Handlirschia* ist nun besonders zu betonen, daß die eigentlichen Adern an einer Faltenverstärkung sehr geringen oder keinen Anteil haben, daß dagegen die Membran des Flügels eine besondere Rolle bei der Versteifung und Verbreiterung der konvexen Falten spielt, dadurch daß in den im Sinne einer nach unten konkaven Krümmung an und für sich steif aufgeblähten einzelnen Zellenmembranen die einfache Aufblähung in den nebeneinanderliegenden Zellen streifenweise unterbrochen ist und so durch verminderte Aufblähung und gemeinsame Änderung des Neigungswinkels zu seiten der Adern eine summarische Kantenwölbung oder Biegung ohne irgend welche Beteiligung der Adern selbst hervorgerufen wird. Zu diesen Versteifungen, die wir schon erwähnten, gehört auch die S. 667 ausführlich behandelte Tatsache, daß der Innenrand der Versteifungsbänder (bzw. der Membranen selbst) gegen die Ader sich emporhebt und mehr nach dem Hinterrand zu von beiden Seiten nach innen vorrückt, so daß gegen den hinteren Flügelrand hin an der Stelle des erhabenen Aderfadens auf dem Faltenfirst eine feine mediane Rinne auftritt. Eine weitere Erscheinung dieser Verstärkungstendenz ist die verdickte Empor-

biegung des hinteren Flügelrandes, in der wie in einer Halbrinne die Randsammelader verläuft.¹⁾

Zum Verständnis dieser Differenzierungen ist die Annahme berechtigt, daß die Flügelmembran schon an und für sich zäh und dickhäutig oder pergamentartig gewesen, daß sie zu zonaren oder streifigen Verstärkungen geeignet und geneigt war; dies wäre eine allgemeine mechanische Vorbereitung des Flügels zur Widerstandsfestigkeit, neben welcher aber auch noch speziellere Eigenheiten in der Architektur des Faltenbaus von Interesse sind.

Wir sehen in erster Linie die stärksten Faltenerhebungen zwar nicht unmittelbar, aber naturgemäß doch nahe am Vorderrand des Flügels zusammengedrängt; wir sehen hiermit zusammenhängend in costo-analer Querlinie (senkrecht zum Hinterrand) mit verhältnismäßig geringerer Faltungshöhe auch breitere konkave Längsfelder auftreten; hier erreichen die Falten eine stärkere Konvexität erst mit der Annäherung an die Flügelwurzel.

Bei den vorderen konvexen Falten erkennt man eine flachere Vorderseite und eine steilere Hinterseite; erstere ist breiter, letztere schmaler. Dies läßt sich auch dadurch kennzeichnen, daß man sagt: je eine konkav liegende Ader sei fast senkrecht unter die konvexe Ader wie zu deren eigenem Schutz weiter nach vorne verschoben. Die Queradern bzw. deren Zellen der steilen Fläche stehen offenbar zur Stütze der tiefen Faltenader auf der versteiften konvexen Ader senkrecht, während jene der flacher nach vorne geneigten Faltenflächen sich mehr in der Flugrichtung und senkrecht zum Hinterrand einstellen; erstere Stellung ist eine Sicherung gegen die beim Flug auf die Flügelfläche von unten her möglichen Verbiegungseinwirkungen; letztere Einstellung sichert die konvexen Längsadern gegen Verbiegungen vom Vorderrand her. — Alle diese Verschiedenheiten zwischen Vorder- und Hinterseite der Falten gleichen sich nach dem Hinterrand und nach der Analregion aus.

In der Gabelung des Radialkomplexes zeigt sich indessen gegenüber jener dahinterliegenden der Medialis schon deutlich die Beeinflussung durch die Nähe des Vorderrandes des Flügels, da die vordere Gabelfalte jenes breiter und stumpfkantiger als die hintere wird, wobei sie sich auch etwas nach vorne senkt.

Mit dieser bemerkbaren Neigung (Gefälle) der äußeren Flügeloberfläche nach dem Vorderrand zu stimmt auch die ganz geringe Aufbiegung von der Subcosta nach der Costa, woselbst die Queraderung für die Randlage in hohem

¹⁾ Ähnliches zeigen die Queradern des Costal-Subcostalfeldes; auf gleichen Zweck hinaus laufen auch die „Begleitleisten“ der Costa, Subcosta und des erhaltenen proximalen Teiles der Tiefenader hinter dem Radius sector und jener hinter der Medialis, allerdings bei der letzteren in sehr zarter Entwicklung.

Maße charakteristisch ist, wie auch eine Verdickung der Costalader selbst in umgekehrtem Verhältnis zur Verringerung der Auffaltung hiemit übereinstimmt.

Wenn so der Vorderrand des Flügels zum Durchschneiden der Luft wohl eingerichtet und gestärkt ist, so wirkt in gleichem Sinne die Verflachung der breiteren Vorderflächen aller konvexen Längsfalten halbkeilartig; in diesem Sinne sind auch zur Verringerung der Widerstände auf diesen flacheren und breiteren Flächen die stark verlängerten, aber ziemlich dicht gestellten Adern und Zellen in der Flugrichtung eingestellt. Dagegen mag durch die Widerstände an den steilen Flächen der Falten von der vorderen Unterfläche der Flügel her eine Einwirkung zu drehenden Bewegungen gegeben sein (vgl. unten S. 671). Hierbei zeigt sich auch die Konkavität der unteren Flügelfläche.

In der Tendenz dieser gesamten Ausgestaltung liegt auch die Verstärkung des vorderen konvexen Zweiges der Medialis und des Cubitus; an diesen in ununterbrochener, bogenartig gespannter Krümmung verlaufenden Stammfalten fehlen alle Verzweigungen nach vorne, während die letzten und hintersten Verzweigungen der hinteren Gabelfalte der Medialis sich fast gleichmäßig nach vorne und hinten vorspringend gabeln.

Wenn sich so in allen Einzelheiten eine gleichheitliche Differenzierung in der Orientierung nach vorne bzw. hinten zur Erleichterung der Flugtätigkeit und zur Stärkung eines verlängerten und verschmälerten Flügels zu erkennen gibt, so stimmt hiermit die ganz außergewöhnliche Streckung des Hinterrandes selbst. Nirgends findet sich bei Schnellfliegern im Tierreich eine rundlich konvexe Ausbiegung des Hinterrands des Flugorgans; bei solchen findet sich vielmehr die Hauptwirkung auf die konvexe Vorderrandgestaltung gelegt; der Hinterrand ist deswegen gestreckt oder gar konkav eingebuchtet; er hat keine eigene Funktion. — Bei Betrachtung der Faltenlinien von *Handlirschia* kommt man zu der Ansicht, daß der Hinterrand wohl auch konkav gestaltet wäre, wenn ihm nicht durch eine besondere Versteifung noch eine Funktion, die der Sicherung des Längszusammenhangs der verdünnten Hinterregion des Flügels, gegeben worden wäre. So laufen auch die randlichsten Zellen in gleichmäßig verlängerter Form senkrecht auf diesen „gespannten“ Hinterrand aus.

Zwischen ähnlich gesichertem Vorderrand und Hinterrand erheben sich so die Hauptfalten zu einer nach unten gewendeten Konkavität, welche Konkavität das postcostale Band in Gesamtheit und alle Zellmembranen im kleinen nachahmen. Wenn ich auch dies im Sinne der Stärkung gegen quere Abbiegungen (vgl. oben S. 669) auffasse, so will ich nicht verkennen, daß im einzelnen durch die besondere Ausgestaltung der Falten (vgl. Redtenbacher) auch eine gewisse Drehung des Flügels um seine Längsachse möglich sein wird.

Da nun im allgemeinen jede Fortbewegungsmöglichkeit auf der tatsächlich gewordenen Überwindung von vorhandenen Bewegungswiderständen beruht, so sind jene Verstärkungsvorrichtungen die wichtigsten, welche mit der zum Zweck der Überwindung jener dienlichsten Form auch zugleich die höchste Sicherung gegen die dabei möglichen Schäden verbinden, wie bei *Handlirschia*.

Morphologische und physiologische Kennzeichnung der Architektur des Flügels.

Wir sehen im Gesamtbild des Faltenwurfs des erhaltenen Flügels und in seinen Einzelheiten eine Neigung, die Hauptverstärkung des Baus nach vorne zu verlegen und die nächstliegenden Teile daran von hintenher zweigartig anzugliedern, die Angliederungen von der Vorderseite her aber vollständig auszuscheiden; die Bezeichnung eines solchen Flügelbaus würde man nach dem naheliegenden Vergleich mit der Terminologie bei Fischflossen als uniserial wählen müssen, die Lage der Achse wäre propterygial, die Lage der Verzweigung wäre postaxial zu nennen. Ein großer Teil der Insektenflügel ist nach Aderung und Faltung uniserial gebaut und zwar mit propterygialer Flügelachse, welche in der Hauptsache summarisch durch Costa, Subcosta und Radius gebildet wäre. Der Insektenflügel ist nun eine völlige Einheit, während die Fischflosse aus zwei Teilen verschiedener Entstehung besteht: aus einem reichlicher und für sich beweglichen, äußeren Strahlenskelet und einem inneren mehr als Ganzes bewegten Trägerskelet, die sich aber beide zu einheitlicher Wirkung zusammensetzen. In der überwiegenden Zahl der Fälle ist die Achse des Innenskelets bei den Fischen metapterygial, wenn auch in einer ebenso überwiegenden Masse die mechanische Achse des sog. äußeren Skelets sich gleichzeitig zu propterygialer Lage (besonders bei Fischen mit knöchernem Außenskelet) entwickelt; dies gilt nicht nur für die Flosse im ganzen, sondern auch für mehr oder weniger selbständige Einzelkomplexe von Strahlen im Innenbau des Flossenlappens.

Gleichzeitig propterygiale und metapterygiale Achsenbildung in dem mechanischen Stützsystem der Flügelfläche haben auch manche Insektengruppen, wie z. B. manche Neuropteriden (wo der Radius sector sich sehr stark verbreitert und Medialis und Cubitus eine hintenliegende Achse bilden) oder manche Mantoideen, wo die Hinterflügel deutlichst zwei dynamische Achsen im Geäder besitzen.

Die Neuropteriden zeigen auch den Übergang zu völlig biserialen Typus, da sich hier stellenweise eine starke, nach dem Vorderrand gerichtete (praeaxiale) Verästelung von der Subcosta aus entwickelt und die erwähnte metapterygiale

Achsenbildung verschwindet, d. h. ihre Zweigbildung jener postaxialen des Radius sector gleichgestellt wird. Bei Verlängerung des Hinterflügels zeigt sich hier (vgl. Handlirsch l. c. Taf. V Fig. 14) rein biserialer Bau. Solche Anordnung der Adern zeigen auch gewisse Locustoideen, Grylloideen, Blattoideen (vgl. Handlirsch l. c. Taf. I Fig. 8, 9, 10; Taf. II Fig. 7, 11, 14; Taf. III Fig. 1, 2); es ist von fossilen Formen einstweilen abgesehen.

Einen entschiedenen Schritt zu rein metapterygialer Achse macht z. B. der Vorderflügel der Phasmidengattung *Phyllum*¹⁾ *siccifolium* L. (vgl. auch Handlirsch l. c. Taf. I Fig. 23).

Wir sehen nun bei geologisch alten Insektentypen, bei den Palaeodictyopteren wohl propterygiale dynamische Achse für den ganzen Flügel, für die einzelnen Aderverzweigungen für sich aber, nicht zu verkennen, noch praeaxiale Abzweigungen. Bedenkt man nun, daß bei einer nicht geringen Zahl von Palaeodictyopteren der Radius eher wie ein praeaxialer Zweig der Radialgruppe aussieht und von dieser weg die Subcosta zwar nicht als tatsächlicher Zweig, jedoch in Fiederdivergenz auf den Vorderrand ausläuft (vgl. z. B. Handlirsch l. c. Taf. IX Fig. 6; Taf. X Fig. 13; Taf. XI Fig. 1) und daß die ebenso alten Protoblattiden (vgl. l. c. Taf. XV Fig. 16—22) ganz entschieden biseriale Aderanordnung besitzen, so könnte die Frage aufgeworfen werden, ob auch bei dem Pterygium der geflügelten Insekten der biserialen Aufreihung des ursprünglich in einer Reihe gleichwertiger Trachealelemente veranlagten Organes jene Bedeutung zuzuschreiben sei, welche ein nicht geringer Teil von Ichthyologen und Anatomen der biserialen Flosse der Fische als einen „Archypterygium“ zu erkennen möchte; dies könnte auch vom Flügelbau der *Handlirschia* dadurch gestützt werden, da sich hier ein Extrem propterygialer Achsenbildung und postaxialer Fiederung als eine doch offenbar sekundäre und differenziertere Ausstattung kundgibt.

In Übereinstimmung mit einer von ihm über den biserialen Bau mancher Fischflossen gegebenen Deutung hat nun der Verfasser auch über das Auftreten uniserieller und biserialer Fiederung an den Trachealanhängen lebender und fossiler Ephemeridenlarven²⁾ sich dahin ausgesprochen, daß der uniseriale

¹⁾ Brogniart, Faune entom. de Commeny, 1873, Taf. XXVI Fig. 6.

²⁾ Vgl. Abhandlungen der Senckenb. Naturf. Ges., Bd. XX S. 124 etc. und Rech. géol. le long du chemin de fer de Sibérie, 29. Livr., S. 37. Letztere Abhandlung: Über eine Binnenfauna der Fische in Transbaikalien, deren Druck schon längere Zeit (1906) abgeschlossen wurde, ist erst im Juni 1909 erschienen; ich konnte daher auch den inzwischen erschienenen größten Teil des Werkes von Handlirsch nicht berücksichtigen, das insbesondere bezüglich der von mir l. c. S. 35 Anm., angeschnittenen Punkte vielfach klärende Ausführungen und Tatsachen beibringt. Daß übrigens zur Entwicklung der Flügel und Tracheenatmung für das ursprünglich halb amphibiotisch lebende „Protentomon“ eine durch besondere

und biseriale Bau dieser auch als Beihilfsorgane der Bewegung dienenden segmentalen Anhänge phylogenetisch gleichwertige Abwandlungen eines Urzustandes wären, welche eher physiologisch und biologisch als anatomisch und phylogenetisch verstanden werden sollten; es wurde dargetan, daß der biseriale Bau nicht archipterygial genannt werden dürfe, wohl aber palaeopterygial sei, d. h. in älteren Formationen unter geringer differenzierten Wasserverhältnissen bei älteren Typen bestimmter Körpergestaltung und Bewegungsarten vor dem uniserialen vorwiege. Hiefür sei auch auf die von A. Handlirsch¹⁾ bekannt gemachten permischen Ephemeridenlarven verwiesen, deren Tracheenkiemen auch biserial gefiedert sind, bei denen nun wie bei lebenden Ephemeridenlarven dann auch die biseriale Fiederung an allen drei Schwanzfäden zu beobachten ist.

Bei lebenden Larven läßt sich nun auch erkennen, daß biserial gefiederte Anhänge bei Larven geringerer Beweglichkeit, uniserial gefiederte mit propterygialer Achse bei Larven mit schneller und lebhafter Schwimffähigkeit zu beobachten ist, wie auch sonst bei vielen niederen Tieren biseriale oder „crossopterygoide“ Fiederung von Bewegungsorganen oder Körperanhängen die „Schwebeformen“ charakterisieren. Überall läßt sich auch erkennen, daß der Typus der Fiederung sich dann bei allen Anhängen ähnlicher Funktion wiederholt; so fällt, wenn wir auf die Fische zurückgreifen, ebenfalls auf, daß mit biserial gefiederten oder stark crossopterygoiden Schweb- oder Gleichgewichtssteuerflossen in den paarigen Extremitäten auch meist Homo-(Diphyo-)cerkie im Bau der Schwanzflosse auftritt.²⁾

Wenn wir diese Erörterungen auf *Handlirschia* anwenden, so können wir diese Gattung jedenfalls als einen Schnellflieger und nicht als einen Schweb-

erdgeschichtliche Umstände erzwungene Auswanderung aus dem Wasser und ein zeitlich ausschließlicher Aufenthalt auf dem trockenen Lande, worauf bei Ephemeriden etc. wieder eine Rückkehr der Larven ins Wasser erfolgt sein dürfte, nötig war, das möchte ich ebenso für zu begründen halten, wie Handlirsch zur Erklärung der Holometabolie klimatische Anpassung annimmt, welche besonders nach der permischen Eiszeit tiefgreifende faunistische Unterschiede hervorbrachte. Handlirsch hält auch die Phryganidenlarven mit guten Gründen für sekundäre Wasserbewohner (l. c. S. 1253). Diese Rückkehr ins Wasser mag zu verschiedenen Zeiten und mit verschieden starkem Erfolg bei verschiedenen Typen vor sich gegangen sein; ebenso wie die Anpassung, welche zur Holometabolie führt, polyphyletisch eintreten und verschiedenen Grad der Vollkommenheit erreichen konnte (vgl. l. c. S. 1249).

¹⁾ Handlirsch, Mém. Akad. Petersburg, XVI, 1904 und „Fossile Insekten“, S. 387, Taf. XXXVI Fig. 1719; hier zeigen sich nach Handlirsch auch archaische Merkmale im Kiemenbesatz!

²⁾ Umgekehrt sind sog. Heterocerkie und propterygial verstärkte paarige Flossen miteinander vergesellschaftet; diese sind lebhaft und stoßweise durchschneidenden Bewegungen zu dienen geeignet, seien sie nun propulsatorisch oder lediglich steuernd oder beides zugleich. Gestreckt homo(diphyo)cerke Schwanzflossen zeigen aber das entgegengesetzte Extrem, das der langsam schlängelnden Bewegung, zu welcher biseriale paarige Flossen mehr das Schweb-Gleichgewicht erhaltend beihelfen mögen.

flieger kennzeichnen; propterygiale Lage, Verteilung und Verstärkung der Aderstämme sprechen ebenso hiefür wie der in ganz extremer Weise und sonderbar gestreckte Hinterrand.

Es ist somit auch anzunehmen, daß der fehlende Teil des Flügelgeäders und auch die ganze Flügelform eine dieser Charakteristik entsprechende Gestaltung haben wird; dies ist uns zu einem Restaurationsversuch behilflich, worüber noch einige Worte erlaubt seien.

Nach unsern eben gegebenen Deutungen enthält das in Rede stehende Flügelfragment die 4 bzw. 5 Hauptfelder des aus 5 bzw. 6 Hauptfeldern bestehenden Baus des Insektenflügels; hierzu ist folgendes zu bemerken:

Wie man annehmen kann, daß der widerstandsfähigste und der den beiden Seitenenden am entferntesten liegende mittlere Teil des Flügels sich am ehesten erhalten haben dürfte, so kann auch vorausgesetzt werden, daß bei der seltenen Schönheit der erhaltenen Einzelheiten auch der wichtigste Abschnitt quer durch den mittleren bis proximalen Flügel uns vorliege.

Die Deutung, die wir im Vorhergehenden durchführten, läßt auch nur über den äußersten Teil des Vorderrands und über die Analregion mehr oder weniger kleine Zweifel übrig.

Nachdem wir uns nun über Flügelform, über den Typus des Geäders vergewissert haben, wird es bei der auffällig regelmäßigen Wiederkehr gleichartiger Verzweigungsverhältnisse in 2—3 Adersystemen auch möglich sein, sich über den nicht mehr erhaltenen Rest des Flügels eine, wenn auch subjektive Vorstellung zu bilden. Zu derartigen zusammenfassenden Rekonstruktionsversuchen haben auch moderne Entomologen um so eher gegriffen, wenn es sich dabei nicht so sehr um den Vertreter einer Art, sondern um isolierte Funde von Gattungs- oder Familientypen handelt, besonders aus Formationsgebieten oder Schichtkomplexen mit seltenen Funden, die daher eine um so wichtigere Rolle im Zusammenschluß unserer Kenntnisse spielen müssen.

Das gegebene Bild, Fig. 3, zeigt in dem hell gehaltenen restaurierten Teil die denkbar einfachste Vorstellung von einem Flügeltypus, der durch den *Handlirschia*-Rest repräsentiert sein kann.

Einzelheiten werden nun noch durch das nachfolgende Kapitel erörtert werden. Es sei nur noch bezüglich der physiologischen Kennzeichnung bemerkt, daß, wenn auch nach Redtenbacher und Brongniart die Entwicklung zu höchster Flugtüchtigkeit sich in einer bis zum Verschwinden von konkaver und konvexer Lage der Nerven, ja bis zur Reduktion von Nerven sich steigernden Vereinfachung des Flügelbaues äußert, schon auch eine wohl-

ausgeprägte Bestandsdifferenzierung der Nerven an und für sich (ohne Reduktion) im Sinne der Hebung des Flugvermögens nach Brongniart einwirkt.

Schon das sonst nicht gar häufig bis in die kleinsten Verzweigungen durchgeführte äußerst strenge Alternieren der Längsfalten bei *Handlirschia* darf in dieser Hinsicht angeführt werden, ganz abgesehen von der gleichzeitig nach vorne und nach der Flügelwurzel erkennbaren verschiedenen Wertung der Vorder- und Hinterseiten der Längsfalten, von der Verschiedenheit in der Aufblähung der Zellmembranen etc., was alles auf einen einheitlichen Grundzug der Architektur des Geädernetzes hinweist und eines ohne das andere als etwas Unvollkommenes erscheinen ließe.

Wenn wir nun die äußeren Anzeichen der höchsten Flugfähigkeit, wie wir sie bei lebenden Fliegern zu beobachten Gelegenheit haben, bei diesem so alten Typus weder erreicht finden, noch als erreicht voraussetzen dürfen, so ist hiermit doch die Möglichkeit einer außerordentlichen Flugfähigkeit nicht ausgeschlossen. Man darf hierbei nicht außer acht lassen, daß die andere Seite des Flugvermögens, die virtuelle Seite, die Leistungsfähigkeit eines Typus in dem äußeren Bau der Flügel gar nicht unmittelbar zum Ausdruck kommt, bei Fossilien daher über Zahl der Flügelschläge, über ihre Amplitude und über Ausdauer im Fluge alle Anzeichen fehlen. — Hier darf aber ins Feld geführt werden, daß das alles in günstigstem Umfang vorausgesetzt werden darf, wenn im Bau des Flügels eine bis ins kleinste gehende Ausprägung für solche dem Flug vorteilhafte Momente und der Ausscheidung aller ihm nachteiligen Gestaltungen bemerkt wird; denn das deutet sicher auf eine starke Inanspruchnahme. Zum Schluß sei angeführt, daß *Handlirschia* einen Flügeltypus repräsentiert, der jenem entgegengesetzt ist, den z. B. Brongniart als fächerförmigen bezeichnet, der in breiter und kurzer Ausbildung, mehr als Fallschirm dienend, bei Typen geringerer Flugfähigkeit vorkomme (vgl. l. c., 1893, S. 235).

Unter fossilen Formen kommt nun dem Typus der Schnellflieger jedenfalls der der Megasecopteriden besonders bezüglich des regelmäßigen Faltenalternierens, der Flügelform, des merkwürdig gestreckten Hinterrandes sehr nahe; dieser bis in die Region der Analader linear fortgesetzte Hinterrand verlangt bei einem verhältnismäßig schmalen und langen Flügel eine stielartige Basis des Flügels wie sie auch bei lebenden Odonaten und häufiger bei Dipteren zu beobachten ist. Die Megasecopteriden zeigen aber bezüglich *Handlirschia* im Innern der Flügelkonstruktion sehr verschiedenartige Merkmale: das Fehlen jeglicher Schaltadern und eine bis in die Flügelmitte reichende basale Verschmelzung in den vorderen Hauptadern. Hierin sind wieder die

mit den Megasecopteriden von Handlirsch in nähere Verwandtschaft gebrachten Panorpaten ursprünglicher und zeigen in der Anordnung der hohen Adern viele Ähnlichkeiten mit *Handlirschia*. Ein Unterschied in der Flügelform der Megasecopteriden scheint mir gegenüber *Handlirschia* hervorgehoben werden zu müssen; die Einbiegung des analen Teils des Hinterrandes zum Flügel-„stiel“ nimmt bei jenen oft über die Hälfte der Flügellänge ein; ich vermute, daß dieser Teil bei *Handlirschia* relativ beträchtlich kürzer ist. Diese Ähnlichkeit mit dem Megasecopteridenflügel ist natürlich eine Konvergenz; sie darf aber deswegen betont werden, weil man daraus entnehmen kann, daß auch bei Insektenflügeln ähnliche Wirkungen, ähnliche mechanische Momente bei sehr verschiedenem inneren Bau erreicht werden können, so daß die Annahme nicht gerade zwingend ist, daß gleiche mechanische Ziele notwendig auch auf eine völlige Kongruenz des inneren Baues hinwirken müssen; die Merkmale des letzteren müssen daher systematisch einen höheren Wert beanspruchen.

Wenn die Megasecopteriden nun nach Brongniarts Auffassung in Flügel-form und Reduktion des Geäders sicher gute Flieger gewesen sind, so darf das verhältnismäßig viel reichere Geäder von *Handlirschia* zu dem der Megasecopteriden nicht in Gegensatz gestellt werden, denn es wird darauf ankommen, von welchen Ausgangsgruppen aus die „Differenzierung“ stattfindet. Im Gegenteil dürfte geschlossen werden, daß *Handlirschia* auf Urformen mit reichster Entwicklung an Aderverzweigungen und an Schaltadern zurückzuführen sei, und so die bemerkbaren Reduktionen und Differenzierungen als Kennzeichen hoher Flugtüchtigkeit in sich schließe.

4. Beziehung zwischen Adern und Falten bei den Pterygogenen.

Wir erwähnten oben, daß bei *Handlirschia* die Subcosta in einer konkaven Falte gelegen sei; dies würde nicht nur mit dem gewöhnlichen Verhalten bei lebenden Pterygogenen stimmen, sondern auch mit dem bei fossilen Formen, da, wo es sicher möglich ist, Ober- und Unterfläche der Flügel zu unterscheiden. Ich erwähne hier besonders z. B. Brongniarts *Mischoptera* aus dem Karbon (Faune entom. terr. prim., Taf. XXIX und XXX), *Lambroptychia* (l. c., Taf. XXXV Fig. 7), *Microdictya* (Taf. XXXIX Fig. 1) oder auch Joh. Walthers *Kaligramma Haeckeli* in Jenaische Denkschriften, Festschr. Haeckel, Taf. VIII.

Unter den konkav liegenden Nerven ist die Subcosta die konstanteste und zeigt bei ihrer Erhaltung gewisse Vorbeugungsmaßregeln, daß diese konkave Falte beim Flug nicht nach hinten zusammengedrückt wird. Nach Redtenbacher ist daher die Subcosta entweder nach dem Radius zurück-

geschoben und teils fest der Länge nach auf große Strecken mit ihm verwachsen oder sie ist durch zahlreiche oder verstärkte Transversaladern mit Radius und Costa verbunden (Bändchen der Odonaten).

Fossile Odonaten zeigen hier zwischen Costa und Subcosta näher der Flügelwurzel zwei etwas divergierende verstärkte Quernerven (vgl. z. B. Deichmüller, Mitt. a. d. K. min. geol. Mus. Dresden 1886, Taf. III Fig. 4), welche über die Costa hinaus bis zum Radius reichen; es sind dies Homologien mit der „nodalen“ Endigung der Subcosta, deren quere Verstärkung auch bis zum Radius reicht, sich hier noch den Radius sector angliedert und ihn so sehr verschiebt, daß er als postaxialer Zweig der Mediana betrachtet werden könnte; da aber jenem Verlauf auch die Entwicklung der radialen Tracheenverzweigung folgt, so kann hieran nach Redtenbacher, Comstock und Needham kein Zweifel bestehen (vgl. auch S. 682¹).

In Übereinstimmung mit diesen marginalen Kennzeichen sehen wir bei *Handlirschia* die Subcosta in einer flacheren konkaven Falte und von der Costa (I nach Redtenbacher) durch ein schwach costo-anal gewölbtes Feld mit breit auseinanderstehenden stärkeren Queradern getrennt, deren Membranzellen fast gespannt und nicht wie alle übrigen stark nach unten konkav (nach oben gebläht) sind. Als besondere Merkwürdigkeit gilt hier auch, daß die ganz regelmäßig, aber schwach costo-anal (transversal) gewölbte Membran nach den die Zellen umgrenzenden Adern randlich fein leistenartig verdickt emporgeworfen ist, so daß einerseits die Queradern selbst rückgebildet sind, wenigstens nicht einmal mehr in ihrem mittleren Verlauf und zwar in neuentstandener schlitzförmigen Furche erscheinen, während andererseits neben der Costa und der Subcosta bzw. eine dünne und eine dickere Längsleiste als Begleitleiste auftreten. Eine ähnliche Längsleiste verläuft präcostal und dürfte mit der leistenartigen Aufbiegung des Hinterrands des Flügels gleichbedeutend sein (vgl. S. 667—668).

Hierdurch scheint also die Deutung der Subcostalfalte (II nach Redtenbacher) wohl über allen Zweifel erhoben zu sein. Hiermit ist aber auch die Deutung der konkaven Falte als die des Radius (III nach Redtenbacher) von selbst gegeben, welche hier, wie dies schon Kliver (Palaeontogr. XXII, S. 260) auch von der alten *Dictyoneura* erwähnt, die höchst gelegene Falte der Flügelfläche ist (vgl. unten); es kann die in ihren Anfängen vorhandene Gabelung mit den sich im Winkel andeutenden drei Einschaltungen (eine mittlere konvexe und zwei konkave) nur dem Radius und dem Radius sector angehören, welche gegen den Flügelrand hin ein nicht unbedeutendes Verzweigungsfeld entwickeln müssen. Der ganze Radialkomplex würde bis zu einer konkav-

liegenden Längsader reichen, mit welcher wir oben die Beschreibung der Medialis eingeleitet haben.

Da uns die Abzweigungsart und -stelle dieser tiefen Ader nicht bekannt ist und ihre nähere Kenntnis voraussichtlich so leicht durch neue Funde nicht erwartet werden kann, so ist es notwendig, hier nach anderen Kennzeichen zur Feststellung der Zugehörigkeit dieser tiefen Ader zu suchen.

Die nächste nach hinten auf die Subcosta folgende Tiefenader (konkav liegende Ader) ist die von Redtenbacher mit IV bezeichnete Ader (Orthopteren) oder vielmehr Falte mit Resten von der Längsader (Neuropteren)¹⁾; an diesen Resten oder an der sie fortsetzenden oder vertretenden Tiefenlinie stoßen die Queräderchen völlig ab und überkreuzen sie nicht (vgl. Brongniart, l. c. S. 382). Solche Falten können also nicht einfach als regellose Bildungen innerhalb der die eigentlichen Adern querverbindenden Membranzellen betrachtet werden, sondern sind Bildungen zwischen den Zellen, also den Längsadern homolog. Die mechanische Notwendigkeit erhält also allem Anschein nach die Tiefenfalte selbst da, wo (durch die offenbar den Zerrungen zu sehr exponierte Lage der Tracheenzweige) diese zur Reduktion kommen, daher auch die Längsadern selbst zum Verschwinden neigen. — In die bestehenden Tiefenfalten können dann wieder benachbarte Höhenfalten ganz oder teilweise in eine Tiefenfalte hereinbezogen werden, wie wir ja andererseits oben auch erwähnten, daß bei *Handlirschia* die Tiefenader besonders von vorneher durch ihre nach vorne verschobene Lage und die Stellung der queren Nerven gestützt werde. — Es ist dann sehr schwer, über die Provenienz eines Tiefennerven selbst bei lebenden Pterygogenen Klarheit zu schaffen, ob es ein solcher primärer ist oder ob er nachträglich in diese Tiefenlage gekommen ist. Man vergleiche hierzu die Verschiedenheit der Auffassungen z. B. bezüglich jener Ader, welche Redtenbacher bei den Odonaten als den Nerven IV ansieht, der nach Handlirsch nur ein Zweig der Medialis ist.

Wenn man nun bei *Handlirschia* den vor der Medialis (V) und den hinter ihr liegenden Tiefennerven nach Redtenbacher mit IV bzw. VI²⁾ bezeichnete, so könnte darin eingeschlossen sein, daß sich, da diese Nerven hier in guter und vollkommener Aderentwicklung vorliegen, hier ein älterer kompletterer Zustand des Faltenbaus ausdrücke.

¹⁾ Solche Strünke reduzierter Längsadern lassen auch fossile Odonaten an der Subcosta bei dem „Nodus“ recht wohl wiedererkennen.

²⁾ Ich erinnere auch hier daran, daß diesem Tiefennerven auch in der Tat ein einspringender Winkel am Hinterrand entspricht!

In dieser Hinsicht — der Frage der Entstehung und Wertung der Falten — wären nun auch die älteren Typen der Insekten zu befragen, als deren Urformen Handlirsch die Palaeodictyopteren ansieht.

Bei ihnen ist eine Längsfaltung schon deutlich zu beobachten, doch ist sie nicht in großer Regelmäßigkeit der Alternation und daher in geringer Vielheit der Falten vorhanden; es alternieren ganze Aderkomplexe! Ziemlich konstant ist die Tiefenlage der Subcosta und die Höhenlage des Radius selbst; doch wird betont, daß die Oberfläche zunächst des Flügelvorderrandes nach der Höhe des Radius im gesamten ein gleichmäßiges Emporsteigen habe und dort eine höchste Lage im Flügel einnehme, d. h. daß dessen Unterfläche eine starke Konkavität zeige (vgl. *Dictioneurula gracilis* Kliver spec., Palaeontogr., Bd. XXXII, wo die Unterfläche des Flügels beschrieben wird). Der äußere Zweig des Radius sector ist fast regelmäßig konvex, wo die Formerhaltung des Flügels gut ist, die hinteren Verzweigungen sind dagegen konkav; das Gleiche gilt von den äußeren Zweigen der Medialis und des Cubitus und bzw. von ihren hinteren Verzweigungen (vgl. z. B. *Microdictya Vaillanti* Brongniart, l. c., Taf. 23 Fig. 1; *Haplophlebium Barnesii* Scudder, l. c., Fig. 4; *Gegenemene sinuosa* Kliver sp. Palaeontogr. Bd. XXIX, Taf. 35 Fig. 4¹); *Dictyoneura nigra* Kliver Palaeontogr. Bd. XXIX, Taf. 35 Fig. 5; *Dictyoneurula gracilis* Kliver sp. Palaeontogr. XXXII, 1886, Taf. XIV Fig. 7; *Breyeria Borinensis* de Borre, Handlirsch, Mém. du Mus. royal. hist. nat. Belg., T. III, 1904, Taf. III Fig. 9 [Aspekt der Unterfläche]²) und ebenda *Anthracentomon latipenne* Handlirsch, Taf. I Fig. 6). — Die Anal-Hauptader scheint bei Palaeodictyopteren konkav zu liegen. Neben der oben erwähnten Wölbung der Vorderrandregion zeigt sich auch gelegentlich eine starke Wölbung der Analregion und fast überall eine gleichsinnige Wölbung der kleinen Membranfelder, was einem Vorwalten der Konkavitäten an der Unterfläche der Flügel entspricht (vgl. oben Seite 669).

Was nun die Protorthopteren nach Handlirschs Fassung betrifft, so scheinen ziemlich regelmäßig Costa und Radius konvex und alle übrigen Adern konkav zu liegen. Auch bei den Protoblattoiden etc. zeigt sich in der propterygialen Region ein Alternieren zwischen Rand, Subcosta und Radius, wobei allerdings schon in der äußeren Verzweigungsregion der Subcosta konvex liegende Adern beginnen, ebenso wie auch die Verzweigungen des Radius, des

¹) Hier ist in beiden Fällen die Unterfläche des Flügels abgebildet.

²) Der Aspekt der Unterfläche kann auch hervorgerufen sein durch den Abdruck der Oberseite im Gestein, nicht nur durch die Vorlage der Unterfläche selbst.

Radius sector, der Mediana konvex liegen können; konstant ist hier unter den tiefen Falten, wie die Subcosta so auch die tiefe Ader VIII, welche die Grenze des Analkomplexes gegen den Cubitus bildet.

Bei diesen Gruppen alternieren also ganze Aderkomplexe, wobei eine gewisse Gesetzmäßigkeit nicht zu verkennen ist. — Gleichzeitig mit ihnen treten aber nun in Flügelform, Längs- und Queraderung schon stärker differenzierte, zum Teil reduzierte und zweifellos abgeleitete Gruppen auf, die Megasecopteren und Protodonaten nach Brongniart, deren Stellung im großen und deren systematische Klärung bis in die Gattungsmerkmale hinein durch die auch hier grundlegende Arbeit A. Handlirschs nun schärfer gegeben ist. Sie zeigen regelmäßigere Einzelalternation der Nerven.

Wenn wir die Megasecopteren kurz anführen, so ist da besonders zu erwähnen, daß hier (unter Zugrundelegung der morphologischen Deutungen Brongniarts und Handlirschs) alle vorderen Zweige der Hauptadern hoch liegen und nach hinten zu in die dominierende Radialader einmünden, daß die hinteren Zweige einschließlich des Radius sector tief liegen; das sind im ganzen die Verhältnisse von Palaeodictyopteren; die regelmäßige Alternation der einzelnen Falten nach dem Rande erscheint also hier durch Reduktion der hinteren Verzweigung hervorgebracht.

Die Protodonaten zeigen nun schon so regelmäßige und reich verteilte Faltenalternation wie die lebenden Odonaten; gleichzeitig treten schon bei ihnen teils massenhaft die Schaltadern auf, welche gleichmäßig an hohen und tiefen Fältchen der Peripherie teilnehmen. Da nun hier auch noch reichliche Aderverzweigungen zu bemerken sind, so können auch an den hohen Falten „Abdrängungen“ von Zweigen stattfinden, was auch noch eher für die tiefen Adern gelten muß. Es ist auch die Möglichkeit, daß tiefe Zweige aus dem Verzweigungssystem abgetrennt werden, viel naheliegender.

So fällt bei *Protagrion*, *Meganeura* und bei der von Handlirsch mit großem Recht von *Meganeura* abgetrennten *Meganeurula* zwischen den Verzweigungen der Mediana und des Cubitus eine nach Brongniarts Abbildung, l. c., Taf. XLI Fig. 1, tiefliegende, frei bis zur Flügelwurzel reichende, starke Ader auf, welche Brongniart mit VIII bezeichnet, die ich aber unter Zugrundelegung der zutreffenden Nervendeutungen Handlirschs mit VI bezeichnen möchte. Ein vor der Medialis liegender tiefer Nerv verbindet sich bei *Meganeura* weiter nach hinten reichend als ein davorliegender gleichfalls tiefer (Brongniarts VI) mit dem Radius; ich halte ihn für den Nerven IV, der bei *Protagrion* gleichzeitig mit dem weiter rückwärts reichenden davorliegenden Radius sector als Schaltader von einer Querader abgeht, aber eine schiefe

Längsverbindung nach der Medialis zu hat; er ist aber bei *Meganeurula* (weiter nach vorne verdrängt) durch eine schwächere Schaltader repräsentiert, am hinteren Flügelrand aber doch durch eine Einbuchtung als wichtigerer Tiefennerv gekennzeichnet. Ein kleiner Unterschied in meiner Auffassung des Geäders gegenüber jener Handlirschs besteht nur darin, daß es mir nach vorstehendem berechtigter erscheint, diese Nerven eher zu dem nach vorne liegenden Komplex zu rechnen, von welchem sie abzustammen scheinen, da sämtliche Verzweigungen und Anschaltungen auf der Hinterseite der Hauptnerven stattfinden oder von hinten her im Sinne einer engeren Zugehörigkeit nach ihnen konvergieren; hier zeigt sich eben ein nicht zu verkennender propterygialer Bau der Adergruppierung.

Die oben gegebene Kennzeichnung der wechselnden Entwicklung der Tiefenader IV ist nicht ohne Zusammenhang mit den benachbarten Aderwandlungen, insofern nämlich einerseits die Medialis mit dem Radiusstamm selbst verwächst oder sich an ihn sehr eng anlegt, wie dies in deutlicher Unterordnung bei *Meganeura* der Fall ist; hier hat der bei *Meganeurula* und *Protagrion* abgedrängte, von einem Quernerven entspringende, als selbständige Schaltader entwickelte Radius sector sich mit der Medialis vereinigt, wobei so die sich dem Radius eng anordnende Medialis selbst den vom Radius losgelösten Radius sector aufnimmt.¹⁾ — Es ist selbstverständlich, daß derartige Ausbildungen bei wechselnder Flügelform auch auf den tiefen Nerven IV rückwirken müssen, je nachdem der wichtigere Radius sector im Kampf um den Platz den seinen behauptet.

Bei dem Protodonaten *Paralogus*, der sich an *Meganeura* anschließt, ist der propterygiale Teil des Flügels reduzierter als bei *Meganeura*, der Radius sector ist auf zwei Adern zurückgesetzt, wobei umgekehrt der tiefe Nerv IV, wenn auch nicht an Länge, doch an Dignität gewinnt.

Es ist klar, daß bei solchen Entwicklungen der Nerv IV bei den vorhandenen Protodonatenfamilien nicht die Länge von VI gewinnen oder behaupten kann; in letzter Linie ist daran die Ausbildung einer im proximalen Abschnitt starken propterygialen dynamischen Achse des Flügels schuld, welche aus fünf eng gedrängten, nahezu parallelen Stämmen gebildet ist, wodurch der Schnittpunkt zwischen Radius und Radius sector gleichzeitig stark nach innen ver-

¹⁾ Es zeigt sich hier etwas Ähnliches wie bei der Bildung der von Comstock und Needham sog. Brücke der typischen Odonaten, bei denen die Raumverringering im proximalen Teil des Flügels und die konservierte bzw. noch reichere Aderentwicklung im distalen Teil zu der „Kreuzung“ der Medialis durch den Radius sector führt, welche dann durch die „Brücke“ von der Medialis her gestützt wird (S. 678).

schoben erscheint und endlich Radius sector vom Radius getrennt wird (*Protagrion*, *Meganeurula*, *Paralogus* und Hinterflügel von *Meganeura*).

Nur der Vorderflügel von *Meganeura* zeigt noch die Verbindung des Radius sector mit dem Radiusstamm und die geringste Verschiebung dieses Schnittpunktes nach der Flügelwurzel zu, so daß dieser nur wenig mehr proximalwärts von der Hauptgabelung der Medialis gelegen ist; hierbei zeigt sich auch, daß die dahinterliegende tiefe Ader IV noch in den Radius einmündet, von welchem Komplex sie offenbar abzuleiten ist.

Daß die eben besprochenen Verhältnisse wirklich ursprüngliche sind, das geht daraus hervor, daß nicht nur die gleichzeitig lebenden Protephemeriden keine solche sagittalen Differenzen in der Lage der beiden wichtigen „radialen“ und „medialen“ Verzweigungsstellen haben, daß die an alte carbonische Typen anschließenden Panorpaten, ebenso wie die gleichfalls nicht phyletisch jungen Phryganiden die Verzweigungsstelle zwischen Radius und Radius sector und die erste Gabelung der Medialis in nachbarlicher Gegenstellung zeigen, sondern auch die Palaeodictyopteren dieses Lageverhältnis trotz aller kleineren Variationen beizubehalten bestrebt sind.

Wir kommen also bezüglich der tiefen Nerven VI und besonders IV zu der Anschauung, daß diese tiefen Nerven bei abgeleiteten Typen da entstehen, wenn eine regelmäßige Aderfalten-Alternation vom Flügelrande her nach der Flügelwurzel vordringt, und wenn dies besonders vor einer propterygial verstärkten Vorderrandader der einzelnen Haupt-Aderkomplexe stattfindet, so daß je eine diesen gehobenen Vorderrandnerven entsprechende ununterbrochene Falte vor ihnen geschaffen wird, in deren Tiefe dann entweder eine Schaltader¹⁾ vom Außenrande her oder ein Zweig des vorhergehenden Aderkomplexes losgelöst und distal-proximal fortschreitend weitergeführt wird. Es ist ganz natürlich, daß bei der Durchführung der Faltenalternation die vor jedem erhobenen vordersten Hauptnerv der einzelnen Aderkomplexe liegende summarische Vertiefung, wie solche die Palaeodictyopteren zeigen, durch eine Haupttiefenader bezeichnet ist. Das höchste Stadium der Alternation wird dann das sein, daß vor dieser Tiefenader der hinterste Hauptnerv des vorhergehenden Aderkomplexes oder je die nach hinten gelegenen Zweigteile als einer einheitlichen hohen Grenzfalte angehörend ausgestaltet werden.

¹⁾ Ein Blick auf die Tiefenadern an den den Vorderflügeln hierin so ungleichen Hinterflügeln der Phasmiden, Locustiden, Acrididen, Fulgoriden, Grylliden zeigt, daß hier bei den stark faltbaren Neubildungen hinter der Tiefenfalte VIII die Tiefenadern durch Schaltadern gebildet sind; die breite Fächerentfaltung scheint mir überhaupt mehr durch „Schaltadern“ möglich zu sein, während „Verzweigungen“ der starren Längenentwicklung des Flügels dienlicher sind.

Dieser Fall ist offenbar bei dem in jeder Hinsicht höchst regelmäßigen Flügelbau von *Handlirschia* gegeben. Wie weit die tiefe Ader IV sich nach der Wurzel zu fortsetzt, das ist leider nicht erhalten, die tiefe Ader VI scheint aber eine ganz ähnliche Erstreckung gehabt zu haben wie die gleiche bei Protodonaten; IV geht aber in ungleich regelmäßigerer Weise als tiefe Ader zwischen den sehr primitiv und stark bewahrten, nachbarlich gegenübergestellten und beiderseits hohen Hauptverzweigungsstellen des Radial- und Medialkomplexes hindurch und läßt noch auf eine gewisse Längenerstreckung selbständigen Tiefenverlaufs nach der Wurzel zu schließen.

Abgesehen von den tiefen Adern, welche, soweit ihr proximales Ende zu beobachten ist, samt und sonders Schaltadern, also Neubildungen sind, ergibt das entweder an und für sich (primär) hohe oder durch die eingeschalteten Tiefenadern nach dem Prinzip der Alternation auch relativ und sekundär als gehoben zu erachtende, konvex liegende Geäder das Bild der Aderverteilung eines Palaeodictyopterenflügels mit sonst wenig auffallender Differenzierung in Einzelheiten. In diesem Bild herrscht auch noch die Aderverzweigung sehr vor; dies ist ein gleichfalls primitives Merkmal, das auch für mehrere der alten Protodonaten gilt, trotzdem bei ihnen gelegentlich (*Meganeurula* und *Protagrion*) sogar der Radius sector von einer kleinen Querader als Schaltbildung entspringt. Es äußert sich aber überhaupt hier der unregelmäßige Wechsel einer in der Umbildung und in außerordentlicher Proliferation begriffenen Gruppe, welcher auch die größten Insekten angehören. Das Verständnis der Entwicklung des Geäders dieser Gruppe liefert auch wohl den Schlüssel für die Auffassung bei *Handlirschia*.

Systematische Zugehörigkeit der Gattung *Handlirschia*.

Um dieser Frage noch etwas näher zu treten, müssen wir prüfen, ob nicht der außerordentlich prägnante Ausdruck der mechanischen Funktionen des Flügels in dem vorliegenden Maße gerade für gewisse Gruppen charakteristisch ist, ob er auf *Handlirschia* vererbt sein könne oder ob er als eine Erwerbung gelten kann, welche andere Merkmale verschleiert oder beschränkt hat, die dann im eigentlichen Sinne systematisch verwertbar wären.

Wir stellten fest, daß die großzügige Einfachheit des nach dem Hinterrand sich konvex umbiegenden Geäders an die Palaeodictyopteren erinnert, bei welchen, wie ebenfalls ausgeführt wurde, eine einfache Verstärkung des Adernwechsels durch konkave und konvexe Lage einzelner Hauptzweige deutlich erhalten ist. Ebenfalls unverkennbar ist bei Palaeodictyopteren eine propte-

rygiale Betonung der vorderen Aderzweige, wenn auch recht oft vereinzelte Aderverzweigungen von einem zwar mehr nach vorne orientierten Hauptstämmchen abzweigen und bogig nach vorne vorspringen. Etwas Derartiges sehen wir allerdings auch noch bei *Handlirschia*, aber nur an den hinteren und äußersten Verzweigungen der einzelnen Sektoren. — Es ist gewiß auffällig, welche große Ähnlichkeit der Verzweigungsvorgang besonders der wichtigen, konvex liegenden Adern von *Handlirschia* z. B. mit Flügeln von *Hadronera bohemica* Now. (Handl. l. c., Taf. V Fig. 14) oder mit denen verschiedener Arten von *Becquerehia* (Handl. l. c., Taf. XI Fig. 22—25) oder mit *Epithete Meunieri* Brongn. spec. (vgl. Handlirsch Taf. XI Fig. 19) besitzt.

Dies gilt nun allerdings für die konvex liegenden Adern, bei welchen sich aber schon ein weiteres Moment bemerkbar macht; wie ausführlich beschrieben wurde, ist in den meisten Fällen die Abzweigung der Ader selbst noch normal. Die Faltenbildung ist eine Einschaltung und die Wirkung der letzteren äußert sich schließlich auch in einer Abdrängung der Seitenadern von dem Hauptstamm durch unregelmäßigere Schaltzellen; ganz entschiedene Schaltadern sind aber alle konkav liegenden Längsadern im Innern eines jeden Komplexes. Durch die höchst regelmäßige Anordnung der Membranzellen in den erwähnten zwei Richtungen wird der Abzweigungszusammenhang einerseits ebenso ganz unterdrückt als die Entstehung neuer Schaltlängsadern aus einem in primitiverem Zustand regellosen Adernetz (Palaeodictyopteren) andererseits ermöglicht.

Dies verweist mit Entschiedenheit auf die Odonaten oder Plekopteren (Handl.), welche letzteren nicht in erster Linie in Betracht kommen. Die oben-erwähnten mechanischen Momente der Zweig„abdrängung“ können nun allein den Odonatentypus nicht bei *Handlirschia* voll hervorgebracht haben, sie konnten aber jedenfalls die Neigung zur Bildung selbständiger Schaltadern aus den längsorientierten Äderchen des Zwischengeäders unterstützen. Es ist kein Zweifel, daß gleiche Tendenz der gesamten Flügelgestaltung, ähnliche Längsverzweigung und ähnliche Ausbildung des Quergeäders bei *Palaeodictyopteren* auch ohne Aufgabe des strengen Verzweigungsmodus (vgl. auch z. B. Handl. l. c., Taf. V Fig. 19, *Rhabdoptilus Edwardsi* Brongn. bezüglich des Quergeäders und Taf. VII Fig. 10 *Polycyagra elegans* Handl. bezüglich der Längsverzweigung) stattfindet. Die „Einschaltungen“ bei *Handlirschia* behalten also dadurch, daß sie überhaupt eintreten mußten, für diese Gattung ihre systematische Bedeutung, wenn wir auch nicht aus dem Auge lassen dürfen, daß in eben dem Maße als im Flügelbau durch die Ausprägung mechanischer Zweckgestaltung die „Einschaltung“ gehoben wird, auch der ältere Modus der

„Verzweigung“ gedrückt wird, d. h. unverhältnismäßig in systematischer Hinsicht verliert.

Wenn wir nun die Odonaten in der Zusammenfassung, wie sie Handlirsch gibt, mit *Handlirschia* vergleichen, so dürfen wir im allgemeinen darauf hinweisen, wie bei unserem Fragment die reichlicher durch Einschaltungen gegliederte periphere Hinterregion sich ebensowohl abhebt gegen die sparsam und elementar gegliederten Mittel- bis Vorderregion der lebende Vertreter der Gruppe. Bei speziellem Vergleich wird man aber zugestehen, daß der Komplex, den wir der Medialis zugeteilt haben, bei Odonaten weder auf den Cubitus noch auf die Analis bezogen werden könnte.

Wenn wir nun zusehen, wie sich der Vergleich der mittleren bis vorderen, dem Radius und der Medialis angehörigen Mittelregion des Odonatenflügels mit den wenigen wichtigeren Verzweigungen mit jenen von *Handlirschia* stellt, so kann für die lebenden und fossilen Odonaten folgendes ausgesagt werden: — bei keinem findet sich das Verhältnis, daß eine mediale, vom Flügelrand ununterbrochen bis in die Nähe einer Hauptgabelungsstelle zurückreichende Längsschaltader eines reichlich zerteilten Hauptaderkomplexes (Medialis oder Radius sector) unmittelbar vor sich nach dem Vorderand zu eine ähnlich gestaltete und gleichwertige Gabelungsstelle eines nächsten vorderen Komplexes aufweist, welche wieder eine gleichartig gelegene Hauptschaltader nach außen verlaufen läßt; — dieses Verhältnis ist nirgends zu beobachten, an welcher beliebigen Stelle des Flügels man auch den Vergleich ansetzen möge.

Von den Odonaten (Handl. em.) schließt auch die bei *Handlirschia* noch vorwaltende reichliche Verzweigung in der hinteren peripheren Region aus, woselbst bei jenen hauptsächlich Schaltsektoren zu beobachten sind.

Das zuletzt erwähnte Verhältnis von Aderteilungen und Einschaltungen ist aber bei Protodonaten in mehreren Fällen noch deutlich, nicht nur bei *Meganeura* (Vorderflügel), sondern auch bei *Protagrion*, wo die tiefe Ader IV sich wie bei *Meganeura* (Hinterflügel) mit der Medialis nach hinten innen zu vereinigt.

Wie nach Handlirsch die drei Protodonaten-Familien des Karbon bei lebhaften Hinweisen zu den Odonaten doch auch noch zu den Palaeodictyopteren deutlichste Beziehungen haben, so würde dies auch für *Handlirschia* gelten. Es ist kein Zweifel, daß die wechselnden Verschmelzungen nach der Basis des Flügels zu, bei Protodonaten die Einfachheit der Palaeodictyopteren-artigen Verzweigung unterdrückt; die Erhaltung dieser läßt aber andererseits darauf schließen, daß bei *Handlirschia* die basale Verschmelzung noch nicht so weit

vorgeschritten oder auf einen kurzen Flügelstiel beschränkt ist, was auch durch das Weitschichtige in der Adersetzung deutlich erscheint. Dies wird zweifellos durch die Flügelform bedingt, da ich glaube, daß diese sich der der Megasecopteren einerseits, jener der kurzgestielten Odonatenflügel andererseits anschließt; die Flügelform ist auch bei Protodonaten recht wechselnd.

Die Membranwärzchen bei *Handlirschia* und ihre mutmassliche Bedeutung.

Was neben den eben dargelegten Eigenschaften des Geäders dem Flügel von *Handlirschia* eine Eigenstellung verschafft, das ist die Tatsache, daß in der Medial- und besonders der Radialgabelung eine Anzahl von Zellmembranen eigenartige Wärzchen oder wohlabgegrenzte Skulpturflecken tragen, wie man dies bei *Homoioptera* Brongn. und *Rhabdoptilus* Brongn. (vgl. l. c., Handlirsch bzw. S. 91 Taf. VI und S. 88 Taf. X), also auch bei den Palaeodictyopteren kennt, wie aber derartiges bei Protodonaten oder Odonaten nicht bekannt ist. Leider sind die Angaben über diese Dinge nicht ausführlicher gehalten; nach Brongniart sind es bei *Homoioptera* helle runde Fleckchen auf dunkeln Grund, bei *Rhabdoptilus* sind es zum Teil solche runde Fleckchen inmitten der Membranzellen, zum Teil nach hinten zugespitzte pigmentierte Flecken, welche sich unmittelbar an die Adern anschließen; Handlirsch nennt diese Bildungen Wärzchen. Der Größe nach stimmen sie mit den Wärzchen bei *Handlirschia* überein.

Die kleineren Vertiefungen, die bei *Handlirschia* in der Mitte der Wärzchen zu sehen sind, die auf eine Kommunikation nach innen hindeuten, erinnern z. B. an den Becher zur Befestigung der Schuppen in der Flügelhaut der Lepidopteren im allgemeinen, wobei auch daran zu erinnern ist, daß es Neuropteren (z. B. Phryganiden) mit beschuppten Flügeln gibt. Spezialisierte Typen der Flügelschuppen sind bei Lepidopteren nur die sog. Duftschuppen. „Häufig steht eine große Zahl von Duftschuppen dicht beieinander, so daß sie schon mit bloßem Auge als „Duftflecken“ auffallen und in noch höherem Grade ist dies der Fall, wenn die Schuppen haarförmig verlängert sind und sich zu großen Duftbüscheln vereinigen“ (K. Lampert, Großschmetterlinge Mitteleuropas, 1907, S. 11). Bei den Tagfaltern finden sich die Dufteinrichtungen auf der Hinterseite der Vorderflügel oder der Vorderseite der Hinterflügel (zwischen Costal- und Subcostalader), hie und da auch auf beide Flügel in ganzer Oberfläche verteilt; sie sind gegen Verdunstung unter gewöhnlichen Umständen dadurch geschützt, daß die Flügel mit der Außenfläche zusammengeklappt werden.

Bei *Handlirschia* wäre gegenüber den erwähnten Palaeodictyopteriden — falls unsere Deutung Annahme fände — eine Differenzierung eingetreten und zwar eine Beschränkung auf den Gabelungszwischenraum des Radius und der Medialis (woselbst sie aber nicht so deutlich sind wie im Winkel zwischen Radius und Radius sector). Dann wäre aber auch unser Flügel der eines männlichen Individuums. — Man muß aber die Verhältnisse der Lepidopteren bezüglich der Lage der Duftflecken nicht auch auf *Handlirschia* übertragen wollen und die Flügel wegen der vorderen Lage der hypothetischen Duftmerkmale zu einem Hinterflügel stempeln. Man darf auch nicht mit Notwendigkeit schließen, daß die Flügel wie bei gewissen Odonaten zusammenlegbar waren, um jene Organe zu schützen; in erster Linie ist deren Lage in den Winkeln der tiefen Falte schon ein gewisser Schutz; sie liegen hier den stärksten Teilen der Stammverzweigung nahe. — Als ein Moment ihres Schutzes gegen Verdunstungsverluste im besondern sowie des der weichen Teile des Flügelinnern im ganzen sei auch an die sicher dicke, pergamentartige Verstärkung der Flügelmembran erinnert, welche, soviel ich beurteilen kann, ganz einzigartige, an verschiedener Stelle und in verschiedener Weise auftretende Begleitverstärkungen der Aderverläufe sich herausbilden ließ.

An die Verstärkung der Membran etwa eines Vorderflügels zu einer Art Flügeldecke kann dabei nicht wohl gedacht werden, da mit der Funktion eines Deckflügels z. B. die reiche Gliederung des Geäders in Länge und Quere, jene der Falten, das stärkstens ausgeprägte Relief und die bis ins kleinste deutliche mechanische Konstruktion des Flügels als Flugorgan, nicht zum mindesten auch die Anzeichen der Emporbiegung des Hinterrandes durchaus nicht vereinbar sind.

Es scheint die starke Flügelmembran darnach mehr ein Teil der Einrichtung zur Flugförderung und der Flügelfestigkeit gewesen zu sein, wie andererseits auch eine zu weitgehende Verdünnung der Zellmembran in Hinsicht auf die zwischen der oberen und unteren Flügelplatte befindlichen Weichteile und die Versorgung der Duftorgane nicht eintreten durfte. Vielleicht brauchte eine Gewichtserleichterung der Flügel auch nicht in Hinsicht auf die physiologische Leistungsfähigkeit und die Art der Flügelbewegung stattzufinden.

Kennzeichnung der Aderumbildungen bei *Handlirschia*.

Die am Schlusse des vorigen Kapitels berührten Eigenheiten der Membranverstärkung veranlassen, alles Hierhergehörige nochmals kurz zu einer Schlußfolgerung zusammenzufassen.

Das ausgeprägte regelmäßige Alternieren der Falten im Sinne der Festigung der langgestreckten und costo-anal etwas gewölbten Flügelfläche wird unterstützt durch die gleichsinnige konvexe Aufwölbung der Membranfacetten, so daß die Queräderchen durchwegs konkav liegen; sie ist nur möglich durch eine ziemlich starre Beschaffenheit der Flügelmembran, welche einen Teil der Flügelfestigung zu übernehmen geeignet ist. Aus dieser Eigenschaft folgert nun die Möglichkeit der breiten Rückenversteifungen der konvexen Falten, jener feinen, von den Membranen gebildeten Begleitleistchen der tiefliegenden Längsadern, jener des Vorder- und Hinterrandes, endlich der schief von innen und oben nach außen und unten durch die Facetten des proximalen Cubitus ziehenden Fältelungen (Fig. 1 rechts).

Wenn nun zwar die erwähnten Längsbegleitleisten die Längsadern zu unterstützen scheinen, so fällt doch auf, daß die Adern selbst auf den Versteifungsrücken sehr schmal sind, als ob sie durch Ablösung der mechanischen Funktionen reduziert seien.

Diese Wirkung scheint sich besonders bei den Queräderchen zu äußern, die oft ganz undeutlich und etwas abgelenkt werden, wenn sie auf die Versteifungsrücken auftreffen.

Ganz verschwinden ja die Queradern im Costal-Subcostalfeld und in den quer zum Hinterrand sich umbiegenden Endstücken der Längsadern und sind in beiden Fällen ersetzt durch ein Paar von den Membranen gebildeten feinkantigen Begleitleistchen. Wenn auch die Ader als Verstärkung der Zellmembran in der Tat äußerlich verschwindet, so könnte doch eingewendet werden, daß sie nur versenkt oder versteckt sei und daß die beiderseitigen von einander getrennten Leistenkanten gerade ihr Vorhandensein erweisen. Nun ist aber von lebenden Gruppen bekannt, daß konkave Falten bestehen, die ihre Ader zum Teil oder ganz verloren haben, und daß Quernerven auf die Tiefenlinie der Falte auslaufen können und abbrechen, als ob die Aderröhre noch bestände. Analoges läge hier vor; ich bin überzeugt, — auch das Auge erkennt nichts von einer versenkten Ader — daß in den erwähnten Fällen die Ader wirklich fehlt. Da nun bei der nicht nur lokalisierten, sondern ganz allgemeinen Membranversteifung das eigentliche Adersystem auf die feinsten Linien beschränkt ist, so darf angenommen werden, daß es nur noch zum speziellen Schutz des Tracheenverlaufes dient, und endlich, daß da, wo die Adern fehlen, auch der Tracheenzug reduziert wurde.

Nach der vorhandenen Literatur zu urteilen, scheinen nun wohl die Hauptadersysteme dem Tracheenverlauf zu entsprechen, Falten und Adern aber auch eine gewisse Selbständigkeit der Entwicklung einschlagen zu können,

welcher der Tracheenverlauf folgen kann oder auch nicht. Dies scheint bei *Handlirschia* einzutreffen; der Tracheenverlauf scheint sich reduziert zu haben, aber die ursprünglich größere Ausdehnung der Flügelfläche sich so gut, als es bei solcher Reduktion möglich ist, erhalten und selbständig gesichert zu haben. Dabei mußte aber eine große Leistungsfähigkeit der Individuen vorhanden sein, da der Flügel nicht nur relativ schwerer wurde, sondern auch tatsächliche Substanzvermehrung eintrat, welche gleichzeitig das Flügelwerkzeug im einzelnen feinstens umzugestalten gestattete.

Die Ursache der geschilderten Umwandlung mag in klimatischen Bedingungen zu suchen sein, worüber Näheres im folgenden Kapitel folgt.

Geologisches und Biologisches.

Ort und Zeit des Vorkommens des durch den Flügel uns überlieferten Insektes sind in gleicher Weise interessant wie seine Gestaltung und seine Klassifizierung.

Es stammt aus dem Mesozoikum, in dem nach Handlirsch l. c., S. 1319, durchwegs fremde Gattungen und vielfach unserer heutigen Insektenfauna fremde Familien auftreten. Es ist auch die insektenärmste Formationsgruppe des Mesozoikums, aus dem das Fossil stammt, besonders wenn man den mächtigen Aufbau des Buntsandsteins, Muschelkalks und Keupers in Betracht zieht; Handlirsch erwähnt nur ganz wenige sichere Megalopterenreste aus dem Buntsandstein, hauptsächlich Käferflügel aus der Lettenkohle, dem Keuper und Rhaet; somit wäre *Handlirschia* das erste Insekt aus dem Muschelkalk, zum mindesten aus dem unteren Muschelkalk.¹⁾

Unter voller Berücksichtigung der Unvollständigkeit unserer palaeontologischen Überlieferung kommt Handlirsch l. c. S. 1168 zu dem Schluß, daß direkt oder indirekt die Verarmung an Insekten in Perm und Trias auf die permische Eiszeit zurückzuführen sei. Die mageren Jahre des Perm haben aber nicht nur den Bestand der Insektenfauna beeinflußt, sie haben damit auch nach Handlirsch einen tiefen Einschnitt in der Entwicklung der Insekten verursacht, „insofern die bisher festgestellten Arten fast alle zu den holometabolen, also zu den wohl klimatisch angepaßten Formen gehören“. — „Durch Kühle und Dürre mag die üppige, aber nur einem feuchten, milden Klima angepaßte primäre²⁾ Insektenfauna stark dezimiert worden sein, und

¹⁾ Vgl. Handlirsch l. c., S. 398, Zeile 8.

²⁾ Das Auftreten der hypothetisch als Duftflecken gedeuteten Flecken bei Palaeodictyopteren über die ganze Fläche der nicht zusammenfaltbaren Flügel ohne weitere Sicherung kann in feuchtem warmen Klima wohl angenommen werden.

nur an einzelnen klimatisch günstigeren Orten mögen die anpassungsfähigsten Formen der Vernichtung entgangen sein“ (vgl. unten S. 693—694).

Unsere obige Auseinandersetzung über die mechanischen Vorrichtungen im Flügelbau von *Handlirschia*, die von der Flügelform bis in die Wölbung der kleinsten Membranfelder und in die Membranstärke selbst zu verfolgen ist, läßt uns ein wohl differenziertes Insekt auch in anderer Beziehung erwarten. Die Ausführungen zum Schluß der beiden letzten Kapitel könnten gut mit Trockenheit und Dürre, mit stürmischen Windverhältnissen in der Umgebung einer vom tiefen und offenen Meere etwas abgesetzten großen Bucht oder eines Binnenmeeres in Verein gebracht werden, dessen Absätze unmittelbar über der Fundbank in die gips- und salzführenden Schichten des mittleren Muschelkalks übergehen.

Ein in jeder Hinsicht gestärkter und geschützter Typus könnte dann trotz reduktiver Anzeichen auch zum Teil die Körpergröße bewahren, welche seine Vorfahren oder deren nähere Anverwandten im Carbon — wahre Riesen der Insektenwelt — auszeichnet (*Meganeura* hat eine Flügelspannweite von über 60 cm); so wäre *Handlirschia* zwar beträchtlich kleiner, aber das Riesenverhältnis zu den übrigen Insekten wäre geblieben, da alle von verschiedensten Orten bekannten triassischen Formen, insbesondere die der unteren bis mittleren Trias, durchschnittlich dagegen recht kümmerliche Tierchen sind.

Handlirsch weist nun darauf hin, daß weitgehende Transgressionen des Meeres „die Landgebiete der Triaszeit auf das östliche Nordamerika, Südafrika, Argentinien und das nördliche Europa beschränken.“ Von dem letzteren und von Nordamerika leitet Handlirsch nun die Entwicklung der mesozoischen Insektenfauna ab. Die Lage des Fundorts von *Handlirschia* an der nordöstlichen Grenze der geschlossenen Muschelkalkplatte Unterfrankens ist immerhin den nordöstlichen und nordwestlichen vor und zur Triaszeit zum großen Teil als Kontinente bestehenden älteren Formationsgebieten gleich fern oder gleich nahe gelegen, weit gegriffen ca. 70 km, von dem vermutlichen Zug des südlichen vindelicischen Kontingents dagegen mindestens 100 km.

Wie kommt nun dieser Insektenrest, der bei der Einbettung jedenfalls viel vollständiger war, in die wohlberechnete Mitte der Triasenge zwischen Spessart und Thüringer Wald? Es ist nicht wahrscheinlich, daß ihn Strömungen dahin führten; der Anschauung wird vielmehr das zum Vorbild dienen müssen, was Joh. Walther für die Insekten des lithographischen Schiefers in seinen interessanten Ausführungen mit Recht geltend macht: „Man gewinnt den Eindruck, daß von einem reichbesiedelten Festland durch Stürme gerade die

guten Flieger am weitesten vom Lande weggetragen werden könnten.“¹⁾ Es ist natürlich, daß gute und kühne Flieger, welche zum Teil als fleischfressende Räuber zur Zeit der Ebbe am Meeresstrande reichliche Nahrung finden und sich zu weit hinauswagen, leicht in die Meereswüste verweht werden können; es ist dies ja auch ein Grund der Dezimierung aller großflügeligen Insekten und der schließlich häufiger eintretenden Flügelreduktion in insularen Gebieten nicht nur des Ozeans sondern auch der stürmischen Hochgebirge. Was Joh. Walther daher für *Kaligramma Haeckeli* und von ihm aus allgemein geologisch schließt, das dürfte auch für *Handlirschia* geschlossen werden: daß die Gattung von einem größeren, wohl etwas insektenreicheren Festland stamme und daß sie keinesfalls durch Strömungen an den Ort der Einbettung verfrachtet worden sei, daß sie vielmehr an einer seichten Stelle oder an einer vorübergehend vom Wasser nicht belaufenen Schlammbank festklebte, vom Schlamm überdeckt und so verewigt wurde. Ist aber etwas Derartiges nun in der Mitte der Muschelkalk-(Wellenkalk-)verbreitung denkbar? Diese Frage muß bejaht werden, insbesondere für den Schaumkalk, in dem der Fund gemacht wurde.

Der Verfasser hat bei der Besprechung der Gesteinsfolge dreier Bohrprofile auf Steinsalz in Unterfranken auf eigentümliche Erscheinungen in den Bohrkernen des Schaumkalkes von Bergrheinfeld aufmerksam gemacht und es ist hinzuzufügen, daß dies für den Schaumkalk Frankens überhaupt gilt. An diesem im mittleren Innern der Muschelkalkverbreitung liegenden Orte zeigte sich also der Schaumkalk in der Tiefe von gleicher Beschaffenheit wie im westlichen Zutageausstreichen der Formation, das jedenfalls dem alten Ufer sehr viel näher liegt; trotzdem finden sich hier (vgl. Geogn. Jahreshfte XII, 1901, S. 118) die Anzeichen einer außerordentlichen Verflachung des Meeresbodens und der Brandungswirkung über einem rasch erhärteten, unmittelbar vorher abgelagerten Meeresboden, auf welchem sich autochthon ein lebhaftes organisches Leben mariner Organismen entfaltete. Obwohl nun überall im Schaumkalke selbst sich die Anzeichen ausgiebiger Strömungslagerung²⁾ erkennen lassen, so ist natürlich, daß ein Insektenrest von dieser Schönheit der Oberflächenerhaltung nicht erst nach längerem Liegen im strömenden Wasser zur Fossilisation gelangt sein konnte; er mußte von außen in den sich während des Wachstums der Schaumkalkbänke hie und da bildenden feineren Schlamm-einschaltungen, die stets in gewissem Umfange wieder der Zerstörung anheimfielen, hereingekommen sein; er konnte etwa nach längerem Windkampf

¹⁾ Haeckel-Festschrift, S. 185 und 188.

²⁾ Schiefe Lagerung innerhalb der Bänke und großzügige Wellenskulptur auf deren ausgeebneter Oberfläche!

ermattet sich auf eine aufragende Schlammbank niedergelassen haben und so von einer Sturzwelle überspült und begraben worden sein. Es mußte sich aber auch die wieder unter Wasser gesetzte geringe Schlammlage rasch erhärten. In dieser Beziehung erinnere ich auch an die von E. Philippi im Schaumkalk von Jena und anderwärts gemachten Beobachtungen über die durch rasche Erhärtung konservierten Kriech- und Schleppspuren.

Diese Darlegungen dienen auch — abgesehen von der Feststellung der hierhergehörigen biologischen Umstände — dazu, verständlicher zu machen, was oben behauptet wurde, daß nämlich bei so sehr spezifizierten Umständen der Erhaltungsmöglichkeit keine oder sehr geringe Aussicht besteht, daß bald ein ergänzender Fund unsere Kenntnis von *Handlirschia* bereichern könne, besonders wenn man bedenkt, daß der Schaumkalk sich an allen Orten seiner Verbreitung in einem lebhaften Abbau zu technischen Zwecken schon seit langer Zeit befand, seine marine Conchylienfauna aber sehr wohl bekannt ist. Die Auffindung dieses Flügels ist einer jener seltenen Funde, welche bis zuletzt einer ganzen Kombination von Glückszufällen zu verdanken ist, welche solche Fossilien auf lange Zeit als Unica wertschätzen läßt.

Aus diesem Grunde scheint es mir daher auch notwendig, das Fossil auch in dem unvollständigen Zustand seiner Auffindung so erschöpfend wie möglich zu behandeln, seine Restauration zu versuchen, welche für fossile Insekten auch bei noch mangelhafterer Erhaltung erst noch kürzlich in vielfacher Weise in Angriff genommen wurde.

Nachtrag zu Seite 690—691: Bezüglich der Darstellungen Handlirschs über die wohl durch eine permische Eiszeit erfolgte Unterbrechung in der Entwicklung der Insektenwelt, deren Folgen sich in einer Dezimierung und Typenänderung in der triadischen Fauna bemerkbar mache, hat neuerdings J. Schuster bei Gelegenheit der Bearbeitung einer von mir im Donnersberggebiet der Rheinpfalz gefundenen Flora des oberen Oberrotliegenden sich dahin geäußert, daß er direkte Einwirkungen einer entschiedenen klimatischen Änderung bezüglich der Wärmeverhältnisse nicht folgern könne; es gehe vielmehr das Klima scheinbar allmählich aus einem feuchten warmen in ein trockenes warmes über. Unter den gehäuften Pflanzenresten des einen Fundortes, an welchem sich u. A. die Einwanderung einer Art der in dem Zechstein schon auftretenden, doch hauptsächlich mesozoischen Gattung *Ullmannia* bemerkbar macht, entdeckte er auch den Rest eines Blattidenflügels, den Handlirsch als *Procopoblatta Schusteri* beschreibt, wobei auf gewisse mesozoische Ausbil-

dungen hingewiesen wird.¹⁾ Jedenfalls stimmen die Äußerungen beider Forscher darin überein, daß in den Gebieten des europäischen Perm sich die Folgen einer allmählich einbrechenden Trockenheit bemerkbar machen, durch welche zunächst eine Auslese der Flora nach den morphologischen Kennzeichen der Trocken- oder Windtypen der Blattbildung geschieht. Vielleicht wäre der Einbruch der trockenen und dünnen Epoche am Fundort jener Flora stärker bemerkbar, wenn nicht durch die Effusion zahlreicher submariner Laven warme Feuchtigkeit genug in der Umgebung der kleineren insularen Kontinentalgebiete geschaffen worden wäre, was vielleicht auch allgemeinere Bedeutung für die Gebiete des europäischen Perm haben könnte.

¹⁾ Geogn. Jahreshfte XX, 1907, S. 236—240.

Tafelerklärung.

- Fig. 1. Darstellung des Flügelrestes von *Handlirschia Gelasii* in 3 maliger Vergrößerung. Die Poren in der oberen Aderverzweigung werden als „Duftporen“ gedeutet (S. 687).
- Fig. 2. Photographische Aufnahme des Flügelrestes in etwas über Naturgröße; die Länge des gestreckten Hinterrandes beträgt in Wirklichkeit 49 mm; die größte Höhe des Flügels an seiner vollständigsten Stelle senkrecht zum Hinterrand gemessen beträgt 22 mm.
- Fig. 3. Restauration des Flügels (S. 675) mit Einzeichnung der gebräuchlichsten Adersignaturen, der erhalten gebliebene Teil ist getönt. Die Adern auf den hohen Falten sind durchgezogen, jene in den tiefen Falten sind gestrichelt (S. 664—669).
- Fig. 4. Darstellung des Costal-Subcostalbandes in etwa 8-maliger Vergrößerung; es zeigt die aufgeworfenen Seitenränder der Membranfelder und das Verschwinden der Queradern zwischen jenem (S. 664).
- Fig. 5. Darstellung der fünftletzten Abzweigung des Cubitus nach hinten, welcher Zweig eine große Selbständigkeit von der Hauptader erlangt hat (ca. 6 mal vergr.); dies Bild zeigt auch die Versteifung des Rückens der hohen Falten, auf denen die Adern selbst einen kleinen Raum einnehmen (S. 663 und S. 666).
- Fig. 6. Ähnliche Darstellung der drittletzten Verzweigung des Radius nach hinten (vgl. zu Fig. 3).
- Fig. 7. Darstellung des Auslaufens der Zweige auf den Hinterrand (ca. 6 mal vergr.); dies Bild zeigt das Verschwinden der Adern auf den versteiften Rücken der hohen Falten und die Vertretung durch Furchen, was auch auf dem versteiften Hinterrand zu erkennen ist (vgl. zu Fig. 4 und S. 667/668).

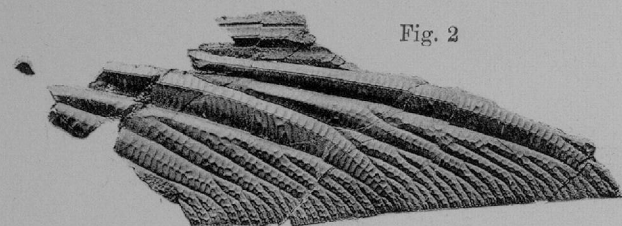


Fig. 2

Fig. 4

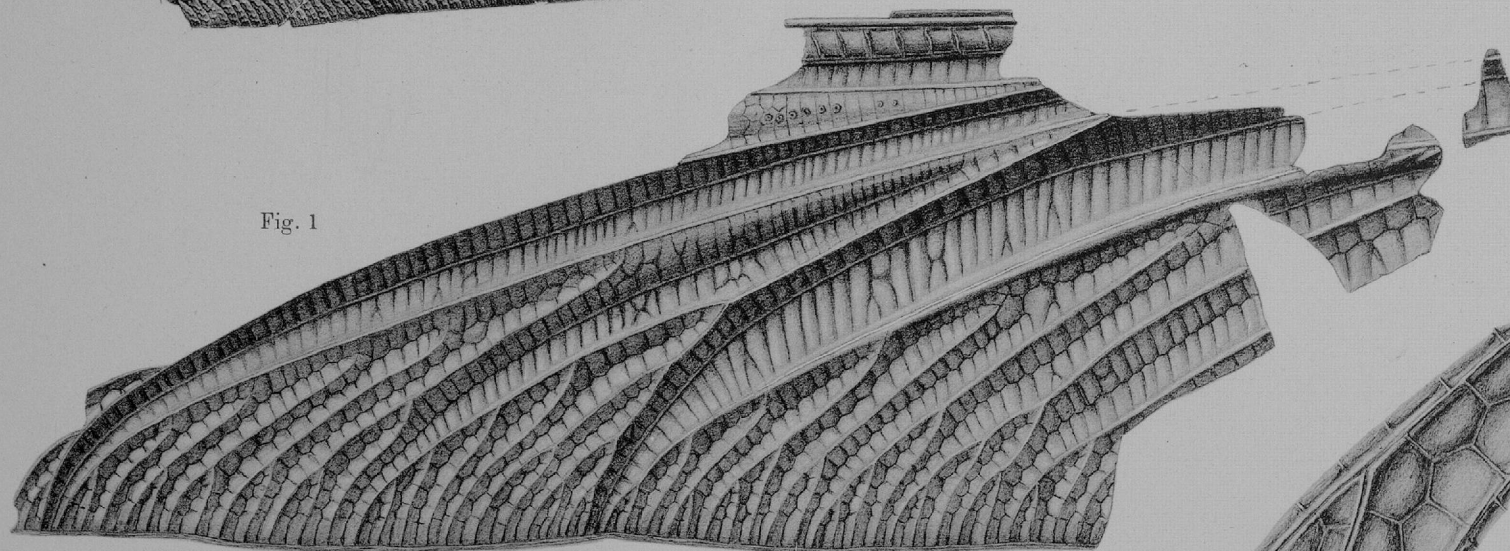
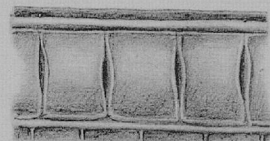


Fig. 1

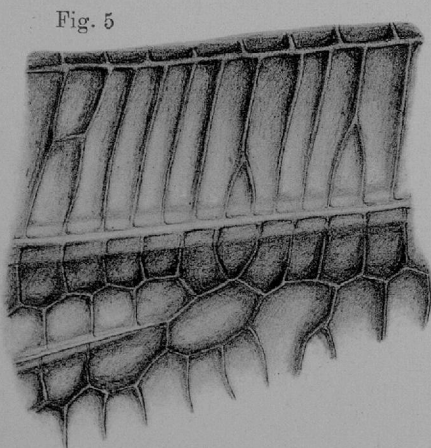


Fig. 5

Fig. 6

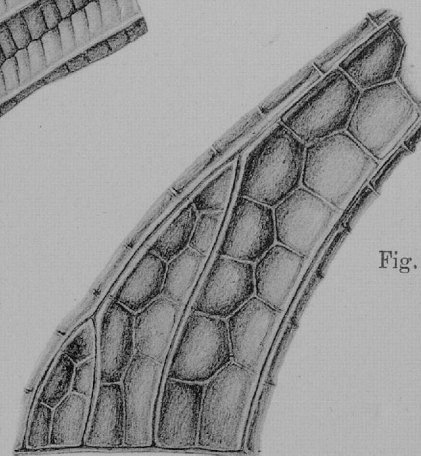
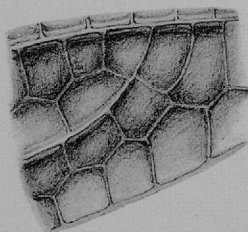


Fig. 7

Fig. 3

