

# ÜBER ZWEI GRUNTYPEN DER FLÜGEL BEI DEN INSECTEN UND IHRE EVOLUTION.

Von

A. B. MARTYNOV

(Custos d. Zool. Mus. der Russ. Akad. d. Wissensch. Leningrad.)

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. April 1925.)

Die Flügel der Insecten<sup>1)</sup> dienen seit langem und dienen noch jetzt als Hauptgrundlage für die Klassifikation und Klärung der allgemeinen genetischen Verhältnisse der Insecta Pterygota. Dieses wird, meiner Ansicht nach, durch folgende Umstände bedingt:

1. Die Flügel der Insecten sind ein für ihre Besitzer so wichtiges Organ, daß sie der ganzen Organisation derselben einen bestimmten Stempel aufdrücken.

2. Die Flügel wurden von den Insecten relativ spät erworben, als die Grundcharaktere dieser Klasse bereits ausgeprägt waren; die Vorgeschichte der Flügel fällt also mit der Vorgeschichte der Pterygota zusammen.

3. Die Flügel sind außerordentlich komplizierte Organe, welche von Anfang an eine große Zahl sogenannter Adern aufwiesen. Dieser Umstand ermöglichte die Entstehung verschiedener Kombinationen derselben, die sich in hohem Maße selbständig entwickelten; dieses wiederum gibt uns die Möglichkeit, eine genügende Zahl funktioneller Serien zu fixieren, welche sich kreuzen können.

4. Die Flügel sind äußere, freiliegende und leicht der Untersuchung zugängliche Organe.

In der Tat gleichen die (meist) durchsichtigen Flügel mit ihrer deutlichen Aderung sozusagen einem offenen Buch, welches aber in einer uns unverständlichen Sprache verfaßt ist. Die Adern sind uns meist zur Genüge bekannt, beschrieben und abgebildet, — und trotzdem hat zu ihrem und überhaupt der Geschichte des Flügels Verständnis die Anwendung der vergleichend-morphologischen Methode, wengleich von der Ontogenie unterstützt (COMSTOCK und NEEDHAM)

---

<sup>1)</sup> Vorliegender Aufsatz, welcher bereits 1922 beendet war, ist gewissermaßen eine Umarbeitung meines in der „Revue zool. russe“ 1924 erschienenen Aufsatzes, der durch viele vom Verfasser gänzlich unabhängige Fehler verunstaltet ist.

bisher nur wenig beigetragen. Die Evolution des Geäders, sowie der Form und verschiedener Strukturen der Flügel bleiben sehr wenig aufgeklärt, sowohl im allgemeinen als in ihren Einzelheiten, und es scheint uns, daß die alleinige Anwendung der rein statischen, vergleichend-anatomischen (morphologischen) Methode, sogar von der Methode der Ontogenie gestützt, zu diesem Zweck nicht ausreichend ist. Das Studium der Flügel sollte, wie mir scheint, von denselben Gesichtspunkten begonnen werden, welche beim Erlernen einer unbekanntten Sprache Anwendung finden: es ist vor allem nötig die Bedeutung dieser oder jener Strukturen, d. h. ihren *funktionellen Sinn* aufzuklären. Hierauf hat das vergleichende Studium der Veränderungen zu folgen, welchen diese oder jene Struktur unter Einwirkung eigener Arbeit und unter Kontrolle des Mediums phylogenetisch unterworfen ist.

Eine annähernd gleiche Untersuchungsmethode wurde in der Paläontologie schon längst von WLADIMIR KOWALEWSKY eingeführt und hat in seinen und nachfolgender Forscher Händen (DOLLO, ABEL, OSBORN u. a.) eine Reihe glänzender Resultate gezeitigt. In der Zoologie ist diese Methode noch sehr ungenügend angewandt worden, aber ich bin überzeugt, daß sie noch sehr vieles leisten wird. In Bezug auf die Insectenflügel wird allein die Anwendung dieser Methode uns schließlich in den Stand setzen, diese Hieroglyphen zu entziffern und in ihnen ein großes Kapitel der Insectengeschichte zu lesen. Bei meinem Studium der Flügel bemühte ich mich, diesen Gesichtspunkt nie außeracht zu lassen und gewöhnlich leistete er mir vortreffliche Dienste bei der Klärung mancher schwieriger Fragen. In vorliegendem Aufsatz beabsichtige ich nur einige Resultate der Untersuchung der Analpartie des Flügels darzulegen. Ausführlicher werden dieselben sowie die Resultate der Untersuchung anderer Teile und Strukturen des Flügels in weiteren Arbeiten auseinander gesetzt werden.

Die Flügel der Insecten sind von großer Mannigfaltigkeit. In einigen Gruppen gleichen die Hinterflügel in Form, Bau und Geäder ganz den Vorderflügeln; in anderen, sowohl nah- als auch fernstehenden Gruppen unterscheiden sich die Hinterflügel in verschiedener Hinsicht von den Vorderflügeln, wobei besonders häufig der Fall eintritt, daß die Hinterflügel in der sogenannten Analpartie mehr oder weniger stark verbreitert sind und hier mit 1—2, nicht selten sogar mit einer ganzen Reihe, überzähliger (im Vergleich mit dem vorderen Flügelpaar) Adern versehen sind, wie z. B. bei den Geradflüglern. Ebenso wie nun eine einförmigere, homonome Segmentierung des Arthropodenkörpers normalerweise als primärer Zustand, im Vergleich mit verschiedenen Formen der Heteronomie gilt, so muß auch die Ähnlichkeit beider Flügelpaare untereinander, in bezug auf Form, Bau und Geäder als primäre Erscheinung im Vergleich mit verschiedenen Formen der Heteronomie

gelten, welche hier Fälle von Differenzierung und Spezialisierung vorstellen, die sich im Zusammenhang mit der verschiedenen Rolle beider Flügelpaare während des Fluges, sowie in Ruhestellung entwickelten. Die entgegengesetzte Ansicht, wonach der fächerförmige Typus der Hinterflügel primär war, während schmale, homonome Flügel sich auf dem Wege mannigfacher Reduktion aus ersteren bildeten, wurde von ADOLPH ausgesprochen, behauptete sich in der Wissenschaft ziemlich lange Zeit und findet manchmal sogar noch in den neuesten Arbeiten Nachklänge, muß jedoch in jedem Falle verworfen werden.

Wenn es sich so verhält, wenn also der Homonomiezustand primär ist, so entsteht die Frage, auf welchem Wege die erwähnte „anale“ Verbreiterung der Hinterflügel entstand, und, vor allem, woher jene überzähligen Adern stammen, deren Homologe in den Vorderflügeln uns unbekannt sind. Entweder bildeten sich bei Erweiterung der Analpartie in ihrer Membran einige Adern neu aus, oder aber es beteiligte sich an der Bildung dieser Erweiterung irgendein anderes, uns unbekanntes Gebilde. Diese Frage wurde von COMSTOCK und NEEDHAM — und ihr Gesichtspunkt muß in der Entomologie als vorherrschend bezeichnet werden — folgendermaßen beantwortet: die Evolution und Spezialisierung der Flügel geschah auf zweierlei Wegen: auf dem Wege der Reduktion ursprünglicher Adern (*specialisation by reduction*) und auf dem Wege der Vermehrung ihrer Zahl, gleichsam deren Neubildung (*specialisation by addition*). Auf diese Weise bildeten sich im speziellen Fall auch die neuen Adern in der erweiterten „anal“ Partie der Hinterflügel.

Wenngleich der erste Fall der Herausbildung des Geäders eine zweifellose und allenthalben nachweisbare Tatsache ist, so muß gegen den zweiten Teil des COMSTOCK und NEEDHAM'Schen Satzes entschiedener Widerspruch erhoben werden. Die Vorstellung einer späteren Hinzufügung oder Neubildung von Adern ist reine Hypothese, die keine Tatsachen für sich hat. Niemand hat noch bewiesen, daß in der Flügelmembran irgendwelche Adern nicht durch Modifikation ihres vorherigen Zustandes, sondern durch Neubildung entstanden sind. Vergleichend-systematische und paläontologische Befunde sprechen übereinstimmend dafür, daß wir, je weiter wir in die Tiefe vergangener Epochen eindringen, desto mehr Insecten finden, deren Flügel vollständig bedeckt sind von einem dichten Netz von Adern, oder, richtiger, Gefäßadern. Durch Reduktion einzelner Elemente lichtete sich das Netz, während andere Elemente, sich auf verschiedene Weise verändernd, unter ungleichmäßigem Wachstum usw. das definitive Flügelgeäder der neueren Gruppen bildeten, wo alle Adern gewöhnlich eine ganz bestimmte Rolle bei der Unterstützung des Flügels und in der Mechanik des Fluges spielen.

Die Flügelmembran stellt in der Mehrzahl der Fälle ein ziemlich

einfaches anatomisches Gebilde vor: es besteht aus zwei gleichsam zusammengeklebten Chitinlamellen. Das bei Nymphen und Puppen gut entwickelte Hypoderm verschwindet meist im imaginalen Flügel und ist durch keinerlei Konservierungs- oder Färbungsmethoden nachzuweisen. Die Adern dagegen sind höchst komplizierte Gebilde. Es sind Rohre, deren Wandung aus verdicktem Chitin und dasselbe aus kleidendem Hypoderm besteht; sie enthalten Blut, oft auch Fettkörper und Zellen, und stets (mit wenigen Ausnahmen) Tracheen, nicht selten Nerven. Es ist undenkbar, daß so komplizierte Strukturen einfach in der Membran entstehen könnten, wo weder Blut, noch Tracheen und Nerven vorhanden sind<sup>1)</sup>. Eine jede Ader ist nur Modifikation ihres vorherigen Zustandes.

Steht es so, — wie kann aber dann die oft enorm große Erweiterung der Hinterflügel unter gleichzeitigem Auftreten einer Reihe neuer Adern in ihr, wie z. B. bei Geradflüglern, entstehen?

Um diese Fragen zu beantworten, müssen wir die Flügel verschiedener Insectengruppen betrachten. Beginnen wir mit solchen Gruppen, wo sowohl der homonome als auch der Zustand mit erweiterten Hinterflügeln, nebst verschiedenen Übergängen vertreten sind. Am besten kommt das bei *Trichopteren* und *Hymenopteren* zum Ausdruck. Stark erweiterte ebenso wie gar nicht erweiterte Hinterflügel finden wir auch bei Vertretern der Ordnungen, welche sich um die Geradflügler und Blattodea gruppieren, aber dort stoßen wir entweder auf größere Komplikationen oder aber Reduktionen der uns interessierenden Gebilde, weshalb es sich empfiehlt, dieselben später zu betrachten.

Im Vorderflügel der Trichopteren (Abb. 1) finden wir hinter dem Cubitus gewöhnlich vier Analadern, wovon  $A_1$  und  $A_2$  den Flügelrand erreichen,  $A_3$  und  $A_4$  dagegen nicht. Selten sind nur drei Analadern vorhanden: es verschwindet manchmal die dritte, in anderen Fällen eventuell die vierte Analader.

Bei Familien mit mehr oder weniger homonomen Flügeln, z. B. bei den *Rhyacophyliden* (Abb. 1) und *Philopotamiden*, finden wir auch im Hinterflügel dieselben vier *Analia*, nur erreichen sie alle den Flügelrand, — bei Familien dagegen mit erweiterten Hinterflügeln, z. B. *Limnophilidae*, *Phryganeidae*, *Hydropsychidae* u. a. finden wir basalwärts von  $A_4$  noch eine ähnliche Längsader, welche für  $A_5$  gehalten wird, und manchmal sogar (die meisten *Limnophilidae*) zwei solche Adern ( $A_5$  und  $A_6$  der Autoren). Woher stammen diese zwei überzähligen Adern und woher jene Erweiterung, in welcher diese zwei Adern verlaufen?

Betrachten wir die Flügelbasis selbst. Basalwärts von der Analpartie

<sup>1)</sup> Es ist nur von echten, häutigen Flügeln, nicht von Flügeldecken die Rede.

(von  $A_4$ ), d. h. näher zum Körper, finden wir sowohl bei *Rhyacophiliden* (Abb. 1), als auch *Philopotamiden* einen kleinen ovalen Lappen, welcher von der eigentlichen Analpartie durch eine kleine hintere Incisur geschieden ist. Von dieser Incisur geht ein schmaler und dünner Chitinstreif weiter nach vorne und innen; er trennt den kleinen postanalalen Teil von der Analpartie. Im Hinterflügel der *Rhyacophiliden* bildet dieser Teil einen gut ausgeprägten ovalen Lappen; bei den *Philopotamiden* und anderen Familien mit homonomen Flügeln ist dieser Lappen sehr klein, kaum vorragend. Der erwähnte Lappen ist, wenn auch schwach entwickelt, im Vorderflügel fast aller *Trichoptera* (ausgenommen *Hy-*

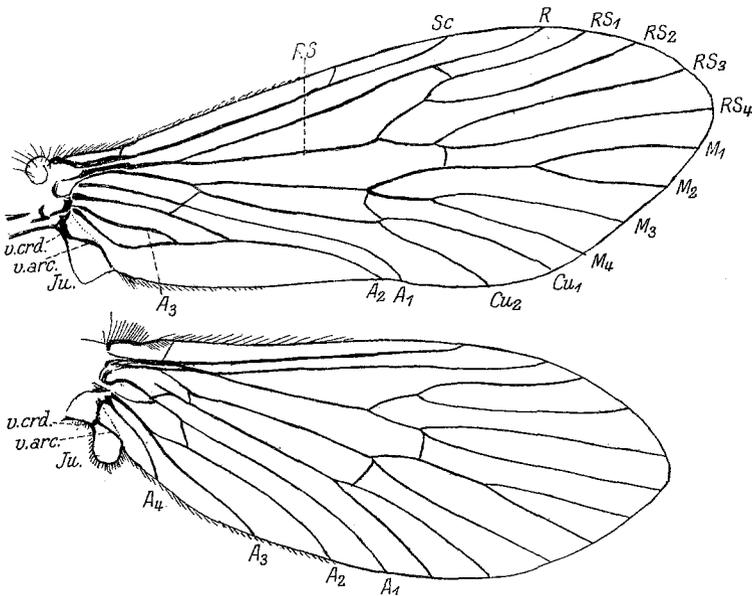


Abb. 1. Flügel von *Rhyacophila nubila* ZETT.

*dropsychidae* (Abb. 2), bei denen ein Lappen nicht bemerkbar ist) vorhanden; im Hinterflügel findet er sich nur bei solchen Gruppen, bei denen die Hinterflügel nicht verbreitert sind.

Ähnliche lappenförmige Teile waren schon längst in den Vorderflügeln mancher *Lepidopteren* bekannt, und zwar bei *Micropterygiden* und *Hepialiden*. COMSTOCK (1893, 1895, 1906) nannte diesen Lappen *Jugum*, und teilte auf Grund seines Vorhandenseins bei den erwähnten Gruppen und seines vermeintlichen Fehlens bei den meisten anderen *Lepidopteren*, bei welchen die Verbindung der Flügel nach COMSTOCKS Meinung gewöhnlich vermittels des sogenannten *Frenulum* zustande kommt, — die *Lepidopteren* in zwei Unterordnungen: *Jugata* und

*Frenata*. Später (1918) vereinigte derselbe Autor die *Micropterygidae* mit den *Trichoptera* und nannte das *Jugum* der letzteren „fibula“. SPULER (1892) beschrieb diese Gebilde (*juga*) auch bei *Trichopteren*, und zwar am Vorder- und Hinterflügel. Das Vorhandensein der *juga* bei denselben Gruppen erwähnt auch PACKARD (1898).

Gebilde, welche an solche Jugallappen erinnern, besitzen auch noch andere Insecten. Solche Lappen (*alulae*) finden wir oft bei *Dipteren*. Bei einigen Familien befinden sich basal von der *alula* noch ein oder zwei Lappen (*squamae*).

MEINERT und KOLBE haben schon lange die großen membranösen Anhänge an der Flügeldeckenbasis mancher Käfer, und zwar *Dytisciden* beschrieben. P. SCHULZE erwähnt sie für *Calosoma rycophanta*. Eben solche Anhänge sind auch bei den Hydrophiliden bekannt (BERLESE).

HOFFBAUER (1892) hält diese *alulae* für „Anhänge“ der Flügeldecken; auch SHARP betrachtet sie als modifizierte Teile der Flügeldeckenbasis. Ähnliche Lappen sind bei vielen *Hymenopteren* bekannt, wo sie als „Anallappen“ bezeichnet werden.

SNODGRASS (1909) beschreibt am Vorderflügel verschiedener Insecten, darunter Geradflügler und Perliden, eine *Axillarmembran*, welche zwischen dem Rand der Analpartie und der Brust liegt. Diese Membran bildet fast stets eine Erweiterung, d. h. einen nach hinten gerichteten Vorsprung, in den Dipterenflügeln und Flügeldecken der Käfer dagegen — große Lappen: *alulae*, *squamae*. Das *jugum* der *Lepidopteren* betrachtet SNODGRASS nur als Lappen der Analpartie. Dieser Lappen sei angeblich in der Axillarmembran nicht einbegriffen und daher den *alulae* der *Dipteren* und *Coleopteren* nicht homolog.

Schon aus dieser flüchtigen Übersicht der früheren Angaben ist zu ersehen, daß obgleich besondere Vorsprünge und Lappen der Vorderflügelbasis bei den verschiedensten Insectengruppen beschrieben wurden, dennoch Homologie, Herkunft und weiteres Schicksal dieser Gebilde sowohl am Vorder- als auch Hinterflügel unaufgeklärt bleibt, unklar ist auch ihre funktionelle Bedeutung.

Nur wenige Autoren (SNODGRASS, HOLMGREN) legten sich die Frage vor, was aus der „Axillarmembran“ oder dem „Postanallappen“ im Hinterflügel wird. SNODGRASS (1909) meint, daß infolge der den meisten Insecten eigentümlichen starken Verbreiterung der Analpartie des Hinterflügels, dieser Teil einfach reduziert wird. VOSS (1905) beschreibt einen besonderen „Anallappen“ im Hinterflügel der Grillen, läßt sich aber auf eine Behandlung dieser Frage nicht ein. Eine eigenartige Position in dieser Frage nahm HOLMGREN ein, seine Ansicht soll jedoch später behandelt werden.

Wir konstatierten bereits daß der von dem hinteren Einschnitt, basalwärts von  $A_4$ , verlaufende dünne Chitinstreif bei den *Trichopteren*

einen kleinen dreieckigen Teil von der Analpartie scheidet. Diesen Teil, samt seinem Vorsprung, dem eigentlichen *jugum*, wollen wir *Jugalpartie* oder *-anlage* nennen. Manchmal, so in der ganzen Familie *Hydropsychidae*

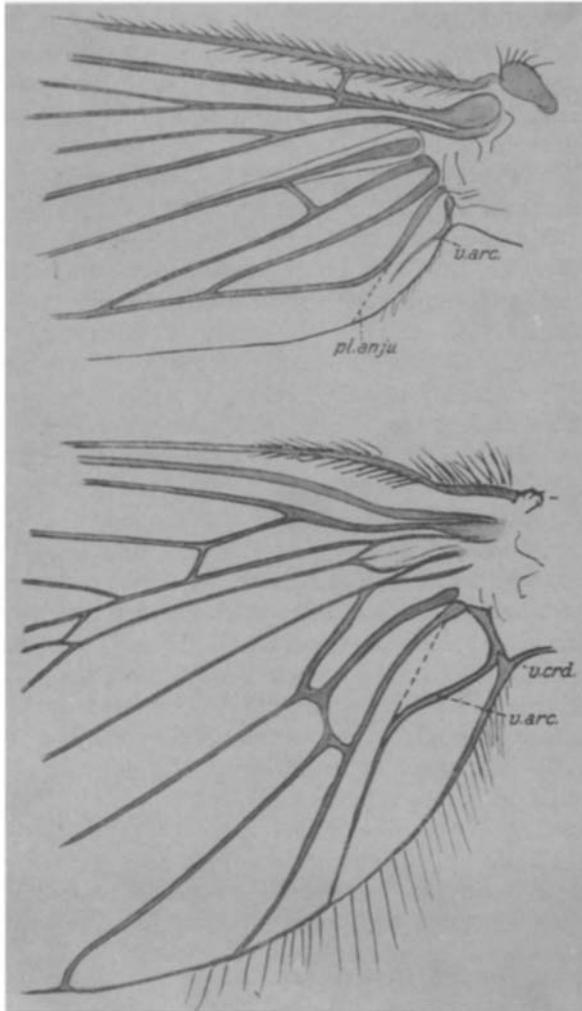


Abb. 2. Basalhälften der Flügel von *Hydropsyche ornatula* McLACH.

(Abb. 2), kann ein besonderer Vorsprung auch fehlen, dennoch ist die *Jugalpartie* stets vorhanden; der Kürze halber werden wir sie manchmal einfach „*jugum*“ nennen.

Die Bedeutung des beschriebenen Trennungstreifs ist sehr groß.

Werden die Flügel dachförmig auf dem Rücken zusammengelegt, so biegt sich der Jugalteil gerade längs diesem Streif, der die Biegung erleichtert, um, und wird unter die Analpartie geklappt. Diesen Streif oder diese Einknickungslinie nennen wir *Anojugalfalte* (*plica anojugalis*, *pl.an.ju.*). Dieselbe Rolle spielt die Jugalpartie im Hinterflügel der *Rhyacophilidae*, *Philopotamidae* und überhaupt bei Gruppen mit „homonomer“ Flügelausbildung.

Bei näherer Betrachtung erweist es sich, daß die Jugalpartie beider Flügelpaare auch ihr eigenes Geäder hat. In den Hinterflügeln der *Rhyacophilidae* (Abb. 1) beginnt am Winkel, wo  $A_3$  und  $A_4$  zusammenlaufen, eine schwache gefäßartige Ader, welche zum Flügelhinterrand am Anfang des Jugum verläuft und sich hier mit der Marginalader verbindet, welche in die sogenannte Randverdickung der Axillarmembran SNODGRASS und weiter in die hintere Grenze des eigentlichen *notum*<sup>1)</sup>, nämlich des *scutellum* übergeht. Diese kurze jugale Ader werden wir *Vena cardinalis* (*V.card.*) nennen. Sie entsendet eine andere, ebenfalls gefäßartige Ader, welche schräg zum Ende der Anojugalfalte verläuft und sich dort mit der Marginalader verbindet. Diese Ader bezeichnen wir im nachfolgenden als *Vena arcuata* (*V.arc.*).

Das gleiche finden wir in den Vorderflügeln von *Rhyacophila*, nur ist hier infolge einer Verengung der Flügelbasis selbst die *Vena cardinalis* etwas kürzer, größtenteils mit den Überbleibseln der Marginalader verschmolzen und teilweise chitiniert. *Vena arcuata* bogenförmig. Bei *Philopotamus* finden wir keine deutliche *Vena cardinalis*, sie ist hier reduziert, die bogenförmige *Vena arcuata* ist jedoch deutlich.

Dieselben zwei Adern finden wir gewöhnlich auch in der Jugalpartie der übrigen *Trichopteren*; selten sind sie ganz reduziert.

An nicht erweiterten Hinterflügeln sind die Jugallappen, d. h. eigentlichen *juga*, meist (ausgenommen *Rhyacophilidae*) sehr schwach entwickelt, nichtsdestoweniger finden sich hier gewöhnlich Überreste dieser Adern. Ihre Lage variiert etwas bei verschiedenen Gruppen, aber die gegenseitigen Beziehungen beider Adern sind bei verschiedenen Gruppen im allgemeinen konstant.

Eine Jugalpartie und meist auch ein unbedeutender Vorsprung derselben, ist auch bei allen Neuropteren, und zwar in beiden Flügelpaaren vorhanden, was leicht verständlich ist, wenn wir uns dessen entsinnen, daß bei allen *Neuroptera* die Hinterflügel in ihrer Analpartie nicht erweitert sind. Auch hier sind die gleichen Jugaladern vorhanden: die

<sup>1)</sup> Wir sind ganz derselben Meinung wie SNODGRASS, daß die axillare und, als deren Fortsetzung, die hintere notale Verdickung die wahre Grenze des Thoraxrückens (*notum*) ist. Das dahinter gelegene Sklerit, „*Postscutellum*“ ist ein neueres, unabhängiges Gebilde. Daher erscheint mir die von SNODGRASS vorgeschlagene Bezeichnung „*Pseudonotum*“ gut gewählt zu sein.

*Vena cardinalis* ist meist gut ausgebildet, die *Vena arcuata* jedoch reduziert und nur hier und dort sind Spuren von ihr erhalten. Im Vorderflügel von *Panorpa* (Abb. 3) ist auch *Vena arcuata* gut entwickelt, aber sie verläuft hier gerade längs der Anojugalfalte, vom Ende bis zu ihrem Anfang, d. h. bis zur Basis von  $A_3$  und  $A_4$ , also nicht ganz so wie bei den *Trichopteren*. Im Hinterflügel der *Mecoptera*, wie auch *Neuroptera* (mit Ausnahme der meisten *Megaloptera*) ist die Jugalpartie sehr klein, reduziert und öfters aderlos. Die starke Entwicklung des *jugum* in den Vorderflügeln vieler *Neuroptera* und *Mecoptera* ist so zu erklären, daß

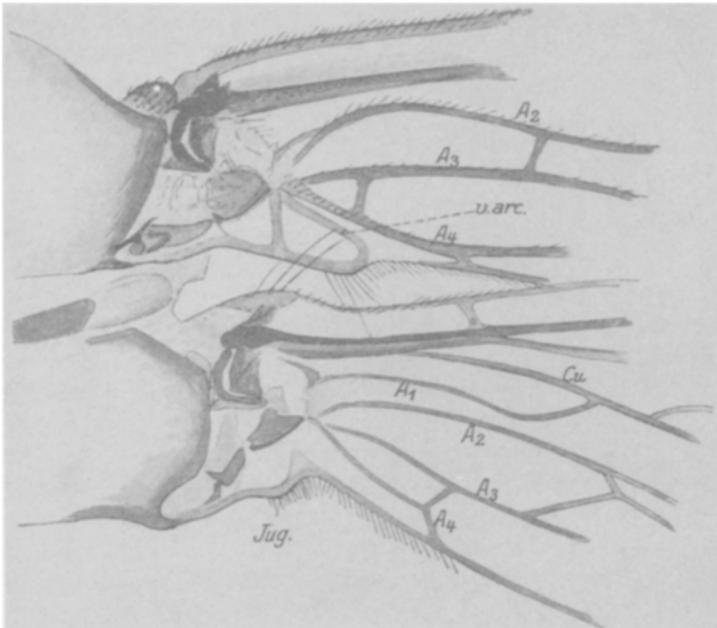


Abb. 3. Basalpartie der Flügel von *Panorpa communis* L.

das *jugum* hier eine gewisse Funktion hat: an ihm verhaken sich die Borsten, welche auf dem Basalteil der Costalader (meist) der Hinterflügel stehen (*frenulum*), und dieser Apparat dient zur Befestigung der Flügel aneinander. Die hinteren Jugalpartien haben keine derartige Funktion zu erfüllen, daher sind besondere Vorsprünge hier schwach oder überhaupt nicht angedeutet.

Dieselben zwei Adern finden wir auch im Vorderflügel vieler *Hymenoptera*, besonders *Tenthredinoidea*. Bei den meisten *Hymenoptera* sind die Hinterflügel in der Analpartie bereits verbreitert, während in Fällen, wo dieselben nicht verbreitert sind, wie bei den Schlupfwespen, Gall-

wespen, Chalcididen, Proctotrupiden, sowie bei Ameisen, — die Jugalpartien beider Flügelpaare reduziert sind.

Lassen wir nun einstweilen die anderen Insecten beiseite und betrachten wir den Bau der Hinterflügel bei solchen *Trichopteren*- und *Hymenopteren*-Familien, wo sie unter dem Druck der Notwendigkeit einer allgemeinen Flächenvergrößerung der Flügel ihre „Analpartie“ erweiterten. Nach der Meinung von COMSTOCK und NEEDHAM, wie auch der anderen Autoren überhaupt, erlitten in solchen Hinterflügeln die Jugallappen oder Jugalpartien Reduktion und verschwanden. Ist dem aber so?

Wenn wir uns zur Familie *Polycentropidae* (*Trichoptera*) wenden, welche sich an die primitiven *Philopotamidae* mit homonomen Flügeln anschließen, so sehen wir, daß bei ihren meisten Vertretern, z. B. bei

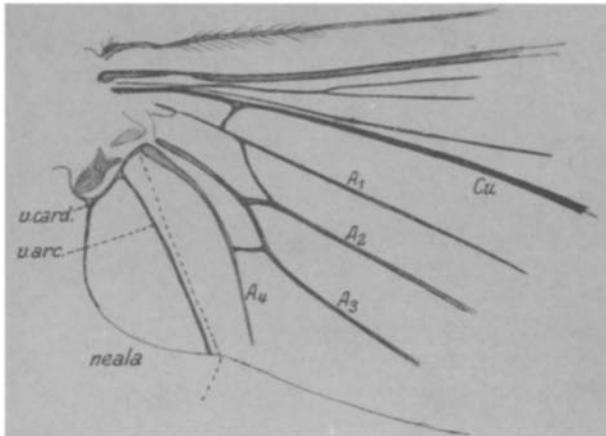


Abb. 4. Basalhälfte des Hinterflügels von *Neureclipsis bimaculata* L.

unseren *Polycentropus*, *Neureclipsis* (Abb. 4), *Holocentropus*, *Plectrocnemia* u. a. die „Analpartie“ der Hinterflügel nur wenig vergrößert ist, und — was besonders interessant erscheint — daß der proximale Teil der Erweiterung, unmittelbar hinter  $A_4$ , von der eigentlichen Analpartie (die von  $A_1$ — $A_4$  eingenommene Partie) durch einen kleinen Einschnitt des Hinterrandes geschieden ist. Die in dieser Partie verlaufende Längsader ( $A_5$  der Autoren) an der Basis verbindet sich mit der anderen kurzen Ader genau ebenso, wie die ihr ähnliche *Vena arcuata* des vorderen *jugum* mit der *Vena cardinalis*. Um unsere Vermutung zur Gewißheit werden zu lassen, erübrigt es die Faltung des Flügels in Ruhestellung zu untersuchen. Da erweist es sich denn, daß außerhalb der Längsader  $A_4$  eine gerade Faltungslinie verläuft; an dieser Stelle wird diese ganze proximale Partie samt ihren zwei Adern unter die

wirkliche Analpartie ( $A_1$ — $A_4$ ) zurückgeschlagen. Kein Zweifel, daß dieser juxtabasale Teil des Flügels nichts anderes vorstellt, als die vergrößerte Jugalpartie. Ihre Längsader ist eine verlängerte *Vena arcuata* und nicht etwa die unerklärliche  $A_5$  und die Ader an der Basis — eine weniger modifizierte *Vena cardinalis*.

Der erwähnte leichte Einschnitt am Hinterrand befindet sich genau gegenüber dem Ende der Umbiegungslinie: es ist klar, daß derselbe vollkommen dem Einschnitt entspricht, welcher im Vorderflügel *jugum* von der Analpartie scheidet.

Bei den *Hydropsychidae*, welche sich in anderer Richtung an die *Philopotamidae* anschließen, ist das vordere *jugum* durch keinerlei Einschnitt von der Analpartie abgegrenzt (Abb. 2); ebenso ist der ver-

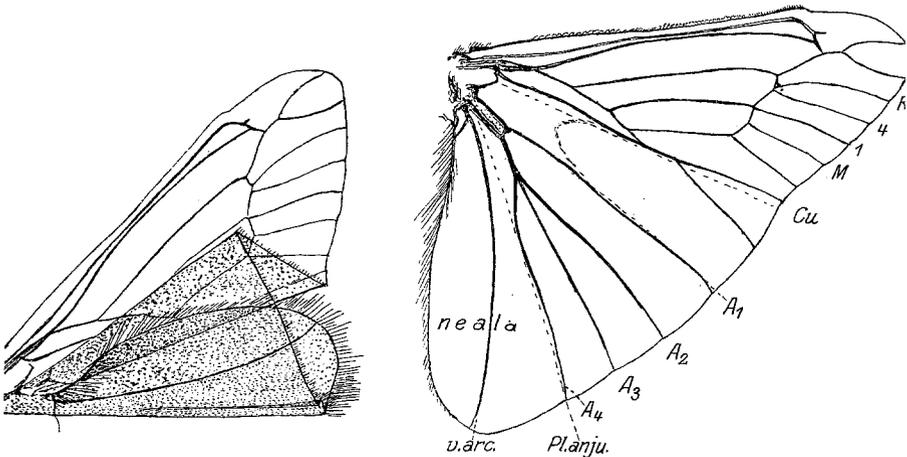


Abb. 5. Hinterflügel von *Aethaloptera rossica* MART., zusammengelegt und gespannt.]

größte Jugalteil der Hinterflügel nicht von der Analpartie geschieden, aber Verlauf und Lage der *Vena arcuata* und *cardinalis* sind in ihm ganz dieselben, wie im Vorderflügel. Bei den *Hydropsychinae* ist die hintere Jugalpartie noch nicht sehr groß, aber bei vielen Vertretern der Unterfamilie *Macronematinae*, z. B. bei *Aethaloptera*, *Chloropsyche* u. a. ist sie, wie auch die Analpartie, sehr stark vergrößert; *Vena arcuata* verläuft in diesen Fällen nicht an der Falte, sondern näher zur Mitte der Jugalpartie (Abb. 5), was der Aufgabe der Stützung dieses Flügelteils besser entspricht. Auch in anderen Trichopterenfamilien wurde die Flächenvergrößerung der Hinterflügel durch denselben Prozeß erreicht, nämlich durch Vergrößerung der Analpartie und starkes Sichausdehnen der Jugalpartie, wo wir stets die uns bekannte *Vena arcuata* und gewöhnlich auch die *Vena cardinalis* vorfinden. Bei den *Limnophiliden* verlaufen,



usw.) waren früher besser vertreten, gegenwärtig stehen sie an Formenzahl im Hintergrund. In anderen Gruppen bereitete sich bei den Flügeln Arbeitsteilung vor: die vorderen paßten sich zu Schwingungsbefähigung an, die hinteren wurden mehr passiv. Im Prozeß der Verbesserung der Flugfähigkeit, der Verlängerung des Flugs usw., mußte ursprünglich, als noch keine genügend mächtige und differenzierte Flügelmuskulatur vorhanden war, sich positiv die Notwendigkeit einer Flächenvergrößerung der Flügel herausstellen, und selbstverständlich mußten sich in diesem Fall gerade die passiveren Hinterflügel vergrößern, und zwar in ihrer Analpartie<sup>1)</sup>. Zuerst reagierte auf diesen Antrieb die Analpartie, aber das genügte nicht und da begann die winzige Jugalanlage, welche gleichsam embryonale Eigenschaften in sich barg, zu wachsen, um später einen bedeutenden Teil des Flügels zu bilden, und den neuen Bedürfnissen zufolge, seine zwei ursprünglichen Gefäßadern zu modifizieren (bei den behandelten Gruppen). Der verbreiterte Hinterflügel besteht folglich aus zwei ihrer Herkunft nach verschiedenen Teilen. Wir müssen den

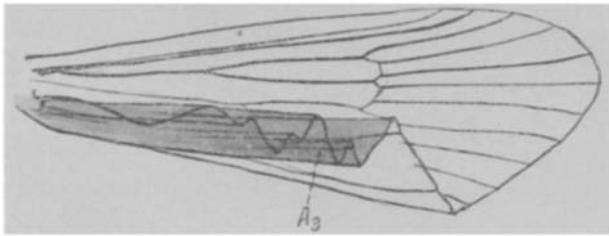


Abb. 7. Hinterflügel von *Asynarchus fusorius* McLACH. zusammengelegt.

costa-analen Teil, bis zur Anojugalfalte, der faktisch dem ganzen Vorderflügel entspricht, als „*palaeala*“, als Erbteil von den Urahnen der Insecten, dem vergrößerten *jugum* oder „*neala*“, gegenüberstellen, denn dieses Gebilde entwickelte sich später, im schon fertigen Flügel und innerhalb der Grenzen einzelner Gattungen und sogar Artengruppen, — überall parallel und unabhängig.

Wenn diese unsere Betrachtungen richtig sind, so müssen wir ähnliche Prozesse, bei welchen die *neala* gebildet wird, auch in allen übrigen Insectengruppen finden, wo die Flügel in Ruhestellung auf dem Rücken zusammengelegt werden. So ist es auch in der Tat. Bei den *Hymenoptera* treten diese Erscheinungen womöglich noch plastischer und interessanter zutage, als bei den *Trichoptera*. Bei den *Chalastogastra* sind die Hinterflügel stets mehr oder weniger verbreitert; die Ausbildung ihrer *neala* erinnert meist sehr an *Trichopteren*: wir treffen auch hier dieselben *Vena arcuata* und *cardinalis*. Erstere verläuft meistens in der

<sup>1)</sup> Beide Flügel zusammen nahmen manchmal die Form eines Vogelflügels an.  
Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere Bd. 4.

Mitte der *neala* (Abb. 8); bisher wurde sie als  $A_3$  angesehen. In den vorderen *juga* ist die *Vena cardinalis* fast immer vorhanden, während die *Vena arcuata* manchmal, und nicht selten unvollständig entwickelt, ist, aber merkwürdig ist, daß der Charakter ihrer Krümmung und ihrer Beziehung zur *Vena cardinalis* sich bei denselben Formen auch im Hinterflügel erhält. Das ist bei *Allantus*, *Tenthredopsis*, *Arge*, *Xeris* (Abb. 9) deutlich zu sehen. Bemerkenswert ist, daß die etwas S-förmige Krümmung der *Vena cardinalis* bei einigen *Cimbex*-Arten sich auch im Hinterflügel wiederholt. Hieraus kann natürlicherweise der Schluß gezogen werden, daß die für einzelne Fälle (Familien, Gattungen) charakteristische Lage der Jugaladern in beiden Flügelpaaren einstmals auch den

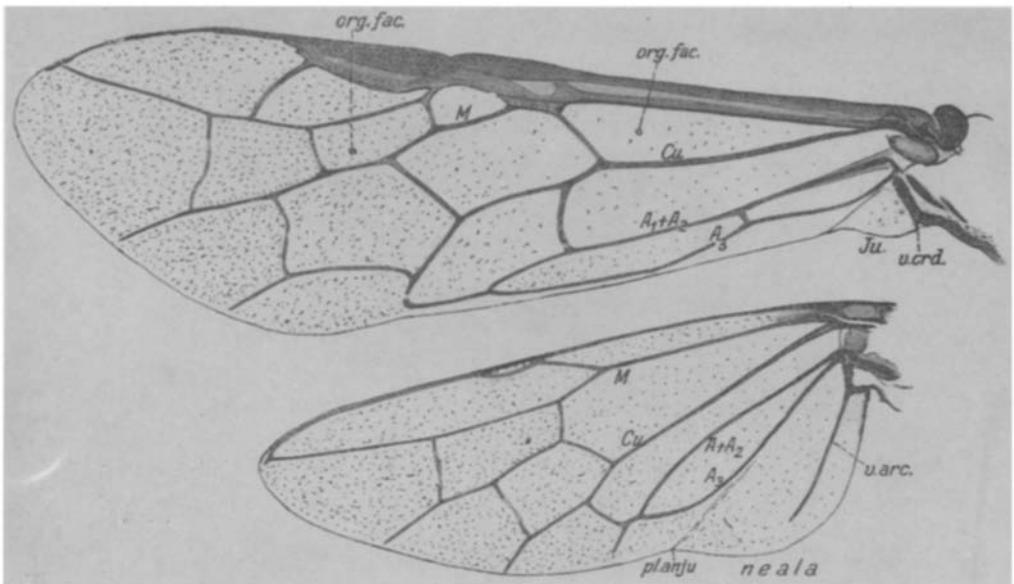


Abb. 8. Die Flügel von *Tenthredo* sp.

homonomen Flügelzustand charakterisierte, und hieraus der weitere Schluß: verschiedene Gruppen, — Familien, Gattungen, vielleicht auch engere Artengruppen — vergrößerten ihre Hinterflügel und wandelten ihre *juga* in *nealae* — parallel und durchaus unabhängig voneinander um. Bei parasitischen *Petiolata* und bei den *Formicodea* sind die *Juga* beider Flügelpaare reduziert. Innerhalb der Serien *Apodea*, *Sphcodea* und *Vespodea* treffen wir dagegen sowohl mehr oder weniger ursprüngliche Beschaffenheit, als auch eine entwickelte *neala* sowie Übergangsstadien. Im Vorderflügel hat der Jugalteil bald einen Vorsprung, bald keinen, aber die uns bekannten Adern fehlen stets.

Die Ausbildung der Jugalpartie der Hinterflügel ist äußerst mannig-

faltig. Wir treffen hier — und zwar bei allen Serien — bald einen noch ganz unscheinbaren Jugallappen (Fam. *Megachilidae*, *Crabronidae*, *Oxybelidae*, *Nysson*, *Alyson*, *Mutillidae*, *Mazaridae*, *Polistes* u. a.), welcher durch einen mehr oder weniger tiefen Einschnitt gegenüber

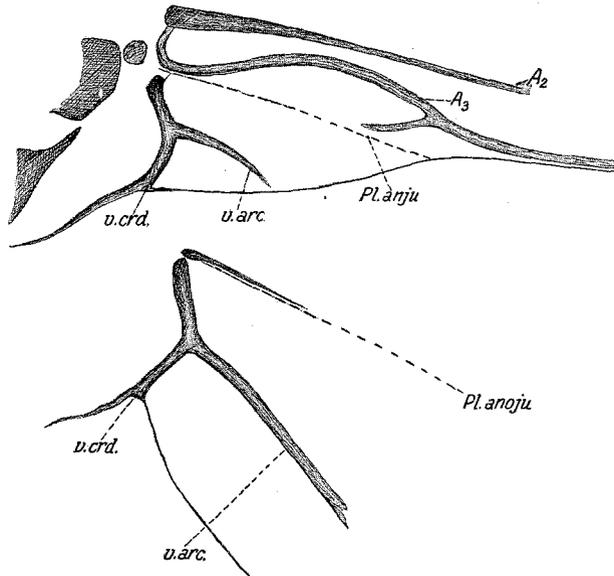


Abb. 9. Jugal- und Analpartie der Flügel von *Xeris spectrum* L.

dem Ende der Anojugalfalte vom übrigen Flügelteil geschieden ist (Abb. 10), bald verschiedene Stadien seiner Vergrößerung. Selten, wie z. B. bei den *Xylocopidae*, bleibt dieser vergrößerte Lappen von der Analpartie durch einen bis zur Basis reichenden Einschnitt abgeteilt,

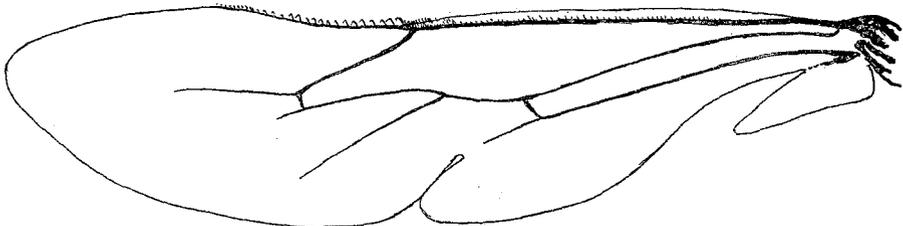


Abb. 10. Hinterflügel von *Osmia* sp.

gewöhnlich verlief jedoch das Wachstum der Neala durchaus parallel mit der Ausbreitung der Analpartie, weshalb auch der Einschnitt gering blieb.

Bei weiterer Ausbreitung der Neala bei allen drei Serien treffen wir

eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit, welche wir bisher in anderen Gruppen nicht beobachteten. In den bisher erläuterten Fällen wirkte das Wachstum der Neala nicht auf die verbreiterte Analpartie im Sinne einer Änderung ihrer Größe, hier dagegen wird das phylogenetische Wachstum der Neala stets gleichsam von einer Zusammenziehung der Analpartie begleitet, wie solches z. B. an den Flügeln von *Prosopis* (Abb. 11) zu sehen ist. In der Folge führt dieser Prozeß dazu, daß die verengte Analpartie mehr oder weniger vollständig verdrängt wird (außer der Ader  $A_2$ ), wie wir das z. B. bei *Sphex* (Abb. 12), *Astata* (Abb. 13), *Scolia* (Abb. 14) und anderen bemerken. Das Endresultat ist ein gänzlich Verschwinden der Analpartie, in welchem Falle der Flügel faktisch aus zwei Teilen besteht: dem costocubitalen und dem jugalen (neala). Das ist anscheinend bei *Scolia* (Fig. 14) der Fall. Ein ganz ähnliches Schlußresultat wird bei den *Aculeata* auch durch den entgegengesetzten Prozeß, — Reduktion des Jugallappens — erreicht, falls derselbe durchweg gering blieb und nie eine bedeutende Vergrößerung durchmachte, wie z. B. bei *Osmia* (Abb. 10). Beim Verschwinden dieses Lappens wird der Flügel ebenfalls aus zwei Teilen bestehen, aber hier wird die *Analpartie* zum basalen Teil. Einen solchen Reduktionsprozeß beobachten wir bei den *Vespiden*. Bei *Polistes* ist gewöhnlich noch ein kleines *jugum* vorhanden, bei *Vespa* verschwindet es, und der ganze hintere Teil des Flügels besteht aus der Analpartie.

Auch bei Hummeln (*Bombidae* und *Psithyridae*) und Goldwespen (*Chrysididae* und auch *Cleptidae*) finden wir ein ähnliches Endstadium. Bei der vollständigen äußeren Übereinstimmung der beiden erwähnten Endstadien ist es oft schwer zu entscheiden, mit welchem wir es im gegebenen Fall zu tun haben. Wir müssen gestehen, daß wir hinsichtlich der Hummeln und Goldwespen diese Frage bis jetzt nicht imstande sind zu beantworten. Beachten wir endlich noch, daß wir ein Endstadium bei sehr artenreichen, in voller Entfaltung stehenden Gruppen beobachten.

Bisher wurde noch nichts über die Jugaladern in der Neala der *Aculeata* gesagt. Meist fehlen diese Adern ganz, und ihre Überreste findet man selten. Am besten haben sie sich noch bei der Gattung *Sphex* (Abb. 12, *S. maxillosus*) erhalten. Wie ersichtlich, erinnern *Vena arcuata* und *Vena cardinalis* hier durch ihre Form und Lage sehr an dieselben Adern bei den *Tenthredinoidea*.

Wir können uns an dieser Stelle nicht eingehender mit den Flügeln der *Hymenoptera* befassen und bemerken nur folgendes. In allen drei Serien, *Apodea*, *Sphecodea* und *Vespodea*, treffen wir ganz analoge Reihen einer allmählichen Ausbreitung des hinteren *jugum* vom Anfangs- bis zum Endstadium, und zwar nicht *einmal*, sondern *zweimal* und *öfter* in jeder Serie. All diese einander wiederholende Reihen unter-

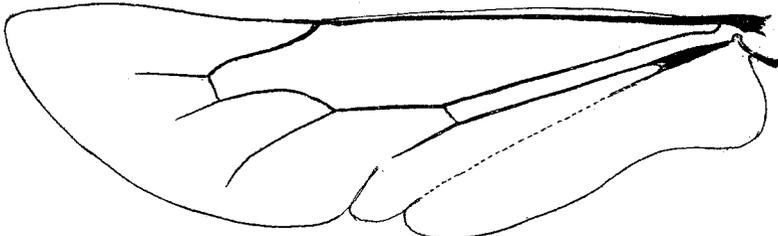


Abb. 11. Hinterflügel von *Prosopis* sp.

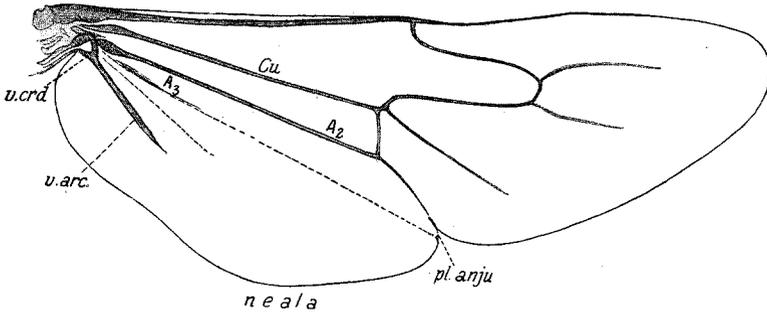


Abb. 12.

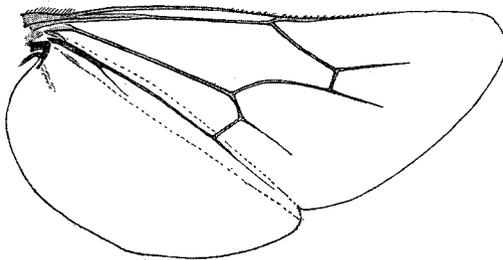


Abb. 12 und 13. Hinterflügel von *Sphex maxillosus* F. und *Astata boops* Schrk.

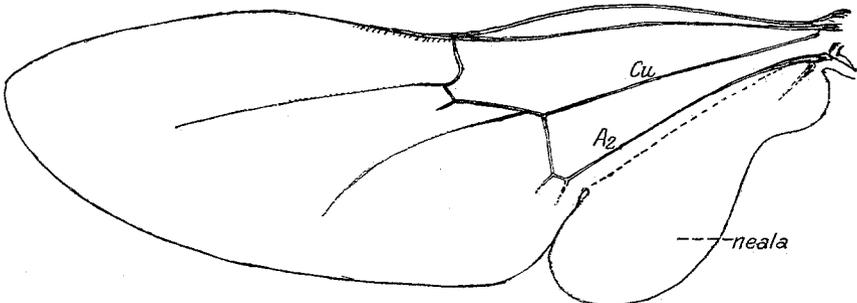


Abb. 14. Hinterflügel von *Scolia quadripunctata* Fabr.

suchend, kommen wir zur selben Schlußfolgerung, welche wir hinsichtlich der Blattwespen aussprachen. Augenscheinlich besaßen früher alle Familien und teilweise sogar Gattungen der *Aculeata* mehr homonome Flügel, und es begann später, schon innerhalb des ausgebildeten Familien bzw. Gattungen ein unabhängiges, paralleles Wachstum der ano-jugalen Partie der Hinterflügel.

Unter den *Coleopteren* erinnern die *Adephaga* durch Ausbildung ihrer *neala* (Fälle von Homonomie gibt es hier nicht) an Blattwespen, die *Polyphaga* an *Aculeata*. Die in der *neala* verlaufende Längsader ist *Vena arcuata* und nicht  $A_4$ , wie früher angenommen wurde.  $A_4$  ist in der Analpartie zu suchen, wo ihre Überreste, wie es scheint, bei den *Adephaga*, und noch besser, bei den *Cupedidae* (Abb. 15) tatsächlich vorhanden sind. *Vena cardinalis* ist selten ganz ausgebildet (*Cupedidae*); bei den *Adephaga* ist sie nur teilweise ausgebildet, bei den *Polyphaga*

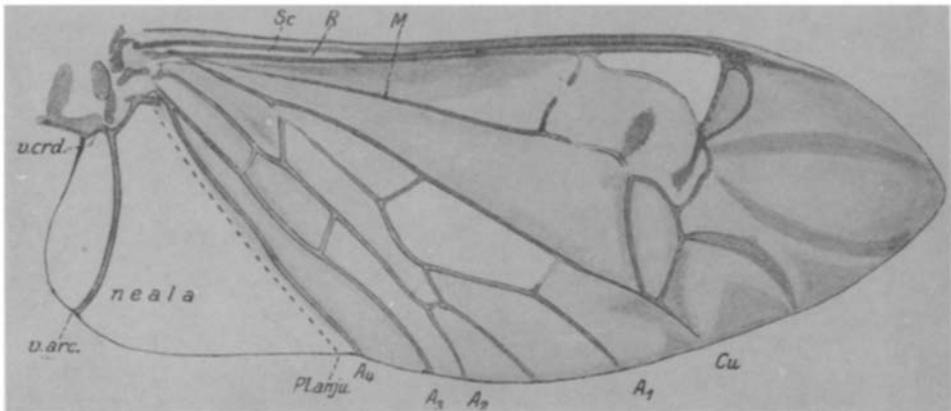


Abb. 15. Hinterflügel von *Cupes clathratus* SOLS.

fehlt meist jede Spur von ihr. In den Vorderflügeln ist das *jugum* (ohne Adern) besonders stark manchmal bei im Wasser lebenden Käfern entwickelt; typischer ausgebildet bei *Carabiden* und *Cicindeliden*. Bei den *Polyphaga* ist das *jugum* der Vorderflügel meist reduziert, und nur selten, wie bei den *Hydrophiliden*, gut entwickelt.

In den Hinterflügeln der *Polyphaga* ist das Schicksal der Jugalpartie sehr verschiedenartig, und wir begegnen hier Verhältnissen, welche sowohl an *Adephaga*, als auch an *Hymenoptera aculeata* erinnern. So steht es z. B. mit den *Staphyliniden*, wo manche Formen einen sehr unscheinbaren oder sogar nur in der Anlage vorhandenen Jugallappen besitzen, andere dagegen einen besser entwickelten, ansehnlichen Jugallappen (*neala*), welcher von der Analpartie durch einen besonderen Einschnitt geschieden ist. Ähnlichen Ausbreitungsstadien der *neala* begegnen wir auch in anderen Familienserien.

Die außerordentliche Entwicklung des Nealargebiets bedingt bei vielen Käfern die Notwendigkeit einer sekundären Faltung (Abb. 16) der *neala*. Dem gleichen Zweck der Flächenverminderung der zusammengelegten Flügel dient eine besondere Faltung des distalen Teils, sowie des Streifs zwischen *Rs* und *M*.

Wir sagten, daß das Bedürfnis einer Vergrößerung der Flügelfläche bei den Insecten zusammen mit der angelegten Heteronomie hervortrat, und zwar vor allem im Hinterflügel, welcher sich daher in der Basalhälfte verbreiterte. Dabei sind bei den *Hymenopteren* und besonders bei *Aculeaten* die Hinterflügel bedeutend kürzer und kleiner als die Vorderflügel.

Dasselbe gilt für einige *Trichoptera*, z. B. Fam. *Leptoceridae*, Subf.

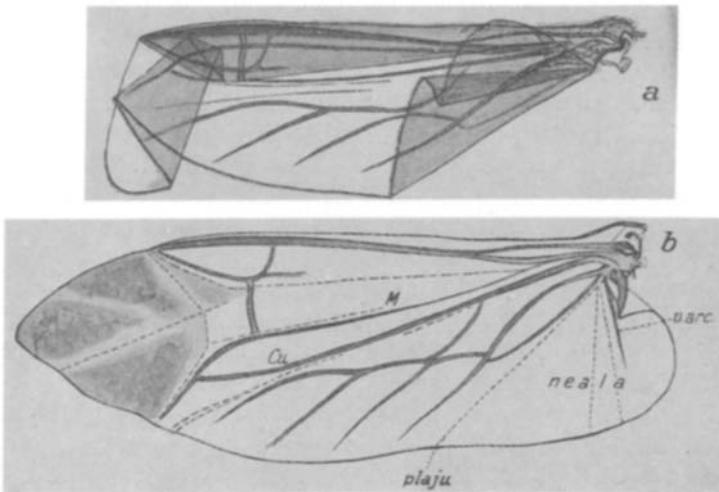


Abb. 16. Hinterflügel von *Cantharis livida* L. zusammengelegt (a) und gespannt (b).

*Sericostomatinae* und anderen. Es liegt aber viel Grund zur Annahme vor, daß diese Prävalenz der Vorderflügel sich erst später entwickelte, als ursprünglicher Typus jedoch der Vervollkommnung der Flugfähigkeit, der Verlängerung des Fluges usw. (abgesehen von Gruppen mit homonomen Flügeln) ist gerade die vorherrschende Vergrößerung des Hinterflügels infolge des Wachstums der Analpartie und der *neala* anzusehen. Ein derartiger Flügeltypus erforderte noch keine mächtige und stark differenzierte Muskulatur, welche später erworben wurde. Mit der allmählichen Kräftigung der Flugmuskulatur, was naturgemäß gerade erst bei den Vorderflügeln stattfand, und mit der Aktivierung des Fluges schwand die Notwendigkeit des Vorhandenseins einer größeren Flugmembran der Hinterflügel; es wuchsen hauptsächlich die aktiven Vorderflügel, und die Hinterflügel, an denen die *neala* schon ausgebildet

war, blieben im Wachstum zurück und erlitten öfters sogar rückläufige Entwicklung. Die *Aculeaten* erwiesen sich in diesem Sinne als sehr progressiv, die *Sessiliventria* als konservativ; unter den Käfern erwiesen sich die *Adephagen*, welche auch sonst mehr primitive Charaktere beibehalten haben, im allgemeinen auch hier als konservativer. Das Gesagte umfaßt natürlich nicht alle späteren Veränderungen; außerdem gab es auch Veränderungen anderer Art, aber wir können uns auf deren Untersuchung hier nicht einlassen.

In den Hinterflügeln der *Neuroptera* und *Mecoptera* ist, wie gesagt, die Analpartie überhaupt nicht erweitert und ihr *jugum* eher sogar reduziert, aber bei den *Megaloptera* begegnen wir einem etwas anderen Bilde. Bei den *Sialidae* erleiden die Hinterflügel noch keine Erweiterung, aber bei den *Chauliodidae* sind ihre Analpartien bereits etwas verbreitert, und hieran beteiligt sich auch das *jugum*, welches eine kleine längliche *neala* mit einer darin verlaufenden gebogenen Jugalader bildet. Beachten wir bei dieser Gelegenheit, daß durch die Form der *Vena arcuata* sowie durch das Geäder der Analpartie eine nicht unbedeutende Ähnlichkeit zwischen *Chauliodidae* und *Coleoptera* entsteht.

Interessant ist es nun, sich zu den *Lepidopteren* zu wenden. Nach der Meinung COMSTOCKS, dessen diesbezügliche Ansichten, wie es scheint, von allen Lepidopterologen geteilt werden, ist ein *jugum* nur bei der Minderzahl der Schmetterlinge vorhanden, und zwar bei den *Micropterygiden* und *Hepialiden* (*Jugata*), während die Mehrzahl (*Frenata*) kein *jugum* besitzt. Nach unseren Erörterungen muß diese Ansicht von vornherein unwahrscheinlich erscheinen, und eine nähere Untersuchung der Verhältnisse bei den *Frenata* bestätigt sofort unsere Annahme. Nehmen wir eine beliebige *Tortricide* oder *Psychide* und untersuchen wir die Ruhelage ihrer Flügel, so sehen wir sogleich, daß die Hinterflügel hier ebenso gefaltet werden, wie bei *Trichopteren*, und daß die *plica ano-jugalis* eine mäßig große *neala* abgrenzt (Abb. 17), welche ebenso von einer Längsader gestützt wird, welche zweifellos als *Vena arcuata* anzusehen ist, und nicht als  $A_4$ , wie bis zum heutigen Tage von Lepidopterologen angenommen wird. *Analıs quarta* (der Zählung nach) fehlt bei den *Frenata* vollständig, sowohl im Vorder- als auch Hinterflügel. Unter den *Jugata* kommt sie nur bei einigen *Micropterygiden*, und auch dort nur im Vorderflügel vor. Ihre starke Entwicklung im Hinterflügel der *Frenata* erschien mir stets sonderbar und unverständlich; nun wird dieses Mißverständnis beseitigt. Von der *Vena cardinalis* fehlen hier deutliche Überreste. Bei einigen, meist kleinen Mottenarten suchen wir auch die *Vena arcuata* vergeblich, ihr Fehlen ist jedoch bei solchen kleinen Formen durchaus verständlich. Auch bei anderen *Lepidopteren*, außer den *Rhopaloceren*, sogar solchen, welche sehr breite Flügel besitzen und dieselben in der Ruhe nicht mehr streng

dachförmig zusammenlegen können (*Pyralidae*, *Geometridae*), sondern sie seitwärts ausbreiten, wird die *neala* nichtsdestoweniger unter die Analpartie untergebogen, obwohl die *plica ano-jugalis* manchmal schon nicht mehr so deutlich wahrnehmbar ist. Beim Zusammenlegen solcher breiter Flügel bildet ihre Analpartie eine sekundäre Falte wie bei den *Trichopteren*. *Vena arcuata* hat überall das Aussehen einer geraden Ader<sup>1)</sup> wie z. B.  $A_2$  (oder, eigentlich,  $A_2 + 3$ ); *Vena cardinalis*

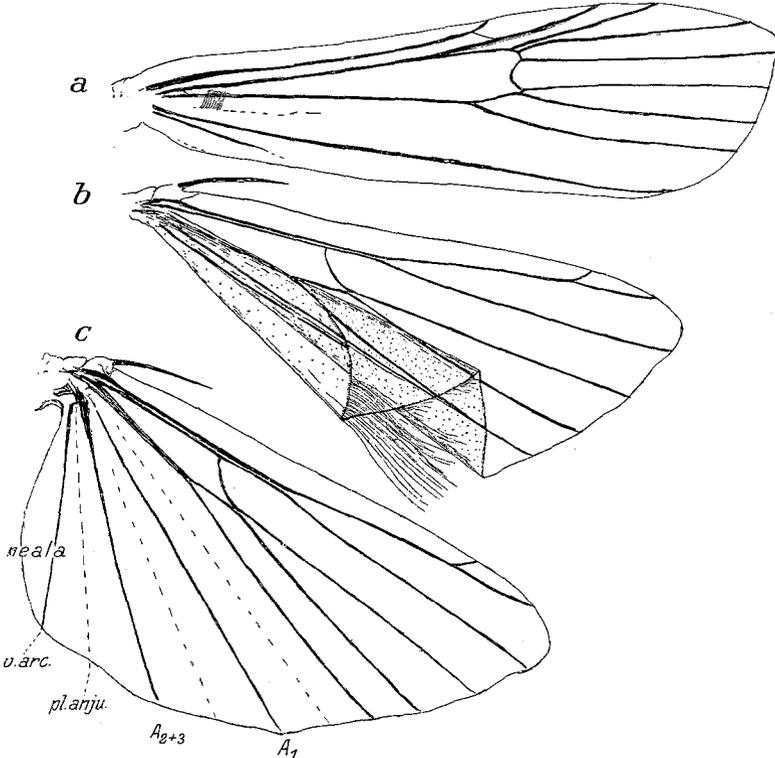


Abb. 17. Die Flügel von *Ephesia* sp.; a Vorderflügel, b Hinterflügel, zusammengelegt und gespannt (c).

ist reduziert, Überreste von ihr jedoch noch hier und dort bemerkbar, z. B. unter *Bombyciden*, *Geometriden*, *Noctuiden*.

Die *Rhopaloceren* halten ihre Flügel in Ruhestellung senkrecht. Die Flügel sind breit, ziemlich hart und können nicht gefaltet werden. Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß diese Verhältnisse sekundärer Natur sind, und daß die Vorfahren dieser Falter, welche schmalere

<sup>1)</sup> Sie fehlt den *Saturniiden*, aber hier hat die Jugal- und teilweise auch die Analpartie sekundär eine gewisse Reduktion erlitten.

Flügel besaßen, dieselben dachförmig zusammenlegen konnten<sup>1)</sup>. Wie verhält es sich nun mit der Jugalpartie ihrer Hinterflügel? Bei der Mehrzahl (alle Familien außer den *Papilioniden*) sind im Hinterflügel proximal von *Cu* drei Längsadern vorhanden, welche COMSTOCK  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  nennt (VIII, IX, XI).  $A_2$  birgt in ihrem Basalteil die eigentliche, reduzierte  $A_3$ , und die nächste Ader XI ist folglich, wie bei anderen *Lepidopteren*, der Zählung nach  $A_4$ .  $A_1$  ist gewöhnlich reduziert. Auf Grund des früher gesagten halten wir diese  $A_4$  nicht für  $A_4$ , sondern für die *Vena arcuata*, obgleich die Anojugalfalte bereits verschwunden ist.

Die *Papilioniden* besitzen keine solche Ader. Es ist schwer zu sagen, ob sie reduziert wurde, oder ob die *Nealarpartie* bei dieser Familie nie ausgebildet war. Wahrscheinlich ist aber doch die Annahme der Reduktion einer schwachen *neala*, wie z. B. bei einigen *Hepialiden*. An der Flügelbasis einiger *Papilioniden*, besonders bei *Parnassius*, aber auch bei vielen anderen, ist hier eine kurze Ader zu bemerken; es ist Grund vorhanden, letztere für die *Vena cardinalis* zu halten.

Wenden wir uns nun zur Frage über die Jugalpartie im Vorderflügel der *Frenata*, welche zeitweilig unberührt blieb. Fast bei jedem Vertreter der *Tineiden*, *Tortriciden* (und Verwandten) ist längs dem Hinterrand der Basis des Vorderflügels ein schmaler Streifen zu finden, welcher vom Analgebiet durch eine kleine Vertiefung abgeteilt ist. Diese Mulde ist deshalb bemerkbar, weil die hier sitzenden Schuppen nach hinten gerichtet sind, während die Schuppen der Analpartie nach hinten und außen (bei ausgebreitetem Flügel) gerichtet sind (Abb. 18). Die Schuppen dieses Streifens sind nicht selten anders gefärbt und in diesem Fall unterscheidet er sich scharf vom Analgebiet. Am Grunde der Mulde finden wir nicht selten eine Linie, wo das Chitin dünner ist; längs dieser Linie ist bei manchen noch eine gewisse Biegung, und sogar Unterbiegung des hinteren Streifens unter die Analpartie beim Zusammenlegen der Flügel zu beobachten. Dieser Streif ist die sich reduzierende Jugalpartie, und die blasse Linie — die Anojugalfalte. Der Form nach

<sup>1)</sup> Interessant sind die Beobachtungen CHAPMANS (1916) an *Pieris rapae* L., wonach die ursprünglich senkrechte Lage der Flügel nicht direkt in die definitive Lage übergeht, sondern vorher im Laufe von 30 Minuten oder etwas mehr ein mehrfaches Auseinandergehen beider Paare und eine Krümmung derselben geschieht, so daß, falls die Flügel in letzterem Falle sich erhärten würden, sie eine „Geometridenstellung“ einnehmen müßten. Während der erwähnten Frist machen die Flügel von *P. rapae* gleichsam den Versuch die Ruhestellung der *Heteroceren* einzunehmen (Rekapitulationserscheinung!).

*Syrictus mohammed* Obthr. (*Urbiculidae*) senkt seine Flügel nach vorhergehendem Ausbreiten derselben in senkrechter Lage, worauf die Flügel eine durchaus geometridenartige Ruhestellung einnehmen. Dann, nach einiger Zeit, hebt das Insekt von neuem seine Flügel in die gewöhnliche senkrechte Stellung. In dieser Hinsicht erinnern also die *Urbiculiden* mehr an *Heteroceren*, als an „Tagfalter“.

erinnert das beschriebene Gebilde an das nämliche bei den *Hepialiden* (siehe weiter unten), nur hat es keinen besonderen zungenförmigen Lappen.

Es ist mir bisher nicht gelungen halbwegs deutliche Spuren von Adern in der vorderen Jugalpartie der *Tineodea* sowie anderer Lepidopteren, außer den *Rhopaloceren* zu finden. Bei letzteren bemerken wir nicht selten an der Basis eine deutliche kurze Ader, die durch Aussehen und Lage der *Vena cardinalis* entspricht. Ihr Vorhandensein ist hier um so interessanter als die Jugalpartie gar nicht von der Analpartie geschieden ist.

Die zarten Jugallappen der *Hepialiden* können wohl kaum zur Befestigung der Flügel aneinander dienen. Bei einigen Arten können auch Überreste beider Jugaladern wahrgenommen werden, z. B. bei *Phassus aurifer*, *Phassus excrescens*, *Phassus schamyl* u. a. Im Hinterflügel war,

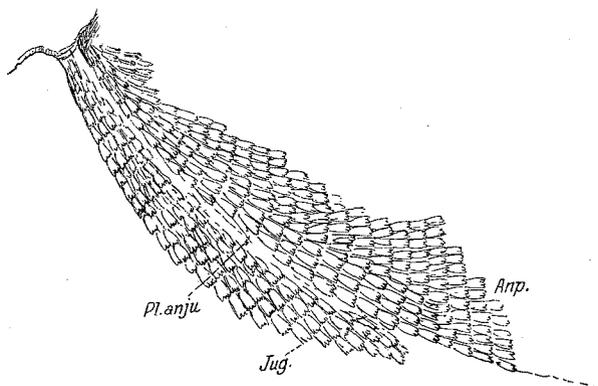


Abb. 18. Jugalpartie und ein Teil der Analpartie des Vorderflügels von einer *Tortricide*.

soweit ich nach den wenigen von mir untersuchten Formen urteilen kann, die Jugalpartie überall, wie bei den *Frenata*, dem Auswachsungsprozeß in eine *neala* unterworfen. Diese *neala* erreichte aber nirgends bedeutende Dimensionen, sondern erlitt im Gegenteil späterhin einen größeren oder geringeren Grad von Reduktion. Am besten ist die *neala* bei *Phassus excrescens* (Abb. 19) und *Phassus signifer* entwickelt, wo eine deutliche Längsader vorhanden ist, welche wahrscheinlich die *Vena arcuata* vorstellt. Bei anderen *Phassus*-Arten wird die *neala* noch schmaler und *Vena arcuata* verschwindet schließlich ganz. Bei *Hepialus* ist die *neala* im allgemeinen noch schmaler. Bei *Hepialus vellela* UBN. sind Spuren einer langen *Vena arcuata* vorhanden, bei *Hepialis hecta* u. a. verschwinden auch diese Überbleibsel.

Die *Hepialiden* sind also durch die Entwicklung und Schicksale

der Jugalpartie ihrer beiden Flügelpaare den *Frenata* ähnlicher, als den *Micropterygiden* (und *Eriocraniiden*<sup>1)</sup>, mit welchen sie meist in nahe Beziehung gebracht werden. Die *Frenata* selber sind, wie aus vorhergehenden ersichtlich, gerade durch die starke Entwicklung der Jugalpartie ihrer Hinterflügel ausgezeichnet.

Bei den Zweiflüglern sind die Hinterflügel zu Schwingkölbchen reduziert, während die Vorderflügel bei der größeren Hälfte eine Form annehmen, welche den vorderen und hinteren Flügeln zusammen entspricht, z. B. der *Hymenopteren* (*Aculeata*). Ihr äußerer Lappen (*alula*) ist

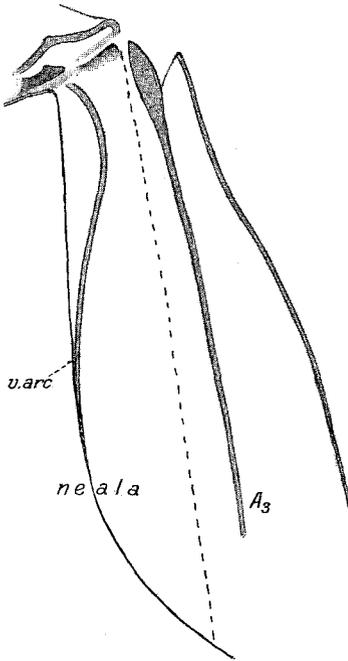


Abb. 19. Jugal- und Analpartie des Hinterflügels von *Phussus excrecens* BTLR.

das *jugum*, die *squamae alaris* und *thoracalis* sind Teile eines vergrößerten postjugalen Membran. Jugaladern fehlen.

Bei den *Phytophthires* (*Rhynchota*) war die Basalpartie der Hinterflügel keinerlei Erweiterungsprozeß unterworfen und die Jugalpartien beider Paare erlitten überall Reduktion, ausgenommen die *Coccoidea*, wo die Vorderflügel (der ♂♂) noch einen gut ausgebildeten Jugallappen bewahren, an welchen sich das hakenförmige Ende der rudimentären Hinterflügel noch einhakt.

Bei den *Heteroptera* und eigentlichen *Homoptera* (*Auchenorhyncha*) existiert im Vorderflügel keine besondere Jugalpartie. Auf die Analpartie folgt gewöhnlich eine weiche Membran, in welcher es nicht möglich ist, die Grenze zwischen Jugal- und Postjugalpartie zu ziehen.

Im Hinterflügel der *Heteropteren* und *Homopteren* treffen wir überall eine bereits gut ausgebildete *neala*; Übergangsstadien in dieser Richtung

<sup>1)</sup> Unsere Folgerungen über die nähere Verwandtschaft der *Hepialiden* mit den *Frenata* als mit den *Micropterygiden* (und *Eriocraniiden*) stimmen, nebenbei bemerkt, gut mit dem Schluß überein, zu welchem N. J. KUZNETZOV (1914) auf Grund des Studiums der larvalen Phase der *Hepialiden* gelangt ist, daß nämlich „der äußere Bau der *Hepialiden*raupen keine rationellen Motive für die morphologische Eliminierung dieser Familie aus dem Umfange der Unterordnung *Frenata* gibt“. Aus demselben Grunde würden wir den Vorschlag CHAPMANS (1916) nicht ablehnen, der die *Micropterygiden* (+ *Eriocraniiden*?) als besondere Ordnung *Zeugloptera* hingestellt wissen will.

habe ich nicht gefunden. Die *Nealarpartie* ist oft von der analen durch einen Einschnitt gegenüber dem Ende der *Anojugalfalte* abgeteilt, besonders bei *Homopteren*. Meist finden wir eine Längsader (XI nach REDTENBACHER), welche durch Lage und Funktion der *Vena arcuata* holometaboler Insecten entspricht, bei manchen Formen jedoch (z. B. *Issus*) teilt sich diese Ader erst in zwei und dann in vier Äste. Dieses spricht dafür, daß in den Jugalpartien der ursprünglich homonomen Flügel der *Homopteren* (wahrscheinlich auch *Heteropteren*) das Geäder ein etwas abweichendes und augenscheinlich komplizierteres war, als bei den *Holometabolen*, wo wir nie mehr als zwei einfache Adern vorfinden. Die Umbiegung der *neala* geschieht überall auf einfache Weise, indem keine Sekundärfalten gebildet werden.

Gehen wir nun zu den komplizierter gebauten Flügeln der Gerad-

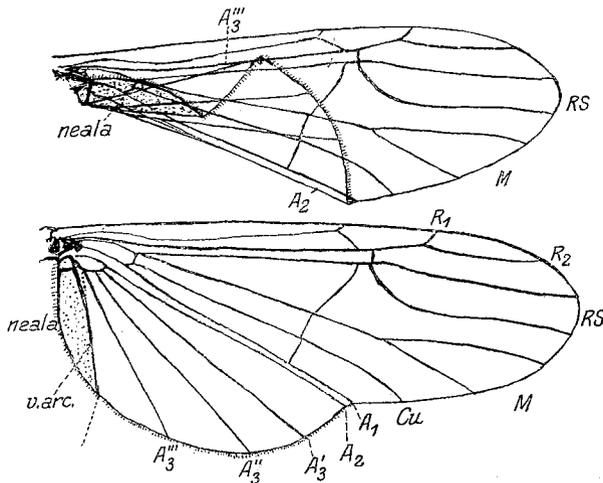


Abb. 20. Hinterflügel von *Nemura* sp., zusammengelegt und gespannt.

flügel über. Bequemer ist es indessen mit den *Plecopteren* zu beginnen, bei denen wir sowohl stark verbreiterte Hinterflügel (*Pteronarcidae*), als auch verschiedene Übergangsstadien zu solchen finden<sup>1)</sup>.

In der Analpartie der *Perliden* sind im allgemeinen drei Analadern vorhanden (das gilt auch für die meisten Geradflügler); dabei kann  $A_3$

<sup>1)</sup> Die *Plecopteren* werden meist zusammen mit den Libellen und Eintagsfliegen in die Gruppe *Amphibiotica* gestellt, tatsächlich stehen sie aber letzteren Gruppen sehr fern. Wir zählen die Ordnung *Plecoptera* zur Superordo *Orthopteroidea*. Zugunsten der Verwandtschaft der *Plecopteren* mit den Geradflüglern spricht vor allem die Ähnlichkeit ihres Flügelgeäders mit dem Flügelgeäder der palaeozoischen *Spanioderidae* u. a., welche HANDLIRSCH in die Ordnung „*Prothorthoptera*“ einbegreift. LAMBEERE spricht sich in neuerer Zeit (1917) gleichfalls für eine Verwandtschaft der *Plecopteren* mit Geradflüglern aus.

im Vorderflügel bis zu drei Ästen gehen. Im Hinterflügel ist ihre Verzweigung komplizierter.

Bei *Nemura* gibt  $A_3$  des Vorderflügels eine sich dichotomisch teilende Ader, die Jugalpartie ist reduziert. Im Hinterflügel (Abb. 20) ist die Analpartie stark verbreitert und wird von drei Ästen der  $A_3$  ( $A_3'$ ,  $A_3''$ ,  $A_3'''$ ) gestützt. Proximal vom beschriebenen analen Teil liegt der jugale, welcher nicht durch einen Einschnitt abgegrenzt ist. Er wird von einer Längsader gestützt, welche sehr an *Vena arcuata* erinnert; an der Basis sehen wir eine knieförmig gebogene Ader, welche *Vena cardinalis* ähnelt. Die Anojugalfalte verläuft in der Nachbarschaft der erwähnten Längsader. Beim Zusammenlegen der Flügel wird erstens die Analpartie gefaltet, welche eine vollständige Falte bildet, deren Rücken  $A_3'''$  ist und deren Tal bei  $A_2$  (proximal davon) verläuft<sup>1)</sup>. Unter diese Falte wird die *neala* auf gewöhnliche Art zurückgelegt.

Bei *Perla* ist auch im Vorderflügel eine Jugalpartie zu sehen, manchmal sogar mit zwei Adern. Im Hinterflügel ist die Anojugalerweiterung größer und ihre Venation komplizierter:  $A_3'$  verästelt sich; auch die Längsader der *neala* bildet eine Reihe von Ästen. Bei den *Pternarcidae* ist das Geäder noch komplizierter, aber das Zusammenlegen der Flügel geschieht überall auf die angegebene Weise. Die Längsader in der *neala* der *Plecoptera* ist oft verästelt und unterscheidet sich daher durch ihre Kompliziertheit stark von der *Vena arcuata* der *Holometabola*. Fälle, wo eine einfache Ader existiert, wie bei *Nemura*, oder wo dieselbe fehlt, wie bei den *Leuctrinae*, sind eher als Beispiele einer Reduktion anzusehen. Man kann annehmen, daß die Jugalpartien der *Plecoptera* sich ursprünglich von denen der *Holometabola* durch ziemlich kompliziertes Geäder unterscheiden, welches übrigens bei verschiedenen Gruppen stark variierte.

Bei allen rezenten Geradflüglern gleicht der Hinterflügel bekanntlich einem Fächer, welcher von einem System strahlenförmig auseinandergehender gerader Adern gestützt wird. Es ist a priori anzunehmen, daß sich an der Bildung dieses „Fächers“ auch die *neala* beteiligt, aber wo sind ihre Grenzen? Die Analpartie der Geradflügler (nicht der *Blattodea*!) ist arm an Adern. Bei den *Acridiodes* beispielsweise finden wir in Vorderflügeln gewöhnlich nur drei Analadern:  $A_1$ , eine ebenso lange aber kräftigere  $A_2$  und eine kurze  $A_3$ . Bei den *Locustodes* sind ihrer gewöhnlich vier, bei den *Gryllacridae* und *Stenopelmatidae* bis fünf bis sechs. Trotz der bedeutenden Metamorphosen, welche die Hinterflügel der Orthopteren im phyletischen Wachstumsprozeß erlitten, hat ihre *Palae-*

<sup>1)</sup> Als „Rücken“ einer Falte wird hier die bei Dorsalansicht nach oben vorragende Kante des Flächenwinkels bezeichnet; als „Tal“ dagegen die in der Tiefe gelegene Umbiegunslinie am Grunde der Falte.

*alar*-Partie sowohl im costo-cubitalen als auch analen Teil noch ein stark an die Vorderflügel erinnerndes Geäder beibehalten, was, unter anderem, mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß bei den Geradflüglern zur Zeit, als die Hinterflügel in die Breite wuchsen, das für einzelne Gruppen charakteristische Geäder bereits ausgebildet war und in beiden Flügelpaaren übereinstimmte. Infolge der Ähnlichkeit des Geäders der Palaealarpartie fällt es nicht gerade schwer die Analpartie im Hinterflügel zu erkennen. Bei der Wanderheuschrecke z. B. (Abb. 21) sehen wir hier folgende Adern: eine dünne  $A_1$ , eine ihr parallele etwas stärkere  $A_2$  und hinter ihr  $A_3$ . Ganz von der Basis von  $A_3$  geht noch eine Ader ab, welche weiter in der Nähe des Stammes von  $A_3$  verläuft; wir müssen auch sie zur Analpartie hinzuzählen. Im Vorderflügel hat diese Ader wahrscheinlich Reduktion erlitten (bei den *Locustodea* finden wir eine schwache  $A_4$  beständig). Auf diese Adern folgt eine gleichförmige Serie von neun bis elf (bei der Wanderheuschrecke) radial angeordneter Adern, welche der komplizierten Nealarader bei den *Plecoptera* entsprechen. Auch das Zusammenlegen der Flügel geschieht ähnlich wie bei den *Plecoptera*. Zuerst wird die Analpartie gefaltet, wobei die Umbiegungslinie (das Tal) wie bei den *Plecoptera* gleich hinter  $A_2$  liegt, und die Rückenlinie ungefähr längs dem erwähnten Ast von  $A_3$  (oder  $A_4$ ), und weiterhin längs der dünnen (sekundären) Ader, welche ihre Fortsetzung zum Flügelrand bildet. Infolge ihrer Dimensionen muß *Neala* eine Reihe sekundärer Falten bilden. Die Rücken dieser Falten sind nach vorne gerichtet und verlaufen längs den dünnen Zwischenadern; die Täler verlaufen zwischen denselben, beinahe jugo-radialen Adern folgend. Im zusammengelegten Flügel unterscheidet sich die Analfalte sofort durch ihre Größe von den kleinen Nealarfalten (Abb. 22).

An der Flügelbasis sind die radialen Adern (*Venae jugales radiales*) abgekürzt, schwächer, sie verlieren ihre Pigmentierung und gehen bei einigen Geradflüglern, besonders bei den *Gryllodea* (Abb. 23), in ein ganzes Netz blasser Gefäßadern über. Ein ähnliches Gefäßadernetz finden wir oft in der Jugalpartie der Vorderflügel der Geradflügler, und ein ähnliches Netz nahm die Jugalpartie nicht nur dieser, sondern auch der Hinterflügel bei den Vorfahren der Geradflügler ein. Es war die Fortsetzung jenes Gefäßadernetzes, welches früher den ganzen Flügel der vorzeitlichen Geradflügler und auch anderer Insecten einnahm, — ins Jugalgebiet hinein. Aus diesem Netz differenzierten sich bei der Ausbreitung der Analpartie und des hinteren *jugum* strahlenförmige Längsadern, zwecks Unterstützung dieser Teile, wobei augenscheinlich die äußere (erste) Ader früher hervortrat, und die inneren, welche in den Rest des Netzes übergehen, zuletzt gebildet wurden. Wir können uns hier nicht mit den *nealae* der anderen Geradflügler, *Gryllodea*,

*Locustodea*, *Phasmatodea*, befassen: ihre Konstruktion ist dieselbe. Bei den *Grylloidea* (Abb. 23) ist die *neala* besonders groß; bei *Tridactylus* nimmt sie den größten Teil des Flügels ein. Die Costo-cubitalpartie ist bei letzterem als ziemlich schmaler Streifen im vorderen Teil ausgebildet, die Analpartie hat das Aussehen eines gestreckten Dreiecks.

Bemerkenswert ist bei den Geradflüglern das Verhältnis zwischen Färbung und einzelnen Teilen des Flügels. Die phylogenetisch älteren Töne, wie braun, gelb, teils auch grün, färben meist die costo-cubitale

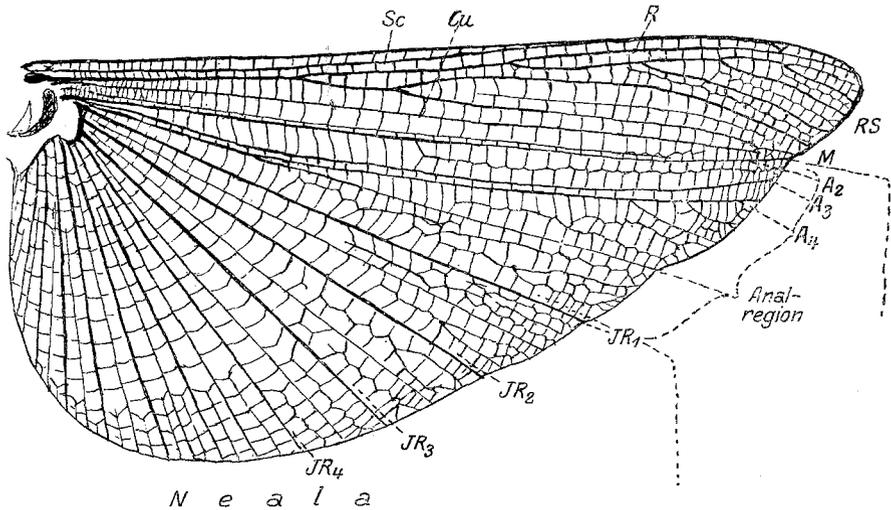


Abb. 21.

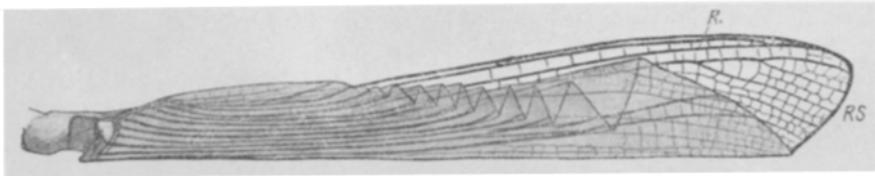


Abb. 22.

Abb. 21 und 22. Hinterflügel der *Locusta* (*Pachytylus*) *migratoria* L., gespannt (21) und zusammengelegt (22).

und anale Partie und die *neala* gleichförmig und ohne bedeutende Differenzen; dort aber, wo sich phylogenetisch jüngere (im allgemeinen) Farbtöne entwickelten, wie carminrot, orange, rosa, manchmal sogar blau, ist die *neala* meistens ganz anders gefärbt als die cubitale und sogar anale Partie. Als Beispiel mögen einige *Acridiodea* dienen. Besonders merkwürdig ist in dieser Beziehung die Gattung *Rhomalea*. Bei *Rhomalea* (*Chromacris*) *speciosa* THUNB., *interrupta* BR. und *colorata* SERV. ist die Cubital- und Analpartie braun oder braungrau, jede mit einem runden

farbigen Fleck, während die *neala* stets farbiger ist: orange bei der ersten Art, gelb bei der zweiten und rosa bei der dritten. Bei *Rhomalea marci* SERV. ist die *neala* purpurrot; die Analpartie braungrau; bei *Taeniopoda superba* ist der purpurne Grund durch einen gelben ersetzt; bei *Taeniopoda centurio* DRURY ist die Analpartie bräunlich, die *neala* carminrot oder purpurrot, wie bei *Romalea marci*. Bei *Tropidonotus laevipes* STAL haben wir in der *palaeala* graugrüne und bräunliche Töne, während

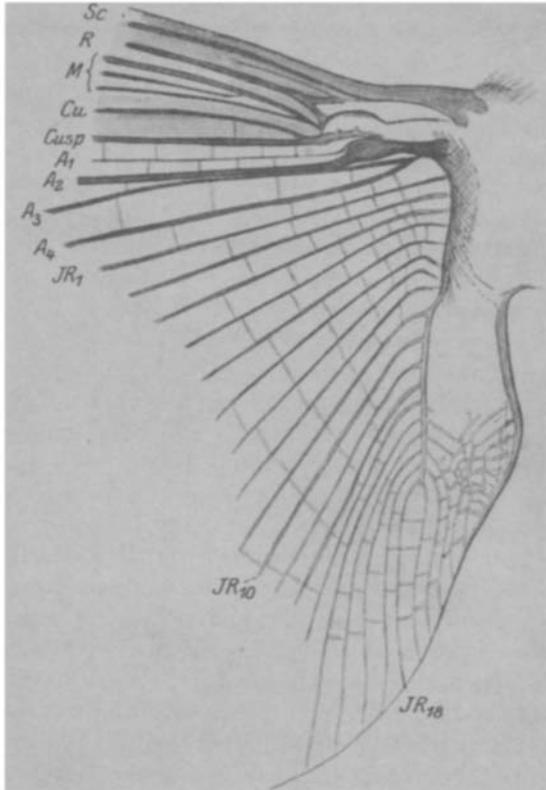


Abb. 23. Basalteil des Hinterflügels von *Gryllotalpa gryllotalpa* ♀.

die *neala* rot ist; bei *Tropidonotus scabripes* STAL ist die *palaeala* braun, die *neala* orange; bei *Tropidonotus discoideus* SERV. ist die *neala* rot mit schwarzem Saum. Beim großen *Tropidacris* ist der Grund der Hinterflügel rot, aber die dunklen Flecke sind auf der *neala* größer und anders geformt, als auf der *palaeala*. Unter den *Pyrgomorphiden* ist die Gattung *Phymateus* interessant. Bei *Phymateus saxosus* COQ. z. B. ist die *neala* fleckenlos rot, die *palaeala* von der gleichen Farbe, aber mit schwarzen Flecken; bei *Phymateus morbillosus* L. hat die *palaeala* bei durchfallen-

dem Licht eine bläuliche Farbe, die *neala* — eine rote, wie bei auffallendem Licht. Ähnliches läßt sich von anderen *Phymateus*-Arten und überhaupt von vielen tropischen *Acridiodes* sagen. Besonders grell ist eine solche Differenzierung bei letzteren, sie fehlt aber auch manchen von unseren Formen nicht. Bei vielen *Sphingonotus* ist der rosafarbene Grundton auf die *neala* allein beschränkt, aber auch dann, wenn er auf die Analpartie übergeht, ist letztere (wie auch die Costa-Cubitale Partie) z. B. durch zwei dunkle Flecke ausgezeichnet, und nicht *einen*, wie die *neala* usw. Bei *Acrotylus insubricus* SCOP., *versicolor* BURR und *patruelis* STURM ist der größere basale Teil der *neala* rot; unweit des Randes befindet sich ein brauner Querstreifen, welcher nach vorne zieht, aber bei der Analpartie aufhört, so daß die *palaeala* mehr oder weniger farblos und durchsichtig bleibt, usw. All dieses zeugt von der Neuheit und besondere Herkunft der *Nealar*-Partie des Hinterflügels; ihre abweichende Natur äußert sich in anderem Chemismus, in anderm Verhalten zu den Pigmenten, als bei der *palaela*.

In der Überordnung *Blattopteroidea m.*<sup>1)</sup> zeichnet sich bei den *Mantodea* die vordere Jugalpartie durch eine Erweiterung hinter der Analpartie und das sich erhaltende reiche Gefäßadernetz aus (Abb. 24). Im Vorderflügel hat  $A_3$  eine verschiedene, aber im allgemeinen geringe Zahl von Ästen. Dementsprechend nimmt auch im Hinterflügel die Analpartie einen desto größeren Teil des „Fächers“ ein, je mehr Äste  $A_3$  im Vorderflügel gibt. Beim Zusammenlegen der Flügel bildet die Analpartie eine große Falte, die *neala* — eine homonome Reihe kleiner Falten. Die vordere Jugalpartie ist bei den *Blattodea* normal, nicht selten chitinisiert, in primitiveren Gruppen enthält sie häufig Überreste von einem Gefäßadernetz. Die Analpartie der Schaben ist groß und schon bei palaeozoischen Vertretern an Längsadern reich. Dementsprechend ist auch im Hinterflügel die Analpartie groß, während die Jugalpartie (*neala*) im allgemeinen klein ist. Was den Entwicklungsgrad des „Fächers“ anbetrifft, so begegnen wir übrigens bei den Schaben großer Mannigfaltigkeit. Obgleich die Vorfahren der *Blattodea* zweifellos homonome Flügel besaßen, welche sich bis zur Gegenwart bei den meisten Termiten, einer den Schaben nahestehenden Gruppe, erhalten haben, so hat doch bei allen uns bekannten rezenten und fossilen Schaben die Analpartie der Hinterflügel eine mehr oder weniger starke Erweiterung durchgemacht. Die primitivsten Verhältnisse treffen wir, unter den rezenten Formen, wie es scheint, bei der Gattung *Heterogamia* an (Fam. *Heterogamiidae* oder *Polyphaga*). Der „Fächer“ ist hier sehr un-

<sup>1)</sup> In diese Superordo stelle ich nur die *Blattodea*, *Mantodea* und *Isoptera*, die *Corrodentia*, *Mallophaga* und *Siphunculata* schließe ich hiervon aus. HANDLIRSCH vereinigt all diese sechs Gruppen zu seiner Superordo *Blattaeformia*.

bedeutend und bildet einen besonderen, abgerundeten Lappen, welcher vom übrigen Teil durch einen Einschnitt geschieden ist, der am Ende der ersten Faltungslinie, zwischen  $A_2$  und  $A_3$  gelegen ist. Der ganze Fächer repräsentiert hier nichts anderes, als die vergrößerte Region der  $A_3$ , da das Gebiet von  $A_1$  und  $A_2$  sich hier, wie auch bei anderen *Blattopteroidea*, sich nicht an der Bildung des abgerundeten Lappens beteiligt. Die Jugalpartie ist bei *Heterogamia* noch nicht zur *neala* angewachsen und ist als kleine keilförmige Membran ganz an der Basis der Analpartie ausgebildet. In dieser Membran sind einige schwache, farblose Adern wahrzunehmen, welche teilweise in die dunklen Adern des Fächers übergehen. Die allerersten dieser Adern bildeten sich daher wahrscheinlich aus den eigentlichen Jugaladern.

Eine Reihe von Übergangsstadien, wie sie z. B. bei den *Blaberidae* zu beobachten sind, führt uns zu einem späteren und weiter speziali-

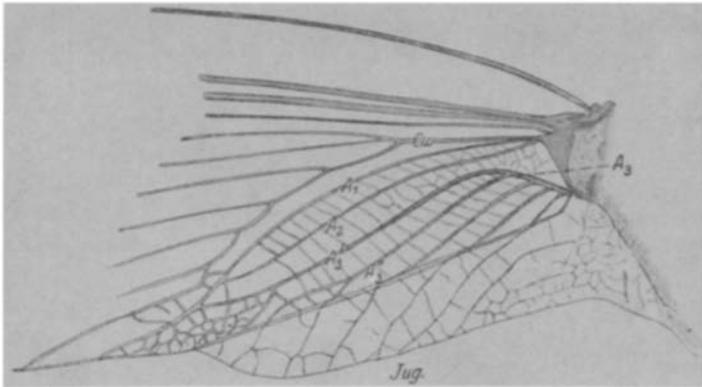


Abb. 24. Basalteil des Vorderflügels von *Mantis religiosa*.

sierten Stadium, wie bei *Phyllodromia*, *Ectobia* u. a., wo die Basis des Fächers bereits den größten Teil der Länge der Costocubitalpartie einnimmt, wie bei den (rezenten) *Orthopteren*, und wo einige Basaladern bereits echte *jugo-radialia* repräsentieren. Im Hinterflügel werden die hinter  $A_3$  gelegenen Analadern zu Ästen der  $A_3$  und verschieben sich allmählich in distaler Richtung. Mit der Basis von  $A_3$  können sich auf dieselbe Weise auch die ersten jugo-radialen Adern verbinden, wodurch die gegenseitige Abgrenzung der Anal- und Jugalpartie mitunter zu einer sehr schwierigen Aufgabe wird.

Bei *Heterogamia* wird beim Zusammenlegen der Flügel der ganze Fächer einfach unter den übrigen Teil des Flügels längs einer Linie zwischen  $A_2$  und  $A_3$  umgebogen, als wäre es die *neala*. Die Bildung einer besonderen Jugalpartie wird hierbei unmöglich. Bei Formen mit stärkerer Fächerentwicklung bildet der Fächer beim Zusammenlegen

in beiden Partien (der analen und jugalen) Runzeln, und bei höher stehenden Gruppen (z. B. *Ectobiidae*) verwandelt sich die Runzelung in eine Reihe harmonikaartiger Falten (wie bei den Geradflüglern).

Die Mehrzahl der Termiten (*Isoptera*) besitzt homonome Flügel; diese Homonomie ist natürlich primär und nicht sekundär, wie HAGEN, HANDLIRSCH, DESNEUX, HOLMGREN und ROSEN glauben. Die Jugalpartie ist bei ihnen überall reduziert und nur bei den *Mastotermitidae* erhält sich im Vorderflügel ein kleiner häutiger Jugallappen. Ebenfalls nur bei den *Mastotermitidae* ist im Hinterflügel ein, freilich noch unbedeutender, „Fächer“ vorhanden. Er wird natürlich von Ästen der  $A_3$  gestützt und wird, wie bei den Schaben, längs einer gleich hinter  $A_2$  gelegenen Linie umgebogen. Die *neala* muß gering sein, wahrscheinlich wie bei den *Heterogamiden* (*Polyphaga*).

HOLMGREN nimmt an, daß der ganze „Fächer“ bei Schaben und bei *Mastotermes* das vergrößerte „*Postanalfeld*“ sei, d. h. nach unserer Terminologie *jugum*. Es bedarf wohl nicht des Zeitaufwandes, um zu beweisen, daß diese Ansicht falsch ist. Die Analpartie im Hinterflügel der Schaben und *Mastotermes* ist keineswegs reduziert, sondern bildet zusammen mit ihren Adern den größten Teil des Fächers, wie auch bei den *Mantidae*. Die *neala* der *Blattopteroidea* ist überhaupt verhältnismäßig klein, die Analpartie aber relativ groß und reich an Adern, besonders bei den Schaben. Nebenbei bemerkt, unterscheiden sich hierdurch die *Blattopteroidea* recht scharf von den *Orthopteroidea*.

Wir müssen noch einige wenige Gruppen erwähnen. Wie bekannt, sind die (hinteren) Flügel der Ohrwürmer (*Dermatoptera*) sehr eigenartig, und ihr Geäder scheint nach einem ganz abweichenden Plan angeordnet zu sein. Aber auch hier weist uns das Studium der Faltung der einzelnen Teile den Weg zum Verständnis dieses Geäders. Die größere Hälfte des Fächers wird von radialen Ästen der modifizierten  $A_3$  (nicht  $A_1$ , wie COMSTOCK (1918) annimmt) eingenommen; die kleine juxtabasale Partie ist die *neala*. Der vordere Teil der „Schuppe“ behält bei einigen Formen mehr Adern, als bei unserem Ohrwurm, und die Verästelung des Radius, mit nach vorne gerichteten Ästen, zeugt von Erhaltung einiger primitiver Züge, welche teils mit den *Grylloidea*, teils *Blattodea* vergleichbar sind.

Bei den *Embiodea* sind beide Flügel schmal, die Juga sind reduziert, aber im Geäder ihrer *palaeala* erinnert vieles an die *Plecopteren* und Geradflügler, besonders an einige palaeozoische, weshalb ich auch dazuneige, dieselben zur Superordo *Orthopteroidea* hinzuzuzählen. Bei den *Psociden* sind die Jugalpartien ebenfalls stark reduziert und die Hinterflügel nicht verbreitert. Das Geäder ihrer *palaeala* zeigt einige Ähnlichkeit mit manchen *Homoptera*, worauf in der letzten Zeit auch CRAMPTON

aufmerksam macht. Die Reduktion und Modifikation des Flügelgeäders der *Thysanoptera* ist so bedeutend, daß es schwer fällt, auf Grund der Flügel irgendwelche Schlüsse über ihre Stellung zu ziehen.

Wir haben nun alle Hauptgruppen derjenigen Insecten betrachtet, welche in Ruhestellung ihre Flügel auf dem Rücken zusammenlegen. Bei allen denen, die erweiterte Hinterflügel haben, stellt ein mehr oder weniger bedeutender Teil derselben nicht die Analpartie, sondern die vergrößerte Jugalanlage dar, welche gleichsam embryonale Eigenschaften bewahrt hat. Die Adern der *neala* sind nicht „Neubildungen“ und entstanden nicht „durch Addition“, sondern durch Modifikation und ungleichmäßiges Wachstum des Jugaladernetzes . . Alle Insecten, welche die Flügel zusammenlegen und eine Jugalpartie besitzen, gleichwohl, ob gering oder erweitert, nennen wir „*Neoptera*“, diejenigen aber welche ihre Flügel in der Ruhe nicht dachförmig zusammenlegen und auch nie zusammenlegten, folglich also keine Jugalpartie haben, nennen wir „*Palaeoptera*“. Erste Divisio bildet gegenwärtig die Hauptmasse der *Pterygota*, letzte Divisio ist nur durch zwei Ordnungen, *Odonata* und *Agnatha*, vertreten.

Das Studium der Eigentümlichkeiten und Schicksale des Jugalgebiets trägt außerordentlich viel zum Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehungen verschiedener Gruppen bei und ermöglicht uns die Umgrenzung einiger höherer Gruppen, deren Einheitlichkeit dem Forscher gewöhnlich entgeht. Übrigens bestätigt, unserer Meinung nach, auch ein aufmerksames Studium des Palaealargeäders die Schlüsse, zu denen das Studium der *neala* führt.

Die verwandten Überordnungen *Orthopteroidea* und *Blattopteroidea*, welche auch jetzt noch nicht selten als eine Ordnung („Geradflügler“) bezeichnet werden, ähneln einander durch den Charakter ihrer Jugalgebiete (oder *nealae*) und weichen von anderen Unterordnungen stark ab. Eine charakteristische Eigentümlichkeit dieser Gruppen ist speziell das Vorhandensein eines Gefäßadernetzes in der Jugalpartie, aus welchem in der wachsenden *neala* die radialen Adern der letzteren (samt den Queradern) sich bilden. Auf Grund dieses Kennzeichens ist es, meiner Meinung nach, angebracht, beide Überordnungen zu einer höheren Gruppe, Subdivisio „*Polyneoptera*“, d. h. Insecten mit einer an Adern reichen *neala*, zu vereinigen. Allerdings haben nicht alle hierher gehörende Gruppen das Netz bewahrt; viele (*Plecoptera*, *Dermatoptera*) verloren dasselbe, wenigstens im Vorderflügel; einige sogar verbreiterten überhaupt nicht ihre Hinterflügel (*Embiodea*), aber die Reduktion des Netzes oder das Bestehenbleiben der Homonomie in einigen Ordnungen unserer Subdivisio ist noch kein Argument gegen verwandtschaftliche

Beziehungen zu anderen Gruppen dieser Unterabteilung, sobald das Geäder der *palaeala* in dieser Hinsicht positive Hinweise gibt.

Die Grundzüge der Struktur und des Geäders der Jugalpartie, und des Produkts ihres Auswachsens — der *neala* — kommen in verschiedenen Ordnungen der *Holometabola* mit auffälliger Übereinstimmung zum Ausdruck; dieses allein spricht schon zugunsten der Verwandtschaft all dieser Ordnungen. Eben dazu führte uns das Studium der Struktur und des Geäders ihrer *Palaealarpartie*. Dieser Umstand gibt uns einen überflüssigen Grund, alle *Holometabola* zu einer Subdivisio zu vereinigen, welche zweckmäßig den Namen „*Oligoneoptera*“ (*neala* mit wenigen Adern) erhält, mit der einzigen Superordo *Euneoptera* m. Die *Hemipteren* sind in gewissem Grade ebenfalls „*Oligoneoptera*“, aber bei manchen *Homopteren* teilen sich, wie wir gesehen haben, die Jugaladern dichotomisch was bei den *Holometabola* nie vorkommt und von einem abweichenden ursprünglichen Geäder ihres *jugum* zeugt. Superordo *Hemiptera* und Superordo *Corrodentia*<sup>1)</sup>, welche entfernte verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen, vereinigen wir zu einer dritten Subdivisio der *Neoptera* — „*Paraneoptera*“. Näher können wir an dieser Stelle jedoch auf Fragen der Klassifikation nicht eingehen.

Wenden wir uns nun zu den *Palaeoptera*. Gegenwärtig ist diese Abteilung nur durch zwei Ordnungen, *Agnatha* und *Odonata* vertreten; vor Zeiten war es aber anders. In weit entfernter palaeozoischer Zeit, und zwar im oberen Carbon, liegt die Blütezeit dieser Gruppe. Sowohl an Mannigfaltigkeit, als auch Höhe ihrer Spezialisierung ließ sie die *Neoptera* jener Zeit hinter sich, welche letztere hauptsächlich durch die Gruppen *Blattodea*, *Protorthoptera* und einige kleinere vertreten waren. Die Hauptmasse der palaeozoischen *Palaeoptera* bildeten die *Palaeodictyoptera* GOLD., welche im Hinblick auf ihre Vielgestaltigkeit natürlich nicht als Ordnung anzusehen sind, sondern als Superordo, bestehend aus einer Reihe sich differenzierender, ja teils schon ausgebildeter Ordnungen. Solche, schon fertige Ordnungen sind: *Megasecoptera*, *Protodonata* HANDL., *Protephemeroidea* HANDL. Zu den *Palaeoptera* stellen wir auch das bekannte *Eugereon boeckingi* Dohrn, welches keineswegs eine Übergangsform zu den *Hemipteren* darstellt, wie HANDLIRSCH irrtümlicherweise glaubt.

All diese Insecten hielten ihre Flügel in Ruhestellung seitwärts ausgestreckt, wie etwa rezente Libellen. Mehr als das: auch bei den uns bekannten Nymphen der *Palaeodictyoptera* waren die Flügelanlagen ebenso seitwärts gerichtet, wie bei den Imagines. Bei diesen Insecten konnte sich nichts der Jugalanlage ähnliches separieren, es kam auch nicht zu den Folgerscheinungen — zum zusammengesetzten (*paelaala*

<sup>1)</sup> = *Copeognatha* + *Mallophaga* + *Anoplura*.

und *neala*) Flügelaufbau, wie bei den *Neoptera*. Der Umstand, daß die *Palaeoptera* nicht die Fähigkeit erwarben, ihre Flügel zu falten, hatte für dieselben eine kolossale und dabei auch fatale Bedeutung. Die fortwährend ausgestreckten Flügel gaben ihnen nicht die Möglichkeit, sich der unendlichen Mannigfaltigkeit der Bedingungen des Landlebens, anzupassen, an welche die *Neoptera* sich anzupassen vermochten, und sie mußten notwendigerweise den einzigen für sie möglichen Entwicklungsweg einschlagen, — den Weg, welcher sie zu reinen Lufttieren machte. Sie konnten von Baum zu Baum fliegen, ja vielleicht ausgedehnte Flüge ausführen, aber sie konnten sich nicht in Ritzen und Spalten verbergen oder dort ihre Nahrung suchen, auch nicht im dichten Laub; sie konnten keine Gänge in lockerem Boden graben usw. Ihre Evolution war einseitig und mußte sich hauptsächlich in den Flügeln, teils auch Sinnesorganen äußern. Bei den primitiven *Dictyoneuridae* hatten die Flügel ein dichtes Netz von Gefäßadern, bei weiter spezialisierten *Palaeoptera* wird das Netz lichter, die Membran dünner und die nachbleibenden Adern übernehmen eine bestimmte mechanische Rolle. Die höchste Spezialisierung in dieser Hinsicht erreichen die *Megaseoptera*.

Diese Insecten hatten weder die Notwendigkeit, noch Möglichkeit sich ans Leben in verschiedenerelei Schlupfwinkeln anzupassen, und konnten daher im Laufe ihrer Evolution ungehindert ihre Dimensionen vergrößern. Ihre einseitige Evolution verlief rasch und führte bald zu Degeneration und zum Abschluß: gegen Anfang der Permischen Periode stirbt die Mehrzahl der *Palaeoptera* aus.

Anders verlief die Evolution der *Neoptera*. Die von ihnen erworbene Fähigkeit ihre Flügel auf dem Rücken zusammenzuschieben und zu falten gab ihnen die Möglichkeit in enge Spalten einzudringen, — unter Baumrinde, in oberflächliche Bodenschichten, in die Gewebe der Pflanzen selbst, — und daselbst Nahrung oder Schutz zu finden; mit einem Worte, sie konnten sich den verschiedensten Bedingungen des überirdischen Lebens anpassen, ohne dabei ihre Flugfähigkeit einzubüßen. Daher ihre überreiche „adaptive Radiation“ und ihr Artenreichtum.

Das Erwerben oder Nichterwerben der Fähigkeit die Flügel zusammenzulegen hatte also eine einschneidende Bedeutung für das weitere Schicksal verschiedener Gruppen. Schon im Carbon existierten neben differenzierten *Palaeoptera* verschiedene *Neoptera*. Die Spaltung in diese zwei Gruppen geschah augenscheinlich in noch weiter entfernten Zeiten, jedenfalls in einem Evolutionsstadium, als die Flügel noch nicht ihre bestimmten Funktionen hatten, — als sie noch keine echte Flügel waren. Sobald eine bestimmte Gruppe den Evolutionsweg der *Palaeoptera* betrat und ihre „Vorflügel“ zu vergrößern und zur Flugfähigkeit anzupassen begann, ohne die Fähigkeit erworben zu haben, dieselben zusammenzulegen, so blieb für sie des weiteren nur ein

Entwicklungsweg offen, und von einer späteren Umwandlung sich spezialisierender *Palaeodictyoptera* in verschiedene *Neopteren*-Ordnungen kann überhaupt nicht die Rede sein. Entgegen der Meinung HANDLIRSCHS und seiner Nachfolger konnten keinerlei uns bekannte *Palaeodictyoptera* den Ursprung für *Neopteren*-Ordnungen geben. Für noch unrichtiger halten wir die Vorstellung, wonach die *Megasecoptera*, welche unserer Meinung nach, den Gipfel der Spezialisierung des Palaeopteren-typus vorstellen, angeblich die Wurzeln der *Panorpatae* sein und durch sie zu allen *Panorpoidea* HANDLIRSCHS oder allen *Holometabola* (nach LAMEERE) führen könnten.

Nicht besser sind, von unserem Standpunkt aus, die Vorstellungen von verschiedenen anderen Übergängen von den *Palaeodictyoptera* zu den *Neoptera* begründet, worauf einzugehen es uns hier an Raum fehlt.

#### Erklärung der Abbildungen.

<i>pl.an.ju.</i> Plica ano-jugalis.	<i>JR</i> <sup>1</sup> , <i>JR</i> <sub>2</sub> usw. Jugoradialia 1, 2 usw.
<i>v.arc.</i> Vena arcuata.	<i>fs.n.</i> Falsche Ader (V. spuria).
<i>v.crd.</i> Vena cardinalis.	<i>anp.</i> Analpartie.
<i>Jug.</i> Jugum.	<i>org.fac.</i> Facetische Organe.

#### Literaturverzeichnis.

- Adolph, Ernst: Über Insectenflügel. Nova acta Leopold. Carol. Dtsch. Akad. f. Naturforsch. 41. 1879. — Ders.: Zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Ebenda 46. 1883. — Ders.: Die Dipterenflügel, ihre Schemen und ihre Ableitung. Ebenda 47. 1885. — Berlese, A.: Gli Insetti. Soc. editrice libr. Milano 1906. — Chapman, T. A. D.: Resting attitudes in some Lepidoptera; examples of recapitulation in habit. Transact. of the entomol. Soc. of London 3—4, 301. 1916. — Comstock, J. H. and Needham, J. G.: The wings of insects. Americ. naturalist 32—33. 1898—99. — Comstock, J. H.: Evolution and Taxonomy. Wilder quart. century book 1893. — Ders.: A manual for the study of insects 32. 1895 a. 1906. — Ders.: The wings of insects. Ithaca, New York, 1918. — Crampton, G.: The phylogentic origin and the nature of the wings of insects according to the paranot theory. Journ. of the New York Entomol. Soc. 24. 1916. — Ders.: On the interrelations of the order of Insects. Transact. of the Entomol. Soc. of London 1—2, 93. 1919; 3, 466. — Ders.: Evidences of relationship indicated by the venation of the fore wings of certain insects, with especial reference to the Hemiptera-Homoptera. Psyche, Journ. of Entomol. 29. 1922. — Desneux, J.: A propos de la phylogénie des Termitides. Ann. de la soc. entomol. Belg. 48. 1904. — Ders.: „Isoptera“. Genera insectorum. Fasc. 25. 1904. — Me Gillivray, A.: A study of the wings of the Tenthredinoidea. Proc. of the U. S. nat. Mus. 29, Nr. 1438. 1906. — Hagen, H.: Monographie der Terniten. Linn. Entomol. 10. — Handlirsch, A.: Die fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1906—1908. — Ders.: „Paläontologie“. In: Schröders Handb. d. Entomol. 3. 1920—22. — Ders.: Revision der paläozoischen Insecten. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 96. 1919. —

**Hoffbauer:** Beiträge zur Kenntnis der Insectenflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. 1892. — **Holmgren, N.:** Termitenstudien 1 und 2. Svenska Vet.-Akad. Handl. 44, Nr. 3. 1909 u. 46, Nr. 6. 1911. — **Kempers, K. J. W.:** Het Adersysteem der Keverleugels. Tijdschr. v. entomol. 41, 42, 43, 44, 45, 51. 1899—1902. — **Kusnezov, N.:** Zur Chaetotaxie der Raupen von Hepialidae. Rev. russe d'entomol. 14, 449. 1914. (Russisch.) — **Lameere, A.:** Palaeodictyoptères et Subulicornes. Bull. de la soc. entomol. de France Nr. 4. 1917. — **Martynov, A.:** Über zwei Typen der Flügel der Insecten und ihre Evolution. 1. congr. zool. russe. Petrograd 1922. (Russisch, Resumé.) — Ders.: Sur l'interprétation de la nervuration et de la trachéation des ailes de Odonates et des Agnathes. Rev. russe d'entomol. 18. 1924. — **Meinert, J.:** Sur l'homologie des Elytres des Coléoptères. Entomol. tidskr. 1880. — **Morgan, A.:** Homologies in the Wing-Veins of May-Flies. Ann. of the entomol. Soc. of America 5. 1912. — **Packard, A. S.:** Text-book of Entomology 1898. — **Redtenbacher, Josef:** Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten. Ann. d. k. k. nat.-hist. Hofmus. 1, H. 3. 1886. — **v. Rosen, Kurt:** Die fossilen Termiten. Transact. of the 2. internat. congr. of entomol. 1913. — **Schulze, P.:** Die Flügelrudimente der Gattung *Cerebus*. Zool. Anz. 40. 1912. — **Snodgrass, R. E.:** The thorax of Insects and Articulation of the Wings. Proc. of the U. S. nat. Mus. 36. 1909. — **Spuler, A.:** Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. 1892. — **Tillyard, R. J.:** Mesozoic Insects of Queensland. Hemiptera-Homoptera. The genus Mesogereon. Proc. of the Linn. soc. of N. S. Wales 46. 1921. — Ders.: Description of four new species of Australian Caddisflies. Austral. zool. 11, 75. 1922. — Ders.: Micropterygidae-wings. Entomol. news of Philadelphia 29. 1918. — Ders.: The wing-venation of the order Plecoptera. Journ. of the Linn. soc. of London 35. 1923. — **Voß, F.:** Über den Thorax von *Gryllus domesticus* usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. 1905.

---