

Zur Verbreitungsgeschichte der Aeschniden

(Odonata)

VON

DOUGLAS ST. QUENTIN.

Wien.

Die Aeschniden, die grössten Räuber unter den Odonaten, haben einen reissenden Stoss- und Beuteflug entwickelt, der (St. Quentin, 1967) zu Geädervermehrung und Zunahme der Körpergrösse führte; Geärdichte und Körpermasse lassen demnach auf die Organisationshöhe schliessen und diese gestattet aus der Verbreitung der Arten und Gattungen Schlüsse auf die Verbreitungsgeschichte der Familie zu ziehen.

Die Familie der *Aeschnidae* zählt (Fraser, 1957, pp. 95-101) folgende Unterfamilien: *Petaliinae*, *Gomphaeschninae*, *Brachytrinae*, *Gynacanthinae*, *Aeschninae* und *Anactinae*; die *Polycanthaginae* Fraser sind wohl nur ein Synonym der *Gynacanthinae*; Fraser vereinigte die drei ersten Unterfamilien zur "Division *Brachytrini*", die übrigen zur "Division *Aeschnini*" was aber kaum den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht, da die *Petaliinae* mit keiner der in der "Division *Brachytrini*" vereinigten Unterfamilien näher verwandt sind und die zur "Division *Aeschnini*" gestellten *Gynacanthinae* im Geäder den *Brachytrinae* näher stehen als den *Aeschninae*, was auch daran zu ersehen ist, dass die Gattung *Tetracanthagyna* Selys eine Mittelstellung zwischen *Gynacanthinae* und *Brachytrinae* einnimmt und bald zu ersteren (Lieftinck, 1954, p. 105) bald zu letzteren (Fraser, 1957, p. 98) gestellt wird.

Das wichtigste, die Unterfamilien einigende Geädermerkmal ist die in beiden Flügelpaaren gleichgestaltete Discoidalzelle (fig. 1, t); sie wird im Laufe der phylogenetischen Entwicklung vergrössert (seitlich ausgezogen) und mit Adern versehen, die einfach (fig. 1 a, primitiver Typus) verlaufen oder Zellverdopplungen (fig. 1 b) entwickeln.

Das wichtigste, die Unterfamilien trennende Geädermerkmal ist der Brückensektor (Bs), der in jeder Unterfamilie auf einer bestimmten Phase seiner Entwicklung steht (fig. 2).

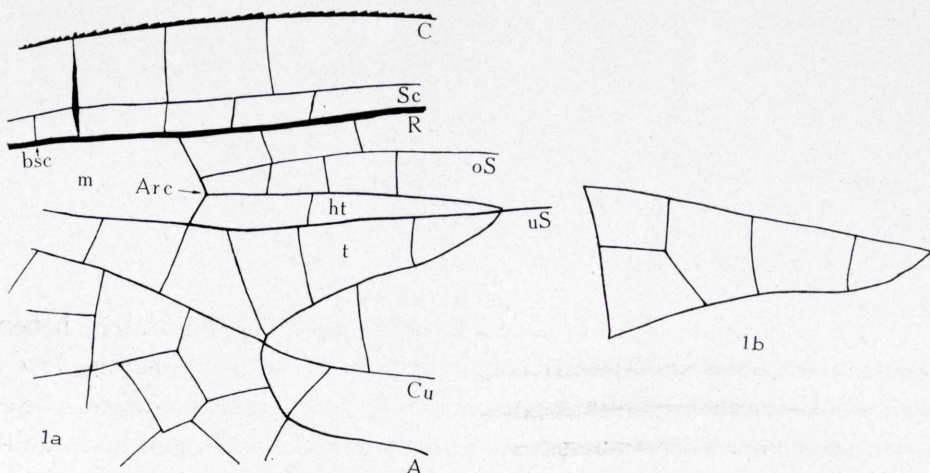


Fig. 1.—Flügelgeäder einer Aeschnide: a) Hinterflügelbasis, b) Discoidalzelle mit quergeteilter Zelle. (*A* = Analis, *Arc* = Arculus, *bsc* = basale Subcostalquerader, *C* = Costa, *Cu* = Cubitus, *m* = Medianraum, *R* = Radius, *Sc* = Subcosta, *oS* = oberer Sektor des Arculus (secteur principal nach Selys, M_{1-3} nach Needham, R_{ii} nach Tillyard), *uS* = unterer Sektor des Arculus (secteur bref nach Selys, M_4 nach Needham, MA nach Tillyard), *t* = Discoidalzelle, *ht* = Supratriangularraum.)

1. PETALIINAE TILLYARD, 1917.

Diese Unterfamilie nimmt morphologisch wie auch in ihrer Verbreitung eine Sonderstellung ein; Fraser (1929-33) sah sie als eigene Familie, verwandt mit den *Cordulegasteridae* oder *Petaluridae*, an. In der Tat zeigt die Nominatgattung *Petalia* Selys Anklänge (Tibienleiste der ♂♂, Eilegeapparat der ♀♀) an Cordulegasteriden; die übrigen Gattungen stimmen jedoch in Larvengestalt, Flügelgeäder und auch darin mit Aeschniden überein, dass die phylogenetische Entwicklung mit Adernverdichtung und Grössenzunahme einhergeht und nicht, wie bei den Cordulegasteriden, mit Adernschwund und Grössenabnahme.

Das legt die Vermutung nahe, dass die Unterfamilie nicht einheitlich sei; sollte die (noch unbekannt) Larve von *Petalia cordulegasteroide* Züge tragen, wäre eine Teilung der Unterfamilie angezeigt; die

Petaliinen als eigene Familie mit der Gattung *Petalia*, die übrigen Gattungen in eine, neu zu errichtende Unterfamilie der *Aeschnidae*.

Die Petaliinen unterscheiden sich von den übrigen Aeschniden dadurch, dass der Brückensektor (Bs) bei den Petaliinen (wie bei Gomphiden, Petaluriden und Gordulegasteriden) einen zweifachen Ursprung (fig. 2 a, von oS und vS), bei den übrigen Aeschniden einen einfachen (fig. 2 b, von oS) zeigt.

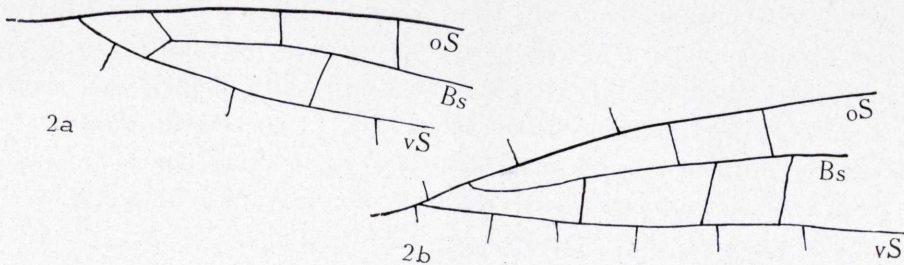


Fig. 2.—Ursprung des Brückensektors: a) bei Petaliinen, von oS und vS. b) bei den übrigen Aeschniden, von oS. (Bs = Brückensektor [secteur sous-nodal nach Selys, Rs nach Needham, IRiii nach Tillyard], vS = vorderer Sektor [secteur median nach Selys, Ms nach Needham, Riv nach Tillyard].)

Gattungen: *Archipetalia* Tillyard (1 Art, Tasmanien, ursprünglichste Form, Hfl.: 33); *Austropetalia* Selys (1 Art, Australien, Hfl.: 39); *Phyllopetalia* Selys (3 Arten, Chile, Hfl.: 45); *Hypopetalia* Mac Lachl. (1 Art, Chile, Hfl.: 50); *Petalia* Selys (1 Art, Chile, Hfl.: 33).

Verbreitung: die Unterfamilie ist auf Australien und Chile beschränkt, ein (amphinotischer) Verbreitungstyp, der an eine, Australien und Südamerika verbindende Landbrücke denken lässt.

2. GOMPHAESCHNINAE Fraser and Tillyard, 1938-40.

Die Unterfamilie zeigt einen einfachen Ursprung von Bs und ist von den übrigen Aeschniden durch den ungegabelten Bs geschieden.

Gattungen: *Gomphaeschna* Selys (2 Arten, Nordamerika, t mit 1 Ader); *Basiaeschna* Selys (1 Art, Nordamerika, t mit 2 Adern); *Hoplonaeschna* Selys (1 Art, Mittelamerika, t mit 4-5 Adern); *Allopetalia* Selys (2 Arten, Südamerika, t im Hfl mit Zellverdopplungen); *Oligoaeschna* Selys (18 Arten, Südostasien, t mit 2-3 Adern); *Linnaeschna* Martin, 1 Art, Borneo, t mit 4 Adern); *Boyeria* Mac Lachlan

(4 Arten, Nordamerika, Mittelmeergebiet, Japan, Medianraum (m) geadert).

Sowohl die Gattung mit dem ursprünglichsten Geäder (*Gomphaeschna*) als auch jene mit dem differenziertesten (*Boyeria*) sind in Nordamerika beheimatet, was nahelegt, den Ursprung der Unterfamilia hierher zu verlegen. Von der neuweltlichen Gruppe sind 2 Gattungen nach Südamerika gelangt, die sich von den nearktischen Gattungen durch ein dichteres Geäder und grössere Körpermasse unterscheiden; die altweltliche Gruppe hat sich, wohl vom asiatischen Festland aus, auf dem Sundaarchipel verbreitet, wo sie sich zu beachtlicher Formenmannigfaltigkeit (in Borneo allein 14 Arten) entwickelte. Weit isoliert, in Sikkim und Japan, blieben Restarten (= vom Gattungsareal weit isolierte Formen auf einem Gebiet, das die Gattung früher bewohnte) zurück. Eine ausgesprochene Reliktverbreitung (Nordamerika, westliches Mittelmeergebiet, Japan) zeigt die Gattung *Boyeria*.

3. BRACHYTRINAE Fraser and Tillyard, 1938-40.

In dieser Unterfamilie setzt an Bs ein Sektor (fig. 3 a) an, wodurch Bs gegabelt erscheint; dieses Merkmal unterscheidet die Unterfamilie von den Formen mit ungegabelten Bs (*Petaliinae*, *Gomphaeschninae*, höhere *Anactinae*); dass die Gabel symmetrisch ist, von den *Aeschninae*, und dass zwischen analen Gabelast und Supplementsektor (Spl) nur 1-2 Zellreihen stehen, von den *Gynacanthinae*.

Gattungen: *Brachytron* Evans (1 Art, Europa, t mit 2 Adern); *Nasiaeschna* Selys (1 Art, Nordamerika, t mit 2 Adern); *Limnetron* Förster (1 Art, Paraguay, zwischen den Gabelaesten 2 Zellreihen); *Epiaeschna* Hagen (1 Art, Nord- und Südamerika, zwischen den Gabelaesten 3-4 Zellreihen); *Notoaeschna* Tillyard (1 Art, Australien, t mit 1 Ader); *Austroaeschna* Selys (14 Arten, Australien, t mit 2 Adern); *Austrophlebia* Tillyard (1 Art, Australien, Hfl.: 60-68); *Dendroaeschna* Tillyard (1 Art, Australien, Medianraum mit 3 Adern); *Antipodophlebia* Fraser (1 Art, Australien, Medianraum mit 5-6 Adern); *Telephlebia* Selys (6 Arten, Australien, Zelle am Nodus quergeteilt); *Planaeschna* Selys (2 Arten, Japan, Zelle am Nodus ungeteilt); *Aeschnaphlebia* Selys (3 Arten, Japan, Zellen am Nodus quergeteilt); *Cephalaeschna* Selys (6 Arten, orientalisches, Medianraum geadert); *Petaliaeschna* Fraser (1 Art, Assam, Medianraum geadert); *Periaeschna* Martin (3

Arten, Nordindien, Medianraum geadert, bsc —siehe Abb. 1a— vorhanden; *Indophlebia* Fraser (1 Art, Nordindien, Medianraum geadert).

Verbreitung: Wir finden eine im Geäder ursprüngliche nordamerikanisch-europäische Gruppe (*Brachytron*, *Nasiaechna*, *Epiaeschna*), die einen Ausläufer (*Limnetron*) nach Südamerika entsendet; eine zweite, sehr formenreiche Gruppe bewohnt Australien und eine dritte, im Geäder hochentwickelte Gruppe, das asiatische Festland.

Die Verbreitung der Unterfamilie spricht für einen Ursprung in Nordamerika; nach Südamerika wurden Ausläufer entsandt; eine Gruppe muss wohl auf das asiatische Festland gelangt sein und ist von hier weit nach Süden, bis Australien, gekommen; gegen diese Annahme spricht allerdings, dass die Unterfamilie im ganzen Zwischengebiet (Sundaarchipel, Neuguinea) fehlt, für diese Annahme, dass von der artenreichsten australischen Gattung *Austroaeschna* eine Art (*Austroaeschna intersedens*) in Assam und Oberburma, also weit im Norden isoliert, vorkommt, wohl eine "Restart", die hier zurückblieb, als die Gruppe nach Süden vordrang. In Australien hat sich die Unterfamilie zu beachtlichem Formenreichtum entwickelt, vielleicht weil sie hier frei von der Konkurrenz anderer Aeschniden blieb.

Die Verbreitung der *Brachytrinae* und *Gomphaeschninae* zeigt manche Parallele; von beiden kann ein Ursprung in Nordamerika angenommen werden, beide haben (spärliche) Ausläufer nach Südamerika entsandt, beide haben sich vom asiatischen Festland weit nach Süden verbreitet, wo sich beide zu Formenmannigfaltigkeit entwickelten, beide haben auf diesem Vordringen nach dem Süden im Norden "Restarten" zurückgelassen und schliesslich ist beiden gemeinsam, dass sie in Afrika fehlen.

4. GYNACANTHINAE Lieftinck, 1954.

Die Unterfamilie unterscheidet sich von allen Aeschniden durch den Eilegeapparat der ♀♀; der hintere Ventralrand des 9. Sterniten ist mit Dornen und Stacheln modifiziert und gibt ein taxonomisch sicherlich leicht zu handhabendes Merkmal ab, um die Gattungen zu unterscheiden. Im Flügelgeäder steht die Unterfamilie den Brachytrinen am nächsten (Bs-Gabel ist symmetrisch).

Gattungen: *Polycanthagyna* Fraser (3 Arten, Ostasien, 9. Sternit mit mehreren Dornen); *Tetracanthagyna* Selys (5 Arten, Südostasien, 9. Sternit mit 4 Dornen); *Racenaeschna* Calvert (1 Art, Venezuela, 9.

Sternit mit 4 Dornen); *Triacanthagyna* Selys (5 Arten, Südamerika, Sternit mit 3 Dornen); *Agyrthacantha* Lieftinck (4 Arten, Neuguinea, Sternit mit 3 Dornen); *Austrogynacantha* Tillyard (1 Art, Australien, Sternit 2 mit Stacheln); *Gynacantha* Rambur (50 Arten, Tropen beider Welten, Sternit mit 2 Stacheln); *Staurophlebia* Brauer (6 Arten, Südamerika, Sternit mit 2 Stacheln); *Heliaeschna* Selys (14 Arten, Südostasien und Afrika, Sternit mit 2-6 Dornen); *Neuraeschna* Selys (5 Arten, Südamerika, Sternit mit 2 Stacheln); *Plattycantha* Förster (3 Arten, Neuguinea, Sternit mit 2 Stacheln).

Verbreitung: Die Unterfamilie bewohnt die Tropen beider Welten und ist besonders in jenen Regionen reich an Arten, wo die anderen Unterfamilien nur spärlich vertreten sind, wie in Südamerika, oder ganz fehlen, wie in Afrika. Die Gattung *Gynacantha* zeigt die kleinsten Arten mit dem ursprünglichsten Geäder in Südamerika und Ostasien; die afrikanischen Arten sind hochentwickelt, die Art *G. africana* die grösste der Gattung; die Einwanderung nach Afrika könnte vom asiatischen Festland aus, vielleicht über die Seychellen und Madagaskar, wo die Gattung vertreten ist, erfolgt sein.

5. AESCHNINAE Fraser and Tillyard, 1938-40.

In dieser Unterfamilie führt die Geäderverdichtung dazu, dass der vordere (vom Sektor gebildete) Gabelast costalwärts verschoben wird, wodurch die Bs-Gabel ihre (für *Brachytrinae* typische) Symmetrie einbüsst; weiters werden im Hfl., zwischen Cubitus und Analis, nicht eine (wie für *Gynacanthinae* typisch) sondern 2-3 Zellreihen gebildet.

Gattungen: *Neureclipta* Navas (4 Arten, Südamerika, kleinste Aeschnine, Hfl.: 30-40); *Hesperaeschna* Cock. (14 Arten, Nord- und Südamerika, Hfl.: 31-51); *Subaeschna* Martin (1 Art, Südamerika, Hfl.: 36); *Rhionaeschna* Förster (1 Art, Südamerika, Hfl.: 43); *Marmaraeschna* Calvert (4 Arten, Südamerika, Hfl.: 38-50); *Schizuraeschna* Calvert (3 Arten, Nord- und Mittelamerika, Hfl.: 42-47); *Castoraeschna* Calvert (4 Arten, Südamerika, Hfl.: 40-52); *Coryphaeschna* Will. (10 Arten, Nord- und Südamerika, Hfl.: 40-58); *Aeschna* Fabr. (ca. 40 Arten, die meisten (26) in Nordamerika und Eurasien); *Indaeschna* Fraser (2 Arten, Südostasien, Medianraum mit 3-4 Adern); *Amphiaeschna* Selys (1 Art, Südostasien, Medianraum mit 4-5 Adern).

Verbreitung: Die Unterfamilie zeigt den grössten Formenreichtum

in der Neuen Welt und ist wohl auch hier, wahrscheinlich in Nordamerika, entstanden. Die Gattung mit den kleinsten Arten und undichtesten Geäädern (ht ungeädert) ist die neotropische *Neureclipta* doch auch die holarktische *Aeschna coerulea* Ström zeigt ursprüngliche Züge (kurz verbundene Fazettaugen, Bs-Gabel undeutlich).

Aeschna, die artenreichste Gattung der Unterfamilie, zeigt den grössten Formenreichtum in der Holarktik, geht in Südamerika bis weit nach dem Süden, in Africa bis zum Cap, in Indien aber nicht südlicher als Sikkim und wird mit einer Art weit isoliert in Australien angetroffen. Die Einwanderung nach Afrika ist wohl kaum über Südinien und Madagaskar, wo die Gattung fehlt, erfolgt, eher über Westasien zu einer Zeit (Pluvial) als das afrikanische Urwaldgebiet, heute im Wesen auf das Kongobecken beschränkt, viel weiter reichte und Ausläufer bis nach Nordafrika entsandte.

6. ANACTINAE Fraser and Tillyard, 1938-40.

Von allen Aeschniden durch den rückgebildeten Analwinkel der ♂ verschieden; im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wird der costale (vom zusätzlichen Sektor gebildete) Gabelast von Bs verstärkt, der anale (von Bs gebildete) Gabelast rudimentiert, bis (wie bei der Gattung *Anax*) Bs ungegabelt erscheint.

Gattungen: *Oraeschna* Lieftinck (1 Art Neuguinea, Rs-Gabel deutlich); *Anaciaeschna* Selys (6 Arten, Mittelmeergebiet, Afrika, Südostasien, Australien, Bs-Gabel deutlich bis undeutlich); *Hemianax* Selys (2 Arten, Mittelmeergebiet, Afrika, Südostasien, Australien, Bs-Gabel undeutlich); *Anax* Leach (27 Arten, fast kosmopolitisch, Bs-Gabel fehlend).

Verbreitung: Die Unterfamilie kommt vorwiegend in der Alten Welt vor; hier zeigt sie die ursprünglichsten Formen; entstanden hönnte sie in Ostasien sein. Den grössten Artenreichtum und das am höchsten entwickelte Geäädern weist die Gattung *Anax* auf; sie hat sich, vielleicht von Ostasien aus, weit in den Pazifik und in Afrika verbreitet und ist in der Neuen Welt (Mittelamerika) mit einigen Arten vertreten; sie hat in jeder dieser Regionen (in Hawaii *A. strenuus*, in Westafrika *A. tristis*, in Kalifornien, *A. walsinghami*) eine Riesenform entwickelt. Den grössten Artenreichtum (11) zeigt die Gattung in Afrika, den geringsten in Südamerika, wo nur 2 (auch in Nordamerika vorkommen-

de) Arten gefunden werden, was für eine relativ späte Einwanderung in diese Region spricht.

Zusammenfassend zeigt die Entwicklung des Flügelgeäders, dass der Analwinkel, der Medianraum und der Brückensektor modifiziert werden; da die Entwicklung der Discoidalzelle und des Analwinkels schon (St. Quentin, 1967, pp. 33-34) behandelt wurde, wird hier nur auf die Entwicklung des Brückensektors und auf die Verbreitung der Gattungen mit geadertem Medianraum eingegangen.

Der Brückensektor zeigt einen zweifachen Ursprung (Abb. 2 a) bei den Petaliinen, einen einfachen (fig. 2 b) bei den übrigen Aeschniden; bei den ursprünglicheren Unterfamilien (Petaliinen, Gomphaeschninen) verläuft er unverzweigt, bei den höheren (Brachytrinen, Gynacanthinen, Aeschninen) setzt etwa in seinem distalen Drittel ein zusätzlicher Sektor (fig. 3 a, zS) an, sodass er gegabelt erscheint. In der nächsten Phase wird der costale Gabelast (fig. 3 b, zS) verstärkt, der anale (Bs) zurückgebildet (Aeschninen) und schliesslich bis zum völligen Schwund rudimentiert (höhere Anactinen, fig. 3 c). Der Brückensektor erscheint

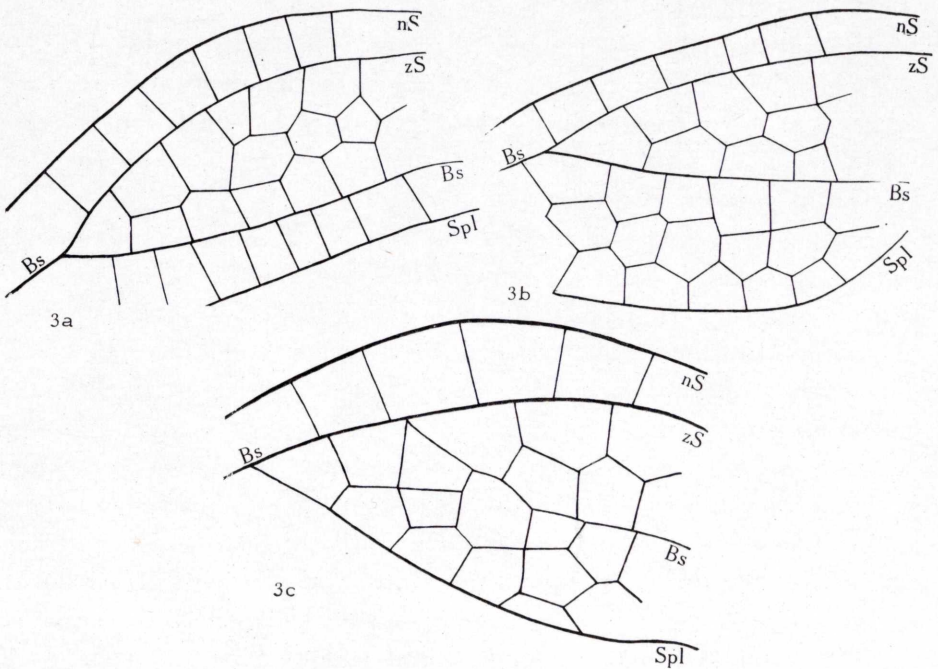


Fig. 3.—Differenzierungen des Brückensektors: a) *Brachytrion pratense* Müller, Gabel symmetrisch, costaler Gabelast zS und analer Bs gleich stark. b) *Neureclipta diffinis* (Ramb.), Gabel unsymmetrisch, costaler Gabelast zS stärker als analer Bs. c) *Anax parthenope* Selys, analer Gabelast Bs rudimentiert. (nS = Nodalsektor [secteur nodal nach Selys, M_2 nach Needham, Rii nach Tillyard], zS = zusätzlicher Sektor, Spl = Supplementärssektor.)

damit ungegabelt wie bei den ursprünglicheren Unterfamilien, nur dass seine Zusammensetzung und Lage im Flügel vom (primär) ungegabelten Brückensektor dieser Formen völlig verschieden ist; sein apikales Ende wird jetzt vom "zusätzlichen Sektor" (zS) gebildet und ist weit nach vorne (costalwärts) verschoben.

Diese Entwicklung vom primär ungegabelten Brückensektor der ursprünglichen Aeschniden zum sekundär ungegabelten der hochentwickelten Formen, von einem Brückensektor etwa 5 Zellreihen unterhalb des Pterostigma zu einem 3 Zellreihen unter dem Pterostigma, ist zweifellos flugmechanisch von Bedeutung und wahrscheinlich als eine Verstärkung des apikalen Flügelabschnittes zu werten.

Die Gabelung des Brückensektors ist in der Ordnung ausser bei Aeschniden auch bei Gomphiden, in den Gattungen *Ictinus* und *Cacoides* erfolgt, nur dass der die Gabel bildende Sektor hier nicht wie bei den Aeschniden costalwärts sondern analwärts an den Brückensektor ansetzt.

Der Medianraum wird bei einigen Gattungen beadert, was (St. Quentin, 1967) als Gipfel der Tendenz, das Geäder zu verdichten anzusehen ist. Der Medianraum bleibt ungeadert bei den Petaliinen, der ursprünglichsten, und bei den Anactinen, den am höchsten entwickelten Aeschniden. Bei den übrigen Unterfamilien finden wir wenigstens eine Gattung mit geadertem Medianraum und zwar am häufigsten bei jenen, die in der orientalischen Region beheimatet sind.

DIE VERBREITUNG DER AESCHNIDEN MIT GEADERTEM MEDIANRAUM.

Unterfamilien.	R e g i o n e n					
	Palaearktische	Nearktische	Neotropische	Orientalische	Aethiopische	Australische
Petaliinen.	—	—	—	—	—	—
Gomphaeschninen.	+	+	—	+	—	—
Brachytrinen.	—	—	—	+	—	+
Gynacanthinen.	—	—	+	+	+	—
Aeschninen.	—	—	—	+	—	—
Anactinen.	—	—	—	—	—	—

Die Gattungen mit geadertem Medianraum verteilen sich folgendermassen auf die tiergeographischen Regionen: in der palaearktischen und nearktischen Region die Gattung *Boyeria* der Gomphaeschninen; in der neotropischen die Gattung *Neuraeschna* der Gynacanthinen; in der aethiopischen die Gattung *Heliaeschna* der Gynacanthinen; in der australischen die Gattungen *Dendroaeschna*, *Antipodophlebia* und *Telephlebia* der Brachytrinen; in der orientalischen die Gattungen *Boyeria* (in Japan), der Gomphaeschninen, *Cephalaeschna*, *Petaliaeschna*, *Periaeschna*, *Indophlebia* der Brachytrinen, die Gattung *Heliaeschna* der Gynacanthinen und die Gattungen *Indaeschna* und *Amphiaeschna* der Aeschninen.

Diese Liste zeigt, dass in jeder Region eine Unterfamilie den geadernten Medianraum, diesen Höhepunkt der Geäderverdichtung, erreicht hat; in der orientalischen Region aber alle vier, vielleicht weil hier besondere, die Geäderverdichtung fördernde Umweltfaktoren wirksam sind.

Zusammenfassend kann die Verbreitungsgeschichte der Familie etwa folgendermassen rekonstruiert werden.

Die ursprünglichsten Aeschniden sind, sowohl morphologisch, als auch ihrer Verbreitung nach, die Petaliinen; ihre Verbreitung setzt das Bestehen einer antarktischen Landbrücke Australien-Südamerika voraus, was ihr Alter bis in die Kreidezeit zurückreichen liesse; Fraser (1957, p. 99) nimmt auch für die australische *Aeschna brevistyla* eine Einwanderung aus Südamerika an, was voraussetzte, dass der *Aeschna*-typus mit gegabelten Brückensektor schon in der Kreidezeit bestanden oder sich bei dieser Form selbständig in Australien entwickelt hätte, was beides kaum anzunehmen ist.

Gomphaeschninen und Brachytrinen sind wahrscheinlich in Nordamerika entstanden; sie gelangten auf das asiatische Festland und drangen von hier nach Süden vor; erstere bis zu den Sundainseln, letztere bis Australien, wo sie es beide zu beachtlicher Formenmannigfaltigkeit brachten.

Aeschninen sind wahrscheinlich ebenfalls in Nordamerika entstanden; sie haben sich besonders in der holarktischen Nadelwaldregion entwickelt und sind, vielleicht in einer kühleren Klimaperiode (Quartär), nach Süden, Südamerika und Afrika, gewandert.

Gynacanthinen und Anactinen sind vielleicht jüngere Anpassungen; diese an eine bestimmte Art der Eiablage in tropischen Biotopen, jene an eine bestimmte, mehr die Verbreitung fördernde Flugart. Von beiden

sind recht ursprüngliche Formen in Ostasien bekannt was nahelegt, ihren Ursprung hierher zu verlegen; die Gynacanthinen haben die Tropen beider Welten besiedelt und zeigen in Südamerika den grössten Formenreichtum; die Anactinen sind weit in den Pazifik vorgedrungen und scheinen in Afrika ihre stärkste Entwicklung gefunden zu haben.

Demnach können mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit Entstehungs- und Differenzierungszentren für jede Unterfamilie angegeben werden.

Entstehungszentren: Australien für Petaliinen; Nordamerika für Gomphaeschninen, Brachytrinen und Aeschninen; Ostasien für Gynacanthinen und Anactinen.

Differenzierungszentren: Südamerika für Petaliinen und Gynacanthinen; Sundaarchipel für Gomphaeschninen; Australien für Brachytrinen; Nordamerika für Aeschninen; Afrika für Anactinen.

Ueberblickt man abschliessend die Verbreitung der Aeschniden, ergibt es sich, dass die Entstehungszentren hauptsächlich in der nördlichen Hemisphäre, die Differenzierungszentren in der südlichen liegen; die altertümlichsten Züge zeigt die Aeschnidenfauna Nordamerikas, wo von den 6 Unterfamilien drei mit primitiven Gattungen vertreten sind; die differenziertesten Züge die Aeschnidenfauna von Afrika, wo die ursprünglicheren Unterfamilien ganz fehlen und die am höchsten entwickelte Unterfamilie (Anactinen) ihr Differenzierungszentrum hat.

RESUMEN.

El objeto del presente trabajo es contribuir a un mejor conocimiento de la historia de la distribución geográfica de los *Aeschinidae*. De manera sucinta se dan características de las seis subfamilias, citándose los géneros con el número de sus especies; se describen las particularidades de la venación y mencionase la longitud de las alas posteriores; se trata la distribución geográfica en un intento de determinar los centros de origen y diferenciación.

Obtiénese la conclusión de que desde el Norte, de donde proceden las formas más primitivas, hubo migraciones hacia el Sur, donde en la actualidad predominan las más evolucionadas. Aparte de estas migraciones, algunas especies persistieron aisladas en el Norte.

Parece que la más primitiva fauna de *Aeschinidae* procede de la región zoogeográfica Neártica, mientras la Etiópica representaría la de mayor evolución.

El desarrollo del puente alar dentro de la familia demuestra que éste en las subfamilias más primitivas aparece sin bifurcación, pero que en el transcurso del desarrollo, por adición de un sector suplementario, dicho puente se bifurca, y final-

mente, en los *Anactinae*, al quedar rudimentaria una de las ramas de la horquilla, vuelve a aparecer de nuevo sin bifurcación.

Un espacio mediano venado existe en cuatro subfamilias, y está ausente en las subfamilias más primitivas, *Petaliinae*, y en las más evolucionadas, *Anactinae*.

SUMMARY.

This paper deals with the dispersal and the evolution of *Aeschnidae*.

The subfamilies, genera with number of species, some venational characters and length of hindwings are enumerated.

Centres of origin and of differentiation are given for each subfamily.

Primitive forms have migrated from northern regions to southern, where to-day derivative forms dominate; geographical relicts (Restspecies) from such migrations are found northern countries.

The nearctic *Aeschnidae* seems to show on the whole the most primitive characters, the Ethiopian *Aeschnidae* the most derivative characters.

The development of the bridge-sector is significant for the family; it is unforked in the most primitive subfamily (*Petaliinae*), forked in the more advanced subfamilies and unforced again in the most derivative genus (*Anax*)

A veined median space occurs in four subfamilies, and is absent in the most primitive subfamily (*Petaliinae*) and in the most derivative subfamily (*Anactinae*).

Literatur.

FRASER, F. C.

1929-33. A revision of the *Fissilabioidea* (*Cordulegasteridae*, *Petaliidae* and *Petaluridae*) (Order Odonata); Part I. *Cordulegasteridae*; Part II. *Petaliidae* and *Petaluridae*. *Mem. Ind. Mus. Calcutta*, t. IX, págs. 69-167, 206-260.

FRASER, F. C.

1957. A reclassification of the Order Odonata. *R. Zool. N. S. W.*, 133 págs.

FRASER, F. C., and TILLYARD, R. Y.

1938-40. A reclassification of the Order Odonata. *Aust. Zool. Sidney*, t. IX, págs. 125-169, 195-221, 359-396.

LIEFTINCK, M. A.

1954. Handlist of Malaysian Odonata. *Treubia Buitenzorg*, t. XXII (Suppl.) III-XIII, 10, págs. 1-202.

ST. QUENTIN, D.

1967. Entwicklungstendenzen im Flügelgeäder der Odonaten. *Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, t. XXXII, págs. 311-339.