S937 QH1 S932
download Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie A (Biologie), Nr. 270 Stuttgart 1975

SMITHSONIAN
JUL 21 1976
LIBRARIES

Zwei neue Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera - möglicherweise Platycnemididae) aus dem baltischen Bernstein

Von Hans Klaus Pfau

Stammesgeschichtliche Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg (Leiter: Prof. Dr. W. Hennig)

Das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Göttingen besitzt zwei Bernsteinstücke aus der Königsberger Bernsteinsammlung mit bisher noch nicht beschriebenen Einschlüssen von Libellen. Die Stücke, die die Nummern 3B 696 (hier als Spezies A bezeichnet) und K 8088 (Spezies B) tragen, befinden sich zur Zeit als Leihgabe im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg [1]).

In Anbetracht der Größe der Einschlüsse sind die beiden Libellen erstaunlich gut erhalten (Abb. 1a, c). Es handelt sich eindeutig um weibliche Tiere mit zygopteroidem Habitus, wobei der deutliche Unterschied in der Größe (wie auch z. B. in der Form der Flügel) den Schluß rechtfertigt, daß Vertreter verschiedener Arten vorliegen. Die verbogenen und zerrissenen, irisierenden Flügel des kleineren Stückes B (bei welchem Kopf und Hinterleibsende fehlen) weisen darauf hin, daß dieses Tier kurz nach dem Schlüpfen eingeschlossen wurde.

Flügel und Beine der beiden Arten zeigen Merkmale, wie sie für die Mehrzahl der Vertreter der rezenten Coenagrioidea-Familie Platycnemididae (Unterordnung Zygoptera) typisch sind (— einzelne dieser Merkmale, jedoch nicht alle in Kombination, finden sich auch bei verschiedenen anderen Zygopterenfamilien, treten dann aber zusammen mit anderen, diese Gruppen charakterisierenden und wahrscheinlich abgeleiteten Merkmalen auf):

[1]) Dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Göttingen sei an dieser Stelle herzlich für die freundliche Überlassung zur Bearbeitung gedankt.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

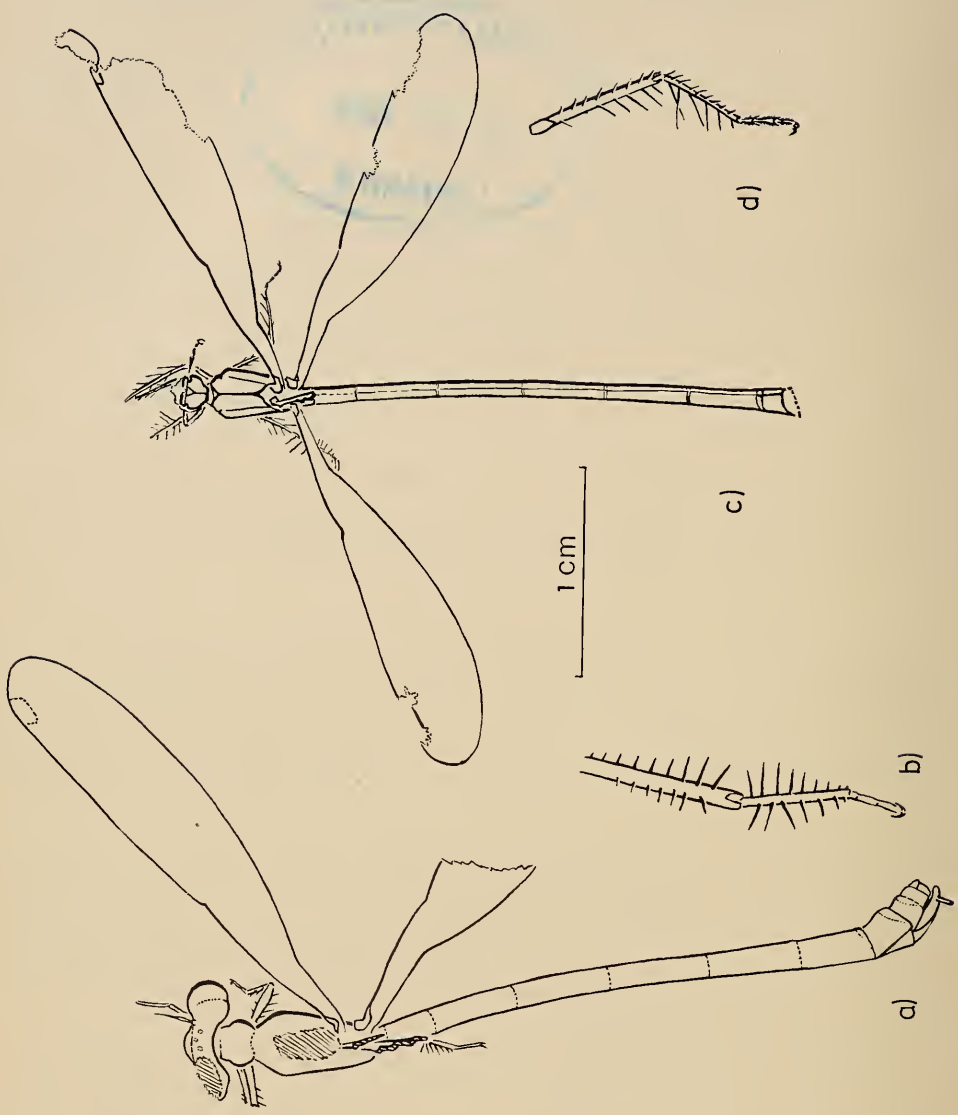

Abb. 1. a) Spezies A, Ansicht von oben. Die Schraffur kennzeichnet an der Oberfläche des Bernsteins gelegene, verwitterte Stellen. b) Femur, Tibia und Tarsus des rechten Hinterbeines von unten betrachtet. c) Spezies B von dorsal gesehen. d) Rechtes Hinterbein (ab Trochanter) von ventral-lateral; nur die Borsten der linken Seite sind in ungefähr ganzer Länge zu sehen. Abb. b) und d) sind gegenüber a) und c) (für welche der beigegebene Abbildungsmaßstab gilt) doppelt vergrößert.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Flügel (Abb. 2): Die Flügel sind verglichen mit der nach FRASER (1957) monophyletischen Gruppe Lestinoidea + Agrioidea + Anisozygoptera-Anisoptera insofern ursprünglich, als die Adern $IR_3 + R_{4+5}$ wie bei den rezenten Coenagrioidea noch auf der Höhe des Nodus N entspringen. Im Ganzen bietet die Flügeladerung ein nur für zwei Familien der Familiengruppe Coenagrioidea, die Coenagriidae und Platycnemididae, typisches Bild: mit gut entwickeltem Pterostigma Pt (im Gegensatz zur Coenagrioidea-Familie Pseudostigmatidae), mit wenigen, vor allem langen Längsadern (interkalare, kurze Längsadern sind im Gegensatz zu den Megapodagriidae nur in geringer Anzahl ganz apikal angedeutet), mit normal ausgebildeter Analader A_1 und Cubitalader CuP (im Gegensatz zu den Familien Protoneuridae und Platystictidae) und mit relativ großen Zellen. Die Diskoidalzelle DZ ist geschlossen und länglich, ihre vordere Seite nur wenig kürzer als die hintere, so daß die distale Spitze, verglichen z. B. mit Coenagriiden, relativ stumpf ist und hierin den rezenten Platycnemididae sehr ähnelt.

Beine (Abb. 1b, d): Vor allem die Tibien sind mit auffallend langen Borsten versehen, ein bei den Platycnemididae hervorstechendes Merkmal.

Zuordnungen von Fossilien zu rezenten Gruppen (und damit die Bewertung bestimmter Merkmale als synapomorph) hängen nun weitgehend davon ab, wie weit das phylogenetische System der in Frage stehenden Gruppen (auch im Verhältnis zu den neben- und übergeordneten systematischen Einheiten) schon eine Vorklärung erfahren hat. Der Grad der Sicherheit dieses Systems hängt andererseits mit unserer Kenntnis des Ablaufs (der Richtung) der Merkmalswandlungen, das heißt auch ihrer Ursachen, aufs engste zusammen. Das stammesgeschichtliche System der Libellen steht in dieser Hinsicht leider noch ganz am Anfang. FRASER (1957) stellt in einer Merkmalsanalyse des Flügelgeäders die Zygoptera als uneinheitliche (paraphyletische) Gruppe dar: er betrachtet die Lestinoidea und Agrioidea aufgrund ihrer weiter basal entspringenden Adern $IR_3 + R_{4+5}$ als näher mit den Anisozygoptera-Anisoptera verwandt und stellt damit also die Coenagrioidea allen übrigen rezenten Libellen gegenüber (— wobei allerdings offen bleibt, ob die Coenagrioidea überhaupt eine monophyletische Gruppe bilden — s. auch unten). Außerdem ergibt sich aus FRASERS Arbeit, daß der jüngste gemeinsame Vorfahr aller rezenten Odonaten (Odonata * [2])) schmale, gestielte Flügel mit noch coenagrioidem Geäder besessen hat. (Die rezente, archaische Gattung *Hemiphlebia* erfährt bei FRASER keine eindeutig zu verstehende systematische Zuordnung, aber selbst wenn diese gelungen wäre, würde sie an seinen Hypothesen allem Anschein nach wenig ändern, sie höchstens sogar stützen.)

Die für phylogenetische Aussagen (und auch für die Einordnung fossiler Formen) so wichtige Frage nach dem Aussehen der jüngsten gemeinsamen Stammart der rezenten Gruppe wurde für den sekundären Kopulationsapparat der Odonaten * [2]) in einer vergleichend-funktionsmorphologischen Studie (PFAU, 1971) verfolgt. Es konnten Gründe dafür gefunden werden, daß an der Basis der Odonata * Formen mit zygopterenartigem Kopulationsapparat standen. Die Abwandlungen des Kopulationsapparates bei den Vorfahren der Anisozygoptera-Anisoptera wurden mit der „Eroberung des freien Luftraumes" in Zusammenhang gebracht, und sind dann wahrscheinlich auch in einem engen Zusammenhang mit Veränderungen des gesamten Flugapparates (auch der Flügel!) zu sehen. (Zu der Frage, ob die Zygopteren eine monophyletische Gruppe bilden oder nicht, konnte jedoch nichts ausgesagt werden.)

---

[2]) HENNIG (1969) kennzeichnet Gruppen, die auf den letzten gemeinsamen Vorfahr der rezenten Arten zurückgehen zur Abgrenzung gegenüber Stammgruppen mit einem Sternchen, was, in Zukunft konsequent angewandt, zu erheblicher Begriffsklarheit und Vereinfachung beitragen dürfte.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Im Rahmen einer funktionsmorphologischen Untersuchung des Flugapparates der Insekten (PFAU, in Vorbereitung) soll auch auf eine mögliche funktionelle Erklärung für die Verlegung des Ursprungs der beiden nach FRASER wichtigen Adern IR_3+R_{4+5} zur Basis des Flügels hin eingegangen werden: weiter basal entspringende IR_3+R_{4+5} ermöglichen eine bessere Aufschlagsverwindung des Flügels. Da eine umgekehrte Merkmalsevolution unwahrscheinlich ist, stellen sie gegenüber mehr distal entspringenden homologen Adern einen abgeleiteten Zustand dar. Das Auftreten des Merkmals in breiten oder gewichtigeren Flügeln spricht demnach ebenfalls für die Ursprünglichkeit des schmalen, coenagrioiden Flügels, sichert jedoch nicht unbedingt die bei FRASER vermutete Monophylie aller Nicht-Coenagrioidea (— dieses Problem muß, von einer breiteren Basis ausgehend, noch einmal ganz neu aufgerollt werden).

Zu der in unserem Zusammenhang wesentlichen Feststellung (s. unten), daß die Evolution der rezenten Odonaten wahrscheinlich von Formen mit zygopteroiden (in bestimmten Merkmalen coenagrioiden) Flügeln ausging, gibt es auch gegensätzliche Meinungen. In jüngster Zeit (HEYMER, 1973, stammesgeschichtliches Schlußkapitel) wurde zum Beispiel wieder versucht, breitflüglige Formen an die Basis der Odonata * zu stellen, jedoch ohne Merkmalsanalyse, mit typologischer Begründung sowie Begriffsunklarheiten und Widersprüchen. HEYMER kennt ganz offensichtlich nicht den bei HENNIG (1969, Teil I) definierten Begriff der Stammgruppe und wertet Merkmale fossiler Protanisoptera (so etwa Flügelhaltung und Flügelbreite — erstere ist unbekannt, dennoch werden, ohne ersichtlichen Grund, waagrecht gehaltene Flügel und breite, „anisoptere" Flügel offensichtlich einander zugeordnet) als ursprüngliche Merkmale der Odonata * — ohne Kenntnis oder Berücksichtigung der konstitutiven Gruppenmerkmale und ihrer Evolution. Die bei HEYMER in voreiliger Typisierung als abgeleitet betrachtete und unüblicherweise als „neopter" bezeichnete Flügelhaltung der Zygoptera ist mit großer Wahrscheinlichkeit ein symplesiomorphes Merkmal der Ephemeroptera+Odonata.

FRASER kann jedoch weder das phylogenetische System der Coenagrioidea, wie er es auf seiner Stammbaumtafel darstellt, begründen, noch dafür, daß die Coenagrioidea überhaupt monophyletisch sind, einen Hinweis erbringen. Diese Schwierigkeit der Errichtung durch synapomorphe Merkmale definierter monophyletischer Gruppen findet sich in noch größerem Maße bei niedereren systematischen Kategorien. So ist zum Beispiel für die Gattungen der zu den Coenagrioidea gerechneten Patycnemididae noch kein mit einiger Sicherheit synapomorphes Merkmal bekannt. FRASER bezeichnet die Familie daher als „heterogeneous collection of genera".

Bei dieser gesamten Sachlage ist daher vorerst nur der Schluß möglich, daß grundsätzlich bei Vorliegen fossiler c o e n a g r i o i d e r Flügel vorerst noch nicht entschieden werden kann, ob Vertreter rezent vorhandener Coenagrioidea (-Gruppen) vorliegen oder Vertreter aus der Stammgruppe aller rezenten Odonaten. Für unsere nur in zwei relativ geringfügigen Merkmalen platycnemidoiden, im ganzen aber plesiomorph-coenagrioiden Bernsteinlibellen kann daher nur sehr vorsichtig eine nähere Verwandtschaft mit den Platycnemididen in Betracht gezogen werden.

Als vermutlich zu den Platycnemididae gehörig sind meiner Kenntnis nach in der Literatur nur noch wenige weitere Bernsteineinschlüsse beschrieben. PICTET-BARABAN und HAGEN (1856) führen drei Stücke von *Agrion antiquum* Pictet (= *Platycnemis antiqua* Hagen) auf. Es wurde versucht, diese Tiere zum Vergleich heranzuziehen. Zwei Bernsteinstücke fanden sich in der Sammlung BERENDT im Paläontologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin und wurden mir zur Untersuchung zur Verfügung gestellt [3]). Das größere der beiden Stücke (Nr. 16) entspricht wohl dem, welches bei PICTET-BARABAN und HAGEN zwei Hinterleiber enthält (l. c., S. 79). Es zeigt auf der Bruchkante einen Flügelrest mit g u t erhaltener Flügelbasis und weicht hierin von der Beschreibung HAGENS etwas ab. Das kleinere (als Schmuckstück zugeschliffene) Berliner Stück enthält, wie auch bei PICTET-BARABAN und HAGEN festgestellt, einen Kopf und Fragmente der Beine und Flügel (l. c., S. 79),

---

[3]) Dem Paläontologischen Museum der Humboldt-Universität sei herzlich dafür gedankt.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

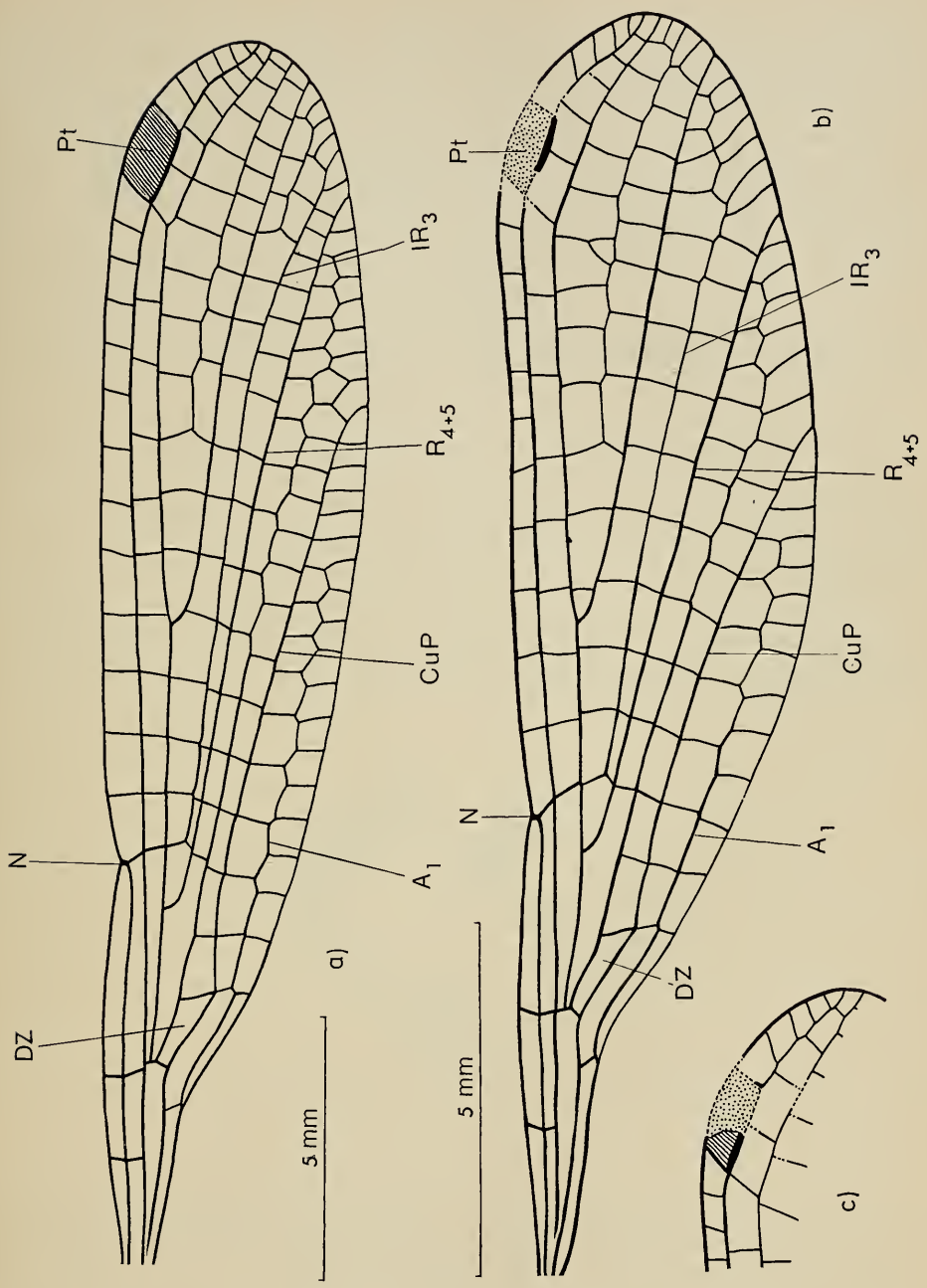

Abb. 2. a) Rechter Vorderflügel der Spezies A von dorsal. (Abkürzungen siehe Text). b) Linker Hinterflügel der Spezies B von ventral betrachtet. c) Spitze des rechten Vorderflügels von B; der abgerissene und zerfetzte apikale Teil (s. Abb. 1c) wurde an den übrigen Flügel durch Rekonstruktion wieder angefügt. Das Pterostigma konnte (z. T. durch Vergleich von Vorder- und Hinterflügel, z. T. aufgrund von glücklicherweise stehengebliebenen Aderresten) in beiden Flügeln von B vollständig rekonstruiert werden — es steht über $1^2/_3$ Zellen. (Abk. s. Text).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

außerdem aber noch ein bisher wohl übersehenes männliches Abdomenende, dessen Anhänge sehr genau mit denen des männlichen Abdomens des Bernsteinstückes Nr. 16 (zwei Hinterleiber) übereinstimmen, so daß an einer Artidentität kaum zu zweifeln ist. Schon auf den ersten Blick zeigt sich, daß *Agrion antiquum* höchstens mit der Art B der Königsberger Sammlung artgleich sein kann. Das weibliche Abdomen des Stückes Nr. 16 ist allerdings beträchtlich dicker als das von B, was aber insofern nicht unbedingt etwas besagt, als es nach HAGEN etwas zweifelhaft ist, ob die beiden zusammenliegenden Abdomina überhaupt derselben Art zuzurechnen sind. Betrachtet man den Flügelrest des Stückes Nr. 16 als zum männlichen Abdomen gehörig, so ergänzt er sich mit dem Flügelfragment des anderen Berliner Stückes zu einem etwas vollständigeren *Agrion antiquum*-Flügel, der in den Abmessungen und auch — soweit ein Vergleich möglich war — in der Aderung unserer Art B sehr ähnlich ist. Prothorax und Flügel sind bei B gut erhalten, Kopf und Abdomenende fehlen (Abb. 1c, 2b, 3). Leider war die weitere Sicherung einer eventuellen Artidentität mit *Agrion antiquum* nicht möglich, da hierfür vor allem der Prothorax eines mit einiger Sicherheit zu *Agrion antiquum* gehörigen Weibchens zum Vergleich nötig wäre. Die dritte bei PICTET-BARABAN und HAGEN beschriebene (weibliche!) Bernstein-„Platycnemidide", bei welcher der Beschreibung nach Prothorax und Flügel vollständig erhalten sein müssen (s. auch die Tafelabbildungen) konnte jedoch leider nicht aufgefunden werden. Nach der Abbildung von PICTET-BARABAN (l. c., Tafel VI, Fig. 4b) wie auch der verbesserten von HAGEN (Tafel VIII, Fig. 11c) weicht das Protergum jedoch anscheinend deutlich von dem des Stückes B (Abb. 3) ab. Auch in der Pterostigmagröße besteht offensichtlich ein Unterschied.

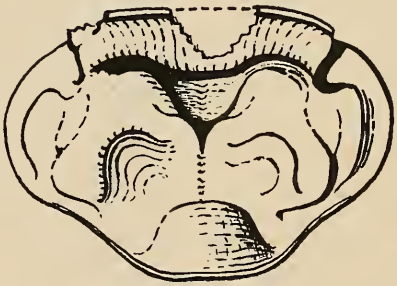

Abb. 3. Protergum der Spezies B (rechte Hälfte durch Vergleich mit der spiegelbildlichen ergänzt).

Zusammenfassung: Aufgrund unserer oben dargelegten sehr geringen Kenntnis des phylogenetischen Systems der Libellen (vor allem der Zygoptera) ist es vorerst nicht möglich, die vorliegenden Bernsteinlibellen A und B sicher einer Familie (oder Familiengruppe) zuzuordnen. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß in Zukunft ein genauer Vergleich, der mit zahlreichen Zygopteren vorzunehmen wäre, nicht sogar die Zugehörigkeit zu einer rezenten Gattung nahelegen wird (möglicherweise aus dem Kreis der Gattungen, die heute als Platycnemididae bezeichnet werden). Zumindest die Art B mit sehr gut erhaltenem und strukturreichem Prothorax oder auch Stücke der Sammlung BERENDT zeigen Merkmale, die eine solche Entscheidung rechtfertigen könnten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Literatur

FRASER, F. C. (1957): A reclassification of the order Odonata. Sydney: R. zool. Soc. N.S.W.

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt (Main): Waldemar Kramer (Senckenberg-Buch 49).

HEYMER, A. (1973): Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Beiträge zur Ethologie und Evolution der Calopterygidae Selys, 1850 (Odonata; Zygoptera). — Fortschritte der Verhaltensforschung und Beiheft zur Zeitschrift für Tierpsychologie **11**. Berlin-Hamburg: Paul Parey.

PFAU, H. K. (1971): Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Paläoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. Z. Morph. Tiere **70**, 281—371.

— Zur Funktionsmorphologie und Evolution des Flugapparates der Ephemeropteren, Odonaten und Neopteren (Tracheata, Insecta). In Vorbereitung.

PICTET-BARABAN, F. J., HAGEN, H. (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt. In: G. C. Berendt, Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, Bd. 2 (II). Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Klaus Pfau
Zoologisches Institut der Universität Saarbrücken
D-6600 Saarbrücken

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: 270_A

Autor(en)/Author(s): Pfau Hans Klaus

Artikel/Article: Zwei neue Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera - möglicherweise Platycnemididae) aus dem baltischen Bernstein. 1-7