

Von den ältesten Insekten*

On the Most Ancient Insects**

CARSTEN BRAUCKMANN, ELKE GRÖNING & JAN-MICHAEL ILGER

Zusammenfassung: Der vorliegende Beitrag liefert eine Übersicht über die ältesten derzeit bekannten Hexapoda (Devon, Karbon), mit einem besonderen Schwerpunkt auf der Konservatagerstätte Hagen-Vorhalle (Ruhrgebiet, Deutschland). Seit ihrer Entdeckung im Jahre 1982 hat diese Fundstelle 310 Einzelfunde von Pterygota geliefert, ein großer Teil davon nahezu vollständig erhalten. Die Insektenfauna von Hagen-Vorhalle umfasst derzeit 18 Arten, die sich auf fünf Großgruppen verteilen: Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Odonatoptera und basale Neoptera. Mehrere Arten der Neoptera waren von parasitischen Milben oder deren Larvalstadien befallen. Die besondere Bedeutung der Fundstelle liegt an (1) dem hohen stratigraphischen Alter (Namurium B, Marsdenium, älteres Oberkarbon), (2) der großen Anzahl von Einzelfunden und (3) der ungewöhnlich vollständigen Erhaltung, die wesentlich besser abgesicherte Rekonstruktionen von mehreren Insektengruppen ermöglicht.

Schlüsselwörter: Hexapoda, Devon, Karbon, Hagen-Vorhalle, Rekonstruktionen

Summary: The present article is a compilation on the most ancient Hexapoda (Devonian, Carboniferous), with special reference to the Konservatagerstätte of Hagen-Vorhalle (Ruhr area, Germany). Since its discovery in 1982, this locality has yielded 310 specimens of Pterygota, many of them nearly completely preserved. The insect fauna of Hagen-Vorhalle includes 18 species, distributed to 5 main groups: Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Odonatoptera, and basal Neoptera. Several species of the Neoptera were infested with parasitic mites or their larval instars. The main importance of the locality is caused by (1) the high stratigraphical age (Namurian B, Marsdenian, early Late Carboniferous), (2) the great frequency of specimens, and (3) unusually complete preservation which permits more detailed reconstructions of several groups of the Pterygota.

Keywords: Hexapoda, Devonian, Carboniferous, Hagen-Vorhalle, reconstructions

1. Einleitung Kurzer erdgeschichtlicher Überblick über die paläozoischen Insekten

Die Insekten sind heute mit vermutlich über einer Million beschriebenen Arten die weit-aus größte Tiergruppe. Tatsächlich aber dürfte die Anzahl der heute lebenden Arten sogar ein Vielfaches davon betragen. Im Folgenden liefern wir einen stark vereinfachten erdgeschichtlichen Überblick über die

paläozoischen Insekten vom Devon bis ins ältere Oberkarbon (Namurium). Auf die zurzeit noch sehr kontrovers geführte Diskussion zur phylogenetischen Stellung der aus diesem Zeitraum bekannten Insekten wird in diesem Rahmen bewusst nicht eingegangen. Zur Vertiefung in diese spezielle Thematik, insbesondere in die Abwägung der unterschiedlichen Ansichten, sei u. a. auf KLASS (2007) und den Abschnitt „Ausblick“ des vorliegenden Beitrags verwiesen.

* Erweiterte Fassung eines während des Treffens des Westdeutschen Entomologentages 2009 gehaltenen Vortrags.

** Enlarged Version of a lecture held during the meeting of the Westdeutscher Entomologentag 2009.

Die Überlieferung der Hexapoda insgesamt (= Insecta + einige primär flügellose Gruppen) beginnt im Devon (Abb. 1A). Die ältesten Reste stammen aus dem Unterdevon von Rhynie (Aberdeenshire, Schottland; HIRST &

MAULIK 1926) und von der Halbinsel Gaspé (Provinz Quebec, Ostkanada; LABANDEIRA et al. 1988) beziehungsweise aus dem Mittel-Devon von Gilboa (Staat New York, USA; SHEAR et al. 1984). Es handelt sich bisher aus-

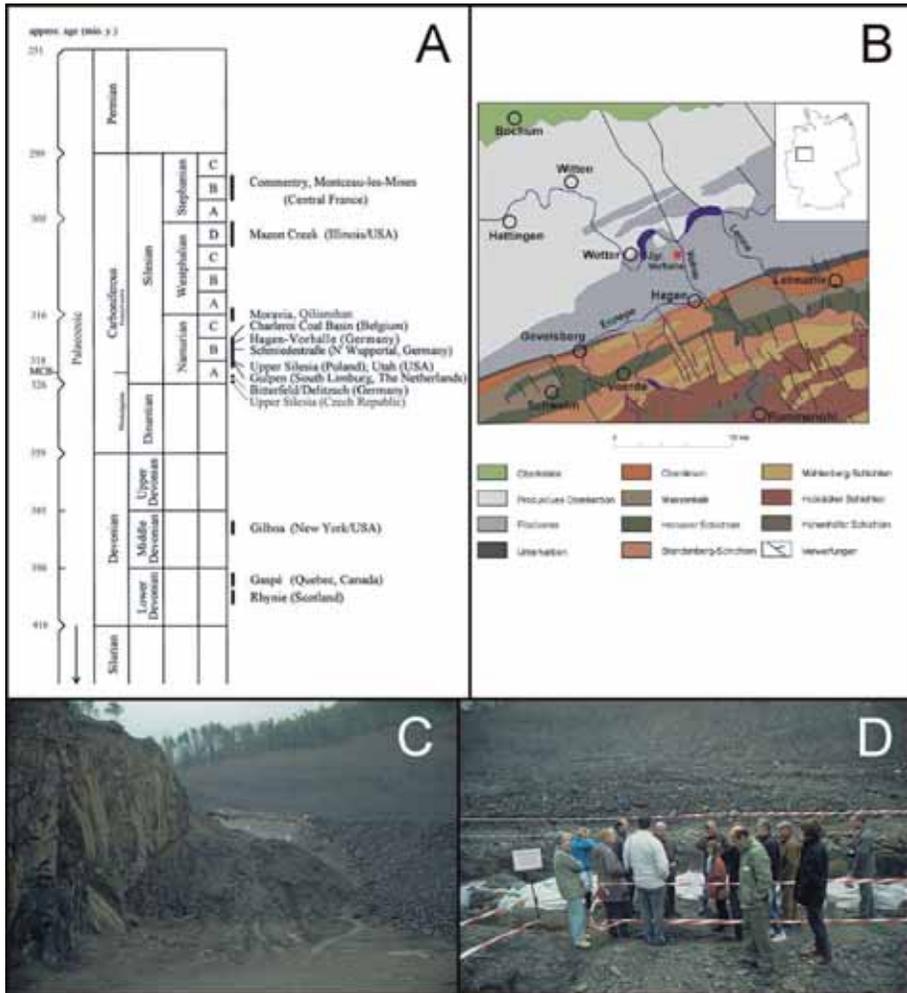


Abb. 1: Übersicht über die wichtigsten Fossilagerstätten allgemein und Hagen-Vorhalle im Besonderen. **A** Wichtige Fundstellen zur frühen Evolution der Hexapoda (= Insecta + einige primär flügellose Gruppen) und ihre stratigraphische Einordnung. **B** Geologische Übersichtskarte der Lage der Konservatagerstätte Hagen-Vorhalle (Zgl. = Ziegelschiefergrube). **C-D** Fotos der Grube während der Grabungskampagne 1991.

Fig. 1: Overview of the most important fossil repositories in general and Hagen-Vorhalle in particular. **A** Important find spots for the evolution of the Hexapoda (= Insecta + some primary wingless groups) and their stratigraphic position. **B** Geological map of the location of the Konservatagerstätte Hagen-Vorhalle (Zgl. = brickyard quarry). **C-D** Photographs of the quarry and excavation area during the 1991 campaign.

nahmslos um Reste von primär flügellosen Urinsekten.

Die schottischen Exemplare gehören zu den Springschwänzen (= Collembola), einer Formengruppe, die auch heute noch in sehr großer Individuenzahl – z. B. in der Bodenstreu – vorkommt. Genau genommen zählen die meisten Entomologen sie gar nicht mehr zu den Insekten, sondern werten sie gemeinsam mit den Beintastlern (= Protura) als deren Schwestergruppe innerhalb der Hexapoda. Die beiden anderen oben genannten Vorkommen wurden erst vor gut 20 Jahren entdeckt. Bis heute sind nur sehr wenige, winzige Bruchstücke bekannt, die ihre Bearbeiter in die Verwandtschaft der Felsenspringer (= Archaeognatha) und somit schon zu den echten Insekten gestellt haben. Diese Auffassung ist jedoch nicht unumstritten geblieben. Die Insektennatur eines ebenfalls als sehr urtümlichen Vertreters der Hexapoda gedeuteten Fossils, *Devonohexapodus bocksbergensis* HAAS, WALOSZEK & HARTENBERGER, 2002 (vgl. auch HAAS 2005) aus dem Unterdevon (tiefes Emsium, Hunsrück-Schiefer) des Hunsrücks, wird inzwischen zurückgewiesen (WILLMANN 2005; KÜHL & RUST 2009).

Ein weiteres, bisher nur durch Reste der kauend-beißenden Mundwerkzeuge bekanntes Insekt aus dem Unterdevon von Rhynie in Schottland – *Rhyniognatha hirsti* Tillyard, 1928 – deuten ENGEL & GRIMALDI (2004) beziehungsweise GRIMALDI & ENGEL (2005) wegen des sehr „modern“ anmutenden Mandibelbaus als schon zu den Fluginsekten (= Pterygota) gehörig, was PROKOP et al. (2005: 386) allerdings anzweifeln. Ein eindeutiger Beleg für diese Annahme, nämlich der Zusammenhang solcher Mundwerkzeuge mit einem geflügelten Körper, steht noch aus.

Somit beginnt die eindeutig nachweisliche Überlieferung der Fluginsekten mit erhaltenen Flügeln erst viel später, und zwar nach bisheriger Kenntnis im Namurium (BRAUCKMANN et al. 1996). Auch aus diesem Zeitabschnitt kannte man bis zur Entdeckung der

reichhaltigen Fundstelle Hagen-Vorhalle im Ruhrgebiet im Jahre 1982 (vgl. BRAUCKMANN et al. 2003; BRAUCKMANN & SCHÖLLMANN 2005; hierin Hinweise auf frühere Arbeiten über Vorhaller Insekten) nur knapp 30 Einzelfunde, meist isolierte Flügel. Die Formen von Hagen-Vorhalle sind nach den begleitenden Ammonoidea in das obere Namurium B (und somit in das höhere Marsdenium) datiert.

Der älteste eindeutig datierbare und mit Namen versehene Fund wurde im Kern einer Tiefbohrung im Raum Bitterfeld/Delitzsch geborgen und erst vor wenigen Jahren als *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider, 1996 beschrieben (Abb. 2A-B). Er zählt zu den Palaeodictyoptera: Spilapteridae. Die Fundschicht gehört in das tiefere Namurium (Arnsbergium) und damit nach der neuesten Definition der Grenze Unter-/Oberkarbon (Mississippium/Pennsylvanien) gerade noch in das jüngste Unter-Karbon. Noch ein wenig älter ist ein kürzlich von PROKOP et al. (2005) beschriebener Neoptera-Flügelrest (Abb. 2C) aus dem Unter-Namurium (Petrkovice Beds; Pendleian; tieferes E1) im tschechischen Anteil des Oberschlesischen Kohlenbeckens. Auch dieser Fund stammt aus einem Bohrkern; er ist aber zu unvollständig erhalten, um auf Familien-, Gattungs- oder gar Artenebene benannt zu werden.

Alle übrigen bisher aus dem Namurium bekannten Insektenreste sind oder scheinen jünger zu sein und stammen aus dem oberkarbonischen Anteil. Ihre Fundorte liegen in den Niederlanden (ein isolierter Flügel), in Polen (Oberschlesisches Kohlebecken; ein isolierter Flügel), in den USA (Utah; ein recht vollständiger Rest), im Raum Wuppertal (Schmiedestraße; zwei isolierte Flügel) und bei Hagen-Vorhalle (Abb. 1B-D) (zurzeit 310 Einzelfunde, viele davon mehr oder wenig vollständig erhalten; vgl. BRAUCKMANN et al. 2003). Da gerade diese letztgenannte Fundstelle eine große Anzahl von besonders gut erhaltenen Insekten geliefert hat, gehen wir im Folgenden detailliert auf sie ein.

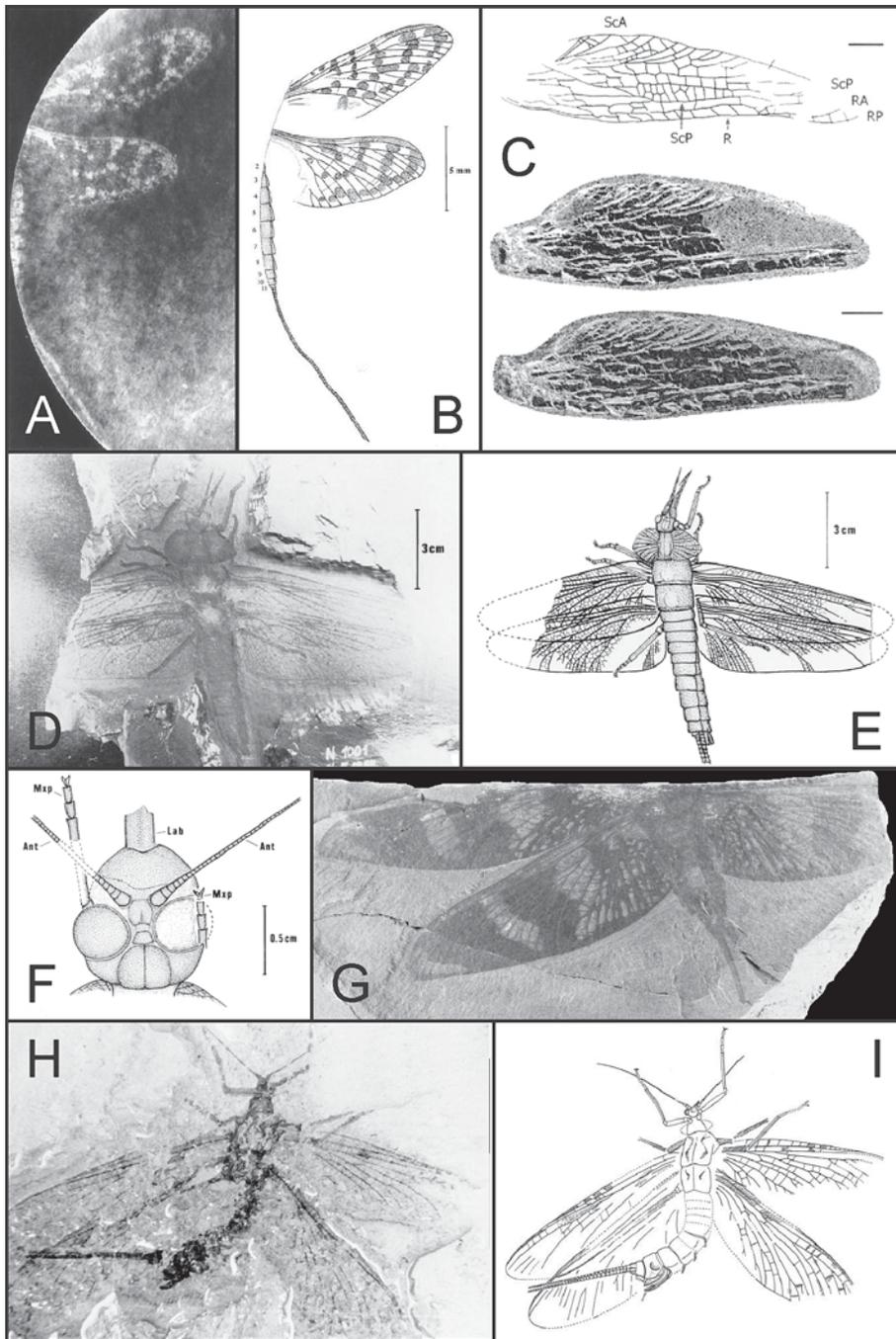


Abb. 2: Die ältesten bekannten Neoptera-Funde und wichtige Vertreter der Palaeodictyoptera („Urnetzflügler“) und Megasecoptera aus Hagen-Vorhalle. **A-B** *Deltizschala bitterfeldensis*, der älteste eindeutig datierbare und mit Namen versehene Neoptera-Fund im Anschnitt eines Bohrkerns und als Überzeichnung. **C** Der von PROKOP et al. (2005) beschriebene älteste Neoptera-Flügelrest

Etwas jünger, aber ebenfalls noch in das Namurium gehörend, sind ein isolierter Flügel aus Belgien und etwa 20 Reste aus Mähren; ein weiteres einzelnes Flügelbruchstück aus den Niederlanden könnte etwa gleichaltrig mit dem Vorhaller Vorkommen sein. Das ebenfalls erst vor wenigen Jahren entdeckte Fundgebiet von früh-oberkarbonischen Insekten in der Autonomen Region Ningxia in Nordchina ist inzwischen als „Qilianshan-Entomofauna“ (beziehungsweise „Qilianshan Biota“) in der paläontologischen Fachwelt bekannt (u. a. PROKOP & REN 2007; hierin Hinweise auf frühere Arbeiten). Die Fundschichten gehören der Tupo-Formation an, die zunächst auf das Namurium C eingegrenzt wurde. Inzwischen haben chinesische Autoren das stratigraphische Alter auf „Namurium B-C“ (und damit deutlich ins Ältere) erweitert. Die Insekten der „Qilianshan-Entomofauna“ umfassen bereits mehrere tausend Einzelfunde; bislang sind aber nur isolierte Flügel publiziert.

Erst mit dem Westfalium und dem Stephanium wird weltweit die Überlieferung der Fluginsekten etwas häufiger. Etwa Westfalium D ist das Alter der reichhaltigen Konservatortstätte Mazon Creek in Illinois, USA. Ungefähr gleichaltrig, aber von der Erhaltung untergeordnet sind die seit wenigen Jahren zusammengetragenen Reste aus dem Steinbruch am Piesberg bei Osnabrück; auch diese Fundstelle zeichnet sich inzwischen als wichtige Lokalität ab (siehe zuletzt BRAUCKMANN et al. 2009, hierin ältere Literatur).

Ins Stephanium B ist z. B. die „klassische“ Oberkarbonische Insektenfundstelle Commeny in Zentralfrankreich mit ihren berühmten Riesenlibellen einzustufen. Annähernd gleichaltrig ist die erst in den letzten Jahren bekannt gewordene, ebenfalls in Zentralfrankreich gelegene Lokalität Montceaux-Mines.

In Mitteleuropa sind jungpaläozoische Insektenfunde vor allem aus dem höheren Oberkarbon und tieferen Perm des Saar-Nahe-Beckens bekannt, das daher mit zu den wichtigsten Fundgebieten für diesen Zeitraum weltweit zählt. Bis heute sind über 90 Arten beschrieben; hinzu kommen 59 weitere Formen unter „offener Nomenklatur“, also Formen, die nicht bis zur Art- oder Gattungsebene bestimmbar sind. Ein weiteres wichtiges Fundgebiet für Insekten des Stephanium liegt im Raum Wettin/Plötz (vgl. ZESSIN 1983).

Schon im Namurium sind – bis auf die Schaben (= Blattaria oder Blattodea) – alle wesentlichen Großgruppen der Fluginsekten vertreten: Die eng miteinander verwandten und auf das Jungpaläozoikum beschränkten †Palaeodictyoptera, †Megasecoptera und †Diaphanopteroidea, die Libellenartigen (= Odonoptera, z. T. schon mit Riesenformen wie *Namurotypus sippeli* BRAUCKMANN & ZESSIN 1989 mit einer Spannweite von 32 cm von Hagen-Vorhalle) sowie die „†Protorthoptera“, eine sehr heterogene und offensichtlich polyphyletische jungpaläozoische Formen-Gruppe. Etwas später, im tiefen Westfalium,

aus dem Unter-Namurium. **D-E** *Homoioptera vorhallensis* im Original und als Überzeichnung mit deutlich sichtbaren Vorderbrustflügelchen und abgebrochenen Cerci. **F** Details des Kopfes von *H. vorhallensis*. **G** *Lithomantis varius* mit gut erhaltener Flügelzeichnung. **H-I** Weibchen von *Namurodiapha sippelorum* mit Cerci und Ovipositor.

Fig. 2: The oldest known findings of Neoptera and important representatives of Palaeodictyoptera and Megasecoptera from Hagen-Vorhalle. **A-B** *Deltizschala bitterfeldensis*, the oldest definitely datable and named Neoptera species in a core sample section and reconstruction drawing. **C:** The oldest described wing remain of a Neoptera as published by PROKOP al. (2005) from Lower Namurian. **D-E** *Homoioptera vorhallensis* in original photo and superimposed drawing with clearly visible prothoracic winglets and damaged cerci. **F** Details of the head of *H. vorhallensis*. **G** *Lithomantis varius* with well preserved wing colour patterns. **H-I** Female of *Namurodiapha sippelorum* with cerci and ovipositor.

setzt sodann die Überlieferung der Schaben ein. Weitere im höheren Oberkarbon erstmals aufgefundene Großgruppen der Fluginsekten sind beispielsweise die Eintagsfliegen (= Ephemeroptera), die †Paraplecoptera, die Geradflügler/Heuschrecken (Orthoptera), die †Caloneuroidea, die †Blattinopsodea und die †Miomoptera. Die meisten hiervon dürften nur den Paläontologen näher vertraut sein. Weitere Insektengroßgruppen, wie zum Beispiel die Käfer (= Coleoptera), erscheinen spätestens im Perm.

Wie oben bereits hervorgehoben wurde, gibt es nur sehr wenige fossile Fluginsekten (= Pterygota), die stratigraphisch noch älter sind als das Vorhaller Material; besser erhalten sind bisher noch keine namurzeitlichen Funde. Die besondere Bedeutung der Vorhaller Insekten liegt somit in ihrem hohen stratigraphischen Alter, der Arten- und Individuenfülle und der vollständigen Erhaltung. Die diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse sind entsprechend bereits von mehreren modernen international verbreiteten Lehrbüchern aufgenommen worden (z. B. RASNITSYN & QUICKE 2002; GRIMALDI & ENGEL 2005).

2. Die Insektenfunde von Hagen-Vorhalle

Von den mindestens 18 Vorhaller Fluginsektenarten gehören acht zu den Palaeodictyoptera („Urnetzflügler“):

Homoioptera vorhallensis Brauckmann & Koch, 1982 (Abb. 2D-E),
Homaloneura ligia Brauckmann, 1986,
Homaloneura berenice Brauckmann & Gröning, 1998,

Lithomantis varius Brauckmann in Brauckmann, Koch & Kemper, 1985 (Abb. 2G),
Patteiskya volmensis (Brauckmann, 1984),
Jugobreyeria sippelorum Brauckmann in Brauckmann, Koch & Kemper, 1985,
Dictyoneura kemperi Brauckmann & Koch, 1983 und

Archaeomegaptilus schloesseri Brauckmann, Schöllmann & Sippel, 2003.

Die nahe verwandten Megasecoptera sind durch zwei relativ kleine Arten vertreten:

Sylvothymen peckae Brauckmann, 1988 (Abb. 3A) und

Sylvothymen pintoi Brauckmann, Schöllmann & Sippel, 2003.

Den Megasecoptera ebenfalls sehr nahestehend (und früher mit ihnen vereint gewesen) sind die Diaphanopteroidea, von denen ebenfalls eine Art in Vorhalle nachgewiesen ist:

Namurodiapha sippelorum Kukalová-Peck & Brauckmann, 1990 (Abb. 2H-I).

Gleich drei Arten sind zu den Odonatoptera zu stellen:

Namurotypus sippeli Brauckmann & Zessin, 1989,

Erasipteroides valentini (Brauckmann in Brauckmann, Koch & Kemper, 1985) (Abb. 3B-C) und

Zessinella siope Brauckmann, 1988.

Von den Neoptera lassen sich vier Arten im Vorhaller Material unterscheiden:

Kemperala hagenensis Brauckmann, 1984,

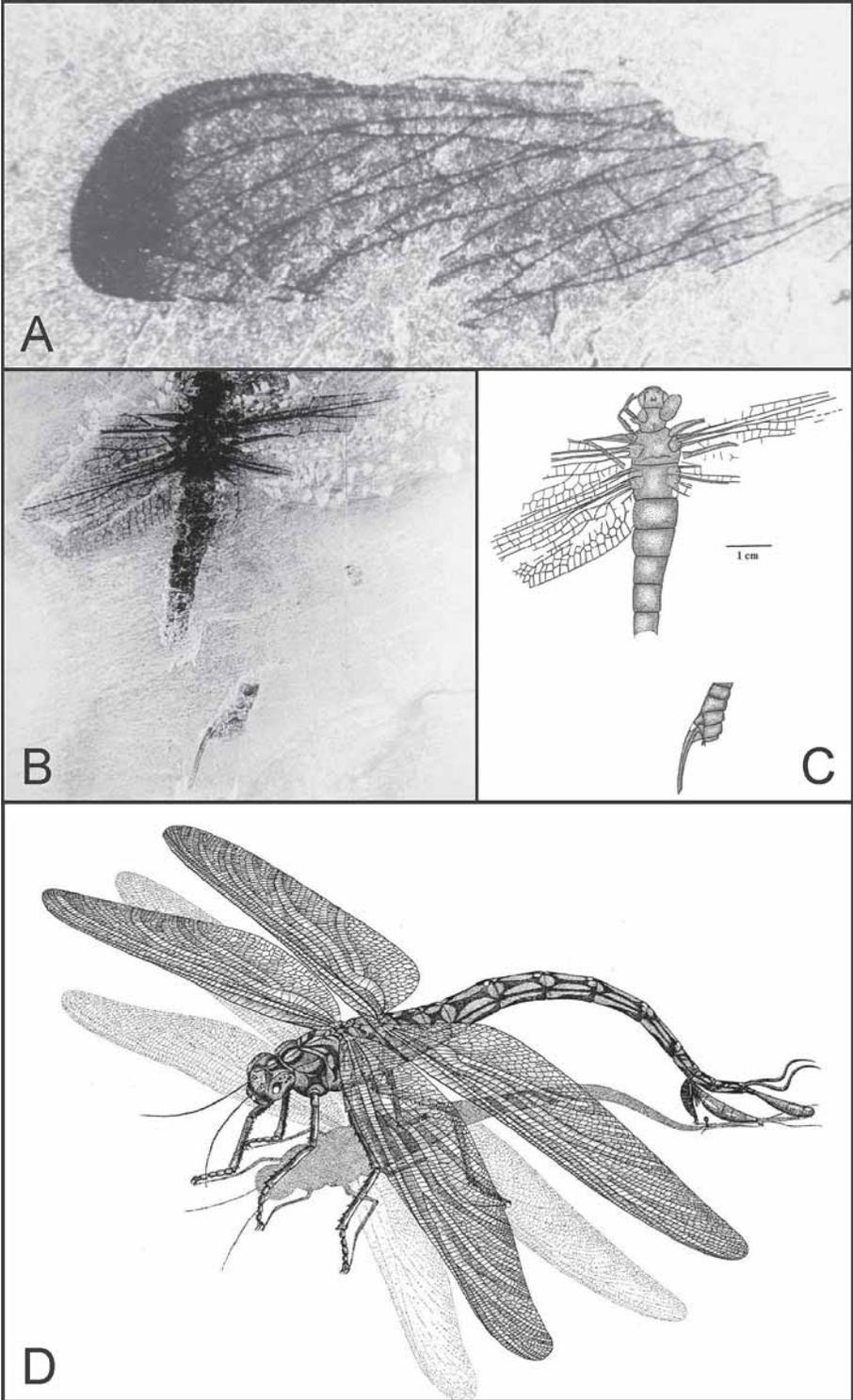
Holasicia rasnitsyni Brauckmann, 1984,

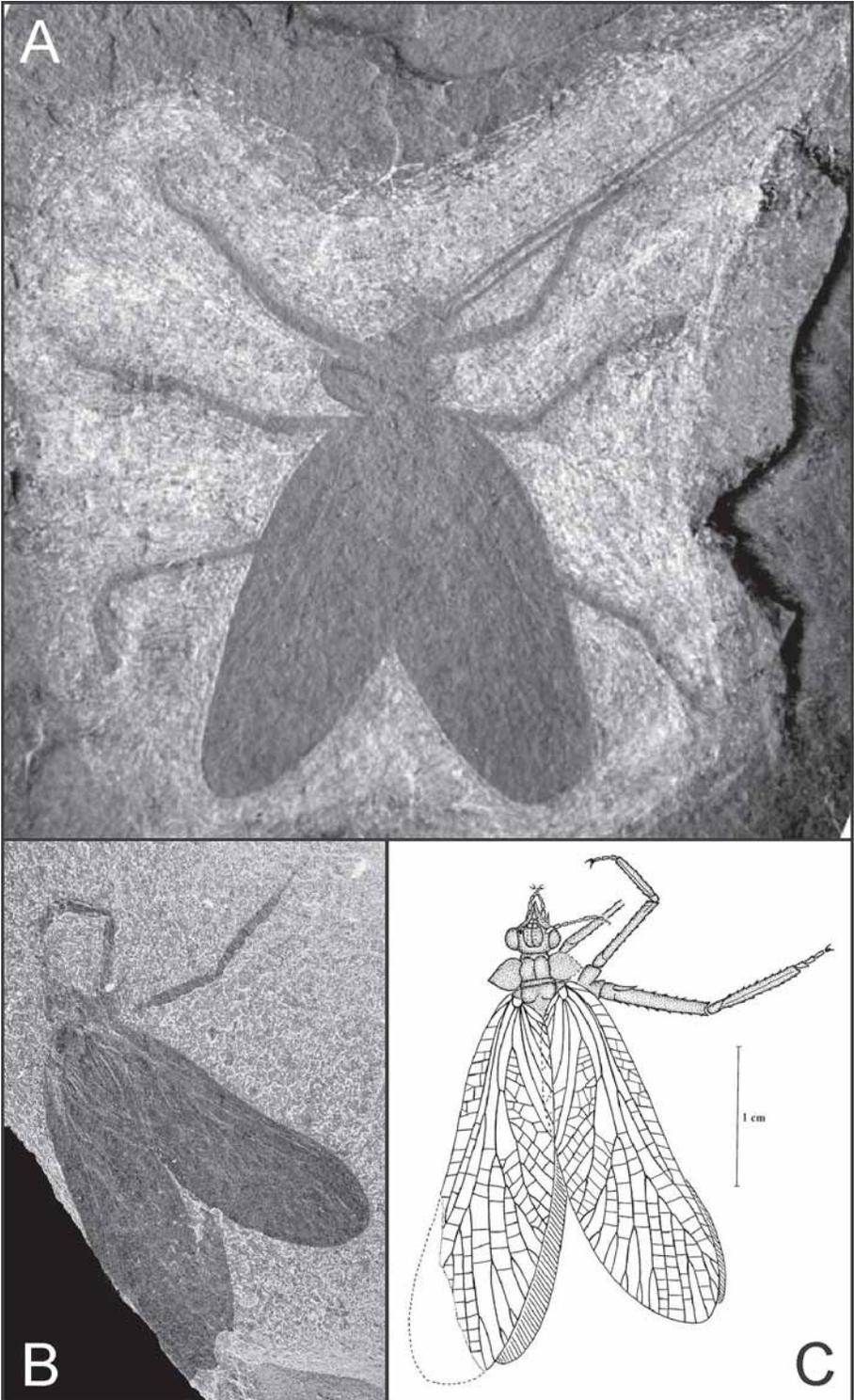
Heterologopsis ruhrensis Brauckmann & Koch, 1982 (Abb. 4A) und

Kochopteron hoffmanorum Brauckmann, 1984 (Abb. 4B-C).

Abb. 3: Mecoptera und Uribellen (Odonatoptera) aus Hagen-Vorhalle. **A** *Sylvothymen peckae*, sich überlagernder Vorder- und Hinterflügel mit deutlich erkennbarer Flügeladerung und terminalem Farbmuster. **B-C** *Erasipteroides valentini*, eine der drei Vorhaller Uribellenarten. **D** *Namurotypus sippeli*, die größte der Vorhaller Uribellen in einer Rekonstruktionszeichnung von E. GRÖNING.

Fig. 3: Mecoptera and Odonatoptera from Hagen-Vorhalle. **A** *Sylvothymen peckae*, overlaying fore- and hindwings with clearly visible wing venation and terminal colour pattern. **B-C** *Erasipteroides valentine*, one of the three known Odonatoptera species from Hagen-Vorhalle. **D** *Namurotypus sippeli*, the largest species of Odonatoptera from Vorhalle (drawing by E. GRÖNING).





Bei drei weiteren Funden handelt es sich um Flügelreste von Nymphen, die von BRAUCKMANN et al. (2003) erstmals dokumentiert wurden. Eine detaillierte Bearbeitung dieser Flügel steht noch aus.

Alle genannten Arten sind bisher nur von Hagen-Vorhalle bekannt, bis auf *Kemperala hagenensis*, die mittlerweile auch aus etwa gleichaltrigen Schichten von Fröndenberg nachgewiesen ist. Viele Vorhaller Arten stellen darüber hinaus jeweils die stratigraphisch ältesten Nachweise ihrer Familie. Zu den wenigen Ausnahmen gehören unter anderem die zu den Palaeodictyoptera zählenden Spilapteridae, die mit *Delitzschala bitterfeldensis* (Abb. 2A-B) aus dem jüngsten Unterkarbon noch weiter zurückreichen.

Auf die bei der Insektenbestimmung wichtige, aber zum Teil schwierige Aderterminologie gehen wir im Rahmen dieses Artikels nicht ein. Wer sich damit näher beschäftigen möchte, sei auf die weiterführende Literatur (z. B. BRAUCKMANN et al. 2003) oder auf entomologische Lehrbücher und Insektenbestimmungsbücher verwiesen.

3. Darstellung ausgewählter Formen

(Autorennamen und Publikationsdaten sind nur dann aufgeführt, wenn sie nicht schon im vorangehenden Kapitel genannt sind.)

3.1. „Palaeoptera“ Martynov, 1923

Die im vorigen Kapitel genannten Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanoptera und Odonoptera werden – neben den ausgestorbenen Permothemistida und den Eintagsfliegen (= Ephemeroptera) – oft als Palaeoptera zusammengefasst. Wichtigstes ge-

meinsames Merkmal ist, dass sie ihre Flügel nicht oder nur mit sehr ursprünglichen Methoden (die Diaphanopteroidea) über dem Rücken zusammenlegen können oder konnten („Starrflügeligkeit“). Inzwischen setzt sich zunehmend die Ansicht durch, dass die „Palaeoptera“ nicht monophyletisch sind, indem die Odonatoptera herausgenommen werden und gemeinsam mit den Neoptera die Metapterygota bilden (siehe u. a. KLASS 2007 und Abschnitt „Ausblick“).

Die Neoptera, zu denen alle übrigen Fluginsektenordnungen gehören, können ihre Flügel über dem Rücken zusammenlegen, zum Teil auf sehr komplizierte Weise. Vor allem viele ältere Paläoentomologen, so z. B. KUKALOVÁ-PECK (1991) und CARPENTER (1992) deuteten die Palaeoptera als die ursprünglichere Gruppe. Allerdings neigen einige Autoren (vgl. RASNITSYN & QUICKE 2002) dazu, die basale Aufteilung der Fluginsekten in umgekehrter Richtung zu deuten. Danach sollen die Neoptera ursprünglicher sein, wohingegen die Palaeoptera erst sekundär zur Starrflügeligkeit gelangt sind. Die Diaphanopteroidea (siehe unten) werden dabei dann als auf dem Weg zur Starrflügeligkeit stehen geblieben angesehen. Wenngleich wir diese Interpretation durchaus für diskutierenswert halten, spricht jedoch unseres Erachtens vor allem der Besitz von Beinresten an den Hinterleibssegmenten mancher Palaeoptera (Abb. 2I) eher dafür, dass die Palaeoptera gegenüber den Neoptera ursprünglicher sind.

3.1.1. Palaeodictyoptera Goldenberg, 1877

Die Palaeodictyoptera („Urnetzflügler“) sind neben den Odonoptera (Libellen im weiteren Sinne) die bekanntesten Insekten des Erd-

Abb. 4: Zwei Vertreter der Vorhaller Neoptera. **A** *Kochopteron hoffmannorum* mit deutlich erkennbaren Vorderbrustflügelchen und der V-förmigen Ruhestellung der Mittel- und Hinterbrustflügel. **B-C** *Heterologopsis ruhrensis* als weiterer Vertreter der Vorhaller Neoptera.

Fig. 4: Two representatives of Neoptera from Vorhalle. **A** *Kochopteron hoffmannorum* with prominent prothoracic winglets and V-shaped meso- and metathoracic wings in resting position. **B-C** *Heterologopsis ruhrensis*, another example of the Neoptera from Hagen-Vorhalle.

altertums. Trotz der deutschen Bezeichnung „Urnetzflügler“ – die wörtliche Übersetzung des wissenschaftlichen Namens *Palaeodictyoptera* – sind sie keine Vorläufer der heutigen Netzflügler (= *Planipennia*), sondern eine auf den Zeitraum vom höchsten Unterkarbon bis zur Untertrias beschränkte und seither nachkommenlos ausgestorbene Insektengruppe, deren nächste Verwandten die *Megasecoptera*, *Diaphanoptera* und *Permothemistida* sind. Vielfach wird in der älteren Literatur als Publikationsdatum des Namens *Palaeodictyoptera* GOLDENBERG, 1854 angegeben, tatsächlich aber führte GOLDENBERG diesen Namen erst im Jahr 1877 ein.

Insgesamt umfassen die *Palaeodictyoptera* – je nach Auffassung der einzelnen Autoren – etwa 17-21 Familien mit rund 71-86 Gattungen; hinzu kommen weitere 42 Gattungen von unsicherer Familienzugehörigkeit. Die Funde verteilen sich über Eurasien, Nord- und Südamerika sowie Australien.

Da die *Palaeodictyoptera* eine sehr ursprüngliche Flügeladerung aufweisen, hielt man sie schon frühzeitig für die „primitivsten“ geflügelten Insekten. Daher nahm man lange Zeit (bis in die Fünfzigerjahre des 20. Jahrhunderts!) an, dass sie sich auch auf sehr ursprüngliche Weise ernährten und kauende Mundwerkzeuge besaßen. Zwar gibt es schon seit langem klare Hinweise auf schnabelförmige, saugende Mundwerkzeuge, doch wurden diese meist – „weil nicht sein kann, was nicht sein darf“ – als Beinreste, Pflanzenhäcksel oder sonst irgendwie anders gedeutet, oder die genannten Arten wurden trotz ihrer ursprünglichen Flügeladerung zu anderen, moderneren Ordnungen gestellt. Erst neuere Untersuchungen haben diese falschen Vorstellungen korrigiert und klar gezeigt, dass die *Palaeodictyoptera* einen langen Saugschnabel hatten. Dies bestätigen auch nachdrücklich die Vorhaller Funde.

Die meisten *Palaeodictyoptera* waren relativ großwüchsig. Die größten Arten erreichten eine Flügelspannweite von bis zu 56 cm, die kleinsten hingegen nur rund 2 cm. Auffällig

und von den Verhältnissen an „modernen“ Fluginsekten abweichend ist der Besitz eines kürzeren dritten Flügelpaares am Vorderbrustsegment (= Vorderbrust- oder Prothoracalfügelchen), also vor den eigentlichen Flügeln. Dass es sich hierbei tatsächlich um eine den Flügeln völlig entsprechende Anlage handelt, zeigen die den übrigen „echten“ Flügeln entsprechende Ausbildung und Verzweigung der Hauptadern. Sehr deutlich ist dieses Merkmal an einem Exemplar von *Homoioptera vorhallensis* (Abb. 2D-E) sichtbar. Dabei waren die Vorderbrustflügelchen kurz und oft sehr derb, wogegen die Mittelbrust- und Hinterbrustflügel (= Mesothoracal- bzw. Metathoracalfügel) als normale, typische Flügel ausgebildet waren. Hier bezeichnen wir diese vereinfacht als Vorder- und Hinterflügel, da sie bei heute lebenden Insekten solche darstellen. Im Gegensatz zu den meisten heutigen Insekten, aber wie die meisten *Palaeoptera*, konnten die *Palaeodictyoptera* ihre Flügel nicht in der Ruhe über dem Rücken zusammenlegen.

Die Mundwerkzeuge waren zu einem meist langen, schräg nach vorn unten gerichteten Saugschnabel geformt (Abb. 2E). Der Stirnschild (= Clypeus) am Kopf war kräftig aufgewölbt (Abb. 2F); unter ihm befand sich die Saugpumpe, mit der die Tiere ihre Nahrung aufsaugen konnten.

Die erhaltene, aus Sporen bestehende Darmfüllung einer *Diaphanopteroidea*-Nympe aus dem nordamerikanischen Oberkarbon (KUKALOVÁ-PECK 1991) weist darauf hin, dass die Tiere an Pflanzen gesaugt und sich von Sporen, wahrscheinlich auch von Säften ernährt haben. Dies lässt darüber hinaus auch darauf schließen, dass auch die Nymphenstadien eher an Land als im Wasser gelebt haben.

Am Kopf (Abb. 2F) befand sich weiterhin ein Paar beinähnlicher Kiefertaster (= Maxillarpalpen), das heißt noch nicht zu typischen Mundwerkzeugen umgeformter ursprünglicher Beinanhänge, so dass es im Extremfall (wie z. B. bei *Homoioptera vorhallensis*) scheinbar so aussah, als hätten die Tiere vier Bein-Paare.

Der Hinterleib (= Abdomen) endete in einem Paar extrem langer Schwanzfäden (= Cerci), ähnlich wie das bei manchen heutigen Eintagsfliegen der Fall ist. Die Weibchen hatten einen langen Legestachel (= Ovipositor) mit scharfen, oft gesägten Rändern, mit denen sie Pflanzen anbohren konnten, um die Eier in eine geschützte Höhle ablegen zu können. Die Männchen besaßen stattdessen typische Klammerorgane am Hinterleibsende, mit denen sie die Weibchen bei der Paarung festhalten konnten.

Die Flügel enthalten alle im Grundplan der Fluginsekten vorhandenen Hauptadern und zeigen eine deutliche Knickfaltung [= Korugation; d. h. die Vorderäste der Hauptadern liegen auf nach oben gerichteten (= konvexen) Graten, die Hinteräste hingegen in den (konkaven) Tälern]. Die Hauptadern sind gewöhnlich nicht miteinander verbunden und entstehen an der Flügelbasis unabhängig voneinander. Die Flächen zwischen ihnen weisen ein feines, unregelmäßiges Netzwerk (= Archaedictyon) auf oder, wenn dies nicht der Fall ist, echte Queradern; oft ist auch eine Kombination von beidem entwickelt. Die Vorder- und Hinterflügel sind zumeist von ähnlicher Größe und Äderung, können sich aber im Umriss unterscheiden: In diesem Fall sind die Hinterflügel etwas breiter und mehr dreieckig und haben ein gut entwickeltes, fächerartiges Analfeld.

Wegen der nur sehr geringen Anzahl von Einzelfunden bei den meisten Arten ist allgemein nur wenig über die Variabilität von Flügelumriss und -aderung bekannt. Die kürzlich von BRAUCKMANN (1991) detailliert untersuchten vier annähernd vollständig erhaltenen Exemplare von *H. vorhallensis* zeigen eine ganz extreme Variabilität, insbesondere in der Aufteilung bestimmter Adern (mit zwei bis 14 Endzweigen insgesamt bzw. in einem Individuum acht bis 14 Endzweigen!). In der bisher gebräuchlichen Systematik wären bei solch weiter Variabilität die isolierten Flügel desselben Individuums unterschiedlichen Gattungen oder gar Familien zugeordnet worden. Es ist somit sehr

wahrscheinlich, dass weitere Kenntnis der Flügelvariabilität die Anzahl der Gattungen und Arten innerhalb der Palaeodictyoptera drastisch verringern wird.

Viele Palaeodictyopteren [von Vorhalle: *Lithomantis varius* (Abb. 2G), *Homaloneura ligeia*, *H. berenice*, *Patteiskya volmensis* und *Archaemegaptilus schloesserii*] zeigen auf den Flügeln deutliche Farbmuster, die zumeist aus hellen Flecken oder Bändern bestehen. Diese können zuweilen mit zur Kennzeichnung bzw. Unterscheidung von Arten herangezogen werden. Natürlich wissen wir nicht, welche Farben im Einzelnen beteiligt waren, aber nach den Verhältnissen an heute lebenden Arten ist es wahrscheinlich, dass die heute hell erscheinenden Flecken zu Lebzeiten der Tiere gefärbt waren. Die ursprünglich vorhandenen Pigmente scheinen bei der Fossilisation die Flügelmembran zerstört zu haben; denn beim Freilegen solcher Fundstücke kann man leicht sehen, dass in den hellen Flächen keine organische Substanz vorhanden ist (und man wegen des Fehlens der Membran leicht durch den Fleck hindurch präpariert). Demgegenüber lässt sich der Flügel im Bereich der dunklen, deutlich inkohlten Flächen leicht zwischen der oberen und unteren Membran spalten.

Nymphenstadien sind durchaus bekannt, lassen sich aber nicht immer leicht bestimmten Arten, Gattungen oder gar höheren Rangstufen zuordnen. Ähnlich wie z. B. bei einzelnen Pflanzenorganen wurden und werden sie dann unter eigenen Namen beschrieben, wie z. B. *Rochdalia parkeri* H. Woodward, 1913, die zunächst als Blattfußkrebsart (= Branchiopoda) gedeutet und erst durch ROLFE (1967) eindeutig als Fluginsektennymphen erkannt wurde. Spätere Nymphenstadien sind durch die typische „Nymphenbiegung“ im Vorder- und Hinterflügel gekennzeichnet.

3.1.1.1. *Homoioptera vorhallensis* (Familie Homoiopteridae)

Homoioptera vorhallensis (Abb. 2D-E) zählt – neben *Dunbaria fascipennis* Tillyard, 1924 (Spi-

lapteridae, s. u.) aus dem Unterperm (Leonardium) von Elmo/Kansas (U.S.A.) – zu den am besten bekannten Palaeodictyopteren-Arten überhaupt. Mittlerweile liegen fünf nahezu komplett erhaltene Exemplare vor, sowohl Weibchen mit langem Legestachel als auch Männchen mit den typischen Klammerorganen, die zusammen eine vollständige und abgesicherte Rekonstruktion dieser Art erlauben, wie sie von BRAUCKMANN (1991) vorgelegt wurde. Der Saugschnabel und die Kiefertaster von *H. vorhallensis* sind auffällig lang; desgleichen sind die Antennen lang und schlank. Die Vorderbrustflügelchen sind nicht sehr derb und zeigen deutlich ihre Äderung, die sich in der gleichen Weise wie die der Vorder- und Hinterflügel aufteilt; sie laden seitlich recht weit aus und sind außen leicht zugespitzt. Vorder- und Hinterflügel überlappen einander beträchtlich und weisen keinerlei Farbflecken auf. Unerwartet groß ist die Variabilität der Flügeläderung (vgl. BRAUCKMANN 1991). So unterscheiden sich z. B. an einem Exemplar die linken und die rechten Flügel so sehr, dass man sie – wären sie isoliert gefunden worden – nach den bisherigen Konzepten zumindest unterschiedlichen Gattungen zugeordnet hätte. Es ist anzunehmen, dass dies auch für viele andere Urnetzflügler gilt, so dass für diese Gruppe die Kriterien der Systematik neu überprüft werden müssen. Überraschend ist auch die extreme Länge der beiden Schwanzfäden: Einer davon ist an einem Exemplar über 20 cm erhalten, muss aber noch länger gewesen sein! Die Flügelspannweite betrug ebenfalls etwa 20 cm. Die übrigen Urnetzflügler von Vorhalle waren deutlich kleiner.

Die nunmehr durch *H. vorhallensis* sehr gut bekannte Morphologie der Homiopteridae ermöglichte es inzwischen auch, eine einigermaßen gesicherte Rekonstruktion der nahe verwandten, aber mit einer Flügelspannweite von etwa 45 cm noch wesentlich größeren Art *Scopasma mediomatricorum* Brauckmann & Becker, 1992 anzufertigen. Diese Art ist an sich nur durch ein großes Flügelbruchstück

aus Schichten des Westfalium C im Saarland bekannt (vgl. BRAUCKMANN & BECKER 1992). Die Homiopteridae sind vom Oberkarbon bis zum Unterperm überliefert und kommen in Eurasien und Nordamerika vor.

3.1.1.2. *Homaloneura Brongniart, 1885* (Familie Spilapteridae)

Von Hagen-Vorhalle liegen gleich zwei *Homaloneura*-Arten vor, die sich schon allein durch ihre Größe deutlich unterscheiden. *Homaloneura ligeia* ist mit über 6,5 cm Flügelspannweite wesentlich größer als *Homaloneura berenice*, die nur knapp 4 cm erreicht. Beide Arten haben – wie üblich bei den Spilapteriden – recht derbe, einander nur wenig oder kaum überlappende Vorder- und Hinterflügel mit auffälliger Fleckenverteilung. Bei *H. ligeia* sind die Flecken relativ größer und etwas regelmäßiger angeordnet als bei *H. berenice*. Die Kopfregion und die recht kleinflächigen Vorderbrustflügelchen sind nur von *H. berenice* bekannt. Der Saugschnabel ist wesentlich kürzer und breiter, als wir es von *Homioptera vorhallensis* kennen. *H. ligeia* ist bislang nur durch ein Weibchen bekannt, das einen relativ kurzen Legestachel am Hinterleibsende aufweist. Von *H. berenice* ist diese Körperregion bislang nicht erhalten.

Die Spilapteridae sind die bei weitem artenreichste Palaeodictyopteren-Familie. Sie sind vom höchsten Unterkarbon [durch *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider, 1996 (Abb. 2A-B)] bis ins Unterperm nachgewiesen und in Eurasien und Nordamerika verbreitet.

3.1.1.3. *Lithomantis varius* (Familie Lithomantidae)

Lithomantis varius (Abb. 2G) ist mit 13 Einzelstücken die häufigste Vorhaller Palaeodictyoptera-Art und ist daher auch sehr gut für Untersuchungen zur Variabilität geeignet. Die Art erreichte etwa 12 cm Flügelspannweite. Vorder- und Hinterflügel überlappen einander bei dieser Art nicht, weil sich der Vorderflügel zum

Körper hin deutlich verschmälert. Auffälligstes Merkmal sind die sich von vorn nach hinten über die Flügel hinwegziehenden, regelmäßig angeordneten Farbbänder, die sich zum Körper hin in kleinere Farbflecken auflösen. Der Kopf ist relativ klein und trägt einen kurzen, schmalen Saugschnabel; die Vorderbrustflügelchen sind recht kleinflächig. Der Hinterleib ist relativ breit und die Segmente sind seitlich in kurze Fortsätze ausgezogen. Auch bei dieser Art sind sehr lange Schwanzfäden nachgewiesen. Die Weibchen tragen am Hinterleib einen kurzen, leicht gebogenen und gekielten Legestachel ähnlich den *Homaloneura*-Arten. Männliche Hinterleibsanhänge sind bislang nicht mit Sicherheit bekannt.

Die Lithomantidae sind auf das Oberkarbon in Europa und Nordamerika beschränkt.

3.1.1.4. *Patteiskya volmensis* (Familie Graphiptilidae)

Von *Patteiskya volmensis* ist bislang nur ein im Zusammenhang befindliches Hinterflügelpaar mit relativ undeutlich abgesetzten Farbflecken bekannt. Von den übrigen Vorhaller Arten mit Farbflecken (*Homaloneura ligeia*, *H. berenice*, *Lithomantis varius* und *Archaemegaptilus schloesseri*) ist sie vor allem leicht unterscheidbar durch die recht großen, ovalen und sehr regelmäßig angeordneten äußeren Flecken, den mehr dreieckig gerundeten Flügelumriss, die abweichende Äderung und die kennzeichnende Flügellänge von etwa 5 cm. Die Graphiptilidae sind eine sehr artenarme Familie, die bislang nur aus dem Oberkarbon in Europa bekannt ist.

3.1.1.5. *Jugobreyeria sippelorum* (Familie Breyeriidae)

Jugobreyeria sippelorum ist nur durch ein zusammenhängendes linkes Flügelpaar belegt, von dem der Vorderflügel recht vollständig, der Hinterflügel hingegen nur im Bereich der Flügelspitze erhalten ist. Diese Art ist sehr leicht erkennbar durch den sehr schmal-dreieckigen Flü-

gelumriss, die für die Breyeriidae typische Äderung (vgl. BRAUCKMANN et al. 2003) und die an den Queradern auffällig jochartig zusammengezogenen Aderäste. Die maximale Flügellänge lässt sich auf etwa 7,5–7,8 cm schätzen. Farbflecken sind nicht vorhanden.

Die Breyeriidae sind aus dem Oberkarbon in Eurasien sowie Nord- und Südamerika bekannt.

3.1.1.6. *Dictyoneura kemperi* (Familie Dictyoneuridae)

Dictyoneura kemperi liegt vor als zusammenhängender Körper (ohne Kopf und Hinterleibsanhänge) mit den ansitzenden linken, im Umriss relativ plumpen Flügeln. Der Vorderflügel ist 4,3 cm, der Hinterflügel 3,9 cm lang. Farbflecken sind auf den Flügeln nicht vorhanden. Wie schon bei *Lithomantis varius* ist auch bei *D. kemperi* der Hinterleib relativ breit und weist an den Segmenten deutliche Seitenfortsätze auf.

Die Dictyoneuridae wurden bereits durch GOLDENBERG (1854) aus dem Saar-Karbon beschrieben und sind damit eine der am frühesten bekannt gewordenen Palaeodictyoptera-Familien. Wegen ihrer zunächst als „einfach“ gedeuteten Äderung galten sie lange Zeit als die altertümlichsten Fluginsekten überhaupt. Durch den Nachweis sehr viel ursprünglicherer Merkmale – beispielsweise bei den Homiopteridae – haben sie diese Bedeutung inzwischen verloren. Nach ihrer geringen Aderzahl dürfte es sich vielmehr um eine recht stark abgeleitete Formengruppe handeln, die einen moderneren Typ der Palaeodictyoptera verkörpert. Inzwischen sind die Dictyoneuridae durch zahlreiche weitere Funde aus dem europäischen Oberkarbon zu einer recht artenreichen Familie geworden.

3.1.1.7. *Archaemegaptilus schloesseri* (Familie Archaemegaptilidae)

Wie schon die drei zuvor dargestellten Arten ist auch der durch BRAUCKMANN et al. (2003)

beschriebene *Archaemegaptilus schloesseri* nur durch einen Einzelfund belegt. Es handelt sich um ein fast vollständiges Weibchen (ohne Kopf). Die Flügel sind relativ schlank, wobei die Vorderflügel eine Länge von 3,7 cm aufweisen. Die Farbflecken sind klein und unregelmäßig angeordnet. Das erhaltene linke Vorderbrustflügelchen ist gerundet und läßt seitlich nur wenig aus.

Von den Archaemegaptilidae ist insgesamt nur eine oberkarbonische Gattung – *Archaemegaptilus* – mit drei Arten bekannt, die aber sowohl in Europa als auch in Südamerika nachgewiesen ist.

3.1.2. Megaseoptera Brongniart, 1885

In ihrem gesamten Bau ähneln die Megaseoptera weitgehend den Palaeodictyoptera, in deren Schatten sie allerdings hinsichtlich ihrer Bekanntheit stehen. Bis in die jüngste Zeit werden sie nicht einheitlich behandelt. Zumeist werden sie inzwischen als selbstständige Ordnung angesehen. Manche Autoren jedoch ziehen es vor, sie als „Seitenzweig“ der Palaeodictyoptera aufzufassen, mit denen sie wesentliche Merkmale (z. B. den Besitz ähnlich gestalteter saugender Mundwerkzeuge und Geschlechtsorgane sowie Ähnlichkeit im Flügelbau) gemeinsam haben. Die Übereinstimmungen sind dadurch noch größer geworden, dass inzwischen diejenigen Formen mit zurücklegbaren Flügeln aus den Megaseoptera entfernt worden sind und nunmehr als selbstständige Ordnung Diaphanopteroidea betrachtet werden.

Dennoch zeigen die Megaseoptera auch einige auffällige Besonderheiten im Flügelbau, durch die sie sich deutlich von den Palaeodictyoptera abheben. Zu nennen sind hier unter anderem die anders gestaltete Flügelanheftung mit einer deutlich verschmälerten bis blattstielähnlich ausgebildeten Flügelbasis, die kurze, oft „blind“ endende vorderrandnahe Hauptader und die entfernten, aber regelmäßig angeordneten Queradern. Darüber hinaus fehlen ihnen – soweit bisher bekannt – die Vorder-

brustflügelchen. Auch sind sie nach bisheriger Kenntnis kleinwüchsiger als die Palaeodictyoptera. Bei weitgehender Übereinstimmung der Gesamtmorphologie mit den Palaeodictyoptera dürften die Megaseoptera auch eine ähnliche Lebensweise gehabt haben.

Die Megaseoptera reichen vom Oberkarbon bis ins Oberperm und sind aus Eurasien, Nordamerika, Südafrika und möglicherweise auch aus Tasmanien bekannt.

3.1.2.1. *Sylvothymen* Martynov, 1940 (Familie Bardohymenidae)

Aus Hagen-Vorhalle sind von den Megaseoptera bisher nur zwei in Flügelgestalt, -aderung und -färbung außerordentlich ähnliche Arten von *Sylvothymen* bekannt: *Sylvothymen peckae* (Abb. 3A) und *S. pintoi*. Beide sind jeweils nur in Form zusammenhängender Vorder- und Hinterflügel mit den typischen Megaseopteren-Merkmalen (siehe oben) belegt. Nach bisheriger Kenntnis lassen sich beide Arten nur durch die deutlich unterschiedliche Größe trennen, wobei *S. peckae* mit einer Flügellänge von nur rund 1,7 cm wesentlich kleiner war als *S. pintoi* mit etwa 3,0 cm Flügellänge. Auffällig sind bei beiden Arten die geringe Aderverzweigung, die ebenfalls sehr geringe Anzahl von Queradern und die dunkle Färbung in der Flügelspitze.

Die Bardohymenidae sind eine artenarme, vom Oberkarbon bis zum Unterperm reichende Familie, die bisher aus Eurasien und Nordamerika nachgewiesen ist. Nur *Sylvothymen peckae* und *S. pintoi* sind oberkarbonischen Alters, alle übrigen Bardohymenidae stammen aus dem Unterperm.

3.1.3. Diaphanopteroidea Handlirsch, 1919

Die mäßig großen bis kleinwüchsigen Diaphanopteroidea werden hier wie von KUKALOVÁ-PECK (1991) und KUKALOVÁ-PECK & BRAUCKMANN (1990) dargestellt behandelt. Danach sind sie durch den Besitz von kleinen, noch nicht völlig reduzierten Beinresten

an den Hinterleibssegmenten und die sehr urtümliche Flügelanheftung die ursprünglichste Fluginsektenordnung. In ihrer Gesamtgestalt ähneln sie stark den Megasecoptera (siehe oben), mit denen sie auch von vielen früheren Autoren vereinigt worden waren. Wie diese haben sie einen kleinen Kopf mit kurzem Saugschnabel und noch beinartig aussehenden Kiefertastern (= Maxillarpalpen) sowie sehr lange Schwanzfäden, und die Weibchen tragen einen deutlich entwickelten, gekielten und mit scharfen Sägekanten versehenen Legestachel. Vorderbrustflügelchen sind wie bei den ebenfalls nahestehenden Palaeodictyoptera vorhanden, aber nur sehr klein und gelegentlich sehr derb, was als abgeleitet gewertet werden kann. Weitere abgeleitete Merkmale der Diaphanopteroidea sind gegenüber den übrigen Palaeoptera unter anderem die vereinfachte Flügeladerung durch Verringerung der Anzahl der Seitenäste und Queradern sowie Abbau der Maschenaderung (bei Beibehaltung aller im Grundplan der Fluginsekten vorhandenen Hauptadern und der ursprünglichen Knickfaltung).

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal der Diaphanopteroidea gegenüber den Palaeodictyoptera und Megasecoptera ist ihre Fähigkeit, ihre Flügel nach hinten über dem Hinterleib flach zusammenlegen zu können. Dies geschieht allerdings über einen sehr einfachen Umlegmechanismus, bei dem das Artikulationsband zwischen der Flügelbasis und dem Brustring aus nicht miteinander verschmolzenen Platten besteht. Hierin unterscheiden sich die Diaphanopteroidea deutlich von den wesentlich weiter abgeleiteten Typen der Neoptera. Die Fähigkeit beider Gruppen, die Flügel zurückzulegen, lässt sich somit als konvergent ansehen (zur anderen Deutung der basalen Aufteilung der Fluginsekten durch RASNITSYN & QUICKE 2002 siehe oben bei der Diskussion der Palaeoptera).

Bei weitgehender Übereinstimmung des Grundbauplans mit den Palaeodictyoptera und den Megasecoptera dürften die Diaphanopteroidea auch eine ähnliche Lebenswei-

se gehabt haben (siehe oben). Allerdings erlaubt die Fähigkeit, die Flügel in der Ruhe flach über dem Hinterleib zusammenlegen zu können, auch in dichtere Vegetation einzudringen. Dass die Diaphanopteroidea sich weitgehend von Pflanzensäften und Sporen ernährt haben, belegt die erhaltene Darmfüllung einer Nymphe aus dem Oberkarbon (Westfalium D) von Mazon Creek, Illinois (USA) (vgl. KUKALOVÁ-PECK 1991: 157, Abb. 6.10G). Einige kleinwüchsige permische Arten erinnern in ihrer Gesamtgestalt allerdings oberflächlich (natürlich nicht in der Anzahl der Flügelpaare!) auch an manche heutige Mücken, weshalb auch eine Ernährung durch Blutsaugen nicht auszuschließen ist.

Die Diaphanopteroidea reichen vom Oberkarbon bis ins Perm und sind aus Eurasien, Nord- und Südamerika und Südafrika nachgewiesen.

3.1.3.1. *Namurodiapha sippelorum* (Familie Namurodiaphidae)

Namurodiapha sippelorum (Abb. 2H-I) ist durch ein recht vollständig erhaltenes Weibchen belegt, an dem die rund 3,7 cm langen Flügel nur schwach nach hinten zusammengelegt sind. Der Kopf ist im Verhältnis zu den übrigen Diaphanopteroidea sehr klein; er trägt lange, feine Antennen. Vorderbrustflügelchen sind nicht erhalten. Der Hinterleib ist in kräftig gekrümmter Lage eingebettet und zeigt deutlich den mäßig langen Legestachel sowie ein Paar langer, schlanker Schwanzfäden. Die Reste der Hinterleibsbeinchen sind nur schwach angedeutet. Das gesamte Tier hebt sich nur schwach vom umgebenden Gestein ab und ist ohne besondere Hilfsmittel kaum zu erkennen. Erst unter polarisiertem Licht lässt sich der Kontrast deutlich verstärken, so dass das Fossil nun gut sichtbar wird und untersucht werden kann.

Die Art repräsentiert eine selbständige Familie, die bislang ausschließlich von Hagen-Vorhalle bekannt ist. In RASNITSYN & QUICKE (2002) überführen *Namurodiapha sippelorum* zu den Megasecoptera: Eubleptina, was unseres Erachtens je-

doch im Widerspruch zur offensichtlichen Fähigkeit dieser Art steht, die Flügel über dem Rücken zusammenlegen zu können.

3.2. Odonoptera Martynov, 1932

Zu den Odonoptera gehören neben den modernen Libellen (= Odonata) auch andere, mehr oder weniger nahe verwandte Gruppen, wie zum Beispiel die riesigen Urlibellen aus dem Oberkarbon und Perm. Eine detaillierte, nach Methoden der Phylogenetischen Systematik erstellte Untergliederung der Odonoptera liefern unter anderem BECHLY et al. (2001: 220, Fig. 15; 225-226), auf deren Ergebnisse wir uns hier beziehen. In der zitierten Arbeit werden auch weitere neue Erkenntnisse zur Morphologie und zum Paarungsverhalten der ältesten bisher bekannten Libellen (aus dem tieferen Oberkarbon von Hagen-Vorhalle und aus Argentinien) vorgestellt. Hierzu gehört u. a. der Nachweis kleiner Vorderbrustflügelchen an den beiden Vorhaller Arten *Erasipteroides valentini* und *Namurotypus sippeli* (Abb. 3D), nachdem dieses Merkmal zuvor schon von WOOTTON et al. (1998) und WOOTTON & KUKALOVÁ-PECK (2000) an einem fast vollständig erhaltenen Exemplar der tief-oberkarbonischen Egeropteridae aus Argentinien erkannt worden war. Die Odonoptera sind sicher belegt seit dem tieferen Oberkarbon (Namurium).

Insgesamt lassen sich die jungpaläozoischen Urlibellen vor allem an den schlanken, einander nicht überlappenden Flügeln mit den auffällig und in typischer Weise sinuskurvenartig schwingenden hinteren Hauptadern erkennen.

Von Hagen-Vorhalle sind bislang drei unterschiedliche Urlibellenarten bekannt: *Zessinella siopie*, *Erasipteroides valentini* und *Namurotypus sippeli*.

3.2.1. *Erasipteroides valentini* (Familie „Erasipteridae“)

Erasipteroides valentini (Abb. 3B-C) ist mit einer Flügelänge von etwa 8 cm die mittelgro-

ße Art der drei Vorhaller Urlibellen; ihre Flügelspannweite beträgt entsprechend rund 16,5 cm. Zum Vergleich mag hier an die größte einheimische heutige Libelle, die Große Königlibelle (*Anax imperator*) erinnert werden, die eine Spannweite von etwa 11 cm erreicht. Am Vorderflügel sind die hinteren Adern nicht, am Hinterflügel mäßig stark in Aderzellen aufgelöst.

Von *Erasipteroides valentini* liegen bisher zwei Einzelfunde vor, die zusammen wichtige neue Erkenntnisse über den Bau der Urlibellen ermöglicht haben: Der Kopf zeigt große, aber vorn deutlich getrennte Komplexaugen ähnlich den modernen Libellen. Weiterhin sind kleine, schlank gerundete Vorderbrustflügelchen erkennbar. Diese sind kleinflächiger als bei der noch nicht artlich benannten, noch ursprünglicheren Egeropteridae-Art aus dem tieferen Oberkarbon von Argentinien, von der solche (sogar geaderten!) Vorderbrustflügelchen erstmals an Odonopteren nachgewiesen worden waren (siehe oben und BECHLY et al. 2001). Der Brustbereich und der Hinterleib sind relativ plump. Schließlich zeigt der Erstfund, ein Weibchen, einen überraschend langen, an manche heutigen Heuschrecken erinnernden säbelförmigen Legestachel am Hinterleibsende. Dieser ist deutlich länger als derjenige an dem genannten argentinischen Exemplar und wird daher als abgeleitet gewertet. Bei einer solchen Länge und Gestalt ist eher eine Eiablage im Boden als an Pflanzen wahrscheinlich.

Die artenarmen „Erasipteridae“, zu der diese Art auch gehört, sind auf das ältere Oberkarbon beschränkt und bisher nur aus Europa (Mähren, Deutschland, England) bekannt. Es handelt sich vermutlich um eine sogenannte paraphyletische Gruppe (daher die Anführungszeichen beim Familiennamen), aus der sehr wahrscheinlich mehrere moderne Libellenlinien hervorgegangen sind. Paraphyletische Gruppen stammen zwar von einem gemeinsamen Vorfahren ab, es sind aber nicht alle daraus hervorgegangenen Nachkommen mit einbezogen.

3.2.2. *Zessinella siope* (Familie „Erasipteridae“)

Die mit einer Flügellänge von nur knapp 4 cm kleinwüchsige *Zessinella siope* ist bisher nur durch einen einzigen Fund bekannt. Kennzeichnend sind neben der geringen Größe die am Vorderrand jeweils deutlich konkav eingebogenen Flügel, die recht grobmäschigen Aderzellen, der kräftige Brustbereich und der sehr schlanke Hinterleib. Die Flügellänge schwankt an diesem Exemplar beträchtlich zwischen 3,5 und 4,0 cm, da die einzelnen Flügel nach der Einbettung durch tektonische Einflüsse unterschiedlich stark verzerrt worden sind. Ähnliches ist grundsätzlich auch für andere Vorhaller Fossilien stets mit zu berücksichtigen. Am leichtesten erkennbar ist solche Verzerrung zum Beispiel bei Ammonoiten, wenn deren Aufrollungsspirale deformiert ist. Wenn Ammonoiten auf den Platten mit anderen Fossilien eingebettet sind, lässt sich der messbare Verzerrungsgrad natürlich auch leicht auf die anderen Fossilien übertragen.

3.2.3. *Namurotypus sippeli* (Familie Namurotypidae)

Mit einer Flügellänge von gut 15 cm beziehungsweise Spannweite von etwa 32 cm ist *Namurotypus sippeli* (Abb. 3D) die bei weitem größte Vorhaller Urlibellenart. Von ihr liegen drei mehr oder weniger vollständig erhaltene Exemplare vor, die zusammen wiederum erstmals eine gesicherte komplette Rekonstruktion dieser Art ermöglichen. Auch hier haben sich dabei – wie schon bei *Erasipteroides valentini* (siehe oben) – überraschende neue Erkenntnisse zum Bau jungpaläozoischer Urlibellen ergeben. Diese weichen in einigen Merkmalen ganz erheblich von der in Lehrbüchern weit verbreiteten früheren, hypothetischen Meganeuriden-Rekonstruktion ab, die auf wesentlich weniger vollständigen Funden aus dem Oberkarbon Frankreichs basiert.

Abweichend von den früheren Vorstellungen zeigt *Namurotypus sippeli*, dass die paläozoischen Riesen-Urlibellen unter anderem relativ kleine Mundwerkzeuge und vermutlich recht lange, feine Antennen hatten. Auch waren der Beinbau und die nur geringe Schrägstellung der Brustsegmente etwas anders und ursprünglicher, als man das bislang rückschließend von den heute lebenden Libellen vermutet hat. Die wesentlichste Änderung aber ergab sich in der Flügelstellung. Diese war in den älteren Darstellungen immer in der für Libellen völlig untypischen Weise überlappend wiedergegeben. Das war schon deshalb unwahrscheinlich, weil die heutigen Libellen ja ihre Vorder- und Hinterflügel frei gegeneinander bewegen können, was bei Überlappung verständlicherweise nicht möglich wäre. Die Vorhaller Funde zeigen nunmehr eindeutig, dass die Flügel einander nicht überlappen. Eine ähnliche Bewegungsweise wie bei den jetzigen Libellen ist auch für die ältesten Arten somit durchaus denkbar.

Bisher völlig unbekannt, nunmehr aber durch die Vorhaller Art belegt, sind die männlichen Hinterleibsanhänge. Diese sind sehr urtümlich und von den heutigen Libellen deutlich abweichend gestaltet, insbesondere im Bau der Geschlechtsorgane, aus der sich auch neue Überlegungen zu deren Evolution und Funktion ergeben. Sekundäre Fortpflanzungsorgane, wie sie bei allen heutigen Libellen entwickelt sind, fehlen nämlich offensichtlich noch. Dafür sind die Schwanzfäden noch sehr lang, deutlich segmentiert und weniger kräftig als bei heutigen Libellen, aber schon s-förmig gebogen. Außerdem besaßen die Männchen von *Namurotypus sippeli* einen paarigen Penis mit einem Paar seitlicher Anhänge und einem weiteren Paar blattartiger, aber noch segmentierter Genitalbeine.

Das Fehlen von sekundären Fortpflanzungsorganen bei *Namurotypus sippeli* lässt darauf schließen, dass die Paarung der ältesten fossilen Urlibellen nicht durch eine direkte Kopulation ablief, sondern durch das Absetzen freier Samenpakete auf einem Untergrund. Auf

ähnliche Weise geschieht dies heute noch bei den viel ursprünglicheren primär flügellosen Insekten. Die Männchen könnten dabei ihre s-förmigen Schwanzfäden hinter dem Kopf des Weibchens angesetzt haben, um das Weibchen über das Spermapaket zu dirigieren, ähnlich dem Paarungsverhalten mancher heutiger Spinnentiere.

Bei der Erstbeschreibung durch BRAUCKMANN & ZESSIN (1989) wurde *Namurotypus sippeli* noch der Familie Meganeuridae zugeordnet. Eine detaillierte Revision des gesamten Formenkreises durch BECHLY (1996) zeigt jedoch, dass diese Art eine selbständige Familie neben den Meganeuridae innerhalb der Meganisoptera repräsentiert.

Die auf das Jungpaläozoikum beschränkten Meganisoptera stellen – vor allem mit den Meganeuridae – die größten Insekten, die es nach heutiger Kenntnis je auf der Erde gegeben hat. Wie aus den Längen-/Breitenverhältnissen an den Flügeln auch bei Bruchstücken errechnet werden kann (vgl. BRAUCKMANN & ZESSIN 1989), erreichte die allergrößte Art, *Meganeuroopsis permiana* Carpenter, 1939 aus dem Perm der USA, eine Spannweite von rund 73 cm. Eine zweite Art, ebenfalls aus dem nordamerikanischen Perm, sowie die berühmte und oft fälschlich als größte Insektenart überhaupt zitierte *Meganeura monyi* (Brongniart, 1884) aus dem höchsten Oberkarbon von Commeny in Zentralfrankreich waren nur wenig kleiner. Daneben nimmt sich *Namurotypus sippeli* mit einer Flügelspannweite von „nur“ 32 cm sogar noch bescheiden aus. Immerhin aber ist dies die größte bisher bekannte Insektenart aus dem Namurium.

3.3. Neoptera Martynov, 1923

Unter den Neoptera werden diejenigen Insekten zusammengefasst, die ihre Flügel über dem Rücken auf eine bestimmte, hier als abgeleitet gewertete Weise zusammenlegen können. Bei ihnen sind die Einzelplatten des Artikulationsbandes zwischen Flügelbasis und Brustring zu Gruppen verschmolzen.

Zu ihnen gehören alle modernen Ordnungen der Fluginsekten. Zu den unterschiedlichen Auffassungen über die basale Aufteilung der Fluginsekten siehe die Anmerkungen unter dem Kapitel „Palaeoptera“.

Viele jungpaläozoische Neoptera wurden bisher oft in einer als „Protorthoptera“ („Urgeradflügler“) bezeichneten Ordnung vereint, die aber von den Paläoentomologen sehr unterschiedlich gewertet werden. CARPENTER (1992) schildert die wechselvolle Forschungsgeschichte, erkennt die Protorthoptera aber noch als sehr weit gefasste eigenständige Ordnung an. Demgegenüber halten viele unter den jüngeren Autoren – so zum Beispiel KUKALOVÁ-PECK (1991) und RASNITSYN & QUICKE (2002) – mit zum Teil sehr unterschiedlichen Argumenten die „Protorthoptera“ für eine Gruppe von uneinheitlicher (polyphyletischer) Herkunft, die daher keinen systematischen Status haben kann. Sie ziehen diesen Begriff vollständig ein und verteilen die betroffenen Formen auf andere Ordnungen. KUKALOVÁ-PECK & BRAUCKMANN (1992) ordnen viele Angehörige dieser „Protorthoptera“ einer Vorläufergruppe der heutigen Schnabelkerfe (= Hemipteroidea-Stammgruppe) zu. Andere Autoren (vgl. BÉTHOUX & NEL 2002 u. 2005; BÉTHOUX & BRIGGS 2008) sehen in einigen davon eher wohl zu Recht Angehörige der Heuschreckenverwandtschaft (= Archaeorthoptera). Da die fraglichen Formen aber sehr ursprünglich sind und nahe der Basis aller Neopteren stehen, ist es durchaus verständlich, wenn hier noch Merkmale vorliegen, die Tendenzen in unterschiedliche Entwicklungsrichtungen erkennen lassen.

Die vier Vorhaller Neopterenarten zeigen zum Teil noch sehr urtümliche Merkmale wie etwa Vorderbrustflügelchen [*Kochopteron hoffmannorum* (Abb. 4A), siehe ILGER & BRAUCKMANN 2008], beinähnliche Kiefertaster oder eine sehr altertümliche Flügeladerung. Zudem sind sie gekennzeichnet durch besondere Spezialisierungen am Kopf (mit einem hochgewölbten hinteren Anteil des Stirnschildes zur Unterbringung der Saugpumpe), die in un-

terschiedlicher Weise differenzierten, bohrenden oder saugenden Mundwerkzeuge und eine besondere Ausbildung des hinteren basalen Flügelfeldes (= Analfeld).

Alle vier Vorhaller Neopterenarten sind durch recht vollständig erhaltene Funde belegt, einige davon sogar durch zahlreiche Exemplare. Auffällig ist dabei, dass von keiner dieser Arten Reste des Hinterleibs erhalten sind. Dies gilt auch für die meisten Funde verwandter Arten von anderen Fundstellen. Sehr wahrscheinlich war der Hinterleib bei diesen Tieren relativ wenig derb und dadurch schlecht fossilisierbar. Erst im Rahmen einer modernen Gesamtuntersuchung der Vorhaller Neoptera ist ein einziger Fund mit zarten Resten des Abdomens mit einem Legestachel entdeckt worden, der zurzeit ausführlich bearbeitet wird. Über die Länge der Schwanzfäden ist bisher nichts bekannt; sie dürften eher recht kurz gewesen sein.

Kennzeichnend ist außerdem für alle Vorhaller Neopteren die flache, umgekehrt v-förmige Ruhehaltung der Flügel, wobei die Vorderflügel die hinteren fast deckungsgleich überlagern. Dies erschwert zum Teil erheblich die für eine exakte wissenschaftliche Bearbeitung wichtige Aderanalyse der Hinterflügel. Die Tiere konnten ihre Flügel somit offensichtlich noch nicht vollständig über dem Hinterleib zusammenlegen.

3.3.1. *Kemperala hagenensis* (Familie Paoliidae)

Von *Kemperala hagenensis* liegen inzwischen zahlreiche recht vollständige Funde vor, die ein recht gutes Bild von dieser Art vermitteln. Mit einer Flügellänge von gut 6 cm ist sie die größte Vorhaller Neopterenart. Die Hinterflügel sind nur wenig breiter als die vorderen. Beide sind im Umriss schlank oval, da der Vorderrand jeweils konvex gebogen ist, und zeigen eine sehr ähnliche Äderung. Wie bei den Paoliidae oft, mündet die vordere, randnahe Hauptader nicht in den Vorderrand, sondern in die nächst dahinter gelegene ein.

Die Zwischenaderung besteht aus einem feinen Maschenwerk, das sich auch bis an den Flügelvorderrand erstreckt. Der Kopf ist sehr klein und trägt sehr lange, feine, vielgliedrige Antennen. Die Beine sind ebenfalls sehr lang und schlank.

Die Paoliidae sind nach bisheriger Kenntnis auf das tiefere Oberkarbon beschränkt und eignen sich damit auch – im Gegensatz zu vielen anderen jungpaläozoischen Insektengruppen außer den Schaben (= Blattaria; vgl. u. a. SCHNEIDER 1983; SCHNEIDER & WERNBURG 1993; SCHNEIDER et al. 2005) – für stratigraphische Altersdatierungen.

3.3.2. *Holasicia rasnitsyni* (Familie Paoliidae)

Die ebenfalls in zahlreichen Exemplaren belegte *Holasicia rasnitsyni* ähnelt im Flügelumriss und in der Äderung – einschließlich der Einmündung der vorderen, randnahen Hauptader in die dahinter liegende und der feinen Maschenaderung – sehr der eben dargestellten *Kemperala hagenensis*, mit der sie ja auch derselben Familie angehört. *Holasicia rasnitsyni* ist jedoch mit einer Flügellänge von durchschnittlich nur 3,6 cm deutlich kleiner; außerdem sind die Flügel etwas weniger oval. Kopf, Brustbereich und Hinterleib sind nicht erhalten. Die Beine sind sehr lang.

3.3.3. *Kochopteron hoffmannorum* (Familie: incertae sedis)

Bei oberflächlicher Betrachtung und ungünstiger Erhaltung ist *Kochopteron hoffmannorum* (Abb. 4A) nur schwer von *Holasicia rasnitsyni* (siehe oben) zu unterscheiden, die bei nur unwesentlich größerer Flügellänge (etwa 4,1 cm) einen sehr ähnlichen Flügelumriss und eine weitgehend ähnliche Äderung hat. Wichtigste Merkmale von *Kochopteron hoffmannorum* sind die in den Flügelvorderrand einmündende, erste randnahe Hauptader, die etwas weniger feinmaschige Zwischenaderung und die kammförmig abzweigenden, nicht zu ei-

nem Maschenwerk verdichteten Queradern nahe dem Vorderrand.

Von *Kochopteron hoffmannorum* ist inzwischen ein Fund mit erhaltenen, kleinen Prothoracalflügelchen beschrieben (ILGER & BRAUCKMANN 2008). Ein weiterer, noch nicht publizierter Fund dieser Art zeigt Andeutungen eines zarten Abdomens mit einem Legestachel.

3.3.4. *Heterologopsis ruhrensis* (Familie: *incertae sedis*)

Von *Heterologopsis ruhrensis* (Abb. 4B-C) ist bisher zwar nur ein Exemplar bekannt, das aber ausgezeichnet erhalten ist und nicht nur Details der Flügel, sondern auch vom Kopf und von den Beinen erkennen lässt. Es ist die kleinste bislang bekannte Neopterenart von Hagen-Vorhalle; ihre Flügellänge schwankt am selben Individuum zwischen 2,4 und 2,6 cm. Weitere Unterschiede zu den übrigen Vorhaller Neopteren sind die wesentlich schlankeren Vorder- und Hinterflügel mit jeweils leicht konkav eingebogenen Vorderrand, die kräftigeren Hauptadern, die weitgehend aus einfachen Queradern bestehende Zwischenäderung (kein feines Maschenwerk). Im Gegensatz zu *Kochopteron hoffmannorum*, aber in Übereinstimmung mit den Vorhaller Paoliiden mündet die vordere randnahe Hauptader nicht in den Vorderrand, sondern in die nächsthintere Hauptader ein. Der Kopf ist relativ groß und breit und trägt sowohl einen kurzen und breiten Saugschnabel als auch ein Paar kurzer, schwacher Kiefertaster (= Maxillarpalpen). Der erhaltene Antennenrest lässt auf relativ lange, vielgliedrige Antennen schließen. Vorderbrustflügelchen waren sehr wahrscheinlich vorhanden, worauf Bruchränder von regelmäßigem Umriss am Vorderbruststrang hindeuten. Die Beine sind sehr lang und kräftig.

Da *Heterologopsis ruhrensis* von mehreren Autoren (besonders RASNITSYN, mündl. Mitteilung) eine Schlüsselstellung in der Beurtei-

lung der Entwicklungsgeschichte der basalen Neopteren beigemessen wird, ist dies eine der bisher am häufigsten in der Literatur erwähnten fossilen Insektenarten von Hagen-Vorhalle.

4. Parasiten

Einige der Vorhaller Neoptera tragen an ihrem Körper, insbesondere an den Verbindungsmembranen, kleine kugelige Anhängsel, die von BRAUCKMANN et al. (2007) als parasitäre Milben (Acari) oder deren Larvalstadien gedeutet wurden. Befallen waren mehrere Arten, und zwar *Kemperala hagenensis*, *Kochopteron hoffmannorum* und *Holascia rasnitsyni*.

5. Muschel-Anhaftungen

Neben den Parasiten kommt noch eine weitere, bemerkenswerte Organismengruppe in Zusammenhang mit den Vorhaller Neoptera vor: Auf den Oberseiten der Flügel (und nur dort!) kommen 0,5 bis maximal 2 mm große Embryonalgehäuse von Muscheln (= Prodissoconche) vor. Sie sind wahrscheinlich der Art *Naiadites vorhallensis* Huwe, 2006 zuzuordnen und haben in Zusammen mit anderen Besonderheiten der Fossilhaltung zu einem erweiterten Modell der Lagerstättenentstehung geführt (ILGER & BRAUCKMANN 2009).

Danach drifteten die bereits toten Insekten innerhalb der Wassersäule entlang einer Dichtesprungschicht (= Pyknokline), während sie von frei schwimmenden Muschellarven besiedelt wurden.

6. Ausblick und aktuelle Forschungsansätze

6.1. Überblick

Zurzeit sind die basalen Neoptera von Hagen-Vorhalle Gegenstand intensiver Forschungsarbeiten auf den Sektoren der Systeme-

matik, Nomenklatur und Taphonomie. Dabei wird im Rahmen eines DFG-Projektes das gesamte Neoptera-Material der Lagerstätte (>200 Individuen, die meist als Platte und Gegenplatte vorliegen) neu gesichtet und ausgewertet. Die große Anzahl der Einzelstücke in Verbindung mit der hervorragenden Erhaltung wird es erstmals ermöglichen, auch variationsstatistische Untersuchungen anzustellen.

Ein wichtiger Aspekt bei der Rekonstruktion des Insektenstammbaumes ist die Aufschlüsselung der basalen Polytomien. Das heißt also der Verzweigungsstellen innerhalb des Baums, an dem mehrere Taxa scheinbar gleichberechtigt nebeneinander stehen. Neben der Basis der Hexapoda insgesamt sind dies vor allem die Aufspaltungen der basalen Neoptera und die Beziehung dieser zu den Ephemeroptera (= Eintagsfliegen) und Odonata (= Libellen). Letztere wurden häufig als „Palaeoptera“ zusammen gefasst, sind jedoch wahrscheinlich polyphyletisch, d. h. ohne gemeinsame Stammform.

Die Vorhaller Neoptera stehen dicht an der Basis der Gruppe und werden somit helfen, die Schwestergruppenverhältnisse neu zu bewerten. Entscheidendes Kriterium ist dabei auch die Lesrichtung (= Polarität) der Merkmale, welche oft schwierig zu deuten ist. Es ist zu entscheiden, ob ein homologes Merkmal als alt und ursprünglich (= plesiomorph) oder neu und abgeleitet (= apomorph) zu gelten hat, was an der Basis der Radiation neuer Großgruppen meist nicht einfach zu entscheiden ist.

Bei fossilem Material kommt erschwerend hinzu, dass die Individuen oft nur unvollständig erhalten sind.

Einen guten Überblick über die unterschiedlichen Ansätze und Probleme der Hexapoda-Systematik bietet KLASS (2007). Er stellt dabei auch unterschiedliche Stammbäume synoptisch zusammen. Sie basieren auf morphologischen Diskussionen, kladistischen Analysen oder sind molekulargenetisch begründet. Die einzelnen Ansätze ergänzen einan-

der zum Teil, stehen sich andererseits aber auch oft diametral gegenüber.

Der Schwerpunkt der momentanen Arbeiten liegt auf der Aufschlüsselung der Verwandtschaftsverhältnisse der Ephemeroptera, Odonata und Neoptera. Drei unterschiedliche Ansätze sind denkbar. Diese sollen im nächsten Abschnitt nur kurz angerissen werden. Zum weiterführenden Studium sei nochmals die Übersicht in KLASS (2007) empfohlen, in der sich auch die weiterführende Literatur findet, die hier nicht im Einzelnen aufgeführt werden soll.

6.2. Konkurrierende theoretische Ansätze

6.2.1. Metapterygota-Hypothese = Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera)

Hiernach stehen die Eintagsfliegen den als Metapterygota zusammen gefassten Libellen und Neoptera als Schwestergruppe gegenüber.

Der Ansatz beruht vor allem auf anatomischen Merkmalen wie dem Bau der Mundwerkzeuge und der beteiligten Muskelgruppen, aber auch auf der Ausprägung der Entwicklung von der Nymphe zur Imago (nur die Eintagsfliegen durchlaufen ein Subimago stadium). Daneben werden auch Argumente aus dem Verlauf der Tracheenstämme, Nervenbahnen und dem Bau der Genitalapparate und des Herzens angeführt.

6.1.2. Palaeoptera-Hypothese = (Ephemeroptera + Odonata) + Neoptera

Nach diesem Ansatz stehen die Palaeoptera als Monophylum den Neoptera gegenüber. Die Argumentation führt vor allem die Ausprägung der Flügeladerung und Artikulation der Flügel am Thorax ins Feld. Ein ursprünglich paariger Penis der Männchen wird als gemeinsam abgeleitetes Merkmal (= Synapomorphie) interpretiert, das die Ephemeroptera und Odonata von den Neoptera trennt. Für den Ansatz sprechen auch Besonderhei-

ten der Antennen und Mundwerkzeugsanhänge.

6.1.3. Chiasmomyaria-Hypothese = Odonata + (Ephemeroptera + Neoptera)

Diese Hypothese wird heute kaum noch vertreten und nimmt ein Schwestergruppenverhältnis der Neoptera mit den Eintagsfliegen an, welche als Chiasmomyaria zusammengefasst werden.

Die dafür sprechenden Merkmale finden sich vor allem im Bau und dem Verlauf der Muskeln des Flugapparats. Dieser ist bei den Libellen sehr speziell ausgebildet. Allerdings sind diese als „Hochleistungsflieger“ stark spezialisiert und abgeleitet. Das Problem ist hier vor allem die Lesrichtung der Merkmale.

Danksagung

Danken möchten wir für vielseitige Hilfestellung ganz besonders folgenden Personen: JARMILA KUKALOVÁ-PECK (Ottawa/Kanada), ALEXANDR P. RASNITSYN (Moskau), ALFRED HENDRICKS und LOTHAR SCHÖLLMANN (LWL-Museum für Naturkunde, Westfälisches Landesmuseum mit Planetarium, Münster) sowie allen Sammlern, die die Stücke verfügbar gemacht haben.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) danken wir für die finanzielle Unterstützung (BR 1253/4-1).

Literatur

BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura*, Special Volume 2: 1-402.

BECHLY, G., BRAUCKMANN, C., ZESSIN, W., & GRÖNING, E. (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). *Journal*

of Zoological Systematics and Evolutionary Research 39: 209-226.

- BÉTHOUX, O., & BRIGGS, D.E.G. (2008): How *Gerarus* lost its head: stem-group Orthoptera and Paraneoptera revisited. *Systematic Entomology* 33: 529-547.
- BÉTHOUX, O., & NEL, A. (2002): Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. *Zootaxa* 96: 1-88.
- BÉTHOUX, O., & NEL, A. (2005): Some Palaeozoic 'Protorthoptera' are 'ancestral' orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the 'Protorthoptera': corrigendum. *Journal of Systematic Palaeontology* 3 (2): 223.
- BRAUCKMANN, C. (1991): Morphologie und Variabilität von *Homoioptera vorhallensis* (Insecta: Palaeodictyoptera; Oberkarbon). *Geologica et Palaeontologica* 25: 193-213.
- BRAUCKMANN, C., & BECKER, R. (1992): Ein neues Riesen-Insekt aus dem Oberkarbon des Saarlandes (Palaeodictyoptera: Homoiopteroidea). *Geologica et Palaeontologica* 26: 135-141.
- BRAUCKMANN, C., BRAUCKMANN, B., & GRÖNING, E. (1996): The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta. Carboniferous, Namurian). *Annales de la Société géologique de Belgique, Hommage à Maurice Streeel* 117: 47-56.
- BRAUCKMANN, C., HERD, K. J. & LEIPNER, A. (2009): Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Oberkarbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). *Nachtrag 1: Palaeodictyopteroidea*. *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 35: 1-25.
- BRAUCKMANN, C., & SCHNEIDER, J. (1996): Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1996: 17-30.
- BRAUCKMANN, C., & SCHÖLLMANN, L. (2005): Insecta (Insekten). S. 88-125 in: HENDRICKS, A. (Hrsg.): *Als Hagen am Äquator lag*. Die Fossilien der Ziegeleigrube Hagen-Vorhalle. *Landchaftsverband Westfalen-Lippe*; Münster.
- BRAUCKMANN, C., SCHÖLLMANN, L., & GRÖNING, E. (2007): Haemolymph-sucking on Carboniferous insects: presumed parasitic mites

- (Acarina) on Vorhalle Neoptera. Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) 43: 57-63.
- BRAUCKMANN, C., SCHÖLLMANN, L., & SIPPEL, W. (2003): Die fossilen Insekten, Spinnentiere und Eurypteriden von Hagen-Vorhalle. *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 59: 1-89.
- BRAUCKMANN, C., & ZESSIN, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera. *Deutsche Entomologische Zeitschrift, Neue Folge* 36: 177-215.
- CARPENTER, F.M. (1992): Superclass Hexapoda. Part R, Arthropoda 4 (3-4) in: KAESLER, R.L. (Hrsg.): *Treatise on invertebrate paleontology*. The Geological Society of America, Inc., and The University of Kansas Press; Boulder/Colorado [2 Teilbände].
- ENGEL, M.S., & GRIMALDI, D.A. (2004): New light shed on the oldest insect. *Nature* 427: 627-630.
- GOLDENBERG, F. (1854): Die fossilen Insekten der Kohlenformation von Saarbrücken. *Palaeontographica* 4: 17-38.
- GOLDENBERG, F. (1877): Die fossilen Thiere aus der Steinkohlenformation von Saarbrücken. *Fauna Saraepontana fossilis* 2: I-IV u. 1-54.
- GRIMALDI, D., & ENGEL, M.S. (2005): *Evolution of the insects*. Cambridge University Press; Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo.
- HAAS, F. (2005): *Devonohexapodus bocksbergensis* is a stem group hexapod – a reply to R. Willmann. *Organisms, Diversity & Evolution* 5: 315-316.
- HAAS, F., WALOSZEK, D., & HARTENBERGER, R. (2002): *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. *Organisms Diversity & Evolution* 3: 39-54.
- HIRST, S., & MAULIK, S. (1926): On some arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geological Magazine* 63: 69-71.
- ILGER, J.-M., & BRAUCKMANN, C. (2008): Evidence for prothoracic winglets in *Kochopterion hoffmannorum* from Hagen-Vorhalle ("basal Neoptera"; early Late Carboniferous; Germany). *Entomologia Generalis* 31: 279-285.
- ILGER, J.-M. & BRAUCKMANN, C. (2009): Ein neues taphonomisches Modell zur Insekten-Lagerstätte Hagen-Vorhalle. *Terra Nostra* 3: 55-56.
- KLASS, K.-D. (2007): Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen. *Denisia* 20: 413-450.
- KÜHL, G., & RUST, J. (2009): *Devonohexapodus bocksbergensis* is a synonym of *Wingertshelllicus backesi* (Euarthropoda) – no evidence for marine hexapods living in the Devonian Hunsrück Sea. *Organisms Diversity & Evolution* 9: 215-231.
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. S. 141-179 in: CSIRO & NAUMANN, I.D. (Hrsg.): *The insects of Australia. A textbook for students and research workers*. 2. Auflage. Melbourne University Press; Melbourne.
- KUKALOVÁ-PECK, J., & BRAUCKMANN, C. (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1104-1111.
- KUKALOVÁ-PECK, J., & BRAUCKMANN, C. (1992): Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 70: 2452-2473.
- LABANDEIRA, C.C., BEALL, B.S., & HUEBER, F.M. (1988): Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec. *Science*, 242: 913-916.
- PROKOP, J., NEL, A., & HOCH, I. (2005): Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeorthoptera). *Geobios* 38: 383-387.
- PROKOP, J., & REN, D. (2007): New significant fossil insects from the Upper Carboniferous of Ningxia in northern China (Palaeodictyoptera, Archaeorthoptera). *European Journal of Entomology* 104: 267-275.
- RASNITSYN, A.P., & QUICKE, D.L.J. (Hrsg., 2002): *History of insects*. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht, Boston, London.
- ROLFE, W.D.I. (1967): *Rochdalia*, a Carboniferous insect nymph. *Palaeontology* 10: 307-313.
- SCHNEIDER, J. (1983): Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums. Teil 1: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie. *Freiberger Forschungshefte C* 382: 106-145.
- SCHNEIDER, J.W., GORETZKI, J., & RÖSSLER, R. (2005): Biostratigraphisch relevante nicht-marine Tiergruppen im Karbon der variscischen

- Vorsenke und der Innensenken. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 254: 103-118.
- SCHNEIDER, J., & WERNEBURG, R. (1993): Neue Spiloblattinidae (Insecta, Blattodea) aus dem Oberkarbon und Unterperm von Mitteleuropa sowie die Biostratigraphie des Rotliegend. Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Schleusingen 7/8: 31-52.
- SHEAR, W.A., BONAMO, P.M., GRIERSON, J.D., ROLFE, W.D.I., SMITH, E.L., & NORTON, R.A. (1984): Early land animals in North America: Evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York. *Science*, 224: 492-494.
- WILLMANN, R. (2005): Reinterpretation of an alleged marine hexapod stem-group representative. *Organisms Diversity & Evolution* 5: 199-202.
- WOOTTON, R. J., & KUKALOVÁ-PECK, J. (2000): Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews* 75: 129-167.
- WOOTTON, R.J., KUKALOVÁ-PECK, J., NEWMAN, D.J.S., & MUZÓN, J. (1998): Smart engineering in the Mid-Carboniferous: How well could Palaeozoic dragonflies fly? *Science* 282: 749-761.
- ZESSIN, W. (1983): Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Familie Meganeuridae (Odonata) unter Einbeziehung eines Neufundes aus dem Stefan C der Halleschen Mulde (DDR). *Freiberger Forschungshefte C* 384: 58-76.

Prof. Dr. Carsten Brauckmann
 Dr. Elke Gröning
 Dipl.-Geol. Jan-Michael Ilger
 Institut für Geologie und Paläontologie
 TU Clausthal
 Leibnizstraße 10
 D-38678 Clausthal-Zellerfeld
 carsten.brauckmann@tu-clausthal.de
 elke.groening@tu-clausthal.de
 ilger@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Brauckmann Carsten, Gröning Elke, Ilger Jan-Michael

Artikel/Article: [Von den ältesten Insekten. On the Most Ancient Insects 17-40](#)