

Variabilität und Formenkonstanz – Schlüssel für die Beurteilung fossiler Insekten*

WOLFGANG ZESSIN

Zusammenfassung

Vom Ansatz her gehen Geologen und Zoologen unterschiedlich an die Beschreibung von fossilen Insekten heran. Die Artdefinitionen für rezente und fossile Arten sind (zwangsläufig) unterschiedlich. Variabilitätsuntersuchungen an fossilem Insektenmaterial sind (und konnten) bisher nur an wenigen Taxa gemacht worden. Merkmalsarmut im Flügelgeäder führt in der Regel zu höherer Formenkonstanz, umgekehrt führt Merkmalsreichtum zu höherer Variabilität. Dort, wo eine genügend große Anzahl von fossilen Exemplaren fehlt, sollte man rezentes Vergleichsmaterial in Hinblick auf Formenkonstanz und Variabilität heranziehen. Vorder- (Mesothorakal-) und Hinterflügel (Metathorakalflügel), linke und rechte Flügel lassen sich in der Regel bei ausreichendem Material identifizieren. An Beispielen mesozoischer Elcanidae (Orthoptera), paläozoischer Phyloblattidae (Blattodea), mesozoischer Hymenoptera und Protomyrmeleontidae (Odonata) werden einige Ergebnisse vergleichender Untersuchungen dargelegt. Es wird für den bei ANSORGE (1996) aus dem Lias von Grimmen, Vorpommern, Deutschland publizierten Fund von *Obotritagrion tenuiformum* Zessin, 1991 eine neue Gattung und Art errichtet: *Grimmenagrion ansorgei* nov. gen. et sp. und es werden zwei neue Unterfamilien der Odonata: Protomyrmeleontidae aufgestellt: Obotritagrioninae nov. subfam. und Zirzipanagrioninae nov. subfam.

Einleitung

Fossile Insekten gehören innerhalb der Invertebraten eher zu den seltenen Funden, müssen doch spezielle Erhaltungsbedingungen für die Fossilisation da sein. Meist sind zudem nur die robusteren Flügel überliefert. Wegen der Seltenheit sind viele Morphospezies nur in wenigen Exemplaren, oft nur in einem überliefert. Untersuchungen zur Variabilität und Formenkonstanz an fossilem Material liegen nur für wenige Gruppen statistisch abgesichert vor (Blattodea: SCHNEIDER, 1978; Orthoptera:

Elcanidae: ZESSIN, 1983). Solche Studien an rezenten Flügeln fehlen für den Großteil der Insektenordnungen ebenfalls. So ist es bei der Beurteilung fossilen Insekten-Materials schwierig, wenn nicht unmöglich, zu entscheiden, ob ein neuer Flügelfund zu einer bereits beschriebenen Art gezählt werden kann, oder ob er eine neue Art repräsentiert. Dabei gibt es zwei Vorgehensweisen, die sich diametral entgegenstehen. So stellt die eine Schule nahezu jeden Flügel, wenn er Abweichungen vom bekannten Material zeigt, in eine neue Art, die andere Schule fasst so viel wie möglich zusammen und scheut sich auch dann nicht, wenn Tausende von Kilometern und Millionen von Jahren zwischen den Funden liegen, die Funde unter einer Art zu vereinen. Diesem beiderseits unbefriedigenden Zustand kann man etwas entschärfen, wenn man am rezenten Material sich das Maß für Variabilität und Formenkonstanz versucht zu erarbeiten.

Terminologie der Flügelfelder und -adern

Bezüglich der Flügelfelderterminologie wird sich hier auf die bei ZESSIN (1987) aufgezeigte bezogen. Die Bezeichnung der Längsadern fußt auf der Terminologie von REDTENBACHER (1886) wurde jedoch nach KUKALOVA-PECK (1984) und von BECHLY (1996) für Odonata modifiziert (Abb. 1).

Nachfolgende Termini werden bei den Zeichnungen verwendet: C⁺ = Costa; ScP⁻ = Subcosta posterior; RA⁺ = Radium anterior; RP⁻ = Radius posterior; MA⁺ = Media anterior; MP⁻ = Media posterior; CuA⁺ = Cubitus anterior; CuP⁻ = Cubitus posterior; AA⁺ = Analis anterior; AP⁻ = Analis posterior.

Für die Felder zwischen den Längsadern im Flügel wird die Flügelfelderterminologie nach ZESSIN (1987) verwendet, z.B. zwischen ScP und R bzw. RA das Praeradialfeld (PrR-Feld), zwischen RA und RP das Interradialfeld (IR-Feld), zwischen RP1 und RP2 das Postradialfeld 1 (PR1-Feld), zwischen PR2 und PR3-4 das Postradialfeld 2 (PR2-Feld), zwischen den MA-Ästen das Antemedialfeld (AM-Feld) u.s.w.

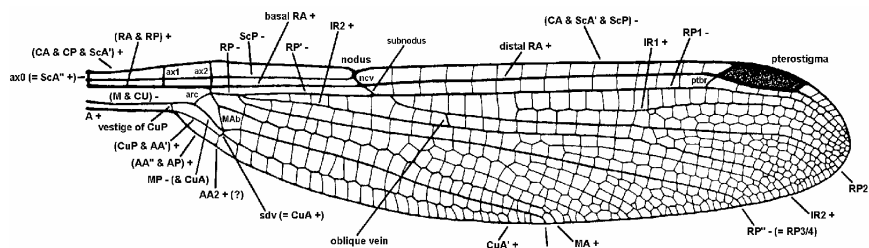


Abb. 1: Geäderterminologie *Archilestes grandis* (Zygoptera: Lestidae) Nach Bechly (1996)

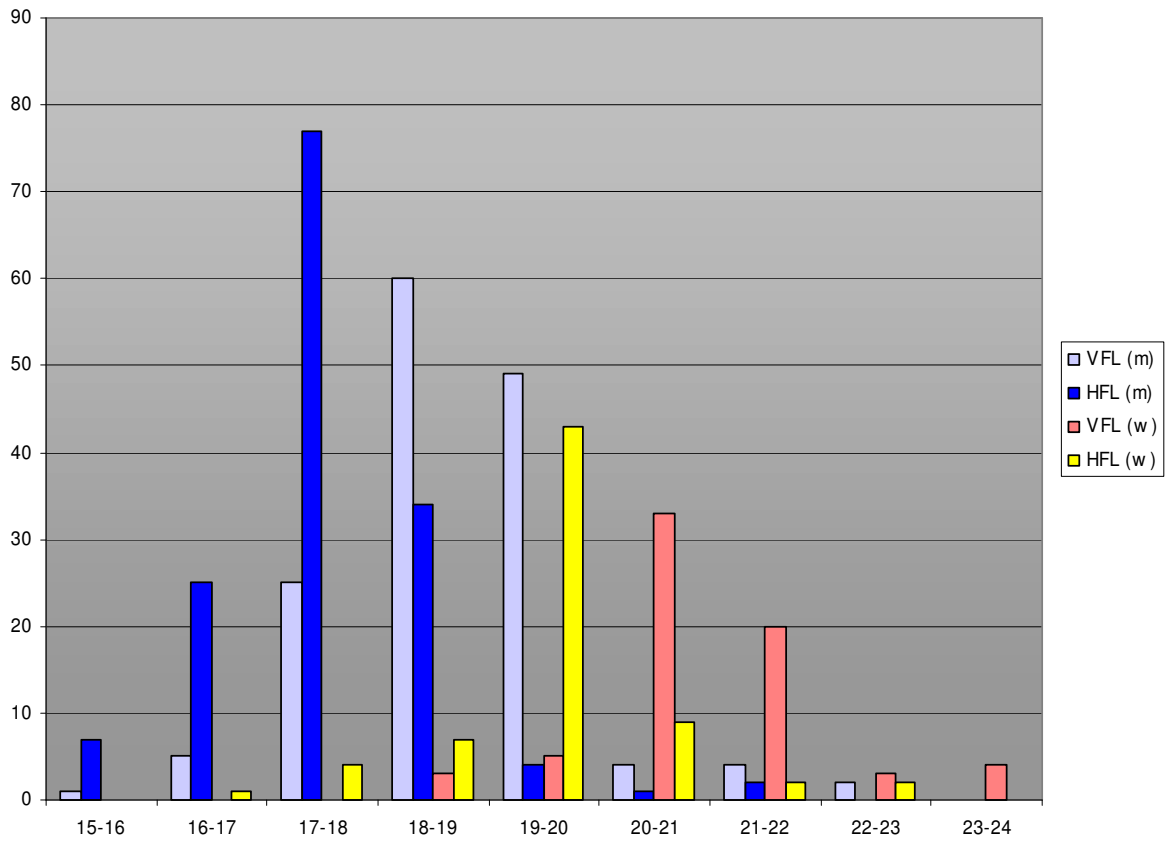


Abb. 2: Vergleich der Vorder- und Hinterflügelängen bei *Ischnura elegans*; Männchen n=150; Weibchen n=68

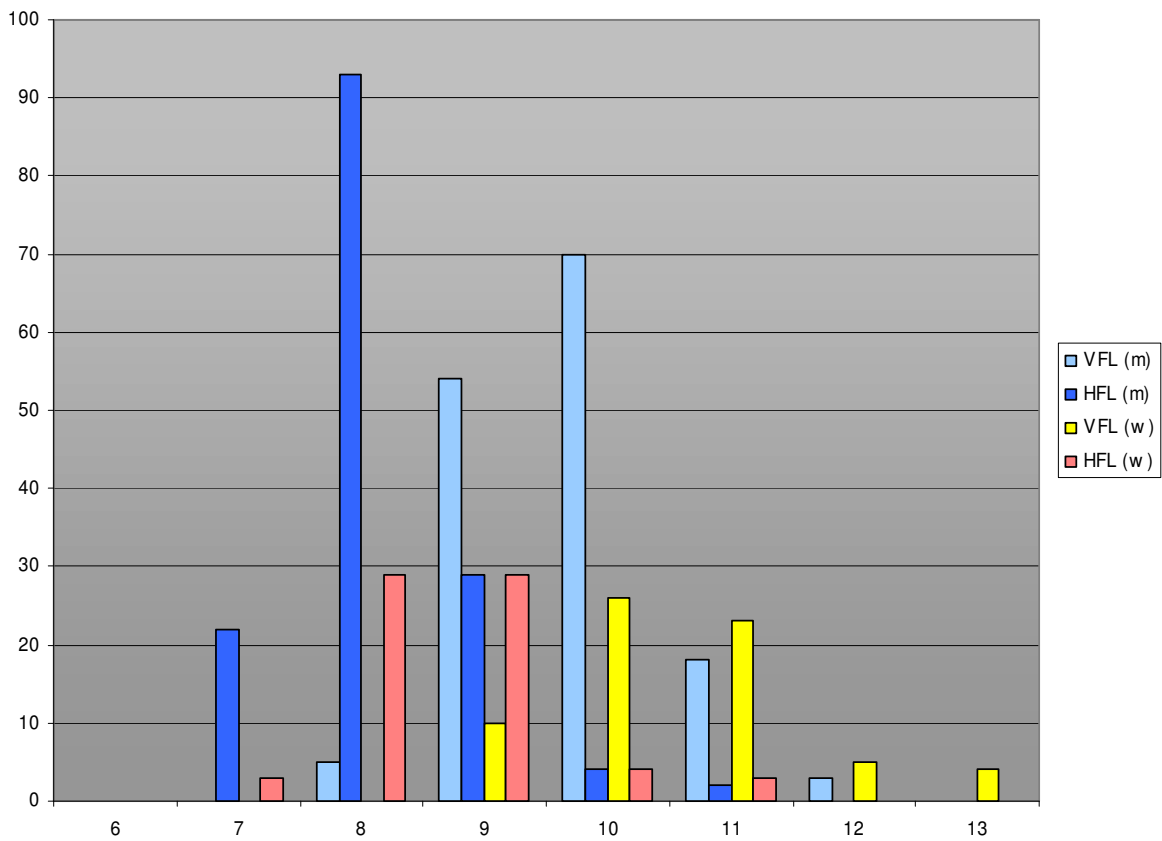


Abb. 3: Postnodalqueradern in Vorder- und Hinterflügeln von *I. elegans*; Männchen n=150; Weibchen n=68

Variabilität bei Odonoptera

Als Beispiel aus der Gruppe der paläozoischen Odonoptera (Protodonata, Odonata) wurde die Riesenflüglige Uribelle, aus dem Oberkarbon (Stefanium) von Plötz bei Halle, Deutschland *Stephanotypus schneideri* Zessin, 1983 mit zu erwartender Variabilität im Zwischengeäder herangezogen. Leider gelang bisher nur ein Fund (Metathoracalfügel), dieser jedoch in vorzüglicher Erhaltung und nahezu vollständig.

Auch von anderen paläozoischen Libellen ist zu wenig Material bekannt, um über die zu erwartende Variabilität etwas sagen zu können. So wurde nahezu jeder Fund einer neuen Art zugerechnet.

Nicht viel besser ist die Materialfülle bei Mesozoische Anisozygoptera und Anisoptera, vielleicht mit Ausnahme der Funde aus dem Malm von Solnhofen in Bayern und aus der Unterkreide von Santana, Brasilien, wo ein reicheres fossiles Material vorliegt.

Ein Vergleich der Vorderflügel und Larven bei rezenten Gomphidae (*Microgomphus* Selys, 1857, *Macrogomphus* Selys, 1857, *Lamelligomphus* Fraser, 1922, *Sieboldius* Selys, 1854) verdeutlicht die großen ökologischen Unterschiede der Lebensweise der Larven bei nur verhältnismäßig geringen Differenzen im Flügelgeäder (Abb. 4 und 5).

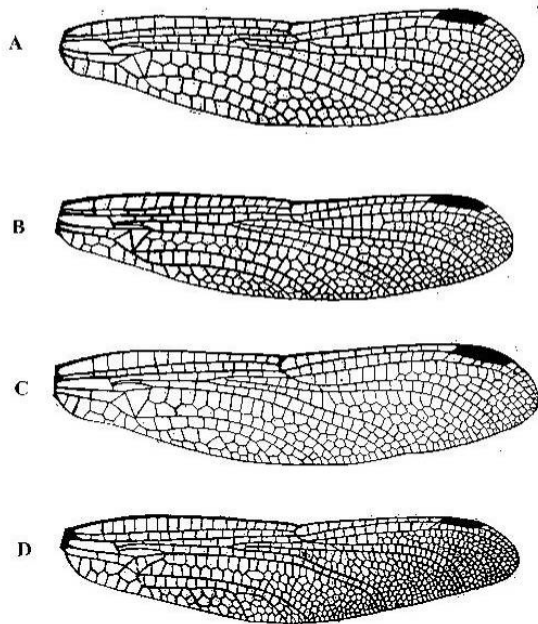


Abb. 4: Vergleich der Vorderflügel von A *Microgomphus*, B *Macrogomphus*, C *Lamelligomphus* und D *Sieboldius*

Der Vergleich der Flügeladerung verschiedener Arten rezenter Familien der Zygoptera (Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae, Agrionidae, Pseudostigmatidae, Megapodagrüidae) zeigt andererseits, welche (geringen) Unterschiede im rezenten Material der Flügeladerung Familienmerkmale anzeigen (Abb. 6 und 7).

Eine detaillierte Studie des Vergleichs der Vorder- und Hinterflügelängen bei 150 Männchen und 68 Weibchen der rezenten Art *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820) sowie der Postnodalqueradern in Vorder- und Hinterflügeln dieser Art wird gezeigt und die Variabilität dargestellt (Abb. 2 und 3). Danach unterschieden sich Vorder- und Hinterflügel dieser kleinen Zygoptere deutlich voneinander, was auch für die Beurteilung fossiler isolierter Flügel von Bedeutung sein dürfte.

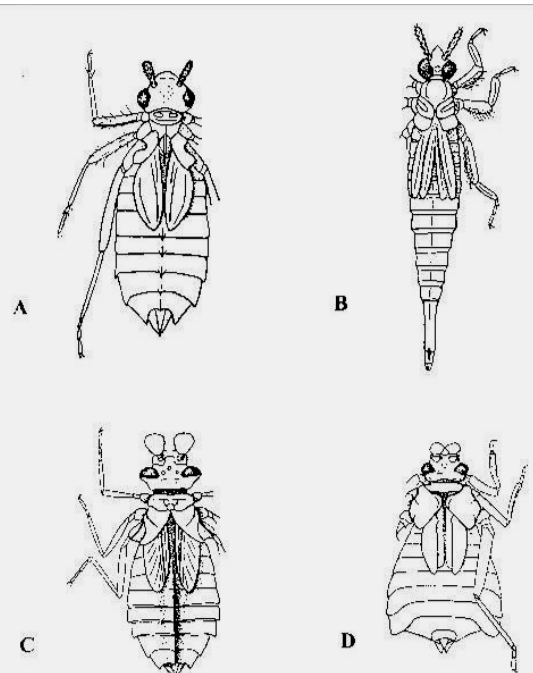


Abb. 5: Vergleich der Larven von A *Microgomphus*, B *Macrogomphus*, C *Lamelligomphus* und D *Sieboldius*

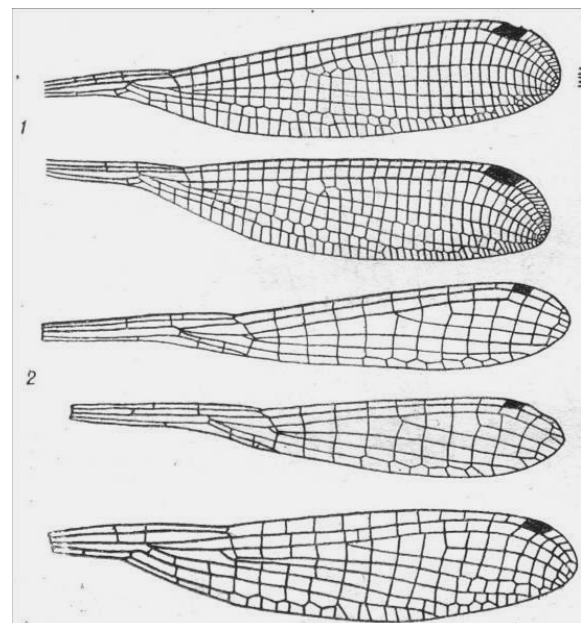


Abb. 6: Vergleich der Flügeladerung verschiedener Arten rezenter Familien der Zygoptera: 1 Platystictidae, 2 Protoneuridae, 3 Platycnemididae.

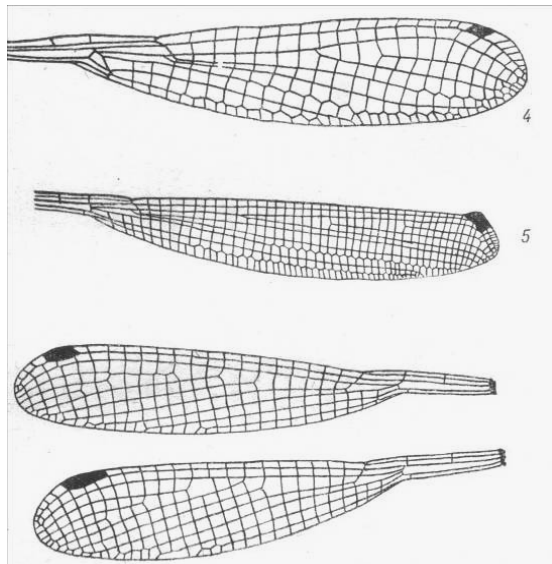


Abb. 7: Vergleich der Flügeladerung verschiedener Arten rezenter Familien der Zygoptera: 4 Coenagrionidae, 5 Pseudostigmatidae, 6 Megapodagrionidae

In diesem Zusammenhang soll das fossile Material aus der mesozoischen Libellenfamilie Protomyrmeleontidae besprochen werden. Eine Analyse der Gattungen dieser Gruppe wurde von verschiedenen Autoren versucht. Trotzdem bleiben eine Reihe von Fragen und Antworten offen, was bei der Dünne der Materialdecke eher nicht verwunderlich ist.

Inzwischen hat sich das Protomyrmeleontiden-Material weltweit und von Trias bis Kreide vermehrt. Neue Funde wurden u.a. beschrieben aus der Trias von Fergana (Kirgistan) als *Ferganagrion* Nel et al. (2005), aus der Trias Italiens *Italomyrmeleon* Bechly, 1997, aus dem Lias von Grimmen, Deutschland *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887 und *Obotritagrion tenuiformum* Zessin, 1991 durch ANSORGE (1996), aus dem Solnhofener Plattenkalk (Malm Zeta) beschrieben MARTINEZ-DECLOS & NEL (1996) die neue Gattung *Malmomyrmeleon* und FRICKHINGER (1999) bildete einige neue Protomyrmeleontidae ab, aus dem späten Jura oder frühen Kreide der Mongolei als *Mongolagrion* Nel et al. (2005) und aus der Unterkreide Englands *Saxomyrmeleon* Nel & Jarzembowski, 1998 und einige weitere auch in die Gattung *Protomyrmeleon* Geinitz, 1887 gestellte Arten aus dem Jura von Karatau, Kasachstan.

Triassische Protomyrmeleontidae

Die Protomyrmeleontiden aus der Trias sind bisher nur mit vier Gattungen vertreten (Abb. 8-11). *Terskeja* Prytikina 1981, die hier mit in diese Familie gerechnet wird, zeigt den einfachen, möglicherweise ursprünglichen Zustand an. Die Adern RP2 und RP3 (RP2 bei NEL ET AL. 2005) gehen scheinbar aus Zwischengädder hervor.

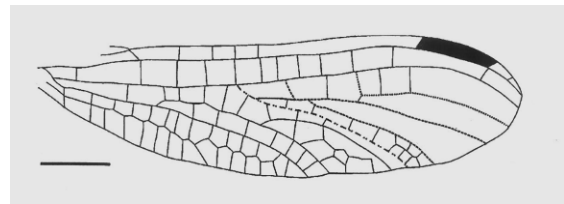


Abb. 8: *Tillyardomyrmeleon petermilleri* Henrotay et al., 1997 (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

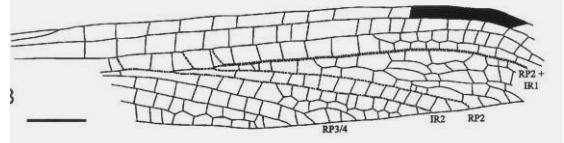


Abb. 9: *Ferganagrion kirghiziensis* Nel et al., 2005 (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

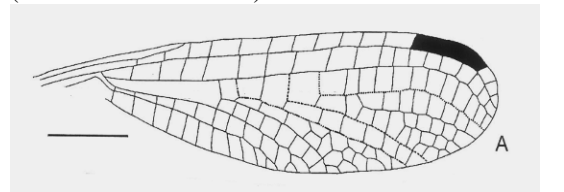


Abb. 10: *Terskeja pumilio* Prytikina, 1981, Mittelasien, Fergana, Trias, Maßstab 5 mm

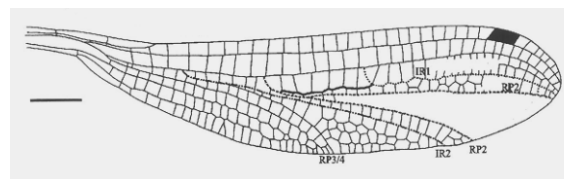


Abb. 11: *Triassagrion australiense* Tillyard, 1921, Australien, Trias, Maßstab 2 mm

Jurassische Protomyrmeleontidae

Aus dem Jura kennen wir inzwischen neben *Protomyrmeleon*, der ersten, bereits von Geinitz 1887 beschriebenen Gattung der Familie einige weitere (*Zirzipanagrion* Zessin, 1991; *Malmagrion* Handlirsch, 1908) mit der typischen (Autapomorphie) langen Gabel von RP2 und 3 (bzw. RP2 nach NEL ET AL. 2005). Auch das kleine charakteristische Ästchen von RP 4 (bzw. RP3-4) ist deutlich entwickelt, lediglich bei *Obotritagrion* Zessin, 1991 und *Paraobotritagrion* Nel et al. 2005 besteht es scheinbar aus Zwischengädder.

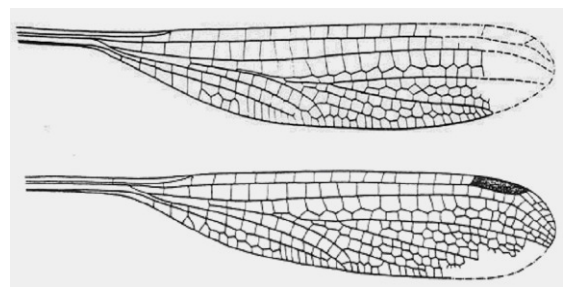


Abb. 12: *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887, Vorder- und Hinterflügel, Flügellänge ca. 20 mm, Lias epsilon, Dobbartin (nach ZESSIN, 1991)

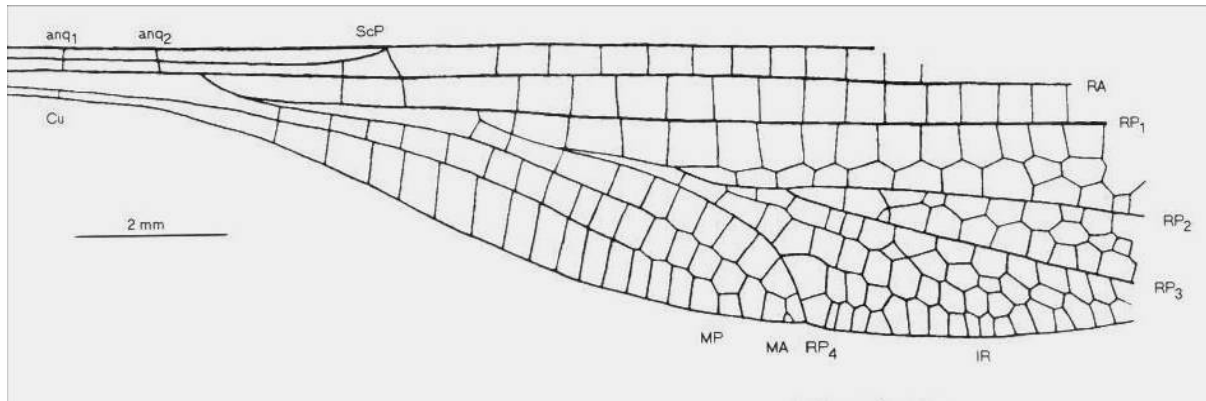


Abb. 13: *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887, ?Hinterflügel, Fragmentlänge 15 mm, Lias epsilon, Grimmen (nach Ansorge, 1996). Man beachte die scheinbar aus Zwischengeäde hervorgehenden RP-Äste RP2 und RP3 und das in Zwischengeäde übergehende „kleine Ästchen“ RP4a

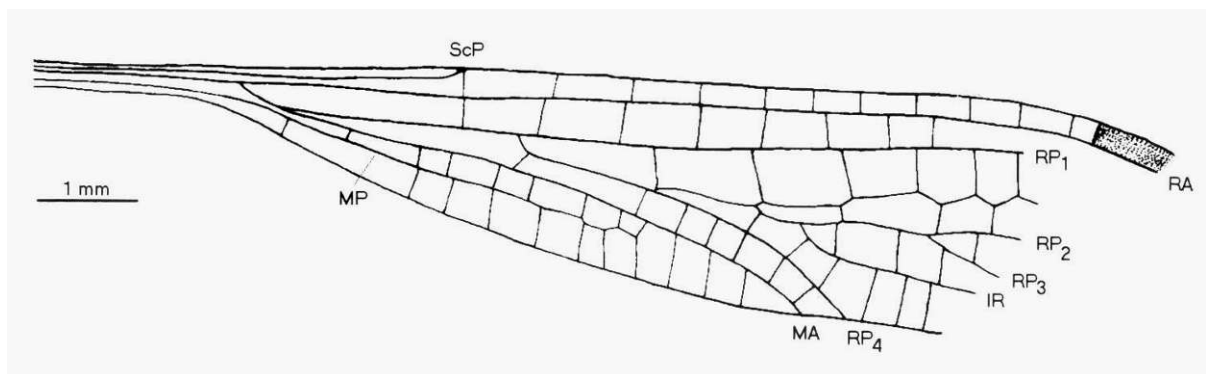


Abb. 14: *Grimmenagrion ansorgei* n. gen. n. sp., LGA 876, Fragmentlänge 13 mm von Gesamtlängelänge 14 mm, Lias epsilon, Grimmen, (nach Ansorge, 1996)

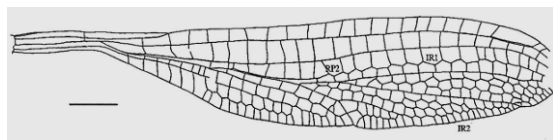


Abb. 15: *Protomyrmeleon karatauensis* Nel et al., 2005, Unter oder Oberjura von Karatau, Kirgisien (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

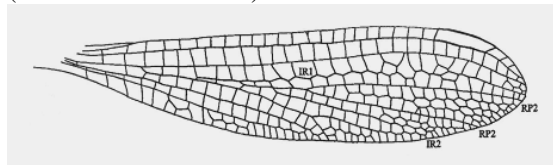


Abb. 16: *Protomyrmeleon kazakhstanensis* Nel et al., 2005, Unter oder Oberjura von Karatau, Kirgisien (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

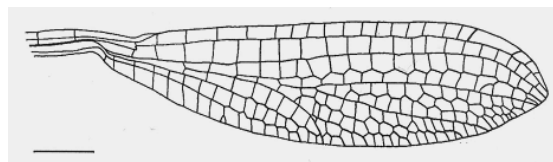


Abb. 17: *Protomyrmeleon pumilio* Nel et al., 2005, Unter oder Oberjura von Karatau, Kasachstan (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

Nahe verwandt mit der jurassischen Gattung *Protomyrmeleon* scheint *Zirzipanagrion* Zessin, 1991 zu sein.

Auffällig ist die Vermehrung der Zellreihen im RP1-Feld, wo distal vier Reihen Zellen vorkommen.

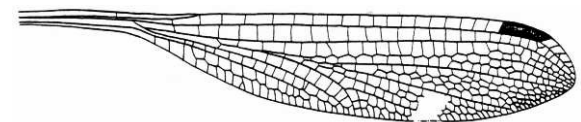


Abb. 18: *Zirzipanagrion quadriordinum* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin, 20 mm (nach ZESSIN, 1991)

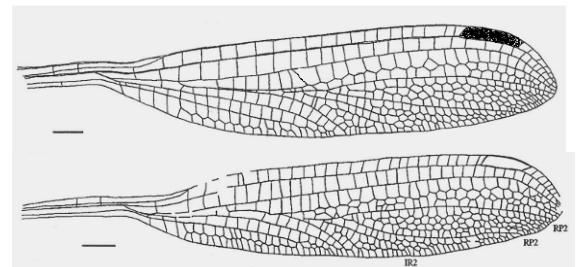


Abb. 19: *Zirzipanagrion grandis* (Nel et al., 2005) Unter- oder Oberjura von Karatau, Kasachstan (nach NEL ET AL. 2005) Maßstab 2 mm

Eine Sonderstellung von *Obotritagrion* und *Paraobotritagrion* durch ihr reduziertes Geäde ist nicht zu übersehen. NEL et al. (2005) errichteten für den Flügel von *Obotritagrion tenuiformum* Zessin, 1991 eine neue Gattung *Paraobotritagrion*. ZESSIN

(1991) hatte den Fund in die Gattung *Obotritagrion* gestellt. Für den Fund aus dem oberen Lias von Grimmen (ANSORGE, 1996, Abb. 4) *Grimmenagrion ansorgei* n. gen. et n. sp. wird eine neue Gattung und Art der Protomyrmeleontidae errichtet.

***Grimmenagrion* n. gen.**

Typusart: *Grimmenagrion ansorgei* gen. et sp. nov.

Derivatio nominis: Nach der Typuslokalität Grimmen in Vorpommern und agrion

Diagnose: Kleine Protomyrmeleontidae mit den Merkmalen der Familie. Postradialfeld 1 (PR1-Feld, zwischen RP1 und RP2) mit Reihe sehr großer Zellen im basalen Bereich, viel größer als im Interradialfeld (IR-Feld zwischen RA und RP) bei *Obotritagrion* und *Paraobotritagrion*. „Kleines Ästchen“ (RP4a) fehlt, wie bei *Paraobotritagrion*. Gabelung von RP2 und RP3 relativ weit distal, wenig proximal des Pterostigmas beginnend.

***Grimmenagrion ansorgei* n. sp.**

Abb. 14

Holotypus: Original zu Abb. 14, und Taf. 1, Fig. 4 sowie Abb. 4 bei ANSORGE (1996), LGA 876, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

Derivatio nominis: Herrn Dr. Jörg Ansorge, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald zu Ehren

Stratum typicum: Karbonatkonkretionen aus der „Grünen Serie“ des Lias epsilon, Ammonitenzone *Harpoceras falciferum*

Diagnose: Ca. 14 mm lange Flügel mit den Merkmalen der Gattung.

Beschreibung: Siehe auch ANSORGE (1996). Vollständiger Flügel 14mm lang und maximal 2,4 mm breit. Erhaltener Teil 13mm, Flügelspitze fehlt. 11 Postnodalqueradern, basal mit den Queradern im IR-Feld auf gleicher Höhe. Flügelabschnitt vom Nodus bis zum Pterostigma 1,5 mal so lang wie der von der Basis bis zum Nodus. Postradialfeld basal mit drei großen Zellen beginnend, die nahezu doppelt so groß sind wie die auf gleicher Höhe liegenden Zellen im Interradialfeld (IR-Feld). Gabelung von RP2 und RP3 weit distal, bei $\frac{3}{4}$ der Flügellänge. Die Interradialader zwischen RP3 und RP4 schwingt nach vorn, eine Strecke fast parallel zum Flügelhinterrand verlaufend. MP erreicht den Hinterrand nicht, zwischen seinem Ende im Zwischengeäder und dem Auftreffen von MA auf dem Hinterrand des Flügels befinden sich vier Zellen.

Wegen der oben aufgeführten Argumentation (Variabilität der Odonoptera) erscheint zumindest eine Separierung in eine neue Unterfamilie Obotritagrioninae n. subfam. für diese drei Gattungen gerechtfertigt.

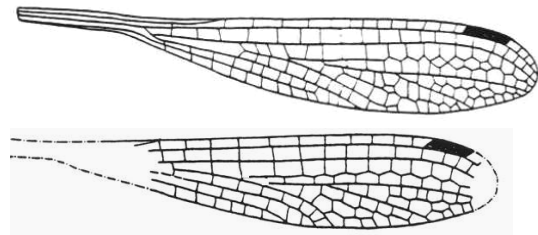


Abb. 20: *Obotritagrion petersi* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin, Vorder- und Hinterflügel, Flügellänge ca. 15 mm

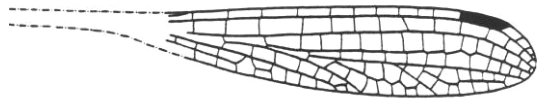


Abb. 21: *Paraobotritagrion tenuiformis* (Zessin, 1991), Lias epsilon, Dobbertin, Fragmentlänge 9,9 mm, gesamter Flügel ca. 14,2 mm, (nach ZESSIN, 1991)

Aus dem Solnhofener Plattenkalk (Malm zeta) sind ebenfalls einige Exemplare der Protomyrmeleontiden bekannt geworden, deren Geäder jedoch nur schwach erkennbar ist und mit bisherigen Methoden eine Rekonstruktion noch mit Unsicherheiten behaftet bleibt (Abb. 20). Sie gehören mutmaßlich zu zwei oder drei Gattungen der Protomyrmeleontidae, von denen bereits von Handlirsch (1908) *Malmagrion* aufgestellt wurde. MARTINEZ-DECLOS & NEL (1996) errichten die neue Gattung *Malmomyrmeleon*. Die Zugehörigkeit zur Familie Protomyrmeleontidae ist sicher, wie bereits PONOMARENKO (1985) und ZESSIN (1991) ausführten.

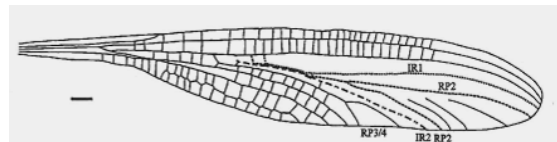


Abb. 22: *Malmomyrmeleon vlohli* Martinez-Declos & Nel, 1996, Malm von Solnhofen, Maßstab 2 mm

Kreidezeitliche Protomyrmeleontidae

Vertreter der Protomyrmeleontidae die jünger als Kreidezeit sind, wurden bisher nicht gefunden. Offenbar haben sie die Kreide-Tertiär-Grenze nicht überschritten.

Die Protomyrmeleontiden aus der Kreide sind bisher nur mit drei neuen (plus *Protomyrmeleon cretacicus* Nel & Jarzembowski, 1998 aus der Clockhouse Quarry, Butterly, England) Gattungen vertreten (Abb. 23-25). Bei *Italomyrmeleon* Bechly 1997 ist das Geäder nur unvollständig bekannt, jedoch halte ich die Zugehörigkeit zur Familie ebenfalls für sicher.

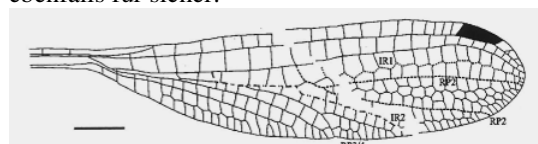


Abb. 23: *Mongolagrion shartegensis* Nel et al., 2005, Mongolei

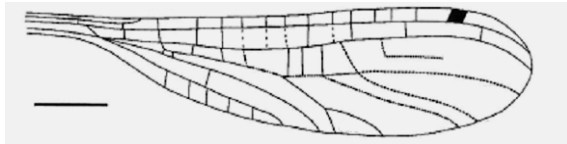


Abb. 24: *Saxomyrmeleon keatingei* Nel & Jarzembowski, 1998, England

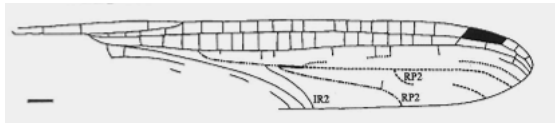


Abb. 25: *Italomyrmeleon bergomensis* Bechly, 1997, Italien Unterkreide, Maßstab 2 mm

Systematik der Protomyrmeleontidae

ZESSIN (1991) führte in seiner Merkmalsanalyse folgende Grundplanmerkmale (Charakteristiken, hier ergänzt) an:

1. Gestielte Flügel sind ein plesiomorphes Merkmal der Zygoptera, Archizygoptera und Protozygoptera und seit dem Karbon bekannt (*Bechlya* JARZEMBOWSKI & NEL, 2002)
2. Zwei Antenodalqueradern (ebenfalls plesiomorph bei Protomyrmeleontidae). Hier sei angefügt, dass bei einigen der fossilen Befunde der Flügel von Protomyrmeleontidae die Antenodalqueradern nur schwach sichtbar sind und es daher leicht zu Fehlinterpretationen kommen kann, wenn man dieses Merkmal überbewertet.
3. Nodus und Subnodus nicht vorhanden (plesiomorph)
4. Flügelvorderrand am distalen Ende von ScP nicht eingeschnürt (plesiomorph)
5. Pterostigma apexnah (apomorphes Merkmal)
6. RP besitzt vier konkave Äste, wobei der zweite und dritte eine große Gabel bilden (Autapomorphie). Dabei ist es sekundär, ob es sich tatsächlich um RP2 und RP3 handelt, oder ob, wie bei anderen Odonoptera glaubhaft gemacht werden konnte, RP3-4 eine Ader bilden. In diesem Falle wäre RP2 gegabelt.
7. Im RP3-Feld (zwischen RP4 und RP3, bzw. nach der anderen Auffassung zwischen RP3-4 und dem hinteren Ast von RP2) befindet sich zumindest als Andeutung im Zwischengeäder ein weiterer konkaver Ast (RP4a), der sich scheinbar aus RP4 (bzw. RP3-4) entwickelt (nach BECHLY (1996): RP3-4a)
8. Das Radialfeld (R-Feld zwischen den R-Ästen Rabis RP4 (bzw. RP3-4)) auf dem Flügelhinterrand bis fast zur Flügelmitte zurück
9. Basal sind CuA und MP zu einer Ader verschmolzen
10. CuP, AA und AP sind völlig reduziert
11. Der sogenannten Diskoidalzelle (zwischen MA und MP basal) fehlt die proximale Abschlussquerader (plesiomorph)

Obotritagrioninae n. subfam.

Typusgattung: *Obotritagrion* Zessin, 1991 (siehe Abb. 18)

Zugehörige Funde: *Obotritagrion petersi* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin (Abb. 20), *Paraobotritagrion tenuiformis* (Zessin, 1991) (Abb. 21) und *Grimmenagrion ansorgei* nov. gen. et sp. (Abb. 14).

Diagnose: Unterfamilie der Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1908 mit relativ wenig Flügelzellen. Antenodalqueradern vorhanden. Pterostigma mäßig lang, reicht über mehr als eine Flügelzelle im IR-Feld. Im PR1-Feld zwei Zellreihen. PR2-Feld relativ kurz, etwa bei dreiviertel der Flügelänge beginnend. Weiteres siehe Diagnose der Typusgattung.

Vorkommen: Lias von Europa.

Bemerkung: Beide in diese Unterfamilie gerechnete Arten sind viel kleiner als die der ebenfalls im Lias von Europa vorkommenden Protomyrmeleon-Arten.

Zirzipanagrioninae n. subfam.

Typusgattung: *Zirzipanagrion* Zessin, 1991 (siehe Abb. 18, 19)

Zugehörige Funde: *Zirzipanagrion quadriordinum* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin (Abb. 16), *Zirzipanagrion grandis* (Nel et al., 2005) Unter- oder Oberjura von Karatau, Kirgisien (Abb. 17).

Diagnose: Unterfamilie der Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906 mit relativ feinmaschigem Geäder. Antenodalqueradern vorhanden. Pterostigma mäßig lang, reicht über 4-5 Flügelzellen im IR-Feld. Im PR1-Feld vier Zellreihen. PR2-Feld relativ lang und schmal., etwa in Flügelmitte beginnend. Weiteres siehe Diagnose der Typusgattung.

Vorkommen: Jura von Europa und Mittelasien.

Bemerkung: Ein Vergleich mit dem Flügelgeäder rezenter Zygopteren(unter)familien legt diese Errichtung einer neuen Unterfamilie nahe. Die bisher in dieser Familie unterschiedenen Unterfamilien Triassagrioninae Tillyard, 1922 und Protomyrmeleoninae Handlirsch, 1906 mit den Typusgattungen *Triassagrion* und *Protomyrmeleon* unterscheiden sich hinlänglich von der neuen. BECHLY (1996) gibt folgende Flügelmerkmale als Autapomorphien an: IR2 basally fused with RP3/4; secondary presence of crossveins in the space between RP and MA from arculus to midfork (reversal) für Triassagrioninae und IR1, RP2 and IR2 basally fused (convergent to †Zygophlebioidea; IR2 is still unfused in the genus *Malmomyrmeleon*) and with their common stalk originating on RP3/4; RP3/4 secondarily forked into RP3/4a and RP3/4b; CuA and AA completely fused with the hind margin of wings.

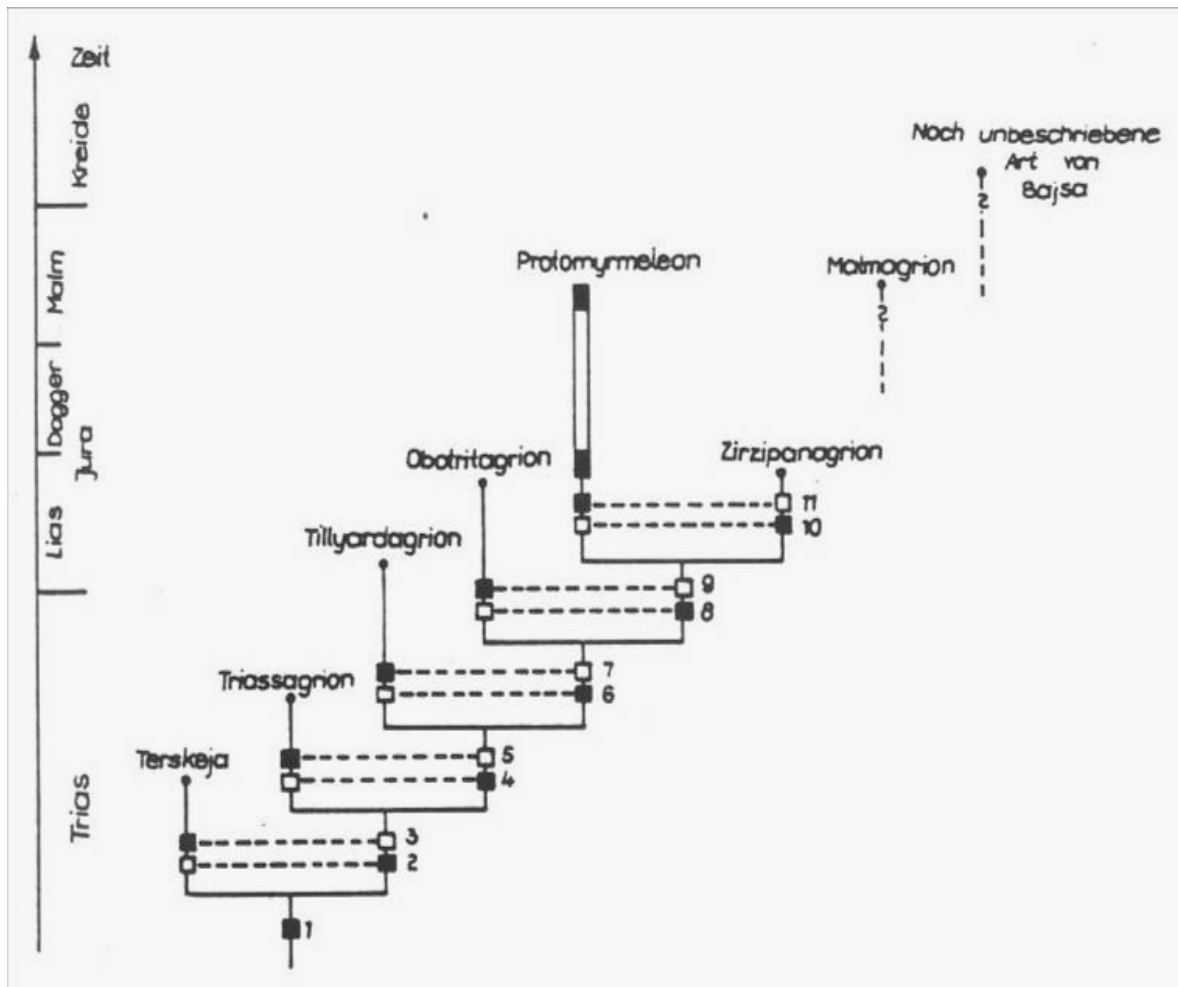


Abb. 26: Hypothetisches Dendrogramm der Protomyrmeleontidae (nach ZESSIN, 1991)

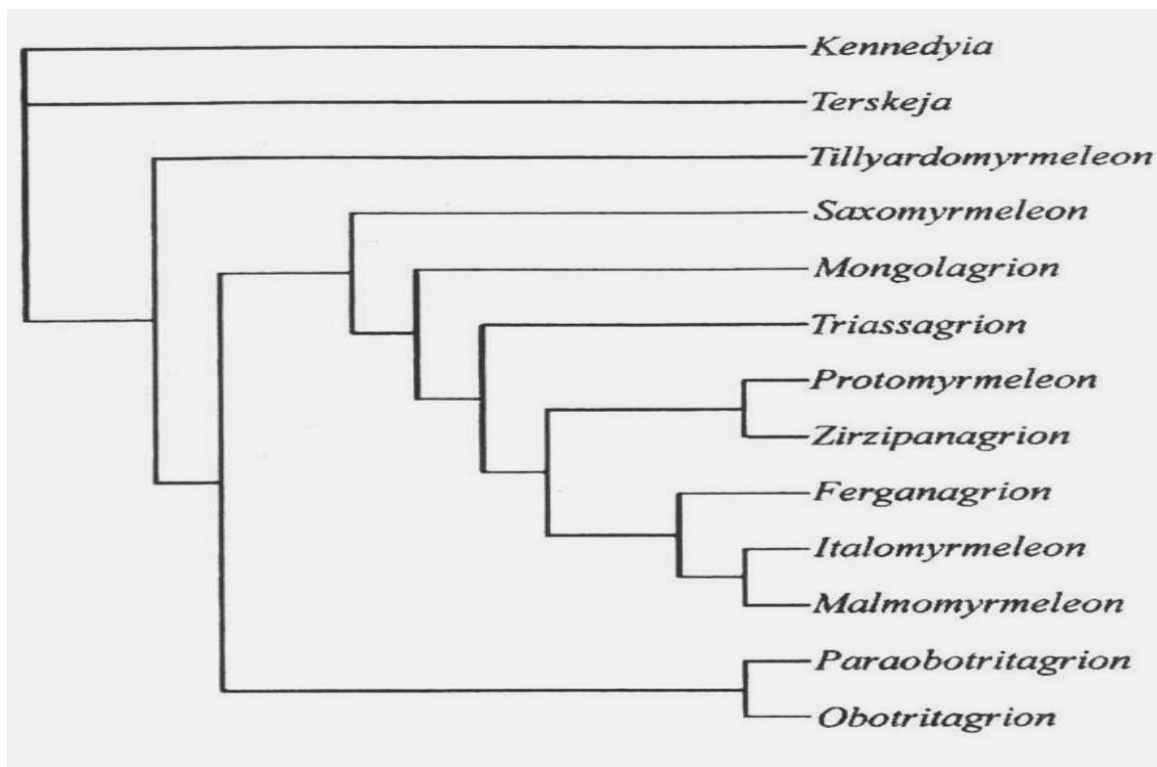


Abb. 27: Sparsamstes hypothetisches Kladogramm der Protomyrmeleontidae (nach NEL ET AL., 2005)

Variabilität bei Orthoptera (Ensifera) und Blattodea/Blattaria

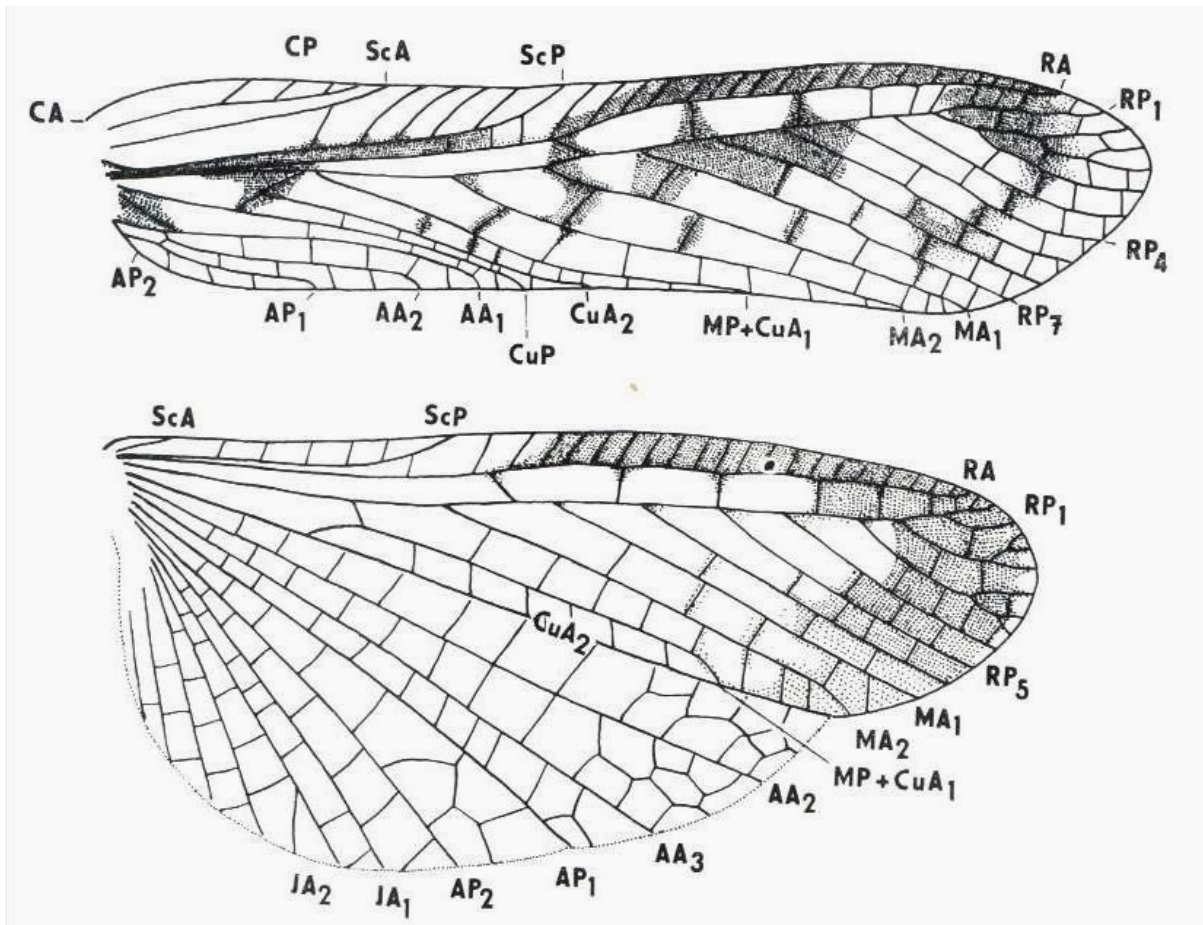


Abb. 28: Geäderterminologie bei Vorder- und Hinterflügel der Elcanidae (Orthoptera, Ensifera) *Elcana media* Handlirsch, 1906 (nach ZESSIN, 1987)

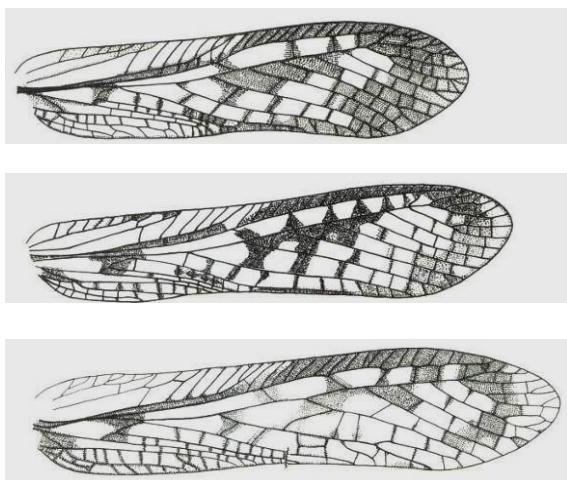


Abb. 29: Beispiel für Variabilität bei Vorderflügeln von *Elcana media* aus dem Lias von Dobbertin, Mecklenburg-Vorpommern
Auffällig ist die Variabilität der Größe, der Zahl der RP-Äste und der Flügelzeichnung
(nach ZESSIN, 1987)

Als fossile Beispiele für nachgewiesene Variabilität innerhalb der Ordnung Orthoptera können folgende Ensifera angeführt werden: *Elcana media* Handlirsch, 1906 und *Elcana magna* Handlirsch, 1906, *Elcana minima* Handlirsch, 1906 und *Elcana geinitzi* Geinitz, 1887 aus dem Lias Dobbertin, für die statistisch abgesichertes Material vorlag (ZESSIN, 1987). Am Beispiel von *Elcana media* in Abb. 29 erkennt man die Variabilität in der Zahl der Äste von ScP, RA und RP sowie die unterschiedliche Zahl von Flügelfeldern. Ebenfalls ist die Flügelfleckung einer Variabilität unterworfen. Die Zahl der „Arten“ (Morphospezies) der liassischen Elcaniden konnte drastisch durch Einbeziehung der Variabilität statistisch abgesichert reduziert werden. Ähnlich ist die Variabilität bei verschiedenen Blattodea, die detailliert von SCHNEIDER (1977, 1978, 1983) für paläozoische Blattodea und VRŠANSKY & ANSORGE (2007) für mesozoische Blattaria untersucht wurden. Auch hier kam es

unter Berücksichtigung der Variabilität zu einer drastischen Reduktion der „Arten“.

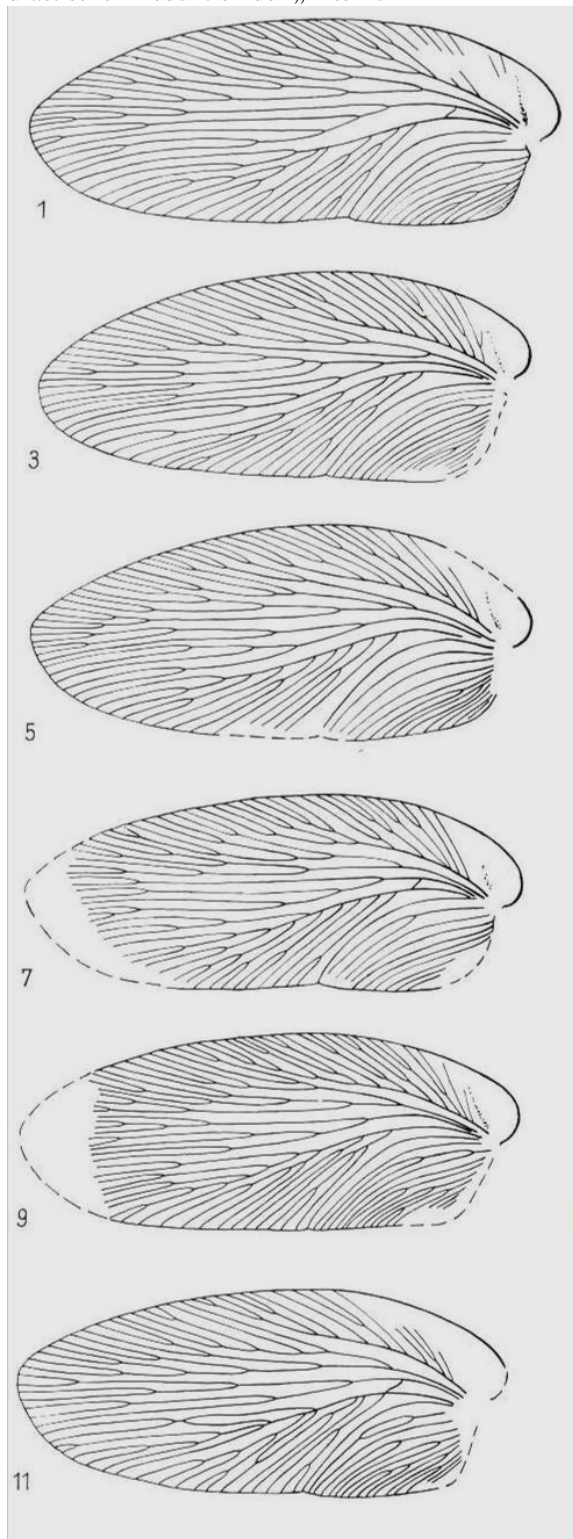


Abb. 30: Variabilität bei *Phyloblatta gaudryi* Oberkarbon, Commeny, Frankreich (nach SCHNEIDER, 1983)

Man erkennt am obigen Beispiel (Abb. 30) eine erhebliche Variabilität in der Zahl und Gabelung der Äste der Hauptlängsadern. Die Basis für seine Untersuchungen hat SCHNEIDER (1977, 1978) in

einer gründlichen Analyse des Flügelgeäders rezenter Schaben gelegt.

Mit dieser Kenntnis gelang ihm eine drastische Reduktion der Artenzahlen bei paläozoischen Blattodea.

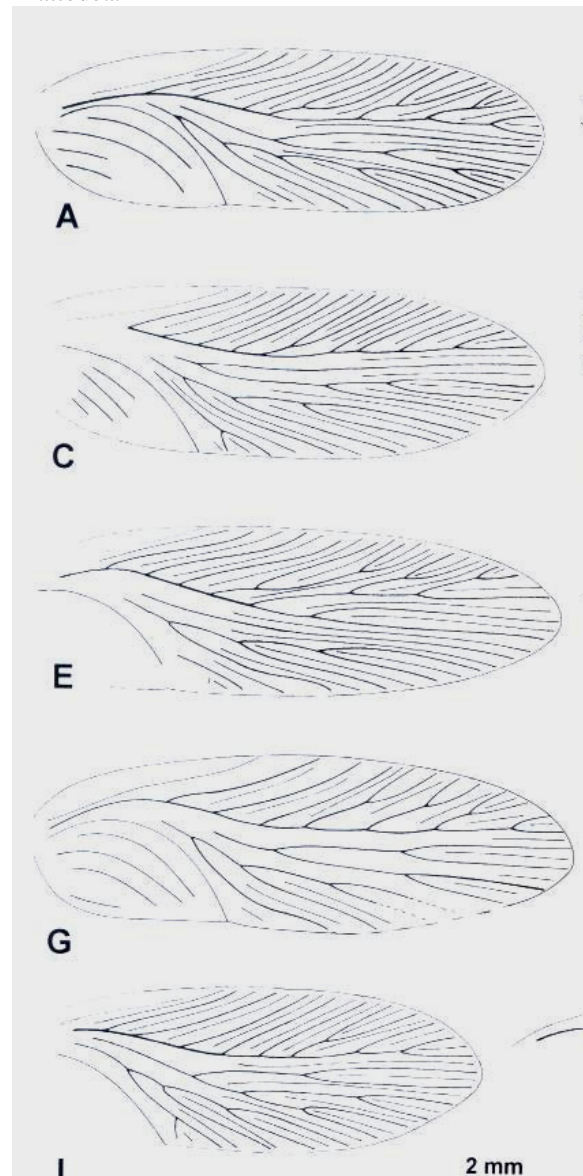


Abb. 31: *Blattula langfeldi* (Geinitz, 1880) aus dem Oberen Lias von Dobbertin, Grimmen und Schandelah (nach VRŠANSKY, P. & J. ANSORGE, 2007)

Ähnlich gingen VRŠANSKY, P. & J. ANSORGE (2007) bei mesozoischen *Blattula* vor (Abb. 31).

Variabilität bei merkmalarmeren Geäde am Beispiel mesozoischer Hymenoptera

Merkmalarme Geäde, wie sie beispielsweise bereits bei mesozoischen Hymenoptera auftreten, zeigen erwartungsgemäß nur in geringem Maße Variabilität, die sich ernährungsbedingt (Larven) in der Größe manifestiert. Unterschiede in der Form, Anordnung und Zahl der Zellen sind auf Artniveau nicht oder nur sehr gering vorhanden. Als Beispiele für fossile Hymenoptera werden aus dem

Oberen Lias von Europa angeführt: *Liadobracona raduhna* Zessin, 1981, *Sippelipterus liasinus* Zessin, 1985 und *Xyelula benderi* Rasnitsyn, Ansoerge & Zessin, 2003.

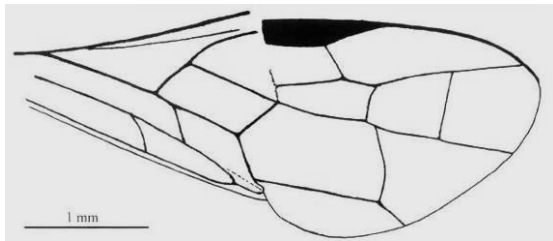


Abb. 32: *Sippelipterus liasinus* Zessin, 1985, Vorderflügel, Lias Schandelah bei Braunschweig, Niedersachsen (nach Rasnitsyn, Ansoerge & Zessin, 2003)

Sippelipterus Zessin 1985 wurde von RASNITSYN ET AL (2003) in die Oberjurassische Gattung *Symphyocterus* Rasnitsyn 1975 gestellt und soll ein jüngeres Synonym sein. Dieser Auffassung kann sich der Verfasser hier nicht anschließen. Es liegt zwar eine grundsätzliche Ähnlichkeit in der Veneation vor, jedoch sprechen der große zeitliche und räumliche Abstand (*Symphyocterus nigricornis*, die Typusart der Gattung stammt aus dem Oberen Jura von Karatau in Kasachstan) und die unterschiedlichen Lebensräume, 40 Millionen Jahre Zeitdifferenz, 5000 km räumliche Trennung und Insellage in der Thetys bei den mitteleuropäischen Funden wohl eher gegen eine solche Annahme. Daran kann man sehen, wie merkmalsarme Veneation zu unterschiedlichen Zuordnungen führen kann.

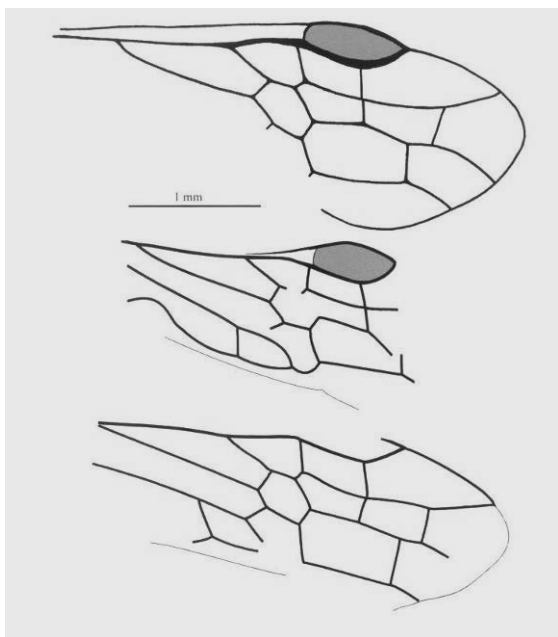


Abb. 33: Drei Vorderflügel der liassischen Siricina *Xyelula benderi* Rasnitsyn, Ansoerge & Zessin, 2003, obere Exemplar aus dem Lias von Grimmen (LGB 112) und untere von Dobbertin (LD 2468 und

LDA 445) (nach RASNITSYN, ANSORGE & ZESSIN, 2003)

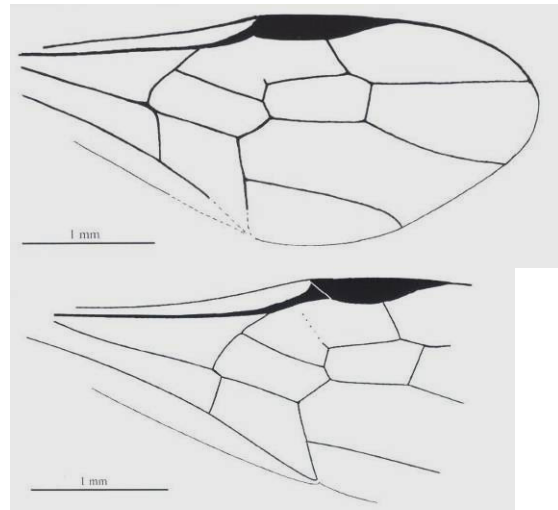


Abb. 34: Zwei Vorderflügel der liassischen Wespe (Vespina) *Liadobracona raduhna* Zessin, 1981, Vorderflügel, Lias Dobbertin, LD 1127 und Schandelah bei Braunschweig LSV 1 (nach RASNITSYN, ANSORGE & ZESSIN, 2003)

Literatur

ANSORGE, J. (1996): Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland).- Neue Paläontologische Abhandlungen, Band 2, 132 S., 87 Abb., 17 Taf., Dresden.

FRICKHINGER, K. A. (1999): Die Fossilien von Solnhofen. Dokumentation der aus den Plattenkalken bekannten Tiere und Pflanzen. Band 2: Neue Funde, neue Details, neue Erkenntnisse. Mit einer Einführung in die Geologie der Plattenkalke von H. Tischlinger. Englische Übersetzung W. Riegraf. Goldschneck-Verlag, 290 S., ca. 300 Abb.

MARTINEZ-DECLOS, X. & A. NEL (1996): Discovery of a new Protomyrmeleontidae in the Upper Jurassic of Germany.- *Archaeopteryx* 14; München.

NEL, A. (1992): Redescription de la libellule fossile du Jurassique supérieur. ?*Malmagrion eichstaettense* (Hagen, 1862) (Odonatoptera: Odonata: Archizygoptera).- *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 96: 433-442; Paris.

NEL, A. & E. A. JARZEMBOWSKI (1998): New protomyrmeleontid dragonflies from the Lower Cretaceous of southern England (Insecta, Odonata, Archizygoptera). *Cretaceous Research*, 19 (3/4): 393-402.

NEL, A.; PETRULEVICIUS, J.F. & X. MARTINEZ-DECLOS (2005): New Mesozoic Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonatoptera: Archizygoptera) from Asia with a new phylogenetic

analysis.- Journ. System. Palaeontol. **3** (2): 187-201.

RASNITSYN, A. P., ANSORGE J. & W. ZESSIN (2003): New hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from the Lower Toarcian (Lower Jurassic) of Germany.- Neues Jahrbuch für Geologisch-Paläontologische Abhandlungen **227** (3): 321-342, Stuttgart.

REDTENBACHER, J. (1886): Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten.- Ann. Naturhist. Mus. Wien, **1**, 153-232, Wien.

RIEK, E. F.; KUKALOVA-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings.- Can. J. Zool. **62**: 1150-1166.

SCHNEIDER, J. (1977): Zur Variabilität der Flügel paläozoischer Blattodea (Insecta), Teil I.- Freiburger Forschungshefte C **326**: 87-105.

SCHNEIDER, J. (1978): Zur Variabilität der Flügel paläozoischer Blattodea (Insecta), Teil II.- Freiburger Forschungshefte C **334**: 21-39.

SCHNEIDER, J. (1983): Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums, Teil I: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie.- Freiburger Forschungshefte C **382**: 106-145.

VRŠANSKY, P. & J. ANSORGE (2007): Lower Jurassic cockroaches (Insecta: Blattaria) from Germany and England.- African Invertebrates, **48** (1): 103-126. Pietermaritzburg.

ZESSIN, W. (1987): Variabilität, Merkmalswandel und Phylogenie der Elcanidae im Jungpaläozoikum und Mesozoikum und die Phylogenie der Ensifera (Orthopteroida, Ensifera).- Dtsch. Entom. Z., N. F., **34** (1-3):1-76, 123 Abb., 2 Taf.; Berlin.

ZESSIN, W. (1991): Die Phylogenie der Protomyrmeleontidae unter Einbeziehung neuer oberliassischer Funde (Odonata: Archizygoptera sens. nov.).- Odonatologica, **20** (1): 97-126, 10 Abb., 4 Taf.; Utrecht.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Zessin,
Zoologischer Garten Schwerin, Waldschulweg 1,
19061 Schwerin
www.zessin.de; www.zoo-schwerin.de;
wolfgang@zessin.de; zessin@zoo-schwerin.de

(*Dem Artikel liegen Vorträge zugrunde, die auf dem 17. Internationalen Symposium der Odonatologie in Hongkong am 31.7.2006 und auf dem 3. Paläoentomologentreffen in Bonn am 21.10.2006 gehalten wurden.)