Eine unwahrscheinliche Erfolgsbilanz: die Evolution der Libellen*

Wolfgang Zessin, Schwerin

Abb. 1: Männchen einer Gebänderten Prachtlibelle (*Calopteryx splendens*)

Libellen gehören zweifellos zu den schönsten Insekten. Darüber hinaus haben sie eine Reihe einzigartiger morphologischer Anpassungen im Verlauf ihrer mehr als 320 Millionen Jahre währenden Evolution entwickelt, die eine unwahrscheinliche Erfolgsbilanz dokumentieren. Einige Eckpunkte dieser Erfolgsbilanz wurden während eines Vortrages auf dem 16. Internationalen Symposium der Odonatologie in Banzkow/Schwerin, Deutschland aufgezeigt (ZESSIN, 2005).

Zu den einzigartigen Anpassungen der Libellen gehören das Paarungsrad (Abb. 2) und der Schlupf (Abb. 3) vom im Wasser lebenden Larven zur fliegenden Libelle innerhalb kurzer Zeit.

Gerade das Paarungsrad steht innerhalb der Gesamtheit der Insekten einzig dar und ist das stärkste Argument für die Monophylie der rezenten Libellen innerhalb der Ordnung Odonata.

Wie es zur Entstehung dieses Verhaltens und der sie bedingenden Strukturen kam, dazu gibt es eine von mir bereits 1995 der Öffentlichkeit vorgestellte Theorie: ZESSIN, 1995, BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. ZESSIN, W., & E. GRÖNING (2001) und ZESSIN, W., BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. & E. GRÖNING (2001).

Sie soll etwas vereinfacht hier in einer logischen Kette wieder gegeben werden:

1. Libellenmännchen ergreifen die Weibchen mit Haltestrukturen am Hinterleib und bringen sie aus dem Konkurrenzbereich anderer Männchen, um ungestört zu kopulieren oder die Weibchen über eine abgelegte Spermatophore zu dirigieren.
2. Die zumeist unsanft ergriffenen Weibchen wehren sich dagegen, indem die das Männchen versuchen wegzudrücken, was mit dem Abdomenende und den Beinen geschieht. Dies kann man auch heute immer noch beobachten. Vergewaltigungen sind die dominante Strategie nicht nur bei Libellen innerhalb der Insekten.
3. Um aus dem Konkurrenzbereich der anderen störenden Männchen zu gelangen, starten einige rezente Libellen ihre Vergewaltigung bereits in den frühen Morgenstunden, wenn die Masse der Libellen noch schläft.
4. Solche Strukturen zum Ankoppeln der Männchen an den Kopf der Weibchen sind uns bereits aus dem Karbon bekannt (*Namurotypus sippeli* Brauckmann & Zessin, 1989).
5. Libellen, die bereits während des Wegschleppens der Weibchen Sperma an die Brustunterseite bzw. die Unterseite der ersten Abdominalsegmente verbracht haben, können das Weibchen bereits in der Phase

des Wegschleppens übertragen und haben einen Selektionsvorteil und Zeitvorsprung vor anderen Männchen.

6. Im Laufe der Evolution verbesserten sich die Strukturen und führten zu dem heute komplizierten Aufbau, der auch ein Entfernen fremden Spermas aus dem Weibchen zulässt und damit den Reproduktionsvorteil erhöht.

Abb. 2: Paarungsrad der Smaragdlibelle und

Abb. 3: Schlupf einer Aeschnide

Paläozoische Libellen

Wo muss man die ältesten Libellen in Deutschland suchen?In den Tonschiefern der Steinkohlegruben des Ruhrgebietes (Hagen-Vorhalle) und Mitteldeutschlands (Plötz, Hallescher Raum) kann man mit etwas Glück auch fossile Libellen finden. Auch aus den der Grube bei Osnabrück (Piesberg) sind einige wenige Libellenfunde bekannt geworden.

Insbesondere die Grube Hagen-Vorhalle ist berühmt geworden für die einzigartige Erhaltung der Insekten mit allen Details ihres Körperbaus, wie Beine, Thorax, Abdomen, Antennen und natürlich der Flügel.

Diese ältesten Libellen der Welt zeigen: Prothorakalflügelchen, lange Antennen, (?) kleine Mandibel, beim Männchen paarige Penis und sigmoidal gebogene Cerci zum Ankoppeln an die Weibchen, an den Beinen drei Klauen und einiges mehr (siehe Originalpublikation BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989).

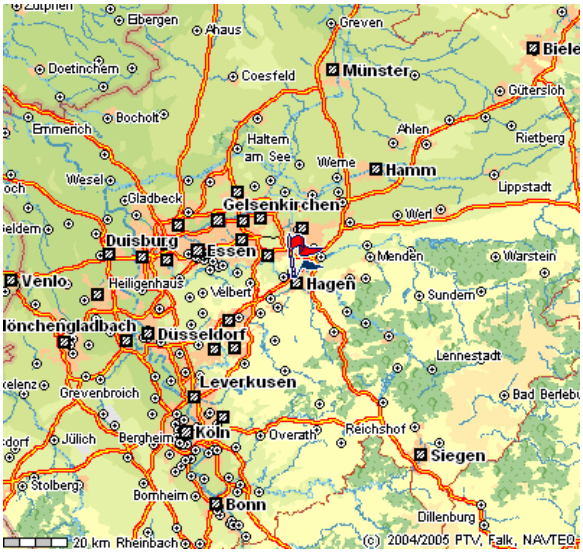
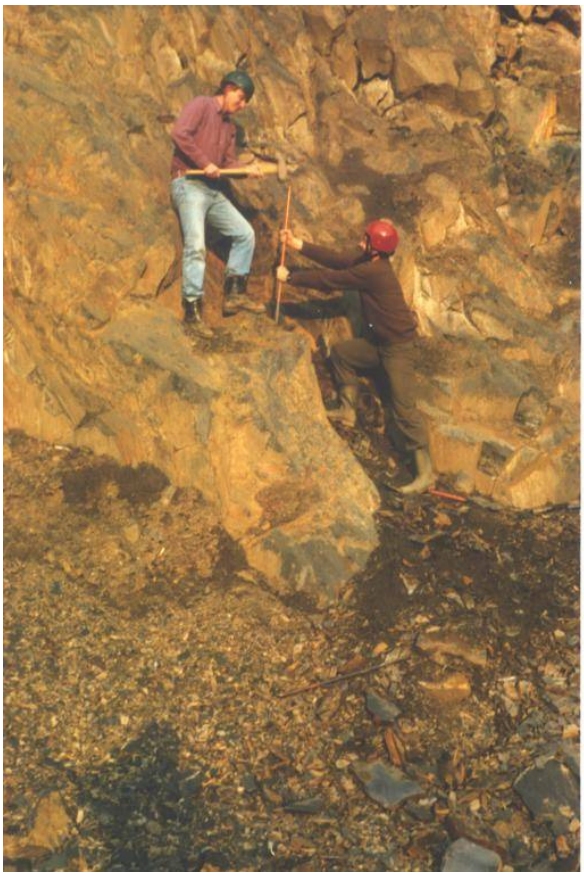


Abb. 4: Fundregion Ruhrgebiet und

Abb. 5: Steinkohlehalden nördlich Halle (Plötz)



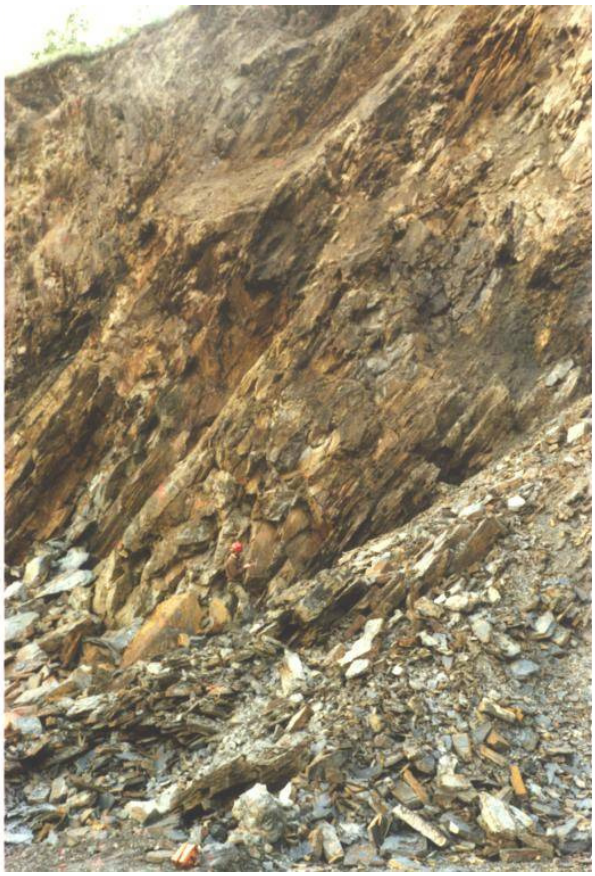


Abb. 6 und 7: Herr Wolfgang Sippel, Ennepetal und der Verfasser 1987 in Steinbruch Hagen-Vorhalle
Foto: Prof. Dr. C. Brauckmann, Clausthal-Zellerfeld

Vielleicht geht man nicht ganz fehl in der Feststellung, dass die Insektenfundstelle Hagen-Vorhalle so etwas für die Evolution der Insekten ist, wie der Burgess Schiefer in Kanada für die frühe Evolution der Lebewelt des Kambriums. Hagen-Vorhalle ist ein einzigartiges Fenster der Vorzeit, das uns einen Blick in die Lebewelt der Insekten vor etwa 320 Millionen Jahren frei gibt. Diese Grube muss der Nachwelt erhalten bleiben. Eine Verfüllung der gesamten Grube mit Siedlungsmüll konnte erfolgreich gestoppt werden. Heute ist die entscheidende Grubenwand als Naturdenkmal gesichert.

Abb. 8 und 9: Die Grube Hagen-Vorhalle 1987 mit Prof. Dr. Carsten Brauckmann, Wolfgang Sippel und Brigitte Brauckmann (v.l.n.r.)

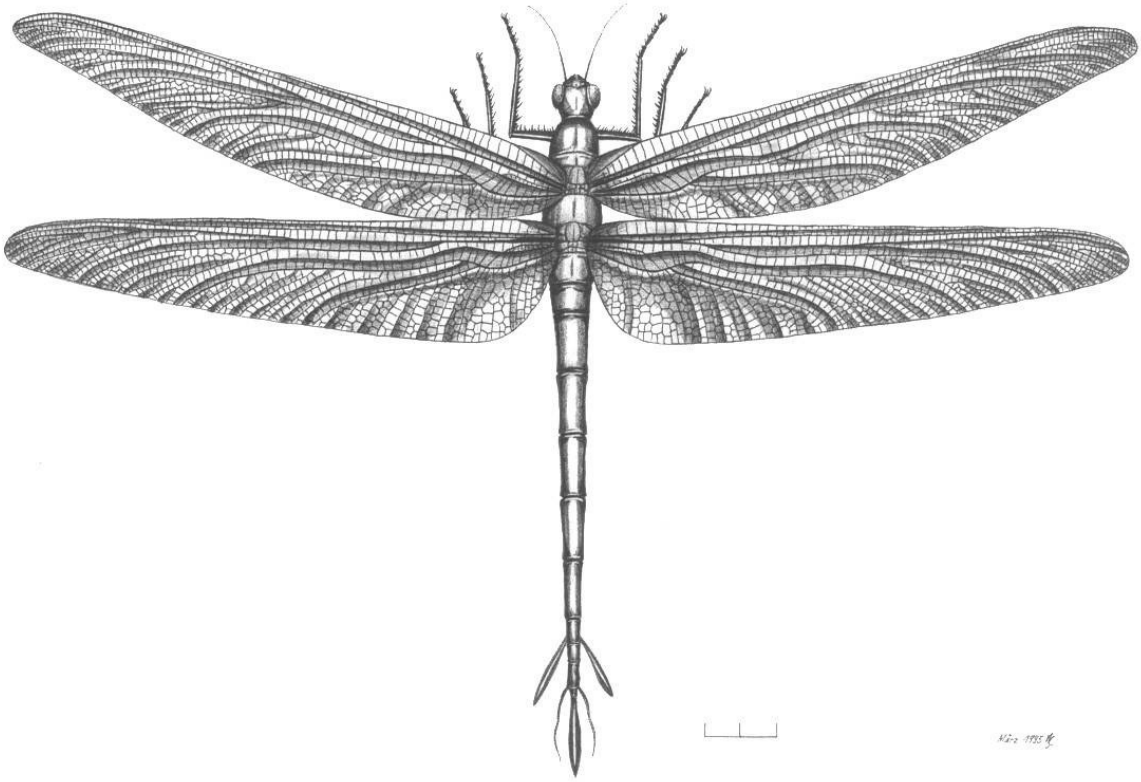


Abb. 10: Die riesenflüglige Urlibelle *Namurotypus sippeli* Brauckmann & Zessin, 1989, 320 Mill. Jahre alt Rekonstruktionszeichnung W. Sippel nach einer Vorlage von Dr. W. Zessin

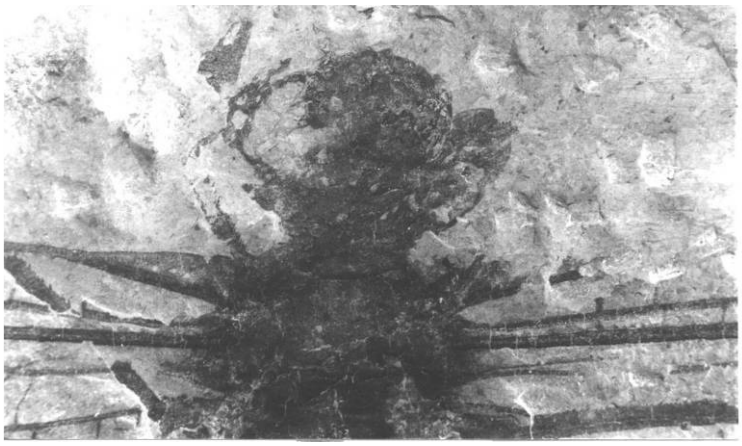


Abb. 11: Kopf von *Erasipteroides valentini* Brauckmann, 1985 mit den Prothorakalflügelchen

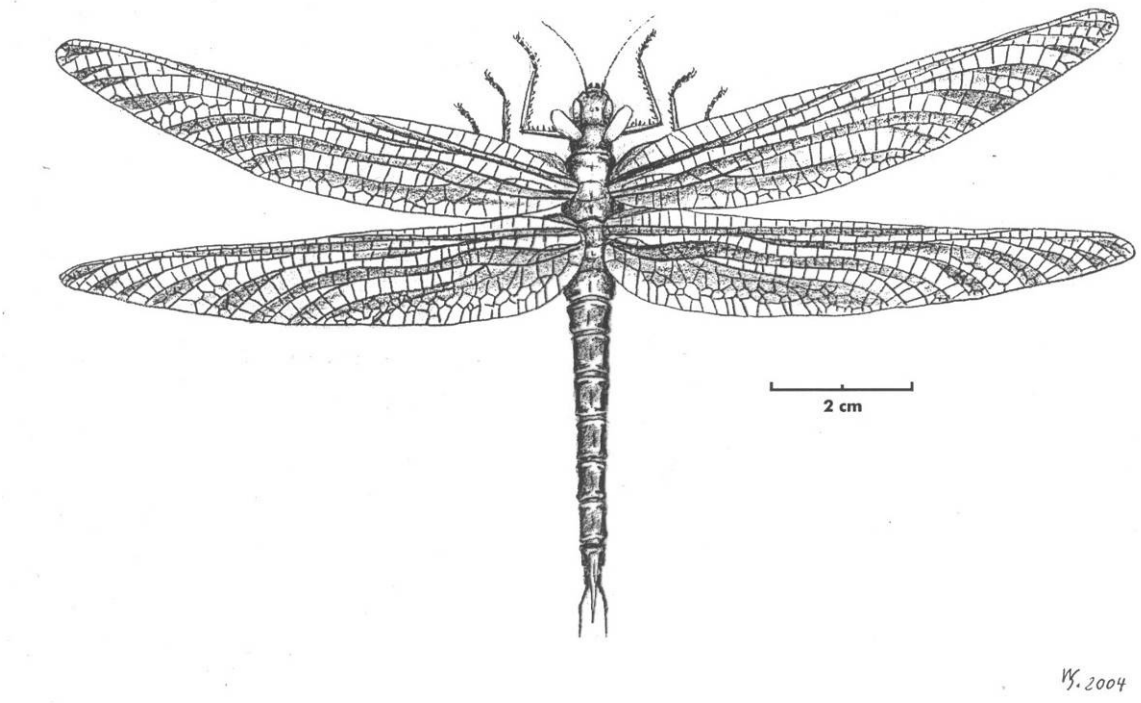


Abb. 12: Rekonstruktionszeichnung von W. Sippel von *Erasipteroides valentini* (Brauckmann, 1985) Hagen-Vorhalle, 320 Mill. Jahre alt

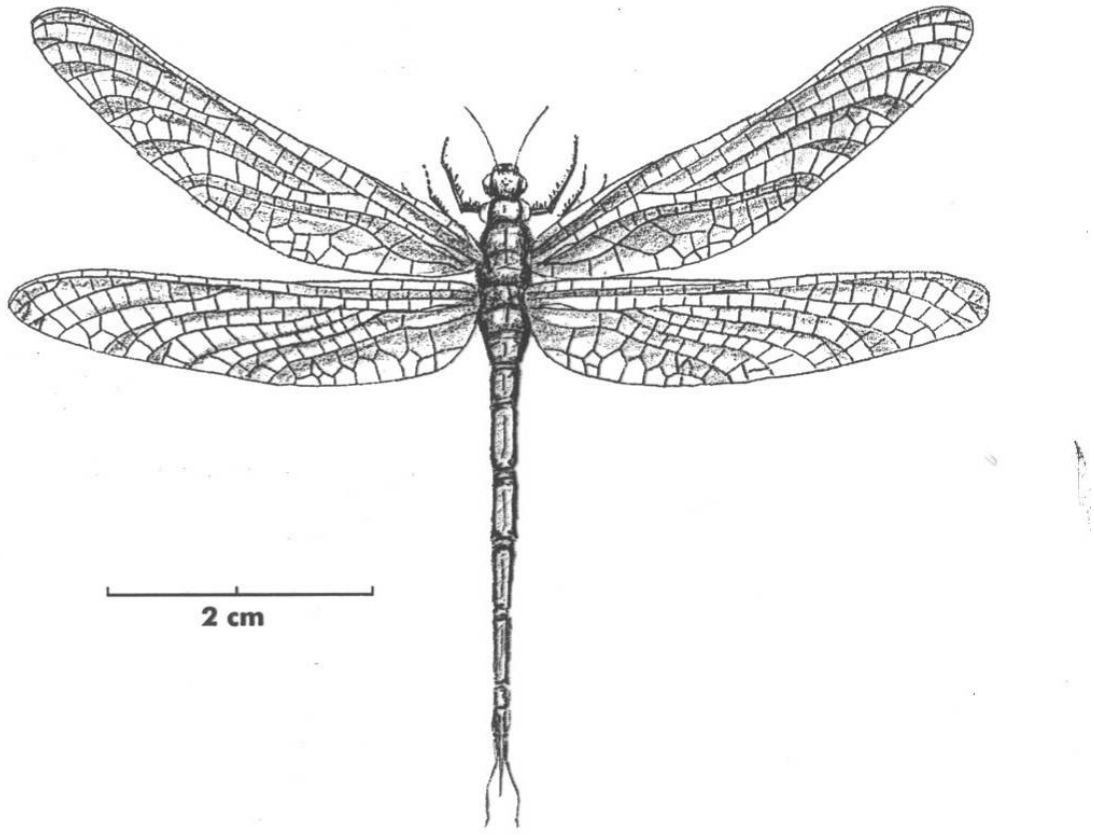


Abb. 13: Rekonstruktionszeichnung von W. Sippel von *Zessinella siope* Brauckmann 1988, Hagen-Vorhalle, 320 Mill. Jahre alt

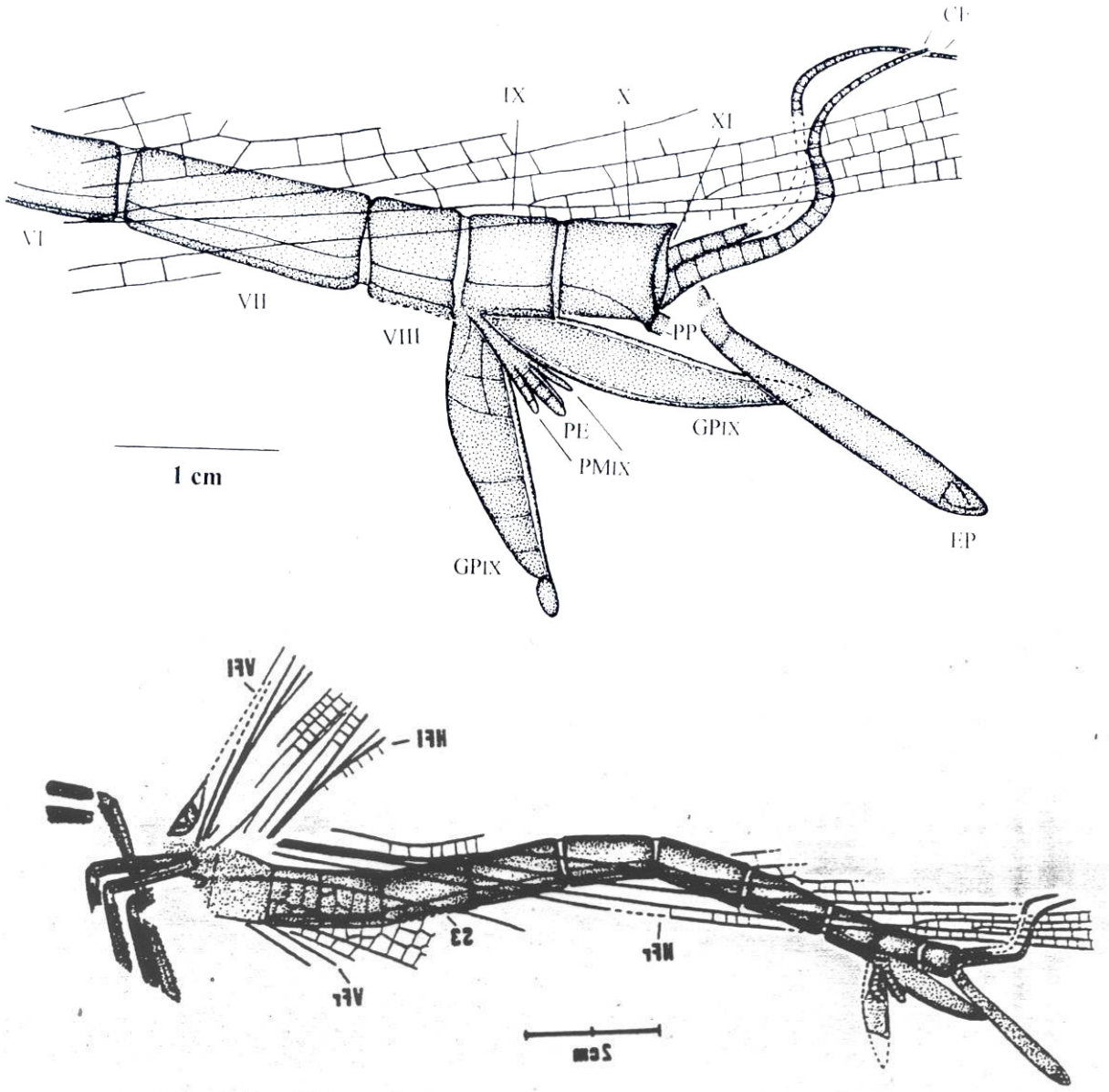


Abb. 14a, b: Abdominalstrukturen bei einem Männchen von *Namurotypus sippeli* (nach BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989 UND BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. ZESSIN, W., & E. GRÖNING (2001):

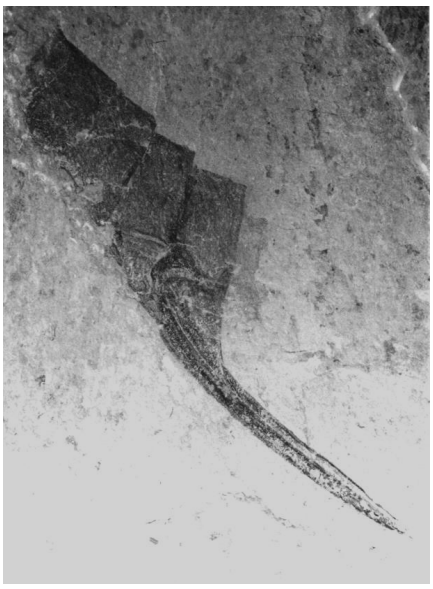
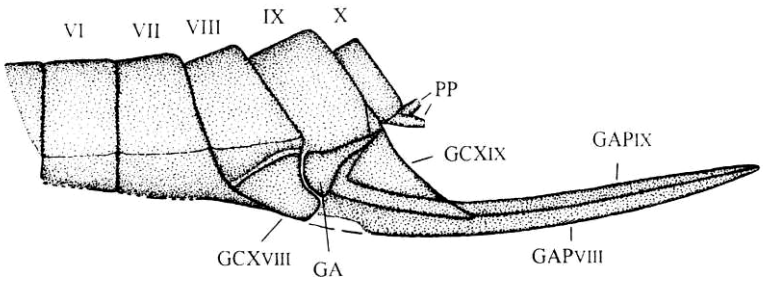


Abb. 15 und 16: Abdomenende eines Weibchens von *Erasipteroides valentini*, Ovipositor (nach BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. ZESSIN, W., & E. GRÖNING (2001))



Ein mir vorliegendes Foto von **Roy J. Beckemeyer** von TMM 1603TX5 des Texas Memorial Museum zeigt mutmaßlich ebenfalls einen zerbrochenen Ovipositor von 29 mm Länge aus dem Perm nahe Elmo von Kansas, Hamilton Quarry, Greenwood Co. KS.

Zwei andere riesenflüglige Urlibellen sind beispielsweise die aus dem Karbon (Westfalium) von Nordamerika stammend *Carpentertypus durhami*, beschrieben von F.M. Carpenter 1960 und später von ZESSIN (1983) in die neue Gattung (und Unterfamilie) *Carpentertypus* (Carpentertypinae) gesetzt. Und die Libelle *Stephanotypus schneideri* Zessin, 1983 aus dem Stephanium der Halleschen Mulde (ZESSIN, 2004).

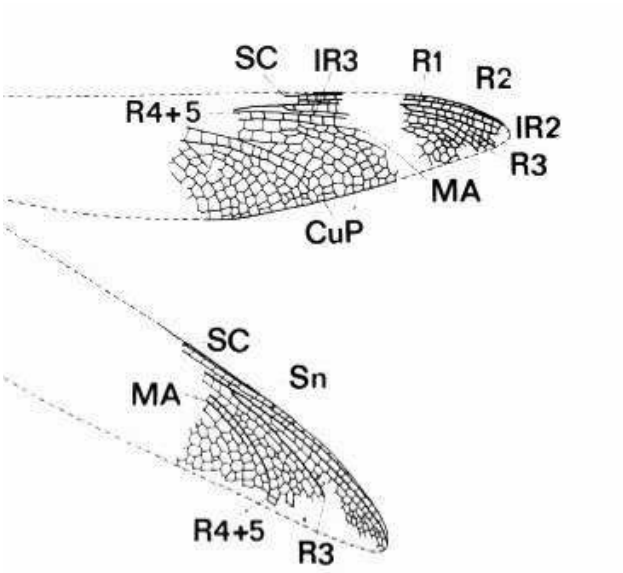


Abb. 17: *Carpentertypus durhami* (Carpenter 1960), Flügellänge gesamt ca. 17 cm, Westfalium A, Georgia, USA

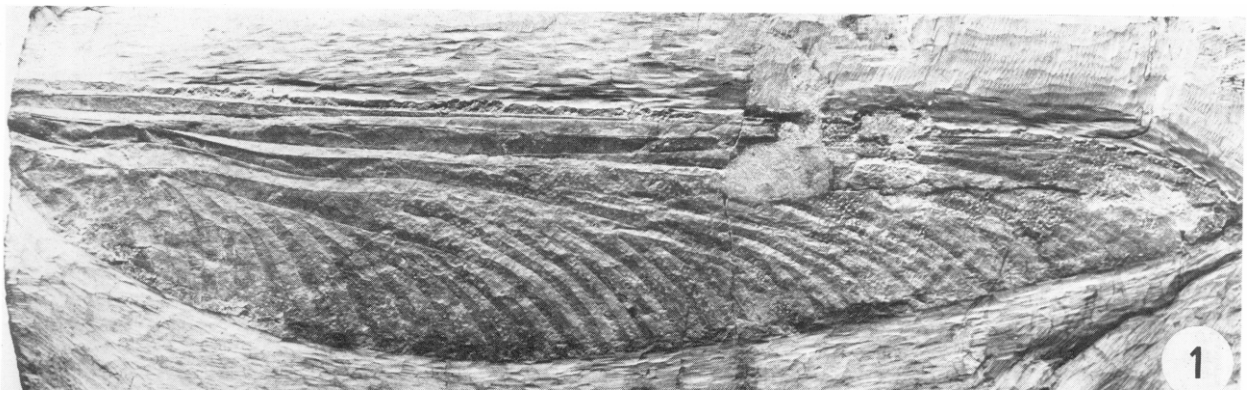


Abb. 18: Holotypus von *Stephanotypus schneideri* Zessin, 1983, Plötz bei Halle, Deutschland, 300 Mill. Jahre alt

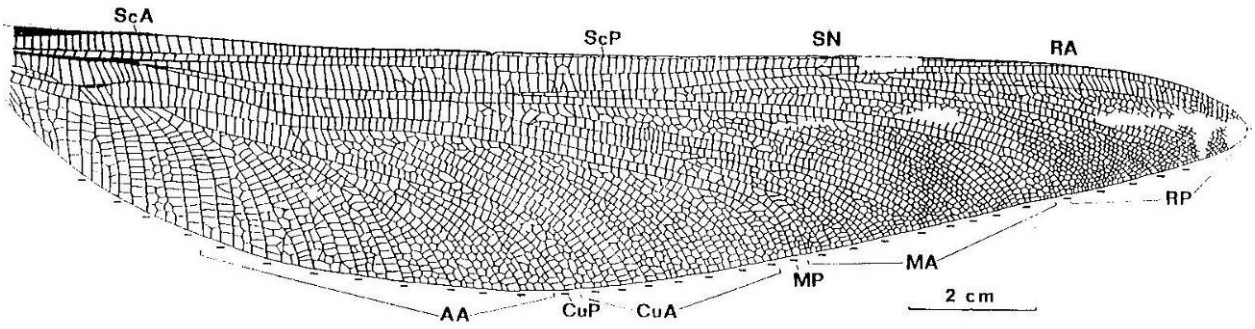


Abb. 19: Zeichnung des Vorderflügels von *Stephanotypus schneideri* (feinzelligste bekannte Meganeuride)

Diese fast einen halben Meter Flügelspannweite messende riesenflüglige Urlibelle (ZESSIN, 1983, 1990 und 1993, 2004) hatte am Vorderrand zwei die Flugfähigkeit verbessernde Strukturen ausgebildet, die sich möglicherweise auch bei anderen Meganeuriden finden lassen. Jeweils eine proximale und eine distale Einbuchtung des Vorderrandes im Vorderflügel machten den Flügel flexibler und damit wohl flugfähiger. Um dies herauszufinden, sind Untersuchungen am gut erhaltenen Material von Kansas und Frankreich zu machen. Für die Meganeuriden aus Kansas wird dies **Roy Beckemeyer,** Wichita, Kansas tun.

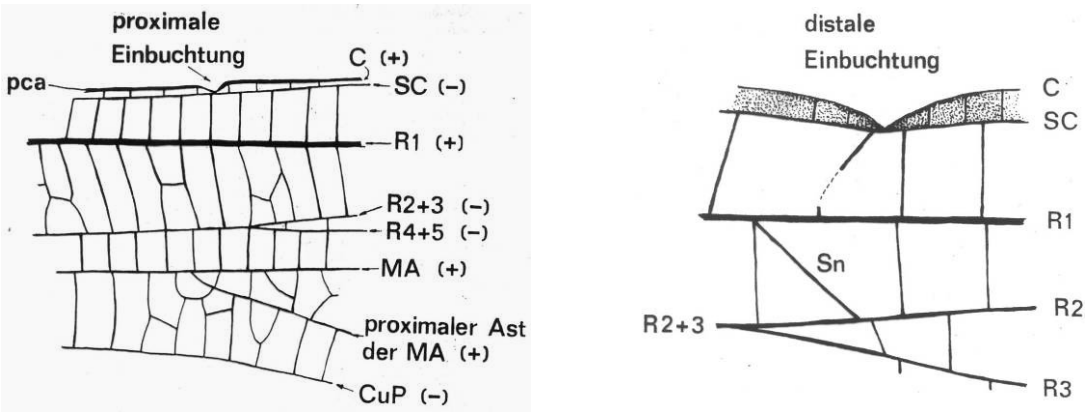


Abb. 20 Proximale und distale Einbuchtung im Vorderflügel von *Stephanotypus schneideri* Zessin, 1983, Plötz bei Halle, 300 Mill. Jahre alt, Mitteldeutschland

Mesozoische Libellen

Die riesenflügligen Urlibellen haben die Perm-Trias-Grenze offensichtlich nicht überschritte. Mit der Verringerung des Sauerstoffgehaltes der Luft seit dem Ende des Karbons waren die Voraussetzungen für solch ein Riesenwachstum wegen der Tracheenatmung nicht mehr gegeben. Andere, kleinere Arten (Protozygoptera) überschritten diese Grenze und entfalteten sich im Mesozoikum und das Gros der Libellen wurde durch neue Arten gebildet. Eine dieser neuen interessanten monophyletischen Gruppen, die ausschließlich auf das Mesozoikum beschränkt blieb, waren die Archizygoptera Handlirsch 1906, sensu Zessin, 1991, zu denen die Protomyrmeleontidae Handlirsch 1906 Europas mit z.B. den jurassischen Gattungen Protomyrmeleon Geinitz, 1887 (Abb. 21-22); Obotritagrion Zessin, 1991 (Abb. 24), Zirzipanagrion Zessin, 1991und Malmagrion, Handlirsch, 1906 gehören. Sie haben noch keine basale Abschlusszelle im Flügelgeäder und zeichnen sich durch einen eigenartigen Bau des Geäders im IR-Feld (Interradialfeld nach Zessin, 1987) aus (Synapomorphie).

In den fossilen Befunden aus dem Mesozoikum überwiegen die Anisozygoptera, die Schwestergruppe der heutigen sogenannten Großlibellen (Anisoptera). Von den Anisozygoptera sind in der rezenten Libellenfauna noch zwei Arten der Gattung Epiophlebia Asahina 1951 aus Japan (Abb. 23) und dem Himalaya bekannt.

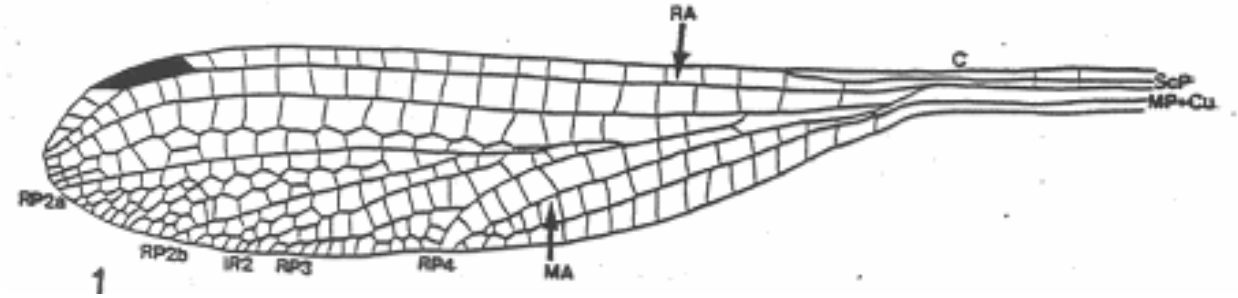


Abb. 21: *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887 (*P. bascharagensis* Nel & Henrotay, 1992), Bascharage, Luxemburg, Flügellänge ca. 18 mm (nach NEL, A. & HENROTAY, M. (1992))

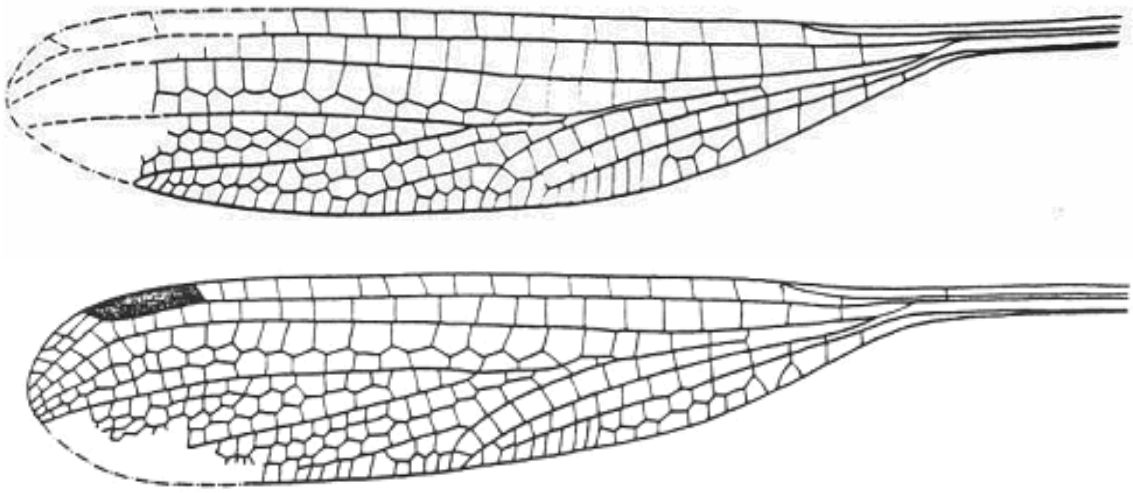


Abb. 22: *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887, Vorderflügel und Hinterflügel, Flügellänge ca. 20 mm, Lias epsilon, Dobbertin (nach ZESSIN, 1991)

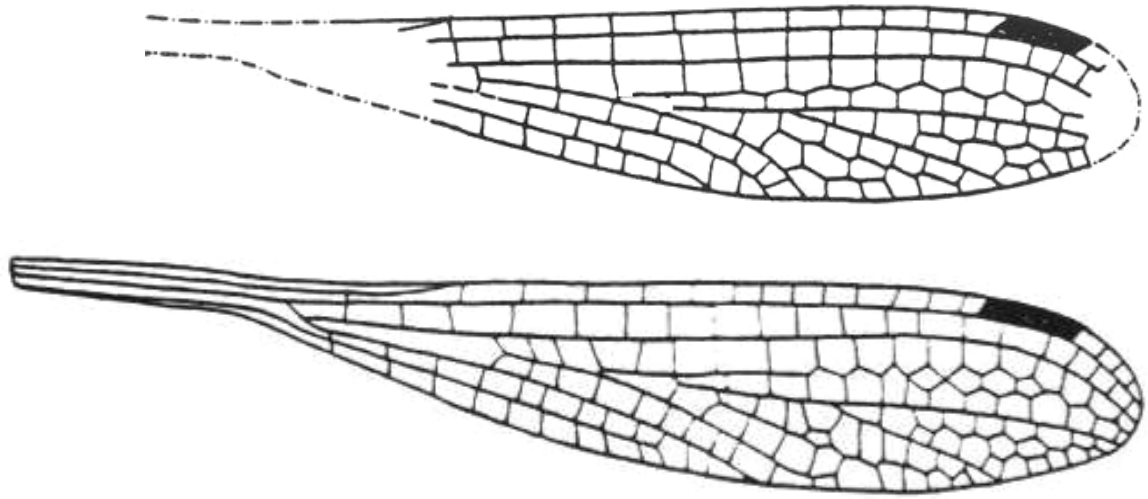


Abb. 23: *Obotritagrion petersi* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin, Vorder- und Hinterflügel, Flügellänge ca. 15 mm, (nach ZESSIN, 1991)

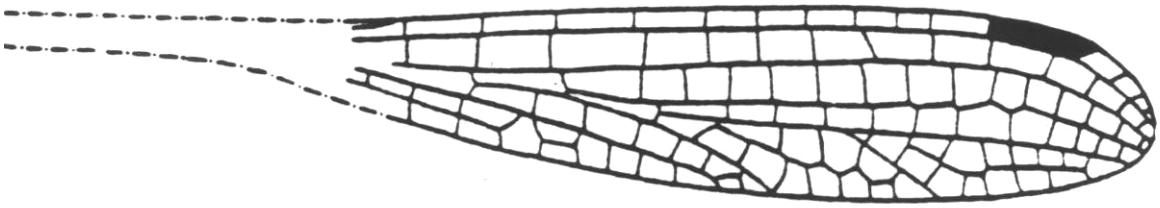


Abb. 24: *Paraobotritagrion tenuiformis* (Zessin, 1991), Lias epsilon, Dobbertin, Fragmentlänge 9,9 mm, Gesamtflügellänge ca. 14,2 mm, (nach ZESSIN, 1991)

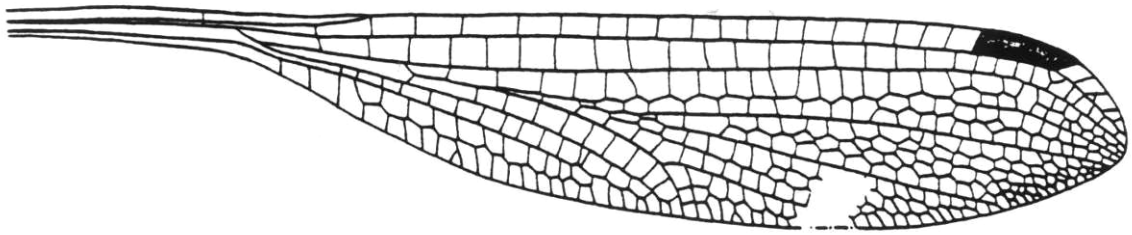


Abb. 25: *Zirzipanagrion quadriordinum* Zessin, 1991, Lias epsilon, Dobbertin, 20 mm lang (nach ZESSIN, 1991)

Eine Analyse der Gattungen dieser Gruppe wurde von ZESSIN (1991) und HENROTAY et al. (1997) versucht. Trotzdem bleiben eine Reihe von Fragen offen, was bei der Dünne der Materialdecke vielleicht auch nicht verwunderlich ist. Eine Sonderstellung mehr noch von Obotritagrion als von Zirzipanagrion ist nicht zu übersehen. NEL et al. (2005) errichten für den Flügel von *Obotritagrion tenuiformum* Zessin, 1991 eine neue Gattung *Paraobotritagrion*. Die Errichtung einer neuen Gattung für den Einzelfund hatte ich auch bei meiner Bearbeitung (Zessin, 1991) in Erwägung gezogen, zumal im rezenten Material entsprechende Differenzen in der Veneation insbesondere bei Zygoptera dies nahe legen. Ich hatte mich dann aber doch entschlossen, den Fund vorerst in der Gattung *Obotritagrion* zu belassen und weitere Funde abzuwarten. Die sind bisher nicht gekommen. Inzwischen hat sich das Protomyrmeleontiden-Material weltweit und von Trias bis Kreide vermehrt. So bleibt zu hoffen, dass sich bald mehr Klarheit in der Phylogenie dieser interessanten mesozoischen Gruppe ergeben wird.

Rezente Libellen

Die Libellen sind trotz ihres hohen Alters auch heute noch eine arten- und individuenreiche Ordnung innerhalb der Insekten. Sie sind perfekt an die Umwelt angepasst. Ihr Flugvermögen stell das der Säugetiere oder Vögel teilweise in den Schatten. Sie haben eine unwahrscheinlich erfolgreiche Evolution vollzogen.

Abb. 26: *Epiophlebia superstes* (Selys, 1889) Paarungsrad, Japan, Foto: R. Rudolph

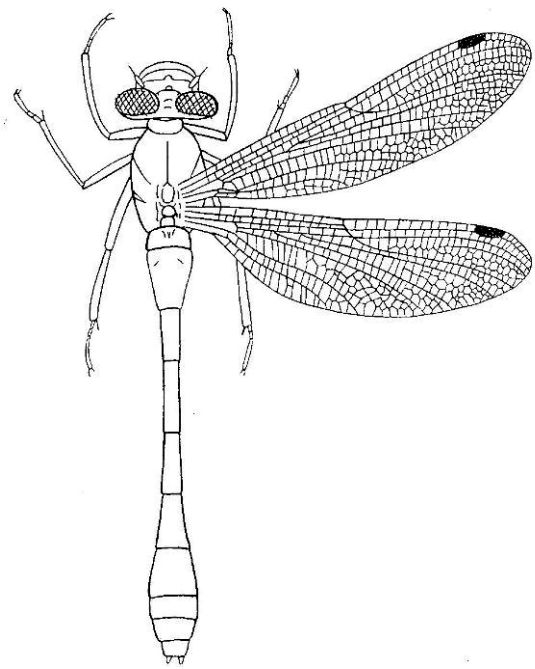


Abb. 27: *Epiophlebia superstes* (Selys, 1889)

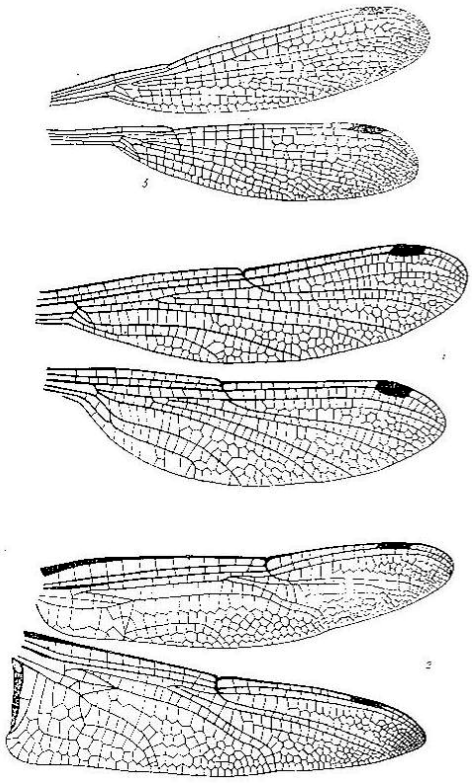


Abb. 28: Flügelvergleich: Zygoptera, Anisozygoptera und Anisoptera

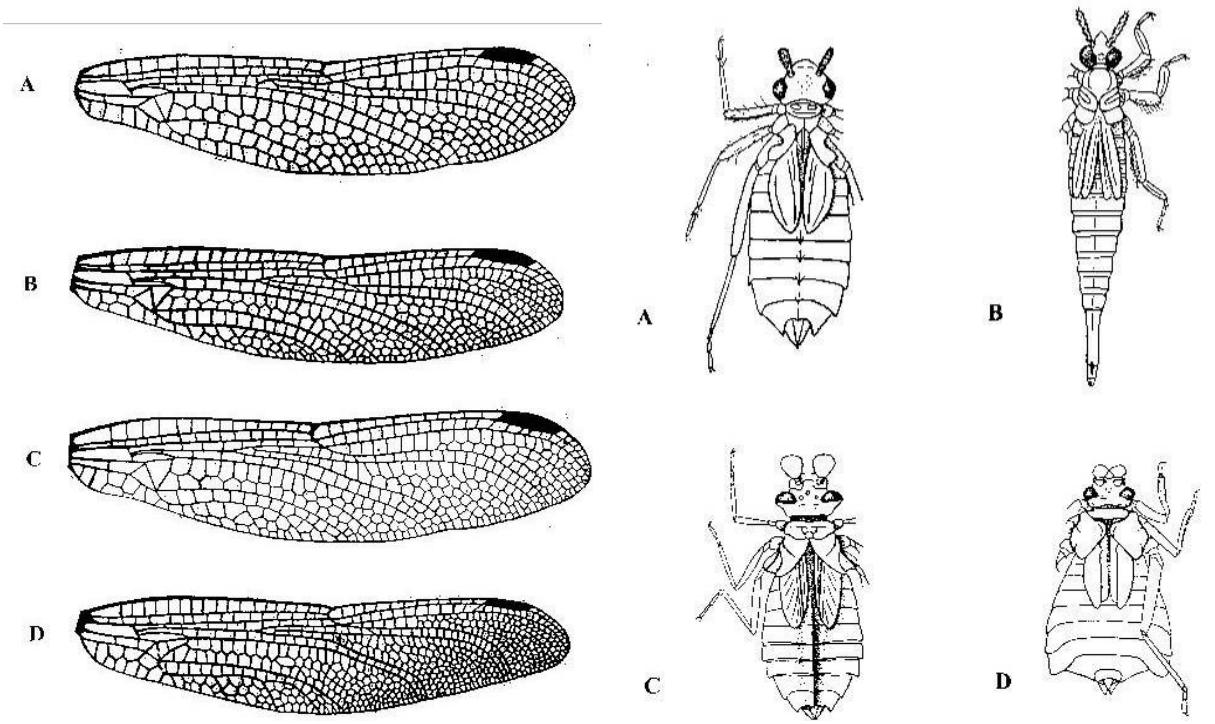
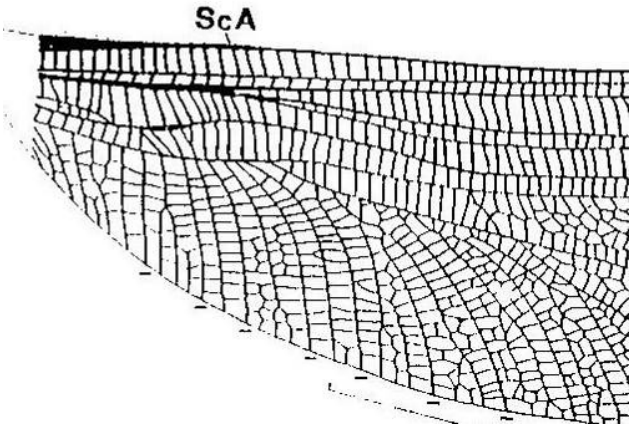


Abb. 29 a, b: (a) Vergleich der Vorderflügel und (b) Larven bei vier Gattungen der rezenten Gomphidae A Microgomphus Selys, 1857, B Macrogomphus Selys, 1857, C Lamelligomphus Fraser, 1922 und D Sieboldius Selys, 1854

Der Vergleich der hier vorgestellten vier Gattungen (Microgomphus, Macrogomphus, Lamelligomphus und Sieboldius) innerhalb rezenter Gomphidae zeigt, dass kleine Unterschiede im Flügelgeäder der Libellen große Unterschiede bei den Larven und damit große ökologische Unterschiede bedingen können. Fossil haben wir meist nur die Flügel zur Bestimmung vorliegen.



Bei der hervorragend gut erhaltenen oberkarbonischen Libelle *Stephanotypus schneideri* sind insbesondere die basalen Aderverläufe gut zu untersuchen. Die von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) gedeuteten Aderverläufe lassen sich an diesem Vorderflügel besonders gut erkennen. Damit gewinnen auch meine Deutungen (ZESSIN, 1983) insbesondere des Subcostal- und Costalbereiches rückblickend an Gewicht.

Abb. 30: Basaler Flügelbereich einer karbonischen Meganeuride (*Stephanotypus schneideri*)

Bei den paläozoischen Libellen dienen sigmoidal geschwungene Hauptlängsadern und schräge Queradern an den besonders durch Torsion (Verdrehung) beanspruchten basalen Flügelbereichen einer besseren Versteifung. Ein Pterostigma ist noch nicht ausgebildet, jedoch erfüllt eine entsprechende Bildung durch Verdickung der Flügelmembran in Apexnähe bei einigen Arten gleichen Zweck (Parallelentwicklung zum Pterostigma rezenter Libellen). Später wird der die gleiche Funktion durch Triangle, Supratriangle und Arculus sowie Pterostigma erreicht.

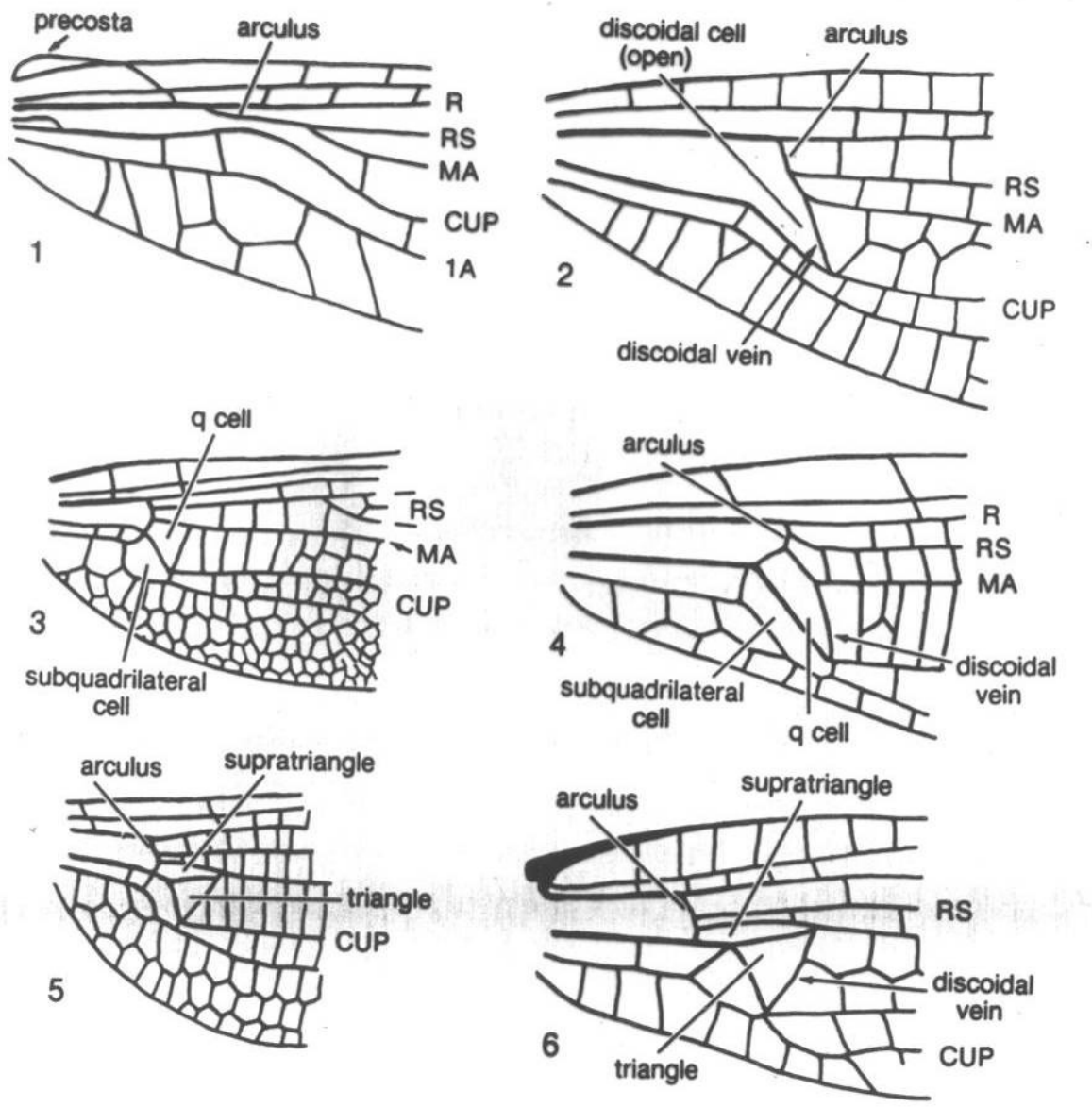


Abb. 31: Vergleich basaler Flügelbereiche bei einigen fossilen und rezenten Libellen
1: *Ditaxineura anomalostigma* Tillyard, 1926 (Protanisoptera, Perm); 2: *Tarsophlebia exima* (Hagen, 1862) (Anisozygoptera, Jura); 3: *Turanothemis nodalis* Pritykina, 1968 (Anisozygoptera, Jura); 4 und 5: *Heterophlebia buckmani* (Brodie, 1845)*i*, Vorder- und Hinterflügel (Anisizygoptera, Jura); 6: *Gomphus exilis* Selys, 1854 (Anisoptera, Rezent)

Zusammenfassung
•Die Libellen existieren seit mehr als 320 Millionen Jahren. Sie sind rezent mit etwa 4000 Arten bis auf die arktischen Bereiche überall vertreten. Einzigartig in der gesamten Tierwelt ist ihre sogenannte sekundäre Kopulation, bei der das Männchen eine „Tasche“ am zweiten und dritten Abdominalsegment mit Sperma füllt, von wo sich das Weibchen unter Bildung eines herzförmigen Paarungsrades das Sperma abholt.
Ihr Flugvermögen übertrifft teilweise das der Vögel und Säugetiere. Die basalen Bereiche des Flügelgeäders der Libellen sind für das Flugvermögen und die Determination sehr bedeutend und bezeugen die bemerkenswerten Etappen in der Evolution dieser monophyletischen Gruppe. Einige Rekonstruktionen von karbonischen Libellen (*Namurotypus sippeli* Brauckmann & Zessin, 1989; *Erasipteroides valentini* Brauckmann, 1985) und *Zessinella siope* Brauckmann, 1988) werden abgebildet. Das Geäder weiterer paläozoischer (*Carpentertypus durhami; Stephanotypus schneideri*), mesozoischer (*Protomyrmeleon brunonis; Obotritagrion petersi; Paraobotritagrion tenuiformis und Zirzipanagrion quadriordinum*)) und rezenter Libellen (*Epiophlebia superstes;* Microgomphus sp.; Macrogomphus sp.; Lamelligomphus sp. und Sieboldius sp.) sowie einige basale Flügelbereiche (*Stephanotypus schneideri* (Meganeuridae, Karbon); *Ditaxineura anomalostigma* (Protanisoptera, Perm); *Tarsophlebia exima* (Anisozygoptera, Jura); *Turanothemis nodalis* (Anisozygoptera, Jura); *Heterophlebia buckmani*, Vorder- und Hinterflügel (Anisizygoptera, Jura); *Gomphus exilis* (Anisoptera, Rezent) sowie Larven der rezenten Arten von *Microgomphus sp.; Macrogomphus sp.; Lamelligomphus sp.* und *Sieboldius sp.* werden

abgebildet. Kleine Unterschiede im Flügelgeäder können große Unterschiede in der larvalen und imaginalen Körperstruktur anzeigen.

Literatur

Bechly, G. (1996): The phylogenetic system of fossil and recent Odonatoptera, Internet website http://members.aol.com/odonatadat/phylogeny/bechly.htm

BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. ZESSIN, W., & E. GRÖNING (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany).- J. Zool. Syst. Evol. Research **39**: 209-226, 15 Fig., Berlin.

BRAUCKMANN, C. & ZESSIN, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata).– Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.) **36**(1-3): 177-215, Taf. 3-8. Berlin.

HENROTAY, M., NEL, A. & E.A. JARZEMBOWSKI (1997): New Protomyrmeleontid Damselflies from the Triassic of Australia and the Liassic of Luxembourg, with the description of Tillyardomyrmeleon petermilleri gen. Nov. & spec. nov. (Archizygoptera: Protomyrmeleontidae).- Odonatologica 26 (4): 395-404.

NEL, A. & HENROTAY, M. (1992): Les Protomyrmeleontidae (Odonatoptera, Odonata, Archizygoptera stat.rest.): Etat actuel des connaissances. - *Annls Paléont. (Vert.-Invert.)*, **78**(1): 1-47.

NEL, A., PETRULEVICIUS, J. F. & X. MARTINEZ-DECLOS (2005): New Mesozoic Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonatoptera: Archizygoptera) from Asia with a new phylogenetic analysis.- Journal of Systematic Palaeontology 3: 187-201, Cambridge University Press.

RIEK, E.F. & J. KUKALOVA-PECK (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based up on early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings.- Can. Journ. Of Zoology 62: 1150-1166.

ZESSIN, W., BECHLY, G., BRAUCKMANN, C. & E. GRÖNING (2001): Some new results concerning the morphology of the oldest dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany).- Abstracts of Paper. The Fifteenth International Symposium of Odonatology. Societas Internationalis Odonatologica (S.I.O.), Novosibirsk, Russia July 9-19, 2001: 18-19, Novosibirsk.

ZESSIN, W. (1983): Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Familie Meganeuridae (Odonata) unter Einbeziehung eines Neufundes aus dem Stefan C der Halleschen Mulde (DDR). – Freiberger Forschungsheft (C), **384**: 58-76.

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. (1989): Neue Meganeuridae (Odonata) im Oberkarbon Mitteleuropas.- Verhandlungen IX. SIEEC Gotha 1986: 383-385. 1 Abb., Dresden.

ZESSIN, W. (1990): Die Suche nach fossilen Insekten.- Rudolstädter Naturhistorische Schriften **3**: 33-42. 11 Abb. Rudolstadt.

ZESSIN, W. (1991): Die Phylogenie der Protomyrmeleontidae unter Einbeziehung neuer oberliassischer Funde (Odonata: Archizygoptera sens. Nov.).- Odonatologica 20 (1): 97-126.

ZESSIN, W. (1993): The oldest known giant dragonflies (Odonata, Meganisoptera). – Abstracts of the 12th International Symposium of Odonatology, Osaka, Aug. 1-11, **1993**: 21-22.

ZESSIN, W. (1995): Secondary copulation in Odonata, a phylogenetic Approach.- Abstract booklet, XIII Int. Symp. Odonatology Essen, 20. - 25. 08. 95: 58.

ZESSIN, W. (2004): Wie ich die Urlibelle *Stephanotypus schneideri* fand.- Virgo, Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg, **7**, 1: 10 S., 12 Abb., Schwerin.

ZESSIN, W. (2005): Eindrücke vom XVI Internationalen Symposium der Odonatologie (S.I.O.).- Virgo, Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg 8, 1: 7-21, 6 Taf., Schwerin.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Zessin, Waldschulweg 1, 19061 Schwerin