

SYSTEMATISCHE STELLUNG DER GATTUNG *SIEBLOSIA* HANDLIRSCH, 1906 (ZYGOPTERA, LESTINOIDEA: *SIEBLOSIIDAE*)*

CHR. FISCHER

Schulweg 1, D-238 Schleswig, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 11. Juni 1974 / Angenommen am 5. August 1974

SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS *SIEBLOSIA* HANDLIRSCH, 1906 (ZYGOPTERA, LESTINOIDEA: *SIEBLOSIIDAE*). A detailed description of the Oligocene genus *Sieblisia*, adapted from Hagen's description of the type specimen, is given because no material of this remarkable enigmatic genus is available. Possible mistakes in the drawings given by Hagen are discussed and figured. The nearest relative known is the genus *Oligolestes* Schm., also of Oligocene deposits. Similarities and differences between both genera are pointed out. *Oligolestes* is ranked among the *Sieblosiidae*, which family is removed from the Anisozygoptera and included in the Lestinoidea (sensu Fraser). Hypotheses about functional adaptations in the wings of this group and other dragonflies are developed. Illustrations show the complete possible wing venation of *Sieblisia* (schematized) and the true wing nervation of *Oligolestes*.

EINFÜHRUNG

Im Jahre 1858 beschrieb H.A. HAGEN eine sehr eigenartige fossile Odonatenform als *Heterophlebia jucunda*. HANDLIRSCH (1906) stellte eigens für diese in Sieblos, Hessen, gefundene Art ein neues Genus, *Sieblisia*, und eine neue Familie *Sieblosiidae* auf, die er zu den Anisozygopteren rechnet. Tatsächlich weicht diese Form von allen damals als *Heterophlebia* Westwood zusammengefassten Gattungen in morphologischer Hinsicht sehr deutlich ab. *Sieblisia* zeichnet sich durch einen von diesen Formen völlig abweichenden Längsaderverlauf

*Herrn C. LUNAU, Lübeck, in Verehrung nachträglich zu seinem 80. Geburtstage gewidmet.

aus. HANDLIRSCH gibt in seinem grossen Werk (1906-08), in dem die Gattung und Familie von ihm aufgestellt wird, keine eigentliche Beschreibung der neuen Taxa, er führt nur (S. 896) die von *Heterophlebia* (hier jedoch s. str.) abweichende Lage des Nodus an und sagt: "... auch sonst finden sich zahlreiche Unterschiede, welche die Errichtung einer neuen Gattung und Familie gerechtfertigt erscheinen lassen." Hervorgehoben wird von ihm noch, dass diese Form Beziehungen zu den Zygoteren aufweise, während die echten *Heterophlebia*-Vertreter "zu den Gomphiden, also zu den Anisopteren hinüberleiten." Er übersieht dabei den Umstand, dass auf Grund dieser zahlreichen Differenzen eine Einordnung bei den Anisozygotera, die unter Einbeziehung der vielen angeblich dorthin gehörigen fossilen (mesozoischen) Formen eine paraphyletische und heterogene Gruppe darstellen, nicht in Frage kommen kann.

Erwähnt wird *Sieblisia* auch in HANDLIRSCH (1925). Es wird dort eine schematisierte Abbildung des Tieres gegeben, die offenbar nach Hagens veröffentlichten Zeichnungen angefertigt wurde. Handlirschs Abbildung wird wiederum von RODENDORF (1962) übernommen. ASAHINA (1954, S. 135) erwähnt ebenfalls dieses Genus, von dem er sagt, dass es "might also belong to the true Zygotera", was sicher richtig ist. Ob die Zygoteren eine monophyletische Verwandtschaftsgruppe darstellen oder nicht, ist nach dem bei HENNIG (1969) Gesagten nicht gesichert.

MATERIAL

Das einzige bekannte Exemplar der Gattung *Sieblisia* muss als verschollen oder zerstört gelten. In der Sammlung des Institutes für Paläontologie, Würzburg, ist nach Mitteilung von Herrn Dr. J. Gandl (*in litt*) der *Sieblisia*-Typus nicht enthalten, während er im Fossilkatalog des betreffenden Institutes unter "*Heterophlebia jucunda*" und der Nummer 1127 aufgeführt ist. Weiterhin schreibt Dr. Gandl: "Unter unseren Originalen aus Sieblis gibt es nur ein Stück mit dieser Nummer (diese ist aufgeklebt), zu dem allerdings das sonst übliche Etikett mit der Beschriftung fehlt. Statt dessen liegt nur ein loser Zettel bei, auf dem nochmals "1127" vermerkt ist." Erwähnt sei, dass auf der genannten Platte keine Andeutung eines Fossils (mehr?) zu erkennen ist. Eine fossile (1859 beschriebene) Gomphide vom gleichen Fundort und aus dieser Sammlung untersuchte ich kürzlich. Dieses Tier hat ausserordentlich gelitten, so dass die Annahme, der *Sieblisia*-Typus sei zerstört, fundiert erscheint. Aus dem Grunde erfolgt die Beschreibung nach den 1858 veröffentlichten Angaben und Abbildungen HAGENS.

Für den Vergleich mit rezenten Formen erwiesen sich die Abbildungen der Arbeiten von FRASER (1944, 1957), MUNZ (1919), NEEDHAM (1903) und SCHMIDT (1964) neben eigenem Material als nützlich. So lagen an Vertretern der Lestinoidea (*Perilestidae*, *Chlorolestidae*, *Lestidae*) Abbildungen bzw. Mate-

rial folgender Genera vor: *Perilestes* Hagen, *Perissolestes* Kennedy, *Nubiolestes* Fraser (= *Eolestes* Schmidt, 1943, nom. praeocc.), *Chorismagrion* Morton, *Sinolestes* Needham, *Synlestes* Selys, *Euchlorolestes* Kennedy, *Megalestes* Selys, *Sympecma* Burmeister, *Indolestes* Fraser, *Austrolestes* Tillyard, *Chalcolestes* Kennedy, *Archilestes* Selys und *Lestes* Leach. Ausserdem waren mir die Bestimmungsschlüssel zu den Genera in FRASER (1957), MUNZ (1919) und CHAO (1947) von Nutzen, ferner auch LIEFTINCK (1939).

BESCHREIBUNG DES FOSSILS

Es handelt sich bei den von HAGEN (1858) veröffentlichten Abbildungen um Bleistiftzeichnungen, in denen einige Merkmale des Geäders anscheinend bewusst undeutlich wiedergegeben wurden. Dies trifft in besonderem Masse für die Queradern zu. Deshalb konnten diese in Abbildung 1a der vorliegenden Arbeit nicht genau in der Anordnung dargestellt werden, wie sie bei dem einzig gefundenen Individuum tatsächlich vorhanden gewesen sein mögen. Mir scheint es trotzdem durchaus sinnvoll zu sein, in diesem Falle eine Wiedergabe der Queradern zu versuchen (Abb. 1a), da es sich nicht um eine eigentliche Rekonstruktion, sondern um eine schematisierte, etwas veränderte Übernahme bereits veröffentlichter Abbildungen handelt. Die Zeichnungen 1 b-f wurden unverändert von Hagen übernommen, allerdings umgezeichnet. Diese stellen die unsiche-

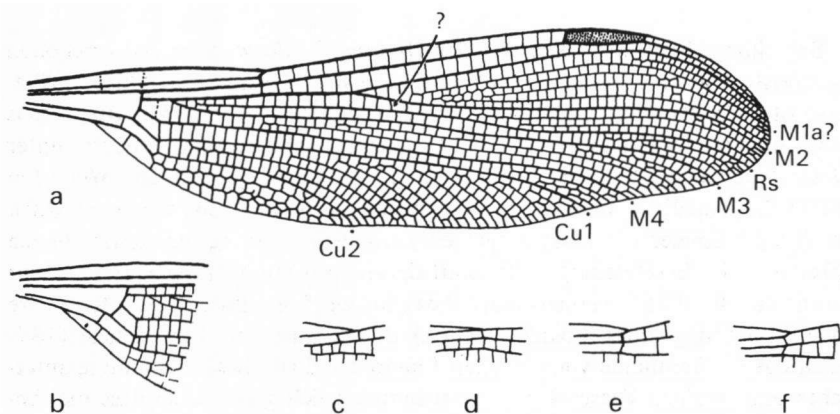


Abb. 1. *Sieblosia jucunda* (Hagen): (a) Wahrscheinlicher Aderverlauf des Vorderflügels, schematisiert in Anlehnung an die Beschreibung und die Abbildungen HAGENs (1858). Der Pfeil deutet auf die Stelle, wo die nicht überlieferte systematisch wichtige Schrägader ausgebildet sein müsste; – (b-f) Flügelpartien unverändert nach Hagens Abbildungen umgezeichnet, b Basis der Vorderflügels, c-f Regionen um den Nodus, c, d rechte Flügel, e, f linke Flügel, diese seitenverkehrt gezeichnet. Die Abbildungen b-f demonstrieren deutlich die Schwächen in Hagens zeichnerischen Darstellungen. Gleicher Massstab. Flügelänge 35 mm.

ren Partien des *Sieblosia*-Flügels dar, welche in Abbildung 1a so wiedergegeben wurden, wie es den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen dürfte. Unsicher ist jedoch insbesondere die Form der Flügelbasis.

Am besten erhalten war ein Vorderflügel des Tieres. Auch ein Hinterflügel war fast vollständig konserviert, leider jedoch ohne Basis. Er zeigte, nach den Hagenschen Abbildungen zu urteilen, keine deutlichen Unterschiede zum Vorderflügel, war jedoch vielleicht etwas breiter als dieser. Folgende Beschreibung bezieht sich auf den Vorderflügel, unter Verwendung der Comstock-Needham-schen Terminologie des Geäders.

Relativ grosse, deutlich kurz gestielte Flügel mit sehr dichter, aus vorwiegend viereckigen Zellen bestehender Aderung. Stielung proximal des Analcrossings (Ac, Querader zwischen Cu und A, proximal des Flügelvierecks) einsetzend. Viele Schaltsektoren. Diskoidalzelle (Flügelviereck) kurz, trapezförmig, ohne Queradern. Pterostigma (Pt) etwa sechs mal so lang wie breit, wahrscheinlich ohne Stützzader, sehr weit von der Flügelspitze entfernt. M2 ziemlich weit distal vom Nodus (N), desgleichen M1a(?). Letztere Ader dicht unter M1 bis zur Flügelspitze, erst distal vom Pt zwei Zellreihen dazwischen. Zwischen M1a(?) und M2 zwei bis drei Schaltsektoren, einer davon nicht bis zur Flügelspitze laufend. M2 und Rs erst nur durch eine Zellreihe getrennt, distal weiter voneinander entfernt und zwei Schaltsektoren dazwischen. Rs und M3 nahe beieinander, weit proximal vom N entspringend. Fast in ihrem gesamten, leicht geschwungenen Verlauf nur durch eine Zellreihe getrennt und nahe beieinander, erst in Höhe des Pt divergierend unter Bildung zweier kurzer Schaltadern. M3 und M4 vor dem N ein kurzes Stück nur durch eine Zellreihe getrennt, dann eine längere Strecke durch zwei Schaltadern von einander geschieden, weiter distal noch stärker divergierend. M4 und Cu1 fast in ihrem gesamten Verlauf dicht beieinander und nur durch eine Zellreihe getrennt, kurz vor ihrem Einmünden in den Flügelhinterrand soweit divergierend, dass ungefähr vier Zellreihen bzw. drei Schaltadern dazwischen liegen. Cu2 noch in der proximale Hälfte des Flügels in die Hinterrandader einmündend, zwischen letzterer und Cu1 ungefähr 12 Schaltadern.

HAGEN (1858) sagt, dass die Flügelbasis bis zum Arculus gestielt sei, was nach seinen Abbildungen aber nicht zutrifft. Er hat ganz offensichtlich seine Zeichnungen nicht durch Messungen überprüft. Auf das Zeichnen der Queradern, besonders das der Adernetze fünf- und sechseckiger Zellen (bei *Sieblosia* im Analfeld), hat Hagen nicht viel Mühe aufgewendet; ferner sind seine Darstellungen der Nodi (cf. Abb. 1 c-f dieser Arbeit) und der Diskoidalzellen z. T. ungenau, was sich u. a. in einer verschiedenen Wiedergabe beider Körperseiten äussert.

HAGEN (1858) geht auch auf die Morphologie des übrigen Körpers von *Sieblosia* ein. Erhalten waren Kopf, Thorax und das Abdomen bis einschliesslich zum siebenten Segment. Das Tier ist während des Fossilisationsvorganges stark

gequetscht worden, wodurch die Körperteile und ausserdem die Flügelbasen recht bedeutend deformiert sein dürften, was auch Hagen betont. Wahrscheinlich war die Faltung des Flügelgeäders nicht erhalten, wie es für andere Odonatenfossilien dieser Fundstelle zutrifft. Hagen berichtet über den Kopf, den Thorax und das Abdomen recht viele Einzelheiten, auf die aber nicht ausführlich eingegangen werden soll, da sie an Hand seiner Abbildungen nicht nachprüfbar sind. Gesagt werden kann nur, dass der Körper einen sehr zygoterenhaften Eindruck macht. So ist das Abdomen (trotz Quetschung) lang und zylindrisch. Vom Thorax schreibt Hagen selbst: "Die ganze Anlage des offenbar nicht sehr kräftigen Thoraxes ist wie bei *Calopteryx*." Sollte tatsächlich eine Interpleuralnaht komplett wie bei *Calopteryx* ausgebildet gewesen sein, wäre die als Plesiomorphie ein Merkmal, welches den äusserst bemerkenswerten Charakter dieses Fossils noch besonders unterstreichen würde. Denn komplette Interpleuralnähte des Thorax sind unter den rezenten Libellen nur bei den *Polythoridae*, *Calopterygidae* und einem Teil der *Epallagidae* ausgebildet (ASAHINA, 1957). Bemerkenswert erscheint der Kopf des Fossils nach Hagens Abbildung. Er macht keinen zygoterenähnlich verbreiterten Eindruck, andererseits scheint die Frons nicht wie bei *Epiophlebia* Calvert und den rezenten Anisopteren aufgebläht gewesen zu sein.

SYSTEMATISCHE STELLUNG

Hagen erwägt eine Verwandtschaft mit *Hyponeura* Selys, einem neotropischen Genus, welches als Coenagrionide nichts mit unserer Form zu tun hat. Keine rezente Odonate weist ein Geäder auf, das mit dem von *Sieblisia* näher übereinstimmt. Statt dessen ähnelt *Oligolestes* Schmidt aus dem Mitteloligozän von Rott im Siebengebirge der *Sieblisia* im Längsaderverlauf ganz beträchtlich. Der Vorderflügel (?) des *Oligolestes grandis* (Statz) ist komplett bekannt (Abb. 2), SCHMIDT (1958) gibt eine gute Zeichnung des Geäders, welche zum Vergleich ausreicht, da sie mit der ebenfalls in der Veröffentlichung Schmidts enthaltenen Fotografie übereinstimmt.

Oligolestes wird von SCHMIDT (1958) zu den *Lestidae* gestellt, auf Grund des Vorhandenseins einer schiefen Querader zwischen M2 und Rs, einem Merkmal, das nur den "höheren Lestiden" (die meisten Lestinoidea), den Anisozygopteren und den Anisopteren zukommt.

Sieblisia stimmt mit *Oligolestes* in den folgenden Merkmalen überein: Geäder dicht, mit vielen Schaltsektoren (zusätzlich ausgebildete Längsadern, die zugleich kräftige Falten darstellen). Letztere besonders zwischen M1a(?) und M2 (zwei bis drei lange), zwischen M2 und Rs (zwei lange und eventuell ein bis zwei deutlich kürzere), zwischen Rs und M3 (zwei kurze), zwischen M3 und M4 (zwei z. T. sehr lange und einige kurze Schaltadern) und zwischen Cu1 und Cu2 (etwa zehn). Stielung der Flügel deutlich proximal von Ac einsetzend. Ursprung

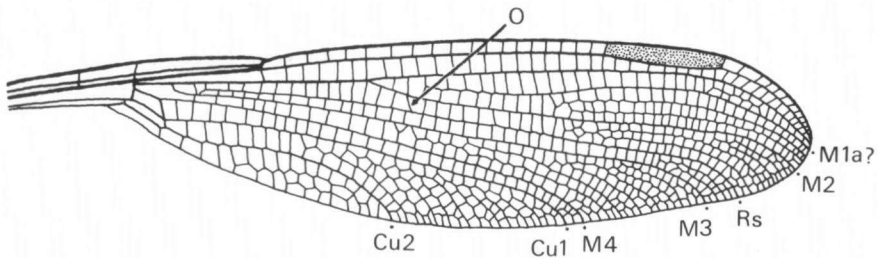


Abb. 2. *Oligolestes grandis* (Statz). Rekonstruktion des Vorderflügels (?), Holotypus. Der Stiel des Flügels ist bei diesem Typusexemplar nicht erhalten, jedoch nach anderen Stücken des gleichen Fundortes ergänzt. O: Lestiden-Schrägader. Nach SCHMIDT (1958) umgezeichnet, geringfügig verändert. Flügellänge 39 mm.

von Rs und M3 weit proximal des N, Arculus nicht oder kaum gebrochen, Diskoidalzelle kurz, trapezförmig, ungeadert. Rs und M3 sowie M4 und Cu1 dicht beieinander, in ihrem gesamten oder fast ihrem gesamten Verlauf nur durch eine Zellreihe getrennt. M1a(?) nahe unter M1 verlaufend, erst unter dem Pt oder distal davon zwei Zellreihen dazwischen. Subnodus (Sn) vertikal, also nicht als Schrägader ausgebildet.

Unterschiede zwischen *Sieblisia* und *Oligolestes* bestehen in folgenden Punkten. Allgemein dichteres Geäder bei *Sieblisia*, verschiedene Form der Flügelspitze, unterschiedliche Lage und Grösse des Pt. Besonders auffallend sind Verschiedenheiten in der Form der Flügelbasis, die gut beim Vergleich der Arculi beider Genera zu erkennen sind. Möglicherweise sind diese Unterschiede nur durch die wahrscheinliche Verformung der *Sieblisia*-Flügelbasis hervorgerufen worden. Antenodalqueradern sowie die Schrägader zwischen M2 und Rs (Abb. 1a:?) sind bei *Sieblisia* nicht überliefert. Offenbar bestehen jedoch auch deutliche Unterschiede im Längsaderverlauf zwischen beiden Gattungen, die sich nur z. T. auf das dichtere Geäder bei *Sieblisia* zurückführen lassen. So sind Cu2 und Cu1 sowie Cu1 und M4 am Hinterrand der Flügel bei *Sieblisia* weiter voneinander entfernt als es bei *Oligolestes* der Fall ist. Besonders bemerkenswert ist nun, dass bei M2 und Rs das Umgekehrte der Fall ist. Der Raum zwischen diesen beiden Längsadern divergiert bei *Oligolestes* deutlich zum Flügelhinterrand hin, während diese bei *Sieblisia* parallel verlaufen. Die genannten Merkmale des Aderverlaufs können zweifellos als zutreffend bezeichnet werden, da sie in den drei Hagenschen Zeichnungen sowie andererseits in den beiden Abbildungen SCHMIDTs (1958) völlig übereinstimmen.

In Hagens Abbildung 1 ist noch ein Merkmal enthalten, welches im Falle der Richtigkeit seiner Zeichnung einen weiteren deutlichen Unterschied gegen *Oligolestes* abgeben würde. Es sind dort nämlich in zwei von den vier komplett dargestellten Basalteilen der Flügel zahlreiche Queradern (ungefähr zehn) im

Feld zwischen dem obersten Arculus-Abschnitt und dem Subnodus, das oben vom Radius begrenzt wird, enthalten. In meiner Abbildung 1a habe ich zwei Antenodalqueradern punktiert, die nicht überliefert sind. Odonaten ohne Antenodalqueradern sind nicht bekannt, ihre Mindestzahl ist im Normalfall zwei. Queradern im genannten Feld zwischen Arculus und Subnodus finden sich meines Wissens innerhalb der Odonaten nur bei Formen, die mehr als zwei Antenodalqueradern aufweisen. Es ist demzufolge nicht sicher, wie viele Antenodalqueradern *Sieblisia* tatsächlich besass. Auch eine deutliche Differenz der Antenodalqueradern-Anzahl zwischen *Oligolestes* und oben genannter Gattung dürfte in Anbetracht der vielen Übereinstimmungen trotzdem kaum gegen eine Verwandtschaft beider Genera sprechen. Sie liesse sich zwanglos auf das allgemein dichtere Geäder bei *Sieblisia* gegenüber *Oligolestes* zurückführen. Andererseits ist keineswegs sicher, dass Queradern im oben erwähnten Feld bei *Sieblisia* tatsächlich vorhanden waren, zumal Hagen sie, wie schon gesagt, nur in einem Teil der Flügel darstellt.

In der Grösse stimmen die Vertreter beider Gattungen ungefähr überein. Die Flügellänge von *Sieblisia* betrug 35 mm, während die von *Oligolestes* mit 39 mm (SCHMIDT, 1958) angegeben wird, so dass die engmaschigere Aderung der *Sieblisia* nicht etwa durch grössere Flügel zu erklären ist. Besonders dichtes Geäder findet sich unter den rezenten Odonaten meinen Beobachtungen zufolge vor allem bei Tieren mit gefärbten Flügeln, oft verbunden mit Sexualdimorphismus der Flügel, so besonders bei Calopterygiden, aber auch bei Libelluliden wie *Neurothemis* Brauer. Der Metallglanz der Flügel von *Calopteryx*-♂ erklärt sich nur durch die metallisch gefärbten bzw. auf besondere Weise strukturierten Adern, während die Flügelmembran verdunkelt ist. Vor dem dunklen Hintergrund fallen die optischen Reflexe der Adern besser auf als in Verbindung mit einer farblosen oder schwach getönten Membran. Vielleicht existierte bei *Sieblisia* eine ähnlich intensive Flügelfärbung.

Die genannten, z. T. recht komplexen Übereinstimmungen zwischen *Sieblisia* und *Oligolestes*, insbesondere der paarweise Verlauf der Hauptlängsadern (Rs und M3) sowie M4 und Cu1) in den sonst dicht geaderten Flügeln stehen in dieser Kombination so einzigartig im System der Odonaten dar, dass hier an die Möglichkeit einer Konvergenz nicht zu denken ist. Im Längsaderverlauf am ehesten übereinstimmend unter den rezenten Formen ist *Megalestes*, eine auf die orientalische Region beschränkte Gattung, die in der Morphologie des Geäders nahezu einen Übergang von den *Chlorolestidae* zu den *Lestidae* (sensu FRASER, 1957) darstellt. *Megalestes* hat jedoch ein relativ weitmaschiges Geäder ohne deutliche Schaltsektoren. Weitere Unterschiede dieser Gattung zu *Sieblisia*/*Oligolestes* sind die viel schmäleren Flügel, der parallele Verlauf von Cu1 und Cu2, die nur durch eine Zellreihe getrennt sind, sowie der fast parallele Verlauf von Cu2 mit dem Flügelhinterrand. Ob tatsächlich eine nähere Verwandtschaft der rezenten Gattung mit den beiden fossilen vorliegt, ist m. E. nicht sicher.

Erwähnt sei an dieser Stelle noch der eozäne *Eolestes syntheticus* Cockerell, 1940 (FRASER, 1945), der in gewisser Hinsicht einen Übergang zwischen *Megalestes* einerseits und *Oligolestes*/*Sieblisia* andererseits bildet. Bei *Eolestes* sind die Flügel breiter als die von *Megalestes*, weisen aber trotzdem keine deutlichen Schaltsektoren auf, wenn FRASERs (1945) Abbildung richtig ist. M4 verläuft bei *Eolestes* Cock. jedoch nicht geradlinig, sondern deutlich zickzackförmig, wie es rezent bei den *Lestinae* und *Sympecmatinae* anzutreffen ist. (Es muss statt "*Eolestes syntheticus*" [cf. FRASER, 1945] "*syntheticus*" heissen, da das griechische Substantiv *lestés* Maskulinum ist).

Der schon hervorgehobene Längsaderverlauf der Gattungen *Sieblisia* und *Oligolestes* in Verbindung mit der eigenartigen Verteilung der Schaltadern kann gemäss dem folgenden als Synapomorphie der beiden Gattungen aufgefasst werden. Zwei nahe beieinander verlaufende Längsadern (eine Konvex- und eine Konkavader), im Falle von *Oligolestes* und *Sieblisia* Rs (+) / M3 (-) und M4 (+) / Cu1 (-), haben eine besonders festigende Funktion, weil die dadurch nahe beieinander liegenden Kanten, die von den Adern gebildet werden, dann relativ spitzwinkelig ausgeprägt sind, wodurch solchen Tieren ein vergleichsweise kräftiger Flügelschlag und damit im Endeffekt eine relativ höhere maximale Fluggeschwindigkeit ermöglicht werden dürfte, sofern auch die Flugmuskulatur und vielleicht ebenfalls die Flügelgelenkung den somit erhöhten Beanspruchungen standhält. Eine derartige Verfestigung der Flügel wird offenbar besonders bei evolutiver Grössenzunahme angestrebt. So zeichnen sich die Anisopteren als apomorphe Teilgruppe der Odonaten durch den mehr oder weniger deutlichen paarweisen Verlauf von M2 (-) / Rs (+) und M3 (-) / M4 (+) aus. Auch unter den übrigen Odonaten und bei Neuropteren finden sich prinzipiell ähnliche Aderverlaufsmuster, z. B. bei *Megalestes*, *Eolestes* Cock., *Hypolestes* Gundlach, *Philoganga* Selys, *Stenophlebia* Hagen, *Heterophlebia* (s. str.) und *Epiophlebia*, ferner bei zahlreichen Calopterygoidea, die derartige Parallelverläufe von Längsadern (z.B. M2 / Rs) wegen Ausbildung sehr zahlreicher Schaltsektoren nicht so deutlich zeigen. Bei einem derartig starken Hervortreten von kräftigen Schaltadern (Falten), wie es bei den *Calopterygidae* der Fall ist, scheint ein paralleler Verlauf von Hauptlängsadern nicht mehr erforderlich zu sein, M2 und Rs divergieren daher mehr oder weniger bei Vertretern dieser Familie. Es lässt sich sagen, dass die Ausbildung paralleler Hauptlängsadern bei Anisopteren im Allgemeinen deutlicher ist als bei Nicht-Anisopteren (Zygopteren, *Epiophlebia* und jurassische "Anisozygoteren"). Ausserdem sind derartige Längsaderverläufe vorwiegend bei grösseren Formen zu beobachten, die ein vergleichsweise dichtes Geäder aufweisen.

Nach dem Dargelegten scheint es sinnvoll zu sein, *Sieblisia* und *Oligolestes* in einer Gruppe zu vereinigen. Ich schlage vor, *Oligolestes* zur Familie *Sieblisiidae* zu rechnen, die entgegen der Meinung Handlirschs nicht bei den Anisozygoteren einzuordnen ist, sondern wahrscheinlich zwischen den *Chlorolestidae* und

Lestidae steht.

Formen, die ein Geäder aufweisen, das praktisch identisch mit dem unserer heutigen Gattung *Lestes* ist, gab es bereits während des Oligozäns. Beispiel sei hier *Lestes statzi* Schmidt (SCHMIDT, 1958), vom gleichen Fundort wie das Genus *Oligolestes*. Ob diese *Lestes*-ähnlichen Tiere bereits den *Lestinae* zuzuordnen sind, d. h. ob die Aufspaltung *Sympecmatinae/Lestinae* schon davor stattfand (vorausgesetzt, dass es sich überhaupt um Schwestergruppen sensu Hennig handelt), wage ich nicht zu beurteilen.

WEITERE MÖGLICHE VERTRETER DER FAMILIE *SIEBLOSIIDAE*

COSMOVICI & PAUCĂ (1957) beschreiben eine Odonatenform aus dem Oligozän von Rumänien als "*Lestes sieblosiformis*", also aus der gleichen Epoche, aus der *Siebloisia* und *Oligolestes* stammen. Von "*Lestes sieblosiformis*" sind nur Teile des Körpers und die Flügelbasis erhalten. Aus der falsch gezeichneten und verkehrt beschrifteten Figur 2 der Veröffentlichung von Cosmovici & Pauca sind ein den *Sieblosiidae* ähnlich geformtes Flügelviereck und ein mit dem von *Oligolestes* übereinstimmender Arculus zu erkennen. Der Rest der Flügelbasis könnte etwa so ausgebildet sein wie bei *Oligolestes*. Die Autoren der zitierten Veröffentlichung gehen durchaus fehl in der Annahme, diesen spärlichen Rest mit der Gattung *Lestes* in Verbindung bringen zu dürfen. Es könnte sich wohl um eine *Sieblosiide* handeln, was dann aber nur auf der eigenartigen Form des Arculus und der Grösse des Tieres (Abdomenlänge ca. 40 mm, nach Cosmovici & Paucă begründet wäre. Das Abdomen von *Siebloisia* dürfte nach HAGEN (1858) etwa 34 mm lang gewesen sein. "*Lestes sieblosiformis*" könnte auch eine Megapodagriide oder eine sehr grosse Platycnemidide gewesen sein.

Das Flügelgeäder einer weiteren Form, die *Siebloisia* und *Oligolestes* nahe stehen könnte, beschreibt HEER (1850). HANDLIRSCH (1925) stellt sie zu den *Lestidae*. Die Heersche Abbildung und Beschreibung dieses Fossils, *Steropoides parthenope*, ist nicht ausreichend und wohl auch zum Teil fehlerhaft.

DANKSAGUNG

Besonders zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. H. PIEPER, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Kiel, der mich nicht nur zu dieser Arbeit ermunterte, sondern mich auch mit wertvollen Ratschlägen und mit wichtiger Literatur unterstützte. Ihm danke ich auch für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herrn Dr. P. ZWICK, Limnologische Flusstation des Max-Planck-Institutes für Limnologie, Schlitz/Hessen, sei dafür gedankt, dass er mir interessantes australisches Odonatenmaterial überliess. Ferner sei den Herren Dr. J. GANDL, Institut für Paläontologie der Universität Würzburg, Dr. G. KAUFFMANN, Fachbereich Geowissenschaften der Univ. Marburg, und Prof. Dr. E. MARTINI, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Frankfurt a. M. für Mitteilungen über den Verbleib des *Siebloisia*-Typus gedankt.

LITERATUR

- ASAHINA, S., 1954. A morphological study of a relic dragonfly, *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera). Jap. Soc. Promot. Sci., Tokyo.
- ASAHINA, S., 1957. On the pterothoracic interpleural suture of mesozoic and recent Odonata. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (VI), 13: 1-7.
- COSMOVICI, N. & M. PAUCĂ, 1957. Odonat fosil din oligocenul de la Piatra Neamt, *Lestes sieblosiformis* n. sp. *Comunle Acad. Rep. pop. rom.* 5: 365-368.
- CHAO, H.-F., 1947. On the systematic position, nymphal characters and new species of the genera *Megalestes* and *Sinolestes* (Odonata). *Biol. Bull. Fukien Univ.* 6: 15-25.
- FRASER, F.C., 1944. The significance of vestigial oblique veins in the evolution of intercalated veins in the odonate wing, with the description of a new genus. *Proc. Ent. Soc. Lond.* (B), 13: 58-67.
- FRASER, F.C., 1945. A note on the importance of *Eolestes synthetica* Cockerell in the phylogeny of the Odonata. *Proc. ent. Soc. Lond.* (A), 20: 54-56.
- FRASER, F.C., 1957. A reclassification of the order Odonata. R. zool. Soc. N.S.W., Sydney.
- HAGEN, H.A., 1858. Zwei Libellen aus der Braunkohle von Sieblos. *Palaeontographica* 5: 121-124.
- HANDLIRSCH, A., 1906-1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Engelmann, Leipzig.
- HANDLIRSCH, A., 1925. Palaeontologie. In: C. Schöder, Handbuch der Entomologie, Bd. 3, S. 117-306. Fischer, Jena.
- HEER, O., 1850. Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croaten. 2. Abt. Heuschrecken, Florfliegen, Aderflügler, Schmetterlinge und Fliegen. *Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturw.* 11: 36-89.
- HENNIG, W., 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. Kramer, Frankfurt/Main.
- LIEFTINCK, M.A., 1939. On the true position of the genus *Orolestes* McLach., with notes on *O. wallacei* (Kirby), its habits and life-history (Odon., Lestid.). *Treubia* 17 (1): 45-61.
- MUNZ, P.A., 1919. A venational study of the suborder Zygoptera. *Mem. Am. ent. Soc.* 3: 1-78.
- NEEDHAM, J.G., 1903. A genealogic study of dragon-fly wing venation. *Proc. U. S. natn. Mus.* 26: 703-764.
- RODENDORF, B.B., 1962. Tschlenistonogie, tracheinye i chelitzerowye. *Osnowy Paleontologii* 9: 1-560.
- SCHMIDT, E., 1943. Bemerkungen über Lestiden II (Ordnung Odonata). Eine neue Gattung und Art aus Kamerun (*Eolestes diotima*). *Mitt. dt. ent. Ges.* 11: 102-111.
- SCHMIDT, E., 1958. Bemerkungen über Lestiden III (Odonata). Über *Oligolestes grandis* (Statz, 1935) und eine neue *Lestes*-Art aus dem Mittel-Oligozän von Rott im Siebengebirge. *Decheniana* 111: 1-7.
- SCHMIDT, E., 1964. Libellen aus Burma, gesammelt von Dr. R. Malaise, Stockholm. *Ent. Tidskr.* 85: 141-164.