

**DIE PHYLOGENIE DER PROTOMYRMELEONTIDAE UNTER
EINBEZIEHUNG NEUER OBERLIASSISCHER FUNDE (ODONATA:
ARCHIZYGOPTERA SENS. NOV.)**

W. ZESSIN

Lübecker Strasse 30, D-02754 Schwerin, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 15. Januar 1990 / Revidiert und angenommen am 27. September 1990

PHYLOGENY OF THE PROTOMYRMELEONTIDAE, WITH THE DESCRIPTION OF NEW UPPER LIASSIC MATERIAL (ODONATA: ARCHIZYGOPTERA SENS. NOV.) — The family (= Archizygoptera Handlirsch) is revised and a phylogenetic analysis undertaken. 19 new specimens from the Upper Lias of Dobbertin and Grimmen (Germany), referable to 3 genera and 5 spp. and representing a doubling of the total available material, are described. The new taxa proposed are *Protomyrmeleon pascholdi* sp. n., *Obotritagrion petersi* gen. & sp. n., *O. tenuiformum* sp. n. and *Zirzipanagrion quadriordinum* gen. & sp. n. Consequently, the family includes now 7 genera, with 14 spp. All the taxa are described and/or commented upon, the genera are keyed and their phylogenetic affinities are shown in a dendrogram. The monophyletic origin of the family in the Upper Carboniferous or Lower Permian is tentatively assumed and the Protozygoptera Tillyard is considered its sister group.

EINLEITUNG

Den ersten sicheren Protomyrmeleontiden-Rest gab GEINITZ (1884) vor mehr als einhundert Jahren aus dem oberen Lias Mecklenburgs bekannt. Es handelt sich um einen fragmentarischen Hinterflügel und Teile des Abdomens (Abdominalsegmente 4-9). Geinitz erkannte darin den Überrest einer Libelle (*Libellula* sp.). Kurze Zeit später (GEINITZ, 1887), nach zwei zum Teil besser erhaltenen Funden von der Typuslokalität, zweifelte er an seiner ursprünglich gemachten Aussage. Er verglich die Flügel mit solchen von Vertretern rezenter Myrmeleonoidea (*Myrmeleon*, *Ascalaphus*) und meinte, die neue Art (*Protomyrmeleon brunonis*) gehöre mit der jungpaläozoischen Gattung *Protascalaphus* in eine Gruppe Protomyrmeleonidae, die bereits von Ch. BRONGNIART (1885) eingeführt worden war. HANDLIRSCH (1906) stellte

seinerseits *Protomyrmeleon* wieder zu den Odonaten und begründete darauf eine neue Libellenunterordnung Archizygoptera. Seither besteht kein Zweifel mehr an der Zugehörigkeit der Gattung zu den Odonata. TILLYARD (1922) beschrieb mit *Triassagrion australiense* einen Vertreter der Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906 aus der oberen Trias von Australien (Ipswich, Queensland). 1925 folgte eine neue Artbeschreibung durch diesen Autor aus dem unteren Lias von England (*Protomyrmeleon anglicanus* aus Wainlode, Gloucestershire). MARTYNOV (1927) schuf für den unterliassischen Fund eine neue Gattung (*Tillyardagrion*), weil er meinte, *P. anglicanus* stünde der triassischen Gattung *Triassagrion* näher als der jurassischen *Protomyrmeleon*. Dabei stützte er sich auf zwei Neufunde (*P. handlirshi* und *P. angustovenosus*) aus dem oberen Jura von Galkino (Ost-Kara-Tau, Sowjetunion). BODE (1953) errichtete die oberliassische Art *Protomyrmeleon grasselensis* auf drei Flügelfragmenten der Liasvorkommen um Braunschweig (BDR), von denen jedoch nur einer (der aus Grassel) einigermaßen gut erhalten ist. Aus der mittelasiatischen Trias (Süd Fergana, Sowjetunion) beschrieb PRITYKINA (1981) die neue Gattung *Terskeja* mit den Arten *T. paula*, *T. pumilio* und *T. tenuis*, die sie zu den Protomyrmeleontidae stellte. Von ZESSIN (1982) wurden zwei kleine Flügelfragmente in offener Namensgebung zu dieser Familie gerechnet, die aus dem bekannten Liasaufschluß bei Dobbartin (Mecklenburg, BRD) stammten. Unter den fossilen Insekten des Solnhofener Plattenkalkes im Naturhistorischen Museum in Wien fand PONOMARENKO (1985) mit ? *Malmagrion eichstaetensis* (Hagen) wahrscheinlich einen weiteren Vertreter der Protomyrmeleontidae. Durch intensive Nachsuche an den Lias-Lokalitäten Dobbartin und Grimmen (BRD) konnten in letzter Zeit eine Reihe von Protomyrmeleontiden-Resten sichergestellt werden, die im Anschluß vorgezeigt werden.

MATERIAL, METHODIK UND TERMINOLOGIE

Das neue Fundmaterial besteht ausschließlich aus isolierten Flügeln. Körperteile im Zusammenhang mit den Flugorganen sind sehr selten und für die mitteleuropäischen Protomyrmeleontidae fand sich bisher nur ein solcher Rest (GEINITZ, 1884). Die Erhaltung der Venation der Flügel ist allgemein in den Kalk-Mergel-Konkretionen von Dobbartin und Grimmen (beide Lias epsilon) gut bis sehr gut.

Insgesamt konnten 19 Neufunde in diese Untersuchung einbezogen werden. Dieses Material befindet sich vorerst in den Sammlungen (die jeweilige Signatur wird der Sammlungsnummer vorangestellt). Zessin, Schwerin (Sign. LD, LG) und Ansorge, Rostock, (Sign. LDA, LGA), später im Museum für Naturkunde Berlin. Weiter kamen Funde aus dem Museum für Naturkunde Berlin (MBI) und der Sammlung geologischer Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald (SGWG) zur Bearbeitung.

Die Zeichnungen wurden nach Fotos unter ständigem Vergleich mit den Originalen angefertigt. Alle Aderpläne wurden des besseren Vergleichs wegen als rechte Flügel dargestellt. Für die Fotos fand Orwo-Film NP 15 Verwendung.

Die Bezeichnung der Adern in den Flügeln fußt auf der Terminologie von Comstock &

Tabelle I

Aderbenennung im Vorder- und Hinterflügel von Protomyrmeleontidae bei verschiedenen Autoren — [Korrugation: (+) konvex, (—) konkav]

In dieser Arbeit	GEINITZ (1887)	HANDLIRSCH (1906)	TILLYARD 1922/1925	MARTYNOV 1927	TILLYARD & FRASER 1939	PRITYKINA 1981
ScP ⁻	b	Sc	Sc	Sc	Sc	Sc
RA ⁺	c	R	R ₁ /R	R	R ₁	R ₁
RP ₁ ⁻	d	M ₁	M ₁	RS ₁	R ₂	R ₂
RI ₁		M ₂	M ₁ λ		IR ₁	
RP ₂	d ₁	Rs	M _{2a}	RS ₂	R ₃	IR ₂
RP ₃	d ₂	M ₃	M ₂ b	RS ₃	IR ₃	R ₃
RI ₃	d ₃	M ₄	M ₃	RS ₄		IR ₃
RP ₄	d ₄	Cu ₁	M ₃	RS ₅	R ₄₊₅	R ₄₊₅
MA ⁺	e	Cu ₂	M ₄	M	MA	MA
MP ⁻	f	A	Cu	Cu	CuP	CuP
CuA ⁺			IA			IA

Needham, die auf REDTENBACHER (1886) zurückgeht, ist jedoch modifiziert nach KUKALOVA-PECK (1983) und RIEK & KUKALOVA-PECK (1984). In Tabelle I sind die Aderbenennungen verschiedener Autoren der in dieser Arbeit gebräuchlichen gegenübergestellt, was den Vergleich der Beschreibungen von Protomyrmeleontiden der genannten Forscher erleichtert. Es finden folgende Termini und Abkürzungen Verwendung: Praecosta (Pc), — Costa (C), — Subcosta (Sc), — Subcosta posterior (ScP), — Radius (R), — Radius anterior (RA), — Radius posterior (RP), — Radius interior (RI), — Media anterior (MA), — Media posterior (MP), — Cubitus anterior (CuA), — Pterostigma (Pt), — Vorderflügel (VF), — Hinterflügel (HF), — Abdominalsegment (S), — Länge (L), — Breite (B), — rechts (r), — links (l). — Die Durchnummerierung der Äste der Hauptlängsadern im Flügel und der Abdominalsegmente erfolgt von vorn nach hinten.

Die Bezeichnung der Flügelfelder erfolgt nach ZESSIN (1987) wie folgt: zwischen Pc + C + Sc und RA das Praeradialfeld (PrR-Feld), — zwischen RA und RP₁ das Interradialfeld (IR-Feld), — zwischen den RP-Ästen das Postradialfeld (PR-Feld), das unterteilt wird in PR₁-Feld zwischen RP₁ und RP₂, PR₂-Feld zwischen RP₂ und RP₃, PR₃-Feld zwischen RP₃ und RP₄, — zwischen RP₄ und MA das Praemedialfeld (PrM-Feld), — zwischen MA und MP das Medialfeld (M-Feld), — zwischen MP und CuA das Praecubitalfeld (PrCu-Feld) und — zwischen CuA und CuP das Cubitalfeld (Cu-Feld). Die jeweilige konvexe oder konkave Ausprägung (von oben gesehen) einer Längsader im Flügel wird durch die Symbole (+) bzw. (—) gekennzeichnet.

Die Terminologie der phylogenetischen Systematik beruht auf den Arbeiten von HENNIG (1953, 1969), PATTERSON & ROSEN (1977) und AX (1984).

SYSTEMATIK DER PROTOMYRMELEONTIDAE

Ordnung Odonata Fabricius, 1792

Plesion (Unterordnung) Archizygoptera sens. nov. (= Archizygoptera

HANDLIRSCH, 1906 + Protozygoptera TILLYARD, 1925)

Plesion Protomyrmeleontidae HANDLIRSCH, 1906

Protomyrmeleontidae HANDLIRSCH, 1906: 471, 1925: 185, 1939: 33; — Protomyrmeleontidae TILLYARD, 1925: 36; — Triassagrionidae TILLYARD, 1922: 454, TILLYARD & FRASER, 1939: 146.

Typusgattung: *Protomyrmeleon* GEINITZ, 1887

Die Protomyrmeleontidae stellen vermutlich eine monophyletische Gruppe innerhalb der Odonaten dar. TILLYARD & FRASER (1939) waren der Ansicht, daß sich die Entwicklung dieser wenig bekannten Gruppe kurioser Formen zu Beginn des Mesozoikums aus ursprünglichen Typen der Protozygota unter weitgehender Reduktion von ScP und CuA sowie höherer Spezialisierung beim Arrangement der RP-Äste vollzog. Eine sichere Interpretation des Geäders war wegen der wenigen Funde damals nicht möglich.

Nach PRITYKINA (1981) bilden die Protomyrmeleontidae den allerletzten Ast der permischen Infraordnung Kennedyomorpha (nom. transl. PRITYKINA, 1980 ex Kennedyidae TILLYARD, 1925), die sie aus der Vereinigung der alten Protozygota TILLYARD, 1925 und Archizygota HANDLIRSCH, 1906 bildete. Autapomorphien für die Kennedyomorpha lassen sich nicht finden. Im Sinne phylogenetischer Systematik stellen sie vermutlich nur eine paraphyletische Gruppe dar.

Eine detaillierte Diskussion der Phylogenie der Protomyrmeleontidae und ihre Stellung im System der Odonata wird auf S. 117-124 gegeben.

Diagnose (emend.): Lang gestielte, schmale Flügel mit apexnahe Pt, über mehrere Zellen des IR-Feldes reichend; ScP kurz; Antenodalqueradern vorhanden oder abgeleitet fehlend; Postnodalqueradern zahlreich; kein sicherer Nodus und offensichtlich keine Einbuchtung des Vorderrandes am Ende von ScP; RP-Äste scheinbar aus Zwischengeäder hervorgehend; RP₂ und RP₃ bilden lange Gabel; Verbindung der Medialadern nach distal verschoben; CuA scheinbar Zwischengeäder oder fehlend; keine Analadern.

In diese Familie werden die Gattungen *Triassagrion* TILLYARD, 1922, *Terskeja* PRITYKINA, 1981, *Tillyardagrion* MARTYNOV, 1927, *Protomyrmeleon* GEINITZ, 1887, *Zirzipanagrion* gen. n., *Obotritagrion* gen. n. und ? *Malmagrion* HANDLIRSCH, 1908 gestellt.

Vorkommen: Trias und Jura von Asien, Australien und Europa.

TERSKEJA PRITYKINA, 1981, pp. 35-36

Typusart: *T. paula* PRITYKINA, 1981

Diagnose: Siehe PRITYKINA, 1981: 35

Diese Gattung errichtete Pritykina für drei Funde aus der Trias Mittelasiens. Sie unterscheidet sich von den anderen Gattungen der Familie durch eine distal abgeknickte ScP, durch eine geringere Zahl von Postnodalqueradern, ein längeres Pt (im Verhältnis zur Breite) und durch eine ursprüngliche Anordnung der RP-Äste. Das Fehlen von CuA hat sie gemeinsam mit der oberliassischen Gattung *Obotritagrion* gen. n. Zwei Antenodalqueradern sind vorhanden. Die kleinen Flügel (< 20 mm) sind gestielt. Noch ein paar Bemerkungen zur Aderkor-

rugation an diesen Flügeln seien gegeben. Erfahrungsgemäß läßt sie sich in den distalen Flügelbereichen kaum ausmachen. Wenn Pritykina's IR_2 dem in dieser Arbeit gebrauchten RP_2 entspricht, müßte die Ader konkav verlaufen. Andernfalls müßte man die dahinter befindliche Ader als RP_2 deuten, was aber auf Schwierigkeiten stößt, da bei *T. tenuis* die Ader in zelliges Netzwerk aufgelöst ist.

T. PAULA PRITYKINA, 1981 (Typus-Art): Trias von Südfergana, UdSSR.

Vermutlich ist der etwas längere Flügel (14 mm) der VF, auch wenn es dem Abdruck nach umgekehrt erscheint. Der HF (12 mm) ist etwas breiter (Längen-Breiten-Verhältnis 3,8 gegenüber 4,6 im mutmaßlichen Vorderflügel). Das Verhältnis aus Pterostigmalänge zu -breite beträgt etwa 6. RI_3 ist vorhanden und im Feld zwischen dieser konvexen Ader und RP_4 deutet sich bereits das für einige andere Gattungen der Protomyrmeleontidae aus dem Zwischengeäder hervorgehende konkave, eingeschaltete Ästchen an (Handlirsch's M_4).

T. PUMILIO PRITYKINA, 1981: Trias von Südfergana, UdSSR

Es handelt sich um einen 12 mm langen fast vollständigen Flügel.

T. TENUIS PRITYKINA, 1981: Trias von Südfergana, UdSSR

Diese Art ist durch einen vollständigen, sehr schlanken Flügel bekannt (Länge: Breite = 6,6).

TRIASSAGRION TILLYARD, 1922, p. 455

Typusart: *Triassagrion australiense* TILLYARD, 1922

Diagnose (emend.). — Kleine Flügel (< 20 mm); zwei Antenodalqueradern; am distalen Ende von ScP keine Querader auf RA, diese liegt eine kurze Strecke davon entfernt; Postnodalqueradern zahlreich (bei Typusart 24); Pt relativ kurz, reicht über drei Zellen im IR-Feld; zwischen RI_1 und RP_1 bis zu drei Zellreihen; RP_2 und RP_3 bilden lange Gabel, etwa bis zur Flügelmitte reichend; RI_3 deutlich ausgeprägt; zwischen RP_4 und RI_3 noch kein konkaves Ästchen, nur zelliges Netzwerk; CuA deutlich als Ader vorhanden, geht distal in einen leicht zick-zack-förmigen Verlauf über.

Vorkommen. — Obere Trias von Australien.

Bemerkungen. — Diese triassische Gattung zeigt bereits den typischen Geädderverlauf der jurassischen Protomyrmeleontiden. Die RP-Äste zeigen den apomorph umgestalteten Verlauf; RP_2 und RP_3 gehen scheinbar aus dem Zwischengeäder hervor und bilden eine lange Gabel. Auch das für einige jurassische Gattungen so typische konkave Ästchen deutet sich im Zwischengeäder zwischen RI_3 und RP_4 bereits an. RI_3 , die bei *Zirzipanagrion* gen. n. distal und bei *Protomyrmeleon* überwiegend in Netzwerk aufgelöst ist, findet man bei *Triassagrion* noch im plesiomorphen Zustand. Ähnlich ist es mit dem Verlauf von

CuA, der nur bei *Terskeja* und *Obotritagrion* gen. n. völlig fehlt.

T. AUSTRALIENSE TILLYARD, 1922: Obere Trias, Brisbane Horizon, Ipswich Queensland, Australien.

Die Art ist bekannt durch einen 21 mm langen, vollständigen Flügel von maximal 4,5 mm Breite.

TILLYARDAGRION MARTYNOV, 1927, pp. 762-763

Typusart: *Protomyrmeleon anglicanus* TILLYARD, 1925

Diagnose (emend.). — Flügel von mehr als 30 mm Länge; Pt relativ klein und nahe dem Apex (reicht über drei Zellen im IR-Feld, Länge zu Breite 3,0); im PR_1 -Feld zwei Zellreihen (im VF); Gabel von RP_2 und RP_3 divergiert schwächer als bei *Triassagrion*; RI_3 als kräftige Ader ausgeprägt, ? bildet auf dem Flügelrand distal 14 Flügelrandzellen (bei *Triassagrion* drei). Von *Protomyrmeleon* unterscheidet sich die Gattung durch die kräftige Ader RI_3 , die bei den oberjuras-sischen Gattungen distal in Netzwerk aufgelöst ist. Das konkave Ästchen zwischen RI_3 und RP_4 ist wahrscheinlich noch zelliges Netzwerk bei *Tillyardagrion*.

Gattung mit der größten Art innerhalb der Familie.

Vorkommen. — Unterer Lias von England

Bemerkung. — Tillyard meinte noch, die Flügel von *Protomyrmeleon* seien nicht gestielt und errechnete daraus eine zu geringe Flügellänge.

T. ANGLICANUS (TILLYARD, 1925): Unterlias von Wainlode, Gloucestershire, England.

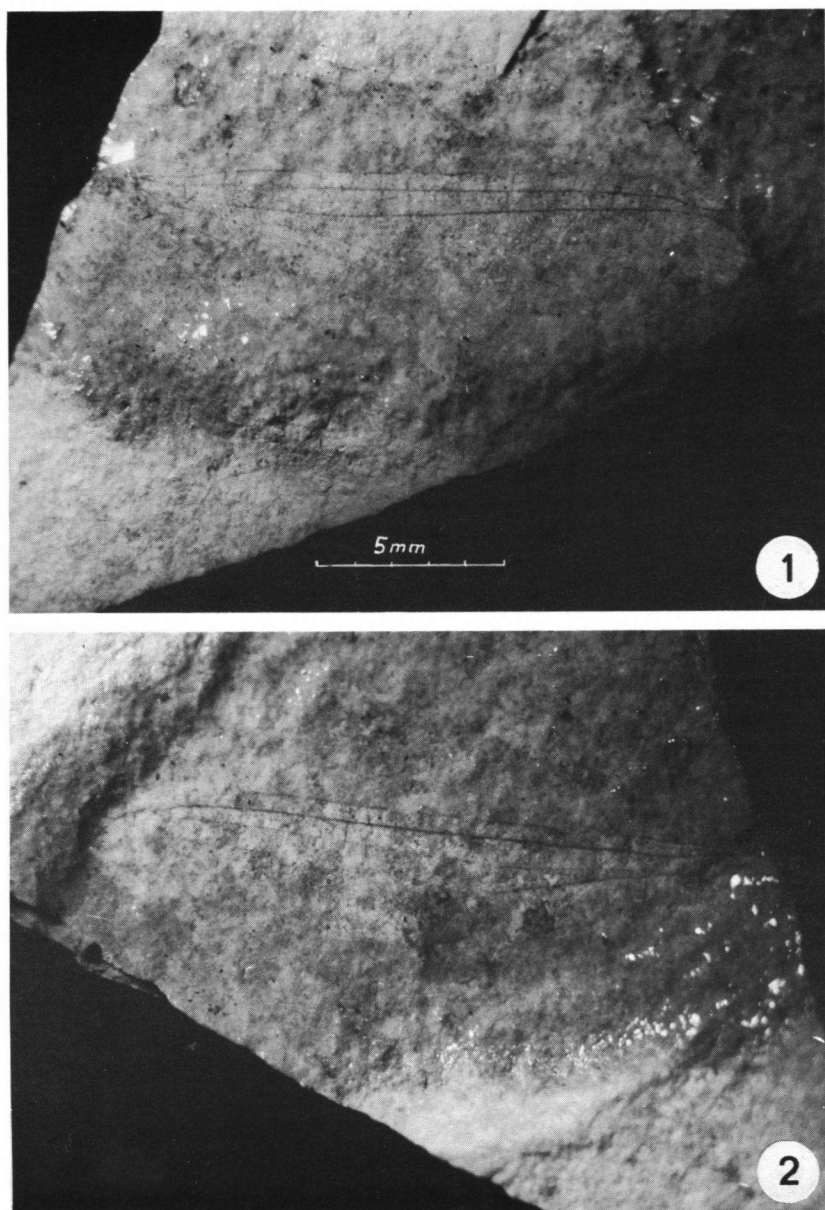
Vermutlich handelt es sich bei dem 13 mm langen distalen Flügelfragment um den Rest eines ursprünglich 31-35 mm langen VF.

PROTOMYRMELEON GEINITZ, 1887, pp. 62-66

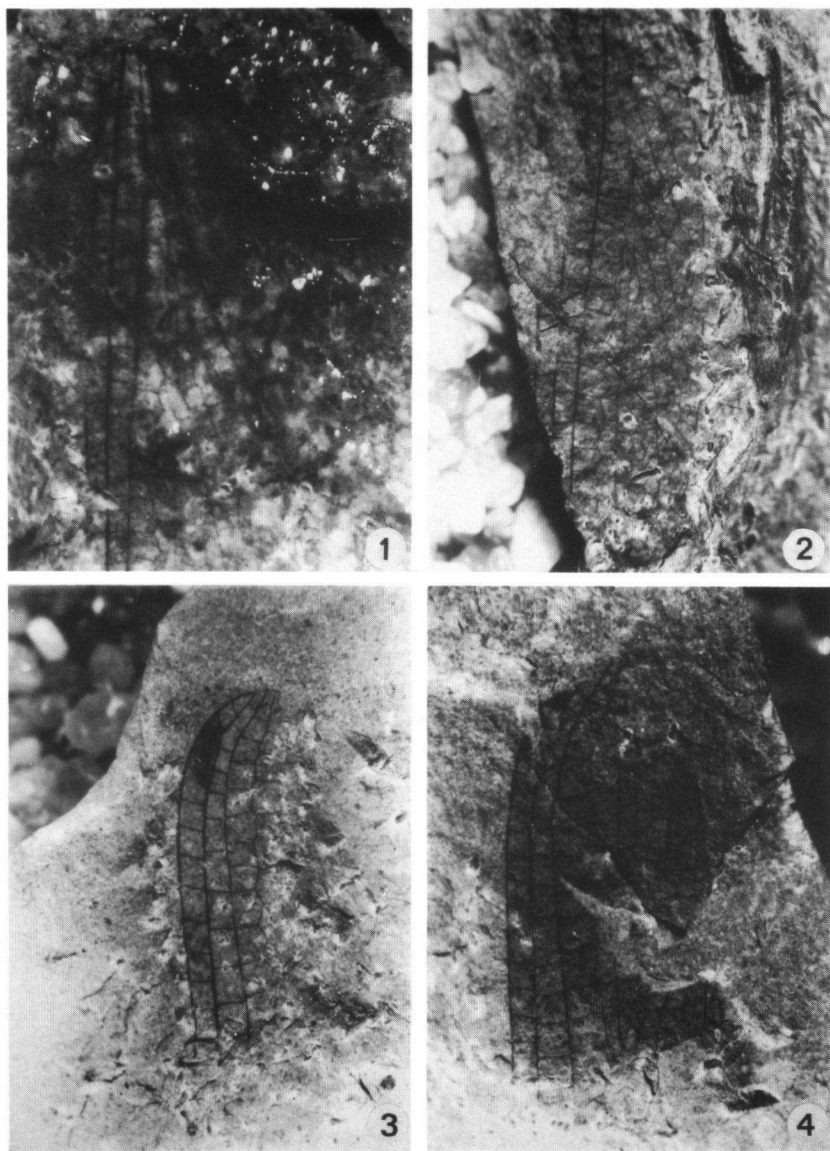
Protomyrmeleon: HANDLIRSCH, 1906: 471; — 1925: 185; — 1939: 33; — TILLYARD, 1925: 36; — MARTYNOV, 1927: 759; — BODE, 1953: 67. — *Protomyrmeleon* ? n. sp. 1 und 2: ZESSIN, 1982: 101-102.

Typusart: *Protomyrmeleon brunonis* GEINITZ, 1887

Diagnose (emend.) — Antenodalqueradern fehlend oder sehr schwach ausgebildet, etwa 20 Postnodalqueradern; Pt über drei bis vier Zellen im IR-Feld reichend (Länge zu Breite 3-5); PR_1 -Feld im VF mit zwei, im Hinterflügel mit drei Zellreihen; deutlich ausgeprägte relativ lange Gabel von RP_2 und RP_3 ; zwischen RI_3 und RP_4 ein mehr oder weniger deutlich ausgebildetes konkaves Ästchen; CuA weitgehend reduziert, in der partiell-doppelten Zellreihe hinter MP noch



Taf. I. *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887, Holotypus (SWG 120/4), unter Alkohol fotografiert: (1) Druck; — (2) Gegendruck.



Taf. II. *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887 (Fig. 1-3) und *P. pascholdi* sp. n. (Fig. 4), Lias epsilon von Dobbertin, Bundesrepublik Deutschland: (1) Vollständiger Hinterflügel (LDA 325/1); — (2) Vorderflügelfragment (LD 1315/1); — (3) Vorderflügelfragment, ca. 8 mm (LD 1966/1); — (4) Vorderflügelfragment, ca. 9,5 mm (LD 1182/1).

erkennbar; eine Gattung von für diese Familie durchschnittlicher Größe.

Vorkommen. — Jura von Europa und Asien

Bemerkungen. — Bezüglich der Zugehörigkeit der beiden von ZESSIN (1982) unter Vorbehalt zu *Protomyrmeleon* gestellten Flügelfragmenten kann wenig Neues berichtet werden. Offensichtlich stellt *Protomyrmeleon*? n. sp. 1 den Überrest eines ca. 20 mm langen VF und *Protomyrmeleon*? n. sp. 2 den eines HF dar.

P. BRUNONIS GEINITZ, 1887: Oberlias von Dobbartin in Mecklenburg, BRD, Abb. 1-3, Taf. 1, Fig. 1-2, Taf. 2, Fig. 1-3

Libellula sp. GEINITZ, 1884: 31, Taf. 6, Fig. 5. — *P. brunonis* GEINITZ, 1887: 62-66, Taf. 5, Fig. 16; — HANDLIRSCH, 1906: 471, Taf. 42, Fig. 14. — *Protomyrmeleon*? n. sp. 1 und 2 ZESSIN, 1982: 102, Taf. 6, Fig. 1-5.

Das Original zu GEINITZ (1884) konnte bisher nicht wiedergefunden werden. Die Zeichnung (Taf. 6, Fig. 5) zeigt einen nicht ganz vollständigen Flügel (wahrscheinlich ein HF) und sechs S (wenn es sich bei diesem Rest um das Abdomen handelt, könnten es S4 bis S9 sein). Aus der Zeichnung (GEINITZ, 1884) ergeben sich folgende Maße: LHF: ca. 20,5 mm; — Bmax HF: ca. 3,7 mm; — LScP: ca. 37% der Flügellänge; — S4: 4,5 mm lang, 2,5 mm breit; — S5: 4,5 mm lang; — S6: 3,5 mm lang; — S7: 2,8 mm lang; — S8: 2,0 mm lang; — S9: 3,0 mm lang, 1,7 mm breit.

Es scheint, daß im PR₁-Feld drei Zellreihen liegen. Auch die Lage des Flügels zum Abdomen läßt eher auf einen Hinter- als auf einen Vorderflügel schließen.

1887 kannte GEINITZ bereits zwei weitere Funde, von denen er den einen abbildet (Taf. 5, Fig. 16). Es handelte sich um einen sehr vorzüglich erhaltenen Vorderflügel, der ohne "Stiel" 17 mm lang war. Dieser Holotypus (Taf. 1, Fig. 1-2) befindet sich in der Sammlung geologischer Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald (SGWG 120/4). HANDLIRSCH (1906) bildete ebenfalls einen Vorderflügel ab, dessen Venation sich von der bei GEINITZ (1887) nicht unbeträchtlich unterschied. Da HANDLIRSCH (1906) auch den 1. Fund (GEINITZ, 1884, Taf. 6, Fig. 5) mit zu dieser Art rechnete und von den "beiden bisher gefundenen Stücken" schrieb, ist anzunehmen, daß er auch den Holotypus zeichnen ließ. Allein aus der heutigen Kenntnis der Protomyrmeontidae ist der Geinitz'schen Zeichnung mehr Genauigkeit zuzusprechen.

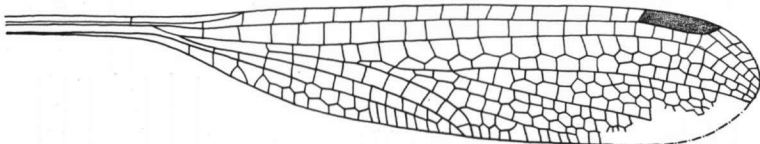


Abb. 1. *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz, 1887: Hinterflügel, LDA 325/1 (Druck) und LDA 325/2 (Gegendruck). Länge 21,6 mm, Breite maximal 3,9 mm. — Lias epsilon von Dobbartin, BRD.

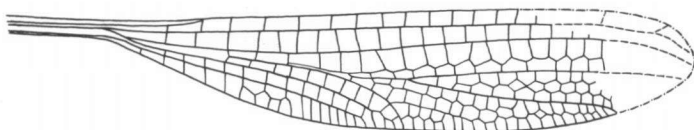


Abb. 2. *P. brunonis*: linker Vorderflügel, LD 1315/1 und LD 1315/2. Fragmentlänge 18 mm, vollständige Länge etwa 21 mm, maximale Breite 3,6 mm. — Lias epsilon von Dobbartin, BRD.

Unter den neuen Funden von der Typuslokalität fand sich ein nahezu vollständiger Hinterflügel. Das Original (HF) zu Abb. 1 und Taf. 2, Fig. 1 unter der Signatur LDA 325/1/2 befindet sich in der Privatsammlung von Herrn J. An-sorge, Rostock, später Museum für Naturkunde, Berlin.

Locus typicus. — Ehemalige Schwinzer Tongrube bei Dobbartin in Mecklenburg.

Stratum typicum. — Oberer Lias (Unteres Toarcium), Lias epsilon.

Beschreibung. — Es liegt ein fast vollständiger HF-Abdruck vor, von dem geringflächige Teile am Außenrand verlustig gegangen sind. Der HF hat eine Länge von 21,6 mm und eine maximale Breite von 3,9 mm. Der "Stiel" bis zur R-Gabelung mißt ein Fünftel der gesamten Flügellänge.

ScP endet wenig proximal der RP-Gabelung.

Antenodalqueradern sind nicht auszumachen.

Bis zum Pt werden 16 Postnodalqueradern gezählt. Das Pt ist relativ lang ($L_{Pt}:B_{Pt} = 5,0$) und

reicht über vier Zellen im IR-Feld. Unmittelbar am Pt liegen im PrR-Feld zwei Zellreihen. — Das

Pt-Zentrum befindet sich bei etwa 89% der Flügellänge von der Basis gerechnet. Im PR₁-

Feld befinden sich drei Zellreihen im distalen Bereich. Die eingeschaltete dritte Zellreihe

umfaßt 11 Flügelszellen. Die Gabelungsstelle von

RP₂ und RP₃ liegt etwas distal der Flügelmitte und nur wenig proximal des RP₄-Endes. Die Zahl der Flügelrandzellen im PR₂-Feld ist nicht genau zu

ermitteln, jedoch dürfte sie sich im Bereich zwischen sieben und zehn bewegen. RI₃ ist zick-zack-förmig als Zellbegrenzung noch zu erkennen. Im PR₃-Feld

liegen zwischen RP₃ und dem konkaven Ästchen proximal zwei, distal drei Zellreihen. Das typische, von RP₄ ausgehende, parallel zu RP₃ verlaufende konkave

Ästchen ist deutlich ausgeprägt. — RP₄ endet bogenförmig und fast senkrecht auf dem Hinterrand des Flügels bei 62% der Flügellänge. — CuA ist

durch eine doppelte Zellreihe (acht Zellen) im Feld zwischen MP und dem Hinterrand zu erkennen. Proximal und distal davon liegen drei beziehungs-

weise sieben einfache Zellen.

Bemerkung. — Eine doppelte Zellreihe im PR₁-Feld im VF und eine

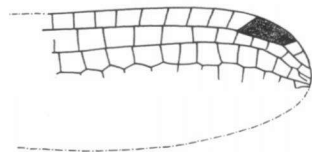


Abb. 3. *P. brunonis*: Vorderflügel-fragment, LD 1966/1. Fragmentlänge ca. 8 mm. — Lias epsilon von Dobbartin, BRD.

dreifache dort im HF befindet sich bei *P. handlirschi* auch.

Weitere zugehörige Funde. — LD 48, zwei übereinander liegende, vollständige Flügel von 21 mm Länge und mit je 18 Postnodalquerradern; — LD 1315/1 (Druck) und LD 1315/2 (Gegendruck), fast vollständiger und sehr gut erhaltener linker VF (Abb. 2); — LD 1552/1 und LD 1552/2 kleines Flügelfragment im Bereich des Pt, Zuordnung mit Unsicherheiten; — LD 1671/1-3 und LD 1671/2-3', gut erhaltene Flügelbasis bis etwa RP-Gabelung; — LD 1781, bis auf die Flügelbasis vollständiger linker HF; — LD 1924/1 und LD 1924/2 nahezu vollständiger linker VF (Flügel distal Pt und geringe Teile des "Flügelstieles" fehlen); — LD 1966/1, distales Flügelfragment mit Pt (Abb. 3); — LD 2081/1-1 und LD 2081/3-1', distale Flügelhälfte eines linken VF; — LD 2100/1 und LD 2100/2, mehrere Flügel übereinander, Basis und Apex unvollständig; — LD 2713/1 und LD 2713/2, distaler Flügelteil eines linken VF; LD 2717, distaler Flügelteil eines rechten HF; — LD 2739/1 und LD 2739/2, vollständiger linker HF; — LDA 169/1 und LDA 169/2, vermutlich linker VF, hinterer Flügelbereich auf den vorderen geklappt. Alle Lias epsilon von Dobbertain (Meckl.)

P. PASCHOLDI sp. n.: Oberer Lias von Dobbertain in Mecklenburg, BRD, Abb. 4, Taf. 2, Fig. 4.

Derivatio nominis. — Zu Ehren von Herrn Christian Paschold, Erfurt benannt, mit dem den Verfasser seit Jahren viele schöne Erlebnisse verbinden.

Holotypus: Original zu Abb. 4 und Taf. 2, Fig. 4 unter der Signatur LD 1182/1 (Druck) und LD 1182/2 (Gegendruck) in der Sammlung Zessin im Museum für Naturkunde Berlin.

Locus typicus. — Ehemalige Schwinzer Tongrube bei Dobbertain in Mecklenburg.

Stratum typicum. — Oberer Lias (Unteres Toarcium), Lias epsilon.

Diagnose. — Deutlich größer als *P. brunonis* und *P. grasselensis* (Flügelbreite im HF bei *brunonis* 3,9 mm, beim VF von *grasselensis* 3,5 mm gegenüber 4,3 mm bei der neuen Art). Gegenüber *P. handlirschi* und *P. angustovenosus* gibt es starke Differenzen in der Form des Pt, im PR_2 - und PR_3 -Feld. Flügelspitze nicht so stark gerundet wie bei *brunonis*. Form des Pt und PR_1 -Feld durch das stärkere Konvergieren von RP_1 und RP_2 distal ähnlich *grasselensis*, jedoch im PR_3 -Feld deutlich unterschieden. RI_3 bildet bis weit distal eine deutliche Ader im Gegensatz zu *brunonis*, wo sie einen zick-zack-förmigen Verlauf nimmt. Das konkave Ästchen ist kräftig ausgebildet. Flügelhinterrand an der Einmündung von RP_4 deutlich im Verlauf geknickt. Flügelänge ca. 26 mm.

Bemerkung. — Wegen der zwei Zellreihen im PR_1 -Feld und dem apex-nahem Pt wird das Stück für einen Vorderflügel gehalten.

Beschreibung. — Das distale Flügelfragment hat eine Länge von 9,5 mm und ist maximal 4,3 mm breit. Vorhanden ist der distale Flügelvorderrand mit Pt, nahezu vollständig der Bereich distal der RP_2 / RP_3 -Gabelung und Teile des Flügelhinterrandes bis zu RP_4 -Einmündung. Erhalten blieben 13 Postnodalquerradern von mutmaßlich 20-22, was ein Vergleich mit den entsprechenden

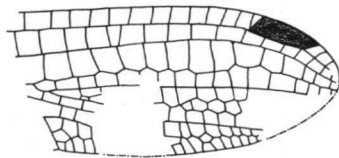


Abb. 4. *P. pascholdi* sp. n., Holotypus: Vorderflügelfragment von 9,5 mm Länge, LD 1182/1 und LD 1182/2, maximale Breite 4,3 mm. — Lias epsilon von Dobbertain, BRD.

Flügelregionen bei *P. brunonis* bzw. *Zirzipanagrion quadriordinum* nahelegt. Das Pterostigma ist trapezförmig und der Quotient aus Länge und Breite beträgt 2,8. Im PR₁-Feld befinden sich zwei Zellreihen; einige der vorderen Zellen proximal vom Pt sind mehr als doppelt so hoch wie die dahinter liegenden. RP₂ und RP₃ gabeln sich im Bereich der Einmündung von RP₄ in den Hinterrand des Flügels. Im PR₂-Feld liegen, soweit erhalten, nur maximal drei Zellreihen. RI₃ verläuft bis nahe an den Hinterrand gerade, mit einer Zellreihe auch distal gegen RP₃. Das konkave Ästchen ist nur proximal erhalten. Vom Beginn dieses Ästchen bis zum Hinterrand des Flügels erkennt man drei Zellen. Der Flügelhinterrand ist an der Einmündung von RP₄ deutlich geknickt.

P. GRASSELENSIS BODE, 1953: Lias epsilon von Grassel bei Braunschweig, BRD.

Ein 11 mm langes Bruckstück (distale Flügelhälfte) eines linken Vorderflügels. Ähnlich wie im VF (Abb. 3) von *P. brunonis* ist das Pt relativ klein und weiter distal als im HF (Abb. 1).

P. HANDLIRSCHI MARTYNOV, 1927: Oberer Jura von Galkino, Ost Karatau, Mittelasien, UdSSR.

Es handelt sich hier um Reste des Thorax mit beiden Paaren Vorder- und Hinterflügel, wobei die jeweiligen linken bzw. rechten Flügel übereinanderliegen, was die Deutung des Geäders erschwert. Bei dieser Art liegen im PR₁-Feld auch im VF zwei und im HF drei Zellreihen. Die HF sind 22,5 mm lang.

P. ANGUSTOVENOSUS MARTYNOV, 1927: Oberer Jura von Galkino, Ost-Karatau, Mittelasien, UdSSR.

Diese Species ist durch einen Hinterflügel bekannt und ähnelt sehr der vorigen Art. Bei etwa gleicher Größe ist die Venation distal feinzelliger.

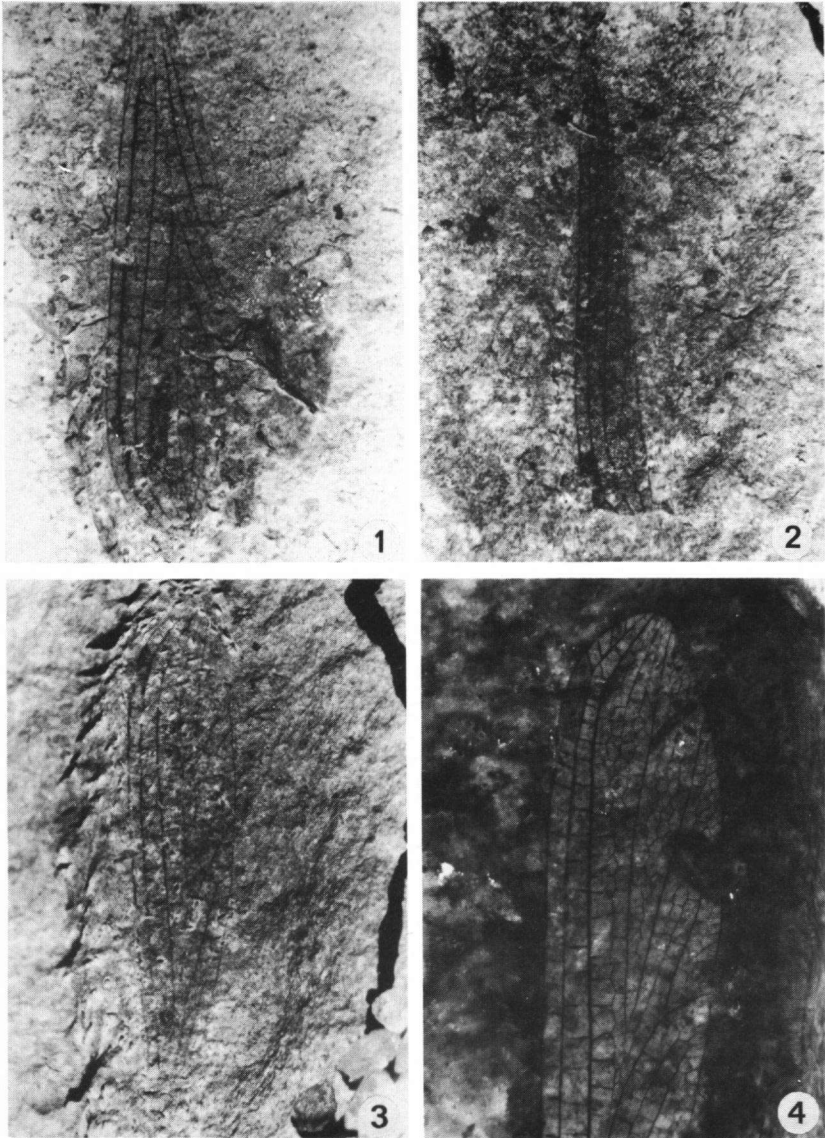
OBOTRITAGRION GEN. N.

Derivatio nominis. — Zusammengesetzt aus dem Namen des slawischen Volksstammes der Obotriten, in dessen ehemaligem Stammland die Typuslokalität Dobbertin liegt und *-agrion* nach dem Beispiel von *Triassagrion*, *Tillyardagrion*, etc. (nomenklatorisches Geschlecht: Neutrum).

Typusart: *Obotritagrion petersi* gen. n. & sp. n.

Diagnose. — Eine Gattung der Protomyrmeleontidae mit für diese Familie unterdurchschnittlicher Größe (Flügelänge bei Typusart 15 mm). Antenodalqueradern schwach ausgeprägt vorhanden. Etwa 10-15 Postnodalqueradern. Pt relativ lang und schmal, reicht über zwei bis drei Zellen im IR-Feld. Im PR₁-Feld zwei (im VF) und drei Zellreihen (im HF). PR₂-Feld verhältnismäßig kurz und größenbedingt mit weniger Zellen (Flügelrandzellen im PR₂-Feld bei Typusart nur sechs im HF und mutmaßlich 5 im VF). RI₃ proximal deutlich, distal in Netzwerk übergehend; konkaves Ästchen zwischen RI₃ und RP₄ fehlend oder schwach ausgeprägt. RP₄ wenig bogenförmig. CuA fehlend.

Vorkommen. — Oberer Lias von Mitteleuropa.



Taf. III. *Obotritagrion* gen. n. (Lias epsilon von Dobbertin) und *Zirzipanagrion* gen. n. (Lias epsilon von Grimmen, Bundesrepublik Deutschland): (1) *O. petersi* gen. n. & sp. n., Holotypus: Hinterflügel-fragment, 15 mm (LD 1963/1); — (2) *O. petersi* gen. n. & sp. n., Paratypus: Vorderflügel-fragment, 10 mm (LD 2140/1); — (3) *O. tehuiformum* sp. n., Holotypus: Vorderflügel-fragment, ca. 10 mm (LD 2323/1); — (4) *Z. quadriordinum* gen. n. & sp. n., Holotypus: rechter ? Vorderflügel, 20 mm (LGA 162/1).

Bemerkungen. — Diese liassische Gattung zeigt vermutlich größenbedingt einige Autapomorphien. So ist unter Beibehaltung der relativen Breite des PR_1 -Feldes das PR_2 -Feld kleiner geworden und die Gabelung RP_2 und RP_3 weiter nach distal verschoben. Der durch die doppelte Zellreihe bei *Protomyrmeleon* noch angedeutete CuA ist bei *Obotritagrion* gen. n. völlig reduziert. Die Zahl der Flügelzellen beträgt im PR_1 -Feld (HF) bei *P. brunonis* 52, bei *O. petersi* 33, im PR_2 -Feld bei *brunonis* ca. 60, bei der neuen Art 20. An der Zugehörigkeit zu den Protomyrmeleontidae ist nicht zu zweifeln. Auch bei dieser neuen Gattung zeigen die RP-Äste den typischen, apomorph umgebauten Verlauf, scheinbar aus dem Zwischengeäßer hervorgehend.

Außer in der Größe und Zellenzahl unterscheidet sich *Obotritagrion* von den anderen Gattungen unter anderem auch durch folgende Merkmale:

- *Terskeja* durch (1) den geraden ungeknickten Verlauf der ScP, — (2) die schwache Ausprägung der Antenodalquerradern, — (3) den apomorph umgestalteten Verlauf der RP-Äste, — (4) die kürzere Gabel von RP_2 und RP_3 , — (5) den weitgehend in Zwischengeäßer aufgelösten RI_3 -Verlauf und — (6) durch die größere Zahl von Postnodalquerradern;
- *Triassagrion* durch (1) das relativ größere Pterostigma, — (2) die geringere Anzahl von Postnodalquerradern, — (3) die kürzere Gabel von RP_2 und RP_3 , — (4) die geringere Zahl von Zellreihen im PR_1 -Feld, — (5) den weitgehend in Zwischengeäßer aufgelösten RI_3 -Verlauf, — (6) den weniger bogigen Endabschnitt von RP_4 und (7) das Fehlen von CuA;
- *Tillyardagrion* durch (1) drei Zellreihen im PR_1 -Feld, — (2) eine kürzere Gabel zwischen RP_2 und RP_3 und — (3) durch den weitgehend in Zwischengeäßer aufgelösten RI_3 -Verlauf;
- *Protomyrmeleon* durch (1) eine geringere Zahl von Postnodalquerradern, — (2) das wenn auch schwache Vorhandensein von Antenodalquerradern, — (3) die kürzere Gabel von RP_2 und RP_3 , — (4) das Fehlen eines deutlich ausgeprägten konkaven Ästchens im PR_3 -Feld, — (5) den weniger bogigen Verlauf von RP_4 und — (6) das Fehlen auch der Andeutung von CuA.

O. PETERSI sp. n.: Oberer Lias von Dobbartin in Mecklenburg, BRD, Abb. 5, 6, Taf. 3 Fig. 1, 2.

Derivatio nominis. — Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. Günter Peters, Berlin benannt, dessen freundschaftlicher Zuwendung und Unterstützung sich der Verfasser seit einer Reihe von Jahren erfreut.

Holotypus: Original zu Abb. 5 und Taf. 2, Fig. 1 unter der Signatur LD 1963/1 (Druck) und LD 1963/2 (Gegendruck) in der Sammlung des Verfassers, später im Museum für Naturkunde Berlin. —

Paratypus: LD 2140/1 und LD 2140/2, ein rechter VF, dessen hintere Flügelhälfte auf die vordere geklappt liegt, basal fragmentarisch. Abb. 6; Taf. 3, Fig. 2.

Locus typicus. — Ehemalige Schwinzer Tongrube bei Dobbartin in Mecklenburg.

Stratum typicum. — Oberer Lias (Unteres Toarcium), Lias epsilon.

Diagnose. — Die typische Art der Gattung *Obotritagrion* gen. n. mit der kennzeichnenden Merkmalskombination (siehe oben). Flügellänge etwa 15 mm, Flügelbreite 2,6 mm. Im VF 11, im HF 13 Postnodalqueradern. Gabelung RP_2 und RP_3 in Höhe des Auftreffens von RP_4 auf den Hinterrand der Flügel, Pt im VF relativ kürzer als im HF.

* **Bemerkung.** — Wegen der teilweise drei Zellreihen im PR_1 -Feld sowie der Flügelform wird der Flügel (Abb. 5) für einen Hinterflügel gehalten.

Beschreibung. — VF: Der rechte Vorderflügel (Paratypus) besitzt 11 Post-

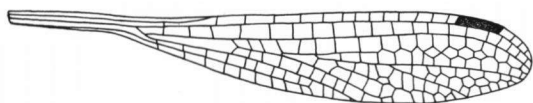
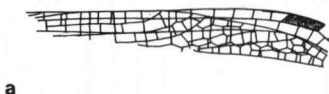
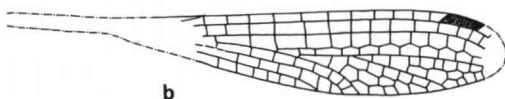


Abb. 5. *Obotritagrion petersi* gen. n. & sp. n., Holotypus: Hinterflügel von 15 mm Länge und maximal 2,6 mm Breite. — Lias epsilon von Dobbartin, BRD.

nodalqueradern (Abb. 6a, b). Das Pt reicht etwas über zwei Zellen im IR-Feld ($L_{Pt}:B_{Pt} = 3,5$). Das PR_1 -Feld ist zweireihig. RI_3 ist über die gesamte Länge zick-zack-förmige Zellbegrenzung. Im PR_3 -Feld liegen 17 Zellen, davon sechs Flügelrandzellen. Das PrM-Feld besitzt neun Zellen, das M-Feld deren etwa zehn und wahrscheinlich acht befinden sich im PrCu-Feld. HF: "Der Stiel" (bis zur RP-Gabelung) reicht bis $1/4$ der Flügellänge. Die beiden Antenodalqueradern sind nur schwach ausgeprägt. ScP endet bei $0,4 L_{HF}$. Es sind 13 Postnodalqueradern vorhanden, die proximale am Ende von ScP verläuft leicht zur Basis zurück geneigt. Das Pt reicht über etwas mehr als zwei Zellen im IR-Feld ($L_{Pt}:B_{Pt}$



a



b

Abb. 6. *O. petersi* gen. n. sp. n., Paratypus: rechtes Vorderflügelfragment von 10 mm Länge, LD 2140/1 und LD 2140/2; (a) im Original, — (b) im aufgeklappten Zustand. — Lias epsilon von Dobbartin, BRD.

$= 5,0$). Das PR_1 -Feld ist über vier Zellen dreireihig. Die Gabelung RP_2 und RP_3 beginnt bei $0,73 L_{HF}$ und in dem durch diese beide Äste aufgespannten PR_2 -Feld befinden sich 20 Flügelzellen mit sechs Flügelrandzellen, RI_3 verläuft proximal gerade, geht distal dann in zick-zack-förmige Zellbegrenzung über. Im PR_3 -Feld sind 23 Zellen, davon sieben Flügelrandzellen.

Das PrM-Feld besitzt elf Zellen, das M-Feld deren 13 und neun befinden sich im PrCu-Feld.

Variabilität. — Über die Variabilität läßt sich derzeit nur wenig aussagen, da die Zahl der Funde noch zu gering ist.

O. TENUIFORMUM sp. n.: Oberer Lias von Dobbertin in Mecklenburg, BRD, Abb. 7, Taf. 3, Fig. 3.

Derivatio nominis. — Nach dem schmal (lat. *tenuis*) geformten Feld zwischen RP_2 und Flügelhinterrand so benannt.

Holotypus: Original zu Abb. 7 und Taf. 2, Fig. 3 unter der Signatur LD 2323/1 (Druck) und LD 2323/2 (Gegendruck) in der Sammlung des Verfassers, später im Museum für Naturkunde Berlin.

Locus typicus: Ehemalige Schwinzer Tongrube bei Dobbertin in Mecklenburg.

Stratum typicum. — Oberer Lias (Unteres Toarcium), Lias epsilon.

Diagnose. — Gegenüber

O. petersi (VF) nur geringfügig kleiner und mit 10 Postnodalqueradern. Gabelung RP_2/ RP_3 weit distal von der Höhe der Einmündung RP_4 in den Hinterrand des Flügels und damit kürzeres PR_2 -Feld mit weniger Zellen (15) und nur etwa $1/2$ mal so langer RP_3 . Strecke zwischen $RP_2 + RP_3$ und Hinterrand wenig mehr als $1/3$ der Flügelbreite gegenüber etwa $1/2$ bei *O. petersi*. MP kürzer, distal bereits in Auflösung begriffen.

Bemerkung. — Wegen der zwei Zellreihen im PR_1 -Feld und der Flügelform wird der Flügel (Abb. 5) für einen Vorderflügel gehalten.

Beschreibung. — Das proximale Flügeldrittel bis nahe an die Einmündung von ScP in den Flügelvorderrand ist bedauerlicherweise noch fehlend. Im PrR -Feld befinden sich 10 Postnodalqueradern. Das Pt erscheint durch seine proximal rechtwinkelige Abschlußader trapezförmig ($L_{Pt}:B_{Pt} = 5,0$). Die Gabelung RP_2 und RP_3 beginnt bei etwa $0,75 L_{VF}$. Im PR_2 -Feld befinden sich 15 Flügelzellen, davon sechs Flügelrandzellen. RP_3 hat nur das 0,38-fache der Länge von RP_2 (im Vergleich dazu ist sie bei *O. petersi* 0,67 mal so lang). RI_3 verläuft proximal gerade und geht distal in zick-zack-förmige Zellbegrenzung über. RP_4 mündet unter einem Winkel von etwa 20 Grad in den Hinterrand. Im PR_3 -Feld liegen 13 Zellen, allein fünf am Flügelrand. Das PrM -Feld besitzt neun, zwischen MA und MP sind fünf Zellen erkennbar. Der MP-Verlauf ist distal unterbrochen und durch eine Zelldopplung noch zu verfolgen. Das Flügelfragment ist 9,9 mm lang. Daraus läßt sich auf einen ursprünglich etwa 14 mm langen Vorderflügel schließen. Die Flügelbreite beträgt 2,3 mm.

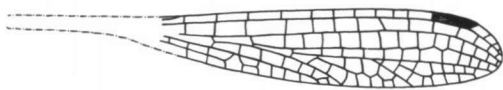


Abb. 7. *O. tenuiformum* sp. n., Holotypus: Vorderflügel-fragment von 9,9 mm Länge, LD 2323/1 und LD 2323/2. — Lias epsilon von Dobbertin, BRD.

ZIRZIPANAGRION GEN. N.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus dem Namen des slawischen Volksstammes der Zirzipanen, in dessen ehemaligem Stammland die Typuslokalität Grimmen liegt und -agrimon nach dem Beispiel von *Obotritagrimon* n. gen. etc. (nomenklatorisches Geschlecht: Neutrum).

Typusart und einzige derzeit bekannte Art: *Zirzipanagrimon quadriordinum* gen. n. sp. n.

Diagnose: Eine Gattung der Protomyrmeleontidae mit für die Familie durchschnittlicher Größe (Flügelänge bei Typusart etwa 20 mm). Antenodalqueradern fehlend oder sehr schwach ausgebildet. Etwa 18 Postnodalqueradern. Pt mäßig lang, über 4-5 Flügelzellen im IR-Feld reichend. Im PR_1 -Feld vier Zellreihen. PR_2 -Feld relativ lang und schmal, wenig distal der Flügelmitte beginnend. RI_3 deutlich ausgeprägt, ? geht distal in zelliges Netzwerk über; relativ viel Flügelrandzellen im Feld zwischen dieser eingeschalteten Ader und RP_3 . Ein recht kräftiger konkaver Ast im PR_3 -Feld vorhanden. RP_4 distal kräftig bogenförmig. CuA als Zellbegrenzung noch deutlich erkennbar. Der gesamte Flügel relativ feinzellig.

Vorkommen: Oberer Lias von Mitteleuropa.

Bemerkungen: Die Feinzelligkeit der neuen Gattung macht folgende Auszählung ausgewählter Flügelbereiche deutlich (Vergleiche mit den bei *O. petersi* sp. n. notierten Werten): PR_1 -Feld 77 Zellen, PR_2 -Feld 83 Zellen, davon 14 Flügelrandzellen.

Diese neue Gattung unterscheidet sich unter anderem von den o.g. Gattungen durch folgende Merkmale:

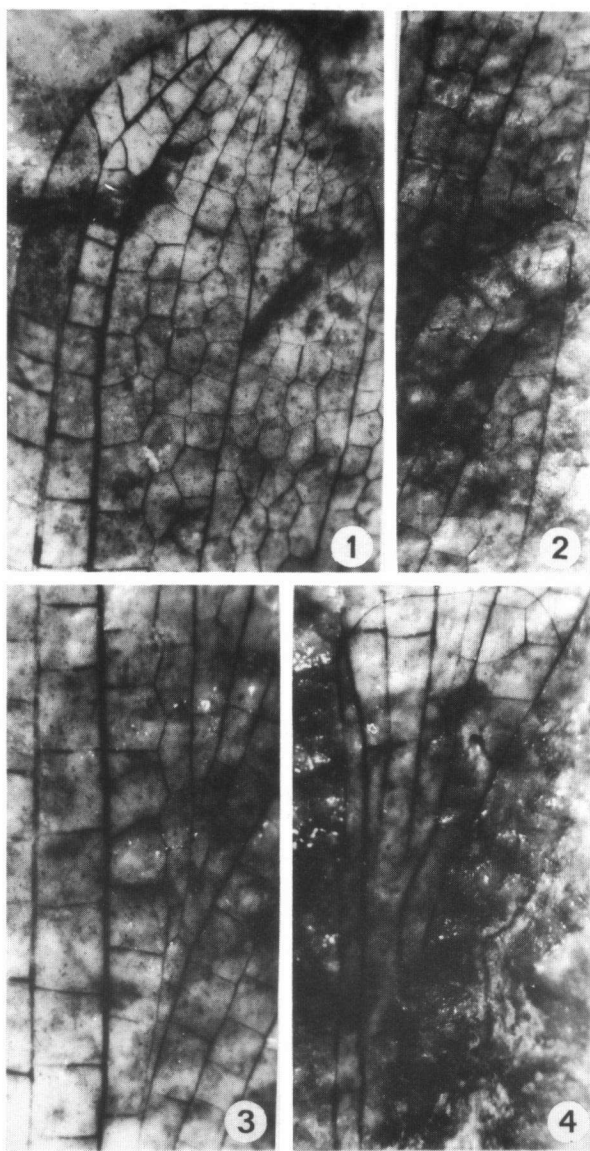
- *Terskeja* durch (1)-(3) wie bei *Obotritagrion*, — (4) den deutlich ausgebildeten konkaven Ast im PR_3 -Feld und (5) den mehr zick-zack-förmig verlaufenden RI_3 dortselbst — (6) die sehr viel größere Zahl von Postnodalqueradern — und (7) die Präsenz von CuA;
- *Triassagrion* durch (1) und (2) wie bei *Obotritagrion*, — (3) den mehr in Zellbegrenzung aufgelösten RI_3 , — (4) den deutlich ausgebildeten konkaven Ast im PR_3 -Feld, — (5) den etwa stärker bogig verlaufenden distalen Teil des Astes RP_4 und — (6) den bereits im Abbau begriffenen Ast CuA;
- *Tillyardagrion* durch (1) die größere Zahl Zellreihen im PR_1 -Feld und — (2) den mehr in Zellbegrenzung aufgelösten RI_3 -Ast;
- *Protomyrmeleon* durch (1) die größere Zahl Zellreihen im PR_1 -Feld und — (2) die insgesamt stärkere Feinzelligkeit;
- *Obotritagrion* durch (1) die größere Zahl von Postnodalqueradern, — (2) durch die vier Zellreihen im PR_1 -Feld, — (3) die längere Gabelung der Äste RP_2 und RP_3 , — (4) den relativ längeren RI_3 -Ast, — (5) das Vorhandensein der deutlichen konkaven Ader im PR_3 -Feld, — (6) den mehr bogigen Endverlauf von RP_4 , — (7) der Präsenz von CuA und — (8) die insgesamt viel stärkere Feinzelligkeit.

Z. QUADRIORDINUM sp. n.: Oberer Lias von Grimmen, BRD, Abb. 8, Taf. 3, Fig. 4, Taf. 4, Fig. 1-4.

Derivatio nominis. — Nach den vier Zellreihen im PR_1 -Feld benannt.

Holotypus: Original zu Abb. 6 und Taf. 2, Fig. 2,3 unter der Signatur LGA 162/1 in der Sammlung von Herrn J. Ansoerge, Rostock, später im Museum für Naturkunde Berlin.

Locus typicus. — Tongrube bei Klein Lehmhagen (nahe Grimmen) in Vorpommern.



Taf. IV. *Zirzipanagrimon quadriordinum* gen. n. & sp. n., Holotypus (LGA 162/1), Geäder: (1) im distalen Flügelbereich; — (2) im Bereich des konkaven Ästchen; — (3) im Bereich der RP-Aufspaltung; — (4) im basalen Flügelbereich.

Stratum typicum. — Oberer Lias (Unteres Toarcium), Lias epsilon.

Diagnose: Die typische und bisher einzige bekannte Art der Gattung *Zirzipanagrion* gen. n. mit der kennzeichnenden Merkmalskombination (siehe oben). Flügellänge 20,1 mm, Flügelbreite 3,8 mm.

Bemerkung. — Es handelt sich um einen rechten Flügel. Da er basal etwas schlanker als der Hinterflügel von *P. brunonis* (Abb. 1) ist, könnte es sich um einen Vorderflügel handeln.

Beschreibung. — Es liegt ein rechter (?) Vorderflügel von 20,1 mm Länge und 3,8 mm maximaler Flügelbreite vor. Lediglich ein sehr kleiner Flügelbereich im PR_3 -Feld ist nicht erhalten. Der "Stiel" bis zur R-Gabelung mißt etwa ein fünftel der gesamten Flügellänge. ScP endet wenig proximal der RP-Gabelung. Die Zahl der Postnodalquerdern beträgt 18. Das Pt reicht über etwas mehr als vier Zellen im IR-Feld und das Verhältnis aus Länge und Breite beträgt 4,0. Das Pt-Zentrum befindet sich bei ca. 90 % der Flügellänge von der Basis gerechnet.

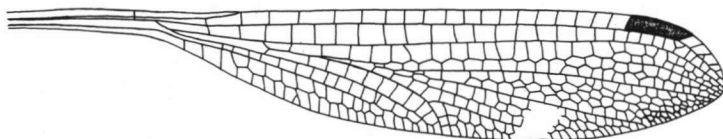


Abb. 8. *Zirzipanagrion quadriordinum* gen. n. & sp. n., Holotypus: rechter ? Vorderflügel von 20 mm Länge und 3,8 mm maximale Flügelbreite, LGA 162/1. — Lias epsilon von Grimmen, BRD.

Im PR_1 -Feld befinden sich distal vier Zellreihen. Das Feld erreicht seine größte Breite im Bereich des Pt, enthält 77 Flügelzellen, davon vier -randzellen. Das PR_2 -Feld ist relativ lang, verbreitert sich gleichmäßig mit geradem Verlauf von RP_2 und RP_3 und beginnt bei $0,57 L_{VF}$. RI_3 ist deutlich erkennbar und geht distal in Netzwerk über. Zwischen RI_3 und RP_3 liegen 10 oder 11 Flügelrandzellen. Die Zahl der Flügelzellen im PR_2 -Feld beträgt 83, davon sind 14 Flügelrandzellen. Das konkave Ästchen im PR_3 -Feld ist kräftig ausgebildet. RP_4 zeigt distal einen stark bogenförmigen Verlauf. CuA ist als Zellbegrenzung zweier Zellreihen über 15 Flügelrandzellen zu erkennen.

Im PrM-Feld liegen 13 Flügelzellen, das M-Feld enthält 15. Wenn vorhanden, dann sind die Antenodalquerdern nur sehr schwach sichtbar ausgebildet. Eine definitive Entscheidung fällt dazu am Holotypus schwer.

MALMAGRION HANDLIRSCH, 1908, p. 599

? *Malmagrion* PONOMARENKO, 1985: 138.

Diagnose (emend.). — Flügel ca. 20 mm lang. RP-Äste in der für die meisten Gattungen der Familie typischen Ausbildung. RI_3 als deutliche lange Ader

erkennbar. Konkaves Ästchen im PR_3 -Feld vorhanden, zu RI_3 subparallel und dicht beieinander. RP_4 endet mäßig steil auf Hinterrand. CuA vorhanden. Postnodalqueradern vermutlich um 20 oder etwas mehr. Abdomen überragt die Flügel ein wenig.

Vorkommen. — Oberer Jura von Europa.

Bemerkungen. Die Diagnose begründet sich auf dem Foto von ? *Malmagrion eichstaettensis* (Hagen) PONOMARENKO, 1985 (Pt. 1, Fig. 1). Das Original stand dem Verfasser nicht zur Verfügung. Aus diesem Grunde ist die oben angeführte Diagnose zu einem späteren Zeitpunkt zu präzisieren.

? *MALMAGRION EICHSTAETTENSIS* (HAGEN, 1862) PONOMARENKO, 1985: Malm zeta von Eichstädt, BRD.

PONOMARENKO (1985) hielt einen Fund aus Eichstädt aus dem Naturhistorischen Museum Wien (NMW 1985/26/1) für eine Art der Protomyrmeleontidae. Am Holotypus von *M. eichstaettensis* ist die Venation sehr mangelhaft erhalten und die Entscheidung, ob *M. eichstaettensis* in die hier untersuchte Gruppe gehört, läßt sich derzeit nicht treffen. Das neu vorgestellte Exemplar (PONOMARENKO, 1985, Pt. 1, Fig. 1) gehört mit großer Wahrscheinlichkeit dazu. Obwohl die vier Flügel übereinander liegen, sind genug Einzelheiten der 20 mm langen Flugorgane zu erkennen, die für die Einordnung bei den Protomyrmeleontidae sprechen.

BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER GATTUNGEN

- 1 ScP distal geknickt. Pt lang und schmal ($L_{Pt}:B_{Pt} = 6$). Weniger als zehn Postnodalqueradern. RP-Aste verlaufen weitgehend ursprünglich, aus dem RP-Stamm gleichmäßig hervorgehend. CuA fehlt. — Trias von Asien *Terskeja*
- 1* ScP nicht geknickt. Pt kürzer. Mehr als 10 Postnodalqueradern. RP_{2+3} -Ast scheinbar aus dem Zwischengeäßer hervorgehend 2
- 2 Antenodalqueradern deutlich. Im PR_1 -Feld bis fünf Zellreihen. Kein konkaves Ästchen zwischen RP_4 und RI_3 . CuA deutlich als Ader ausgebildet. — Trias von Australien *Triassagrion*
- 2* Antenodalqueradern schwach ausgebildet oder fehlend. Im PR_1 -Feld weniger als fünf Zellreihen. RI_3 als Ader ausgeprägt oder in Zellwerk aufgelöst. Konkaves Ästchen zwischen RP_4 und RI_3 vorhanden oder im Zwischengeäßer angedeutet. CuA meist zick-zack-förmig oder fehlend 3
- 3 Im PR_1 -Feld (VF) zwei Zellreihen. RI_3 deutlich als Ader ausgebildet. Größte Vertreter der Familie mit etwa 30 mm Flügellängen. — Lias von England *Tillyardagrion*
- 3* Im PR_1 -Feld zwei oder mehr Zellreihen. RI_3 wenigstens distal in Netzwerk aufgelöst. Kleinere Flügellängen 4
- 4 Kleine Exemplare mit ca. 15 mm langen Flügeln. Wenig mehr als 10 Postnodalqueradern. Gabelung von RP_2 und RP_3 weit distal der Flügelmitte. CuA fehlend. — Lias von Mitteleuropa *Obotritagrion*
- 4* Größere Flügel. Gabelung RP_2 und RP_3 wenig distal der Flügelmitte. Mehr als 15 Postnodalqueradern. Konkaves Ästchen im Feld zwischen RI_3 und RP_4 vorhanden. CuA präsent, reduziert 5

- 5 Im PR₁-Feld im VF zwei, im HF drei Zellreihen. Mittelgroße Gattung (ca. 20 mm Flügellänge). RI₃ weitgehend in Zwischengeäde aufgelöst. — Jura von Europa und Asien *Protomyrmeleon*
- 5* Im PR₁-Feld mehr Zellreihen, RI₃ nicht so stark in Zwischengeäde aufgelöst 6
- 6 Im PR₁-Feld vier Zellreihen. Mittelgroße, relativ feinzellige Venation (ca. 20 mm Flügellänge). Langer und kräftiger konkaver Ast im PR₃-Feld. — Lias von Mitteleuropa *Zirzipanagrimon*

? *Malmagrimon* aus dem Malm zeta von Solnhofen mit ca. 20 mm Flügellängen wurde vorerst noch nicht in den Bestimmungsschlüssel aufgenommen, da der Verlauf der Venation bisher noch nicht sicher gedeutet werden konnte.

MERKMALSWANDEL UND PHYLOGENIE

Aus einer Merkmalsanalyse der Flügelvenation innerhalb der Familie Protomyrmeleontidae ergeben sich folgende Grundplanmerkmale:

- (1) die Flügel sind "gestielt", das heißt, die Flügelbasis ist stark verengt;
- (2) es sind zwei Antenodalqueradern vorhanden;
- (3) Nodus (= Querader vom distalen Ende der ScP auf RA) und Subnodus (Verlängerung dieser Querader auf RP) sind nicht vorhanden;
- (4) der Flügelvorderrand ist am distalen Ende von ScP nicht eingeschnürt;
- (5) ein Pterostigma ist vorhanden und liegt apexnah;
- (6) RP besitzt vier konkave Äste, wobei RP₂ und RP₃ scheinbar aus dem Zwischengeäde hervorgehen;
- (7) im PR₃-Feld befindet sich zumindest als Andeutung im Zwischengeäde ein weiterer konkaver Ast, der sich scheinbar aus RP₄ entwickelt;
- (8) das Radialfeld reicht im RP₄ auf dem Flügelhinterrand bis knapp zur Flügelmitte zurück;
- (9) basal verschmelzen CuA und MP zu einer Ader;
- (10) CuP, AA und AP sind völlig reduziert und
- (11) der sogenannten Diskoidalzelle (zwischen MA und MP) fehlt die proximale Abschlusßader.

Seit dem Perm sind Libellenarten bekannt, die bereits eine "gestielte" Flügelbasis mit zwei Antenodalqueradern ähnlich der rezenten Zygoptera besitzen. Höchstwahrscheinlich ist sogar die breite Flügelbasis rezenten Anisoptera auf solche gestielten Formen zurückzuführen (FRASER, 1954). Dieses Merkmal ist plesiomorph für die meisten mesozoischen und für alle rezenten Odonaten.

Bei den triassischen Arten der Gattung *Triassagrimon* und *Terskeja* innerhalb der Familie sind noch deutlich zwei Antenodalqueradern ausgebildet. Erst bei Vertretern der jurassischen Gattungen *Protomyrmeleon*, *Zirzipanagrimon* und *Obotritagrimon* sind sie teilweise oder ganz reduziert. Ob dieser adaptive Trend auch für die Arten der jurassischen Gattungen *Tillyardagrimon* und *Malmagrimon* sowie der unterkretazeischen bisher unpublizierten Protomyrmeleontidae von

Bajsa (UdSSR) anhält, läßt sich erhaltungsbedingt nicht entscheiden.

Nodus und Pterostigma sind als relativ einfache Besonderheiten im Flügelgeäder der Odonata im Verlauf ihrer Evolution offensichtlich mehrfach unabhängig voneinander als Bildungen zur Optimierung der Flugeigenschaften entstanden. So findet sich eine pterostigma-ähnliche Bildung bei der permischen Meganeuride *Meganeuropsis americana* Carpenter, 1947 und eine nodus-ähnliche Bildung bei *Stephanotypus schneideri* Zessin, 1983 aus dem Oberkarbon Europas. Zumindest hierbei handelt es sich um Parallelentwicklungen zu den entsprechenden Bildungen bei den rezenten Odonata. Bei einigen Protomyrmeleontiden liegt das Pterostigma auffallend weit distal (*Triassagrion*, *Protomyrmeleon*).

Bei *Triassagrion australiense* verlaufen die Queradern zwischen ScP bzw. Flügelvorderrand (Pc+C+Sc) im Bereich des distalen freien Endes von ScP unbeeinflußt vom Verlauf der ScP, das heißt, vom distalen Auftreffen der ScP auf den Vorrand geht keine Querader (nodusähnlich) auf RA. Bei *Terskeja paula*, *T. pumilio* und *T. tenuis* befindet sich eine Querader am distalen Ende von ScP, wie auch bei den Arten der anderen Gattungen der Familie; jedoch liegt bei allen die sich daran anschließende Querader (Subnodus) nicht schräg nach vorn gerichtet. Eine solche Anpassung war bei den Protomyrmeleontidae (soweit bisher bekannt) nicht vollzogen.

Ebenso besitzen alle das Grundplanmerkmal vier (keine Einschnürung des Flügelvorderrandes am distalen Ende von ScP). Das leichte Abknicken der ScP im distalen Bereich bei *Terskeja* ist als autapomorphes Merkmal zu deuten.

Die Pterostigmalänge der Spezies der triassischen Protomyrmeleontidae unterscheidet sich auf Gattungs-Ebene sehr. Während bei *Triassagrion* das Pt apexnah und klein ist, zeigen die Vertreter der Gattung *Terskeja* ein langes, über drei bis vier Zellen im Interradialfeld reichendes Pt. Ebenfalls relativ apex nah ist es bei *Protomyrmeleon* und *Tillyardagrion*. Ausgesprochen weit distal liegt das Pterostigma im Vorderflügel von *Protomyrmeleon brunonis*. In der Ausprägung dieses Merkmals ist jedoch kein Entwicklungstrend von den ältesten Vertretern der Familie zu den jüngsten zu erkennen.

Anders dagegen bei den Grundplanmerkmalen fünf und sechs, die eine deutliche zeitliche Differenzierung zeigen. So weisen die drei bekannten Arten von *Terskeja* den ursprünglichsten Bau der RP-Äste auf. Mehr oder weniger deutlich zweigen die konkaven RP-Äste nacheinander vom RP-Stamm ab. Die Gabel aus RP₂ und RP₃ befindet sich erst im Anfangsstadium ihrer Ausprägung, RI₃ ist eine lange konvexe Ader, die bis auf den RP-Stamm verläuft und das kleine konkave Ästchen im PR₃-Feld ist noch untypisch im Zwischengeäder auszumachen. Bei *Triassagrion australiense* entsteht die Gabelung RP₂ und RP₃ bereits deutlich aus dem Zwischengeäder, RI₃ ist ebenfalls eine lange kräftig ausgebildete Ader und im distal breiten Feld zwischen RI₃ und RP₄ deutet sich das konkave Ästchen an. *Tillyardagrion anglicanus* besitzt auch eine lange Gabel

aus RP_2 und RP_3 und eine kräftige, bis auf den Flügelhinterrand reichende intercalate Ader RI_3 . Bei den anderen jurassischen Gattungen ist RI_3 weitgehend, besonders jedoch distal in Zwischengeäder aufgelöst. Stark ausgebildet ist das konkave Ästchen im PR_3 -Feld bei den beiden jurassischen Gattungen *Protomyrmeleon* und *Zirzipanagrion*, während bei *Obotritagrion* dieses Ästchen, bedingt auch durch die geringe Flügelgröße der Arten, klein ist bzw. fehlt.

Das basale Verschmelzen von CuA und MP ist allen Protomyrmeontidae eigen. Dieses Merkmal findet sich auch bei den Familien der Protozygota. Neben der Reduktion von CuP, AA und AP im Geäderbauplan ist bei *Terskeja* und *Obotritagrion* auch CuA völlig reduziert, während diese Ader bei den anderen Gattungen wenigstens noch im Zwischengeäder auszumachen ist.

Eine Bewertung der Grundplanmerkmale der Protomyrmeontidae sowie der Gattungsmerkmale läßt sich wie folgt vollziehen:

- Zwei Antenodalquerradern, gestielte Flügel, das Fehlen einer Einschnürung des Vorderrandes am distalen Ende von ScP, das basale Verschmelzen von CuA und MP zu einer Ader, die Reduktion von CuP und der Analadern sowie das Fehlen der proximalen Abschlußquerrader der Diskoidalzelle sind offensichtlich plesiomorphe Merkmale, die sich auch bei den Protozygota finden.
- Vier konkave RP-Äste mit dazwischen liegende konvexen Interradial-Ästen sind ein altes, ursprüngliches Merkmal geflügelter Insekten und findet sich auch bei den ältesten bisher bekannten Odonaten (*Geropteran arcutum* Riek, 1984 aus der Malazán-Formation des ? Unteren Namuriums von La Rioja, Argentinien u.a.). Auch wenn hier dieses Merkmal als ein plesiomorphes bei den Protomyrmeontidae angesehen wird, ist eine sekundäre Vierästigkeit, die aus dreiästigen Formen ähnlich der bei Protozygota hervorgegangen ist, derzeit nicht auszuschließen. Zumindest die Bildung des konkaven Ästchen im PR_3 -Feld stellt eine Autapomorphie für die Protomyrmeontiden-Spezies dar.
- Die Reduktion der Antenodalquerradern bei einigen Protomyrmeontiden-Arten folgt einem allgemeinen Reduktionstrend innerhalb der mutmaßlich monophyletischen Gruppe und stellt den abgeleiteten Zustand dar.
- Eine autapomorphe Bildung der Gattung *Terskeja* stellt der deutliche Knick der ScP im distalen Bereich dar.
- Die Reduktion von CuA bei *Terskeja* und *Obotritagrion* stellt den abgeleiteten Zustand dar, der auch mehrfach unabhängig realisiert worden sein kann.
- Eine starke Synapomorphie für alle Protomyrmeontidae stellt der apomorph umgestaltete Bau der RP-Äste dar, der in dieser Form einzigartig innerhalb der Odonata dasteht.
- Das apexnahe Pt bei einigen Arten der Familie findet sich auch bei Arten der Protozygota (z.B. bei *Permagrion falklandicum* Tillyard) und es ist schwierig zu beurteilen, welcher Grad der Apex-Nähe den apomorphen

Zustand anzeigt. Hier sind parallele Entwicklungstrends wahrscheinlich. Zwei bzw. drei Zellreihen im PR_1 -Feld sind vermutlich der ursprüngliche Zustand. Wir finden dieses Merkmal bereits bei vielen Arten der sogenannten Protozygotera im Perm. Eine Vermehrung der Flügelzellen in diesem Bereich ist im Rahmen phylogenetischer Größenzunahme und mit der Flügelvergrößerung leicht denkbar. Dieser Zustand hat sich vermutlich mehrfach parallel vollzogen und mutmaßlich auch bei *Triassagnion* und *Zirzipanagnion* realisiert.

Obwohl das Bild der Entwicklung der Protomyrmeleontiden-Spezies noch zum Teil recht unklar ist und die Beurteilung der zeitlich differenziert auftretende Merkmale durch wahrscheinliche Konvergenzen erschwert wird, soll hier der Versuch unternommen werden, die Entwicklung der Familie auf Gattungsebene in einem hypothetischen Dendrogramm darzustellen. Dabei bedeutet ein a in Klammern, daß dieses Merkmal für ein abgeleitetes (apomorphes) gehalten wird und ein p in Klammern, daß dieses Merkmal für ein ursprüngliches (plesiomorphes) angesehen wird. Die Zahlen der jeweiligen Merkmale bzw. Merkmalskomplexe korrespondieren mit den jeweiligen Zahlen in Abbildung 9.

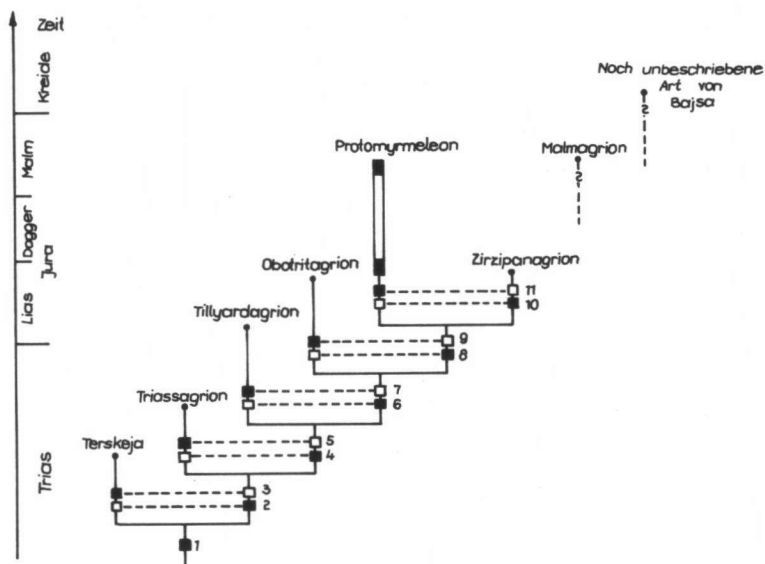


Abb. 9. Hypothetisches Dendrogramm der Protomyrmeleontidae von Trias bis Kreide. Erklärungen im Text.

- (1) 1a RP-Äste gleichförmig aus RP-Stamm (p) — RP-Äste scheinbar aus Zwischengeäßer (a); 1b Feld zwischen RI_3 und RP_4 distal nicht verbreitert (p) — Feld distal verbreitert mit Andeutung

- eines konkaven Ästchen (a); 1c MA erreicht weit distal der Flügelmitte den Hinterrand (p) — MA erreicht Hinterrand nur wenig distal der Flügelmitte (a).
- (2) 2a RP_2 und RP_3 bilden keine deutliche Gabel (p) — RP_2 und RP_3 bilden eine deutliche Gabel aus (a).
 - (3) 3a CuA vorhanden (p) — CuA reduziert (a); 3b Pt von "normaler" Länge ($l_{Pt}:b_{Pt} < 4$) (p) — Pt lang und schmal ($l_{Pt}:b_{Pt} \geq 4$) (a); 3c ScP distal ohne Knick (p) — ScP distal mit Knick (a).
 - (4) Pt im Vorderflügel nicht extrem apexnah (p) — Pt im VF apexnah (a).
 - (5) Zwei bzw. drei Zellreihen im PR_1 -Feld (p) — mehr als drei Zellreihen in diesem Feld (a).
 - (6) 6a RI_3 verläuft als Ader bis auf den Flügelrand (p) — RI_3 löst sich wenigstens distal in Netzwerk auf (a); 6b zwei Antenodalqueradern deutlich vorhanden (p) — Antenodalqueradern weitgehend oder völlig reduziert (a).
 - (7) Feld zwischen RP_3 und RI_3 distal kaum verbreitert (p) — Feld zwischen diesen Adern distal deutlich verbreitert (a).
 - (8) Konkaves Ästchen im PR_3 -Feld wenig entwickelt (p) — konkaves Ästchen ist eine deutliche Ader (a).
 - (9) 9a CuA vorhanden (p) — CuA völlig reduziert (a); 9b Gabel aus RP_2 und RP_3 lang und schwach divergierend (p) — Gabel kurz und stark divergierend (a).
 - (10) Zwei bzw. drei Zellreihen im PR_3 -Feld (p) — mehr als drei Zellreihen in diesem Feld (a).
 - (11) Keine Autapomorphie zu finden.

Es ist nicht auszuschließen, da sich für die in der Gattung *Protomyrmeleon* vereinten Spezies keine Autapomorphie finden ließ, daß es sich bei den hier vereinten Arten nicht um eine monophyletische Gruppierung handelt.

STELLUNG IM SYSTEM DER ODONATA

HANDLIRSCH (1906) begründete auf *Protomyrmeleon brunonis* eine eigene Unterordnung Archizygoptera und stellte sie gleichwertig neben Zygoptera, Anisozygoptera und Anisoptera. Er meinte noch, die geäderrmäßig stark spezialisierten Flügel wären basal nicht gestielt. Für jungpaläozoische gestielte Formen schuf TILLYARD (1925) die Unterordnung Protozygoptera. Fraser notierte in TILLYARD & FRASER (1939), daß sich die Protomyrmeleontidae augenscheinlich aus frühen Typen der Protozygoptera während des frühen Mesozoikums durch weitgehende Reduktion von Sc und 1A zusammen mit starker Vermehrung der Queradern distal von Sc und der Entwicklung eines höher spezialisierten Arrangements der RS-Äste entwickelt hätten. Jedoch schien ihm eine sichere Interpretation des Flügelgeäders der Protomyrmeleontidae noch nicht möglich.

RODENDORF (1962) faßte die Protozygoptera Tillyard, 1925 und Archizygoptera Handlirsch, 1906 gemeinsam mit anderen jungpaläozoischen bis rezenten Libellen als Angehörige der Unterordnung Zygoptera auf. Nach Meinung von PRITYKINA (1968) waren die Zygoptera im unteren Jura noch nicht von den Anisozygoptera getrennt, weshalb der Einschluß der Protomyrmeleontidae in die Unterordnung Zygoptera falsch sei. Sie kommt nach Analyse der geologischen Verhältnisse und Flügelmorphologie dieser äußerst spezialisierten Gruppe zu dem Schluß, daß sie genetisch eine Einheit mit den Protozygoptera

bilden und die Ähnlichkeit im Flügelbau der Protomyrmeleontidae mit den rezenten Coenagrionidae auf Konvergenz beruht. Im oberen Jura treten mit den Oreopteridae Pritykina, 1968 sichere Zygoptera auf, die neben der Reliktgruppe der Protomyrmeleontidae in der oberjurassischen Fauna stehen. Nach neuerer Kenntnis reichen die Protomyrmeleontidae bis in die Untere Kreide (PRITYKINA, 1981) und bilden nach dieser Autorin den allerletzten Ast der ansonsten permischen Infraordnung Kennedyomorpha (= Protozygoptera + Archizygoptera) Tillyard, 1925. Das Vorkommen von Protomyrmeleontiden in der Unteren Kreide von Basja notierte auch PONOMARENKO (1988: 201, 203), jedoch wurden die Funde bisher nicht publiziert.

HENNIG (1969) kommt in Analyse der Merkmale von "Protozygoptera" sowie Zygoptera, Anisozygoptera und Anisoptera in Bezug auf die "Archizygoptera" (= Protomyrmeleontidae) zu folgenden Aussagen:

- (1) Wenn, wie die angegebenen diagnostische Merkmale wahrscheinlich machen, die Zygoptera und Anisozygoptera/Anisoptera Schwestergruppen sind und Merkmale des Grundplanes der Odonata in alternativer Weise weitergebildet haben und Fossilien aus der Stammgruppe der Anisozygoptera/Anisoptera bereits in der oberen Trias existierten, müssen Stammgruppenvertreter der Zygoptera auch bereits in der oberen Trias gelebt haben. Dies gilt auch für den Fall, daß die Zygoptera eine auf Sympleiomorphie begründete paraphyletische Gruppe sind, wie dies FRASER (1954) geltend machte.
- (2) Da die "Archizygoptera" insbesondere in der Basalregion und im Gebiet der Analader deutliche Reduktionserscheinungen zeigen, ist vielleicht auch das Fehlen einer geschlossenen Diskoidalzelle durch Reduktion zu erklären. Weil die spätesten bekannten paläozoischen Formen noch keine solche geschlossene Diskoidalzelle besaßen, ist es nicht erwiesen, daß die frühesten mesozoischen Formen eine solche besessen haben. Es wäre demnach möglich daß die Protomyrmeleontidae von den gleichen frühmesozoischen Vorfahren abstammen wie alle rezenten und wie die meisten anderen mesozoischen Odonata.
- (3) Das Fehlen eines Nodus ist ein ursprüngliches Merkmal, das die Zugehörigkeit der Protomyrmeleontidae zur Stammgruppe der Odonata nicht ausschließen würde. Da ein wenigstens in Vorstufen vorhandener Nodus bei permischen Formen vorkommt, darf angenommen werden,

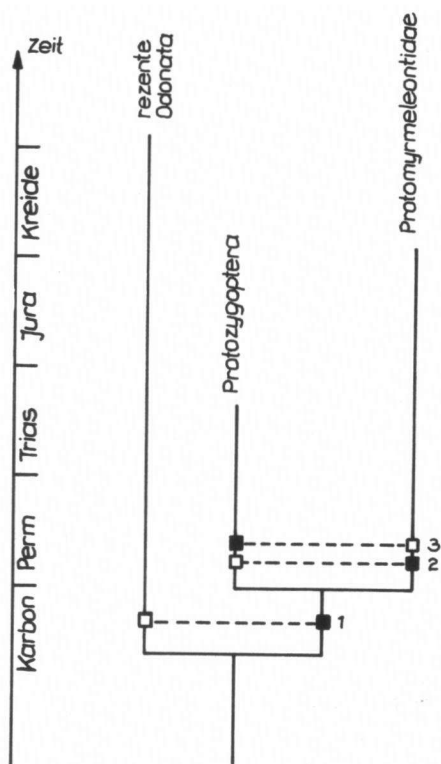


Abb. 10. Hypothetisches Dendrogramm der Verwandtschaft von Protozygoptera und Protomyrmeleontidae.

daß dieses Merkmal (und Antenodalqueradern) bei den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Odonata auch vorhanden war. Diese können durchaus in der unteren Trias gelebt haben.

- (4) In der oberen Trias, besonders im Jura sind mit Sicherheit schon mehrere Teilgruppen der *Odonaten (das sind alle rezenten Odonata und jene ausgestorbene Arten, die alle gemeinsame Nachfahren einer Stammart sind) vorhanden gewesen. Die Protomyrmeleontidae sind mit ziemlicher Sicherheit als Formen anzusehen, die unabhängig von den direkten Vorfahren der *Odonata ins Mesozoikum gelangt und dann ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Der letzte Autor, der sich der Frage nach der Stellung der Protomyrmeleontidae zuwandte, war CARLE (1982). In seinem Schema der *Phylogeny of Odonatoids* (Fig. 9) sind einerseits Protanisoptera und Protozygoptera + Archizygoptera Schwestergruppen, was jedoch durch keine Synapomorphien wahrscheinlich gemacht wurde, andererseits Kennedyidae und Protomyrmeleontidae Schwestergruppen, wofür bis heute ebenfalls jeder Beweis ausgeblieben ist.

Wie nicht anders zu erwarten, ist die Frage nach der Schwestergruppe die zentrale Frage in Bezug auf die systematische Stellung der Protomyrmeleontidae und den Zeitpunkt ihrer Entstehung. Es erscheint dem Verfasser wenig wahrscheinlich, daß, wie HENNIG (1969) es für möglich hielt (siehe oben), sich eine auf Optimierung der Flugeigenschaften gerichtete Bildung wie die proximale Abschlußquader der Diskalzelle, die zweifellos evolutiven Vorteil bedeutete gegenüber solchen, die eine derartige Bildung nicht besaßen, zurückbilden sollte. Gerade die Strukturen im basalen Bereich der Flügel, die einer Torsion entgegenwirken, wurden im Verlauf der Evolution der Odonata immer mehr verbessert. Sind es bei den Meganisoptera und Protanisoptera noch sigmoidal geschwungene basale Aderverläufe, verläuft die Entwicklung über die geschlossene Diskalzelle bis hin zur Bildung komplizierter Strukturen, wie sie die sogenannten Flügeldreiecke der Anisoptera darstellen.

Besonderes Interesse verdient der Bau des Postradialfeldes. Bei den Protozygoptera einschließlich der Batkeniidae Pritykina 1981 haben die RP-Äste den Charakter von Längsadern. Es gibt, soweit bekannt, drei konkave Äste im Postradialfeld mit dazwischen eingeschalteten (intercalaten) konvexen Adern, die im Zwischengeäder teilweise oder ganz aufgelöst sein können. Drei konkave RP-Äste stellen gegenüber einem ursprünglich vierästigen den apomorphen Zustand dar. Möglicherweise ist die lange MA Resultat der Verkleinerung der distalen Breite des PR-Feldes. Bei den Protomyrmeleontidae kam es bei mutmaßlicher Beibehaltung des plesiomorphen Zustands in Bezug auf die Zahl der RP-Äste zu einer Reihe von autapomorphen Veränderungen im Aufbau dieses Feldes. Dabei nimmt das PR-Feld einen sehr großen Teil des Flügelhinterrandes auf, womit eine Verkürzung der MA einhergeht. Weiter läuft RP_4 unter einem dem rechten weit angenähertem Winkel, ähnlich wie bei einigen Protanisoptera-Spezies oder Meganisopterenarten.

Aus diesen Überlegungen heraus kommt keine der Familien der Protozy-

goptera als Schwestergruppe der Protomyrmeleontidae in Frage, sondern die mit Vertretern der Kennedyidae Tillyard, 1925 und Batkeniidae bis in die Trias reichenden Protozygoptera als wahrscheinlich monophyletische Gruppe stehen den Protomyrmeleontidae in ihrer Gesamtheit als Schwestergruppe gegenüber. Als Synapomorphie kann die Herausbildung des "gestielten" Flügels mit dem basalen Verschmelzen von MP und CuA zu einer Ader gelten. Wenn, wie das o.g. wahrscheinlich macht, die Protozygoptera Schwestergruppe der Protomyrmeleontidae sind, können sie nicht mit den Kennedyidae und Batkeniidae gemeinsam zur Überfamilie Kennedyoidea mit PRITYKINA (1981) zusammengelegt werden.

Eine Konsequenz ergibt sich aus diesem Schwestergruppenverhältnis. Da sichere Protozygoptera bereits aus dem Unteren Perm bekannt sind, müssen mindestens seit dieser Zeit ebenfalls Protomyrmeleontidae gelebt haben. Wahrscheinlich erfolgte die Trennung der beiden Schwestergruppen bereits im oberen Karbon.

Entsprechend dem hypothetischen Dendrogramm von Abbildung 9 bedeuten auf Abbildung 10 die Zahlen:

- (1) 1a Flügel an der Basis breit (p) — Flügel "gestielt" (a); 1b CuA und MP basal getrennt (p) — CuA und MP basal zu einer Ader verschmolzen (a); 1c ScP lang (p) — ScP stark verkürzt (a).
- (2) 2a RP-Äste gleichförmig aus RP-Stamm (p) — RP-Äste scheinbar aus Zwischengeäde (a); 2b Feld zwischen RI_1 und RP_4 distal nicht verbreitert (p) — Feld distal verbreitert mit Andeutung eines konkaven Ästchens (a). 2c MA erreicht weit distal der Flügelmitte den Hinterrand (p) — MA erreicht Hinterrand nur wenig distal der Flügelmitte (a).
- (3) 3a Vier RP-Äste (p) — Drei RP-Äste und damit Verschmälerung des distalen PR-Feldes (a); 3b Flügelvorderrand an der Einmündung von ScP ohne Knick und Nodus (p) — leichter Knick und Andeutung eines Nodus (a).

LITERATUR

- AX, P., 1984. *Das phylogenetische System*. Stuttgart, New York.
- BODE, A., 1953. Die Insektenfauna des ostniedersächsischen oberen Lias. *Paläontographica* (A) 103: 1-375.
- BRAUCKMANN, C. & W. ZESSIN, 1989. Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera. *Dt. ent. Z.* (N. F.) 36(1/3): 177-215, Taf. 3-8.
- BRONGNIART, C., 1885. Les insectes fossiles des terrains primaires. Coup d'oeil rapide sur la faune entomologique des terrains paléozoïques. *Bull. Soc. Amis Sci. nat. Rouen* (III) 21: 50.
- CARLE, F.L., 1982. The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate. *Soc. int. odonatol. rapid Comm.* 4: 1-66.
- FRASER, F.C., 1954. The origin and descent of the order Odonata based on the evidence of persistent archaic characters. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B) 23: 89-94.
- GEINITZ, E., 1884. Die Flözformationen Mecklenburgs. *Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenb.* 37 [1883]: 1-151.
- GEINITZ, E., 1887. Neue Aufschlüsse der Flözformationen Mecklenburgs. *Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenb.* 41: 1-74.
- HANDLIRSCH, A., 1906-1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*,

- Bd. 1 & 2. Engelmann, Leipzig.
- HANDLIRSCH, A., 1925. Palaeontologie. In: C. Schröder, Handbuch der Entomologie, Bd. 3, S. 117-306, Tab. 1-10, Fischer, Jena.
- HANDLIRSCH, A., 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. II. *Annln naturh. Mus. Wien* 49: 1-240.
- HENNIG, W., 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.* (Sonderh.) 3: 1-85.
- HENNIG, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Frankfurt/M.
- KUKALOVA-PECK, J., 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can. J. Zool.* 61(7): 1618-1669.
- MARTYNOV, A., 1927. Jurassic fossil insects from Turkestan. 7. Odonata, Neuroptera, Thysanoptera. *Izv. Akad. Nauk. SSSR* 21: 757-768.
- PATTERSON, C. & D.E. ROSEN, 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 158: 81-172.
- PONOMARENKO, A.G., [Hrg.], 1988. *Melovoy biocentrijskij krizis i evolyuciya nasekomyh*. Nauka, Moskau. — [Russ.].
- PONOMARENKO, A.G., 1985. Fossil insects from the Tithonian "Solnhofener Plattenkalke" in the Museum of Natural History, Vienna. *Annln naturh. Mus. Wien* (A) 87: 135-144.
- PRITYKINA, L.N., 1968. Strekozy Karatau (Odonata). In: B.B. Rodendorf, [Hrg.], Yurskie nasekomye Karatau, S. 26-54, Taf. 2-5, Nauka, Moskau. — [Russ.].
- PRITYKINA, L.N., 1980. Otryad Libellulidae Laichartig, 1781. *Trudy paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR* 175: 127-134, Taf. 7. — [Russ.].
- PRITYKINA, L.N., 1981. Novye triasovye strekozy srednej Azii. *Trudy paleontol. Inst. Akad. Nauk. SSSR* 183: 5-42, Taf. 1-10. — [Russ.].
- REDTENBACHER, J., 1886. Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. *Annln naturh. Mus. Wien* 1(3): 153-232.
- RIEK, E.F. & J. KUKALOVA-PECK, 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Can. J. Zool.* 62(6): 1150-1166.
- RODENDORF, B.B., [Hrg.], 1962. *Osnovy paleontologii*, Bd. 9. Akad. Nauk, Moskau. — [Russ.].
- TILLYARD, R.J., 1922. Mesozoic insects of Queensland. 9. Orthoptera, and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia. *Proc. Linn. soc. N.S.W.* 48(4): 447-470.
- TILLYARD, R.J., 1925. *The British Liassic dragonflies (Odonata)*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- TILLYARD, R.J. & F.C. FRASER, 1939. A reclassification of the order Odonata. Based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. With notes, preface and completion thereof. *Austr. Zool.* 9: 125-169.
- ZESSIN, W., 1982. Durchsicht einiger liassischer Odonata opteroida unter Berücksichtigung neuer Funde von Dobbertin in Mecklenburg. *Dt. ent. Z.* (N.F.) 29(1/3): 101-106, Taf. 6-10.
- ZESSIN, W., 1983. Revision der mesozoischen Familie Locustopsidae unter Berücksichtigung neuer Funde. *Dt. ent. Z.* (N.F.) 30(1/3): 173-237, Taf. 5-10.
- ZESSIN, W., 1987. Variabilität, Merkmalswandel und Phylogenie der Elcanidae im Jungpaläozoikum und Mesozoikum und die Phylogenie der Ensifera (Orthopteroida, Ensifera). *Dt. ent. Z.* (N.F.) 34(1/3): 1-76, Taf. 1-2.