©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 30/31, S. 19–65, 2005

Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 2: Neoptera.

Carsten Brauckmann & Karl Josef Herd

Kurzfassung: In diesem zweiten Teil einer Monographie der bisher bekannten Insekten (ausschließlich der Blattodea) aus Schichten des Westfalium D vom Piesberg bei Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland) werden die Angehörigen der Neoptera beschrieben. Sie verteilen sich auf folgende Arten: *Gerarus teutonicus n*. sp., *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992, *Heterologellus*? *multidiffusus* n. sp., Geraridae inc.sed. F7 (alle: Geraridae Scudder, 1885), *Spiculum mendicum* n. gen. n. sp. (Hapalopteridae Handlirsch, 1906), *Narkeminopsis sowiaki* n. sp. (Narkeminidae Pinto & Ornellas, 1991), *Primakollaria amicorum* n. gen. n. sp. (Protokollariidae Handlirsch, 1906), Caloneurodea inc. fam. F11, *Controversala miomopteroides* n. gen. n. sp. (ord. et fam. inc. sed.).

Abstract: In this second part of a monograph on the hitherto known fossil insects (exclusively Blattodea) from Westphalian D beds of the Piesberg quarry near Osnabrück (Lower Saxony, Germany) the neopteran taxa are described. They belong to the following species: *Gerarus teutonicus* n. sp., *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992, *Heterologellus*? *multidiffusus* n. sp., Geraridae inc.sed. F7 (all: Geraridae Scudder, 1885), *Spiculum mendicum* n. gen. n. sp. (Hapalopteridae Handlirsch, 1906), *Narkeminopsis sowiaki* n. sp. (Narkeminidae Pinto & Ornellas, 1991), *Primakollaria amicorum* n. gen. n. sp. (Protokollariidae Handlirsch, 1906), Caloneurodea inc. fam. F11, *Controversala miomopteroides* n. gen. n. sp. (ord. et fam. inc. sed.).

Key words: fossil insects, Neoptera, Upper Carboniferous (Westphalian D), Piesberg, Germany.

Autoren:
Prof. Dr. Carsten Brauckmann, Institut für Geologie und Paläontologie, TU Clausthal, Leibnizstrasse 10, D-38678 Clausthal-Zellerfeld,
e-mail: Carsten.Brauckmann@tu-clausthal.de;
Dr. Karl Josef Herd, Am Gartenfeld 66, D-51519 Odenthal-Holz,
e-mail: Herd.Carlo@t-online.de

1 Einleitung

Teil 1 der Monographie der bisher aus den Schichten des Westfalium D vom Piesberg bei Osnabrück bekannten Insekten-Arten (Brauckmann & Herd 2002) behandelte die Palaeoptera, also diejenigen Formen, die ihre Flügel während der Ruhe zumeist nicht über dem Hinterleib zurück klappen und übereinander legen konnten. Im vorliegenden Teil 2 werden nunmehr die Arten der Neoptera dargestellt (unter Ausschluß der Blattodea = Schaben, deren Bearbeitung durch J. Schneider vorgesehen ist). Diese hatten eine komplizierte Rückklapp-Vorrichtung am Flügel-Gelenk entwickelt (siehe unten), was unter anderem die Beweglichkeit in dichter Vegetation erhöht. Die Neoptera sind

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

mit sieben benennbaren Arten vertreten, die bis auf *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 alle neu sind. Zwei weitere Funde, die sehr wahrscheinlich auch neue Arten repräsentieren, werden unter „Offener Nomenklatur“ geführt. Für drei Arten werden überdies auch neue Gattungen aufgestellt.

Anton Handlirsch (1922: 1) schreibt in seinem „Fossilium Catalogus“ (Insecta palaeozoica): „Vielleicht wird es auffällig erscheinen, dass die Zahl der höheren systematischen Kategorien bei den paläozoischen Insekten im Verhältnis zur Zahl der Species eine auffallend größere ist als bei den kainozoischen Insekten-Faunen und auch größer als bei den meisten anderen paläozoischen Organismengruppen. Das beruht ... auf der Tatsache, dass es sich bei den paläozoischen Insekten vorläufig noch immer um Zufallsfunde handelt, die nur einen geringen Bruchteil dessen darstellen, was in jeder Periode an Formen tatsächlich existierte. Derselben Ursache ist zuzuschreiben, dass bisher fast jede Art erst von einer einzigen Lokalität und relativ selten in mehr als einem Exemplar vorliegt.“

Dies trifft heute vielfach nur noch eingeschränkt zu, seitdem auch in jung-paläozoischen Schichten mehr und mehr gezielt auf Insekten prospektiert wird. Dabei wird auch zunehmend auf unselektive Aufsammlungen geachtet, also möglichst der gesamte Bestand erfasst und nicht nur besonders große, auffällige Formen.

Für den Piesberg allerdings trifft die Aussage von Handlirsch (1922) noch weitgehend zu, da noch nicht genügend unselektiv und methodisch nach fossilen Insekten gesucht wurde. Alle bisherigen Insekten-Funde von dieser Fundstelle repräsentierten neue Arten und zum Teil selbst neue Gattungen. Einige der Neufunde sind hinsichtlich ihrer taxonomischen Einordnung problematisch. Sehr wahrscheinlich sind die Faunen-Elemente von dieser Lokalität nicht endemisch; vielmehr scheinen bisher exakt altersgleiche Fundstätten zu fehlen. Zeitlich stehen noch vereinzelte ähnliche Funde aus dem Westfalium C/D des nord-französischen Kohlebeckens um Lens am nächsten. Vergleichbar hinsichtlich der Formenfülle sind am ehesten die klassische Insekten-Fundstelle Commentry in Zentral-Frankreich (Stephanium) und die amerikanischen Lokalitäten in der Umgebung von Mazon Creek / Illinois (Westfalium C/D). Einige wenige Arten vom Piesberg zeigen auch engere Beziehungen zu englischen und südamerikanischen Fundgebieten, so zum Beispiel *Narkeminopsis sowiaki* n. sp., deren nächste verwandte Arten von Radstock bei Bristol (England) und aus dem Paraná-Becken in Süd-Brasilien beziehungsweise von Bajo de Veliz in Argentinien stammen.

2 Paläontologischer Teil

2.1 Neoptera Martynov, 1923

Unter den Neoptera werden diejenigen Insekten-Ordnungen zusammengefaßt, die ihre Flügel in der Ruhe über dem Rücken auf eine bestimmte, hier als abgeleitet gewertete Weise zusammenlegen können. Bei ihnen sind die Sklerite des Artikulations-Bandes zwischen Flügel-Basis und Brust-Ring zu Gruppen verschmolzen (vgl. Kukalová-Peck 1991: 162, Abb. 6.16A). Zu ihnen gehören alle modernen Ordnungen der Pterygota.

Einige moderne Autoren – insbesondere der „Moskauer Schule“, vgl. Rasnitsyn & Quicke (2002) – neigen allerdings dazu, die basale Aufteilung der Fluginsekten (= Pterygota) in umgekehrter Reihenfolge zu deuten. Danach sollen die Neoptera ursprünglicher sein, wohingegen die Palaeoptera erst se-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

kundär zur Starrflügeligkeit gelangt sind. Wenngleich wir diese Interpretation durchaus für diskutierenswert halten, spricht jedoch unseres Erachtens vor allem der Besitz von extrem urtümlichen Bein-Resten am Hinterleib solcher Palaeoptera wie der Diaphanopterodea eher dafür, dass die Palaeoptera gegenüber den Neoptera ursprünglicher sind.

2.1.1 Hemipteroidea-Stammgruppe *sensu* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992
– geraridische Linie („Gerarodea“) *sensu* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992

Unter der Hemipteroidea-Stammgruppe werden hier – wie von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) vorgeschlagen – sehr ursprüngliche Gattungen der Neoptera geführt. Sie zeigen zum Teil noch sehr urtümliche Merkmale wie etwa Vorderbrust-Flügelchen, beinähnliche Maxillipalpen oder eine sehr altertümliche Flügel-Aderung. Die Hemipteroidea sind insgesamt vor allem gekennzeichnet durch die besondere Spezialisierung des Kopfes (mit einem hochgewölbten Postclypeus = hinterer Anteil des Stirn-Schildes zur Unterbringung der Saug-Pumpe und in unterschiedlicher Weise differenzierten, bohrenden oder saugenden Mund-Werkzeugen).

Bemerkungen:
Die hierher gehörigen Arten wurden bisher meist zu den „Protorthoptera Handlirsch 1906“ („Urgeradflügler“) gezählt, einer von den Paläoentomologen sehr unterschiedlich gewerteten Insekten-Gruppe. Carpenter (1992) schildert die wechselvolle Erforschungs-Geschichte, erkennt die Protorthoptera als sehr weit gefasste eigenständige Ordnung aber noch an. Demgegenüber konnten Autoren in jüngerer Zeit – so z.B. Kukalová-Peck (1991) und Rasnitsyn & Quicke (2002) – mit teilweise sehr unterschiedlichen Argumenten nachweisen, dass die „Protorthoptera“ eine polyphyletische Gruppe sind, deren einzelne Arten sich von den unterschiedlichsten Ausgangsformen herleiten lassen. Diese Autoren ziehen diesen Begriff vollständig ein und verteilen die betroffenen Formen auf andere Ordnungen. Wie beispielsweise die Untersuchungen von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) zeigen, dürfte es sich bei vielen bislang zu den „Protorthoptera“ gestellten Arten in Wirklichkeit um eine Vorläufergruppe der heutigen Hemiptera (Schnabelkerfe), also der Wanzen und Zikaden handeln. Eine stärker detaillierte Untergliederung der Hemipteroidea-Stammgruppe als im vorliegenden Rahmen nötig, wird von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) vorgelegt und näher begründet. Sie halten *Gerarus* (Abb. 1) für eine typische Gattung dieses Verwandtschafts-Kreises.

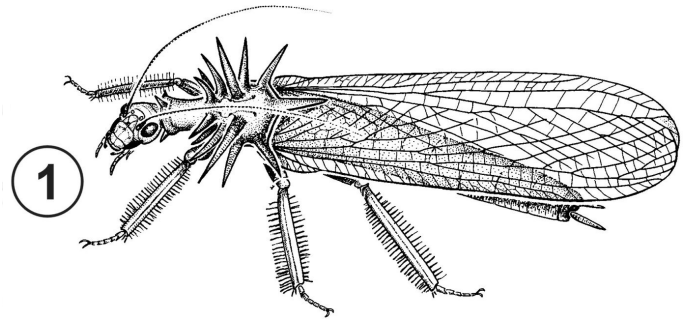


Abb. 1:
Gerarus vetus Scudder, 1885; Zeichnung aus Kukalová-Peck & Brauckmann 1992:
Fig.1; Gesamtlänge ca. 77 mm.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Es ist jedoch anzumerken, dass in jüngster Zeit einige Publikationen erschienen sind, die sich detailliert und unter neuen Ansätzen der Phylogenetischen Systematik mit der Aderung der Orthoptera beschäftigen, so beispielsweise Béthoux & Nel (2001, 2002 und 2003). Diese Autoren lehnen eine Zuordnung vieler Formen wie der Geraridae Scudder, 1885 zur Hemipteroidea-Stammgruppe ab und stellen sie zu den Archaeorthoptera Béthoux & Nel, 2002 innerhalb der Panorthoptera Crampton, 1928 sensu Béthoux & Nel (2002). Auch halten sie eine „geraridische Linie" innerhalb der Hemipteroidea-Stammgruppe für nicht gerechtfertigt.

Es ist nicht die Absicht der vorliegenden Monographie (Teil 1 und 2), phylogenetische Zusammenhänge und taxonomische Neugliederungen aufzuzeigen, sondern es sollen zunächst einmal lediglich Flügel-Neufunde vorgestellt und dokumentiert werden. Auf eine eingehende Diskussion der Ergebnisse von Béthoux & Nel wird daher verzichtet. Wo es nötig ist, weisen wir allerdings auf die neue Zuordnung von Gattungen und Familien im Sinne von Béthoux & Nel hin. Bis zu einer detaillierten Überprüfung von deren Ergebnissen folgen wir der Nomenklatur und Ader-Interpretation von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992), zumal unseres Erachtens auch der Bau der Anal- und Jugal-Fächer der Flügel eher für die Ansicht von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) sprechen dürfte (mündliche Diskussion mit Frau Kukalová-Peck, Februar 2003).

2.1.1.1 Geraridae Scudder, 1885 *sensu* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992

Typus-Gattung:
Gerarus Scudder, 1885.

Diagnose:
Siehe Carpenter (1992: 122); Revision der Ader-Interpretation und Neubeschreibung der Körperteile: Kukalová-Peck & Brauckmann (1992: 2454, 2466-2468).

Gattungen und ihre Verbreitung:
Siehe Brauckmann, Arillo & Ortuño (2001: 58).

Die phylogenetische Entwicklung und systematische Stellung der Geraridae sind in letzter Zeit kontrovers diskutiert worden:
Labandeira (1994: 24) ordnet die Geraridae der Ordnung Hypoperlida zu, Gorokhov (2001: 18) hingegen wertet sie als selbständige Unterordnung Gerarina innerhalb der Titanoptera. Rasnitsyn (2002: 258) reiht die Geraridae in die Eoblattida ein und sieht sie als Gruppe diverser, noch relativ wenig bekannter jungpaläozoischer Insekten, eng verwandt auch mit den Gryllones (= Polyneoptera).

Béthoux & Nel (2002: 33) halten die Geraridae sensu Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 für einen „Schmelztiegel" an Taxa, von denen einige den Panorthoptera *sensu* Béthoux & Nel, 2002 zuzuordnen sein sollen, andere aber erst einer Revision bedürfen.

2.1.1.1.1 *Gerarus* Scudder, 1885

Typus-Art:
Gerarus vetus Scudder, 1885.

Diagnose (nach Carpenter 1992: 122 und Burnham 1983: 13):
Relativ großwüchsig; Flügel-Länge etwa 40 -55 mm; Vorderflügel mit 2-bis 3-fach verzweigtem RP^{-}; M mit 4 bis 5 Seitenzweigen und für einen kurzen Abschnitt mit RP^{-} verschmelzend oder mit RP^{-} über eine starke Querader rp-mp verknüpft.

Hinterflügel meist etwas kleiner, weniger schlank und mit vollkommen abweichendem Verzweigungsmodus; M-Area weniger expandiert als RP^{-}-Area, keine Fusion zwi-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schen beiden; RP^- mit eigenem Stamm, separiert von R/RA^+ („doppelter Radius“); M aus RP^- hervorgehend; CUA^+ unverzweigt oder mit einfacher Gabelung; nicht mit M verschmolzen; CuP^- einfach und parallel zu CUA^+; Anal-Area leicht expandiert.

Ergänzungen der Diagnose nach Kukalová-Peck & Brauckmann 1992 werden unter 2.1.1.1.1.1 „Beziehungen“ diskutiert.

Eine neue Diagnose liefern Béthoux & Nel (2002: 35 und 2003: 175), basierend auf detaillierten morphologischen Studien. Diese Autoren (2003: 175) stellen auch erstmalig die morphologischen Kennzeichen der Hinterflügel zusammen. Wichtige Unterscheidungs-Merkmale der Vorderflügel sind der Verzweigungsmodus und das Fusionsverhalten von CuP, dessen konkav gefalteten Äste als CuPa (von uns hier nach Kukalová-Peck & Brauckmann 1992 als Intracubital-Ader $CuP1+2^-$ bezeichnet) und CuPb bezeichnet werden. Wesentlich für die Beurteilung der systematischen Stellung ist, ob CuPa erneut in CuPaα und CuPaβ aufspaltet, wobei CuPaα grundsätzlich mit CuA zu CuA+CuPaβ fusioniert. Möglich ist auch eine Fusion des einfachen CuPa mit CuA, was dann aber eine Einbeziehung des Flügels zu den Panorthoptera *sensu* Béthoux & Nel, 2002 ausschließt. Hierin zeigt sich die Problematik der phylogenetischen Beziehungen der ursprünglichen Geraridae-Gattungen.

Arten und ihre Verbreitung:
G. vetus Scudder, 1885, *G. danielsi* Handlirsch, 1906 und *G. collaris* Handlirsch, 1911, alle drei Westfalium C/D (Ober-Karbon), Mazon Creek, Illinois (USA); *G. fischeri* (Brongniart, 1885) *sensu* Béthoux & Nel, 2003 (jüngeres Synonym: *G. bruesi* (Meunier, 1909)), Stephanium B (Ober-Karbon), Commentry (Zentral-Frankreich); *G. teutonicus* n. sp., Westfalium D, Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland).

Béthoux & Nel (2002: 35) liefern zunächst nochmals eine Neubeschreibung und Definition von *G. bruesi*, interpretieren diese Art kurze Zeit später (2003) als intraspezifische Variante von *G. fischeri*. Unter Berücksichtigung der von zahlreichen, isoliert vorliegenden Flügeln bekannten Variationsbreite interpretieren sie dabei die Aderung beider „Arten“ neu. Demgegenüber hatte Burnham (1983) die Möglichkeit der Variabilität weniger stark eingeschätzt und eine einfachere Ader-Terminologie verwendet.

2.1.1.1.1.1 *Gerarus teutonicus* n. sp.
Abb. 2; Taf. 1, Fig. 1

Derivatio nominis:
Lateinisch teutonicus, -a, -um (Adjektiv) = zum nord-germanischen Volksstamm der Teutonen gehörig, der bereits im vorchristlichen Jahrhundert die Gegend von Osnabrück und den Teutoburger Wald besiedelte.

Holotypus:
Der in Abb. 2 und Taf. 1, Fig. 1 dargestellte linke Vorderflügel (= Mesothoracal-Flügel; Katalog Nr. 192); Positiv-Platte aufbewahrt im Museum am Schölerberg, Osnabrück (leg. Günter Kortum, Köln), Negativ-Platte aufbewahrt in der Sammlung des Finders.

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon).

Diagnose:
Eine Art der Gattung *Gerarus* mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination des Mesothoracal-Flügels: auffällig schlanker

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

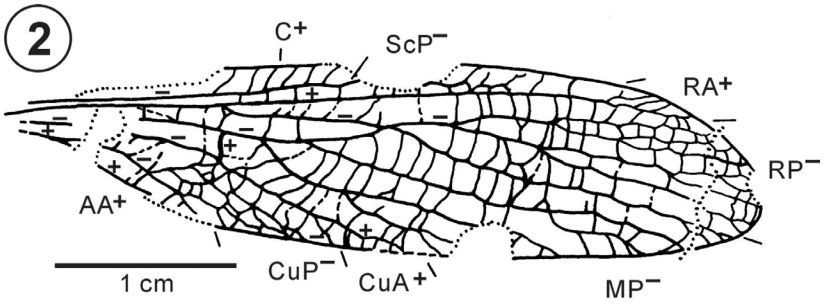


Abb. 2: *Gerarus teutonicus* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Mesothoracal-Flügel (Positiv-Platte).

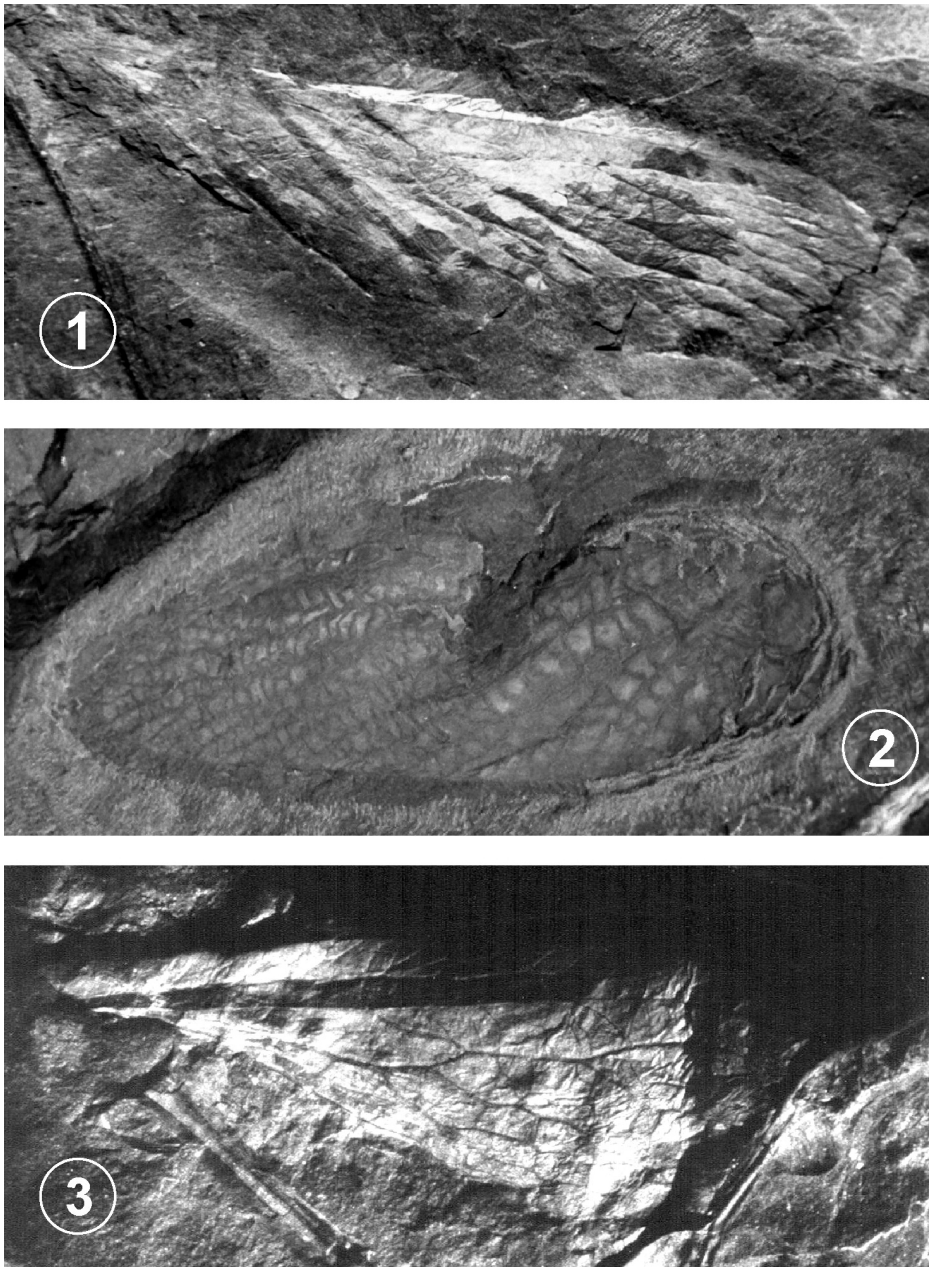
Flügel mit ovalem Apex; Enden von ScP^- und RA^+ jeweils fein verästelt; RA^+ mit äußerst geradem Verlauf; enger RP^--Fächer den Apex, breiter MP^--Fächer die distale Hälfte des Hinterrandes einnehmend; RP^--Ursprung nach erstem Flügel-Viertel und noch vor erster MP^--Gabelung; MP^- und RP^- in Flügel-Mitte minimal fusionierend; lange CuA-MP-Fusionsader nahezu rechtwinkelig und kurz vor MP^--Gabelung in Höhe des RP^--Ursprungs auftrennend (autapomorph); CuP^- mit tiefer Gabelung und langer Intracubital-Ader (= $CuP1+2^-$); diese über längeren Abschnitt mit CUA^+ koaleszierend; $CuP2^-$ in Hinterrand-Nähe wieder abspaltend; Queradern teilweise mit Joch-Charakter, zwischen $CuP3+4^-$ und CUA^+ ein unregelmäßiges Netzwerk bildend. (Nach Kukalová-Peck & Brauckmann (1992: 2467) ist im hemipteroiden Mesothoracal-Flügel nur MP^- existent und nicht, wie früher angenommen, die komplette Medialis M).

Erhaltung:
Die Positiv-Platte gibt die Flügel-Aderung auf der spröden Tonstein-Matrix besser wieder als die Negativ-Platte, auf der das Queradernetz kaum noch erkennbar ist. Nach der Korrugation und den charakteristischen Ader-Fusionen liegt ein linker Mesothoracal-Flügel vor. Der basisnahe Flügel-Bereich und der Apex wurden durch Präparation freigelegt. Der Apex ist von einem feinen Riss quer durchzogen. Ansonsten ist das Objekt sehr gut erhalten und die Aderung ungestört. Es fehlen lediglich die eigentliche Basis, Teile des proximalen Vorderrandes und der Anal-Area. Leichte Beschädigungen befinden sich am Apex- und Hinterrand. Abschnittsweise sind die feinen Adern auf der Positiv-Platte von einer hauchdünnen hellen mineralischen Schicht überdeckt. Fast alle Bereiche des Flügels sind von einer unregelmäßigen Knitterung geprägt, die das Erkennen der zahlreichen Queradern etwas erschwert. Ein Flekkenmuster ist nicht auszumachen.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 42,5; erhaltene Breite = 10.

Beschreibung:
Mittelgroßer, sehr schlanker linker Mesothoracal-Flügel; Verhältnis Länge : Breite = 4,4 : 1; größte Breite etwa in Flügel-Mitte; Vorder- und Hinterrand nur wenig und ähnlich gebogen; Apex oval und nur minimal asymmetrisch nach hinten gerichtet; ScP^- und R/RA^+ proximal sehr eng zueinander und nahezu parallel orientiert; ScP^- ab Flügel-Mitte sich fein verästelnd und nach zweitem Flügel-Drittel scheinbar an C^+ endend; Costal-Area im Vergleich zur Subcostal-Area relativ breit

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Tafel 1:
Fig. 1: *Gerarus teutonicus* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Mesothoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 2.9.
Fig. 2: *Heterologellus? multidiffusus* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Flügel (Negativ-Platte), x 2.5.
Fig. 3: Geraridae inc. sedis F7; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); linker Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte), x 4.2.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

und mit zahlreichen leicht quergestellten Seitenadern; RA^+ mit geradem Verlauf und erst im letzten Flügel-Viertel leicht zum Apex gebogen; dort feine Seitenäste in Richtung C^+ aussendend; RA^+-Ende am vorderen Apex zart verästelt;

RP^- nach erstem Flügel-Viertel entspringend und nach kurzer Fusion mit MP^- sich ab Flügel-Mitte bifurcat gabelnd, wobei die Seitenäste wiederholt bifurcat auftrennen; 8 teilweise kurze terminale RP^--Zweige insgesamt; sehr enger langgestreckter RP^--Fächer, nur den Apex einnehmend; distaler Seitenast subparallel zu RA^+; lange CuA-MP-Fusionsader mit Aufspaltung in Höhe des RP^--Ursprungs; MP^--Gabelung kurz dahinter; distaler MP^--Ast mit schwacher konkaver Biegung nach RP^- ausgerichtet und nach weiterer Gabelung dann in Flügel-Mitte mit RP^- auf kurzer Distanz verschmelzend; die vier MP^--Seitenäste 2. Ordnung parallel zu den RP^--Seitenästen ausgerichtet und als breites Band, weniger als Fächer die zweite Hälfte des Hinterrands bestimmend; MP^- mit etwa 8 terminalen Zweigen;

Auftrennung von CUA^+ in rechtem Winkel zu MP^-; CUA^+ nach kurzem Abschnitt mit $CuP1+2^-$ zusammengehend und erst kurz vor dem Hinterrand sich von $CuP2^-$ trennend; CUA^+ scheinbar ungegabelt und schwächer werdend auslaufend; CuP^- vermutlich tief gegabelt;

$CuP1+2^-$ zunächst über längeren Abschnitt subparallel zur CuA-MP-Fusionsader ausgerichtet und dann mit CUA^+ über längere Strecke fusionierend (beziehungsweise nur ungegabelter CuPa vorliegend); $CuP3+4^-$ (bzw. $CuP3+4^- + AA1^+$) in deutlichem Abstand zu $CuP1+2^-$ und terminal verzweigt; gemeinsame Verbindungsader zwischen $AA1^+$ und CuP^- erkennbar;

Queradern äußerst zahlreich, meist gerade bis leicht gebogen und unverzweigt; der überwiegende Teil der Queradern im vorderen Flügel-Abschnitt und in der distalen Flügel-Hälfte mit leichtem Joch-Charakter, so dass es zu einem gekrümmten Verlauf fast aller RP^- und MP^--Seitenadern kommt; Ausbildung eines vollkommen unregelmäßigen Querader-Netzes zwischen CUA^+ und $CuP3+4^-$.

Beziehungen:

G. teutonicus n. sp. weist alle gattungsspezifischen Merkmale (Burnham 1983) eines Vorderflügels auf:

(1) die reduzierte enge RP^--Area im Vergleich zur breitgefächerten von MP^-,
(2) die lange, sich C^+ annähernde ScP^-,
(3) der im basalen Flügel-Drittel abzweigende, bifurcat und mehrfach gabelnde RP^-,
(4) die Fusionsader zwischen MP^- und RP^-,
(5) der ab der Basis mit MP^- koaleszierende CUA^+.

Die ebenfalls für eine Charakterisierung wichtigen CP^-- und ScA^+-Adern sowie eine von $AA1^+$ ausgebildete Anal-Verbindungsader (Kukalová-Peck & Brauckmann 1992: 2467–2468) sind bei *G. teutonicus* n. sp. nicht erhalten. Wichtige vorhandene Merkmale sind auch

(6) die lange Intracubital-Ader $CuP1+2^-$ und
(7) deren vorübergehende Fusion mit CUA^+.

Folgt man der Ansicht von Béthoux & Nel (2002, 2003), so könnte wegen des Fehlens der Aufspaltung der Intracubital-Ader in CuPaα und CuPaβ *G. teutonicus* n. sp. nicht den Panorthoptera und somit auch nicht den Geraridae *sensu* Béthoux & Nel, 2003 zugeordnet werden.

Auch hinsichtlich der Flügel-Form und -Dimensionen besteht eine gute Übereinstimmung mit den bereits bekannten Arten, von denen Längen von 40-55 mm und Breiten von 10-15 mm angegeben werden.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 1: Vergleich der Ader-Morphologie der *Gerarus*-Arten; Abkürzungen siehe im Text.

	G. vetus	*G. fischeri*	*G. bruesi*	*G. danielsi*	*G. teutonicus n.sp.*
Intracubital-Ader nach Béthoux & Nel	CuP1+2/CuP1 CuPaα+CuPaβ	CuP1+2 CuPaα+CuPaβ	CuP1+2/CuP1 CuPaα+CuPaβ	CuP1+2/CuP1 CuPaα+CuPaβ	CuP1+2 CuPa
fusioniert mit CuA nach Béthoux & Nel	CuP1 CuPaα	CuP1+2 CuPaα	CuP1 CuPaα	CuP1 CuPaα	CuP1+2 CuPa
terminal abspaltend von CuA	nein	nein	CuP1	CuP1	CuP2
Existenz von rp-mp	ja	nein	ja	nein	nein
Existenz von MP-RP-Fusion	nein	ja	nein	nein	ja
Position von rp-mp bzw. MP-RP-Fusion	in distaler Hälfte	in distalem Drittel	in distaler Hälfte	ohne	in Flügel-Mitte
RP-Ursprung	in Flügel-Mitte	kurz vor Flügel-Mitte	Beginn mittleres Drittel	in Flügel-Mitte	nach proximalem Viertel

Die Aufstellung einer neuen Art wird durch folgende Unterscheidungsmerkmale im Vergleich zu *G. vetus, G. fischeri* (inklusive *G. bruesi*) und *G. danielsi* gerechtfertigt:

(8) die nahezu rechtwinkelige Aufspaltung der CuA-MP-Fusionsader,
(9) die mehr proximal, in Flügel-Mitte positionierte kurze MP-RP–Verschmelzung,
(10) die sehr breit angelegte und die distale Hälfte des Hinterrandes einnehmende MP-Area,
(11) die sehr früh entspringende RP^-, sowie die Art und Weise der CuP^--Fusion mit CUA^+ (detaillierte Gegenüberstellung in Tabelle 1; detaillierte Beschreibung der basisnahen Verzweigungen und Fusionen der Hauptader-Stämme siehe Kukalová-Peck & Brauckmann 1992: Fig.40).

G. collaris kann nicht für einen Vergleich herangezogen werden, da von diesem Exemplar die Aderung des zu vergleichenden Vorderflügels durch die des Hinterflügels verdeckt ist.

Der ebenfalls im Westfalium des Piesberges vorkommende *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 (Geraridae; siehe 2.1.1.1.2, Abb.3) unterscheidet sich von *G. teutonicus* n. sp. durch einen spitz ausgezogenen Apex, eine breitere Costal-Area, eine ScP^-, die zahlreiche verzweigte Seitenäste nach C^+ aussendet, ein punktförmiges Zusammentreffen von MP^- und RP^-, eine aus $CuP1+2^-$ und $CuP1^-$ geformte Intracubital-Ader (CuPaα und CuPaβ bei Béthoux & Nel), einen sehr früh und mehrfach verzweigten und somit breitgefächerten CUA^+ sowie ein irreguläres Querader-Netzwerk.

2.1.1.1.2 *Osnogerarus* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992

Typus-Art:
Osnogerarus trecwithiensis Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 aus dem Bereich von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon), Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Kennzeichen:
Mesothoracal-Flügel schlank mit länglichem, spitz-zulaufendem Apex; maximale Breite in Flügel-Mitte; Umriss zur Basis hin sich verschmälernd; Costal-Area lang und breit; ScP⁻ mit zahlreichen Zweigen, die teilweise gegabelt; Fläche zwischen C⁺ und RA⁺ relativ eng; dagegen Interradial-Area breit sowie mit sekundären Zweigen von RP⁻ und mit irregulärem feinem Netzwerk besetzt; MP1+2- sich mit RP⁻ in einem Punkt berührend; Intracubital-Ader von CuP1+2⁻ und CuP1⁻ gebildet, dann CuP1⁻ mit CUA⁺ verschmelzend; AP-Äste konkav gefaltet.

Béthoux & Nel (2002: 38) interpretieren die CuP⁻-Adern neu (Aufspaltung in CuPaα und CuPaβ) und werten *Osnogerarus* als echte Panorthoptera: Geraridae.

Verbreitung:
Westfalium D (Ober-Karbon); bislang nur vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

2.1.1.1.2.1 *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992
Abb. 3

* 1992 *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann: 2455-2461; Abb. 30-31.

1995 *Osnogerarus trecwithiensis* – Brauckmann: 157.

2000 *Osnogerarus trecwithiensis* – Brauckmann & Herd: 334.

2002 *Osnogerarus trecwithiensis* – Brauckmann, Arillo & Ortuño: 58.

2002 *Osnogerarus trecwithiensis* – Béthoux & Nel: 37-38.

2002 *Osnagerarus* (sic). – Rasnitsyn & Quicke: 258.

Kennzeichen:
Die vorerst einzige Art von *Osnogerarus* (siehe unter Gattung).

Vorkommen:
(siehe unter Gattung).

2.1.1.1.3 *Heterologellus* Wo. Schmidt, 1962

Typus-Art (und bisher einzig bekannte Art): *Heterologellus teichmuellerae* Wo. Schmidt, 1962 (Abb. 4).

Wo. Schmidt (1962: 844) stellt *Heterologellus* zu den Omaliidae Handlirsch, 1906, die von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) mit den Geraridae synonymisiert wurden. Brauckmann & Hahn (1980: 303) sowie Brauckmann (1991b: 201, 203) ordnen *Hete-*

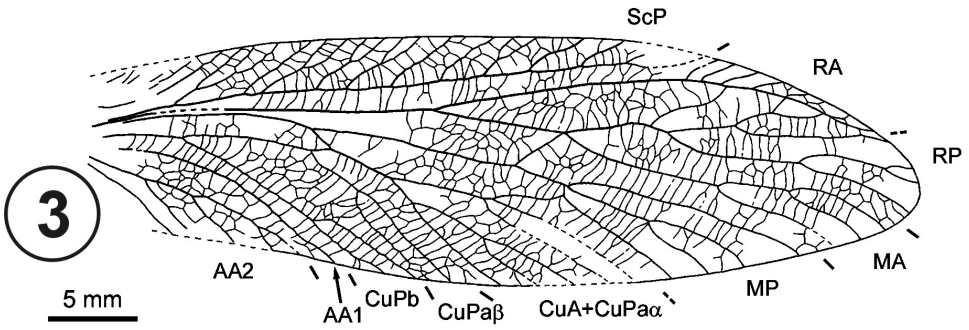


Abb. 3: *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte); Zeichnung von O. Béthoux (in litt.).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

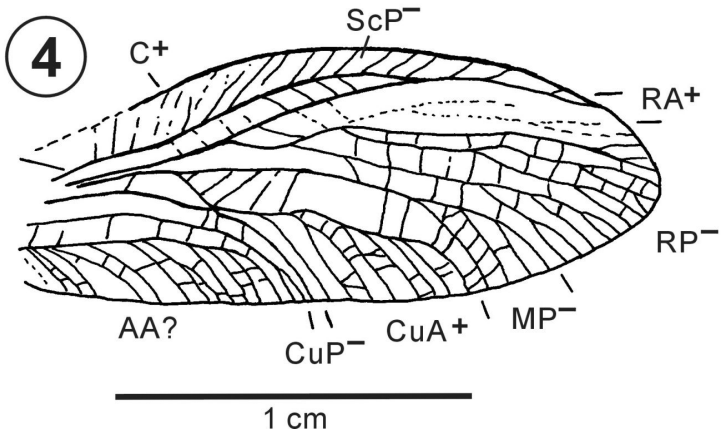


Abb. 4: *Heterologellus teichmuellerae* Wo. Schmidt, 1962; Westfalium C; Bohrung Bevergern 1, Osnabrücker Bergland (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus; rechter Mesothoracal-Flügel; nach Zeichnung von Wo. Schmidt 1962: Abb.5.

rologellus in die *Heterologus*-Gruppe Brauckmann & Hahn, 1980 ein, die nach Ansicht der Autoren phylogenetisch die ursprünglichste Gattungsgruppe der „Cacurgidae" darstellt und sich lediglich im weniger engmaschigen Adernetz und nur wenig im Flügel-Bau von ihren bei den Paoliidae Handlirsch, 1906 vermuteten Ausgangsformen unterscheidet. Zwischenzeitlich wurden für die übrigen 3 Gattungen der *Heterologus*-Gruppe neue Familien-Zuordnungen definiert, wodurch diese Art der Gruppen-Gliederung nicht mehr länger aufrecht erhalten werden kann.

Carpenter (1992: 132) lässt die Familien-Zugehörigkeit von *Heterologellus* offen, sieht zwar eine enge Beziehung zu *Omalia* van Beneden & Coemans, 1867, hält aber dennoch die Aufstellung einer eigenen Gattung für gerechtfertigt.

Somit kann *Heterologellus* durchaus innerhalb der Geraridae neben *Omalia* und anderen als selbständige Gattung geführt werden (siehe auch 2.1.1.1.3.1 „Beziehungen").

Diagnose:
(Nach Carpenter 1992: 132): RP^- lange vor dem Apex an RA^+ endend; MP^- sehr spät (distal) aufspaltend, nahe dem Hinterrand; MP^- weniger intensiv verzweigt als CUA^+; CUA^+ nur kurz CuP^- berührend, aber nicht mit CuP^- verschmelzend.

(Ergänzungen nach Brauckmann & Hahn 1980: 304): Keine Spannungsader zwischen M und RP^- vorhanden; RP^- distal an RA^+ endend.

Verbreitung:
Unteres Westfalium C bis Westfalium D (Ober-Karbon); nur aus der Bohrung Bevergern 1 und wahrscheinlich vom Piesberg (beide Osnabrücker Bergland) bekannt.

2.1.1.1.3.1 *Heterologellus? multidiffusus* n.sp.
Abb. 5; Taf. 1, Fig. 2

Derivatio nominis:
lat. multidiffusus = viel verzweigt, weit verbreitet; nach dem breit gefächerten Cubitus anterior (und im übertragenen Sinne nach

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

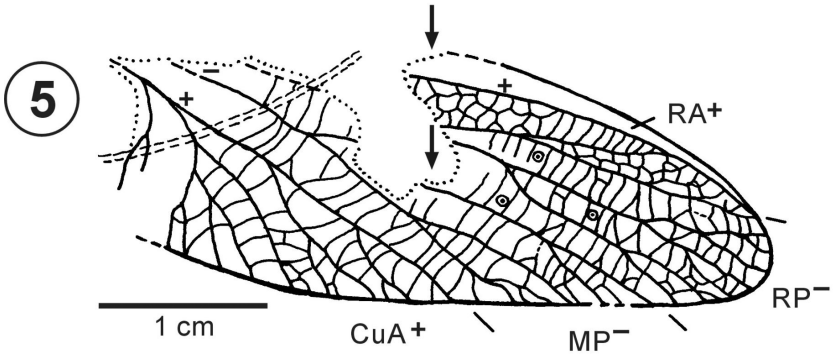


Abb. 5: *Heterologellus? multidiffusus* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Flügel (Negativ-Platte).

der doch recht verwirrenden Ader-Morphologie).

Holotypus:
Das in Abb. 5 und Taf. 1, Fig. 2 dargestellte linke Flügel-Fragment, aufbewahrt unter F8 in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen, Herrn Michael Sowiak (Osnabrück).

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon)

Diagnose:
Eine recht großwüchsige Art der Gattung *Heterologellus* mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination:

RA^+ einfach, leicht konvex gebogen und Apex-nah endend; distale RP^--Seitenäste Richtung RA^+ orientiert und dort auftreffend; RP^--Area breiter und mehr verzweigt als MP^--Area; CUA^+ reich verzweigt und breit angelegt; relativ breiter Abstand zwischen den subparallel verlaufenden MP^- und CUA^+; Queradern sehr zahlreich, einfach oder selten gegabelt und abschnittsweise auch ein irreguläres weitmaschiges Archaedictyon bildend.

Erhaltung:
Das Flügel-Fragment ist nur als Negativ-Platte erhalten. Die Korrugation ist, ausgenommen die des Radius, nur schwach angedeutet. Danach handelt es sich um einen linken Flügel. Ob ein Mesothoracal- oder Metathoracal-Flügel vorliegt, ist ungewiss.

Mittels Nadel-Präparation wurden partiell Flügel-Abschnitte freigelegt. Es fehlt das proximale Drittel des Flügels mit der eigentlichen Basis und den Aufspaltungen der Hauptader-Stämme. Auch in der Flügel-Mitte befindet sich eine größere Lücke. Dort ist der Vorderrand in Richtung der beiden kleinen Pfeile (siehe Abb. 5) gestaucht und aufgewölbt. Der Abdruck eines dünnen Pflanzen-Stengels (oder eines Antennenrestes) durchzieht den proximalen Teilabschnitt. In der distalen Flügel-Hälfte ist die Aderung einschließlich der zahlreichen Queradern nur bei extrem schräg einfallendem Licht erkennbar. Lediglich im distalen Costal-Feld

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

sind keine Queradern überliefert. Eine auslaufende Subcosta ist dort auch nicht erkennbar. Zwischen den Queradern im mittleren Abschnitt sind drei kleine kreisförmige Verdickungen (Nygmata) angedeutet. Auffällig sind auch sich verzweigende lange Faden-Strukturen, die den Flügel an mehreren Stellen überziehen und teilweise Queradern vortäuschen.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 41,5 ; geschätzte Länge = 55; erhaltene Breite = 14; geschätzte Breite = 16.

Beschreibung:
Zungenförmiger, sich zum Apex hin verjüngender, linker Flügel; größte Breite vermutlich in Flügel-Mitte; Vorderrand leicht gebogen; Apex spitzoval und relativ symmetrisch geformt; Hinterrand relativ gerade und erst in Flügel-Mitte mit deutlich konvexer Biegung; RA^+ ungegabelt und mit bogenförmigem Verlauf sehr nahe am Apex endend; RP^- mehrfach verzweigt; distale Seitenäste leicht konkav schwingend und auf RA^+ treffend ; RP^- mittelmäßig breit gefächert und mit etwa 10 terminalen Zweigen den Apex einnehmend; MP^- recht spät gegabelt; MP^--Fächer sehr schmal und mit etwa 5 recht kurzen terminalen Zweigen;

CUA^+ stark verästelt und breiten Fächer mit mehr als 10 terminalen Zweigen bildend; mittleres Hinterrand-Drittel einnehmend; distaler Seitenast von CUA^+ gerade, subparallel und in beachtlichem Abstand zu MP^- bzw. deren proximalem Seitenast ausgerichtet; proximale CUA^+-Seitenäste mit kräftiger runder Biegung Richtung Hinterrand; gekrümmter und ungeordnet wirkender Verlauf der Seitenäste von RP^-, MP^- und CUA^+;

Queradern meist einfach, gerade oder leicht gebogen; nur wenige sich gabelnd; Queradern in mittlerer Interradial-Area ein Netzwerk bildend; ebenso in der Area zwischen den beiden distalen RP^--Seitenästen sowie im Bereich der terminalen kurzen Zweige sich teilweise vernetzend.

Beziehungen:
Die richtige Zuordnung des ungünstig erhaltenen Flügel-Restes gestaltet sich ohne das Vorhandensein der wesentlichen Aufspaltungen und möglichen Fusionen der Hauptader-Stämme schwierig. Erschwerend ist zudem, dass auch die bislang bekannten *Omalia*-Arten, mit Ausnahme von *O. anae* Brauckmann, Arillo & Ortuño, 2001 aus dem Stephanium B von La Magdalena, León (Nord-Spanien; von Béthoux, schriftliche Mitteilung, als selbständige Gattung angesehen), nur als Fragmente von Mesothoracal-Flügeln vorliegen. Die Einbeziehung zu *Heterologellus* wurde nach dem Prinzip der meisten gemeinsamen Merkmale vorgenommen und geschieht mit Vorbehalt. Dadurch wird aber die überflüssige Aufstellung einer weiteren unverständlichen Gattung vermieden.

Diese Gemeinsamkeiten mit *H. teichmuellerae* aus den Unteren Ibbenbürener Schichten des Unteren Westfalium C der Bohrung Bevergern 1 (Kern Teil b, aus der Tiefe 2628,50 bis 2635,40 m) westlich von Osnabrück sind:

(1) der zungenförmige und eher paoliidische Flügel-Umriss mit größter Breite in Flügel-Mitte;
(2) der einfache, bogig bis zum Apex verlaufende und damit urtümliche RA^+;
(3) der schmale und relativ kurze MP^--Fächer;
(4) die gekrümmt und wenig geordnet verlaufenden Seitenadern von RP^-, MP^- und CUA^+;
(5) der weit verzweigte und breite CUA^+-Fächer;
(6) der relativ weite Abstand zwischen MP^-- und CUA^+-Area;

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

(7) die Ausbildung der zahlreichen Queradern.

Wesentliches Unterscheidungskriterium zwischen der neuen und der bekannten Art sind die Flügel-Proportionen, da *H. teichmuellerae* nur eine Länge von 20 mm und eine Breite von 7 mm aufweist und damit nur etwa halb so groß ist. Der distale Flügel-Abschnitt ist bei *H.*? *multidiffusus* n. sp. außerdem schlanker, und der Hinterrand in Höhe von CUA^+ deutlich konvex gekrümmt. Kleine Unterschiede existieren auch im Verzweigungsmodus und in der Ausrichtung von RP^-, MP^- und CUA^+. Nygmata sind von *H. teichmuellerae* nicht bekannt.

Der Vergleich der neuen Art mit *O. anae* ergibt wenig gemeinsame Merkmale; Flügel-Umriss, Verlauf und Aufspaltung von RA^+ sowie die Ausdehnung und Verzweigung von CUA^+ sind grundverschieden. Lediglich die bruchstückhaft erhaltene *O. palmiformis* (Bolton, 1922) aus den Middle Coal Measures des Westfaliums von Coseley nahe Dudley/Staffordshire (England) sowie aus dem Westfalium B der Siege no. 2 von Bruay-en-Artois im Bassin de Pas-de-Calais (Nord-Frankreich) (Laurentiaux 1950) zeigt einen vergleichbar auffällig breiten CUA^+-Fächer.

Osnogerarus trecwithiensis Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 (siehe 2.1.1.1.2.2 und Abb. 3) weist zwar zu *H.*? *multidiffusus* n. sp. einen ähnlich orientierten ungegabelten RA^+ und auf RA^+ auftreffende RP^--Seitenäste auf, unterscheidet sich aber deutlich im Flügel-Umriss und der Ausdehnung und Verzweigung von MP^- und CUA^+.

Nicht auszuschließen ist auch eine Verwandschaft von *H.*? *multidiffusus* n. sp. mit den Cacurgidae Handlirsch, 1911 *sensu* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 (Hemipteroidea-Stammgruppe), wobei insbesondere *Cacurgus spilopterus* Handlirsch, 1911 und *Anthrakoris aetherius* Richardson, 1956, beide aus der Carbondale Formation des Westfalium C/D von Mazon Creek/Illinois (USA), zu berücksichtigen sind. Bei beiden Flügeln sind die Queradern ähnlich wie bei *H.*? *multidiffusus* n. sp. abschnittsweise netzwerk-artig ausgebildet. *C. spilopterus* hat noch den kurzen engen MP^--Fächer und die Ausbildung zahlreicher Nygmata gemeinsam. Ein mehrfach gegabelter RA^+ mit gerader Ausrichtug zum Vorderrand und ein schmaler CUA^+-Fächer stellt aber ein deutliches Unterscheidungskriterium dar.

Bei *A. aetherius* ist RA^+ wie bei *H.*? *multidiffusus* n. sp. ungegabelt und zum Apex hin gebogen. Allerdings ist *A. aetherius* durch den langovalen Flügel-Umriss mit größter Breite in der distalen Hälfte (Kukalová-Peck & Brauckmann 1992: Abb. 35) sowie durch eine kurze und enge CUA^+-Area einfach von dem Neufund abzugrenzen.

Mit etwa 68 cm Flügel-Länge ist *Cacurgolopsis sanguinettiae* Pinto & Adami-Rodrigues, 1995 (Cacurgidae) aus den Boituva-Sedimenten der Itararé-Subgruppe (Ober-Karbon) von Boituva City im Paraná-Becken (Bundesstaat São Paulo, Brasilien) größer als die vorliegende neue Art. Gemeinsame Merkmale sind konkave gebogene distale RP^--Seitenäste, ein relativ schmaler MP^--Fächer und terminal stark verzweigte MP^- und CUA^+. Abweichend sind die Orientierung von RA^+ und eine nur mäßig ausgedehnte CUA^+-Area.

H.? *multidiffusus* n. sp. steht sicherlich auch in Beziehung zu *Aenigmatella comparabilis* Sharov, 1961b aus dem Ober-Karbon (Untere Balachonskaja-Folge) des Kusnezk-Beckens im asiatischen Teil Russlands. *Ae. comparabilis* war ursprünglich den Protoblattodea bzw. den Aenigmatoida Handlirsch, 1906 zugeordnet, nach Carpenter (1992: 130) ist die Familienzugehörigkeit allerdings ungewiss. Der Aderverzeigungs-Modus und die Ausrichtung von MP^- und CUA^+, der extrem breit und stark gefächerte

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

CUA⁺ sowie die Art und Positionierung der einfachen Queradern und Netzwerke stimmen sehr gut überein. Ein vergleichbar zungenförmiger Flügel-Umriss mit größter Breite in Flügel-Mitte ist lediglich zu erahnen. Denn von der ähnlich dimensionierten *Ae. comparabilis* sind nur die beiden mittleren Flügel-Viertel erhalten. Eine Zuordnung von *H.*? *multidiffusus* n. sp. zu *Aenigmatella* Sharov, 1961b ist deshalb vor dem Auffinden besseren Flügel-Materials zu gewagt.

2.1.1.1.4 Geraridae inc. sedis F7
Abb. 6; Taf. 1, Fig. 3

Material:
Das in Abb. 6 und Taf. 1, Fig. 3 dargestellte Vorderflügel-Fragment aus dem Hangenden von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon) vom Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland), aufbewahrt unter F7 in der Sammlung des Finders und Amateurpaläontologen Herrn Michael Sowiak aus Osnabrück.

Erhaltung:
Von diesem Flügel-Rest konnte lediglich die Negativ-Platte sichergestellt werden. Es fehlen die Flügel-Basis, der Apex und der gesamte Hinterrand. Erhalten ist der größte Teil des Vorderrandes einschließlich der beiden mittleren Viertel des Flügels. Im vorhandenen distalen Bereich wurde das Exemplar kräftig gestaucht und geknickt, so dass der jeweilige Ader-Verlauf an diesen Stellen nur schwer erkennbar ist. Ansonsten ist die Aderung samt aller Seitenzweige sowie die Korrugation günstig ausgebildet. Es liegt ein linker Flügel vor. Die breite Costal-Area deutet auf einen Vorderflügel hin. Ein feines Netzwerk mit weiten und engen Maschen und etwas kräftigeren einfachen Queradern überzieht ähnlich einem Archaedictyon den Flügel-Rest.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 26; Gesamtlänge (geschätzt) = 40; erhaltene Breite = 9; Gesamtbreite (geschätzt) = 12.

Beschreibung:
C⁺ leicht konvex gebogen; Costal-Area gleichmäßig breit; ScP⁻ parallel zu C⁺ und sich zu Beginn des distalen Flügel-Drittels Richtung C⁺ verlierend; von ScP⁻ zahlreiche gerade bis gebogene Seitenzweige diagonal zu C⁺ ausgerichtet, teilweise auch anastomisierend; ähnlich strukturierte Seitenzweige auch zwischen RA⁺ und C⁺; RA⁺ ohne Krümmung und ebenfalls subparallel zu C⁺; relativ schmale Praeradial-Area; RP⁻-Ursprung zu Beginn des mittleren Drittels; RP⁻ nach kurzer Strecke mit MP1⁻ fusionierend und sinus-

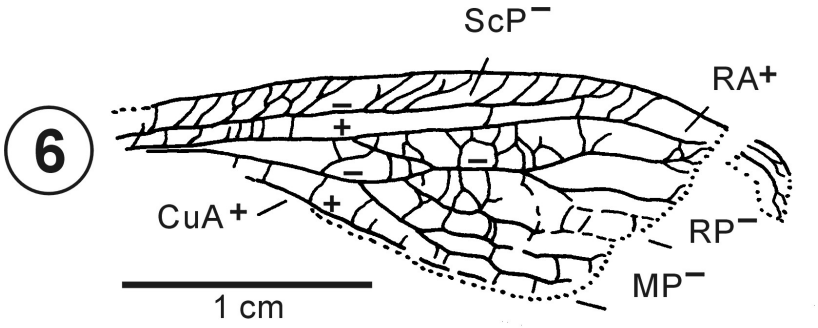


Abb. 6: Geraridae inc. sedis F7; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); linker Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

förmig zum Apex schwingend; RP⁻ gegabelt; Gabelung von MP⁻ auf Höhe des RP⁻-Ursprungs; proximaler Seitenast sich erneut gabelnd; MP1⁻ mit RP⁻ verschmelzend (oder nur eine rp-mp–Stützader darstellend); alle Seitenäste von MP⁻ untereinander nahezu parallel und leicht konkav zum Apex orientiert; CUA⁺ bruchstückhaft angedeutet; Queradern stark, einfach und mit deutlich joch-artigem Charakter im engen MP⁻-Fächer und der Praecubital-Area; Querader-Netz im Bereich der Interradial- und Praemedial-Area grobmaschig.

Beziehungen:
Der typische Ader-Verzweigungsmodus, das Fehlen von MA⁺ und insbesondere das Vorhandensein einer MP1-RP-Fusion (oder rp-mp1-Stützader) ermöglicht die Charakterisierung als typisch geraridischen Vorderflügel. Der unbefriedigende Erhaltungszustand lässt jedoch eine definitive Gattungs-Zuordnung nicht zu. Die Zugehörigkeit zu den Geraridae wird durch folgende weitere Merkmale belegt:
(1) die Biegung des Vorderrandes,
(2) der Verlauf und die Einmündung von ScP⁻ und RA⁺,
(3) die Breite und Seitenäste-Strukturierung der Costal-Area,
(4) der Verzweigungsmodus von RP⁻ und MP⁻ ,
(5) die Ausbildung der Interradial-Area samt des Queradernetzes,
(6) der Joch-Charakter der Queradern im MP⁻-Fächer sowie zwischen MP⁻ und CUA⁺,
(7) die Flügel-Dimensionen.
Mögliche Kandidaten für eine Zugehörigkeit wären *Gerarus, Omalia, Osnogerarus* und *Heterologellus?* (siehe vorstehende Kapitel). Unverzichtbar ist aber ein Vergleich mit allen anderen im Piesberg gefundenen geraridischen Flügeln.

Das vorliegende Fragment F7 könnte hypothetisch die Lücke im Flügel-Fragment von *H.*? *multidiffusus* n. sp. (2.1.1.1.3.1) ergänzen. Das Belegmaterial von beiden Flügeln ist somit für einen Vergleich unzureichend. Bei dem deutlich größeren *O. trecwithiensis* (2.1.1.1.2.1) fehlt die dominante Joch-Bildung zwischen den Seitenästen von MP⁻. MP1⁻ fusioniert nicht richtig mit RP⁻, sondern bildet quasi einen Knotenpunkt aus. Die Struktur der zahlreichen feinen Queradern oder auch deren feinmaschigen Netze ist grundverschieden von der von Geraridae inc. sedis F7.

Folgende Unterscheidungsmerkmale treffen für den Vergleich mit *G. teutonicus* n. sp. (2.1.1.1.1.1) zu: eine mehr proximal orientierte R-Auftrennung sowie einfache gerade Queradern mit recht schwachem Joch-Charakter in Interradial-Area und MP⁻-Fächer.
Die auf Basis eines vergleichbar ausgeprägten Querader-Netzwerks mögliche Einbeziehung des Flügel-Fragments Geraridae inc. sedis F7 in die Familien der Cacurgidae Handlirsch, 1911, Hadentomidae Handlirsch, 1906 oder Herdinidae Carpenter & Richardson, 1971, wird wegen des Fehlens einer MP-RP-Fusionsader (oder rp-mp1-Stützader) bei letzteren nicht weiter vertieft.

2.1.1.2 Hapalopteridae Handlirsch, 1906

Typus-Gattung:
Hapaloptera Handlirsch, 1906.

Verbreitung:
Westfalium und Stephanium (Ober-Karbon), Nordamerika und Europa.

Bisher bekannte Gattungen, die bei *Hapaloptera* mit zwei, ansonsten jeweils nur mit einer Art belegt sind (nach Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992: 2463):

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Hapaloptera Handlirsch, 1906; *Archaeologus* Handlirsch, 1906; *Emphyloptera* Pruvost, 1919; *Heterologus* Carpenter, 1943; *Spiculum* n. gen.

Diagnose (nach Carpenter, 1965: 183 und 1992: 102):
Hapalopteridae (und Cacurgidae) sind charakterisiert durch langgestreckte schlanke Flügel mit ovalem rundem Apex; ScP^{-} lang und gerade, nahe Apex zum Vorderrand orientiert; RP^{-}-Ursprung deutlich proximal zur Flügel-Mitte; CuA-MP-Fusionsader basal vor RP^{-}-Ursprung auftrennend; CUA^{+} danach mit $CuP^{-}1$ verschmelzend; Hauptadern relativ gerade und mit geringerem Verzweigungsgrad als Cacurgidae; CuP^{-}-Verzweigung relativ weit entfernt von Basis; zahlreiche schwache Queradern; meist ohne Cuticula-Membranverdickungen (Nygmata) auf der Flügel-Oberfläche (Ausnahme: *Heterologus*).

Nach der von Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 durchgeführten Neugruppierung der Familien innerhalb der geraridischen Linie ist diese Diagnose zu modifizieren.

Béthoux & Nel (2002) beschränken die Hapalopteridae inzwischen nur noch auf die Typus-Gattung, allerdings ohne *Hapaloptera ovata* Bolton, 1934 zu berücksichtigen.

Dagegen sieht Rasnitsyn (in Rasnitsyn et al. 2004: 220) neuerdings die „protorthopteriden" Familien Protokollaridae Handlirsch, 1906, Aenigmatodidae Handlirsch, 1906 und Emphylopteridae Handlirsch, 1922 synonym zu den Hapalopteridae und zählt demnach neben den neu beschriebenen Gattungen *Carrizarroyo* Rasnitsyn, 2004, *Carrizopteron* Rasnitsyn, 2004 und *Arroyopteron* Rasnitsyn, 2004 auch die alten Gattungen *Protokollaria* Brongniart, 1893, *Aenigmatodes* Handlirsch, 1906, *Emphyloptera* Pruvost, 1919, *Tshecalculus* Novokshonov, 2000, *Geroneura* Matthew, 1889 und *Endoiasmus* Handlirsch, 1906 zu den Hapalopteridae.

2.1.1.2.1 *Spiculum* n. gen.

Typus-Art (und bisher einzige bekannte Art):
Spiculum mendicum n. sp.

Derivatio nominis:
Lateinisch spiculum (neutrum) = Pfeilspitze; nach dem pfeilspitzen-ähnlichen Aussehen des Flügelfragmentes (Holotypus).
Verbreitung:
Westfalium D (Ober-Karbon), Europa.

Diagnose:
Eine Gattung der Hapalopteridae mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination: Flügel-Umriss extrem schmal; Ausrichtung aller Haupt- und Seitenadern gerade und subparallel; Costal-Area basal recht breit und distal sich verschmälernd; Abstand zwischen den RP^{-}- (distal) und MP^{-}-Gabelpunkten enorm und etwa 1 Flügel-Drittel entsprechend; CUA^{+} und $CuP2^{-}$ ungegabelt und ohne kurze terminale Zweige; $AA1+2^{+}$ distal konvex und proximal konkav schwingend; Queradern völlig fehlend.

Mesothoracal-Flügel: Kontakt zwischen CuA-MP-Fusionsader mit R sehr eng (bzw. Koaleszenz zwischen CuA-MP und R); freie (= der R nicht tangierende Abschnitt von) CuA- MP-Ader sehr kurz.

Metathoracal-Flügel: gemeinsamer Stamm von R und M; MP^{-}-Ursprung nur wenig proximal von RP^{-}-Ursprung; MP^{-} ärmer verzweigt als im Mesothoracal-Flügel; intracubitale Stützader (zwischen CUA^{+} und CuP^{-}) kurz.

Beziehungen:
Spiculum n. gen. kann nach folgenden gemeinsamen morphologischen Merkmalen den Hapalopteridae zugeordnet werden:
(1) Flügel-Umriss schmal langgestreckt,
(2) Ader-Verzweigungsmodus mit mäßigem Verzweigungsgrad,

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

(3) ScP$^-$ relativ lang und distal verlöschend,
(4) RP$^-$-Ursprung im proximalen Flügel-Drittel positioniert,
(5) MP-CuA-Fusionsader proximal zum RP$^-$-Ursprung auftrennend,
(6) Analis-Adern einfach.

Bezüglich der Flügel-Dimensionen bewegt sich die neue Gattung zwischen *Hapaloptera gracilis* Handlirsch, 1906a (Länge = 14 mm; Breite = 4,5 mm) aus dem Stephanium vom Sharp Mountain Gap nahe Tremont in Pennsylvania/USA und *Heterologus langfordorum* Carpenter, 1943 (Länge = 73 mm) aus den Francis Creek Shales des Westfalium C/D von Mazon Creek/Illinois/USA. Von ersterer unterscheidet sich *Spiculum* n. gen. zusätzlich durch

(7) die große Distanz der Gabelpunkte von RP$^-$ und MP$^-$,
(8) den reicheren Verzweigungsgrad von MP$^-$,
(9) den direkten Kontakt der CuA-MP-Fusionsader mit der R-Hauptader,
(10) die äußerst kurze freie CuA-MP,
(11) die unverzweigten CUA$^+$ und CuP2$^-$,
(12) das Fehlen der kurzen terminalen Zweige von MP$^-$, CUA$^+$, CuP$^-$ und AA$^+$,
(13) das Ausbleiben der distalen Auftrennung von CuP1$^-$ von CUA$^+$,
(14) die sowohl konvex wie auch konkav geprägte distale Analis-Ader (= AA1+2$^+$ plus CuP$^-$3+4?),
(15) das Nichtvorhandensein von Queradern.

Wesentliche Unterscheidungsmerkmale zu *Het. langfordorum* sind neben (9), (10), (12), (14) und (15) noch:

(16) die proximal zur RP$^-$-Verzweigung gelegene tiefe erste Gabelung von MP$^-$,
(17) der dimensionsbedingte geringere Verzweigungsgrad von RP$^-$, MP$^-$ und CUA$^+$,
(18) der einfachere Verzweigungsmodus von CuP$^-$,
(19) das Fehlen der punktförmigen Membran-Verdickungen (Nygmata).

Danach steht *Hap. gracilis* der neuen Gattung näher als *Het. langfordorum. Archaeologus falcatus* Handlirsch, 1906a aus dem Westfalium C/D von Mazon Creek/Illinois/USA ist nur als kleines Vorder- und Hinterflügel-Fragment erhalten. Nach den vorhandenen Merkmalen ist allerdings eine Zuordnung zu Hapalopteridae noch fraglich (es sei denn, die Diagnose für die Familie wird entsprechend revidiert). So weist bei *A. falcatus* die vergleichbar kurze ScP$^-$ zahlreiche regelmäßig zum Vorderrand ausgerichtete Seitenzweige auf. Der RP$^-$-Ursprung ist deutlich distal zur CuA-MP-Aufteilung verschoben und in der 2. Flügel-Hälfte positioniert. Untypisch ist auch, dass der Metathoracal-Flügel die gleiche CuA-MP-Fusion aufweist wie der Mesothoracal-Flügel (es sei denn, es sind tatsächlich zwei Vorderflügel nebeneinander erhalten). Soweit es der Erhaltungszustand von *A. falcatus* zulässt, gelten für *Spiculum* n. gen. zusätzlich die Unterscheidungsmerkmale (10), (13), (14), (15) und (18).

Den bisher einzigen sicheren Nachweis eines Metathoracal-Flügels aus der Familie der Hapalopteridae findet man bei *Hapaloptera ovata* Bolton, 1934 aus dem oberen Bereich der *Anthracomya-pulchra*-Zone (Westfalium B/C) der Cefn Coed Colliery in Glamorgan (Süd-Wales, Großbritannien). Obwohl nur die proximale Flügelhälfte erhalten ist, ist ein langgestreckter Umriss vorstellbar. Gemeinsame Merkmale zu dem Metathoracal-Flügel von *Spiculum* n. gen. sind neben der Lage der RP$^-$- und MP$^-$-Ursprünge und -Gabelungen die Ausrichtung von CUA$^+$ und CuP$^-$, eine ähnlich geformte Stützader (CuP1$^-$?) zwischen beiden sowie ein unverzweigter CUA$^+$. Abweichende Merkmale sind eine relativ kurze, sich am Vorderrand verlierende ScP$^-$, ein CuP$^-$ mit kurzen gebogenen terminalen Ästen sowie das

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Vorhandensein zahlreicher gerader Queradern.

Relativ nahe verwandt erscheint auch *Emphyloptera lecrivaini* Pruvost, 1919 aus den „faisceaux d´Edouard“ (Westfalium D) von Lens (fosse 9; bowette 985; toit de la passée sous François) im „Bassin Houiller du Nord et du Pas-de-Calais“ (Nord-Frankreich), die früher den Hapalopteridae zugeordnet wurde, später aber als eigenständige Familie Emphylopteridae inc. sedis innerhalb der Protorthoptera geführt wurde (Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira 1980: 411). Erhalten ist die proximale Hälfte eines linken Vorderflügels.

Die schmale Flügel-Form ist sehr ähnlich der von *Spiculum* n. gen. Vergleichbar sind auch die Ausrichtung, Aufspaltung und Korrugation der Hauptader-Stämme sowie die Fusionen zwischen M- und Cu-Adern. Lediglich ScP^- verläuft bei *E. lecrivaini* bogenförmig und ist von R/RA^+ weiter entfernt. Neben den geraden und regelmäßig angeordneten Queradern sind eine einfach gegabelte MP^-, ein scheinbar stärker verzeigter RP^--Fächer und sich gabelnde Analis-Adern die wesentlichen Unterscheidungskriterien zu *Spiculum* n. gen. Die Einbeziehung von *Emphyloptera* zu Hapalopteridae, wie von Rasnitsyn, 2004 gefordert (s. oben), ist angemessen.

Spiculum n. gen. ist somit der dritte Nachweis einer Gattung aus der Familie der Hapalopteridae im Ober-Karbon Europas.

Die neuen amerikanischen Flügel-Funde von *Carrizarroyo calopterus* Rasnitsyn, 2004, *Carrizopteron longum* Rasnitsyn, 2004 und *Arroyopteron indolatum* Rasnitsyn, 2004 aus dem Red Tank Member der Bursum-Formation (etwa Grenze Karbon/Perm) bei Carrizo Arroyo (New Mexico, USA) sind unzureichend erhalten, da jeweils die Basis mit den Hauptader-Stämmen fehlt. Die Flügel sind maximal 10 bis 15 mm lang und nur 3 bis 5 mm breit. Mit *Spiculum* n. gen. haben sie die Merkmale (1), (2), (4), (6), (11) und (13) gemeinsam, wobei besonders die langgestreckte Flügel-Form, die Ausrichtung des RP^--Fächers und der gerade Verlauf fast aller Adern als ähnlich erscheint. Bei allen drei Arten ist CUA^+, CuP^-, und AA^+ unverzweigt oder erst terminal kurz verästelt. Da MP^- bei *Arr. indolatum* und *Carrizopteron indolatum* ungegabelt, bei *Carrizarroyo calopterus* aber einfach und dichotom gegabelt ist, steht letztere Gattung *Spiculum* n. gen. am nächsten.

Deutlich verschieden sind die Merkmale (7), (8), (15) und (16). Der Verlauf von ScP^- ist nur bei *Arr. indolatum* erkennbar, wo ScP^- kurz ausgebildet und in C^+ endet. Wesentliche Unterscheidungsmerkmale der drei Gattungen sind die zahlreichen geraden Queradern.

Beim Studium und Vergleich der Arten von *Gerarus* Scudder, 1885 (siehe 2.1.1.1.1) fällt auf, dass der nur fragmentarisch erhaltene Mesothoracal-Flügel von *Gerarus reductus* Handlirsch, 1911a (nach Burnham, 1983: 17 und Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992: 2454 synonym mit *G. danielsi* Handlirsch, 1906a) aus dem Westfalium C/D von Mazon Creek/Illinois/USA drei wesentliche morphologische Merkmale aufweist, die gegen eine Zuordnung zu *Gerarus* und selbst zu den Geraridae sprechen: Der RP^--Ursprung ist nicht in Flügel-Mitte positioniert, sondern äußerst nahe zur Basis. Es fehlt die Stützader zwischen RP^- und MP^- bzw. die MP^--Hauptader ist nicht axial ausgerichtet. CuA-MP ist kurz, eng anliegend am R-Stamm und spaltet sehr früh in Höhe des RP^--Ursprungs auf. Ader-Ausrichtung und Verzweigungs- und Verknüpfungsmodus ähneln viel mehr *Spiculum* n. gen. So scheinen auch CUA^+ und CuP^- unverzweigt. Die Orientierung der ScP^- ist nicht eindeutig. Ein langer schmaler Flügel-Umriss ist denkbar. Lediglich die Queradern und de-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ren partielle Netz-Strukturen decken sich nicht mit der Beschreibung von *Spiculum* n. gen. Eine detaillierte Revision dieser Art könnte die Umgruppierung zu *Hapaloptera* oder *Spiculum* nötig machen.

Die ebenfalls der geraridischen Linie zugeordnete Familie Herdinidae Carpenter & Richardson, 1971 weist eine ähnlich einfache, wenig verzweigte Aderung wie *Spiculum* n. gen. auf, so zum Beispiel unverzweigte CUA^+ und $CuP3+4^-$. Der ovale bis runde Flügel-Umriss, die gebogenen Hauptadern und das flächendeckende Queradernetz (Archaedictyon) mit Joch-Charakter erlauben allerdings keine nähere Beziehung zu der neuen Gattung.

Erwähnenswert ist auch die nahe Verwandtschaft von *Spiculum* n. gen. zu den Protokollariidae Handlirsch, 1906b („Protorthoptera“) mit den drei Gattungen *Protokollaria* Brongniart, 1893, *Laspeyresiella* Schlechtendal, 1913 und *Sthenarocera* Brongniart, 1885, die ebenfalls extrem schmale und lange Flügel besitzen und aus dem Stephanium Europas bekannt sind (ausführlicher unter 2.1.1.4). Deren Diagnose (Carpenter 1992: 130) ist für *Spiculum* n. gen. bis auf folgende Ausnahmen zutreffend: eine ungegabelte MP^-, ein CUA^+ mit terminal und pectinat einsetzenden und zunächst axial schwingenden Seitenzweigen, reich verzweigte Analis-Adern sowie ein dichtes Netz von geraden und reticulaten Queradern. Eine sehr gute Übereinstimmung in der Flügel-Form scheint zu *Sthenarocera pachytyloides* Brongniart, 1885 aus dem Stephanium von Commentry in Zentral-Frankreich zu bestehen, obwohl deren Flügel mit 90 mm Länge etwa doppelte Ausmaße zu *Spiculum* n. gen. aufweisen. Aufgrund der engen Beziehungen der Protokollariidae zu den teilweise etwas älteren Hapalopteridae sollten beide Familien derselben übergeordneten Gruppe zugeordnet werden (hier: geraridische Linie).

Da zahlreiche Familien innerhalb der alten polyphyletischen Sammel-Ordnung „Protorthoptera“ (vgl. Carpenter 1992) noch nicht auf ihre natürlichen Verwandtschaftsgruppen verteilt sind, müssen auch alle die Familien bzw. Gattungen berücksichtigt werden, die eine vergleichbare Flügel- und Ader-Morphologie zu *Spiculum* n. gen. aufweisen. Diese sind die Pachytylopsidae Handlirsch, 1906b, Anthraconeuridae Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira, 1980, Anthracothremmidae Handlirsch, 1906a, Kliveriidae Handlirsch, 1906b (ursprünglich Mixotermitoidea Handlirsch, 1906; „Neoptera uncertain“ nach Carpenter, 1992) und die mittlerweile durch Kukalová-Peck & Brauckmann, (1992: 2465) der paoliidischen Linie zugeordneten Synomaloptilidae Martynov, 1938.

Unter den Pachytylopsidae scheint *Protopachytylopsis* Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira, 1981 (Typusart: *P. leckwycki* Laurentiaux & Laurentiaux -Vieira, 1981 aus dem unteren Westfalium = Wn 1c der Charbonnage de Tergnee-Aiseau-Presle im Bassin Houiller de Charleroi/Belgien) dem neuen *Spiculum* n. gen. auf den ersten Blick recht nahe zu stehen. Der schlanke Flügel-Umriss mit nahezu rundem Apex, gerade und subparallele Adern, eine distal breite Costal-Area, ein unverzweigter RA^+ und CuP^- sowie ein CUA^+ mit lediglich schwachen terminalen Adern sind übereinstimmende Merkmale. Eine mit zahlreichen Seitenzweigen ausgestattete und am Vorderrand endende Subcosta, vertauschte axiale Positionen der RP^-- und MP^--Gabelungen, eine relativ lange CuA-MP sowie schwache vernetzte Queradern charakterisieren ihn aber – wie auch die gesamte Familie – eher als Paoliidae Handlirsch, 1906 (vgl. Carpenter, 1992: 103).

Nahe verwandt erscheint auch die nahezu gleichaltrige und kleinere *Anthraconeura silvatica* Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira,1980 aus den Assise de Bruay, Grenze zu den

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

„faisceaux de Six Sillons et d'Ernestine" (Westfalium C 1/2) von Bruay-en-Artois (fosse 1; bowette descendante vers 510; première passée au mur de Seizième) im Kohlebecken „du Nord et du Pas-de-Calais" (Nord-Frankreich), von der beide Vorder-Flügel gut erhalten überliefert sind. Ein langer schmaler Flügel-Umriss, ein geringer Verzweigungsgrad der Hauptadern und die geradlinige Ausrichtung von MP^{-}, CUA^{+} und CuP^{-} stützen diese Annahme.

Wesentliche Unterscheidungsmerkmale von *A. silvatica* sind allerdings:
Ein gebogener sowie leicht abgeknickter R/RA^{+}, eine einfach gegabelte MP^{-}, das Vorliegen von Queradern und proximal eines groben Querader-Netzes sowie eine fehlende freie CUA^{+}, da die Auftrennung der CuA-MP-Fusionsader und das Verschmelzen der $CuP1^{-}$ mit CUA^{+} in einem Punkt zusammenfallen („point multible").

Melinophlebia Handlirsch, 1911 (Typusart: *M. analis* Handirsch, 1911 aus dem Westfalium C/D von Mazon Creek/Illinois/USA zeigt unter den Anthracothremmidae, die zum Teil nur fragmentarisch erhalten sind, den ärmsten Verzweigungsgrad. Flügel-Form und Aderverlauf sind mit denen von *Spiculum* n. gen. vergleichbar. Eine randorientierte Subcosta und eine kräftig konvexe, viertelkreisförmige, das heißt typisch blattoidische Analis-Ader lassen aber eine klare Abgrenzung von *Spiculum* n. gen. zu. Der Mangel an Verbindungsadern bzw. Fusionen zwischen CUA^{+} und MP^{-} oder CuP^{-} und CUA^{+}, wie bei *Pericalyphe longa* Handlirsch, 1911 (Anthracothremmidae) ersichtlich, erlaubt nicht eine Einbeziehung der Anthracothremmidae in die Hemipteroidea-Stammgruppe. Sie sollten nunmehr den Blattaria Latreille, 1810 eingegliedert werden und nicht, wie ursprünglich, den „Protoblattaria" (Handlirsch, 1911), schon allein um den „Abfallkorb Protorthoptera" (Kukalová-Peck & Brauckmann 1992) zu leeren.

Anders verhält es sich mit *Kliveria* Handlirsch, 1906b mit der Typusart *Kliveria incerta* (Kliver, 1886) aus dem Westfalium C vom Richard-Schacht der Grube Dudweiler, Saarland, Deutschland. Auffällig ähnlich strukturiert wie bei *Spiculum* n. gen. sind die RP^{-}- und MP^{-}-Fächer. Queradern sind bis auf wenige in der Praesubcostal-Area nicht vorhanden. Da Hinweise zur Korrugation der eigentlich unverzweigten Cu- und AA-Adern fehlen und der basale Flügel-Abschnitt nicht erhalten ist, kann nur vermutet werden, dass die Gabelung des distalen Cu-Astes die Auftrennung von CUA^{+} und $CuP1+2^{-}$ widerspiegelt und $CuP3+4^{-}$ sowie AA^{+} entsprechend unververzweigt sind. Lediglich die kurze, am Vorderrand endende ScP^{-} würde dann wahrscheinlich gegen eine Zuordnung zur Familie der Hapalopteridae sprechen.

Nötig ist auch der Vergleich mit *Synomaloptila longipennis* Martynov, 1938 (einzige Gattung und Art der Synomaloptilidae; ursprünglich Caloneurodea Handlirsch, 1937) aus dem Perm des asiatischen Teils Russlands (vgl. 2.1.2.1). Ausschlaggebend für eine mögliche Zuordnung zur paoliidischen Linie sind Körperbau und Ausbildung der Mundwerkzeuge. Die neue interpretative Zeichnung des kompletten Tieres durch Shear & Kukalavá-Peck (1990: 1825) zeigt eine korrigierte Zuordnung der CUA^{+}- und CuP^{-}-Adern. Die Form des Flügels sowie die Ausrichtung und Parallelität der Adern sind ähnlich denen von *Spiculum* n. gen. Die drei Seitenäste von RP^{-} sind ebenso unverzweigt wie MP^{-}, CuP^{-} und die Analis-Adern. CUA^{+} entsendet distal einen zunächst konvex schwingenden Seitenast. Die Interpretation der dargestellten zwei kurzen Verbindungsadern nahe der Basis als Intercubital-Ader ($CuP1^{-}$) oder Arculus ist offen. Hervorzuheben ist aber, dass wohl die M-Ader basal mit

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

dem Radius fusioniert bzw. diesen tangiert und auch die Cu-Hauptader bzw. CuA-MP äußerst eng am Radius anliegt, wie es bei *Spiculum* n. gen. der Fall ist. Aufgrund des unterschiedlichen Aufspaltungsmodus von MP^- und CUA^+ ist aber eine deutliche Abgrenzung von *Spiculum* n. gen. zu *S. longipennis* (beziehungsweise zu den Synomaloptilidae) gegeben. Eher zeichnet sich mit letztgenanntem Merkmal eine enge Beziehung zu Protokollariidae ab, was allerdings dann die unterschiedliche Einstufung von *S. longipennis* zur paoliidischen Linie in Frage stellen würde.

2.1.1.2.1.1 *Spiculum mendicum* n. sp.
Abb. 7–8, Taf. 2, Fig. 1–2

Derivatio nominis:
Lateinisch mendicus, -a, -um (Adjektiv) = bettelarm; in Anlehnung an das völlige Fehlen von Queradern sowie den Mangel an Seitenzweigen in der proximalen Flügel-Hälfte.

Holotypus (und einziger bisher bekannter Mesothoracal-Flügel):
Der in Abb. 7 und Taf. 2, Fig. 1 dargestellte rechte Flügel, aufbewahrt unter F1 in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen Herrn Michael Sowiak, Osnabrück.

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon).

Material:
Neben dem Holotypus ein Paratypus (Metathoracal-Flügel) aus dem Hangenden von Flöz Zweibänke, unterstes Westfalium D (Ober-Karbon), aufbewahrt unter F10 in der Sammlung des Finders M. Sowiak. Demnach ist der Paratypus etwas älter als der Holotypus.

Diagnose:
Wie unter Gattung.

Holotypus
Abb. 7; Taf. 2, Fig. 1

Erhaltung:
Die Korrugation der Aderung ist ungewöhnlich stark und zeigt einen rechten Flügel an. Der Ader-Verzweigungs- und Verknüpfungsmodus ist ein eindeutiges Indiz für einen Vorderflügel. Es sind Positiv- und Negativ-Platte in vergleichbar guter Qualität erhalten. Es fehlt neben der eigentlichen Flügel-Basis jeweils das distale Flügel-Viertel mit Apex sowie möglicherweise ein Teil der Anal-Area. Die Aderung selbst ist besser auf der Negativ-Platte zu erkennen. Im proximalen Abschnitt dominiert der markante Radius, da dieser durch die enganliegende Subcosta und die möglicherweise sogar koaleszierende CuA-MP-Ader verstärkt zu sein scheint. Ansonsten sind die Adern relativ zart. Queradern oder ein feines Adernetz sind nicht zu erkennen. Bis auf einen kleinen Einschnitt nahe der CUA^+-Endung, der postmortal zu einem leichten Versatz des Hinterrandes geführt hat, sind Umriss und Aderung ungestört. An einigen wenigen Stellen der Negativ-Platte zeichnet sich schemenhaft ein Fleckenmuster ab.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 26; Gesamtlänge (geschätzt) = 43; Breite = 8.

Beschreibung:
Extrem schlanker rechter Mesothoracal-Flügel; sich zur Basis hin nur allmählich ver-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

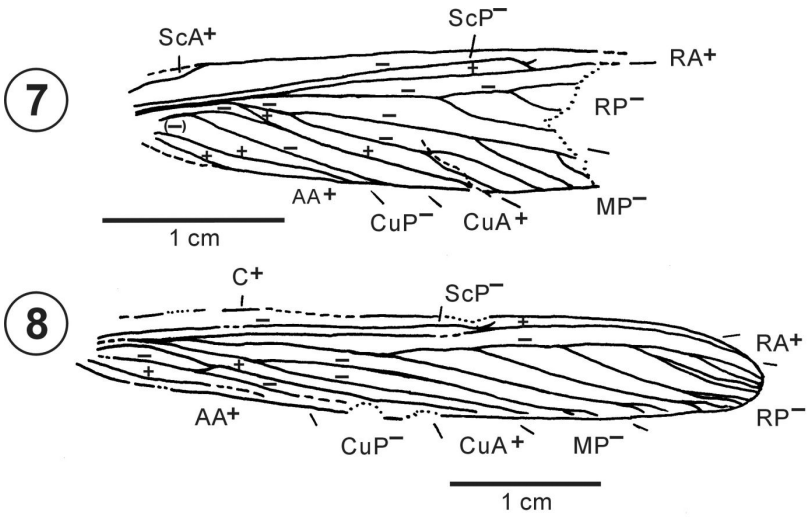


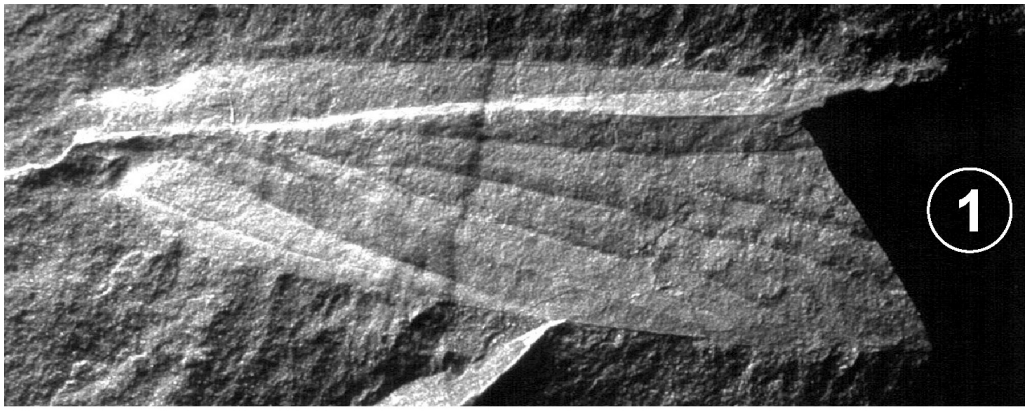
Abb. 7–8: *Spiculum mendicum* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 7. Holotypus, rechter Mesothoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte). – 8. Paratypus, linker Metathoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

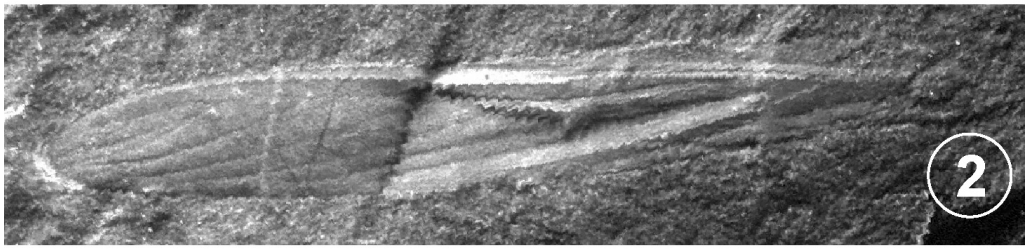
schmälernd; maximale Breite wahrscheinlich mit Beginn des dritten Flügel-Drittels; geschätztes Verhältnis Länge : Breite = 4,4 : 1; Vorder- und Hinterrand fast gerade, wobei Hinterrand etwas mehr gebogen; Costal-Area proximal sehr breit, etwa 1/3 der Gesamtbreite einnehmend; ScA^+ kurz und sinusförmig zum Vorderrand schwingend; ScP^- in Basisnähe eng an R-MA-Ader anliegend und insgesamt gerade; ab zweitem Flügel-Viertel leicht zur C^+ ausgerichtet, dann aber kurz vor deren Erreichen in Höhe des letzten Flügel-Viertels mit kurzem Bogen und sich verlierend zum RA^+ schwingend; R und RA^+ mit sehr ausgeprägter Korrugation und ebenfalls mit geradem Verlauf; RP^--Ursprung zu Beginn des zweiten Flügel-Viertels; RP^- ähnlich wie alle Haupt- und Seitenadern gerade ausgerichtet, nur am ersten Seitenast leicht abknickend und schließlich subparallel zu RA^+ orientiert; erster Seitenast von RP^- in Flügelmitte einsetzend; RP^- -Fächer relativ eng und vermutlich mit 4 bis 5 terminalen Zweigen;

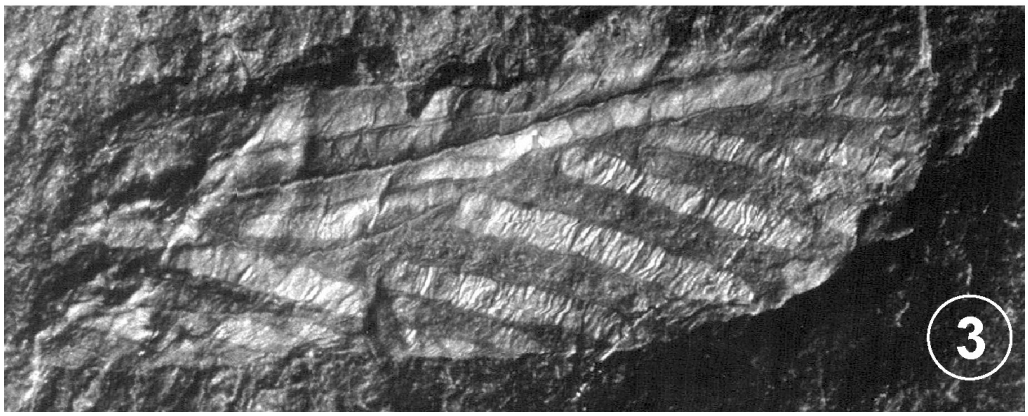
MP^- proximal mit CUA^+ verschmolzen und wahrscheinlich auch mit R-Hauptader (bzw. äußerst eng an R anliegend); CuA-MP-Ader Ende des ersten Flügel-Viertels und vor RP^--Ursprung von R abzweigend und direkt dahinter sich auftrennend; primäre MP^--Gabelung relativ tief in Höhe des RP^--Ursprungs; sekundäre Gabelungen etwa in Flügel-Mitte; MP^- mit insgesamt 5 terminalen Zweigen, die alle parallel und gerade ausgerichtet sind;

CUA^+ bereits kurz nach Auftrennung von MP^- mit $CuP1^-$ (bzw. $CuP1+2^-$), der Intercubital-Ader, verschmelzend und unverzweigt sowie parallel und eng zu den MP^--Seitenästen in spitzem Winkel zum Hinterrand verlaufend; $CuP2^-$ (bzw. $CuP3+4^-$) ungegabelt und in deutlichem Abstand zu CUA^+; $AA1+2^+$ im distalen Abschnitt konvex zur Flügel-Ebene und im proximalen eher konkav gefaltet; proximal zusätzlich beiderseits von konvexen Wülsten flankiert; Verlauf von $AA1+2^+$-Ader schwach sinusförmig und so ausgerichtet, dass die Fläche zwischen ihr und $CuP2^-$ zum Hinterrand hin immer mehr ver-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.







Tafel 2:
Fig. 1–2: *Spiculum mendicum* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 1. Holotypus, rechter Mesothoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 4.1. – 2. Paratypus, linker Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 2.4
Fig. 3. *Narkeminopsis sowiaki* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte), x 5.0.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schmälert wird; AA3+4$^+$ recht schwach, kurz und randgängig; Queradern oder eine feine Netz-Struktur nicht vorhanden.

Beziehungen:
Wie unter Gattung.

Paratypus
Abb. 8; Taf. 2, Fig. 2

Erhaltung:
Es liegt ein linker Flügel vor, was durch die ausgeprägte Korrugation und gute Erhaltung belegt wird. Wie beim Holotypus ist auch hier die Charakterisierung als Hinterflügel durch eine typische Aderung (siehe Diagnose) sichergestellt. Sowohl Positiv- wie Negativ-Platte zeigen ein nahezu komplettes Objekt. Lediglich am basalen Vorderrand und in Mitte des Hinterrandes sind kleine Lücken zu erkennen. Es fehlt die eigentliche Basis mit Flügel-Gelenk. Feine Risse und Einkerbungen durchziehen quer den Flügel, beeinträchtigen jedoch Umriss und Aderverlauf nicht. Auffällig ist aber eine kräftige Aufwölbung im Bereich der ersten RP$^-$-Gabelung, die in eigenartiger Weise von einer fremden Ader durchzogen wird. Diese zusätzliche Ader verläuft dicht parallel zu RP$^-$ und entspringt und endet auch in RP$^-$, proximal und distal zur ersten Verzweigung. Vermutlich handelt es sich hier um eine fastigate Bildung, die eine Verletzung des Insekts zu Lebzeiten korrigiert und den Flügel wieder stabilisiert hat. Die einzelnen Adern sind deutlich ausgeprägt, verlieren sich aber alle in Randnähe. Erneut bestätigt wird mit diesem zweiten Fund das Nichtvorhandensein jeglicher Queradern oder Netzstrukturen. Diese Tatsache ist somit ein wichtiges charakteristisches Merkmal dieser neuen Gattung.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 46; Gesamtlänge (geschätzt) = 48; Breite = 7.

Beschreibung:
Linker Metathoracal-Flügel im Vergleich zu Holotypus schmaler und länger; maximale Breite etwa Mitte der distalen Flügel-Hälfte; gleichmäßig ovaler Apex; Umriss zur Basis hin sich stetig verschmälernd; Vorderrand mit scheinbar leichter konkaver Biegung in Flügel-Mitte; Hinterrand mit nur schwacher konvexer Biegung; Costal-Area proximal etwas weniger breit als beim Holotypus, das heißt als beim Mesothoracal-Flügel; ScP$^-$ wiederum im proximalen Abschnitt eng parallel zu R und RA$^+$, dann weiterhin gerade zum Vorderrand gerichtet, um kurz vor Erreichen desselben zum RA$^+$ einzubiegen;

RA$^+$ dagegen ähnlich wie der Vorderrand leicht konkav durchschwingend und kurz vor Apex endend; RA$^+$ ungegabelt; RP$^-$-Ursprung bereits nach erstem Flügel-Sechstel; RP$^-$ mit erstem Seitenast etwa Ende der proximalen Flügel-Hälfte; insgesamt mit 5 konkav gebogenen Seitenästen, wobei der dritte und vierte RP$^-$-Ast nochmals verzweigen und mit den distalen Ästen im Apex enden; erster Seitenast von RP$^-$ mit schwach erkennbaren kurzen terminalen Zweigen;

gemeinsamer Stamm von R und M kurz vor RP$^-$-Ursprung aufspaltend; MP$^-$ im Gegensatz zu der des Holotypus nur einfach gegabelt und gerade ausgerichtet, etwa nach zweitem Flügel-Drittel am Hinterrand endend; MP$^-$-Gabelung sehr tief einsetzend, noch innerhalb des ersten Flügel-Viertels; MP$^-$ ohne eine Verknüpfung mit CUA$^+$; beide Cu-Adern vermutlich mit gemeinsamem Ursprung in Basisnähe; beide eng parallel zu MP$^-$ orientiert und unverzweigt; kurze Intracubital-Ader in Höhe des RP$^-$-Ursprungs; einfache AA$^+$ nur schwach angedeutet und in kurzem Abstand der Krümmung des proximalen Hinterrandes folgend; AA$^+$ mit gleicher konkav-konvex Korrugation wie bei Holotypus; Queradern nicht vorhanden.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

2.1.1.3 Narkeminidae Pinto & Ornellas, 1991

Die systematische Stellung der Narkeminidae wird in der Literatur sehr unterschiedlich gewertet. Pinto 1992 stellt sie zur Ordnung „Paraplecoptera“ Martynov, 1938; nach Pinto 1995 gehört diese Famile in den Komplex um die Cacurgidae-Narkemidae.

Kukalová-Peck, 1991 hält die Ordnung Paraplecoptera aufrecht und ordnet zumindest die Narkemidae der plecopteroiden Stammgruppe zu; Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 allerdings gruppieren die Narkemidae als Familie innerhalb der geraridischen Linie der Hemipteroidea-Stammgruppe.

Béthoux & Nel (2002: 15, 23) hingegen werten speziell die Narkeminidae als Archaeorthoptera nec Panorthoptera.

Typus-Gattung:
Narkemina Martynov, 1931. Martynov (1931), Sharov (1961) beziehungsweise Lewis (1979) ordnen die Gattung noch den Narkemidae Handlirsch, 1911 zu. Pinto & Pinto de Ornellas (1978) werten sie als Nominat-Gattung einer selbständigen Familie, für die sie aber den nomenklatorisch ungültigen Namen Narkemocacurgidae wählen; dieselben Autoren (1991) korrigieren diesen sodann in die gültige Form Narkeminidae.

Verbreitung:
Ober-Karbon; Nord- und Südamerika, Sibirien und Europa.

Bisher bekannte Gattungen (neben der Typus-Gattung mit mindestens 4 Arten):
Paranarkemina Pinto & Ornellas, 1980 mit mindestens 3 Arten sowie *Narkeminopsis* Whalley, 1979 mit bisher einer einzigen Art.

Alle Arten der Narkeminidae sind bisher nur durch Flügel-Funde dokumentiert; Kopf, Körper, Beine und weitere Körper-Anhänge sind bisher unbekannt.

Diagnose (nach Carpenter, 1992: 133, ergänzt und modifiziert):
Mesothoracal-Flügel: Flügel-Umriss länglich oval; relativ breite Costal-Area; ScP^- wenig distal zur Flügel-Mitte in RA^+ endend; RA^+ unverzweigt; RP^--Fächer reich verzweigt und den Apex ausfüllend; CuA-MP-Fusionsader basal vorhanden und dadurch die typische „geraridische Basal-Zelle“ zwischen CuA-MP, CUA^+, $CuP1^-$ und Cu ausbildend; MP^- meist ungegabelt, selten verzweigt (*Paranarkemina*) und über kurze Verbindungsadern rp-mp und mp-cua1 mit RP^- bzw. dem distalen Seitenast von CUA^+ verknüpft; CUA^+ nach Auftrennung von CuA-MP nach kurzer Strecke $CuP1^-$ aufnehmend (geraridisch); CUA^+ mit mehreren Seitenästen; distaler Ast von CUA^+ etwa ab Flügel-Mitte (transversal) Richtung MP^- schwingend und dann ab mp-cua1 zum Hinterrand abknikkend; Ausbildung einer geschlossenen zentralen Zelle („Bananen-Zelle“) etwas proximal zum Flügel-Zentrum mit MP^-, mp-cua1, $CUA1^+$ und CUA^+ als Begrenzung; $CuP2^-$ unverzweigt; Analis-Adern mehrfach gegabelt und manchmal bis zu einem Drittel des Hinterrandes einnehmend; MP^- und alle Seitenäste von RP^- und CUA^+ relativ parallel zum Hinterrand ausgerichtet; dichtes Netz gerader Queradern bzw. partiell auch Archaedictyon.

Metathoracal-Flügel: Umriss proximal deutlich breiter durch stark vergrößerte Anal-Area; Aderung, Zellen-Struktur und Querader-Netz ansonsten ähnlich zu Mesothoracal-Flügel; Charakter von Cubitus und Analis erhaltungsbedingt jedoch nicht bekannt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

2.1.1.3.1 *Narkeminopsis* Whalley, 1979

Die Gattung wurde von Whalley (1979: 86) nur mit großem Vorbehalt zu den Narkemidae Handlirsch, 1911 (damals noch innerhalb der „Protorthoptera“) gestellt.

Typus-Art (und bislang einzig bekannte Art):
Narkeminopsis eddi Whalley, 1979, Westfalium D (Ober-Karbon), Radstock nahe Bristol (Avon, Großbritannien).

Diagnose (emendiert):
Flügel-Umriss ähnlich zu *Narkemina*; Vorderrand glatt und leicht gebogen; Costal-Area mit einer Reihe gleichmäßig verteilter Seitenzweige, die von ScP^- und RA^+ ausgehen; proximaler Abschnitt der Costal-Area zur Basis hin enger werdend; MP^- ungegabelt und über extrem kurze Stützadern rp-mp und mp-cua1 mit RP^- und CUA^+ verknüpft; MP^- am Knotenpunkt mit mp-cua1 die vorher axiale Orientierung in Richtung Vorderrand und an dem mit rp-mp in Richtung Hinterrand wechselnd; MP^- danach mit paralleler Anordnung zu den Ästen von RP^- und CUA^+; distaler Ast $CUA1^+$ sich sehr dicht MP^- annähernd und mit dieser über die kurze Querader mp-cua1 verbunden; basal offene langgestreckte Zelle demnach aus R, RP^-, rp-mp, MP^- und CuA-MP aufgebaut, geschlossene zentrale Zelle aus MP^-, mp-cua1, $CUA1^+$ und CUA^+. Queradern insgesamt weniger zahlreich und basaler Abschnitt von M kürzer als in *Narkemina*; Archaedictyon teilweise in Costal-Area oder CUA^+-Fächer erhalten.

2.1.1.3.1.1 *Narkeminopsis sowiaki* n. sp.
Abb. 9; Taf. 2, Fig. 3

Derivatio nominis:
Die neue Art ist benannt nach dem Finder des Holotypus sowie weiterer hier beschriebener Flügel, Herrn Michael Sowiak, Amateur-Paläontologe und Privat-Sammler aus Osnabrück. Ihm und seiner Ausdauer und Aufmerksamkeit bei der Fossiliensuche sowie seinem Präparationsgeschick ist es zu verdanken, dass die vorliegende Publikation in dieser Form und in diesem Umfang überhaupt erst ermöglicht wurde.

Holotypus (und bisher einzig bekanntes Exemplar):
Der in Abb. 9 und Taf. 2, Fig. 3 dargestellte linke Flügel, aufbewahrt unter F9 in der Sammlung des Finders, Herrn Michael Sowiak, Osnabrück.

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon).

Diagnose:
Eine neue Art der Gattung *Narkeminopsis* mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination: Vorder- und Hinterrand relativ gerade; Costal-Area im proximalen Abschnitt enorm breit, ca. ein Drittel der Gesamtbreite einnehmend; Seitenäste von RP^- mit tiefen Gabelungen (Autapomorphie); nicht nur die zum Hinterrand orientierten Seitenzweige von RP^- sondern auch die von CUA^+ und die ungegabelte MP^- alle parallel und mit gleichem Abstand zueinander; $CUA1^+$ über MP^- eine relativ gerade Linie mit RP^- bildend (Autapomorphie); Anal-Area mit breitem marginalen Abschnitt; ohne partielles Archaedictyon; helles Streifen-Muster, das dem Verlauf der Seitenadern angepasst ist und jeden zweiten Ader-Zwischenraum ausfüllt (Autapomorphie).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

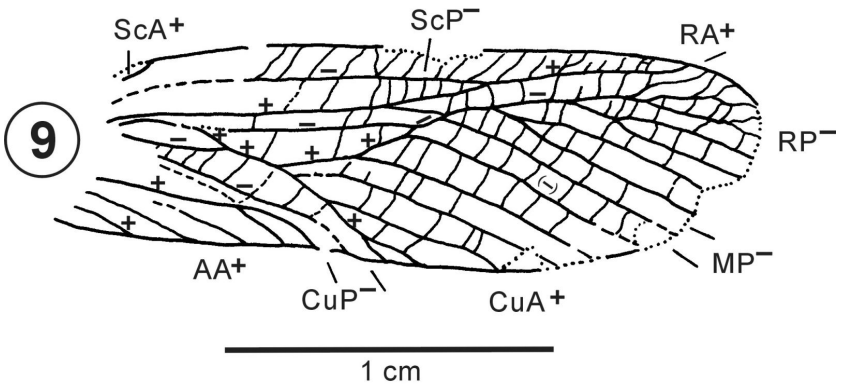


Abb. 9: *Narkeminopsis sowiaki* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte).

Erhaltung:
Der relativ kleine Flügel ist nur als Negativ-Abdruck erhalten. Nach der Korrugation, die nur für die Hauptadern klar erkennbar ist, und der schmalen Anal-Area liegt hier ein linker Mesothoracal-Flügel vor. Der Erhaltungszustand einschließlich der Ausprägung der Adern und Queradern ist trotz der geringen Größe ausgezeichnet. Es fehlt lediglich die eigentliche Basis. Am mittleren Vorderrand und hinteren Apex sind unwesentliche kleine Lücken. Der Hinterrand wurde im CuP^{-}-Abschnitt etwas nach innen gestaucht und beschädigt; dadurch wird eine leicht konkave Krümmung in diesem Bereich vorgetäuscht. Auffällig ist das geordnete Streifen- und Flecken-Muster. Auch hier gilt die Aussage zur Farb-Verteilung auf fossilen Flügeln (siehe Teil 1: 41-42). Die ursprüngliche Flügel-Membran scheint als helle Streifen erhalten zu sein. Sie weist überall eine zarte, zum Streifen-Muster senkrecht verlaufende Knitterung auf.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 21; Gesamtlänge (geschätzt) = 23; Breite = 7.

Beschreibung:
Schlanker, gleichmäßig breiter linker Mesothoracal-Flügel; Verhältnis Länge : Breite = ca. 3 : 1; größte Breite im mittleren Flügel-Abschnitt; Vorder- und Hinterrand nahezu parallel und gerade ausgerichtet; lediglich basaler Abschnitt des Vorderrandes leicht gebogen; Apex vermutlich halbkreisförmig gerundet; Costal- und Subcostal-Area proximal sehr breit; beide in der ersten Flügel-Hälfte etwa ein Drittel der Gesamtflügel-Breite einnehmend;

kurze ScA^{+} wahrscheinlich vorhanden und in C^{+} endend; ScP^{-} subparallel zu C^{+} und wenig distal zur Flügel-Mitte auf RA^{+} treffend; R zunächst der Richtung von C^{+} folgend, ab Flügel-Mitte bzw. RP^{-}-Ursprung als RA^{+} schräg und mit schwach sinusförmigem Schwingen zu C^{+} orientiert und noch vor dem Apex auf C^{+} treffend; gesamte Costal-Area mit markanten geraden und minimal gebogenen Seitenzweigen, die alle in Reihe diagonal von ScP^{-} und RA^{+} nach C^{+} verlaufen; R-Aufspaltung in Flügel-Mitte, proximal zur ScP^{-}-Endung; RP^{-} kurz der Orientierung seiner Seitenäste, dann aber am rp-mp-Knotenpunkt der Biegung von RA^{+} folgend; RP^{-} mit mindestens drei Abzweigungen, die jeweils selbst nochmals bifurcat und tief gega-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

belt; RP^--Hauptaderast ebenso wie distaler, mehrfach terminal verzweigter Seitenast zum vorderen Apex sinusförmig ausschwingend; alle übrigen Seitenäste von RP^- wie auch der ungegabelte MP^- und alle unverzweigten Seitenäste von CUA^+ gerade, parallel und im gleichen Abstand zueinander ausgerichtet; RP^--Fächer den kompletten apikalen Abschnitt ausfüllend;

CuA-MP-Fusionsader basal eng an R-Stamm anliegend; nach deren Aufspaltung MP^- axial und subparallel zu R orientiert und dann wenig distal zum RP^--Ursprung über eine kurze Verbindungsader mp-cua1 mit dem distalen Seitenast von CUA^+ verknüpft, der ähnlich wie MP^- axial ausgerichtet; MP^- anschließend nach relativ kurzer Strecke in Richtung RP^- mit diesem über kurze Verbindungsader rp-mp verknüpft; MP^- ab rp-mp-Knotenpunkt in Richtung Hinterrand abknikkend und nicht mehr auftrennend;

CUA^+ nach Abspaltung von MP^- nach kurzer Strecke $CuP1^-$ aufnehmend, um sich danach breit zu gabeln; der distale vordere Ast mit schwacher Biegung zu MP^- zurückschwingend und dort in Höhe des RP^--Ursprungs über mp-cua1 mit MP^- verknüpft; dadurch Ausbildung einer geschlossenen bananenförmigen zentralen Zelle („Bananen-Zelle“) etwas proximal zum Flügel-Zentrum mit MP^-, mp-cua1, $CUA1^+$ und CUA^+ als Begrenzung; eine zweite langgestreckte Zellen-Struktur von R, RP^-, rp-mp, MP^- und CuA-MP gebildet, aber basal offen; $CUA1^+$ am mp-cua1-Knotenpunkt zum Hinterrand abknickend; $CUA1^+$ über MP^- eine relativ gerade Linie mit RP^- bildend; der proximale hintere Ast von CUA^+ direkt zum Hinterrand orientiert und vermutlich drei bifurcate Verzweigungen in distale Richtung aufweisend; CUA^+ insgesamt mit 5 terminalen Zweigen und etwa ein Viertel des Hinterrandes vereinnahmend;

CuP-Gabelung mangels Erhaltung nicht erkennbar; unverzweigter $CuP2^-$ nach geradem Verlauf in kurzem konvexen Bogen am Hinterrand auftreffend; AA^+-Hauptader subparallel zum Hinterrand ausgerichtet und terminal ähnlich gekrümmt wie $CuP2^-$, diesen beinahe tangierend; AA^+ mit mehreren ungegabelten Seitenzweigen, die alle den gleichen Abstand zueinander und die gleiche Parallelität aufweisen wie alle zum Hinterrand orientierten Adern (von diesen besitzen lediglich der proximale CUA^+-Ast und distale AA^+-Ast eine konvexe, $CuP2^-$ eine konkave und MP^- eine schwach konkave Faltung); Anordnung aller geraden, meist senkrecht zu den Seitenadern positionierten Queradern ebenso regelmäßig und mit konstanten Abständen zueinander; auffälliges helles Streifen-Muster im Bereich der Seitenäste, wobei die Streifung jeweils dem Ader-Verlauf angepasst ist und jeden zweiten Zwischenraum ausfüllt; einzig für helle Streifen Membran mit feiner Knitterung nachweisbar.

Beziehungen:
Narkeminopsis sowiaki n. sp. besitzt folgende Gemeinsamkeiten mit der etwa gleichaltrigen und nur geringfügig größeren Typus-Art (Länge = ca. 28 mm; Breite = 9 mm):

(1) die schlanke Flügel-Form;
(2) die Orientierungen und Endungen nahezu aller Hauptadern;
(3) der generelle Ader-Verzweigungsmodus;
(4) die Verbindungsadern rp-mp und mp-cua1 und deren Dimensionen;
(5) die Ausbildung einer geschlossenen zentralen und einer basal offenen Zelle;
(6) das regelmäßige Querader-Netz.

Widersprüchlich sind die Original-Zeichnung und die Ader-Terminologie bei Whalley (1979) beziehungsweise bei Carpenter (1992: 133). Sicherlich besitzen ScP^- und R keinen gemeinsamen Stamm, und M gabelt sich nicht in MA- und MP+ auf. Die Korrugati-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

on von *N. eddi* ist klar mit der neuen Art vergleichbar, die Ader-Terminologie ist entsprechend zu modifizieren. Ähnliche Bedenken äußern auch Béthoux & Nel (2002: 26) und empfehlen eine Neubearbeitung des Flügel-Materials.

Mit *N. sowiaki* n. sp. ist die Aufstellung einer neuen Art schon deshalb gerechtfertigt, da der neue Flügel ein vollkommen unterschiedliches, artspezifisches Streifen-Muster aufweist. Bei *N. eddi* durchziehen ca. 2 mm breite Streifen schräg transversal die komplette Flügel-Oberfläche. Dabei ist das Muster nicht an der Aderung orientiert. Weitere wesentliche Unterscheidungsmerkmale zu *N. eddi* sind:

(7) der gleichmäßig gerade Verlauf von Vorder- und Hinterrand,
(8) der deutlich breitere proximale Abschnitt der Costal-Area,
(9) die zusätzlichen tiefen Gabelungen der RP^- -Seitenäste,
(10) die konstante Parallelität der Seitenzweige im CUA^+-Fächer,
(11) der breitere marginale Abschnitt der Anal-Area,
(12) das Fehlen einer Archaedictyon-Struktur.

Erwähnenswert ist auch die Beobachtung, dass bei beiden *Narkeminopsis*-Flügeln ein kurzer Ader-Abschnitt von MP^- nicht erhalten ist, und zwar direkt nach Auftrennung der CuA-MP-Fusionsader (in den Abbildungen jeweils gepunktet gezeichnet). In diesem Bereich sind eigentlich beide Flügel durchweg lückenlos erhalten. Ob hier ein Zufall oder ein spezifisches Merkmal vorliegt, ist momentan nicht zu entscheiden. Da es aber Insekten-Familien mit partiell verlöschender MP-Ader gibt, ist dieser Hinweis gerechtfertigt (siehe dazu Abschnitt 2.1.3.1).

Die vier bekannten *Narkemina*-Arten sind alle nur fragmentarisch erhalten:

(a) *N. angustata* Martynov, 1930 (Typus-Art) aus dem Ober-Karbon (Untere Balachonskaja-Folge) im Kuznetsk-Becken (Sibirien, Russland),

(b) *N. angustiformis* Sharov, 1961 ebenfalls aus diesem Zeitabschnitt im Kuznetsk-Bekken (Sibirien, Russland),

(c) *N. rodendorfi* Pinto & Ornellas, 1978 (so die korrekte Urschreibweise des Artnamens, der in späteren Arbeiten meist inkorrekt als *N. rohdendorfi* zitiert wird) aus der Itararé-Untergruppe (Tubarão-Formation, Ober-Karbon), aus 200–205,5 m Teufe der Bohrung Nr. 2-IGG von Praça de Bandeira bei Boituva im Bundesstaat São Paulo, Brasilien (Paraná-Becken) und

(d) *N. winsdoriensis* Lewis, 1979 aus der Verdigris Formation (Ober-Karbon, Pennsylvanium) der Winsdor Coal Company Mine ca. 3,5 km NW Winsdor (Henry County, Missouri, USA).

„Narkemina“ genuina Sharov, 1961 aus dem Ober-Karbon des Kuznetsk Beckens und *„Narkemina“ rochacamposi* Pinto & Ornellas, 1978 aus der Itararé-Untergruppe (Ober-Karbon) des Paraná-Beckens werden nicht mehr zu den Narkeminidae zugeordnet, da diesen beiden Arten offensichtlich die geschlossene zentrale Zelle in der Flügel-Aderung fehlt (Pinto & Pinto de Ornellas, 1978 und Pinto, 1990).

Nur *N. angustata* ist wahrscheinlich von vergleichbarem Flügel-Umriss und ähnlicher Dimension wie *N. sowiaki* n. sp.; *N. angustiformis*, *N. rodendorfi* und *N. winsdoriensis* sind deutlich länger und breiter als die neue Art. Pinto & Pinto de Ornellas (1978) vermuten, dass *N. angustiformis* mit *N. rodendorfi* wahrscheinlich fast identisch ist („probably almost identical“); im Falle wirklicher Art-Identizität hätte dann der ältere Name *N. angustiformis* nomenklatorische Priorität.

Bei allen vier *Narkemina*-Arten sind die RP^-- und CUA^+-Fächer reicher verzweigt, und in der Costal-Area wie in der zentralen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Zelle befindet sich ein feines Adernetz mit Archaedictyon-Habitus. Die geraden Queradern zwischen den Seitenzweigen sind teilweise jochartig entwickelt. Streifen- oder Flecken-Muster sind für *Narkemina* nicht beschrieben.

Die Zuordnung und Korrugation der Hauptadern sowie der wichtigsten Seitenäste ist für alle *Narkemina*-Arten entsprechend den obigen Angaben zu *N. sowiaki* n. sp. zu revidieren.

Als problematisch erweist sich aufgrund der unvollständigen Erhaltung die Zuordnung von *N. winsdoriensis* zu *Narkemina* und damit auch zu den Narkeminidae. Die von CuA-M abzweigende M-Ader ist offensichtlich konvex gefaltet und gabelt sich nach kurzer Strecke. Dadurch kommt es folglich nicht zur Ausbildung der beiden benachbarten Zellen, des familienspezifischen Merkmals der Narkeminidae. *N. winsdoriensis* tendiert danach eher zu den Oedischiidae Handlirsch, 1906 (Ensifera Chopard, 1920). Béthoux & Nel (2002: 23) belassen diese Art hingegen bei den Narkeminidae.

Die bisher bekannten *Paranarkemina*-Arten sind:

P. kurtzi Pinto & Ornellas, 1980 (Typus Art),

P. amosi Pinto, 1992, beide aus dem Pallero Member der Bajo de Veliz Formation (Ober-Karbon) von Bajo de Veliz, Provinz San Luis in Argentinien sowie

P. martinsnetoi Würdig, Pinto & Adami-Rodrigues, 1999 aus der Itararé-Subgruppe (Boituva-Formation, Ober-Karbon) von Boituva City im Bundesstaat São Paulo, Brasilien (Paraná-Becken) (möglicherweise sehr ähnlich der Art *P. kurtzi*).

„Paranarkemina“ velizensis Pinto & Ornellas, 1981 von derselben argentinischen Lokalität wie *Paranarkemina kurtzi* und *P. amosi* ist nur als Flügel-Fragment überliefert und taxonomisch schwierig zu bewerten. Pinto (1990) diskutiert für *„P.“ velizensis* und für *„Narkemina“ rochacamposi* zunächst eine mögliche Zugehörigkeit zur Familie Cacurgonarkemidae Pinto, 1990, deren Name später in Übereinstimmung mit den „Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur“ in Carpenteropteridae Pinto & Ornellas, 1991 korrigiert wurde. Nach einer Revision des gesamten Formen-Komplexes stellt Pinto (1992) *„P.“ velizensis* allerdings wieder zu Paranarkemina.

Nach Pinto & Pinto de Ornellas 1980 unterscheidet sich *Paranarkemina* von *Narkemina* durch den deutlich zur Basis hin positionierten RP^{-}-Ursprung (und damit auch von Narkeminopsis).

Alle *Paranarkemina*-Arten (Länge ca. 85 mm, Breite ca. 35 mm) sind deutlich größer als beide *Narkeminopsis*-Arten und weisen stärker verzweigte RP^{-}- und CUA^{+}-Seitenäste auf.

Ähnlich *Narkeminopsis* ist gewissermaßen auch *Osnogerarus trecwithiensis* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 (siehe 2.1.1.1.2). Denn sein Mesothoracal-Flügel zeigt die beiden typischen benachbarten Zellen-Strukturen. Der MP^{-}- und $CUA1^{+}$-Abschnitt sind jedoch zum Hinterrand ausgerichtet. Die Verbindungsader rp-mp ist durch einen direkten Kontakt zwischen RP^{-} und $MP1^{-}$ ersetzt, und mp-cua verbindet jetzt $MP4^{-}$ mit $CUA1^{+}$. Weitere gemeinsame Merkmale sind neben der langgestreckten Flügel-Form die in RA^{+} endende ScP^{-} sowie der Aufspaltungsmodus und Aderverlauf von RP^{-}. Aufgrund dieser und einiger primitiverer Merkmale kann *O. trecwithiensis* durchaus als Vorläufer bzw. Bindeglied zu den Narkeminidae gesehen werden.

Ebenso ist bei *Progenentomum carbonis* Handlirsch, 1906 (Geraridae; vgl. Burnham 1983; allerdings mit untypischer Position des RP^{-}-Ursprungs) aus dem Westfalium C/D von Mazon Creek in Illinois (USA) eine ähnli-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

che Ahn-Deszendent-Beziehung denkbar, da auch hier, wenn auch noch unterentwikkelt, eine geschlossene zentrale neben der offenen langgestreckten Zelle vorliegt.

Somit ist folgende Entwicklung zu den Narkeminidae vorstellbar: Durch eine immer mehr axiale (orthopteroide) Ausrichtung von RP^- und M in der Reihe der Geraridae kommt es zur Annäherung der beiden Fächer (Areae) und Ausbildung der basal offenen Zelle mit rp-mp. Die frei werdende Fläche in der hinteren Flügelhälfte übernimmt CUA^+ und weitet seinen Fächer entsprechend aus. Als eigentliche Konsequenz aber richet sich auch CUA^+ mit seinem distalen Seitenast zunehmend axial aus. Es kommt, wie z. B. bei *Osnogerarus*, zur Ausbildung einer zweiten geschlossenen zentralen Zelle mit der Verbindungsader mp-cua, die, wie auch rp-mp, zum einen als Stütze, zum anderen aber auch als Abstandshalter gedeutet werden kann. Schließlich schwingt CUA^+ sogar in Richtung des Vorderrandes und dreht dadurch die Zellen bezüglich ihrer Längsrichtung in eine axiale Position.

Damit wäre auch ihre Eingliederung in die geraridische Linie begründet. Die Existenz der beiden benachbarten Zellen belegt außerdem die Vorläufer-Rolle der Narkeminidae für die modernen Hemiptera (vgl. beispielsweise die Prosbolidae Handlirsch, 1906 innerhalb der Homoptera und andere Formen).

Andererseits wird durch die Funde der beiden *Narkeminopsis*-Arten aus dem Westfalium D Europas die Aussage gestützt, dass für die verwandten *Narkemina*- und *Paranarkemina*-Arten aus Argentinien und Brasilien und damit deren Fundhorizonten ein oberkarbonisches Alter (Westfalium bis Stephanium) wahrscheinlich ist, wie es Pinto (1995) – im Gegensatz zu paläobotanischen Datierungen – fordert.

2.1.1.4 Protokollariidae Handlirsch, 1906

Die Familie der Protokollariidae ist bislang eine kleine Ansammlung von nur drei „protorthopteriden" Insekten-Arten (4 Exemplare) aus dem Stephanium, denen in erster Linie eine lange, recht schlanke Flügel-Form sowie gerade und parallel ausgerichtete Subcosta und Radius gemeinsam sind. Lediglich die Ader-Morphologie der Typus-Gattung ist in einem beschreibenswerten Erhaltungszustand, was auch von Béthoux et al. (2003: 281) nach Studium von Originalmaterial erneut bestätigt wird. Handlirsch (1922) hatte noch eigenständige Familien für jede dieser drei Arten bzw. Gattungen aufgestellt. Es zeigt aber auch, dass die von Carpenter (1992:130) vorgenommene Zusammenfassung der drei Gattungen in einer Familie recht unsicher ist.

Béthoux et al. (2003: 281) sehen die Protokollariidae eher in der Nähe der kleinwüchsigen Synomaloptilidae Martynov, 1938 (Caloneurodea) (siehe 2.1.1.3.1), was aber wohl schon aufgrund unterschiedlicher Flügel-Dimensionen nicht zutrifft.

Typus-Gattung:
Protokollaria Brongniart, 1893.

Verbreitung:
Oberstes Westfalium und Stephanium (Ober-Karbon), Europa.

Bisher bekannte Gattungen, die jeweils nur mit einer Art belegt sind:
Protokollaria Brongniart, 1893; *Laspeyresiella* Schlechtendal, 1913; *Sthenarocera* Brongniart, 1885; *Primakollaria* n. gen.

Diagnose (nach Carpenter 1992: 130):
Mesothoracal-Flügel sehr lang und schmal; ScP^- nicht weit von Flügel-Mitte endend; RP^- nahe zur Basis aufspaltend, mit einigen lan-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

gen Zweigen; M und CUA1$^+$ an Basis verschmelzend und noch vor RP$^-$-Ursprung wieder auftrennend; M wahrscheinlich unverzweigt; CuA2 (= eigentlich CuP1$^-$) unabhängig von CUA1$^+$ ausgebildet, aber mit CUA1$^+$ nach der Auftrennung von CuA1-M fusionierend; Queradern zahlreich; Ausbildung des Metathoracal-Flügels unbekannt; Kopf klein und Antennen an der Basis verdickt; Prothorax schmal; Vorderbeine lang.

2.1.1.4.1 *Primakollaria* n. gen.

Typus-Art (und bisher einzige bekannte Art):
Primakollaria amicorum n. sp.

Derivatio nominis:
Lateinisch primus, -a, -um (Adjektiv) = ursprünglich, erster, erste; als Hinweis auf die stratigraphisch ältere Position der Gattung.

Verbreitung:
Westfalium D (Ober-Karbon); Europa.

Diagnose:
Eine Gattung der Protokollariidae mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination: ScP$^-$ lang, gerade und sehr eng und parallel zu RA$^+$ ausgerichtet; ScP$^-$ kräftige Seitenadern zu C$^+$ aussendend; Praesubcostal-Area distal sich verbreiternd; RA$^+$ wie CUA$^+$ schnurgerade; RP$^-$ bereits nahe zur Basis aufspaltend; MP$^-$ proximal ungegabelt und wenn, dann nur terminal verzweigt; CuA-MP-Fusionsader noch vor RP$^-$-Ursprung wieder auftrennend; CuP1$^-$ als Intracubital-Ader mit CUA$^+$ nach der Auftrennung von CuA-MP mäßig lang fusionierend; noch im vorderen Flügel-Bereich wieder von CUA$^+$ mit leichtem Bogen abspaltend (Autapomorphie); Verlauf von CuP2-AA1 und AA2$^+$ sehr eng, parallel und deutlich sinusförmig (Autapomorphie); Intracubital-Area mit ungeregeltem grobem Querader-Netz.

Beziehungen:
Die Zuordnung von *Primakollaria* n. gen. zu Protokollariidae geschieht mit einem gewissen Vorbehalt, da nicht alle zu einem Vergleich notwendigen Körperteile, Merkmale und Adern bei der neuen Gattung erhalten sind. Die erhaltenen Flügel-Charakeristika einschließlich der Hauptader-Stämme zeigen aber eine breite Übereinstimmung mit *Protokollaria ingens* Brongniart, 1893 aus dem Stephanium von Commentry (Departement Allier, Zentral-Frankreich). Mit einer Flügel-Länge von etwa 50 mm und einer Breite von 10 mm ist *P. ingens* nur geringfügig größer als die neue Gattung. Beiden gemeinsam sind:

(1) der sich zur Flügel-Mitte verbreiternde schlanke Flügel-Umriss;
(2) der geradlinige Vorderrand und der proximal nur minimal gebogene Hinterrand;
(3) die enge und parallele Ausrichtung von ScP$^-$ und R/RA$^+$;
(4) der recht proximal positionierte RP$^-$-Ursprung;
(5) der stark verzweigte und flächenreiche RP$^-$;
(6) der einfache, geradlinige und subparallel zu CUA$^+$ orientierte MP$^-$;
(7) der extrem gerade Verlauf von CUA$^+$;
(8) der vergleichbar lange Abschnitt des freien CUA$^+$ nach Auftrennung der CuA-MP-Fusionsader und vor Fusion mit der Intracubital-Ader CuP1$^-$;
(9) der sehr enge und parallele Verlauf von CuP2$^-$AA1 und AA2$^+$.

Ähnlich verhält es sich mit *Laspeyresiella wettinensis* Schlechtendal, 1913 aus der Wettin-Schichten (Stephanium) von Wettin (Sachsen-Anhalt, Deutschland), die zwar als komplettes Insekt mit 60 mm langen, sehr

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schmalen Flügeln vorliegt, aber jedoch im Detail schlecht erhalten ist. Typisch für diese Gattung sind ein in Flügel-Mitte entspringender und 7- bis 8-fach aufspaltender RP^- sowie freie und nicht stark entwickelte Medialis und Cubitus ähnlich wie bei *Sthenarocera* (nach Handlirsch 1906b: 140).

Übereinstimmung in der Flügel-Form scheint auch zu *Sthenarocera pachytyloides* Brongniart, 1885 zu bestehen, die mit zwei Exemplaren ebenfalls aus dem Stephanium von Commentry bekannt ist und deren Flügel mit 90 mm Länge etwa doppelt so groß sind wie die von *Primakollaria* n. gen.

Die Aufstellung einer neuen Gattung *Primakollaria* n. gen. ist durch folgende Unterscheidungsmerkmale gerechtfertigt, wobei nur die Ader-Morphologie von *P. ingens* zum Vergleich herangezogen werden kann:

(10) die distal breiter werdende Praesubcostal-Area;
(11) die Abspaltung von $CuP1^-$ von CUA^+;
(12) das starke sigmoidale Schwingen der parallel verlaufenden CuP2-AA1 und $AA2^+$;
(13) die wahrscheinliche terminale Verzweigung von $CuP2^-$;
(14) die sehr spät fächerförmig verästelnde $AA2^+$;
(15) die Struktur des reticulaten Querader-Netzes.

Die permischen Tococladidae Carpenter, 1966 mit den beiden Gattungen *Tococladus* Carpenter, 1966 und *Ophistocladus* Carpenter, 1976 werden von Carpenter (1992: 126) als den Protokollariidae ähnlich gewertet. Die neue Gattung *Primakollaria* n. gen. hat mit den Tococladidae die Merkmale (1), (3), (5), (9) sowie die Fläche und Querader-Struktur der Intracubital-Area gemeinsam. Auffällig ist jedoch der Größenunterschied der Flügel, die bei den Tococladidae mit durchschnittlich 25 mm Länge nur beinahe halb so groß sind.

Béthoux et al. (2003: 281) rücken die Tococladidae (Archaeorthoptera sensu Béthoux & Nel) nach einer Revision der Ader-Interpretation etwas weiter weg von Protokollariidae (siehe oben). Folgende Merkmale der permischen Vertreter sind auch für eine Abgrenzung von *Primakollaria* n. gen. zutreffend:

Eine relativ kurze, in RA^+ endende ScP^-, ein gebogener bzw. abgeknickter RA^+, ein konkaver bis neutraler MA-Seitenast von M, der zudem mit RP^- über einen kurzen Abschnitt fusionieren kann, und eine extrem kurze freie CUA^+, da Auftrennung der CuA-MP-Fusionsader und Verschmelzen der $CuP1^-$ mit CUA^+ fast in einem Punkt zusammenfallen. Möglicherweise kommt *Primakollaria* n. gen. eine Vorläufer-Rolle für die übrigen jüngeren Gattungen innerhalb der Protokollariidae wie auch der permischen Tococladidae zu.

Dieses kann auch auf die wenig ältere *Anthraconeura silvatica* Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira, 1980 (Anthraconeuridae Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira, 1980; „Prototorthoptera“) zutreffen (Herkunft siehe 2.1.1.2.1). Die zu *Primakollaria* n. gen. aber wesentlich kleinere *A. silvatica* (15,5 mm Länge) steht den Tococladidae sehr nahe und unterscheidet sich somit entsprechend von der vorliegenden neuen Gattung. Auffallend ist, dass die Abspaltung von MP^- und die Fusion mit $CuP1^-$ auf CUA^+ exakt in einem Punkt T („point multible“) stattfindet.

Deutlich älter als *Primakollaria* n. gen., aber mit vergleichbarer Flügel-Morphologie, ist *Heterologopsis ruhrensis* Brauckmann & Koch, 1982 aus dem Oberen Namurium B (höheres Marsdenium, Zone R2c1) von Hagen-Vorhalle (Ruhrgebiet, Deutschland). Während Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 diese singuläre Gattung ohne Familien-Zugehörigkeit der paoliidischen Linie der Hemipteroidea-Stammgruppe zuteilen, glie-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

dern Béthoux & Nel, 2002 sie als Archaeorthoptera incertae sedis ein und vermuten eine enge Beziehung zu den Tococladidae. Danach hat auch *H. ruhrensis* die Ader-Merkmale (1), (2), (5), (7), (9) und (15) mit *Primakollaria* n. gen. gemeinsam. Neben der kleineren Flügel-Dimension (Länge = 28 mm; Breite = 8 mm) unterscheidet sie sich aber durch einen geknickten und distal gebogenen RA^+, einen stark fächerförmig verzweigten MP^-, eine proximal verbreiterte Praesubcostal-Area sowie eine kurze mp-cua-Verbindungsader.

Zur Unterscheidung der neuen Gattung *Primakollaria* n. gen. von den Hapalopteridae, wie exemplarisch von *Spiculum* n. gen. der gleichen Lokalität, gelten die unter 2.1.1.2.1 getroffenen Aussagen zu beiden Familien.

2.1.1.4.1.1 *Primakollaria amicorum* n. sp.
Abb. 10; Taf. 3, Fig. 1

Derivatio nominis:
Lateinisch amici, amicorum = Freunde; nach dem Sammlerverein, Mineralien- und Fossilienfreunde Bayer Leverkusen e.V., auf dessen zahlreichen Piesberg-Exkursionen einige der in Teil I und II dieser Arbeit beschriebenen Flügel gefunden wurden; symbolisch für die freundschaftlichen Kontakte von dessen Mitgliedern zu den Sammlern und Hobbypaläontologen aus Osnabrück. Der vorliegende Flügel-Rest wurde während einer gemeinsamen Exkursion gefunden.

Holotypus:
Der in Abb. 10 und Taf. 3, Fig. 1 dargestellte rechte Vorderflügel (Katalog Nr. 193), aufbewahrt im Museum am Schölerberg, Osnabrück (leg. K. J. Herd).

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon)

Erhaltung:
Das Flügel-Fragment ist auf einer spröden und brüchigen Tonstein-Matrix nur als proximale Hälfte erhalten und liegt als Positiv- und Negativ-Platte vor. Unvollständig ist zudem die Basis mit den Hauptaderstämmen. Der proximale Vorderrand ist leicht nach hinten aufgewölbt und überdeckt etwas die Haupt-

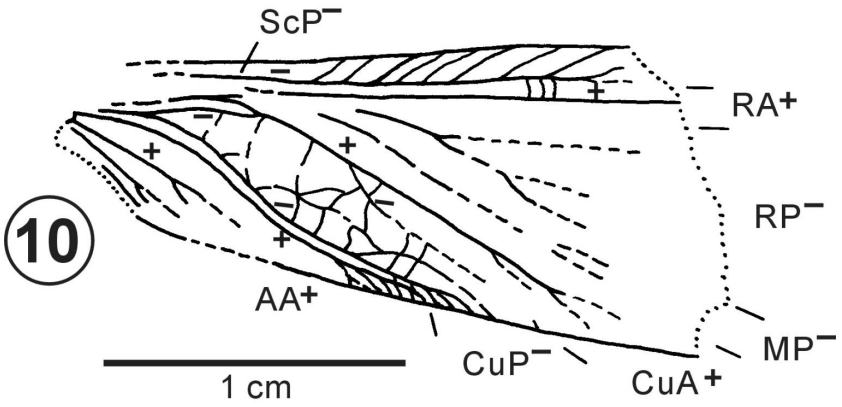
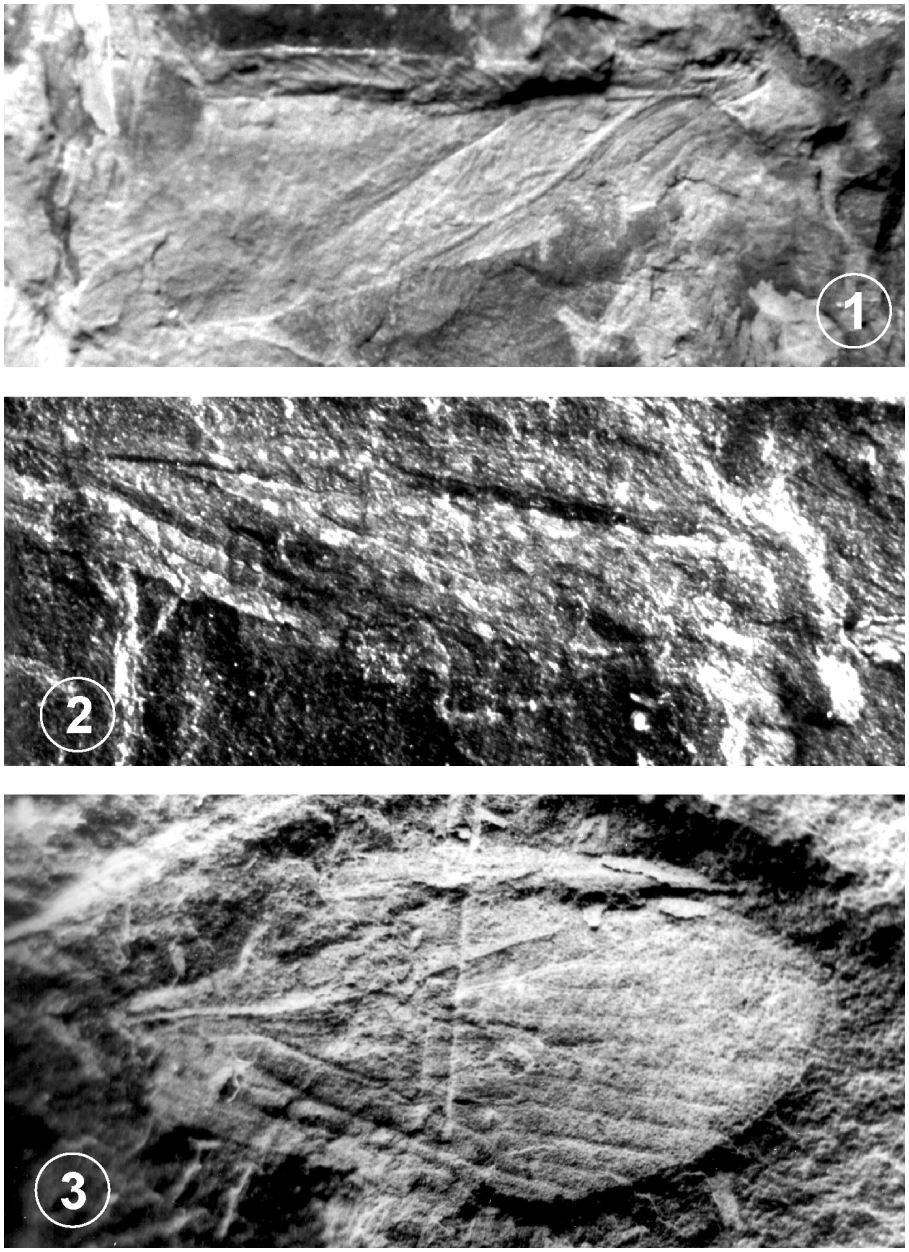


Abb. 10: *Primakollaria amicorum* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Mesothoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Tafel 3:
Fig. 1: *Primakollaria amicorum* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Mesothoracal-Flügel (Negativ-Platte), x 4.0.
Fig. 2: Caloneurodea inc. fam. F11; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); linker Flügel (Positiv-Platte), x 11.5.
Fig. 3: *Controversala miomopteroides* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Flügel (Positiv-Platte), x 5.2.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

aderstämme. Zudem befindet sich auf der Positiv-Platte im Bereich der Ader-Fusionen eine kleine Absplitterung. Entsprechend der deutlichen Korrugation und der charakteristischen Koaleszenzen liegt ein rechter Mesothoracal-Flügel vor. Einfache Queradern sind nur im Bereich des Vorderrandes vorhanden. Ein Queradernetz ist nur innerhalb der Intracubital-Area schwach erkennbar.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 21; erhaltene Breite = 9,5; geschätzte Gesamtlänge = 40; geschätzte Gesamtbreite = 11.

Beschreibung:
Recht langer schlanker rechter Flügel (wahrscheinlich Mesothoracal-Flügel); sich zur Basis hin stark verschmälernd; maximale Breite vermutlich in distaler Flügel-Hälfte; grob geschätztes Verhältnis Länge : Breite = 4 : 1; Vorder- und Hinterrand nahezu gerade; Hinterrand ab Flügel-Mitte vermutlich leicht gebogen; Costal-Area nahe der Basis eng, sich distal stetig verbreiternd; ScP^- lang, insgesamt gerade und sehr eng und parallel zu RA^+ ausgerichtet; einfache kräftige Queradern schräg zu C^+ ausschickend; RA^+ extrem gerade; kurze einfache Queradern zwischen ScP^- und RA^+ entwickelt;

Ursprung von RP^- recht früh in erstem Flügel-Viertel; RP^- sicherlich stark pectinat verzweigt und distalen Flügel-Abschnitt dominierend; distaler Hauptast nahezu parallel zu RA^+ orientiert; MP^- in Basis-Nähe kurz mit CUA^+ fusionierend und scheinbar noch vor RP^--Ursprung abspaltend; dann subparallel zu CUA^+ verlaufend und vermutlich terminal gabelnd; CUA^+ kurz nach Auftrennung der CuA-MP-Fusionsader erneut mit $CuP1^-$ verschmelzend; CUA^+ extrem gerade zum Hinterrand ausgerichtet, mit RA^+ einen Winkel von 30° bildend und erst terminal wohl mehrfach und ähnlich wie CuP2-AA1-Ader verästelt; $CuP1^-$ als Intracubital-Ader vorliegend und somit von CuP2-AA1 aufspaltend sowie mit CUA^+ mäßig lang fusionierend; noch im vorderen Flügel-Bereich sich wieder von CUA^+ mit leichtem Bogen trennend;

CuP2-AA1-Ader in bemerkenswertem Abstand von CUA^+ sinusförmig zum Hinterrand schwingend; kurz vor Erreichen desselben proximal mehrere kleine Äste aussendend, wobei dieser schmale Fächer von einem ganz analogen Fächer der $AA2^+$ teilweise überlagert wird;

$AA2^+$ extrem eng an CuP2-AA1 anliegend und dessen Sinusverlauf exakt folgend; $AA3^+$ und $AA4^+$ eher mit gerader Ausrichtung und ein- bis mehrfacher Gabelung; Intracubital-Area mit ungeregeltem Querader-Netz, weite drei- und viereckige Zellen bildend und von $CuP1^-$ und denkbarer bogenförmiger $CuP2^-$-Seitenader durchkreuzt.

2.1.2 Hemipteroidea-Stammgruppe *sensu* Kukalová-Peck & Brauckmann, 1992 – geraridische Linie: Caloneurodea Handlirsch, 1937

Die hemipteroide Ordnung Caloneurodea Handlirsch, 1937 kann nach neueren Studien (Kukalová-Peck & Brauckmann 1992) als Schwester-Gruppe der geraridischen Linie aufgefasst werden. Gemeinsame Merkmale sind eine lange Fusion zwischen MP und CuA (Synapomorphie) und eine tief gegabelte CuP-Ader (Symplesiomorphie). Auch Burnham (1984: 14) schlug bereits eine Einbeziehung der „Caloneurodea“ in die Geraridae (siehe 2.1.1.1) vor. Synapomorph ist demnach die enge Parallelität von CuA und CuP, zieht man den Metathoracal-Flügel der Geraridae zum Vergleich heran.

Béthoux & Nel (2002: 31) sehen ebenfalls Parallelen zu den Geraridae und ordnen einen Teil der Caloneurodea den Panorthoptera inc. sedis zu.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Diagnose (nach Carpenter 1992: 200-201, modifiziert):
Kleinwüchsige Insekten mit reduzierter Flügel-Aderung, aber ausgeprägter Korrugation; Vorder- und Hinterflügel mit vergleichbarer Größe und Aderung; Hinterflügel ohne erweiterten Anal-Fächer; Basis von CUA^+ über eine kurze Strecke mit M verschmolzen; M meist einfach gegabelt, aber auch unverzweigt; M wenig konkav gefaltet; CUA^+ und CuP^- auffällig dicht beieinander, streng parallel ausgerichtet (mit starker gegensätzlicher Korrugation) und unverzweigt; zwei oder mehr unverzweigte Anal-Adern; Queradern zahlreich, gleichmäßig verteilt, meist gerade.

Körper (nur von 2 Gattungen bekannt) schlank, mit langen dünnen Beinen; Kopf hypognath (in der internationalen Terminologie; entspricht etwa orthognath der deutschsprachigen Terminologie) oder prognath, mit kauend-beißenden (= mandibulaten) Mundwerkzeugen; Antennen fadenförmig (= filiform), aus zahlreichen Segmenten bestehend; Tarsi mit fünf Segmenten; Cerci der Weibchen kurz, nur aus einem Segment bestehend.

Weitere Merkmale (nach Kukalová-Peck 1991: 168):
Laciniae (= Innenladen der Maxillae) lang, gezähnt; Präfemur/Femur lang.

Weitere Ergänzungen und Diskussionen liefern Béthoux & Nel (2002: 31).

Bisher bekannte Familien (mit etwa 16 Gattungen und nicht wesentlich mehr Arten):
Caloneuridae Handlirsch, 1906 (Typus-Familie), Anomalogrammatidae Carpenter, 1943, Apsidoneuridae Carpenter, 1961, Euthygrammatidae Martynov, 1928, Paleuthygrammatidae Carpenter, 1943, Permobiellidae Tillyard, 1937, Amboneuridae Carpenter, 1980, Pleisiogrammatidae Carpenter, 1943.

Durch Rasnitsyn (in Rasnitsyn et al. 2004: 218) sind kürzlich alle diese Familien mit den Caloneuridae synonymisiert worden.

Die Synomaloptilidae Martynov, 1938 werden von Kukalová-Peck & Brauckmann (1992) aus den Caloneurodea entfernt und der paoliidischen Linie der Stammgruppe der Hemipteroidea zugerechnet.

Verbreitung:
Westfalium (Ober-Karbon) bis Perm; Nordamerika, Russland und West-Europa.

2.1.2.1 Caloneurodea inc. fam. F11
Abb. 11; Taf. 3, Fig. 2

Material:
Das in Abb. 11 dargestellte linke Flügel-Fragment, aufbewahrt unter F11 in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen, Herrn Michael Sowiak (Osnabrück).

Fundort:
Steinbruch am Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Fundschicht:
Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon).

Erhaltung: Von dem kleinen Flügel-Bruchstück, das mit Positiv- und Negativ-Platte geborgen werden konnte, sind lediglich die beiden markant gefalteten und engen Doppelstränge von Subcosta/Radius und Cubitus im Bereich der Flügel-Mitte relativ gut erhalten. Basis und Apex sowie der Hinterrand fehlen völlig. Vom Vorderrand ist ein kurzer mittlerer Abschnitt vorhanden. Eine kleine Lücke befindet sich auch zwischen Medialis und Radius. Auf der Positiv-Platte ist der Aderverlauf von Subcosta und Radius

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

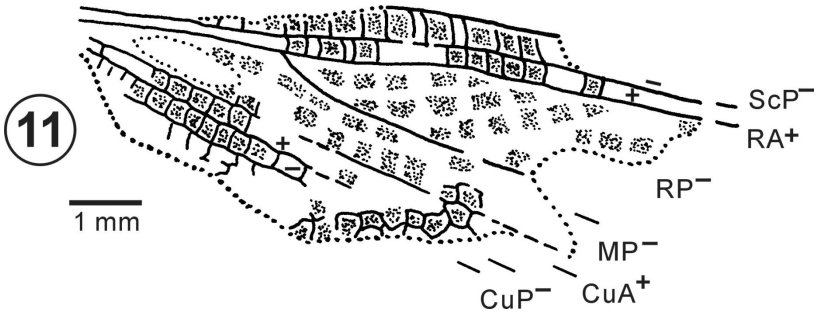


Abb. 11: Caloneurodea inc. fam. F11; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); linker Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

streckenweise gestört. Seitenadern sind nicht erkennbar oder über die Pigmentierung der Zwischenräume nur schwach angedeutet. Die zahlreichen Queradern sind dagegen deutlich sichtbar und von ähnlicher Stärke wie die Hauptadern. Auffällig ist ein feines Fleckenmuster, das die Querader-Zellen schachbrettartig ausfüllt.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 9; Gesamtlänge (geschätzt) = 15; erhaltene Breite = 3; Gesamtbreite (geschätzt) = 4.

Beschreibung:
Kleiner, vermutlich schlanker linker Flügel; ScP^- lang und in Apex-Nähe endend; ScP^- und RA^+ parallel und sehr eng anliegend ausgerichtet; R-Auftrennung noch vor Flügel-Mitte; RP^- relativ gerade und subparallel zu MP^-, CUA^+ und $CuP1^-$ ausgerichtet; Korrugation von RP^- und MP^- schwach bis neutral; MP^-, CUA^+ und $CuP1^-$ im proximalen Flügel-Abschnitt sehr eng und parallel stehend und mit geradem Verlauf; CUA^+ deutlich konvex.

Gerade kurze Queradern gleichmäßig zwischen den Hauptader-Abschnitten verteilt und meist rechtwinkelig und teilweise jochartig zur Hauptader orientiert; geordneter Zellenverbund sich Richtung Hinterrand auflösend und ein eher ungeordnetes feines Querader-Netz bildend; typisches caloneuroides Fleckenmuster mit Pigmentierungen innerhalb der einzelnen Querader-Zellen.

Beziehungen:
Das vorliegende Flügel-Fragment lässt sich trotz mangelnder Erhaltung mit großer Wahrscheinlichkeit den Caloneurodea zuordnen. Typische gemeinsame Merkmale sind:
(1) die markante Korrugation von CUA^+ und $CuP1^-$,
(2) der enge parallele Verlauf von CUA^+ und $CuP1^-$ sowie von ScP^- und RA^+,
(3) der Winkel, den beide Doppelader-Stränge von (2) zueinander einnehmen,
(4) die gerade und geordnete Ausrichtung der zahlreichen Queradern,
(5) die teilweise ungeordnete Querader-Netzstruktur am Hinterrand,
(6) das typische Fleckenmuster.
Wegen nichterhaltener Flügel-Merkmale, wie Apex mit RP^--Fächer, MP^--Gabelung, $CuP2^-$-Ast und Anal-Area, ist eine Aussage zur Familien-Zugehörigkeit schwierig.

Vom Vergleich ausgenommen werden können die Anomalogrammatidae und Permobiellidae wegen relativ kurzer ScP^-, die Amboneuridae wegen zu kurzer ScP^- und abweichender Archaedictyon-ähnlicher

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Querader-Struktur sowie die Euthygrammatidae wegen extrem enger, untypischer Annäherung von $CuP1^-$ und $CuP2^-$.

Hinsichtlich der Flügel-Länge besteht eine Übereinstimmung mit den permischen Familien Pleisiogrammatidae (~ 15 mm) und Paleuthygrammatidae (~ 20 mm), während die Caloneuridae und Apsidoneuridae, beide bereits im Stephanium (Ober-Karbon) verbreitet, merklich großwüchsiger sind (25–40 mm). Diese vier letztgenannten Familien besitzen alle die wenigen charakteristischen Merkmale, die auch der hier behandelte Fund aufweist. Auch die beiden bruchstückhaft erhaltenen und ebenfalls nicht sicher zuzuordnenden ober-karbonischen Arten *Caloneurella carbonaria* Carpenter, 1934 (Allegheny Series, Freeport Stage, Flöz Mammoth; South Good Spring Colliery, 4 Meilen westlich von Tremont, Pennsylvania, USA) und *Pruvostiella lecomtei* (Pruvost, 1919) (Westfalium, faisceau d'Édouard; fosse nº 9 bei Lens, Nord-Frankreich) zeigen vergleichbare Strukturen.

Caloneurodea inc. fam. ist neben *P. lecomtei* und *Amboneura klosei* Carpenter, 1980 (Allegheny Series, Blythe Township, Pennsylvania) somit bislang der stratigraphisch älteste Nachweis der Caloneurodea.

P. lecomtei ist in Aderung und Größe sehr ähnlich zu dem neuen Fund und besitzt in der sehr früh einsetzenden einfachen Gabelung von MP^- ein artspezifisches Merkmal. Beide MP^--Äste verlaufen in geringem Abstand parallel zueinander und zu CUA^+ und CuP^-. Dieser Bereich der MP^--Auftrennung ist bei Caloneurodea inc. fam. jedoch nicht erhalten. Ein zweiter distaler Ast von MP^- ist aber vorstellbar und mittels Zellen-Pigmentierung schemenhaft angedeutet.

Vergleicht man den vorliegenden Flügel-Rest mit weiteren einzelnen Caloneurodea-Arten, so ergibt sich hinsichtlich der Ader-Strukturen eine gute Übereinstimmung mit (1) *Homaloptila similis* (Meunier, 1911) (Apsidoneuridae) aus dem Stephanium von Commentry (Departement Allier, Zentral-Frankreich),
(2) *Apsidoneura flexa* Carpenter, 1943 (Apsidoneuridae) aus dem Unter-Perm von Elmo, Kansas (USA),
(3) *Apsidoneura sottyi* Burnham, 1984 aus dem Stephanium von Montceau-les Mines (Nord-Frankreich),
(4) *Paleuthygramma tenuicornis* Martynov, 1930 (Paleuthygrammatidae) aus dem Artinskium (Unter-Perm) des Kungur-Distrikts (Ural, Russland),
(5) *P. acuta* Carpenter, 1943 und
(6) *Pleisiogramma medialis* Carpenter, 1943 (Pleisiogrammatidae), beide aus dem Unter-Perm von Elmo, Kansas (USA).

Hinsichtlich der Aderung und Pigmentierung (Carpenter 1934: 325; 1961: 148) bestehen enge Beziehungen zu *Caloneura dawsoni* Brongniart, 1885 (Caloneuridae) aus dem Stephanium von Commentry (siehe die Abbildungen bei Burnham 1984).

Körperteile sind von *C. dawsoni* (Carpenter 1961: 149), *P. acuta* (Carpenter 1943: 71-72) und *P. tenuicornis* überliefert (Martynov 1930: 43-45; Burnham 1984: 170). Von *P. tenuicornis* ist der Kopf mit beißend-kauenden (= mandibulaten) Mundwerkzeugen (hemipteroid), aufgewölbtem Clypeus, Fühlern und langen gezähnten Laciniae detailliert beschrieben (Kukalová-Peck 1991: 167).

2.1.3 Inc. sedis

2.1.3.1 *Controversala* n. gen.

Typus-Art (und bisher einzige bekannte Art): *Controversala miomopteroides* n. sp.

Derivatio nominis:
Lateinisch controversia, -ae = Streitfrage, Widerspruch; nach der problematischen taxonomischen Zuordnung, die bereits wider-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

sprüchlich diskutiert wurde und sicherlich auch weiterhin diskutiert werden wird; lateinisch ala, -ae = Flügel.

Verbreitung:
Westfalium D (Ober-Karbon); Europa.

Diagnose:
Eine bislang schwierig einzuordnende Gattung aus dem Komplex recht ursprünglicher Neoptera mit folgenden kennzeichnenden Merkmalen: Flügel mäßig schlank, mit spitzovalem Apex; ScP^{-} mäßig lang und in RA^{+} mündend; RA^{+} noch vor Apex in den Vorderrand mündend; ScP^{-}, RA^{+} und RP^{-} zueinander subparallel orientiert und leicht konkav schwingend; RP^{-}-Ursprung sehr weit proximal, RP^{-} mit zwei Seitenästen, davon der distale Ast erneut gegabelt; M einfach gegabelt, Gabelstelle recht weit distal; Verbindungs-Ader m-cua weit proximal, zusammen mit den Stämmen von M und Cu eine basale Ader-Zelle bildend; CuA pectinat, mit drei subparallelen, nach vorn gerichteten Seitenzweigen, diese parallel zu den Seitenästen von M und RP^{-} verlaufend; CuP ungeteilt; eine deutliche, fast völlig gerade verlaufende Claval-Falte (cf) zwischen CuP und Anal-Area; Anal-Area mit zwei parallelen, über eine weite Distanz fast völlig geradlinigen und ungegabelten Adern.

Beziehungen:
Der kleine Flügel-Neufund zeigt zwar eigenständige und von anderen Gattungen deutlich abweichende Merkmale, ist aber derzeitig nicht eindeutig in eine der bekannten Neoptera-Ordnungen einzugliedern. In Größe, Umriss, Ader-Ausrichtung und Queradern-Defizit ähnelt er oberflächlich folgenden endopterygoten Ordnungen: den Miomoptera Martynov, 1927 (Ober-Karbon bis Unter-Jura), den Mecoptera Packard, 1886 (Schnabelfliegen; Perm bis rezent) und den Grylloblattodea Brues & Melander, 1915 (sensu Rasnitsyn & Quicke 2002).

Die letztgenannte Ornung wird allerdings außerordentlich unterschiedlich behandelt: Carpenter (1992, „Treatise“) und Kukalová-Peck (1991) zählen hierher nur die wenigen flügellosen rezenten Formen, für welche diese Einheit ursprünglich eingerichtet worden ist. Demgegenüber beziehen vornehmlich die Angehörigen der „Russischen Schule“ (zum Beispiel Gorochov 2001, Rasnitsyn & Quicke 2002, hier unter dem Namen Grylloblattida) auch eine große Anzahl von geflügelten fossilen Formen mit ein, die früher in der Sammelgruppe der „Protorthoptera“ untergebracht waren. Nach dieser Auffassung setzen die Grylloblattodea schon im Ober-Karbon ein. Danach sollen zu den stark erweiterten Grylloblattodea auch die recht bekannte permische Familie Lemmatophoridae Sellards, 1909 gehören, mit der *Controversala* n. gen. gewisse Ähnlichkeiten zeigt: Flügel-Umriß, reduziertes Geäder, Verlöschen der Korrugation im Bereich M, vorwärts-pectinate Aufteilung des CuA, Anwesenheit von 2 Adern in der Anal-Area und Besitz von nur wenigen Queradern.

Abweichend ist bei *Controversala* n. gen. aber die in RA^{+} einmündende ScP^{-}, die geringere Aufteilung von M und die in der proximalen Hälfte nicht verlöschende MP, somit zwei diagnostisch wichtige Merkmale. Damit kann *Controversala* n. gen. nicht ohne weiteres dieser (oder ähnlichen) Familien zugeordnet werden. Anzumerken ist in diesem Zusammenhang, dass Kukalová-Peck (1991: 163) die Lemmatophoridae (und andere verwandte Familien) hingegen überzeugend der Plecopteroiden-Stammgruppe zuordnet.

Von den Miomoptera sind bislang nur wenige artenarme Familien bekannt. Gemeinsam mit den vier Gattungen der Archaemiopteridae Guthörl, 1939 – *Archaemioptera* Gut-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

hörl, 1939, *Saaromioptera* Guthörl, 1963, *Eodelopterum* Wo. Schmidt, 1962 und *Tychtodelopterum* Martynova, 1958 – mit einer durchschnittlichen Flügel-Länge von 5 mm sind folgende Merkmale von *Controversala* n. gen.:

(1) der Flügel-Umriss,
(2) der einfache, konkav schwingende und vor dem Apex auslaufende RA^+,
(3) der mehrfach gegabelte RP^-,
(4) die nur einfach gegabelte M,
(5) der unverzweigte CuP.

Controversala n. gen. weist allerdings diese typischen Unterscheidungsmerkmale auf:

(6) Queradern in der Costal-Area,
(7) die höhere Anzahl an pectinat abspaltenden CuA-Seitenästen,
(8) der Besitz von zwei geraden A-Adern.

Ganz ähnlich gestaltet sich auch der Vergleich mit den kleinen Flügeln einiger Gattungen der Palaeomanteidae Handlirsch, 1906 (Miomoptera). Fast allen ist als familienspezifisches Merkmal zusätzlich die terminale Aufgabelung von ScP^- und RA^+ eigen.

Die Familie der Permosialidae Martynov, 1928, die ursprünglich einmal den Neuroptera Linné, 1758 (Netzflügler; Endopterygota; Perm bis rezent) beziehungsweise den Megaloptera Latreille, 1802 (Schlammfliegen; Endopterygota; Perm bis rezent) zugeordnet waren, rechnen Riek (1976) und Rasnitsyn (1977) ebenfalls den Miomoptera zu. Carpenter (1992: 205) stimmt allerdings dem nicht zu und führt die Permosialidae unter „Neoptera, Order uncertain". *Permosialis bifasciata* Martynov, 1928 aus dem Oberen Perm von Archangelsk (Russland) weist bei ähnlicher Flügel-Dimension neben den Merkmalen (1) bis (5) auch noch Merkmal (6), die Ausbildung von Queradern (bzw. ScP^--Seitenzweigen; Abbildung bei A.H. Müller, 1989: 248) in der Costal-Area, mit *Controversala* n. gen. gemeinsam auf und steht damit dem Neufund relativ nahe. Allerdings ist auch bei *Permosialis* der Bau von CuA und A deutlich abweichend.

Mit den Mecoptera hat der vorliegende neue Flügel die Eigenschaften (1), (3) und (6) gemeinsam. Markante Unterscheidungsmerkmale der Mecoptera sind aber ein Pterostigma am apex-nahen Vorderrand, die (zumeist) in den Vorderrand mündende ScP^-, durchgehend dichotome Verzweigungen der Adern, eine mehrfach gegabelte M sowie ein einfacher CUA^+.

Obwohl sich demnach für alle drei Ordnungen („Grylloblattodea", Miomoptera und Mecoptera) einige Gemeinsamkeiten mit *Controversala* n. gen. abzeichnen, sind die verwandschaftlichen Beziehungen doch schwer abzuschätzen.

Bevor nicht weitere und besser erhaltene Funde von *Controversala* n. gen. bekannt sind, bleibt eine Zuordnung zu einer bestehenden Familie oder Ordnung unklar.

2.1.3.1.1 *Controversala miomopteroides* n. sp.
Abb. 12; Taf. 3, Fig. 3

Derivatio nominis:
Nach dem ersten Erscheinungsbild des Flügels, das in Größe, Umriss und grober Ader-Morphologie unter anderem dem der Miomoptera ähnelt.

Holotypus:
Der in Abb. 12 und Taf. 3, Fig. 3 dargestellte rechte Flügel (IGP In 183), aufbewahrt in der Originalien-Sammlung im Institut für Geologie und Paläontologie der TU Clausthal (leg. Georg Sommer, Gotha, 1991).

Locus typicus:
Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

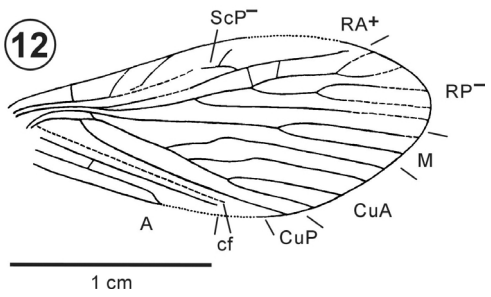


Abb. 12: *Controversala miomopteroides* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Flügel (Positiv-Platte).

Stratum typicum:
Hangendes von Flöz Zweibänke, Westfalium D (Ober-Karbon); Haldenfund.

Erhaltung:
Der kleine Flügel ist als Positiv-Platte erhalten. Die im Bereich ScP^- und R ersichtliche Korrugation belegt einen rechten Flügel, der aber nicht als Vorder- oder Hinterflügel interpretierbar ist. Das Objekt ist weitgehend komplett; es fehlen nur die eigentliche Basis und der proximale Abschnitt des Hinterrandes. Die Aderung ist wegen der unter dem Flügel liegenden Pflanzen-Reste in manchen Bereichen (insbesondere der Flügel-Mitte) nur unzureichend erkennbar. Queradern sind nur vereinzelt sichtbar. Auffällig ist eine gestreckte Claval-Falte (cf).

Maße (in mm): erhaltene Länge = 19; geschätzte Gesamtlänge = 20; Breite = 8.

Diagnose und Beschreibung:
Kleiner rechter Flügel mit mäßig schlankem Umriss, Apex spitzoval; größte Breite etwa in Flügel-Mitte; Verhältnis Länge : Breite = 5 : 2; Hinterrand etwas mehr gebogen als Vorderrand; ScP^- proximal mit konkaver Biegung und in distaler Flügel-Hälfte in RA^+ mündend; ScP^- einfache Seitenäste zum Vorderrand aussendend; R/RA^+ proximal schwach sinusförmig schwingend; RA^+ ungegabelt und noch vor dem Apex am Vorderrand endend;

RP^--Abtrennung im proximalen Flügel-Viertel; RP^- subparallel zu RA^+ orientiert und sehr weit distal erst in zweiter Flügel-Hälfte zwei Seitenäste ausbildend, davon der distale Ast erneut gegabelt; RP^--Fächer vermutlich mit fünf terminalen Zweigen, mäßig breit und den vorderen Apical-Bereich einnehmend; Korrugation von M an nach hinten verlöschend; M einfach gegabelt; CuA kurz distal von seinem Ursprung über eine kurze, schräge Verbindungs-Ader m-cua mit M verbunden (zusammen mit den Stämmen von M und Cu eine basale Ader-Zelle bildend), sodann annähernd gerade verlaufend und schließlich vorwärts-pectinat verzweigt mit drei subparallelen, nach vorn gerichteten Seitenzweigen, diese jeweils ungeteilt und subparallel zu den Seitenästen von M und RP^- verlaufend; CuP einfach, kurz proximal von m-cua entspringend, in breitem konkaven Bogen schwingend bis fast gerade verlaufend; eine deutliche, fast völlig gerade verlaufende Claval-Falte (cf) zwischen CuP und Anal-Area; Anal-Area mit zwei parallelen, über eine weite Distanz fast völlig geradlinigen und ungegabelten Adern.

3 Zusammenfassung

Bislang sind in den Tonstein-Lagen des Piesberges nur Flügel oder Flügel-Fragmente gefunden worden. Vollständiger erhaltene Insekten oder wenigstens Teile des Körpers, wie Kopf oder Rumpf, fehlen bislang noch völlig. Dies dürfte für ein weitgehend intaktes Ökosystem zur damaligen Zeit sprechen, in dem die natürlichen Feinde (zum Beispiel Spinnentiere, „Tausendfüßer“, räuberische Insekten, Fische, Lurche etc.) alle nahrhaften Insekten-Körperteile bis auf die Flügel ver-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

tilgt haben. Bei Lokalitäten, in denen viele vollständige Insekten-Fossilien erhalten sind, handelt es sich um sogenannte Konservat-Lagerstätten mit besonderen Fossilisations-Bedingungen. In diesen Fällen sind die Insekten unter anderem rasch eingebettet worden und unter Sauerstoff-freie Bedingungen geraten und damit dem natürlichen Kreislauf entzogen worden. Die bisherigen, noch nicht sehr zahlreichen Piesberg-Funde sind zudem noch nicht repräsentativ für die gesamte damalige Insekten-Fauna. Insbesondere kleine bis winzigste Arten sind wegen ihrer Zartheit wenig erhaltungsfähig oder werden beim unselektiven Aufsammeln fast generell übersehen.

Insgesamt wurden – unter Ausschluß der Blattodea-Reste – bis heute 36 einzelne Flügel gefunden und 29 davon beschrieben. Es handelt sich dabei um mindestens 19 Arten, die sich auf etwa 7 Ordnungen (da Blattodea ausgeschlossen) verteilen. 10 Arten sind den Palaeoptera und 9 den Neoptera zuzurechnen. Am stärksten vertreten sind die Hemipteroidea-Stammgruppe mit 6 Arten und die Palaeodictyoptera mit 5 Arten. Es folgen die Megasecoptera mit 3 Arten. Von den Ur-Libellen sind 2 Funde bekannt. Die meisten Arten sind durch Einzelfunde belegt, nur wenige durch mehrere Exemplare: *Homoioptera kortumi* (siehe Teil 1 dieser Monographie) mit 4 isolierten Flügeln; *Breyeria brevis* und *Pyebrodia martinsnetoi* (siehe ebenfalls Teil 1) mit 3 isolierten Flügel-Resten. Von 3 Arten sind nachweislich jeweils Vorder- und Hinterflügel überliefert. Diese Zahlen belegen anschaulich die oben zitierte Aussage von Handlirsch. Auch zukünftig sind weitere Insekten-Funde vom Piesberg zu erwarten, die das Wissen um die Insekten-Welt während des Karbons vertiefen werden.

4 Dank

Unser herzlicher Dank gilt auch hier wieder den schon im Teil 1 genannten Personen (siehe dort). Ferner danken wir Frau Professor Dr. Jarmila Kukalová-Peck (Ottawa), Herrn Prof. Dr. Alexandr P. Rasnitsyn (Moskau) und Dr. Olivier Béthoux (Paris, jetzt New Haven) für freundliche hilfreiche Anmerkungen. Die Photos verdanken wir Günther Kortum, Köln (Taf. 1, Fig. 1 und Taf. 3, Fig. 1), Frau Brigitte Brauckmann, Clausthal-Zellerfeld (Taf. 3, Fig. 3) sowie Frau Angelika Leipner, Museum am Schölerberg, Osnabrück (alle übrigen Photos). Bei der elektronischen Umsetzung der Abbildungen und Tafeln halfen dankenswerter Weise Frau Irene Joß und Dr. Elke Gröning (beide Clausthal-Zellerfeld). Besonderen Dank möchten wir schließlich auch an die Piesberger Steinindustrie GmbH & Co KG, Osnabrück, richten, in deren Steinbruchsbetrieb die hier und in Teil 1 der Monographie behandelten Insekten-Fossilien gesammelt wurden.

Literatur
(soweit nicht schon in Teil 1 aufgeführt)

Beneden, P.J. van & Coemans, E. (1867): Un insecte et un gastéropode pulmoné du terrain houiller. – Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, 2. Sér., 23 (4): 384-401.

Béthoux, O. & Nel, A. (2001): Venation pattern of Orthoptera. – J. Orthoptera Research 10 (2): 195-198.

Béthoux, O. & Nel, A. (2002): Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov.. – Zootaxa 96: 1-88.

Béthoux, O. & Nel, A. (2003): Wing venation morphology and variability of *Gerarus fischeri* (Brongniart, 1885) sensu Burnham (Panorthoptera; Upper Carboniferous, Commentry, France), with interferences on flight perfor-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

mance. – Organisms Diversity Evolution 3: 173-183.

Béthoux, O., Nel, A., Galtier, J., Lapeyrie, J. & Gand, G. (2003): A new species of Tococladidae Carpenter, 1966 from the Permian of France (Insecta: Archaeorthoptera). – Geobios 36: 275-283.

Bolton, H. (1922): A monograph of the fossil insects of the British Coal Measures, Part II. – Paleontogr.. Soc. 74: 81-156.

Bolton, H. (1934): New forms of the insect fauna of the British Coal Measures. – Quart. J. Geol. Soc. London 90 (3): 277-301.

Brauckmann, C., Arillo, A. & Ortuño, V.M. (2001): A new Geraridae (Insecta, hemipteroid stem assemblage) from the Upper Carboniferous of La Magdalena (León, Northern Spain). – Boletín Geológico y Minero 112 (2): 57-62.

Brauckmann, C. & Hahn, G. (1980): Ein neuer Insektenfund aus dem Westfalium von Ibbenbüren (Westdeutschland). – Paläont. Z. 54 (3/4): 301-312.

Brauckmann, C. & Herd, K. J. (2002): Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 1: Palaeoptera. – Osnabrücker naturwiss. Mitt. 28: 27-69.

Brauckmann, C. & Koch, L. (1982): Neue Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Oberes Namurium B) von Hagen-Vorhalle. – Dortmunder Beiträge Landeskunde Naturwiss. Mitt. 16: 15-26

Brongniart, C. (1885): Les insects fossils des terrains primaries. Coup d`oiel rapide sur la faune entomologique des terrains palèozoiques. – Bull. Soc. des amis des sciences naturelles de Rouen: 50-68.

Brongniart, C. (1893): Recherches pour servir à l`histoire des insectes fossiles des temps primaires précédée d`uneétude sur la nervation des ailes des insectes. – Bull. Soc. Ind. Minérale de Saint-Etienne (3) 7 (4): 124-615.

Brues, C.T. & Melander, A.L. (1915): Key to the families of North American insects. An introduction to the classification of insects. 140 S. – Boston & Pullman (Privat-Druck).

Burnham, L. (1983): Studies on Upper Carboniferous insects: 1. The Geraridae (Order Protorthoptera). – Psyche 90: 1-57.

Burnham, L. (1984): Les Insectes du Carbonifère Supérieur de Montceau-les-Mines. – Annales de Paléontologie 70 (3): 167-180.

Carpenter, F.M. (1934): VI. Carboniferous insects from Pennsylvania in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. – Annals of Carnegie Museum 22: 323-341.

Carpenter, F M. (1943): The Lower Permian insects of Kansas. Part 9.: The Orders Neuroptera, Raphidiodea, Caloneurodea and Protorthoptera (Probnisidae), with additional Protodonata and Megasecoptera. – Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 75: 55-84.

Carpenter, F.M. (1961): Studies on Carboniferous insects of Commentry, France: Part III. The Caloneurodea. – Psyche 68: 145-153.

Carpenter, F.M. (1965): Studies on North American Carboniferous insects. 4. The genera *Metropator, Eubleptus, Hapaloptera* and *Hadentomum*. – Psyche 72: 175-190.

Carpenter, F.M. (1966): The Lower Permian Insects of Kansas. Part 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera. – Psyche 73: 46-87.

Carpenter, F. M. (1976): The Lower Permian Insects of Kansas. Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera, and families of uncertain position. – Psyche 83: 336-376.

Carpenter, F. M. (1980): Studies on North American Carboniferous insects. 6. Upper Carboniferous insects from Pennsylvania. – Psyche 87 (1/2): 107-119.

Carpenter, F.M. & Richardson, E.S. jr. (1971): Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois. – Psyche 78: 267-295.

Crampton, G. C. (1928): The grouping of insect orders and their lines of descent. – Entomologist 61: 82-85.

Gorochov, A.V. (2001): On the higher classification of the Polyneoptera. – Acta Geol. Leopoldensia 24: 661-820.

Guthörl, P. (1939): ZurArthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 9. Palaeodictyoptera, Mixotermitoidea, Miomoptera und Blattaria. – Senckenbergiana 21: 314-329.

Guthörl, P. (1963): ZurArthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 17. Saaromioptera jordani n. g. n. sp. (ins., Miomoptera) aus

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

dem Stafan A des Saarkarbons. – Mitt. Bayer. Staats-Slg. Paläont. hist. Geol. 3: 21-26.

Handlirsch, A. (1906a): Revision of American Paleozoic insects. – Proc. U.S. nat. Mus. 29 (Nr.1441): 661-820.

Handlirsch, A. (1906b): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. 393 S. – Wilhelm Engelmann: Leipzig.

Handlirsch, A. (1911): New Paleozoic Insects from the Vicinity of Mazon Creek, Illinois. – Amer. J. Sci. 31: 297-326 u. 353-377.

Handlirsch, A. (1922): Insecta Palaeozoica: Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 16: 230 S. – W. Junk; Berlin.

Handlirsch, A. (1937): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. 1. Teil. – Ann. naturhist. Mus. Wien 48: 1-140.

Kliver, M. (1886): Ueber einige neue Arthropodenreste aus der Saarbrücker und der Wettin-Löbejüner Steinkohlenformation. – Palaeontographica 32: 99-115.

Kukalová-Peck, J. & Brauckmann, C. (1992): Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). – Can. J. Zool. 70: 2452-2473.

Labandeira, C.C. (1994): A compendium of fossil insect families. – Milwaukee Public Mus. Contr. Biol.Geol. 88: 1-71.

Latreille, P.A. (1802): Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes. Bd. 3: XII + 467 S. – Dufart; Paris.

Laurentiaux, D. (1950): Les insectes Cacurgidae du terrain houiller du Nord de la France. – Ann. Soc. Geol. Nord 69: 55-65.

Laurentiaux, D. & Laurentiaux-Vieira, F. (1980): Un type singulier d`insecte protorthoptéroide du Westphalien supérieur du Pas-de-Calais. – Ann. Soc. Geol. Nord 99: 407-413.

Laurentiaux, D. & Laurentiaux-Vieira, F. (1981): Nouveau Pachytolopsidae (Insecte Protorthoptere) du Westfalien inferieur belge. – Ann. Soc. geol. Nord 100: 83-89.

Lewis, S.E. (1979): A new species of insect (Protorthoptera: Narkemidae) from the Verdigris Formation (Pennsylvanian) of the West Central Missouri. – J. Paleont. 53 (3): 754-756.

Linné, C. von (1758): Systema Naturae per Regna tria Naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis synonymis, locis. 10. Aufl.: 824 S. – Laurentius Salvius; Holmiae.

Martynov, A.V. (1923): O dvu osnovnykh tipakh kryl'ev nesekomykh I ikh znachenii dlya obshcheh klassifikatsii nasekomykh. – Trudy pervogo vseross. S'ezda Zool. 1: 88-89.

Martynov, A.V. (1927): Über eine neue Ordnung der fossilen Insekten, Miomoptera nov. – Zool. Anz. 72: 99-109.

Martynov, A.V. (1928): Permian fossil insects of North-East Europe. – Trudy geologicheskogo muzeya, akademii nauk SSSR 4: 1-118.

Martynov, A.V. (1930): On two new Orthopteroid Insects from the Permian deposits of the gov. of Perm. – Ezegodnik Russkogo Paleontologiceskogo Obscestva 8: 35-47.

Martynov, A.V. (1931): O paleozojskikh nesekomykh Kuznetskogo bassejna [Palaeozoic insects from the Kuznetsk Basin]. – Izv. geol.-razv. upr. 49 (1): 73-100.

Martynov, A. V. (1938): Ocherki geologicheskoj istorii I filogenii otryadov nasekomykh (Pterygota). 1. Paleoptera I Neoptera-Polyneoptera [Essays on the geologic history and phylogeny of insect orders 1. Paleoptera and Neoptera-Polyneoptera} – Trudy paleontologicheskogo institute akademii nauk SSR 7 (4): 1-150.

Martynova, O.M. (1958): Novye nasekomye iz Permskikh I Mezozojskikh otlozhenij SSSR. – Materialy k osnovam paleontologii 2: 69-94.

Meunier, F. (1909): Nouveaux insectes du Stéphanien de Commentry. – Bull. Mus. nat. Hist. natur. Paris 15 : 37-49.

Meunier, F. (1911): Nouveaux insectes du houiller de Commentry. – Bull. Mus. nat. Hist. natur. Paris 17: 117-128.

Müller, A.H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie 2(3), Invertebraten: Arthropoda 2 – Hemichordata. 3. Auflage. 775 S. – VEB Gustav Fischer Verlag : Jena.

Packard, A.S. (1886): A new arrangement of the orders of insects. – American Naturalist 20: 808.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Pinto, I.D. (1990): A new Upper Carboniferous paraplecopteran Insect from South Brazil. – Pesquisas (Porto Alegre) 17 (1-2): 7-10.

Pinto, I.D. (1992). Carboniferous Insects from Argentina – V Narkeminidae Pinto et Ornellas, 1991 – Ordo Paraplecoptera. – An. Acad. bras. Ci. 64 (3): 289-292.

Pinto, I.D. (1995): Paleobotanical and Paleozoological age divergences in South American strata. – Pesquisas (Porto Alegre) 22 (1-2): 46-52.

Pinto, I.D. & Adami-Rodrigues, K. (1995): A new Upper Carboniferous Insect from Itararè Subgroup; Parana Basin, Brazil. – Pesquisas (Porto Alegre) 22 (1-2): 53-57.

Pinto, I.D. & Pinto de Ornellas, L. (1978): Carboniferous insects (Protorthoptera and Paraplecoptera) from the Gondwana (South America, Africa and Asia). – Pesquisas (Porto Alegre) 11: 305-321.

Pinto, I.D. & Pinto de Ornellas, L. (1980): Upper Carboniferous Insects from Argentina – II Familia Narkemocacurgidae (Paraplecoptera). – Bol. Acad. nac. Cienc. Córdoba 53 (3/4): 287-291.

Pinto, I.D. & Pinto de Ornellas, L. (1981): A new Upper Carboniferous Paraplecopteran Insect from Argentina. – Anais Congr. Latino-Americano Paleont., Porto Alegre, April 1981: 107-111.

Pinto, I.D. & Pinto de Ornellas, L. (1991): Substitute names for the extinct Insecta Families Narkemocacurgidae Pinto & Ornellas, 1978 and Cacurgonarkemidae Pinto, 1990. – Pesquisas (Porto Alegre) 18 (1): 93.

Pruvost, P. (1919): Le faune continentale du terrain houiller du Nord de la France. – Mem. pour serv. á explic. de la Carte Geol. de la France, Introduction a l´ètude du terrain houiller du Nord: 584 S. – Paris.

Rasnitsyn, A.P. (1977): Novye Paleozojskie i Mezozojskie nasekomye. – Paleont. Zh. 1977 (1) : 64-77.

Rasnitsyn, A.P. (2002): 2.2.2. Infraclass Grylloneas Laicharting, 1781. The grylloneans (= Polyneoptera Martynov, 1938) Seiten 254-262 in: Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (Hrsg.) – History of Insects; Kluwer, Dordrecht.

Rasnitsyn, A.P., Aristov, D.S., Gorochov, A.V., Rowland, J.M. & Sinitshenkova, N.D. (2004): Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary. – In: Lucas, S.G. & Zeigler, K.E. (Hrsg.): Carboniferous-Permian transition. – New Mexico Mus. Natur. Hist. Sc. Bull. 25: 215-246.

Richardson, E.S. jr. (1956): Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek Area, Illinois. insects. – Fieldiana: Geology 12 (2): 15-56.

Riek, E.F. (1976): New Upper Permian insects from Natal, South Africa. – Ann. Natal Mus. 22 (3): 755-789.

Schlechtendal, D.H.R. von (1913): Untersuchung über die karbonischen Insekten und Spinnen von Wettin unter Berücksichtigung verwandter Faunen. Erster Teil: Revision der Originale von Germar, Giebel und Goldenberg. – Nova Acta Leopoldina 98: 1-186.

Schmidt, Wo. (1962): Neue Insekten aus dem rheinisch-westfälischen Oberkarbon. – Fortschr. Geol. Rheinl. Westf. 3: 819-860.

Scudder, S.H. (1985): Palaeodictyoptera: on the affinities and classification of Paleozoic Hexapoda. – Mem. Boston Soc. Natur. Hist. 3: 319-351.

Sellards, E. H. (1909): Types of Permian insects. Part III. – Megasecoptera, Oryctoblattinidae and Protorthoptera. – American J. Science, 4. Ser. 27: 151-173.

Sharov, A.G. (1961): Order Plecoptera: Palaeozoic insects of the Kuznetsk Basin [russ.]. – Tr. Inst. palaeont. Akad. Nauk SSSR 85: 225-234.

Sharov, A.G. (1961b): Order Protoblattodea: Paleozoic insects of the Kuznetsk Basin [russ.] -Tr. Inst. Palaeont. Akad. Nauk SSSR 85: 157-164.

Whalley, P.E.S. (1979): New species of Protorthoptera and Protodonata (Insecta) from the Upper Carboniferous of Britain, with a comment on the origin of wings. – Bull. brit. Mus. natur. Hist. (Geol.) 32 (1): 85-90.

Würdig, N.L., Pinto, I.D. & Adami-Rodrigues, K. (1999): South American Paleozoic faunulae und two new insects. Chronological, paleogeographical and systematic interpretation. – Proc. 1. internat. paleoentomol. Conference (Moscow 1998), AMBA: 177-184.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 30-31

Autor(en)/Author(s): Brauckmann Carsten, Herd Karl Josef

Artikel/Article: Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 1: Palaeoptera 19-65