©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker naturw. Mitt. | 5 | S. 33–59 | 19 Abb. | Osnabrück 1977

Fossile Libellen – biologisch betrachtet

von Heinz Malz & Heinz Schröder[1]

mit 19 Abbildungen



Abb. 1. Jurassische Großlibelle *Aeschnogomphus intermedius* aus dem Solnhofener Plattenkalk. – Original im „Jura-Museum" Eichstätt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Fossile Libellen sind eine echte paläontologische Rarität. Wenn man außerdem noch von ihnen erwartet, daß sie besonders gut erhalten sind, dann werden sie zu wahren wissenschaftlichen Kostbarkeiten. Sowohl der Paläontologe als auch der Zoologe sind deshalb gleichermaßen angetan von dem einzigartigen Fossilmaterial (Abb. 1), das sich durch viele Seitenblicke auf die Formenvielfalt rezenter Libellen, ihre Morphologie, ihre Lebensweise, kurzum ihre gesamte Biologie, wieder „zu neuem Leben erwecken" läßt.

Zur Fossilwerdung von Libellen

Eine Libelle hat im allgemeinen nur sehr geringe Aussichten, jemals fossil zu werden. Es verwundert deshalb um so mehr, daß aus dem Solnhofener Plattenkalk gleich mehr als zwei Dutzend verschiedener Arten bekannt wurden, unter denen sich sogar beachtlich gut bis sehr gut erhaltene Stücke befinden.
Nach den aktuopaläontologischen Beobachtungen von SCHÄFER (1962: 161) soll eine Libellenleiche etwa 15 Tage lang auf dem Wasser treiben. Wenn sie danach auf den Grund sinke, habe sich zuvor der Kopf abgelöst, die Flügel seien abgefallen, und der Hinterleib sei der Länge nach aufgespalten. Die einzelnen Leichenteile würden demnach vollkommen getrennt voneinander eingebettet, so daß sich unter diesen Umständen bei der Fossilisation bestenfalls „kümmerliche" Libellenbruchstücke erwarten ließen.
Die Fossilwerdung der Solnhofener Libellen läßt sich daher nicht vom rezenten Beispiel her ableiten. Auch der geologische Befund an dem umgebenden Gestein läßt meist auf eine andere, schnellere Art der Einbettung schließen: Fossile Libellen, die nicht auf Schichtflächen liegen, sondern in mehr oder weniger dicken Flinzlagen eingebettet sind, müssen in mühsamer Kleinarbeit aus dem Gestein herauspräpariert werden (Abb. 2). Unabhängig davon, wie solche Flinzlagen entstanden sein mögen, ob durch Trübeströme oder durch „Seeblüte" von Mikroorganismen, die Einbettung der Libellen in den Kalkschlamm muß ziemlich „überrumpelnd" erfolgt sein, so daß ihre Körperteile überhaupt noch so zusammenhängend konserviert wurden. Außer den Libellen in kompakten Flinzlagen sind ebenso die häufigen Funde auf Schichtflächen bemerkenswert, von denen dann jeweils Positiv- und Negativ-Platte vorliegen. Auch die Erhaltung dieser Stücke steht den anderen in nichts nach, im Gegenteil, die subtile Nachzeichnung ihres Flügelgeäders durch „geführte Dendriten" (siehe S. 55) spricht gleichermaßen für eine schnelle Einbettung in ein sauerstoffarmes Sediment, in dem die oxydative Verwesung der organischen Substanz verzögert wurde.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

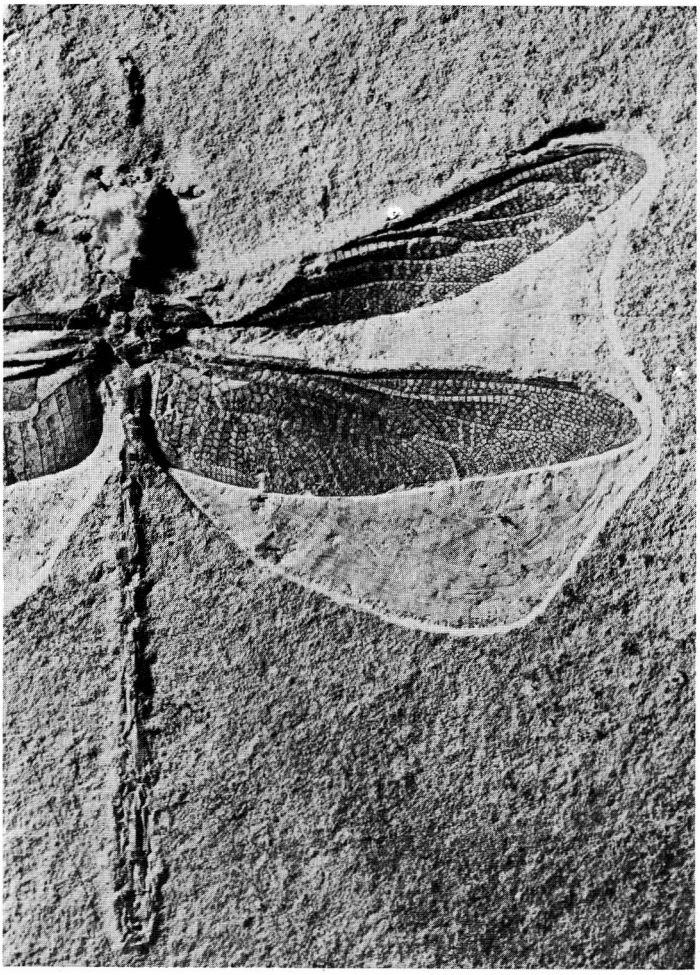


Abb. 2. *Cymatophlebia longialata* (GERMAR 1839), [Odonata, Anisoptera, Gomphidae]. – Die im Gestein spiegelsymmetrisch eingeprägten Abdrücke der ausgebreiteten Flügel belegen einerseits die gute Erhaltung des Fossils; sie lassen andererseits sehr eindrucksvoll die geschickte Hand des Präparationskünstlers ahnen: Kopf und Hinterleib, auf der Schichtfläche sichtbar, ließen das gesamte Fossil zunächst nur andeutungsweise vermuten. Hingegen waren die Flügel der Solnhofener Großlibelle mehr als millimetertief im Gestein verborgen. Mit sehr viel Umsicht mußten sie aus der „Flinz"-Platte herauspräpariert werden. Der rechte Vorder- und Hinterflügel entpuppten sich dabei als besonders markant, weil in ihnen das wabige Flügelgeäder durch braunes Eisenoxid wie nachgezeichnet deutlich hervortritt. – X 1; SAV, Maxberg. – Aufn. E. HAUPT.

Aspekte des Rezenten

Für die Betrachtung fossiler Libellen spielt die gute Kenntnis der gesamten Biologie ihrer rezenten Verwandten besonders deshalb eine bedeutsame Rolle, weil sich in den Libellen ein Lebensformtypus vor-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

stellt, der sich seit Jahrmillionen kaum verändert hat und heute wie damals gleiche Lebensräume beansprucht und sich darin erhalten hat. Unter diesem Blickwinkel gesehen, gewinnen fossile Libellen in dem Maße mehr an Aussagekraft, wie sich von den rezenten her das Gestaltliche funktionell verstehen läßt und damit die Interpretation auf das fossile Objekt übertragbar macht.

Farbenpracht rezenter Libellen

Schon die bizarre Formenvielfalt und Farbenpracht rezenter Libellen ist so eindrucksvoll, daß man gar nicht überrascht ist, wenn sie bereits vor mehr als 200 Jahren begehrte Forschungsobjekte darstellten. Damals, als die Farbwiedergabe eines Objekts noch der kunstvoll schöpferischen Hand des Kupferstechers oder des Lithographen anvertraut war, wurden – trotz einfacher Mittel – handwerklich hervorragende sowie dem natürlichen Vorbild exakt entsprechende Reproduktionen erreicht, die auch heute noch jeder Kritik standhalten und oft sogar auch das Farbbild eines „unbestechlichen" Fotoobjektives übertreffen. Solche „Wunderwerke" von handkolorierten Kupferdrukken, die sie heutzutage repräsentieren, lassen sich als bibliophile Schätze nur noch im Lesesaal einer traditionsreichen Bibliothek eruieren, denn ihre Ausleihe ist viel zu riskant.

Sekundäre Einfärbung fossiler Libellen

Originalfarben sind an fossilen Libellen nicht erhalten; weder Farbpigmente, die in den Hautschichten eingelagert sind, noch Strukturfarben, die auf der unterschiedlichen Lichtbrechung an den verschiedenen Hautstrukturen beruhen. Wenn einige Libellen aus dem Solnhofener Plattenkalk dennoch in sehr deutlichem Farbkontrast zu dem umgebenden Gestein stehen (Abb. 1), dann handelt es sich dabei um sekundäre Einfärbungen durch eisen- oder manganhaltige Lösungen (siehe S. 56).

Libellen haben weder Giftstachel noch Stechrüssel

Neben den Schmetterlingen und Käfern, den Bienen und Ameisen zählen die Libellen ohne Zweifel zu den bekanntesten Insekten. Leider werden sie aber noch heute immer wieder verkannt. Eine Vielzahl von Namen, die ihnen der Volksmund im Laufe der Jahrhunderte gegeben hat, läßt nämlich in den Libellen besonders gefährliche Tiere vermuten. Landläufige Bezeichnungen wie Stechnadel, Augenstößer, Ohrenstecher, Giftspritzer und Teufelsbolz klingen sehr schreckerregend und gemahnen zu besonderer Vorsicht. Dabei mag der rasante Flug der Großlibellen die Gemüter ebenso beeindruckt haben wie das bei

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

vielen Arten zu beobachtende stoßweise Antippen oder Ein„stechen" der Hinterleibsspitze in den Wasserspiegel, bei dem das Tier, den langen Hinterleib senkrecht gestellt, auf- und niederfliegt. Der eigentliche Sinn dieses Vorganges, bei dem das Weibchen mit jedem „Stich" ein Ei oder gleichzeitig auch mehrere Eier dem Wasser anvertraut, mußte dem unbefangenen Betrachter verborgen bleiben. Statt dessen ist er schnell bereit, Libellen als angriffslustig und gefährlich zu verdächtigen, und dieser alte Volksglaube hat sich selbst bis in die Gegenwart erhalten. Noch oft hört man besorgte Warnungen vor Stachel und Gift, wenn man ein solches Tierchen fängt und in die Hand nimmt. Aber Libellen haben weder einen Giftstachel noch einen Stechrüssel und sind für den Menschen völlig harmlos.

Libellen auf Beutefang

Für andere Insekten sind diese kraftvollen und eleganten Flieger jedoch durchaus nicht ungefährlich. Fliegen, Mücken, Schmetterlinge und andere Kerbtiere werden während des Fluges gefangen. Die dicht mit Borsten oder Dornen besetzten Beine werden dabei reusenartig nach vorn gestreckt und ergreifen das Beutetier wie in einem Fangkorb. Zum Laufen sind die Beine der Libellen kaum mehr geeignet, und viele Arten können sich überhaupt nur noch in senkrecht stehende Zweige oder Halme anklammern. Das gefangene Beutetier wird schon im Fluge von den Vorderbeinen zum Mund geführt, mit den sehr starken und spitzen Mandibel-„Zähnchen" zerkleinert und verspeist. Auf die kräftige Bewehrung ihrer Kiefer weist auch der Ordnungsname Odonata (die Gezähnten) hin. Hat die Libelle ein größeres Insekt ergriffen, dann läßt sie sich an ihrem immer wieder aufgesuchten Ruheplatz nieder, um es dort zu verzehren.
Ebenso räuberisch wie die Vollkerfe sind auch die Larven der Libellen. Sie leben im Wasser, atmen durch Kiemen und bevorzugen Fließgewässer, ruhige Weiher oder Tümpel. Der Körper der Larven ist kürzer und untersetzter als der der erwachsenen Libellen: zylindrisch bei den Kleinlibellen und mit drei kleinen Ruderplättchen am Hinterende; breiter und kräftiger bei den Großlibellen und mit einem pyramidenartigen Fortsatz aus fünf Schwanzstacheln. Ihre Beute, die ausschließlich aus kleinen Wassertieren besteht, packen die Libellenlarven mit einer vorschnellbaren Fangmaske, zu der die Unterlippe (Labium) umgestaltet ist. Dabei wirken zwei bewegliche Seitenlappen am Ende der Maske wie Greifer, deren Ränder bei einigen Arten glatt, bei anderen mehr oder weniger gezackt sind. Die sägeartigen Zähne greifen in Ruhestellung genau ineinander. Einmal gepackte Beutetiere haben keine Aussicht, wieder zu entkommen.



Schlupfvorgang
einer
Großlibelle

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Das kleine „Heer" der Libellen

Verglichen mit anderen Insektenordnungen sind die Libellen verhältnismäßig artenarm. Bis heute kennt die Wissenschaft etwa 3700 rezente Arten, wovon ungefähr 100 in Europa vorkommen.
Das Spektrum von Libellenarten aus der geologischen Vergangenheit läßt sich weit weniger gut zahlenmäßig erfassen. Dazu klafft in der Überlieferung von Funden fossiler Libellen eine zu große Lücke. Die besonderen Umstände und Zufälle ihrer Fossilwerdung waren nur selten genug gegeben und bezeichnen somit einen beachtenswerten Ausnahmefall. Wenn beispielsweise aus dem Solnhofener Plattenkalk gut zwei Dutzend Arten vorliegen, dann spricht das mehr für die guten Erhaltungsbedingungen in diesem Gestein und beweist weniger, daß die Formenfülle in anderen geologischen Zeitabschnitten größer oder kleiner war als heute.
Die vielfältige oberjurassische Libellenfauna aus dem süddeutschen Solnhofener Raum spiegelt nur einen kleinen Ausschnitt eines in der ganzen Erdgeschichte noch weit breiteren Artenspektrums wider. Sie kann deswegen aber keinesfalls zu einem allgemeingültigen Multiplikationsfaktor für den „Artenreichtum" in der geologischen Vergangenheit erhoben werden. Ein solcher Schluß wäre eher verfehlt, denn dabei blieben einige wichtige Faktoren ganz und gar unberücksichtigt. Weil jede Faunenverteilung gleichzeitig von den gegebenen Lebensräumen abhängig ist, kann der regional eng begrenzte Solnhofener Raum auch nur beispielhaft einen relativ kleinen Lebensraumtypus kennzeichnen, in dem die Libellen einen ganz kleinen, lokalen Ausschnitt einer weltweit verbreiteten Libellenfauna darstellen.

Abb. 3. Photographisch festgehaltene Stationen auf dem Weg von der Nymphe (links oben) zur Imago (rechts unten). Bei der geschlüpften Imago handelt es sich um die Großlibelle *Libellula quadrimaculata* (LINNAEUS 1758). – Die Farbaufnahmen stammen von Dr. EHRNSBERGER, Naturwissenschaftliches Museum Osnabrück, und wurden uns freundlicherweise zur Reproduktion überlassen, wofür wir auch an dieser Stelle danken.
Bei der Verwandlung in das Vollinsekt (Imago) steigt die erwachsene Libellenlarve (Nymyhe) an einer Pflanze aus dem Wasser und klammert sich fest. Nach dem Aufplatzen der Rückenhaut zwängt sich die Libelle mit Kopf und Brust heraus (links oben). Nach 20 Minuten ergreift die Libelle mit den Beinen die Nymphenhaut und zieht den Hinterleib heraus (rechts oben). Danach wird Blut in die Lakunen und Luft in die Tracheen der anfangs milchig getrübten Flügel gepumpt (links Mitte). Nach etwa einer weiteren Viertelstunde haben sich die Flügel zu ihrer vollen Größe entfaltet (rechts Mitte). Sie sind aber noch über dem Rücken der Libelle zusammengeklappt.
Beim Häutungsvorgang werden auch die mit Chitin ausgekleideten Tracheen (links unten) gehäutet. Es vergehen noch zwei bis drei Stunden, bevor die Flügel soweit erhärtet sind, daß die Libelle ihren ersten Flug unternehmen kann (rechts unten). In diesem Zustand schimmert auf dem Rücken des Tieres das pulsierende Herz durch. Ihre endgültige Färbung und auch die Geschlechtsreife erlangt die Libelle erst nach mehreren Tagen.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Lebensräume, rezent und fossil

Die Lebensräume rezenter Libellen können sehr vielgestaltig sein. Im asiatischen Raum sind sie beispielsweise über sämtliche Klimazonen verteilt und reichen von der tropischen Inselwelt des Malaiischen Archipels bis hin zum Fuße des Himalaja. Dieses Areal bietet soviel

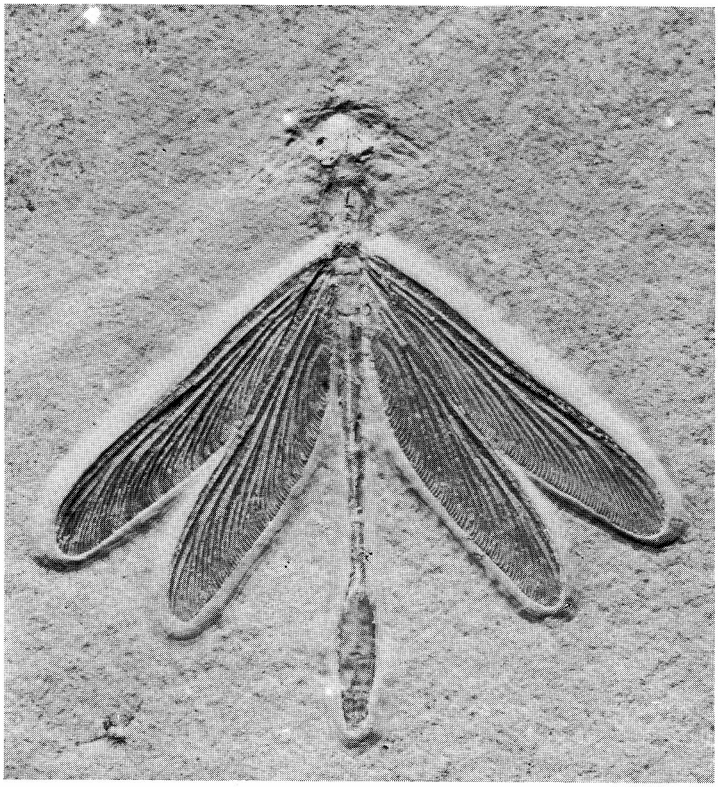


Abb. 4. „Mesolibelle" *Stenophlebia latreillei* (GERMAR 1839), [Odonata, Anisozygoptera, Stenophlebiidae]. – Bei der „streifenden" Beleuchtung der Libelle wird deutlich, daß das Fossil nicht a u f einer Schichtfläche liegt, sondern daß es i n eine dünne Flinzlage eingebettet ist. Bei der meisterhaften Präparation aus dem Gestein heraus wurden dabei die Körper- und Flügelumrisse sehr sorgfältig freigelegt. Selbst das feine Geäder der Flügel und der keulenförmig verdickte Hinterleib treten durch diese diffizile präparative Feinarbeit sehr klar hervor und belegen somit die ausgezeichnete Erhaltung des Fossils innerhalb des Gesteins. Bei den meisten anderen Stücken dieser Art, die direkt einer Schichtfläche aufliegen und mir in dieser Einbettungslage auch aus vielen Sammlungen bekannt sind, haben Flügel und Körper oft nur einen silhouettenhaften Umriß hinterlassen und das Geäder ist nur sehr flach in das Gestein eingeprägt (siehe Abb. 11). – Der optische Eindruck, daß die Flügel an ihrem Hinterrand wie „ausgefranst" erscheinen, wird durch die sehr vielen „Schaltadern" zwischen den aufgefächerten Längsadern hervorgerufen. – X 1; Museum Bergér, Harthof (Eichstätt).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

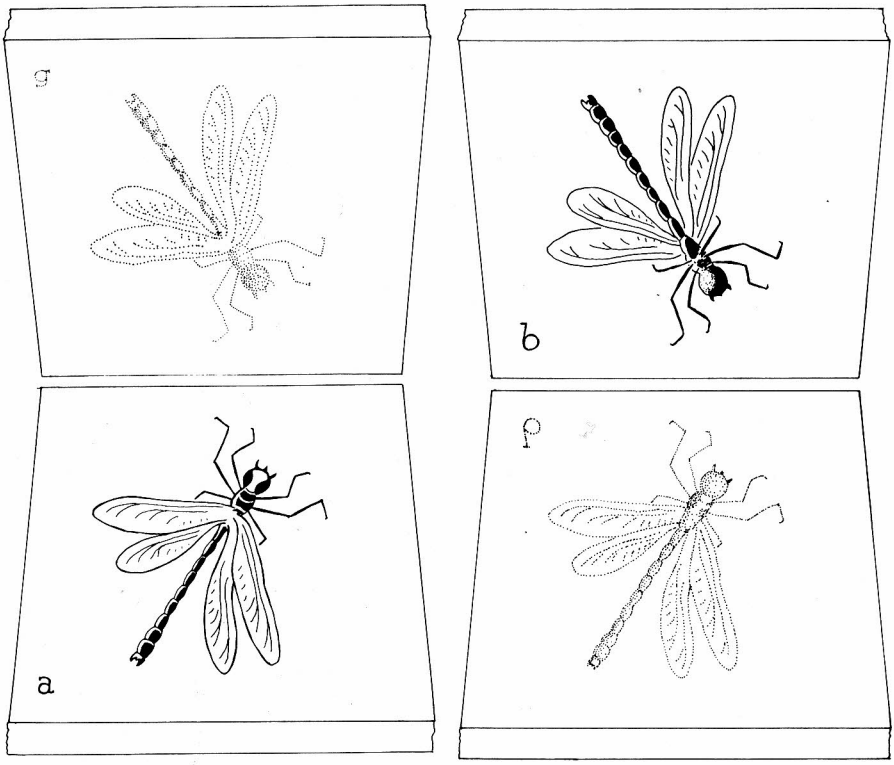


Abb. 5. Schematische Darstellung von Positiv- (= Objekt) und Negativplatte (= Abdruck) mit Ansicht auf die Oberseite des Fossils in der Liegendplatte (a) und dem spiegelbildlichen Abdruck darüber, bzw. mit Ansicht auf die Unterseite des Fossils in der Hangendplatte (b) und dem spiegelbildlichen Abdruck darunter.

klimatische und andere ökologische Differenzierungen, daß sich darin auch leicht eine ebenso formenreiche Libellenfauna erwarten läßt. Dabei bieten die tropischen und subtropischen Gebiete die weitaus größten Möglichkeiten für eine artliche Differenzierung, und dementsprechend sind die meisten rezenten Libellen aus diesen Gebieten bekannt, darunter besonders große und farbenprächtige Formen.
Wenn man einerseits von einem ökologisch stark differenzierten Lebensraum auf eine Vielzahl von Arten schließen kann, möchte man andererseits auch umgekehrt von einer Vielzahl von Arten aus einem Fundgebiet auf einen recht vielgestaltigen Lebensraum zurückschließen. So gesehen, läßt sich die artenreiche Solnhofener Libellenfauna einem ökologisch besonders vielseitigen Groß-Biotop zuordnen. Bei dem vergleichsweise kleinen Einzugsgebiet des Solnhofener Plattenkalks placiert man die dortige exotische Faunenfülle wohl am besten in das Hinterland eines tropischen Meeresstrandes.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Zur Einbettungslage fossiler Libellen

Bei normaler Flügelstellung der Libellen und bei jeweiliger Ansicht von oben kann der Hinterrand des Vorderflügels mitunter den Vorderrand des Hinterflügels geringfügig überdecken. Eine entsprechende Flügelhaltung läßt sich deshalb in gleicher Weise auch bei fossilen Libellen erwarten. Jedoch beweisen einige Funde gerade das Gegenteil (Abb. 4): Der Vorderrand des Hinterflügels überprägt mit seinem Geäder den Hinterrand des Vorderflügels von der Ansatzstelle am Körper bis hin zum Nodus. Diese „unnormale" Flügelhaltung wird aber nur vorgetäuscht, denn schon von ihrer aerodynamischen Beanspruchung her kann sie bei fossilen Libellen nicht anders gewesen sein als bei den rezenten, und für die „inverse" Stellung läßt sich leicht eine plausible Erklärung finden. An dem Fossil ist nicht die Ansicht auf seine Oberseite gegeben; es ist vielmehr die Ansicht auf seine Unterseite freigelegt. Dasselbe Bild vom „inversen" Überlappen der Flügel würde zwar auch bei der Ansicht auf den Abdruck der Fossilunterseite entstehen; in einem solchen Fall müßten aber konvexe Erhebungen des Körpers im Abdruck vertieft erscheinen. Weil jedoch aus der vollkörperlichen Erhaltung des abgebildeten Stücks eindeutig hervorgeht, daß es sich um das Fossil selber handelt (und nicht um dessen Abdruck), läßt sich daraus sofort schließen, daß bei ihm die Ansicht auf seine Unterseite vorliegt. Durch diese Orientierungshilfe müssen dementsprechend die Bezeichnungen „links" und „rechts" für die jeweiligen Flügel gegeneinander vertauscht werden. Solche Fundumstände besagen allerdings nicht, daß eine Libelle „überkippt" – auf dem Rücken liegend – eingebettet wurde. Der Befund erklärt nur, daß das Fossil aus der Unterseite der isolierten Platte freipräpariert wurde (weitere Erläuterung siehe Abb. 5).

Paarungsverhalten und Geschlechtsunterschiede

Männliche Tiere lassen sich bei den Libellen unschwer durch das Vorhandensein eines komplizierten Begattungsapparates an der Bauchseite des zweiten und dritten Hinterleibsegments erkennen. Außerdem haben die Männchen der Großlibellen stets drei, die der Kleinlibellen vier Anhänge (Cerci) unmittelbar am Hinterleibsende (Abb. 6). Mit diesen Anhängen, die bei den einzelnen Arten verschieden gestaltet sind und ein wichtiges Bestimmungsmerkmal darstellen, erfaßt das Männchen seine Partnerin bei der Paarung am Kopf (Abb. 7) oder am „Nacken". Dieses Verhalten führt dann schließlich zu dem bekannten Paarungsrad, das besonders bei den Kleinlibellen häufig zu beobachten ist (Abb. 8).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

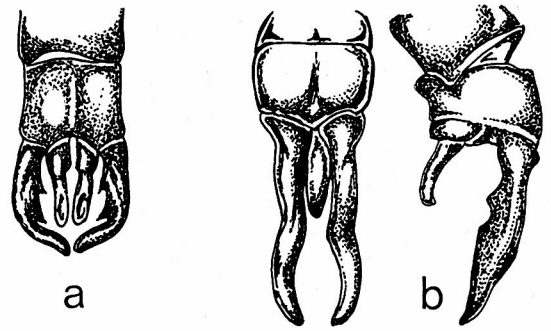


Abb 6. Männliche Hinterleibsanhänge (a) der Kleinlibelle *Lestes sponsa* und (b) der Großlibelle *Somatochlora arctica*. — Im Gegensatz zu den Weibchen, die allgemein nur ein Paar solcher Anhänge rückenseits am 10. Abdominalsegment aufweisen, haben die Männchen außer diesem oberen Paar entweder (Abb. 6 a) noch ein weiteres, kleineres Paar Anhänge am Analsegment (= 11. Abdominalsegment) oder nur einen unpaaren Anhang ausgebildet (Abb. 6 b, von oben und von der Seite gesehen). Diese Cerci oder Analanhänge sind bei den einzelnen Arten unterschiedlich groß, von verschiedener Form und gegeneinander beweglich. Sie dienen dem Männchen zum Festhalten des Weibchens bei der Paarung (siehe auch Abb. 7).

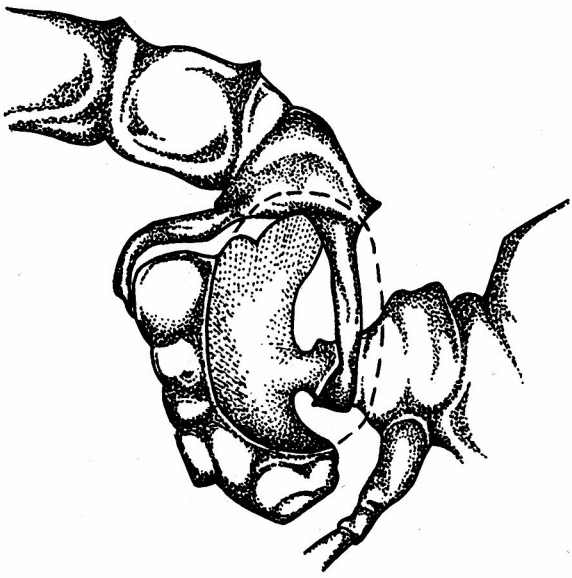


Abb. 7. Die Männchen der Großlibellen (Anisoptera) ergreifen zur Begattung die Weibchen am Kopf, den sie mit ihren paarigen Hinterleibsanhängen fest umklammern, wie etwa bei *Onychogomphus forcipatus*. — Die Augen der Weibchen sind im Querschnitt dargestellt, um die Verklammerung der männlichen Appendices besser zu zeigen. Der gesamte Umriß der Augen ist durch punktierte Linien markiert. — Bei den Kleinlibellen (Zygoptera) erfaßt das Männchen seine Partnerin mit den Appendices an der meist spezifisch gestalteten Vorderbrust (Prothorax). Ein klebriges Sekret aus Drüsen des 10. Hinterleibssegments unterstützt dabei noch zusätzlich die Verbindung der Geschlechter.

Das Paarungsverhalten der Libellen ist auch für den Paläontologen von einigem Interesse. Weil das Festhalten am „Nacken" der weiblichen Tiere mittels besonders gestalteter Hinterleibsanhänge, den zangenförmigen Cerci, geschieht, ergibt sich dadurch ein morphologischer Hinweis zur Bestimmung des Geschlechts fossiler Libellen (siehe weiter unten).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

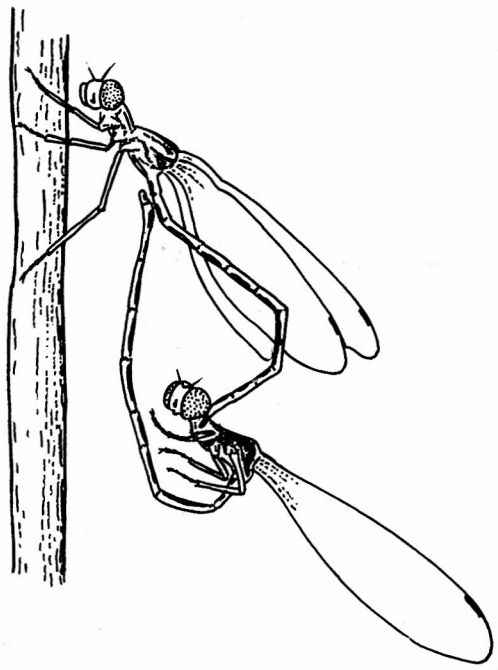


Abb. 8. Paarungsstellung bei Libellen. – Die Paarung der Libellen geschieht entweder im Flug, wie bei den Großlibellen, oder nach der vorausgegangenen „Koppelung" in der Luft, irgendwo an Gebüsch oder Schilfstengeln sitzend, wie etwa bei der abgebildeten Kleinlibelle *Platycnemis pennipes.* Diese letztere Art der Paarung im „Ruhesitz" überwiegt im allgemeinen, wobei das Männchen seine Partnerin zunächst mit den Beinen erfaßt und dann mit seinen Analanhängen den Hinterrand des Kopfes umklammert (Anisoptera; Abb. 7) oder die Vorderbrust des Weibchens ergreift (Zygoptera). Bedingt durch die Lage der männlichen Begattungsorgane am 2. und 3. Segment des Hinterleibes, muß das festgehaltene Weibchen sein Hinterleibsende nach vorn biegen, um so die Samenübertragung zu ermöglichen. Nicht selten hält sich dabei das Weibchen auch noch mit den Beinen am Hinterleib des Männchens fest. – Die Körper der beiden Partner nehmen während der Paarung eine kreisförmige, ovale oder herzförmige Stellung ein, weshalb man auch von einem „Paarungsrad" spricht.

Viele Libellen fliegen auch während der Paarung umher, andere sitzen dabei an Schilfstengeln oder an Uferpflanzen. Wenn die Weibchen mit der Eiablage beginnen, verharren bei einigen Kleinlibellen, wie den Schlankjungfern, die Männchen angeklammert. Sie stehen dabei, nur mit der Spitze ihres Hinterleibes verankert, senkrecht über den Weibchen. Nicht selten tauchen sie in dieser Stellung sogar unter Wasser, wenn die Weibchen an Wasserpflanzen hinabsteigen, um ihre Eier mit Hilfe eines Legebohrers in das Pflanzengewebe zu versenken.

Das Stichwort „Legebohrer" gibt dem Paläontologen auch wieder einen Anhaltspunkt, sein Fossilmaterial auf dieses Merkmal hin zu überprüfen. Geschlechtsunterschiede lassen sich nämlich an den fossilen Libellen im allgemeinen nur sehr schlecht ermitteln, wenn überhaupt. In Einzelfällen gibt es allerdings gut begründete Hinweise, an dem Fossilmaterial erkennbare Details als Unterschied zwischen Männchen und Weibchen zu werten: Stücke der gleichen Art weisen am Ende des Hinterleibs bei dem einen Stück kleine, zangenförmige Anhänge auf, bei dem anderen Stück sind diese kleinen Anhänge schmal, lanzettförmig gestaltet. Im Analogieschluß zu den morphologischen Gegebenheiten und zum Paarungsverhalten rezenter Libellen lassen sich dementsprechend in den Stücken mit zangenförmigen Cerci die männlichen Tiere vermuten.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 9. *Tarsophlebia major* (HANDLIRSCH 1908), [Odonata, Anisozygoptera, Tarsophlebiidae]. — Bei der schmalflügligen „Mesolibelle" handelt es sich um eine sehr seltene Art aus dem Solnhofener Plattenkalk, für die hiermit erstmals überhaupt eine bildliche Darstellung gegeben wird. Bei der Erstbeschreibung dieser Art (durch HANDLIRSCH 1908) wurde nur auf ihre Unterschiede zu der seit langem bekannten Art *T. eximia* (HAGEN 1862) hingewiesen. — Dem freundlichen Entgegenkommen von Dr. J. BENES vom National-Museum in Prag verdanken wir die Aufnahme von dem dort aufbewahrten „Urstück", zugleich Holotypus (kraft Monotypie). Die nähere Kenntnis dieser Art mit „39 mm Flügellänge" gibt nunmehr ein Eichmaß an die Hand, mit dessen Hilfe sich neuere Funde, die zum Teil noch unbestimmt in vielen Sammlungen vorhanden sein mögen, besser identifizieren lassen. (Beispielsweise konnten wir daraufhin neuerdings das im „Jura-Museum Eichstätt" aufbewahrte Stück „1960.57", in Positiv und Negativ vorliegend, als zur gleichen Art gehörig erkennen.)

Bei anderen Arten wiederum scheint die Bestimmung des Geschlechts etwas besser gesichert. Innerhalb derselben Art gibt es Stücke, bei denen entweder eine schmale „Legescheide" weit über das Hinterende hinaus hervorsteht (♀) oder bei denen eine solche fehlt (♂). Weil solche zentimeterlangen „Legescheiden" nur bei e i n e r Gruppe von fossilen Arten nachgewiesen sind, weil außerdem solche „Legescheiden" bei den rezenten Libellen nicht in derartiger Größe vorkommen, ergibt sich damit auch ein Hinweis auf die besondere Spezialisierung dieser Gruppe (Fam. Aeschnidiidae), die im rezenten Bereich keinen Vertreter mehr hat und als ausgestorben gilt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Die Größe allein ist kein Unterscheidungsmerkmal

Die ontogenetische Entwicklung der Libelle vom Ei zur ausgewachsenen Larve ist von einem enormen Größenwachstum begleitet. Sobald jedoch nach der Metamorphose aus der Larve die vollentwickelte Libelle ausgeschlüpft ist, hört jedes Wachstum auf. Eine kleine Libelle ist deshalb keine junge Libelle, sondern sie repräsentiert – im Gegensatz zu einer großen Libelle – eine andere Art. Diese zoologische Binsenweisheit kommt dem Paläontologen sehr zustatten, wenn es um die Beurteilung fossiler Libellenfunde geht: Zwei verschieden große Stücke m ü s s e n zu jeweils verschiedenen Arten gehören. Bereits durch die Größe einer fossilen Libelle ist somit ein erster Hinweis zur Bestimmung an die Hand gegeben, eine „Orientierungshilfe".
Die Kennzeichnung fossiler Arten durch Größenverhältnisse allein ist allerdings vollkommen unzureichend, denn gleiche Körpergröße und gleiche Flügelspannweite können einerseits und ebensogut bei Arten aus sehr verschiedenartigen Familien vorkommen (vgl. dazu Abb. 9, 10 mit Abb. 11, 13). Andererseits können aber die Größenunterschiede



Abb. 10. *Tarsophlebia eximia* (HAGEN 1862), [Odonata, Anisozygoptera, Tarsophlebiidae]. – Mit 7 cm Körperlänge und 7 cm Flügelspannweite gehört die schmalflügelige, kleinköpfige Art mit zu den kleinsten „Mesolibellen" aus dem Solnhofener Plattenkalk. Vergleichsweise (vgl. Abb. 11) ist ihr Hinterleib gleichbleibend kräftig und am Hinterende zugespitzt, was vielleicht als Hinweis auf ein weibliches Tier gewertet werden kann. – Etwa x 1; zum Größenvergleich siehe den Millimeter-Maßstab am linken unteren Bildrand. – SMF VI 50a. [Das Stück stammt aus dem Nachlaß von H. v. MEYER und ist der Holotyp (kraft Monotypie) zu *„Euphaea longiventris"* HAGEN 1862]. – Aufn. H. MALZ.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schon innerhalb einer Familie so groß sein, daß dadurch „Riesen" und „Zwerge" vereint werden (vgl. dazu Abb. 1, 19 mit Abb. 12).
Während die größten Libellen der Gegenwart bei einer Körperlänge von 13 cm eine Flügelspannweite von etwa 14 cm aufweisen, erreichen die größten Libellen aus dem Solnhofener Plattenkalk eine Körperlänge von 15 cm bei einer Flügelspannweite von 20 cm. Diesen Jura-„Riesen" stehen gleichzeitig ebensolche „Zwerge" mit gut 3 cm Spannweite gegenüber. Sie übertreffen damit vergleichbare „Zwerge" aus der Gegenwart noch um gut einen Zentimeter.
Insgesamt erweist sich das Größenspektrum zwischen den jurassischen und den rezenten Libellen aber nicht als besonders unterschiedlich. Wahre „Giganten" gibt es erst unter den oberkarbonischen Urlibellen (Abb. 14), den Protodonata, bei denen die Flügelspannweite etwa 70 cm beträgt.

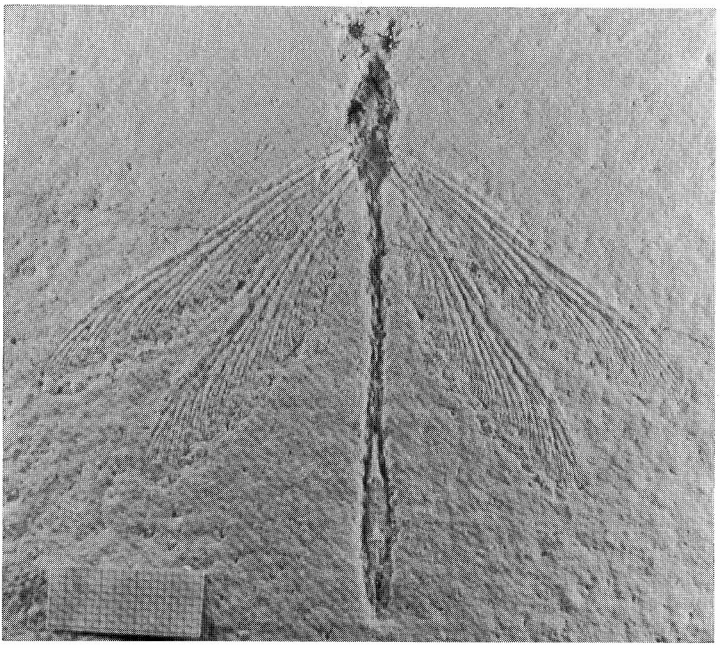


Abb. 11. *Stenophlebia latreillei* (GERMAR 1839), [Odonata, Anisozygoptera, Stenophlebiidae]. – Obwohl die dicht gedrängten Längsadern der Flügel und ihre Knitterstruktur ohne besonderen Farbkontrast in das Gestein eingeprägt sind, läßt sich die Solnhofener „Mesolibelle" an ihren leicht angewinkelten Flügelpaaren und dem schmalstieligen Ansatz ihrer Flügel am Körper deutlich von den Großlibellen unterscheiden. Der schmale Hinterleib ist in seinem hinteren Drittel keulenartig verdickt; aus Analogieschlüssen vielleicht ein Hinweis dafür, daß es sich um ein männliches Tier handelt. – Etwa X 1 (zum Größenvergleich siehe den Streifen Millimeterpapier am linken unteren Bildrand); SMF. – Aufn. D. KLEIN.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

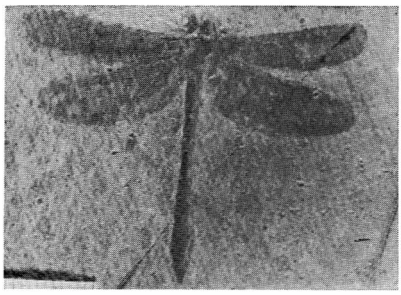


Abb. 12. *Nannogomphus naevius* (HAGEN 1862), [Odonata, Anisoptera, Gomphidae]. – Mit 3,3 cm Körperlänge und 4,3 cm Flügelspannweite gehört diese Art zu den k l e i n s t e n Vertretern fossiler Großlibellen aus dem Solnhofener Plattenkalk. Der silhouettenhafte Abdruck des Fossils ist auf Positiv- und Negativplatte erhalten, läßt aber in dem dichten Kalkgestein keine Einzelheiten des Flügelgeäders erkennen. Der langgestreckte Hinterleib ist vor dem Hinterende lanzettartig verbreitert und endet in einer Spitze, die als kleine, paarige Anhänge eines weiblichen Tieres gedeutet werden können. – X 1; Slg. H. KRAUSE, Schifferstadt. – Aufn. H. MALZ.

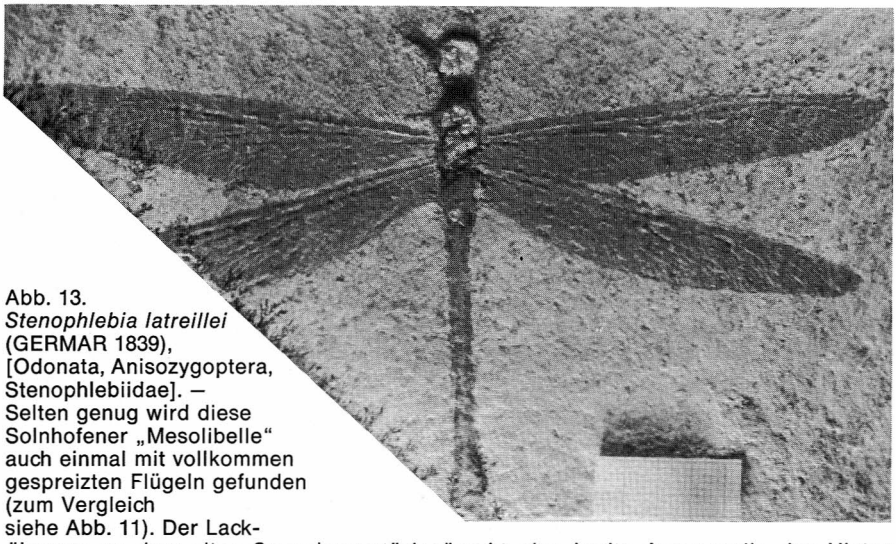


Abb. 13. *Stenophlebia latreillei* (GERMAR 1839), [Odonata, Anisozygoptera, Stenophlebiidae]. – Selten genug wird diese Solnhofener „Mesolibelle" auch einmal mit vollkommen gespreizten Flügeln gefunden (zum Vergleich siehe Abb. 11). Der Lacküberzug an dem alten Sammlungsstück täuscht eine breite Ansatzstelle des Hinterflügels vor. Weil aber die Abgrenzung des Thorax gegen den Hinterleib deutlich ist, läßt sich daran das Ausmaß der nachträglichen, etwas verfälschenden „Lackarbeit" ermessen. – X 1; SMF VI 46a. [Das Stück stammt aus dem Nachlaß von H. v. MEYER und ist der Holotyp (kraft Monotypie) zu *„Heterophlebia aequalis"* HAGEN 1862.] – Aufn. H. MALZ.

Das leistungsfähige Facettenauge der Libellen

Auf ihren blitzschnellen Jagdflügen an Gewässerrändern, aber auch fernab vom Wasser an Waldrändern, Lichtungen und Wiesen erreichen die besten Flieger bis zu 100 km/h. Das wichtigste Sinnesorgan sind dabei die außerordentlich großen Facettenaugen, denn die erspähen die Beute im Flug. Mit einer Gesamtzahl bis zu 30 000 Einzelelementen je Auge wird jeder Gegenstand zu einem dichten Punktraster, dessen Qualität an die eines Wirbeltierauges heranreicht. So ist die Entfernung von etwa 8 Metern, in der Großlibellen bereits ihre Artgenossen erkennen, für Insekten recht beachtlich.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

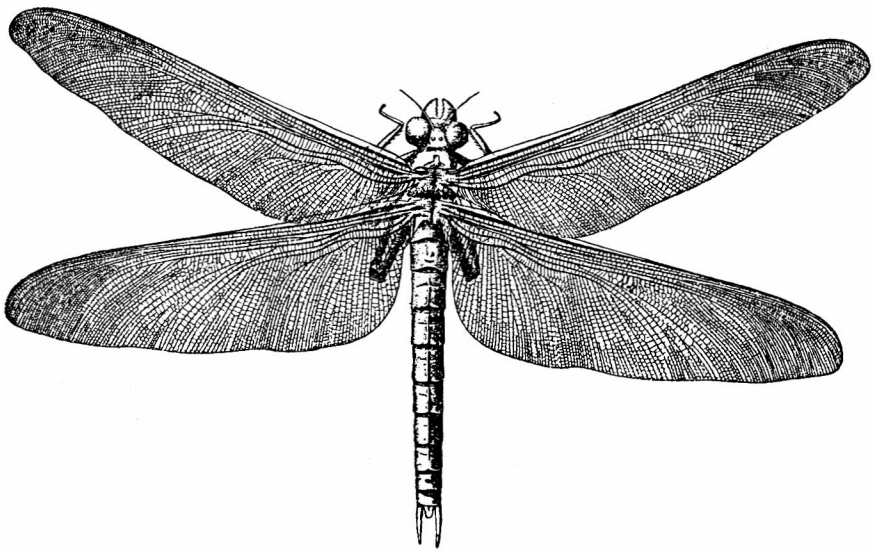
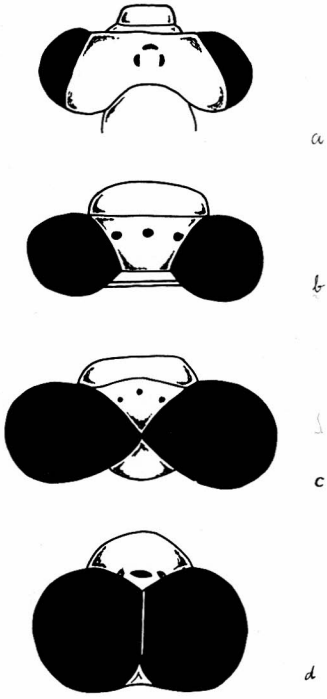


Abb. 14. Oberkarbonische Urlibelle *Meganeura monyi* BRONGNIART von Commentry (Frankreich) mit etwa 70 cm Flügelspannweite. – Nach A. HANDLIRSCH.

Abb. 15. Der Gesichtssinn spielt bei den Libellen als ausgesprochenen Flugtieren mit räuberischer Lebensweise eine überragende Rolle. Demgemäß sind auch die Komplex- oder Facettenaugen immer stark entwickelt und äußerst leistungsfähig, so daß durch ihre Gestalt und Ausdehnung die Form des Kopfes weitgehend bestimmt wird. – Die Kleinlibellen (Zygoptera) weisen seitlich am Kopf vorspringende, halbkugelige Augen auf, die durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennt sind. Dieser Scheitel ist stets erheblich breiter als der Durchmesser eines Auges (Abb. 15a: *Coenagrion* sp.). Demgegenüber sind die Augen der Großlibellen (Anisoptera) gewaltig vergrößert und nehmen den größten Teil des rundlichen Kopfes ein. Bei den noch ursprünglichen Gomphiden innerhalb der Anisopteren liegen die Augen zwar auch weit auseinander, der Scheitel ist jedoch kleiner als der Durchmesser eines Auges (Abb. 15b: *Gomphus* sp.). Bei den Arten der Anisopteren-Familie Cordulegasteridae berühren sich die Augen auf dem Scheitel in einem Punkt (Abb. 15c: *Cordulegaster* sp.), während sich die sehr großen Augen der Aeshniden meist in einer Linie am Scheitel berühren (Abb. 15d: *Aeshna* sp.). Vom Scheitel selber bleibt dann auf der Oberseite des Kopfes nur noch ein dreieckiges Stück übrig, das Hinterhaupts- oder Occipitaldreieck. Vorn trägt der Scheitel drei, mehr oder weniger in einem Dreieck angeordnete Einzelaugen (Ozellen).



©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Das Auge — ein bedeutsames Gruppenmerkmal

Mehr Auge als Kopf! Diese auffällige Kennzeichnung trifft sehr gut zu für die Großlibellen, weil ihr recht beweglicher Kopf von den riesigen Augen fast völlig überdeckt wird. Beispielsweise können sie in der Mitte bis zum Scheitel reichen, wo sie sich entweder in einem Punkt (Fam. Cordulegasteridae, Abb. 15 c) oder in einer Linie (Familie Aeshnidae, Abb. 15 d) berühren. Von der Oberseite des Kopfes wird dann nur ein winziges, dreieckiges Feld sichtbar, das sogenannte Hinterhauptsdreieck. Daneben gibt es bei den Großlibellen aber auch eine Artengruppe (Fam. Gomphidae, Abb. 15 b), deren Augen sich nicht auf dem Scheitel berühren. Dieses „altertümliche" Merkmal spielt bei der Beurteilung fossiler Libellen und ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung eine gewichtige Rolle (siehe weiter unten).

Im Gegensatz zu den großäugigen Großlibellen stehen bei den Kleinlibellen die halbkugeligen Augen weit auseinander und sind vergleichsweise klein. Entsprechend ihrer mehr randlichen Stellung liegen die beiden Augen durch einen breiten Scheitel deutlich voneinander getrennt. Dieser Scheitel ist stets breiter als der Durchmesser eines Auges (Abb. 15 a).

Gerade solch „greifbare" morphologische Unterschiede bei den rezenten Libellen sind für den Paläontologen willkommene Merkmale, weil sie sich unter Umständen auch an fossilen Libellen beobachten lassen. Besonders die gut erhaltenen Stücke aus dem Solnhofener Plattenkalk bieten dazu wieder die besten Voraussetzungen. Die Lage und Größe ihrer Augen ist bei manchen Stücken sicher erkennbar; gleichzeitig läßt sich an ihnen aber auch zeigen (Abb. 12), daß bei den fossilen Großlibellen die großen Augen nicht an der Oberseite des Kopfes zusammenstoßen, sondern durch einen ziemlich breiten Scheitel voneinander getrennt sind. Danach zu urteilen, waren die Augen der fossilen Großlibellen noch nicht so weit „fortentwickelt" wie bei den meisten rezenten. Ihr Scheitel ist aber in keinem Fall breiter als der Durchmesser eines Auges, so daß Großlibellen und Kleinlibellen bereits zu diesem Zeitpunkt als deutlich getrennte Gruppen aufzufassen sind. Mehr noch, die Tendenz einer Vergrößerung der Augen im Verlauf der Stammesgeschichte und das Zusammenrücken der Augen am Scheitel lassen darin ein „abgeleitetes" Merkmal vermuten, das auf die Kleinlibellen als eigentliche Stammgruppe hinweist.

Auch aus anderen Merkmalen ergeben sich gute Anhaltspunkte, fossile und rezente Libellen unmittelbar miteinander zu vergleichen. Dazu bieten die Flügelform und ihr Netzgeäder die besten Möglichkeiten, auf die wir im folgenden gesondert eingehen.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

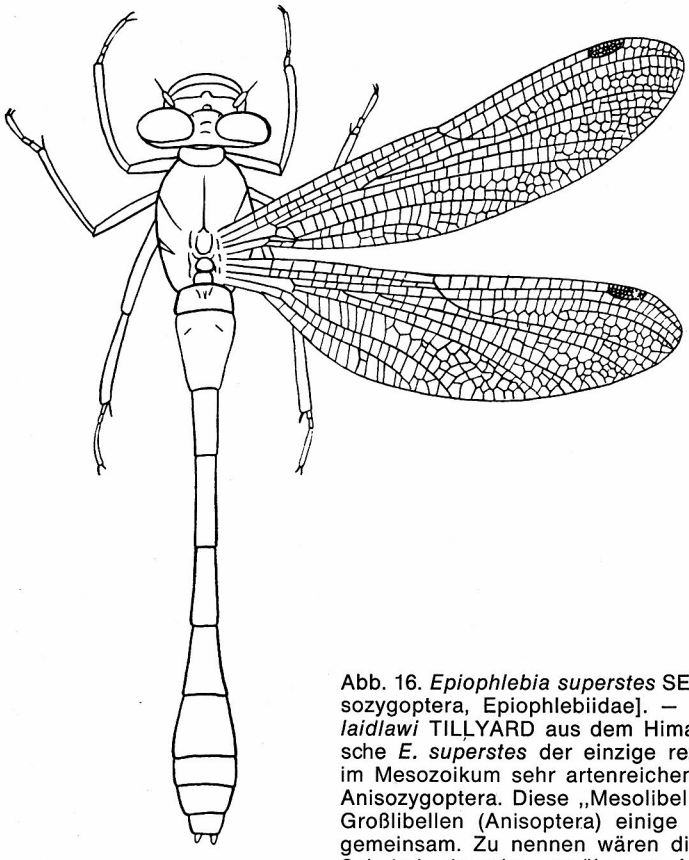


Abb. 16. *Epiophlebia superstes* SELYS, [Odonata, Anisozygoptera, Epiophlebiidae]. — Neben *Epiophlebia laidlawi* TILLYARD aus dem Himalaja ist die japanische *E. superstes* der einzige rezente Vertreter der im Mesozoikum sehr artenreichen Unterordnung der Anisozygoptera. Diese „Mesolibellen" haben mit den Großlibellen (Anisoptera) einige wichtige Merkmale gemeinsam. Zu nennen wären die großen, auf dem Scheitel einander genäherten Augen, vergleichbar den Gomphiden (Abb. 15b), die insgesamt drei Analanhänge (Appendices) der männlichen *Epiophlebia* (vgl. Abb. 6b) sowie die Verbreiterung des Analfeldes im Hinterflügel. Die Mittelstellung der „Mesolibellen" zwischen Anisopteren und Zygopteren wird indessen durch das Fehlen des Flügeldreiecks (Triangulum) deutlich, das bei den Großlibellen ausgebildet ist, jedoch bei den „Mesolibellen" so wie den stammesgeschichtlich ursprünglicheren Kleinlibellen (Zygoptera) fehlt. — Nach A. HANDLIRSCH.

Libellenflügel — rezent und fossil

Durch Jahrmillionen hindurch haben die Libellen ihre Gestalt und Lebensweise unverändert beibehalten. Auf diese Weise bietet sich in ihnen ein willkommenes Forschungsobjekt, an dem sich fossile und rezente Formen vergleichend gegenüberstellen lassen. Die Gestalt der Flügel und ihr Netzgeäder spielen dabei eine besondere Rolle.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Die Gruppierung nach der Flügelform

Die systematische Einteilung der Libellen in die beiden umfangreichen Unterordnungen der Großlibellen (Anisoptera) und der Kleinlibellen (Zygoptera) stützt sich nicht auf die Größe, wie man vielleicht aus den beiden Trivialnamen ableiten könnte. In beiden Gruppen gibt es sowohl große als auch kleine Arten. Neben der Größe und Lage der Augen basiert die Gruppierung in erster Linie auf der unterschiedlichen Form der Flügel.
Bei den Zygopteren (Gleichflügler) haben die spatelartigen Vorder- und Hinterflügel fast die gleiche Form und sind auch etwa gleich groß. Ihre Ansatzstellen am Körper sind schmalstielig, und in Ruhestellung werden die Flügel nach hinten oben zusammengeklappt. Bei den Anisopteren (Ungleichflügler) haben beide Flügelpaare eine ungleiche Form; das hintere Paar ist an seiner Ansatzstelle nach Art eines Windmühlenflügels breit ausgebuchtet. Außerdem hält das ruhende Tier die Flügel immer waagerecht ausgebreitet.
Eine dritte Unterordnung sind die „Mesolibellen" (Anisozygoptera), die den Anisoptera auf den ersten Blick weitgehend ähneln, in der Ausprägung ihrer Merkmale indessen zwischen den Anisoptera und Zygoptera stehen und somit eine Mittelstellung zwischen beiden einnehmen (Abb. 4, 9–11, 13). Von den Anisozygoptera leben in der Gegenwart allerdings nur noch zwei Arten, die eine in Japan *(Epiophlebia superstes;* Abb. 16), die andere im Himalaja *(E. laidlawi).* Sie werden deshalb auch als Reliktformen einer einst umfangreichen Gruppe aufgefaßt, die im Jura noch gleichwertig neben Anisopteren und Zygopteren stand.

Die Form der Flügel ist auch bei fossilen Libellen ein gutes Merkmal

Die verschiedenen Flügelformen, so geringfügig ihre Unterschiede auch scheinen mögen, lassen sich nicht nur zur Gruppierung rezenter Libellen heranziehen. Dieselben Unterschiede lassen sich auch bei ihren fossilen Vorläufern erkennen. Dazu bieten die ausgezeichnet erhaltenen Libellen aus dem Solnhofener Plattenkalk die beste Vergleichsmöglichkeit. Obwohl sie keine erhaltungsfähigen Hartteile aufweisen, sind sie mit solcher Deutlichkeit in das feinkörnige Kalkgestein geprägt, daß man schon von den bis in alle Einzelheiten erkennbaren, fein verästelten Äderungen unwillkürlich begeistert sein muß.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bereits im Solnhofener Plattenkalk lassen sich bei den Libellen „schmalgestielte" und „breitgestielte, am Hinterflügel ausgebuchtete" Flügelformen gut voneinander unterscheiden. Mithin bezeichnet diese Merkmals-Alternative nicht nur eine „zufällige", äußerlich bedingte Unterscheidungsform, die allein zur Gruppierung der rezenten Libellen geeignet ist. Weil dieselben Merkmale auch schon bei fossilen Libellen nachweisbar sind, läßt sich daraus auf das „hohe Alter" dieser Merkmalstrennung schließen, die sich bis zu den heutzeitlichen Formen erhalten hat. Damit gelingt gleichzeitig auch der Nachweis, daß die drei obengenannten Unterordnungen der Libellen bereits im Jura, vor 150 bis 180 Millionen Jahren, nebeneinander existierten. Der Zeitpunkt ihrer stammesgeschichtlichen Aufspaltung – entweder aus einer gemeinsamen Ahnenreihe (monophyletisch) oder aus jeweils mehreren verschiedenen Stammformen (polyphyletisch) – rückt deshalb nur noch weiter in die geologische Vergangenheit zurück.

Der Flügelschlag der Libellen

Im Gegensatz zu allen anderen Insekten zeichnen sich die Libellen durch eine d i r e k t e Flugmuskulatur aus, wobei ihre thorakalen Flugmuskeln unmittelbar zu den Flügelwurzeln hinführen und dort verankert sind. Demgegenüber greifen die Flugmuskeln bei allen übrigen Insekten an der Rücken- und Bauchplatte des Brustabschnittes an. Durch wechselweise Kontraktion und Entspannung der Muskeln werden dann bei diesen Insekten beide Körperplatten rhythmisch gegeneinander bewegt. Auf diese Weise erfolgt somit eine i n d i r e k t e Bewegung der Flügel, wobei dementsprechend der Flügelschlag von beiden Flügelpaaren auch immer gleichgerichtet sein muß.
Dank ihrer direkten Flugmuskulatur können Libellen ihr vorderes und hinteres Flügelpaar wechselweise bewegen. Während die Vorderflügel etwa nach oben schwingen, sind die Hinterflügel gleichzeitig nach unten gekehrt. Dieser alternierende Flügelschlag ist ganz allgemein die einzige Flugart der Kleinlibellen (Zygoptera). Hingegen schlagen die beiden Flügelpaare der Großlibellen (Anisoptera) nur dann alternierend, wenn die Tiere auf der Stelle rüttelnd in der Luft stehen. Wenn sie jedoch mit hoher Geschwindigkeit durch die Luft schießen und dabei oft blitzschnelle Wendungen ausführen, werden die beiden Flügelpaare gleichförmig bewegt. Diese „Addition" durch gleichförmigen Flügelschlag macht die Großlibellen zu wahren Meistern im Schnellflug (bis zu 10 m/sec). Im Vergleich dazu stellen die Kleinlibellen – mit ihrem alternierenden Flügelschlag – die weitaus schlechteren Flieger.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Das Netzgeäder der Flügel

Vorder- und Hinterflügel werden von mehreren Längsadern durchzogen, die sich mit einer großen Anzahl kleiner Queradern zu einem dichten Netz verbinden. Dieses dünne Maschenwerk des Adersystems erfüllt zugleich zwei Funktionen: (1) die frisch aus der Larve geschlüpfte Libelle hat noch weiche, „häutige" Flügel. Nach und nach werden die zunächst zusammengefalteten Flügel dann durch Luft „aufgepumpt" und dabei zu ihrer endgültigen Form aufgefächert (Abb. 3). Nach Stunden hat das reich verzweigte System von Luftkanälen schließlich seine Aufgabe erfüllt und die Adern verhärten. Jetzt übernehmen sie ihre neue Funktion (2), die Versteifung der zarten Flügelmembran.

Die „Knitterstruktur" macht elastisch und stabil

Allzu spröde Versteifungen sind im allgemeinen besonders anfällig für Brüche. Diesem Umstand wird in dem Libellenflügel durch die ihm eigene Knitterstruktur vorgebeugt. Im Querschnitt gesehen, ergibt sich daraus ein zickzackförmiger Verlauf der Flügelmembran, von Ader zu Ader. Dadurch, und durch bestimmte Aderkombinationen noch unterstützt, wird die Elastizität des Flügels erheblich vergrößert und seine Stabilität noch mehr gefestigt.

Die „Knitterstruktur" bei fossilen Libellen

Dieselbe Knitterstruktur der Flügel ist auch bei fossilen Libellen recht deutlich zu erkennen. Besonders das feinkörnige Solnhofener Gestein hat dabei in vorzüglicher Weise diese Struktur in ihrem ursprünglichen Relief erhalten. Die Fältelung der Flügel durch die teils erhaben, teils vertieft geprägten Adern ist schon mit bloßem Auge feststellbar (Abb. 17), ohne daß diese Besonderheit an einem vergrößerten Querschnitt erläutert werden müßte. Bei manchen Stücken erscheint dieses Relief durch den diagenetischen Druck eher noch mehr betont als dadurch plattgedrückt und verwischt. Weil diese Strukturen alle nur als Abdrücke im Gestein erhalten sind, von der ursprünglichen sklerotisierten Chitinsubstanz der Flügelmembran jedoch nichts fossil wurde, kann man sich leicht von den vortrefflichen Erhaltungsbedingungen im Solnhofener Plattenkalk überzeugen. Gleichzeitig wirft diese Art der Erhaltung aber auch die Frage auf, wie es dazu kommen konnte, daß so zarte Gebilde wie ein Libellenflügel als Abdruck konserviert sind. Dazu mußten die Libellen schon bei ihrer Einbettung in den noch feuchten, formbaren Kalkschlamm ihren Abdruck dem Sediment ein-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

prägen. Noch vor dem Zerfall der organischen Substanz mußten sie aber auch bereits von neuem Kalkschlamm überdeckt sein, um auch darin einen entsprechenden Abdruck hinterlassen zu können. Die scharfen, bis in alle Einzelheiten des verzweigten Adersystems deutlichen Konturen einiger besonders gut erhaltener Stücke sprechen außerdem dafür, daß sich der Verwesungs- und Auflösungsprozeß erst nach der Erhärtung der beiderseitigen Abdrücke auf Positiv- und Negativplatte vollzogen hat.

„Geführte Dendriten" markieren das Adersystem

Am fossilen Libellenflügel ist das feine Wabenmuster zwischen den Längsadern im allgemeinen nicht mit bloßem Auge zu sehen. Wie soll auch ein System von Äderchen sichtbar werden, wenn jedes Äderchen nur einen kapillaren Hohlraum umschließt, noch dazu, wenn von der organischen Substanz dieser Äderchen nichts mehr erhalten ist? Dennoch wird gerade dieser Hohlraum in den Adern unter bestimmten Voraussetzungen sichtbar, jedoch nicht die Äderchen als solche.
In allen Fällen, in denen das Wabenmuster des Geäders besonders deutlich auf der Flügelfläche hervortritt, heben sich die millimeter-

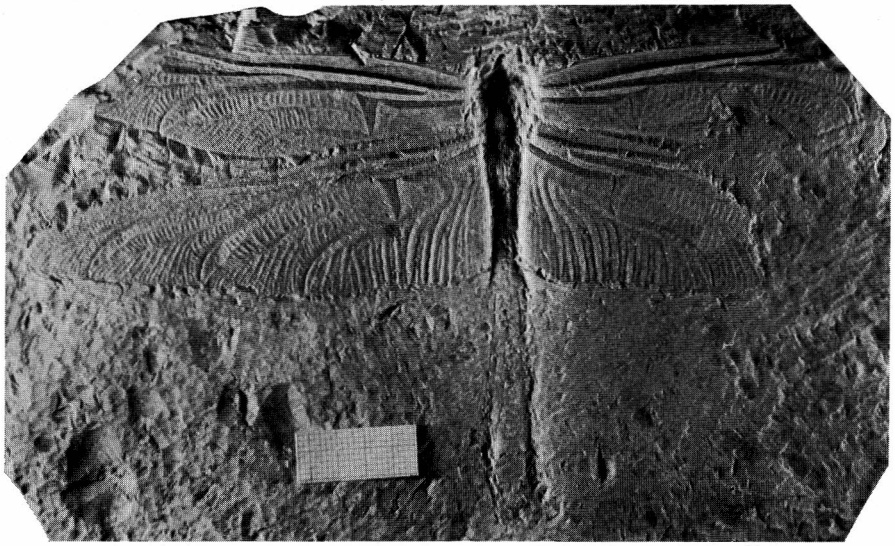


Abb. 17. *Urogomphus giganteus* (GERMAR 1839), [Odonata, Anisoptera, Aeschnidiidae]. – Der vergleichsweise k u r z e Hinterleib dieser breitgeflügelten Großlibellen steht im deutlichen Gegensatz zu dem langstieligen Hinterleib anderer Anisopteren aus dem Solnhofener Plattenkalk (vgl. Abb. 19). Die fehlende „Legescheide" am Hinterende läßt in dem Fossil ein männliches Tier vermuten. Durch die streifende Beleuchtung wird in den Flügeln der Verlauf der Längsadern mit ihren teils vertieft, teils erhaben geprägten Knitterstrukturen hervorgehoben. Das vertikal gestreckte Triangulum ist ein Kennzeichen aller in der Familie Aeschnidiidae zusammengefaßten Arten (vgl. dagegen das mehr horizontal ausgerichtete Triangulum der Gomphidae). – X 1; – SMF. – Aufn. D. KLEIN.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

großen Maschen des dichten Netzgewebes durch rostbraune oder schwärzliche Färbung von dem gelblichen Gestein ab. Schon eine Prüfung unter der Lupe läßt sicher erkennen, daß Abdruck und Färbung unabhängig voneinander entstanden sind, sozusagen in zwei Schritten nacheinander: erst der Abdruck, dann die Färbung.

Rostbraune und schwärzliche Färbungen im Solnhofener Gestein, die oft an das verästelte Gewebe von Flechten erinnern und landläufig auch als „fossiles Moos" oder „Farn" bezeichnet werden, sind entstanden durch Ausfällen der mineralischen Substanz aus eisen- oder manganoxidhaltigen Lösungen. Diese so verursachten Färbungen sind allgemeinhin auch als Dendriten bekannt. Wo immer solche Lösungen auf Spalten und Klüften zirkulieren und von dort aus auf Schichtflächen in das Gestein einsickern konnten, bildeten sich diese ebenflächigen Dendriten als ein sekundärer Mineralbelag.

Ebenso wie die Dendriten läßt sich auch das eingefärbte Adersystem der Libellenflügel auf eingesickerte Metalloxidlösungen zurückführen. Auf ihrem Weg in das Gestein fanden sie die kapillaren Hohlräume des Adernetzes vor und konnten dort ihre mineralische Substanz als eine Art „g e f ü h r t e r D e n d r i t e n" absetzen. Auf diese Weise werden alle kleinen Einzelheiten erkennbar und reichen in ihrer Deutlichkeit an das feine Wabenmuster eines rezenten Libellenflügels und seines Adersystems heran, mit dem sie dadurch unmittelbar vergleichbar sind. Markante Kennzeichen — wie etwa das Flügelmal und das Dreieck (Abb. 18) — treten sowohl in ihrer Lage als auch in ihrer Form deutlich hervor.

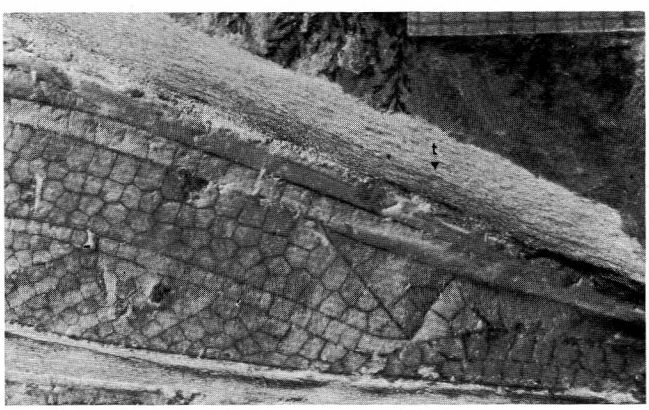


Abb. 18. Ausschnitt-Vergrößerung des linken Vorderflügels von *Cymatophlebia longialata,* X 3. — Im Flügelgeäder der Solnhofener Großlibelle *Cymatophlebia* ist das horizontal gestreckte Triangulum (t) der Gomphiden deutlich zu erkennen. Seine Rolle als Querverstrebung in dem sonst wabigen Netzmuster gibt gleichzeitig Auskunft über seine Funktion: Wie bei einem Segelflugzeug versteift es den durch den „Gegenwind" beanspruchten Flügel auf Druckfestigkeit. — SMF VI 200. — Aufn. H. MALZ.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

„Fixpunkte" im Flügelgeäder

In dem reichverzweigten Netzgeäder der Flügel kommen an bestimmten Stellen immer wieder dieselben „Fixpunkte" vor. Neben den einzelnen Adern und ihrem jeweiligen Verlauf sind sie von besonderer Bedeutung für die Bestimmung der einzelnen Arten.
Drei solcher „Fixpunkte" sind für die Kennzeichnung auffällig und markant:
1. In der Mitte des Flügelvorderrandes liegt der sogenannte „Knoten" (Nodus), leicht erkennbar, weil er eine Gelenkstelle bezeichnet, an welcher der Vorderrand deutlich etwas eingebuchtet ist. Der Nodus verbindet und versteift mehrere dicht hintereinanderliegende Längsadern und gestattet außerdem ein Nachgeben der äußeren Flügelhälfte bei zu starker Luftbewegung. Diese Gelenkung ist zwar nicht besonders beweglich, wohl aber genügend elastisch. Der Nodus ist auch am fossilen Objekt meist sicher erkennbar (Abb. 19).
2. Am Vorderrand der Flügel, nahe der Flügelspitze, liegt das Flügelrandmal (Pterostigma). Bei den rezenten Libellen fällt es leicht auf durch seine andersartige Färbung gegenüber dem übrigen Flügelteil. Aber auch seine jeweilige Größe und Form sind mit ein Kennzeichen für die einzelnen Arten. Im Gegensatz zu der hauchdünnen, hyalinen Flügelmembran ist das Pterostigma stets stärker sklerotisiert, opak und rundum von verdickten Adern umschlossen. Es läßt sich dadurch sehr gut als zusätzliche Versteifung gegen die aerodynamische Beanspruchung an diesem exponierten Flügelteil verstehen.
Abgesehen von den „Sekundär"-Farben, die Eisen- oder Manganoxid am Netzgeäder fossiler Libellen hervorrufen können, lassen sich ursprüngliche Farbtönungen am Fossilmaterial nicht erkennen. Aber Form und verdickte Aderumrandung des Pterostigma können mitunter sehr deutlich hervortreten (Abb. 19).
3. Der dritte „Fixpunkt" ist ein besonderes Kennzeichen der Anisopteren, sowohl der rezenten als auch der fossilen. Bei ihnen ist nahe der Flügelbasis das sogenannte Flügeldreieck (Triangulum) ausgebildet, dessen Bedeutung und Funktion sich ebenfalls aus der aerodynamischen Beanspruchung der breiten „Windmühlenflügel" erklären läßt. Form und Größe des Triangulums sind außerdem eine wichtige Hilfe bei der Bestimmung rezenter Anisopteren, können aber gleichermaßen, gute Erhaltung vorausgesetzt (Abb. 17, 18), auch zur Kennzeichnung fossiler Großlibellen herangezogen werden.
Das Triangulum wird besonders deshalb zu einem wertvollen Bestimmungsmerkmal für fossile Anisopteren, weil es in den beiden anderen Gruppen, den Anisozygopteren und den Zygopteren, in dieser beson-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 19. *Aeschnogomphus intermedius* (HAGEN 1848), [Odonata, Anisoptera, Gomphidae]. – Mit 15 cm Körperlänge und 21 cm Flügelspannweite stellt diese Art den größten Vertreter fossiler Großlibellen aus dem Solnhofener Plattenkalk. Ihre maßgetreue Gesamt-Darstellung würde die Spiegelbreite überschreiten, erübrigt sich aber auch durch den spiegelbildlichen Bau der Flügel, deren beide Paare auf der Gesteinsplatte eingeprägt sind. In der Kopfregion ist die Lage und Größe der Augen deutlich an den zwei gestreckt ovalen Eindrücken erkennbar, die durch den Scheitel voneinander getrennt sind. Der langstielige Hinterleib ist bleistiftartig gestreckt und läßt in dem Fossil ein männliches Tier vermuten. Das Geäder der Flügel ist nach Dendriten-Art durch einen sekundären Mineralbelag aus eisenoxidhaltigen Lösungen bis in alle Einzelheiten „nachgezeichnet". Der „Knick" in der Mitte des Flügelvorderrandes bezeichnet die Lage des Nodus (n); die dunklen Stellen in der Nähe der Flügelspitzen kennzeichnen das Pterostigma (p); auf das Triangulum ist in einer Ausschnitt-Vergrößerung hingewiesen (Abb. 18). – X 1; Bayer. Staatslg. München, ASV 38. – Aufn. E. HAUPT.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

deren Form fehlt. Es erweist sich damit einerseits als ein „abgeleitetes", andererseits aber ebensogut als ein „altertümliches" Merkmal, das schon für die Jurazeit das Nebeneinander der drei Großgruppen von Libellen belegt.

Die abgebildeten Libellen aus dem Solnhofener Plattenkalk stammen aus verschiedenen Privat-, Instituts- und Museums-Sammlungen und wurden uns leihweise zur Untersuchung überlassen. Im einzelnen möchten wir dafür den Herren Dr. J. BENEŠ (National-Museum, Prag), F. BERGER (Harthof, Eichstätt), Dr. R. FÖRSTER (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München), H. KRAUSE (Schifferstadt), Dr. TH. KRESS („Museum beim Solnhofer Aktien-Verein", Maxberg) sowie Dr. G. VIOHL („Jura-Museum", Eichstätt) für ihre bereitwillige Unterstützung und ihr freundliches Interesse bestens danken.

[1] Dr. Heinz Malz, Dr. Heinz Schröder, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D - 6000 Frankfurt am Main 1.

Literatur

HANDLIRSCH, A (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. – Text-Bd.: 1430 S., 14 Abb., 10 Tab.; Taf.-Bd.: I–XL, 51 Taf.; Leipzig (W. Engelmann).

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. – 1–436, 143 Abb.; Frankfurt am Main (W. Kramer).

SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. – I–VIII, 1–666, 277 Abb., 36 Taf.; Frankfurt am Main (W. Kramer).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Malz Heinz, Schröder Heinz Günter

Artikel/Article: Fossile Libellen - biologisch betrachtet 33-59