

|                           |    |          |                |            |
|---------------------------|----|----------|----------------|------------|
| Mainzer naturwiss. Archiv | 56 | S. 71–86 | 4 Abb., 3 Taf. | Mainz 2019 |
|---------------------------|----|----------|----------------|------------|

**Erster Nachweis von Riesen-Urlibellen  
(Odonoptera: Meganisoptera: Meganeuridae)  
im Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens  
(Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland)**

MARKUS POSCHMANN, ANDRÉ NEL & THOMAS SCHINDLER

### Kurzfassung

Ein Flügelfragment aus Seeablagerungen der Meisenheim-Formation des Unteren Rotliegend (Autunium) bei Obermoschel ist der erste Nachweis von Riesen-Urlibellen für das Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens. Mit einer Flügelspannweite von mindestens 60 Zentimetern war das Tier in etwa so groß wie *Meganeura monyi* aus dem Steфанium von Commentry in Frankreich und ist das derzeit größte in Deutschland nachgewiesene Insekt. Als einen wahrscheinlichen Faktor, der den Riesenwuchs dieser Stammgruppenvertreter der heutigen Libellen erst möglich machte, diskutieren wir den hohen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre im Oberkarbon bis Mittelperm. Die Paläoumwelt des Obermoschel-Sees war durch größere Seen und Flussläufe geprägt und bot den großen Meganeuriden die offenen Flächen, die sie als agile Flugjäger bevorzugten.

### Abstract

**First record of giant griffenflies (Odonoptera: Meganisoptera: Meganeuridae)  
in the Permocarboniferous of the Saar-Nahe Basin (Rhineland-Palatinate, SW-Germany)**

A wing fragment from lake deposits of the Meisenheim Formation (Lower Rotliegend, Autunian) near Obermoschel is the first record of giant griffenflies for the Permo-Carboniferous of the Saar-Nahe Basin. With a reconstructed wing span of at least 60 centimetres the animal was comparable in size to the iconic *Meganeura monyi* from the Stephanian of Commentry/France and is currently the largest known insect from Germany. The increased partial pressure of oxygen in the Upper Carboniferous to mid-Permian is discussed as a possible factor controlling the maximum size of griffenflies. The palaeoenvironment of Lake Obermoschel was characterized by large lakes and fluvial systems that provided the open spaces preferred by meganeurids, which were probably agile hawker predators.

### Key words

Permo-Carboniferous, Rotliegend, Saar-Nahe Basin, giant griffenfly, Odonoptera, Meganeuridae, hawker predators

## 1. Einleitung

Kaum ein Lebewesen steht so beispielhaft für den Riesenwuchs von Organismen im Karbon und Perm wie die Riesen-Urlibellen. Unter dieser Bezeichnung verstehen wir hier paläozoische Stammgruppen-Vertreter der Libellen aus der Ordnung Meganisoptera und Familie Meganeuridae. Diese größten flugfähigen Insekten der Erdgeschichte unterscheiden sich von den modernen Libellen u. a. durch das weniger spezialisierte Flügelgeäder, beispielsweise fehlen ein ausgeprägter Nodus, ein Arculus und ein Pterostigma (z. B. BECHLY 1996, WOOTTON et al. 1998, GRIMALDI & ENGEL 2005). Nahezu jedes Diorama in einschlägigen Museen und die meisten künstlerischen Rekonstruktionen oder Darstellungen der Lebenswelt der oberkarbonischen Steinkohlenwälder zeigt bzw. zeigen solche Insekten mit Flügelspannweiten bis zu einem dreiviertel Meter. Wir berichten in vorliegendem Aufsatz über einen ersten Nachweis fossiler Riesen-Urlibellen aus dem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens. Einerseits handelt es sich dabei leider nur um ein schlecht erhaltenes bruchstückhaftes Fossil, andererseits gehört das Tier, von dem das Flügelfragment stammt, zu den größten bekannten Ur-Libellen und Insekten weltweit (vgl. ZESSIN 2008, 2013).

## 2. Bisherige Nachweise von Riesen-Urlibellen in Deutschland

Eine jüngere, umfassende und kommentierte Liste aller Fundorte von fossilen Libellen in Deutschland hat BECHLY (2015) zusammengestellt. Unter diesen ist die aufgelassene Ziegeleigrube von Hagen-Vorhalle (Nordrhein-Westfalen) die älteste und wohl die bedeutendste, sowohl aufgrund des hohen Alters (Namur B) und des Vorkommens mehrerer Arten als auch wegen der vergleichsweise guten und vollständigen Erhaltung dieser Exemplare (z. B. BRAUCKMANN et al. 1985, 2010, BRAUCKMANN & ZESSIN 1989). So konnten neben anatomischen Einzelheiten sogar Aspekte des Paarungsverhaltens der Urlibellen anhand von Fossilien aus Hagen-Vorhalle rekonstruiert werden (BECHLY et al. 2001).

Zwei Funde von *Bechala sommeri* ILGER & BRAUCKMANN, 2012 von der Fundstelle Küchenberg bei Fröndenberg/Ruhr (Nordrhein-Westfalen) haben ebenfalls ein Namurium-Alter und wurden von NEL et al. (2012) zu den „Protodonaten“ gestellt.

Der Piesberg bei Osnabrück (Niedersachsen) ist für sehr reiche Funde von oberkarbonischen Pflanzen berühmt. Mittlerweile sind von dort auch eine beachtlich hohe Zahl von Libellenflügeln oder Flügelfragmenten mit einem Westfalium D-Alter bekannt geworden (BRAUCKMANN & HERD 2002, ZESSIN 2006, BECHLY 2015).

Aus dem Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens war bislang nur ein einziger Libellenflügel bekannt. Er stammt aus dem Westfalium D der Grube Kohlwald im Saarland. Unter dem Namen *Kohlwaldia kuehni* GUTHÖRL, 1963 beschrieben, wird er in die mit den Meganeuriden nah verwandte Familie Kohlwaldiidae gestellt (GUTHÖRL 1963, CARPENTER 1992, BRAUCKMANN 2007).

Aus dem Stefanium C von Wettin (Sachsen-Anhalt) stammt eine isolierte Flügelscheide einer Meganisopteren-Larve (HANDLIRSCH 1919). Auf einer Steinkohlen-Halde im nahe gelegenen Plötz bei Halle, ebenfalls mit einem Stefanium C-Alter, gelang W. ZESSIN 1981 der aufsehenerregende Fund des größten Libellenflügels, und damit auch des größten Insekts, das bis dahin (s. u.) aus Deutschland bekannt geworden war (ZESSIN 2004). Diese Urlibelle trägt den Namen *Stephanotypus schneideri* ZESSIN, 1983 und die geschätzte Flügelspannweite des Tieres beträgt etwa 45 Zentimeter.

Permische Libellenreste sind in Deutschland außerordentlich selten. Einzig die Meganeuride *Ephemerites rueckerti* GEINITZ, 1865 wurde bislang anhand eines Flügelfragments aus dem älteren Perm, Saxonium (Cisuralium) der Kohlegrube Maxschacht in Stockheim (Bayern) beschrieben.

Eintagsfliegen sind mit Libellen nah verwandt (z. B. KUKALOVÁ-PECK 2009). Hinsichtlich des Vorkommens großwüchsiger Insekten in Deutschland sei hier der Vollständigkeit halber erwähnt, dass im Jahr 1989 Reste einer „Rieseneintagsfliege“ mit einer geschätzten Flügelspannweite von ebenfalls 45 Zenti-

metern im Rotliegend von Cabarz (einem Ortsteil von Tabarz im Thüringer Wald) gefunden wurden (WERNBURG & BRAUNER 2014).

## 3. Material und Methode

Alle Fossilien wurden mit einer digitalen Spiegelreflexkamera (Canon Eos 600D) und einem Makroobjektiv (Canon EF-S 60 mm) in polarisiertem Licht und teils unter Alkoholimmersion fotografiert. Aus mehreren Schichtaufnahmen wurden mit der Software „Combine ZM“ Fotografien mit optimierter Tiefenschärfe errechnet. Eine digitale Bearbeitung und Zusammenstellung zu Tafeln erfolgte in Adobe Photoshop.

## 4. Geologischer Rahmen

Zwischen den saarpfälzischen Ortschaften Obermoschel und Lettweiler wurde beim Bau eines Lagerplatzes und Fundaments für ein Windrad im Jahr 2013 eine 29 Meter

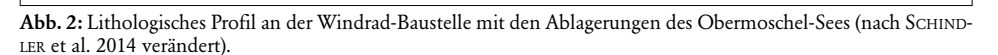
mächtige Abfolge von Sedimenten aufgeschlossen (SCHINDLER et al. 2014). Die fossilführenden Sand-, Silt- und Tonsteine gehören zur Meisenheim-Formation des Rotliegend (informale Einheit M5; BOY et al. 2012). Zum Hangenden geht die überwiegend sandige Abfolge einer ehemaligen Flusslandschaft in ein etwa 2,90 Meter mächtiges Silt- und Tonsteinpaket über, das ein transgressives Seesystem, den sogenannten „Obermoschel-See“, repräsentiert. Die Sedimentgesteine werden von einem intrusiven, andesitischen Sill überlagert, dessen Eindringen die fossilführenden Gesteine kontaktmetamorph überprägt hat (Abb. 1, 2). Die liegende sandig/siltige Wechselfolge lieferte Amphibien- und Arthropodenfährten und lässt sich einer verarmten *Scoyenia*-Ichnofazies zuweisen (vgl. Abb. 2, Taf. 1C). Die eigentlichen Seeablagerungen waren Ziel zweier Grabungen der GDKE/Direktion Landesarchäologie in den Jahren 2013 und 2014. Diese förderten eine reiche Amphibienfauna in Assoziation mit wenigen Pflanzen und Arthropoden zutage (für weitere Einzelheiten zur Fossilführung im

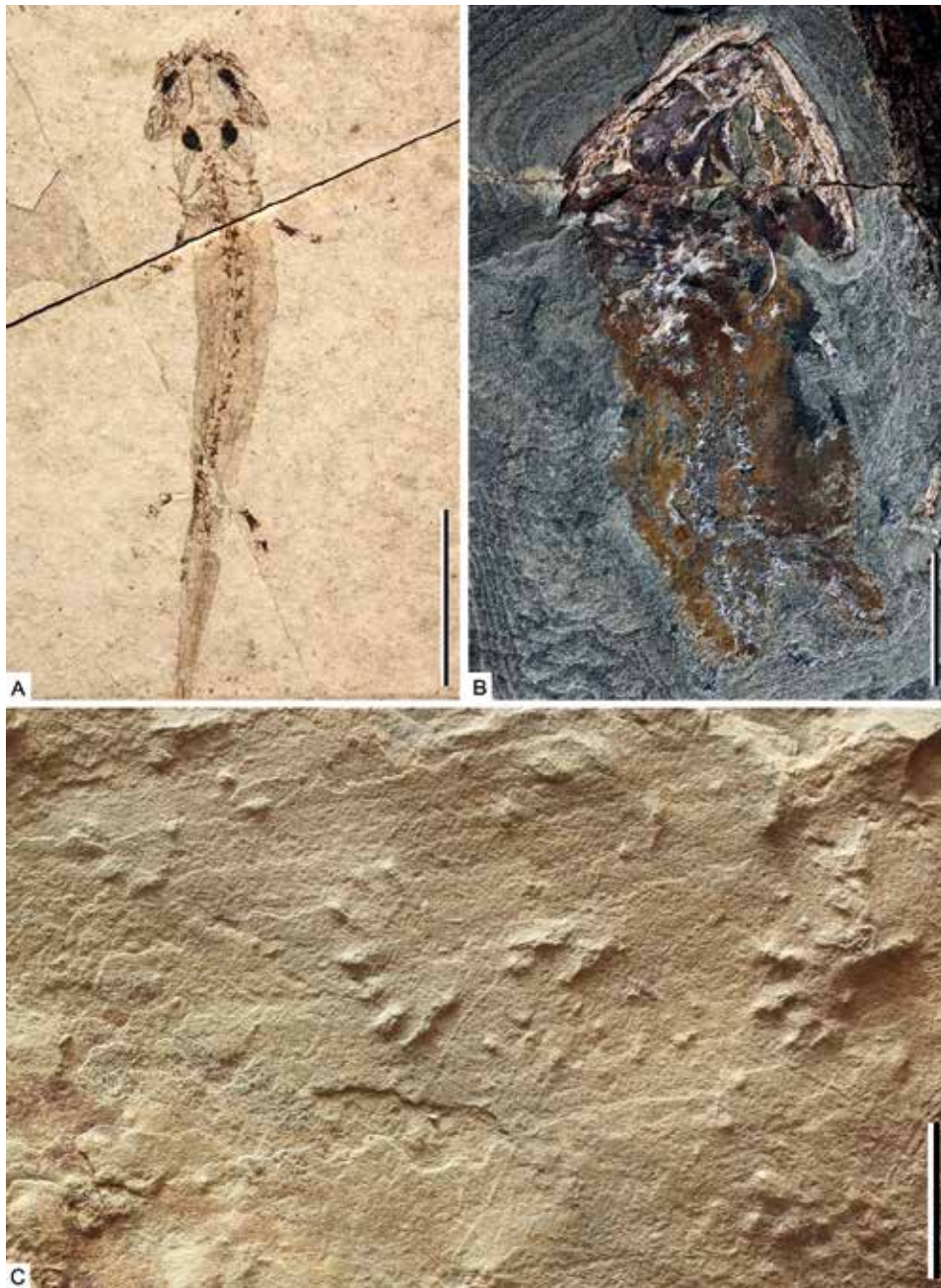


Abb. 1: Die Aufschlussituation an der Windrad-Baustelle auf der Höhe zwischen Obermoschel und Lettweiler im Jahr 2013. Die Balken markieren jeweils unterschiedliche Fazies: Eine siltig/sandige Wechselfolge – fluviale Ablagerungen auf Überflutungsflächen (links), laminierte Ton- und Siltsteine, die Sedimente des eigentlichen Obermoschel-Sees (mittig) und den überlagernden, intrusiven Andesit (rechts).

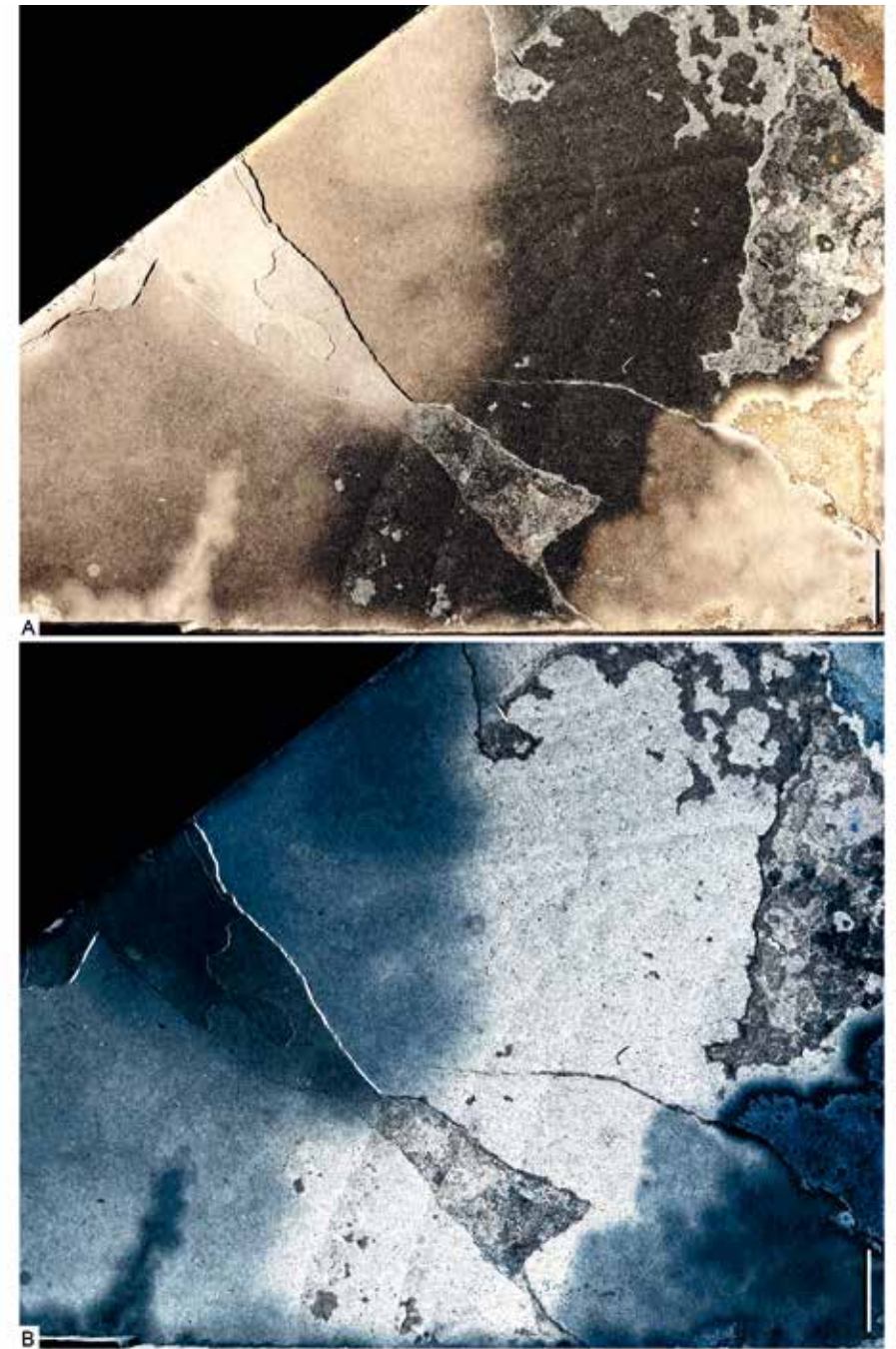
toptera: Meganisoptera) gehört und aus dem Bereich am Übergang vom basalen zum zweiten Viertel des Flügels stammt. Hier, im Bereich der CuP-Äste, vielleicht auch etwas weiter zur Flügelmitte hin, war die Breite des Flügels am größten (vgl. z. B. BRONGNIART 1893, GRIMALDI & ENGEL 2005, NEL et al. 2009) und die Gesamtlänge des Flügels kann im Vergleich mit vollständiger erhaltenen Meganeuriden-Flügeln einigermaßen gut abgeschätzt werden. Die erhaltene(!) Breite des Flügels beträgt etwa 85 Millimeter, wobei die Vorderkante des Flügels (der vor Ra gelegene Bereich) nicht überliefert ist, d. h. der Flügel war also mindestens 90 Millimeter breit. Je nachdem welche Flügel bzw. welche Rekonstruktion man zugrunde legt, entspricht eine Flügelbreite von 90 Millimetern einer Länge des vollständigen Flügels von rund 30 Zentimetern, unter Annahme eines relativ schlanken Flügels sogar bis zu 50 Zentimetern. Für die Flügel von *Meganeura monyi* (BRONGNIART, 1884) gibt BRONGNIART (1893) „vier oder sogar sechsmal länger als breit“ an, wobei im Hinterflügel das Analfeld etwas stärker ausgebildet sei als im Vorderflügel. Seine Rekonstruktion von *Meganeura monyi* (BRONGNIART 1893, Taf. XLIII) zeigt Flügel mit einem L/B-Verhältnis von 4 für den Vorderflügel und 3,2 für den Hinterflügel, wobei Rekonstruktionen anderer Riesen-Urlibellen meist schlankere Flügel aufweisen. Beispielsweise rekonstruiert CARPENTER (1947) für einen *Meganeuropsis*-Flügel mit einer Breite von 50 Millimetern eine vollständige Länge von 305 Millimetern, was einem Verhältnis von ungefähr 1:6 entspricht. PROKOP & NEL (2010) schätzen das Verhältnis von Flügellänge zu Flügelbreite für *Bohemiatupus* auf etwa 5,3 bzw. 5,2 für den Hinterflügel. Für den recht vollständig erhaltenen Vorderflügel von *Stephanotypus schneideri* beträgt dieses Verhältnis ebenfalls etwa 5,4 (ZESSIN 1983). GRIMALDI & ENGEL (2005) bilden ziemlich vollständig erhaltene Flügel der unterpermischen Arten *Megatypus schucherti* TILLYARD, 1925 und *Tupus gracilis* (CARPENTER, 1947) ab. Diese haben ein ungefähres Längen/Breitenverhältnis von 4 bzw. 5,8. Gehen wir davon aus, dass der Flügel von Obermoschel relativ breit und gedrunken war,

Überliefert sind Teile der Hauptadern des Flügels, aber auch die netzartig angeordneten Zellen des Zwischengeädres sind stellenweise zu erkennen, allerdings so schlecht, dass dieses kaum vollständiger zu rekonstruieren ist (vgl. Taf. 2A, B). Anhand des Aderverlaufs (Abb. 3) lässt sich immerhin feststellen, dass das erhaltene Flügelfragment zu einem Stammgruppen-Verehrer der modernen Libellen (Odonata) gehört.





**Tafel 1:** Branchiosaurier aus dem Obermoschel-See der Meisenheim-Formation und Spuren aus der unterlagernden siltig/sandigen Fazies der Überflutungsflächen. A: *Apateon pedestris* VON MEYER mit deutlicher Weichteilerhaltung; PW 2013/5162-LS. Maßstab entspricht 10 mm. B: *Leptorophus raischi* SCHOCH; PW 2014/5156-LS. Maßstab entspricht 10 mm. C: Mäßig erhaltene Fährte (*Batrachichnus salamandroides* (GEINITZ)) eines temnospondylen Amphibs; PWL 2014/5199-LS. Maßstab entspricht 20 mm.



**Tafel 2:** Flügelfragment einer Riesen-Urilibelle aus dem Obermoschel-See der Meisenheim-Formation (Schicht 14 B in Abb. 2); PE 2019/5000-LSa. A: Fotografie in polarisiertem Licht. B: Dieselbe Aufnahme mit „selektiver Farbkorrektur“ und „Umkehren“ in Adobe Photoshop manipuliert. Die Maßstäbe entsprechen 10 mm.

wie der Hinterflügel von *Meganeura monyi* ( $L/B = 3,2$ ), dann war er mindestens 29 Zentimeter lang. Addiert man einen Abstand der Flügelbasen am Thorax von 1,5 Zentimetern, ergibt sich eine Flügelspannweite von 59 Zentimetern. Legen wir der Berechnung die Gestalt eines schlankeren Flügels zugrunde, mit Proportionen wie für den Hinterflügel von *Bohemiatupus* ( $L/B = 5,2$ ), beträgt die Flügellänge knapp 47 Zentimeter und die Flügelspannweite etwa 95 Zentimeter – eine nach diesem Vergleich durchaus vertretbare Schätzung. Nur für wenige Taxa der Riesen-Urlibellen wird eine Flügelspannweite von einem halben Meter oder mehr angegeben. Der französische Paläontologe Charles BRONGNIART beschrieb die Insekten aus dem Ober-Karbon von Commentry in Frankreich (BRONGNIART 1893) und entdeckte die ersten Riesen-Urlibellen: *Meganeura monyi* war das größte damals bekannte Insekt mit einer Flügel-

spannweite von 66 Zentimetern nach MÜLLER (1978). Dieser Rekord wurde erst 50 Jahre später durch die Entdeckung der vielleicht noch etwas größeren Gattung *Meganeuropsis* eingestellt. Das größte bekannte Insekt wäre demnach *Meganeuropsis permiana* CARPENTER, 1939 aus dem frühen Perm von Elmo, Kansas und Midco, Oklahoma (CARPENTER 1939, 1947, GRIMALDI & ENGEL 2005). Die Flügelspannweite dieser Art betrug bis zu 71 (RASNITSYN & PRITYKINA 2002) oder sogar 75 Zentimetern (MÜLLER 1978, ZESSIN 2008). Für die Gattung *Bohemiatupus* PROKOP & NEL, 2010 aus dem Westfalium B-C von Radnice in Tschechien, gibt ZESSIN (2013) eine Flügelspannweite von 52 Zentimetern an. Die oberkarbonische *Shenzhousia qilianshanensis* ZHANG et al., 2006 aus China erreichte eine Flügelspannweite von 40-50 Zentimetern (ZHANG et al. 2006). Auch wenn wir von einer „konservativen“ Schätzung von rund 60 Zentimetern Flügel-

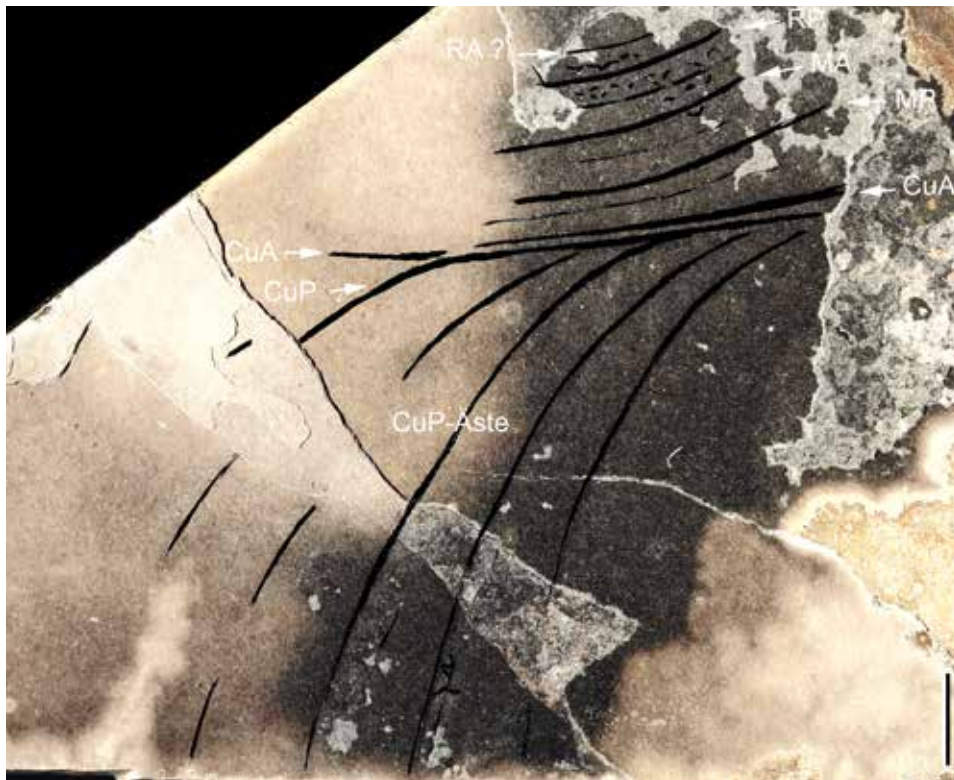


Abb. 3: Digitale Nachzeichnung und Interpretation der Flügeladerung. Der Maßstab entspricht 10 mm.

spannweite ausgehen, repräsentiert das Fossil von Obermoschel zusammen mit Vertretern der Gattungen *Meganeuropsis* und *Meganeura* einen der größten Stammgruppenvertreter der Libellen und gleichzeitig eines der größten bekannten Insekten überhaupt. Im Hinblick auf die systematische Zuordnung gehen wir davon aus, dass es sich, wie bei allen bislang bekannt gewordenen sehr großen Ur-libellen, um einen Angehörigen der Familie Meganeuridae handelt. Näher kann das Fossil wegen der unzulänglichen und bruchstückhaften Erhaltung nicht bestimmt werden.

## 6. Sauerstoff und Riesenwuchs

Gigantismus ist kein Phänomen das auf die Zeit des späteren Paläozoikums beschränkt ist. Ein prominentes Beispiel sind riesenwüchsige Seeskorpione (Eurypterida), wie sie auch aus dem Unterdevon der Eifel nachgewiesen sind (BRADY et al. 2008). Im Allgemeinen können die Faktoren, die einen solchen Riesenwuchs begünstigten, vielfältig sein und lassen sich für ein konkretes Beispiel meist kaum nachvollziehen (z. B. DUNLOP 1995). Räuber/Beute-Beziehungen, Symbiosen (man denke an die riesenwüchsige Muschel *Tridacna*, die in Symbiose mit fotosynthetisch aktiven Algen lebt) oder Konkurrenz um Ressourcen können dabei eine Rolle spielen. Gigantismus im Permokarbon wird oft mit einer Zunahme des Sauerstoffgehaltes in der Atmosphäre in Verbindung gebracht (GRAHAM et al. 1995, GANS et al. 1999, BERNER et al. 2007). Er lässt sich in stammesgeschichtlich ganz unterschiedlichen Abstammungslinien innerhalb der Gliederfüßer, z. B. Skorpionen, Myriapoden und verschiedenen Insektenordnungen (Palaeodictyopteren, Eintagsfliegen, Ur-Libellen; DUDLEY 1998, HARRISON et al. 2010, CLAPHAM & KARR 2012), aber auch bei anderen Wirbellosen (GRAHAM et al. 1995) und Wirbeltieren (MCKINNEY 1990) beobachten. Vor allem zwei verbreitete Modelle rekonstruieren die Paläo-Sauerstoffkonzentration der Atmosphäre: Das „Rock-Abundance Modell“ (BERNER et al. 2003) und das „Geocarbsulf Modell“ (BERNER 2006). Das Rock-Abundance Modell steht dabei mit

dem zeitlichen Auftreten sehr großer Gliederfüßer und insbesondere von Riesen-Ur-libellen im Verlauf des Karbon und Perm weit besser in Einklang (SCOTT & GLASSPOOL 2006, MCGHEE 2018). Der Nachweis von Riesen-Ur-libellen korreliert demnach etwas vereinfacht mit einem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre von über 30 % (gegenüber 21 % heute).

Die Sauerstoffversorgung der Insekten über ihr Respirations- bzw. Tracheensystem setzt ihrer Körpergröße ein oberes Limit, was insbesondere für agile Arten mit hohem Energieverbrauch gilt (KAISER et al. 2007, DORRINGTON 2016). Deshalb lässt sich eine Korrelation des Riesenwuchses der Ur-libellen (und anderer Insekten) mit dem stark erhöhten Sauerstoffpartialdruck im Oberkarbon und Unterperm gut erklären, vielleicht besser als mit anderen Faktoren (s. o.), die bislang ins Spiel gebracht wurden (vgl. die Diskussion in MCGHEE 2018). Dagegen beschreiben NEL et al. (2008) große Meganeuriden aus dem mittleren Perm (Guadalupium) von Lodève in Frankreich und lehnen darauf basierend einen kausalen Zusammenhang zwischen Stoffwechsel bzw. Flugvermögen der Meganeuriden und Sauerstoffgehalt der Atmosphäre ab. Sie argumentieren, dass einerseits der Sauerstoffpartialdruck zu dieser Zeit schon stark zurückgegangen war und andererseits die Körpermasse der großen Ur-libellen auch nicht höher war als die der größten rezenten Käfer. Dem könnte man entgegen, dass die Meganeuriden von Lodève die Größe ihrer erdgeschichtlich älteren Verwandten nicht mehr erreichten (Flügelspannweite maximal 43-47 Zentimeter) und dass sich ihr Stoffwechsel mit dem der weit weniger agilen Käfer kaum vergleichen lässt – hier besteht also weiterhin Klärungsbedarf. Noch später im Verlauf der Erdgeschichte lässt sich ein Zusammenhang zwischen maximaler Körpergröße von Insekten und dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre nicht mehr feststellen. Jetzt wirken verstärkt andere Faktoren – etwa Prädationsdruck und/oder Konkurrenz durch flugfähige Wirbeltiere infolge des Erscheinens der Flugsaurier in der Trias und der Vögel beziehungsweise deren Stammgruppenvertreter ab der Unterkreide (OKAJIMA 2008, CLAPHAM & KARR 2012).

## 7. Zur Lebensweise der Riesen-Urilibellen

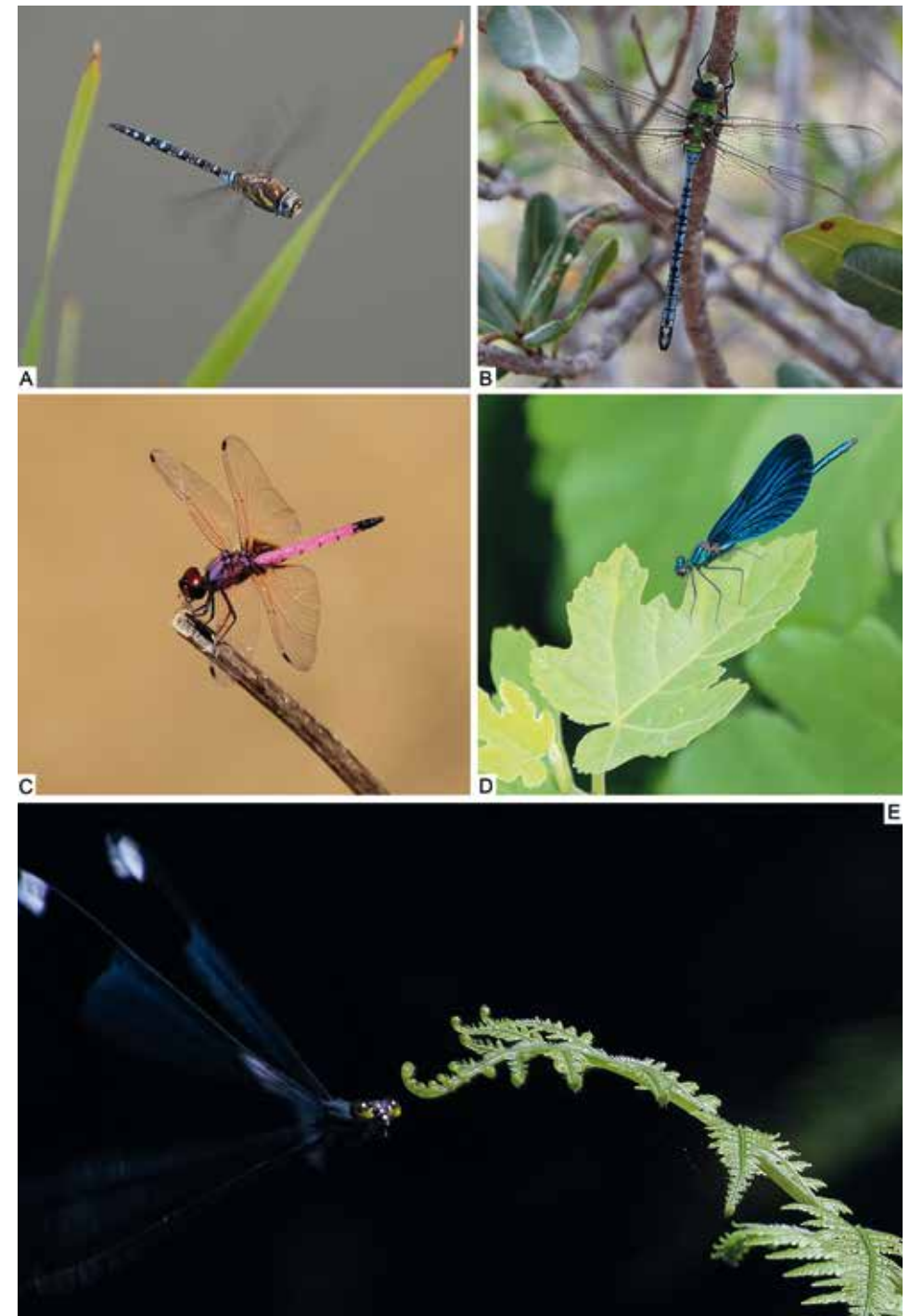
Meist wird angenommen, dass die paläozoischen Riesen-Urilibellen aufgrund ihrer Verwandtschaft mit heutigen Groß- und Kleinlibellen eine ähnliche Lebensweise wie diese besaßen und ein vergleichbares Jagdverhalten an den Tag legten. Aber ist das Verhalten moderner Libellen, also der Kronengruppenvertreter, auf die Riesen-Urilibellen als Stammgruppenvertreter übertragbar? Lassen sich Aspekte des Verhaltens für diese fossilen Formen belegen oder handelt es sich bei solchen Annahmen um reine Spekulation? Neue Aspekte zur Klärung dieser Fragen lieferte eine vor Kurzem durchgeführte Neuuntersuchung eines vergleichsweise gut und vollständig erhaltenen Altfundes einer Riesen-Urilibelle aus dem Stefanium (Gzhelium) von Commeny in Frankreich (NEL et al. 2018). Dieses Exemplar, der Holotyp von *Meganeurites gracilipes* HANDLIRSCH, 1919, zeigt neben den Flügelresten auch Kopf, Thorax, Teile der Beine und den Ansatz des Hinterkörpers. Die Autoren wiesen nach, dass diese Riesen-Urilibelle mit robusten Mandibeln inklusive spitzer „Zähne“ und kräftigen Stacheln an den Extremitäten ausgestattet war – allesamt Anpassungen an eine räuberische Lebensweise. Kurze Antennen mit Flagellum können, wie bei heutigen Libellen, zur Kontrolle des Fluges gedient haben. Auf dem Scheitel waren drei Einzelaugen in gleicher Position angeordnet, wie wir sie bei den Edellibellen (Aeshnidae) finden. Diese dienen den Aeshniden zur Wahrnehmung der Horizontlinie und sind damit wichtig für das Ausbalancieren des Körpers

während schneller Flugmanöver (BERRY et al. 2007). Soweit bekannt waren die Komplexaugen der Meganeuriden (aber nicht aller Urilibellen) sehr groß und berührten sich dorsal (NEL et al. 2018). Diese Augen setzen sich bei heutigen Arten aus jeweils bis zu 30 000 Einzelaugen zusammen und haben ein sehr hohes zeitliches Auflösungsvermögen, sodass Libellen Bewegungen wesentlich besser wahrnehmen können als beispielsweise Menschen – eine Anpassung an die räuberische Lebensweise schnell fliegender Jäger (vgl. Taf. 3), die den Tieren ermöglicht, schon auf größere Distanz eine Beute wahrzunehmen.

Der Thorax der Meganeuriden *Meganeurites* und *Meganeurula* ist schräg gestellt, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei ihren modernen Verwandten. Das führt dazu, dass die Flügelebene gegenüber der Körperlängsachse einen Winkel bildet und deshalb die Beine etwas weiter nach vorne positioniert sind. Dadurch werden das Ergreifen von Beute und deren Manipulation während des Fluges erleichtert. In Zusammenhang mit der Bestachelung der Tibien und Tarsen spricht das für das Vorhandensein eines „Fangkorbes“, ähnlich dem der heutigen Libellen.

Alle diese Merkmale deuten darauf hin, dass auch die Riesen-Urilibellen räuberisch lebten und an ein Jagen aus dem aktiven Flug heraus angepasst waren (BRAUCKMANN & ZESSIN 1989, WOOTTON et al. 1998, NEL et al. 2018). Andererseits fehlt den Flügeln der Riesen-Urilibellen ein ausgeprägter Nodus (WOOTTON et al. 1998), eine Aderverdickung an der Vorderkante der Flügel, die diese verstärkt, als Stoßdämpfer bei Zusammenstößen wirkt und

**Tafel 3:** Heutige Libellen mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. A: Herbst-Mosaikjungfer *Aeshna mixta* LATREILLE (Anisoptera: Aeshnidae), die Art patrouilliert hier in schnellem Flug entlang eines Seeufers und jagt aus dem Flug heraus. Enspel/Westerwald, Deutschland. B: Die in Madagaskar endemische Königslibelle *Anax tumorifer* McLACHLAN (Anisoptera: Aeshnidae) ist ebenfalls ein Flugjäger. Isalo, Madagaskar. C: Violetter Sonnenzeiger *Tritheimis annulata* (BEAUVOIS) vel *T. haematina* (RAMBUR) (Anisoptera: Libellulidae), ein Ansitzjäger; Madagaskar. D: Die Blauflügel-Prachtlibelle *Calopteryx virgo* LINNAEUS (Zygoptera: Calopterygidae) ist ebenfalls ein Ansitzjäger. Krka, Kroatien. E: Die Helikopter-Libelle *Megalopterus coerulatus* (DRURY) (Zygoptera: Pseudostigmatidae) vor einem Farn, an dem sie sich kurz darauf niederlässt. Ihr Flug, bei dem sie alle Flügel unabhängig voneinander bewegt, hat etwas Hypnotisches. Ironischerweise handelt es sich bei dieser „Kleinlibelle“ um die größte bekannte, heutige Libelle mit einer Flügelspannweite von bis zu 19 Zentimetern. Bevorzugte Beute dieser Art sind Seidenspinnen (Nephilidae), die im Flug aus ihrem Netz „gepflückt“ werden; dabei steht die Libelle in einer Art Rüttelflug vor dem Netz, stürzt sich in einer schnellen Bewegung auf die Spinne und beißt ihr den Hinterleib ab, der anschließend verzehrt wird. Karibikküste, Costa Rica. Alle Fotos MP.



den Flügel gegen die aerodynamischen Belastungen beim Flügelabschlag schützt (RAJABI et al. 2017).

Als die größten fliegenden Beutegreifer ihrer Zeit benötigten sie wahrscheinlich offene Räume für eine effektive Jagd (RASNITSYN & PRITYKINA 2002), beispielsweise über Flüssen und entlang der Uferbereiche von Seen. In dicht bewachsenen bzw. bewaldeten Arealen war die Gefahr zu groß, dass sie ihre langen Flügel beschädigten, insbesondere im Hinblick auf den kaum ausgeprägten Nodus im Flügel.

Innerhalb der heutigen Libellen unterscheidet man im Hinblick auf ihr Jagdverhalten zwei große Gruppen – die Flug- und die Ansitzjäger. Erstere (v. a. Edellibellen (Aeshnidae) und Falkenlibellen (Corduliidae)) jagen aus dem aktiven Flug heraus (Taf. 3A, B), während Letztere (die meisten Kleinlibellen (Zygoptera), Flussjungfern (Gomphidae) und Segellibellen (Libellulidae)) ihre Jagden von geeigneten Sitzwarten aus starten und häufig anschließend wieder dorthin zurückkehren (Taf. 3C, D). Entsprechend den unterschiedlichen Jagdstrategien ist der Flugapparat der Kleinlibellen (Taf. 3D, E) für den langsameren Manövrierflug und der Flugapparat der Großlibellen (Anisoptera) für den schnellen Flug optimiert. Die morphologischen Anpassungen der Riesen-Urlibellen lassen darauf schließen, dass sie hinsichtlich ihres Jagdverhaltens den heutigen Flugjägern eher vergleichbar waren als den Ansitzjägern, wenn sie auch dieses Verhalten nicht im gleichen Maße perfektioniert hatten (WOOTTON et al. 1998), wie wir es bei den heutigen Formen beobachten (vgl. z. B. MISCHIATI et al. 2015). Der durch die Sedimente der Meisenheim-Formation repräsentierte Zeitabschnitt wird auch als „unterautunische vorherrschend lakustrine Phase“ bezeichnet (SCHINDLER & UHL 2007). Landschaftsprägend waren

zu dieser Zeit mit ihrem wechselfeuchten Monsunklima und teils hohem Grundwasserstand ausgedehnte und tiefe Seen, die immer wieder Deltaschüttungen erkennen lassen, die von einmündenden Flüssen zeugen. Die Umgebung des Obermoschel-Sees, eine Landschaft mit offenen Wasserflächen, aber auch Sand- und Schlickbänken sowie Schachtelhalm- und Farnbeständen entlang der Uferbereiche und möglicherweise einigen Siegelbäumen und Koniferen im Hinterland (Abb. 4) bot den Riesen-Urlibellen ideale Jagd- und Lebensbedingungen.

## 8. Danksagung

Herzlich danken wir Sabine TREPTOW (Waldesch) für ihre Visualisierung der Paläoumwelt des Obermoschel-Sees in Abb. 4. Zudem danken wir Dr. Carsten RENKER (Mainz) und Sabine TREPTOW für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## 9. Literatur

- BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgädder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. – *Petalura*, Special-Volume 2: 1-402. Böblingen.
- BECHLY, G. (2015): Fossile Libellennachweise aus Deutschland (Odonatoptera). – *Libellula Supplement* 14: 423-464. Mönchengladbach.
- BECHLY, G., BRAUCKMANN, C., ZESSIN, W. & GRÖNING, E. (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). – *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 209-226. Berlin.
- BERNER, R. A. (2006): GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmosphere O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>. – *Geochimica and Cosmochimica Acta* 70: 5653-5664. New York, NY [u. a.].

**Abb. 4:** Künstlerische Interpretation eines möglichen Lebensraums in der Umgebung des Obermoschel-Sees. In der Kühle des Morgens ruht eine Riesen-Urlibelle am Stamm eines Siegelbaumes (*Subsigillaria brardii* (BRONGNIART)), im Schachtelhalmbestand hat sich eine Eintagsfliege niedergelassen – eine potentielle Beute für die Urlibelle. Für temnospondyle Amphibien stellten manche Areale ein ideales Laichgewässer dar. Umsetzung: S. TREPTOW & MP. Foto der Urlibellen-Rekonstruktion aus Wikimedia Commons von YINAN CHEN (File:Gfp-giant-dragonfly-meganeura.jpg; Creative Commons Lizenz CC0 1.0 Universal).



- BERNER, R. A., BEERLING, D. J., DUDLEY, R., ROBINSON, J. M. & WILDMAN, R. A. (2003): Phanerozoic atmospheric oxygen. – *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **31**: 105-134. Palo Alto, CA.
- BERNER, R. A., VANDENBROOKS, J. M. & WARD, P. D. (2007): Oxygen and evolution. – *Science* **316**: 557-558. Washington, DC.
- BERRY, R., VAN KLEEF, J. & STANGE, G. (2007): The mapping of visual space by dragonfly lateral ocelli. – *Journal of Comparative Physiology (A)* **193**: 495-513. Berlin.
- BOY, J. A., HANEKE, J., KOWALCZYK, G., LORENZ, V., SCHINDLER, T., STOLLHOFEN, H. & THUM, H. (2012): Rotliegend im Saar-Nahe-Becken, am Taunus-Südrand und im nördlichen Rheingraben. – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (eds): *Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Part I: Innervariscische Becken. – Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* **61**: 254-377. Stuttgart.
- BRADDY, S. J., POSCHMANN, M. & TETLIE, O.E. (2008): Giant claw reveals the largest ever arthropod. – *Biology Letters* **4**: 106-109. London.
- BRAUCKMANN, C. (2007): Die Insekten im Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens. – 170-196. In: SCHINDLER, T. & HEIDTKE, U. H. J. (eds): *Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. – POLLICHA Sonderveröffentlichung* **10**: 316 S., Bad Dürkheim.
- BRAUCKMANN, C. & HERD, K. J. (2002): Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 1: Palaeoptera. – *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* **28**: 27-69. Osnabrück.
- BRAUCKMANN, C. & ZESSIN, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera. – *Deutsche entomologische Zeitschrift (NF)* **36** (1-3): 177-215. Berlin.
- BRAUCKMANN, C., GRÖNING, E. & ILGER, J.-M. (2010): Von den ältesten Insekten. – *Entomologie heute* **22**: 17-40. Solingen.
- BRAUCKMANN, C., KOCH, L. & KEMPER, M. (1985): Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – *Geologie und Paläontologie in Westfalen* **3**: 1-131, 23 Taf., Münster.
- BRONGNIART, C. (1884): Sur un gigantesque neurorhoptère, provenant des terrains houillers de Commeny (Allier). – *Comptes rendus hebdomadaires de séances de l'Académie des sciences* **98**: 832-833. Paris.
- BRONGNIART, C. (1893): Recherches pour servir à l'Histoire des Insectes Fossiles des Temps Primaire, précédées d'une Étude sur la nervation des Ailes des Insectes. – Thèse présentée à la Faculté des Sciences de Paris 821: 495 pp., 37 pls. Paris.
- CARPENTER, F. M. (1939): The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megaseoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera, and Protopterlaria. – *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **73**: 29-70. Boston, MA.
- CARPENTER, F. M. (1947): Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megaseoptera, Protodonata, and Odonata. – *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **76** (2): 25-54. Boston, MA.
- CARPENTER, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – In: KAESLER, R. L. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4* (vol. 3-4). I-XXII, 655 pp., Geological Society of America, Inc. & University of Kansas Press. Boulder, CO.
- CLAPHAM, M. E. & KARR, J. A. (2012): Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **109**: 10927-10930. Washington, DC.
- DORRINGTON, G. E. (2016): Heavily loaded flight and limits to the maximum size of dragonflies (Anisoptera) and griffenflies (Meganisoptera). – *Lethaia* **49**: 261-274. Los Angeles, CA.
- DUDLEY, R. (1998): Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. – *Journal of Experimental Biology* **201**: 1042-1050. Cambridge.
- DUNLOP, J. A. (1995): Gigantism in arthropods. – *American Tarantula Society* **4**: 145-147. Artesia, NM.
- GANS, C., DUDLEY, R., AGUILAR, N. M. & GRAHAM, J. B. (1999): Late Paleozoic atmospheres and biotic evolution. – *Historical Biology* **13**: 199-219. Amsterdam.
- GEINITZ, H. B. (1865): Über einige seltene Versteinerungen aus der unteren Dyas und der Steinkohlen-Formation. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1865**: 385-394, 2 Taf., Stuttgart.
- GRAHAM, J. B., DUDLEY, R., AGUILAR, N. M. & GANS, C. (1995): Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. – *Nature* **375**: 117-120. London.
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. (2005): *Evolution of the insects*. 755 pp., Cambridge University Press. Cambridge [u. a.].
- GUTHÖRL, P. (1963): Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 14. *Kohlwaldia kühni* n. g. n. sp. (Ins., Protodon.) aus dem Westfal D des Saarkarbons mit einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten palaeozoischen Protodonatenarten. – *Annales Universitatis Saraviensis Scientia* **10** (1/2): 49-56. Saarbrücken.
- HANDLIRSCH, A. (1919): Revision der palaeozoischen Insekten. – *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* **96**: 511-592. Wien.
- HARRISON, J. F., KAISER, A. & VANDENBROOKS, J. M. (2010): Atmospheric oxygen level and the evolution of insect body size. – *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 1937-1946. London.
- ILGER, J. M. & BRAUCKMANN, C. (2012): First report of Namurian insects (Palaeodictyoptera; Megaseoptera; „basal Neoptera“) from the Küchenberg near Fröndenberg/Ruhr (Germany). – *Paläontologische Zeitschrift* **86** (2): 161-175. Berlin.
- KAISER, A., KLOK, J. C., SOCHA, J. J., LEE, W.-K., QUINLAN, M. C. & HARRISON, J. F. (2007): Increase in tracheal investment with beetle size supports hypothesis of oxygen limitation on insect gigantism. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **104**: 13198-13203. Washington, DC.
- KUKALOVÁ-PECK, J. (2009): Carboniferous protodonatoid dragonfly nymphs and the synapomorphies of Odonatoptera and Ephemeroptera (Insecta: Palaeoptera). – *Palaeodiversity* **2**: 169-198. Stuttgart.
- MCGHEE, G. R., JR. (2018): Carboniferous giants and mass extinction. The late Paleozoic Ice Age world. 304 pp., Columbia University Press, New York, NY.
- McKINNEY, M. L. (1990): Trends in body-size evolution. – 75-118. In: McNAMARA, K. J. (ed.): *Evolutionary Trends*. University of Arizona Press. Tucson, AZ.
- MISCHIATI, M., LIN, H., HEROLD, P., IMLER, E., OLBERG, A. & LEONARDO, A. (2015): Internal models direct dragonfly interception steering. – *Nature* **517**: 333-338. London.
- MÜLLER, A. H. (1978): *Lehrbuch der Paläozoologie. Band 2, Teil 3: Arthropoda 2 – Hemichordata*. 748 S., Gustav Fischer Verlag. Jena.
- NEL, A., FLECK, G., GARROUSTE, R. & GAND, G. (2008): The Odonatoptera of the Late Permian Lodève Basin (Insecta). – *Journal of Iberian Geology* **34** (1): 115-122. Madrid.
- NEL, A., FLECK, G., GARROUSTE, R., GAND, G., LAPEYRIE, J., BYBEE, S. M. & PROKOP, J. (2009): Revision of Permian-Carboniferous griffenflies (Insecta: Odonatoptera: Meganisoptera) based upon new species and redescription of selected poorly known taxa from Eurasia. – *Palaeontographica Abteilung A* **289** (4-6): 89-121. Stuttgart.
- NEL, A., ILGER, J.-M., BRAUCKMANN, C. & PROKOP, J. (2012): *Bechala sommeri* Ilger & Brauckmann, 2012 enlightens the Namurian griffenfly diversity (Insecta: Odonatoptera: Bechaliidae). – *Insect Systematics & Evolution* **43**: 161-169. Leiden.
- NEL, A., PROKOP, J., PECHAROVÁ, M., ENGEL, M. S. & GARROUSTE, R. (2018): Palaeozoic giant dragonflies were hawker predators. – *Scientific Reports* **8**: 12141. DOI:10.1038/s41598-018-30629-w.
- OKAJIMA, R. (2008): The controlling factors limiting maximum body size of insects. – *Lethaia* **41**: 423-429. Los Angeles, CA.
- PROKOP, J. & NEL, A. (2010): New griffenfly, *Bohemiatopus elegans* from the Late Carboniferous of western Bohemia in the Czech Republic (Odonatoptera: Meganisoptera: Meganeuridae). – *Annales de la Société entomologique de France (N. S.)* **46** (1-2): 183-188. Paris.
- RAJABI, H., GHOROUBI, N., STAMM, K., APPEL, S. & GORB, S. N. (2017): Dragonfly wing nodus: A one-way hinge contributing to the asymmetric wing deformation. – *Acta Biomaterialia* **60**: 330-338. Amsterdam [u. a.].
- RASNITSYN, A. P. & PRITYKINA, L. N. (2002): Superorder Libellulidea Laicharting, 1781. Order Odonata Fabricius, 1792. The dragonflies. – 97-104. In: RASNITSYN, A. P. & QUICKE, D. L. J. (eds): *History of insects*. Xii+515 pp., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- SCHINDLER, T. & UHL, D. (2007): Zeitliche Entwicklung der Landschaft und der Lebewelt. – 304-308. In: SCHINDLER, T. & HEIDTKE, U. H. J. (Hrsg.): *Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. – POLLICHA Sonderveröffentlichung* **10**: 316 S., Bad Dürkheim.
- SCHINDLER, T., POSCHMANN, M., SCHOCH, R. R., UHL, D. & VOIGT, S. (2014): Lower Permian amphibians from the construction pit of a German wind power station: ecological and biogeographical inferences. – *Permophiles* **59**: 20-23. Calgary.
- SCHOCH, R. R. (2014): First evidence of the branchiosaurid temnospondyl *Leptorophus* in the Early Permian of the Saar-Nahe Basin (SW Germany). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **272**: 225-236. Stuttgart.
- SCOTT, A. C. & GLASSPOOL, I. J. (2006): The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 10861-10865. Washington, DC.
- TILLYARD, R. J. (1925): *Kansas Permian insects. Part V. The orders Protodonata and Odonata*. – *American Journal of Science (series 5)* **10**: 41-73. New Haven, CT.
- WERNBURG, R. (2017): Earliest 'nursery ground' of temnospondyl amphibians in the Permian. – *Semana* **32**: 3-42. Schleusingen.
- WERNBURG, R. & BRAUNER, S. (2014): Der 'fliegende Branchiosaurier' – eine Eintagsfliege? – *Paläontologie, Stratigraphie, Fazies* (22), Freiburger Forschungshefte **C 548**: 61-69. Freiberg.
- WOOTTON, R. J., KUKALOVÁ-PECK, J., NEWMAN, J. S. & MUZÓN, J. (1998): Smart engineering in the mid-Carboniferous: how well could Paleozoic dragonflies fly? – *Science* **282**: 749-751. Washington, DC.
- ZESSIN, W. (1983): Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Familie Meganeuridae (Odonata) unter Einbeziehung eines Neufundes aus dem Stefan C der Halleschen Mulde (DDR). – *Freiberger Forschungshefte, C* **384**: 58-76, 5 Taf., Freiberg.
- ZESSIN, W. (2004): Wie ich die Urlibelle *Stephanotypus schneideri* fand. – *Virgo* **7** (1): 12-19. Schwerin.
- ZESSIN, W. (2006): Zwei neue Insektenreste (Megaseoptera, Odonatoptera) aus dem Westfalium D (Oberkarbon) des Piesberges bei Osnabrück, Deutschland. – *Virgo* **9** (1): 37-45. Schwerin.
- ZESSIN, W. (2008): Überblick über die paläozoischen Libellen (Insecta, Odonatoptera). – *Virgo* **11** (1): 5-32. Schwerin.
- ZESSIN, W. (2013): Am Ursprung der Libellen – die letzten 30 Jahre Forschungsgeschichte. – *Virgo* **16** (1): 56-61. Schwerin.
- ZHANG, Z., HONG, Y., LU, L., FANG, X. & JIN, Y. (2006): *Shenzhouia qilianshanensis* gen. et sp. nov. (Protodonata, Meganeuridae), a giant dragonfly from the Upper Carboniferous of China. – *Progress in Natural Science* **16**: 328-330. Beijing.

### **Anschriften der Verfasser**

Markus Poschmann & Dr. Thomas Schindler  
Generaldirektion Kulturelles Erbe RLP  
Direktion Landesarchäologie/Erdgeschichte  
Niederberger Höhe 1  
D-56077 Koblenz  
E-Mails: markus.poschmann@gdke.rlp.de;  
thomas.schindler@gdke.rlp.de

Prof. Dr. André Nel  
Institut de Systématique, Evolution,  
Biodiversité  
ISYEB, UMR 7205, CNRS, MNHN,  
UPMC, EPHE,  
Muséum national d'Histoire naturelle,  
Sorbonne Universités  
57 rue Cuvier, CP 50, Entomologie,  
F-75005, Paris, France  
E-Mail: andre.nel@mnhn.fr

Manuskript eingegangen: 04.02.2019

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mainzer naturwissenschaftliches Archiv](#)

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Poschmann Markus J., Nel André, Schindler Thomas

Artikel/Article: [Erster Nachweis von Riesen-Urlibellen \(Odonatoptera: Meganisoptera: Meganeuridae\) im Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens \(Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland\) 71-86](#)