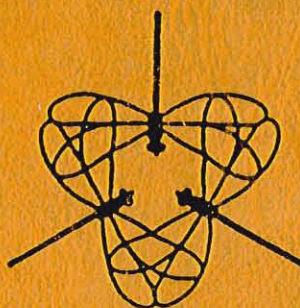


# PETALURA

*SPECIAL-VOLUME 1, 1995*

THE ANNUAL JOURNAL OF THE **SGSPO**  
SPECIALIST GROUP FOR SYSTEMATIC AND PHYLOGENETIC  
ODONATOLOGY, a specialized working group of the **S.I.O.**  
(SOCIETAS INTERNATIONALIS ODONATOLOGICA)

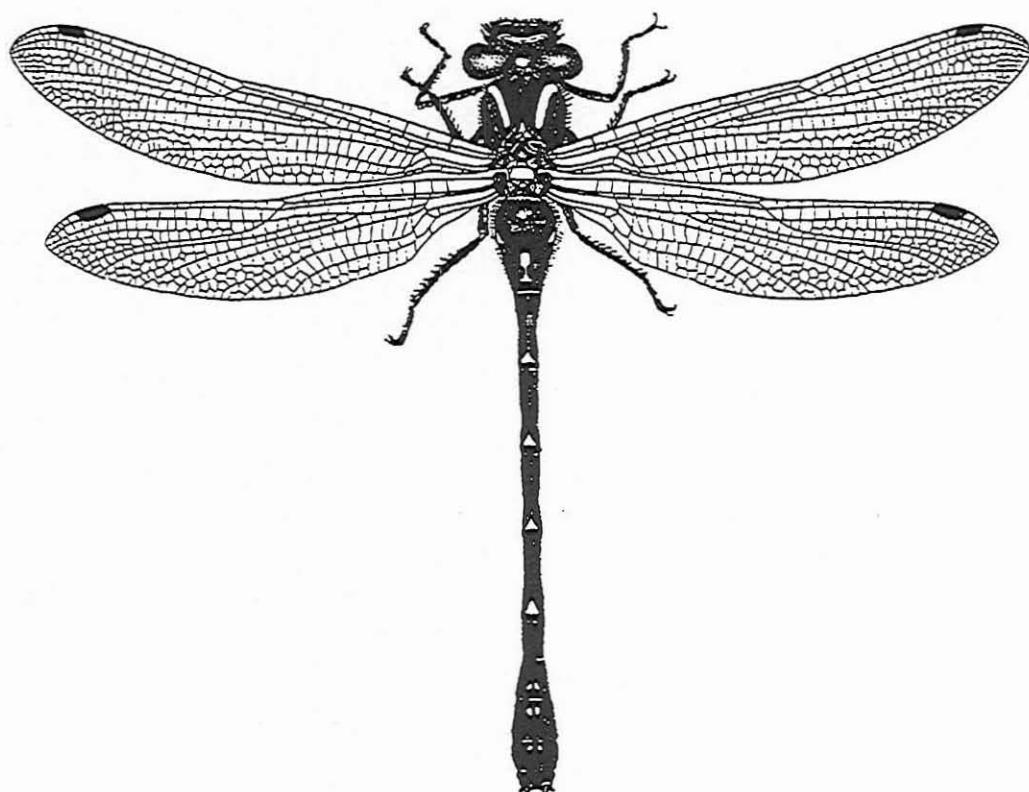


PETALURA		spec.-vol. 1		341 pp.		Januar 27, 1995		Böblingen (FRG)
----------	--	--------------	--	---------	--	-----------------	--	-----------------



**Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der  
rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter  
(Insecta; Pterygota; Odonata)**

**unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik  
und des Grundplanes der \*Odonata**



DIPLOMARBEIT  
der Fakultät für Biologie  
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen  
vorgelegt von

GÜNTER H. P. BECHLY

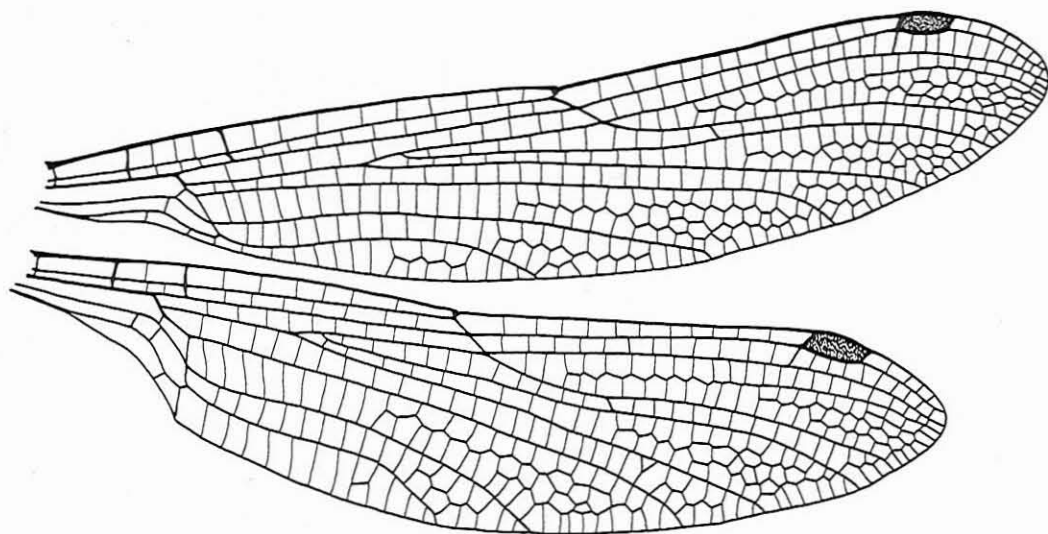
Tübingen, Dezember 1994



**Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der  
rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter  
(Insecta; Pterygota; Odonata)**

**unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik  
und des Grundplanes der \*Odonata**

(341 Seiten, mit 111 Abbildungen und 3 Tabellen)





**meinen Eltern**



# INHALT

1.	<b>Danksagung</b> .....	6
2.	<b>Einführung</b>	
2.1.	Historischer Rückblick .....	7
2.2.	Die Zielsetzung dieser Arbeit .....	12
3.	<b>Material und Methode</b>	
3.1.	Material .....	14
3.2.	Lichtmikroskopie .....	16
3.3.	Rasterelektronenmikroskopie .....	17
3.4.	Homologie-Problematik .....	18
3.5.	Beschreibung von Lagebeziehungen im Flügel .....	22
3.6.	Terminologie .....	24
4.	<b>Ergebnisse:</b>	
4.1.	Beschreibung des Flügelgeäders der Libellen	
4.1.1.	Basalverstrebung .....	25
4.1.2.	Antenodalqueradern .....	26
4.1.3.	Postnodalqueradern und Postsubnodalqueradern .....	33
4.1.4.	Nodus .....	36
4.1.5.	Pterostigma .....	41
4.1.6.	Arculus und Diskoidaladern .....	47
4.1.7.	Costalrand .....	56
4.1.8.	Subcosta .....	58
4.1.9.	Radius .....	59
4.1.10.	Media .....	65
4.1.11.	Cubitus .....	69
4.1.12.	Analıs .....	73
4.1.13.	Jugalis und Flügelhinterrand .....	77
4.1.14.	Interkalaradern .....	79
4.1.15.	Quergeäder .....	85
4.1.16.	Flügelzellen .....	94
4.1.17.	Analschleife und Analdreieck .....	97
4.2.	Beschreibung anderer Flügelmerkmale der Libellen	
4.2.1.	Flügelmembran .....	100
4.2.2.	Dornen und Haare der Flügeladern .....	101
4.2.3.	Membranula und Axillarband .....	121
4.2.4.	Flügelform und Aurikel .....	122
5.	<b>Diskussion:</b>	
5.1.	Definitionen und Erläuterungen der Strukturen .....	127
5.2.	Homologisierung und Benennung der Flügeladern	
5.2.1.	Homologiekriterien für das Flügelgeäder der Insekten .....	151



5.2.2.	Homologiehypothesen für das Flügelgeäder der Libellen .....	154
5.3.	Grundplanrekonstruktionen und Szenarien .....	
5.3.1.	Die Evolution des Insektenflügels .....	184
5.3.2.	Das Flügelgeäder im Grundplan der Pterygota .....	188
5.3.3.	Das Flügelgeäder im Grundplan der Odonata .....	190
5.4.	Die Frage der Monophylie der Zygoptera .....	196
6.	Zusammenfassung .....	201
7.	Literatur .....	203
8.	Anhang .....	
8.1.	Tabellen .....	222
8.2.	Abbildungen .....	253
9.	Englische Zusammenfassung (Abstract) .....	340

Das Titelbild zeigt ein Männchen von *Epiophlebia superstes* (Epiophlebiidae), eine der beiden einzigen rezenten "Anisozygopteren"-Arten, die hinsichtlich ihres Flügelgeäders und auch anderer Merkmale dem Grundplan der Odonata\* recht nahe kommen. Das Flügelgeäder von *Epiophlebia* ist auf dem Innentitel vergrößert abgebildet (beide Abbildungen abgeändert nach ASAHINA, 1954)

## 1. DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Wolfgang Maier (Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen) für die Möglichkeit dieses Thema im Rahmen einer Diplomarbeit zu behandeln, die Zurverfügungstellung eines Arbeitsplatzes, einen Arbeitsvertrag im Sonderforschungsbereich und viele hilfreiche Gespräche sowie nicht zuletzt für die Begutachtung der vorliegenden Arbeit.

Herzlich gedankt sei meinem Betreuer Herrn Dr. Gerhard Mickoleit, der mit zahlreichen Hinweisen und Gesprächen zum Gelingen dieser Arbeit wesentlich beitragen hat und dem ich insbesondere die Heranführung an die Methode der Phylogenetischen Systematik verdanke.

Zu sehr großem Dank verpflichtet bin ich Prof. Dr. Michael Samways (University of Natal, Südafrika), Dr. Rosser Garrison (Azusa, CA, USA), Dr. Sidney Dunkle (Plano, TX, USA), Dr. Enrique González Soriano (U.N.A.M., Mexico) und M.Sc. Rodolfo Novelo-Gutiérrez (Instituto de Ecología, Xalapa, Mexico), Dr. Janira Martins Costa (Universidade Fed. do Rio de Janeiro, Brasilien), M.Sc. Jurg De Marmels (Universidad Central de Venezuela), Dipl.-Biol. Martin Lindeboom (Freiburg) und Dipl.-Biol. Jochen Lempert (Hamburg) für umfangreiches Libellenmaterial; den Herren Dr. Rosser Garrison (Azusa, CA, USA) und Dr. Stephen Brooks (Natural History Museum, London, UK) zudem für die leihweise Überlassung einiger Exemplare sehr seltener Libellentaxa sowie Herrn Dipl.-Biol. Martin Lindeboom für die Möglichkeit einige seiner Sammlungsexemplare mikroskopisch zu untersuchen; - ohne dieses Material wäre diese Arbeit kaum möglich gewesen.

Vielen Dank schulde ich auch den Herren Raymond Andress (London, UK), Dr. André Nel (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris), Dr. Stanislaw Gorb (Schmalhausen Inst. Zool., Kiev, Ukraine), Dipl.-Biol. Martin Lindeboom (Freiburg), Cand.-Biol. Heinrich Lohmann (Freiburg), Dr. Rosser Garrison (Azusa, CA, USA), M.Sc. Pierre Janssens (University of Cape Town, Südafrika) und Dr. Carlos Bonet-Betoret (Valencia, Spanien) für den sehr interessanten Gedankenaustausch bezüglich diversen Fragen der Libellenphylogenetik sowie für Sonderdrucke; Prof. Dr. Bastiaan Kiauta (Präsident der Societas Internationalis Odonatologica, Bilthoven, Niederlande) für Hilfen bei der Beschaffung von Literatur und Libellenmaterial; Dr. Jarmila Kukalova-Peck (Carleton University, Ottawa, Kanada) für persönliche Mitteilungen, zahlreiche Sonderdrucke und die Überlassung von Kopien einiger unveröffentlichter Zeichnungen der Flügelbasis fossiler Odonoptera; Dr. Ward Wheeler (American Museum of Natural History, New York) und Dr. John Trueman (Australian National University, Canberra) für die zur Verfügungstellung ihrer unveröffentlichten Manuskripte; den Herren Prof. Dr. Martin S. Fischer, Dr. Erich Weber, Dr. Frank-Thorsten Krell und insbesondere Dipl.-Biol. Michael Kühnapfel für viele hilfreiche und anregende Diskussionen, vor allem hinsichtlich der Theorie und Praxis der Phylogenetischen Systematik; Prof. Dr. Wolfgang Maier, Dr. Gerhard Mickoleit und den Herren Dr. Frank-Thorsten Krell, Dipl.-Biol. Arnold Staniczek und Dipl.-Biol. Michael Kühnapfel danke ich für das Korrekturlesen meiner Arbeit und letztgenanntem zudem für zahlreiche Ratschläge hinsichtlich der Textgestaltung. Weiterhin gebührt mein Dank Herrn Horst Schoppmann für die Anfertigung der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen, Frau Martina Hohloch für die Anfertigung der photographischen Laborarbeiten und Frau Margret Roser für Zeichenmaterial und Tips hinsichtlich der Erstellung der Abbildungen.

Nicht zuletzt besonders herzlichen Dank an meine Mutter und meinen, inzwischen leider verstorbenen Vater, die mich in jeder Hinsicht unterstützt, gefördert und diese Diplomarbeit finanziert haben und denen diese Arbeit daher gewidmet sei.



## 2. EINFÜHRUNG

### 2.1. HISTORISCHER RÜCKBLICK:

Die Libellen umfassen ca. 5.600 beschriebene fossile und rezente Arten und sind eine der ursprünglichsten und ältesten Ordnungen der geflügelten Insekten. Als "Vater" der Libellenkunde gilt Baron Selys-Longchamps, der in Zusammenarbeit mit Hagen, Brauer, Karsch, MacLachlan und Kirby die systematischen Grundlagen für alle späteren Arbeiten legte (SELYS-LONGCHAMPS, 1853, 1854, 1854-1878, 1858, 1860-1877, 1871-1878, 1883). Seine rein deskriptive Terminologie des Libellenflügelgeäders löste den unbefriedigenden Deutungsversuch von BURMEISTER (1839) und HAGEN (1846) ab, war bis Anfang des 20. Jahrhunderts mehrheitlich in Gebrauch und wurde danach erst durch die Entwicklung stammesgeschichtlich begründeter Systeme obsolet, welche entweder auf Needhams Praetracheations-Theorie basierten (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898; NEEDHAM, 1903, 1951; TILLYARD, 1914-1922; HAMILTON, 1971-1972) oder auf dem von ADOLPH (1879), REDTENBACHER (1886) und LAMEERE (1922) entdeckten Korrugationsprinzip beruhten (TILLYARD, 1925-1938; FRASER, 1938-1957; CARPENTER, 1931-1992; CARLE, 1982; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Die gleichfalls rein deskriptive Terminologie von KIRBY (1889) konnte sich hingegen nicht durchsetzen.

Basierend auf seiner Praetracheations-Theorie machte NEEDHAM (1903) den ersten ernsthaften Versuch, die Merkmale des Flügelgeäders für eine genealogische Untersuchung der Libellen zu verwenden. Er teilte die Libellen ein in Zygoptera (Agrionidae & Calopterygidae) und Anisoptera (Aeschnidae & Libellulidae). Die "Anisozygoptera" klassifizierte er als Calopterygidae, die australische Reliktgattung *Hemiphlebia* als Agrionidae (= Coenagrionidae). Eine sehr ähnliche Klassifikation hatte auch CALVERT (1893) vorgeschlagen, der in der gleichen Publikation zudem die erste umfassendere Darstellung der Morphologie, Anatomie, Biologie und Phylogenie der Libellen erarbeitete.

HANDLIRSCH (1906-1908) listete die seinerzeit bekannten fossilen Libellenarten auf und errichtete die Unterordnung "Anisozygoptera" für eine Reihe jurassischer Libellen und die rezente Gattung *Epiophlebia*, die Handlirsch als zwischen den Zygoptera und Anisoptera vermittelnde Formen ansah. Diese Anisozygoptera betrachtete Handlirsch als älteste und ursprünglichste Gruppe der Odonata (exklusive "Protodonata"!), von der alle rezenten Formen abzuleiten seien (Abb. 2.). Dieser Auffassung schlossen sich später u.a. auch SCHMIDT (1915) und SCHRÖDER (1925) an.

MUNZ (1919) kam bei seiner gründlichen Untersuchung des Flügelgeäders der Zygoptera, unter Anwendung der Geäder-Interpretation nach NEEDHAM (1903), zu dem Resultat, daß die Zygoptera durch sukzessive Reduktion des Geäders aus "Anisozygoptera" entstanden sein müssen. In seinem Stammbaum bilden die "Calopterygoidea" folglich eine paraphyletische Gruppe in Bezug auf die übrigen Zygoptera. Das Fehlen der basalen Begrenzungsader der Diskoidalzelle bei den beiden australischen Gattungen *Chorismagrion* und *Hemiphlebia* sah Munz als abgeleitet und konvergent entstanden an. Auch KENNEDY (1919) vermutete, daß die Zygoptera und Anisoptera auf anisopterenähnliche Vorfahren zurückgehen und unterschiedliche Spezialisationsrichtungen zur Vermeidung neuer Freßfeinde, insbesondere der modernen Vögel, darstellen.

Neben Selys-Longchamps, Calvert und Needham sind Tillyard und Fraser wohl zweifellos die bedeutensten Odonatologen. Das Standardwerk von TILLYARD (1917) über die Biologie der Libellen ist bis heute die einzige derart umfassende Abhandlung dieses Themas geblieben und hat seither kaum an Bedeutung verloren. Der darin wiedergegebene Stammbaum spiegelt die

damaligen Vorstellungen von der Stammesgeschichte der Libellen. Aus heutiger Sicht ungewöhnlich war insbesondere die Annahme, daß die "Anisozygoptera" teils zu den Lestidae und teils zu den Calopterygidae gehören sollten. TILLYARD (1917, 1928c) orientierte sich zwar ebenfalls an der Geäder-Interpretation nach NEEDHAM (1903), hielt aber eine Abstammung aller rezenten Odonata von den permischen "Protozygoptera" für wahrscheinlich (Abb. 2.). Später schloß sich Tillyard der Auffassung von CARPENTER (1931) an, der die "Anisozygoptera" und Anisoptera von den permischen Protanisoptera, die Zygoptera aber von den permischen "Protozygoptera" herleiten wollte (TILLYARD, 1935, 1938) (Abb. 2.). Dieser Meinungswandel Tillyards wurde von FRASER (1957) für unberechtigt gehalten, unter anderem auch wegen der hypothesenimmanenten Notwendigkeit, eine große Anzahl übereinstimmender Merkmale aller rezenten Odonata als Konvergenzen erklären zu müssen. TILLYARD (1925a) und TILLYARD & FRASER (1938-1940) erarbeiteten eine neue Interpretation des Libellenflügelgeäders. Die entsprechende Terminologie setzte sich daraufhin gegenüber der älteren Terminologie von COMSTOCK & NEEDHAM (1898) und NEEDHAM (1903) durch.

Nachdem FRASER (1937, 1938b, 1938c, 1939, 1942b, 1944, 1945, 1948) verschiedenste Aspekte des Flügelgeäders intensiv studiert und Needhams Praetracheations-Theorie widerlegt hatte (FRASER, 1938a), errichtete er, auf der Grundlage von TILLYARD & FRASER (1938-1940), eine neue Klassifikation der Libellen (FRASER, 1954, 1957), welche noch heute fast ausschließlich in Gebrauch ist. Er unterteilte dabei die rezenten Odonata in die Unterordnung Zygoptera, mit den Überfamilien Hemiphlebioidea, Lestinoidea, Coenagrionoidea und "Calopterygoidea", in die Unterordnung "Anisozygoptera", mit den Überfamilien "Tarsophlebioidea" und "Heterophlebioidea" (einschließlich Epiophlebiidae), und in die Unterordnung Anisoptera, mit den Überfamilien "Aeshnoidea", "Cordulegastroidea" und Libelluloidea. Fraser klassifizierte auf der Basis von gemeinsamen Primitivmerkmalen (Sympleiomorphien) und errichtete daher zahlreiche paraphyletische Taxa. Außerdem sind seine Angaben zu den Verwandtschaftsbeziehungen mancher Gruppen vollkommen unvereinbar miteinander, da sie sich gegenseitig widersprechen oder im Widerspruch zu seinem Stammbaum (Abb. 3.) der Libellen stehen (PFAU, 1991: 123-124). Beispielsweise bezeichnete er innerhalb einer einzigen Arbeit die Gattung *Thaumatoneura* einerseits als Bindeglied zwischen den Megapodagrionidae und Pseudostigmatidae (Coenagrionoidea) (FRASER, 1957: 51), andererseits aber als Bindeglied zwischen den "Pseudolestidae" und Amphipterygidae ("Calopterygoidea") (FRASER, 1957: 64). In derselben Publikation klassifizierte Fraser die Gattungen *Hetaerina* und *Mnesarete* als Unterfamilie Hetaerinae der Calopterygidae (FRASER, 1957: 81), in seinem Stammbaum (FRASER, 1957: 1) hingegen als eigene Familie Hetaerinae, welche er nicht einmal als Schwestergruppe der Calopterygidae betrachtete.

ST. QUENTIN (1966-1969) befaßte sich mit evolutionsbiologischen Aspekten des Libellenflügelgeäders und schlug eine neue Terminologie vor (ST. QUENTIN, 1967), die die Namen der nicht umstrittenen Adern beibehielt und alle umstrittenen Adern mit neutralen Bezeichnungen versah. Da diese Terminologie quasi einen Rückfall in eine, zumindest teilweise, rein deskriptive Terminologie darstellte, wurde sie meines Wissens von keinem späteren Autor verwendet, nicht einmal von St. Quentin selbst (vergl. ST. QUENTIN & BEIER, 1968).

Die erste phylogenetisch-systematische Erörterung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Libellen findet sich in Willi Hennigs "Stammesgeschichte der Insekten" (HENNIG, 1969, 1981), wobei sich Hennig aber weitgehend auf eine phylogenetische Interpretation der Arbeiten Frasers beschränkte (Abb. 4.) und dessen Hypothese eines zygopteroiden Flügeltypus im Grundplan der rezenten Libellen übernahm. Von großer Bedeutung ist, daß Hennig erstmals explizit das Problem der möglichen Paraphylie der Zygoptera ansprach, das sich aus Frasers Hypothese



zwangsläufig ergibt. In seinem posthum veröffentlichten Werk (HENNIG, 1986) erwog Hennig allerdings auch die Möglichkeit, daß es sich bei den Zygoptera und den "Anisozygoptera" & Anisoptera jeweils um monophyletische Gruppen handeln könne, die beispielsweise im Bereich der Hinterleibsanhänge alternativ-autapomorphe Merkmalsausprägungen zeigen.

Aufbauend auf den Arbeiten von SCHMIDT (1915) und KENNEDY (1919, 1920) zum sekundären Kopulationsapparat sowie von ST. QUENTIN (1962) zum Ovipositor und von TANNERT (1958) zur Flügelgelenkung, kam PFAU (1971, 1975, 1985, 1986, 1991) nach sorgfältiger Untersuchung dieser Strukturen zu dem Ergebnis (Abb. 7.), daß "Anisozygoptera" und Anisoptera Schwestergruppen sind. Hinsichtlich der Frage der Monophylie oder Paraphylie der Zygoptera kam Pfau jedoch zu keinem Ergebnis. Allerdings entdeckte er die Vergrößerung des vorderen und die Reduktion des hinteren Tergalsklerites im Metathorax als eventuelle Synapomorphien für die "Calopterygoidea" & Coenagrionoidea, unter Ausschluß der Lestinoidea und Hemiphlebioidea. Pfau kritisierte Frasers Klassifikation mittels Sympletiomorphien und äußerte Bedenken gegen die Verwendung von Flügelgeädermerkmalen, da es sehr schwierig sei deren funktionell-adaptiven "Wert" und somit deren Lesrichtung und Konvergenzwahrscheinlichkeit zu ermitteln (PFAU, 1991). Einige seiner eigenen phylogenetischen Schlußfolgerungen, z.B. sein Taxon "Petaluroidea", beruhen jedoch nur auf wenigen Merkmalen, die von Pfau allerdings sehr sorgfältig untersucht wurden. Problematisch ist dabei aber die Tatsache, daß er alle anderen, teilweise deutlich widersprechenden, Merkmale ("conflicting evidence") vollkommen unberücksichtigt gelassen hat und die Lesrichtung seiner wenigen Merkmale oft nur durch "funktionelle Spekulationen" begründet.

HEYMER (1973a, 1973b, 1975a, 1975b) postulierte aufgrund von karyologischen, ethologischen und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen an verschiedenen Vertretern der "Calopterygoidea" einen Stammbaum dieses Taxons, wobei er zu der Schlußfolgerung gelangte, daß die Euphaeidae und Polythoridae Schwestergruppen seien und nicht näher mit den übrigen "Calopterygoidea" verwandt seien. Ungeachtet der methodologischen Schwächen seines typologischen Ansatzes, hat Heymer mit der Oberflächenfeinstruktur des Pterostigmas ein neues Merkmal von beachtlicher phylogenetischer Relevanz entdeckt, welches von NIELSEN (19??) näher untersucht wurde, dessen unveröffentlichte Diplomarbeit (Uni Kopenhagen) mir bislang aber leider nicht zugänglich war. Durchaus plausibel ist auch Heymers Auffassung, daß die Merkmalsverteilung gegen einen zygoteroiden Flügeltypus im Grundplan der rezenten Libellen spricht. Der Libellenstammbaum von HEYMER (1973a) ist aus phylogenetisch-systematischer Sichtweise allerdings irrelevant, da die Gruppen nicht im einzelnen begründet wurden und die Ausführungen Heymers deutlich erkennen lassen, daß er autapomorphe Unterschiede als Indizien gegen eine phylogenetische Verwandtschaft ansah und Sympletiomorphien als Indizien für eine solche Verwandtschaft verwendete.

LINDLEY (1978) gab eine kurze Einführung und Übersicht über die Evolution des Libellenflügelgeäders und dessen unterschiedliche Interpretationen, jedoch ohne eigene Erkenntnisse oder Hypothesen hinzuzufügen.

PRITYKINA (1980, 1981) führte, aufgrund von Untersuchungen an fossilen Libellen, eine neue "evolutionäre Klassifikation" der Odonoptera ein, die sich jedoch nicht durchsetzen konnte und auch in deutlichem Widerspruch zu den fundamentalen Prinzipien der Phylogenetischen Systematik steht. Pritykina war, ohne nähere Begründung, der Auffassung, daß sich Zygoptera und Anisoptera bereits seit dem Karbon getrennt entwickelt hätten, was durch den Fossilbericht aber nicht zu belegen ist. Von erheblicher Bedeutung für die Rekonstruktion der Evolution des Libellenflügelgeäders ist jedoch die, von ihr neu errichtete, Infraordnung Triadophlebiomorpha+. Dieses sehr wahrscheinlich monophyletische Taxon triassischer Libellen aus Kirgisien besaß

deutlich gestielte Flügel mit einem echten Nodus, aber ohne Pterostigma. Als ungerechtfertigt erwies sich Pritykinas Auffassung, daß es sich bei der rezenten "Anisozygotere" *Epiophlebia* um einen hochspezialisierten Vertreter der Anisoptera handle (BECHLY, 1993c, 1993d).

CARLE (1982b) gab einen gründlichen Überblick der geschichtlichen Entwicklung der unterschiedlichen Flügeladerterminologien und schlug, basierend auf den Ergebnissen seiner Dissertation (CARLE, 1982a), u. a. eine neue Homologisierung und Terminologie des Libellenflügelgeäders vor, welche sich jedoch nicht durchsetzen konnte und an Erklärungswert nicht an das System von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) heranreicht. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß Carle als bislang erster und einziger Autor eine Liste ursprünglicher und abgeleiteter Grundplanmerkmale der Odonata erstellte, welche auf einem Außengruppenvergleich mit den Ephemeroptera und "Protodonata" beruht. In diesem Zusammenhang ist allerdings unerfindlich warum Carle, ähnlich wie zuvor schon MUNZ (1919), das Fehlen der basalen Begrenzungsader der Diskoidalzelle nicht als ursprüngliches, sondern als abgeleitetes Merkmal ansah. Sein Stammbaum (Abb. 5.) ist zudem nicht explizit durch Synapomorphien begründet, obwohl sich Carle zur Methodologie der Phylogenetischen Systematik bekannte. Diese z. T. unvollständige Dokumentation macht Carles Ergebnisse in einigen Bereichen nur schwer nachvollziehbar, obgleich CARLE (1986), CARLE & WIGHTON (1990) und CARLE & LOUTON (1994) eine Reihe von potentiellen Synapomorphien erwähnten, die Carles Stammbaum zumindest teilweise begründen könnten.

Eine sehr wichtige Arbeit ist die neue Homologisierung des Flügelgeäders durch RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), welche nur möglich wurde durch die Entdeckung zweier sehr ursprünglicher Stammgruppenvertreter der Libellen aus dem Namurium Argentinens. Der überlegene Erklärungswert dieser neuen Sichtweise des Libellenflügelgeäders ist übrigens vollkommen unabhängig von der Richtigkeit der sonstigen, durchaus umstrittenen (PFAU, 1986; MEIER, 1993), Hypothesen von Dr. Kukalova-Peck, z.B. hinsichtlich des Baues der Extremitäten im Grundplan der Insecta oder der Evolution des Insektenflügels (KUKALOVA-PECK, 1978, 1983, 1991), bzw. auch unabhängig von Kritik an Kukalova-Pecks Vorgehensweise bei der Begründung phylogenetischer Verwandtschaftshypothesen. Die Überzeugungskraft der neuen Interpretation des Libellenflügelgeäders führte zu einer ungewöhnlich hohen Akzeptanz der neuen Terminologie, die in jüngerer Zeit daher zunehmend an Bedeutung gewinnt. Viele der früheren Überlegungen zur Evolution des Libellenflügels (z.B. NEEDHAM, 1903 oder FRASER, 1957), die auf anderen Interpretationen des Flügelgeäders beruhten, sind durch die Arbeit von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) obsolet geworden. Eine Reihe von ergänzenden Hinweisen findet sich bei KUKALOVA-PECK (1991).

TRUEMAN (1991) hat das erste und bislang einzige Kladogramm der Odonata vorgelegt (Abb. 8.), das die meisten wesentlichen Taxa (46) berücksichtigt und auf der kladistischen Analyse einer größeren Anzahl (96) von Flügelgeädermerkmalen beruht. Leider war das mir zugängliche, unveröffentlichte Manuskript (TRUEMAN, 1991) noch etwas unzureichend dokumentiert und die Datenmatrix enthielt zudem eine Reihe von Fehlern und zweifelhaften Lesrichtungsentscheiden. Darüberhinaus sind Trueman einige klassifikatorische Irrtümer unterlaufen, die zu beträchtlichen Mißverständnissen führen können. Beispielsweise hat er die Meganisoptere *Tupus permianus* + als Vertreter der Palaeodictyoptera + eingestuft. In seiner jüngst eingereichten Dissertation (TRUEMAN, 1993), welche mir bedauerlicherweise noch nicht zugänglich war, hat Trueman auch eine neue Interpretation des Verlaufes der Medianader bei den Libellen vorgestellt, welche von allen bisherigen Interpretationen (einschließlich RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984) abweicht (siehe Kapitel 5.2.).

Die ersten phylogenetisch-systematische Untersuchungen zur Verwandtschaft fossiler Odonatoptera wurden von BRAUCKMANN & ZESSIN (1989) für die "Protodonata" + und von ZESSIN (1991) für die Archizygotera + vorgenommen (Abb. 6.). In beiden Arbeiten wurden die

Homologie-Hypothesen von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) zur Interpretation des Flügelgeäders verwendet.

Das Gleiche gilt für die Arbeiten von NEL & HENROTAY (1992) zu den Protomyrmeleontidae+(Archizygoptera+), NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) zu den Aeschniidae+(Anisoptera) und NEL et al. (1993) zu den "Anisozygoptera" (Abb. 9.). NEL & HENROTAY (1992) gelangten allerdings zu einer anderen Homologisierung des Flügelgeäders der Archizygoptera+ als ZESSIN (1991). Die Arbeit von NEL et al. (1993), die zu dem Ergebnis kamen, daß die "Anisozygoptera" paraphyletisch in Hinsicht auf die Anisoptera sind, ist die bisher umfangreichste kladistische Untersuchung innerhalb der Odonata und lieferte wichtige Ergänzungen zu den Homologie-Hypothesen von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984). Allerdings wurde die Schwestergruppe der "Anisozygoptera" & Anisoptera nicht ermittelt, was zur Folge hat, daß die Lesrichtung einiger Flügelgeäder-Merkmale zweifelhaft bleibt.

Neben den Arbeiten von HEYMER (1973b, 1975a) zum Pterostigma und von D'ANDREA & CARFI (1988, 1989, 1994) zur Bedornung der Flügeladern sind die Untersuchungen von NEWMAN (1982), RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) und NEL et al. (1993) die Einzigen, die sich näher mit der Detailmorphologie des Libellenflügelgeäders befaßten. Allerdings wurden in diesen Arbeiten jeweils nur Teilaspekte der Flügelgeädermorphologie berücksichtigt und beispielsweise das Vorkommen von Macrotrichen niemals untersucht oder auch nur erwähnt. Dieser geringen Zahl an vergleichend-morphologischen Untersuchungen steht die Tatsache gegenüber, daß das Flügelgeäder der Libellen einen Strukturreichtum wie das keiner zweiten Insektengruppe besitzt. Weit besser bekannt sind hingegen die funktionellen Aspekte des Libellenflügels.

Unter anderem basierend auf den Arbeiten von NEVILLE (1960), NORBERG (1972, 1975), NEWMAN et al. (1977), SAVAGE & NEWMAN & WONG (1979), CARLE (1982a, 1982b), NEWMAN (1982), AZUMA et al. (1985), SOMPS & LUTTGES (1985), NEWMAN & WOOTTON (1986), PFAU (1986) und RÜPPELL (1989), faßten PFAU (1991) und WOOTTON (1991) den Stand der Erkenntnisse zur Flugmechanik und Funktionsmorphologie des Libellenflugapparates zusammen. Diese und zahlreiche weitere Arbeiten haben zur Folge, daß der Libellenflug, neben dem Vogelflug, das bestuntersuchte und bestverstandene biologische Flugsystem darstellt.



## 2.2. DIE ZIELSETZUNG DIESER ARBEIT:

Nachdem Willi Hennig mit seiner Phylogenetischen Systematik einen Paradigmenwechsel in der systematischen Biologie allgemein und der Entomologie im besonderen herbeigeführt hatte, wurden die meisten Großgruppen der Insecta phylogenetisch überarbeitet und die traditionellen, typologischen Klassifikationen durch konsequent-phylogenetische Systeme abgelöst. Für die Libellen gibt es aber bislang keine einzige phylogenetische Gesamtbearbeitung, die auf möglichst breiter Merkmalsbasis versucht, die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der höheren Libellentaxa aufzuklären. Soweit einzelne Gruppen von verschiedenen Autoren untersucht wurden (z.B. Archizygoptera†, Anisopterenfamilien etc.) sind die Ergebnisse sehr widersprüchlich. Wie bereits erwähnt, basiert das heute mehrheitlich in Gebrauch befindliche System der Libellen noch fast vollständig auf FRASER (1957), der aufgrund von "persistent archaic characters" klassifizierte, also explizit aufgrund von Sympleisiomorphien. Dementsprechend desolat ist die derzeitige Situation der Libellensystematik aus konsequent-phylogenetischer Sichtweise. Dies ist umso erstaunlicher angesichts der Tatsache, daß schon vor nahezu 80 Jahren TILLYARD (1917) zurecht feststellen konnte, daß es sich bei den Libellen um die am gründlichsten untersuchte und am besten bekannte Ordnung der Insecta handelt.

Abgesehen von dem Umstand, daß jede biologisch-systematische Klassifikation auf unserer Kenntnis der Phylogenie der betreffenden Gruppe beruhen sollte, sind gut gesicherte phylogenetische Verwandtschaftshypothesen auch die Voraussetzung für evolutionsbiologische und biogeographische Studien. Selbst im Bereich des Biotop- und Artenschutzes werden phylogenetische Analysen immer wichtiger, da deren Ziele letztlich die Erhaltung einer maximalen Biodiversität sein müssen (FAITH, 1992; VRANA & WHEELER, 1992; *SYSTEMATICS AGENDA 2000*, 1994). Die Tatsache, daß es sich bei den Libellen um eines der ältesten und ursprünglichsten Taxa der Pterygota handelt, macht eine umfassende phylogenetische Kenntnis dieser Gruppe zudem besonders wichtig für unser Verständnis der geflügelten Insekten, welche mehr als 90% aller bekannten Tierarten umfassen.

Diese Diplomarbeit soll u.a. durch die Klärung der folgenden drei Punkte einen Beitrag zur Aufklärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der fossilen und rezenten Libellen leisten:

- 1.) Welche phylogenetisch relevanten Merkmale können der Morphologie des Flügelgeäders der Odonata (bzw. Odonoptera) entnommen werden?
- 2.) Wie sieht das Flügelgeäder im Grundplan der \*Odonata aus?
- 3.) Sind die Zygoptera (Kleinlibellen) eine monophyletische Gruppe oder paraphyletisch in Hinsicht auf die "Anisozygoptera" & Anisoptera?

Zukünftige phylogenetisch-systematische Analysen der Libellen werden großteils auf Flügelgeädermerkmalen basieren müssen, da diese nicht nur traditionell für systematische und phylogenetische Untersuchungen an Libellen die wichtigste Rolle gespielt haben (HEYMER, 1975a), sondern zudem die Mehrzahl der fossilen Libellen nur als Flügelabdrücke erhalten sind. Voraussetzung für eine phylogenetisch-systematische Auswertung der Flügelgeädermerkmale ist jedoch eine Homologisierung des Flügelgeäders der Libellen untereinander und mit den übrigen Pterygota. Da diese Homologien des Libellenflügelgeäders zu den umstrittensten Fragen in der Entomologie überhaupt zählen (CARLE, 1982a; siehe Kapitel 5.2.) und eine Vielzahl unterschiedlichster Terminologien vorgeschlagen wurden, ist das Hauptziel dieser Diplomarbeit die Lösung der offenen Homologieprobleme und Interpretationsschwierigkeiten des Libellenflügelgeäders sowie die Formulierung einer einheitlichen, auf Homologien basierenden Terminologie.

Wichtig war mir außerdem die gründliche vergleichend-morphologische Untersuchung des Flügelgeäders als strukturreiches und komplexes dreidimensionales Organsystem unter Berücksichtigung phylogenetischer und funktioneller Zusammenhänge, da das Libellenflügelgeäder in der Vergangenheit oftmals nur als funktionsloses zweidimensionales Linienmuster betrachtet wurde und durch eine solche ungerechtfertigte Übersimplifizierung eine Vielzahl morphologischer Daten unbeachtet blieben. Aufbauend auf den Ergebnissen dieser Diplomarbeit sollen im Rahmen meiner geplanten Dissertation über 100 Vertreter aller wesentlichen Taxa auf ca. 300 Flügel-Merkmale untersucht werden sowie auch andere morphologische Merkmale, insbesondere larvale und imaginale Kopfmorphologie, berücksichtigt und für eine umfassende kladistische "Total-Evidence"-Analyse der Odonatoptera verwendet werden, welche später u.a. auch durch eine kladistische Analyse von DNA-Sequenzen (z.B. 18S rDNA) ergänzt und überprüft werden sollte. Im Rahmen dieser kladistischen Parsimonie-Analyse werden die hier formulierten Homologiehypothesen zudem überprüft bzw. getestet werden.

### 3. MATERIAL UND METHODE

#### 3.1. MATERIAL:

Bei dem untersuchten Libellenmaterial handelt es sich ausschließlich um luftgetrocknete oder mittels Aceton bzw. Essigether getrocknete Imaginal-Exemplare, teils genadelt und gespannt, überwiegend aber ungenadelt aufbewahrt in sogenannten "Schmetterlingstüchchen". Mit wenigen Ausnahmen befinden sich alle untersuchten Exemplare in meiner privaten Sammlung. Da sämtliche Libellenarten in der BRD unter Naturschutz stehen wurden die mitteleuropäischen Arten ausschließlich in Frankreich gefangen. Von den seltenen neuweltlichen Gattungen *Amphipteryx*, *Thaumatoneura*, *Perilestes*, *Phyllolestes* und *Phenes* wurden mir freundlicherweise Leihexemplare aus der Privatsammlung von Dr. Rosser Garrison (USA) überlassen. Ein weiteres Exemplar der Gattung *Thaumatoneura* erhielt ich vom Natural History Museum in London geliehen. *Platycypha caligata* und *Calopteryx atrata* sowie diverse weitere Arten der Gattung *Calopteryx* konnte ich bei Herrn Dipl.-Biol. Martin Lindeboom (Freiburg) untersuchen. Daten des Flügelgeäders von fossilen Libellen und einigen schwer beschaffbaren rezenten Taxa (*Hemiphlebia*, *Chorismagrion*, *Nubiolestes*, *Lestoidea*, *Coryphagrion*, *Isosticta*, *Calicnemia*, *Pseudolestes*, *Philoganga*, *Diphlebia*, *Caliphaea*, *Epiophlebia*, *Uropetala*, *Austropetalia*, *Neopetalia*, *Chlorogomphus* und *Synthemis*) wurden, soweit dies eben möglich war, den verfügbaren Abbildungen und Beschreibungen in der Literatur entnommen. Die Überprüfung von Merkmalen an Hand von Abbildungen ist zwar unbestritten problematisch, war aber unvermeidlich, da sich z.B. das betreffende Fossilmaterial größtenteils in amerikanischen und russischen Museumsarchiven befindet und mir somit aus Zeit- und Kostengründen nicht zugänglich war. Um Irrtümer aufgrund von Artefakten, Aberrationen und ungenauen oder gar fehlerhaften Abbildungen zu vermeiden, wurde stets versucht mehrere Abbildungen unterschiedlicher Exemplare der betreffenden Taxa heranzuziehen. Relativ unproblematisch war außerdem die Auswertung von guten Fotografien fossiler Flügelabdrücke, da darauf i.d.R. sowohl das Flügelgeäder als auch die "Knitterstruktur" ausgezeichnet zu erkennen sind.

Bei der Auswahl der Arten wurden Vertreter von nahezu allen Taxa berücksichtigt, die in bisherigen Klassifikationen Familienrang erhielten. Bei einigen besonders artenreichen Familien wurden mehrere Arten ausgewählt, und zwar sowohl eher ursprüngliche, als auch stärker abgeleitete Vertreter. Des weiteren wurden eine Reihe von isolierten Gattungen unsicherer Verwandtschaft in die Analyse mit einbezogen. Soweit irgend möglich wurden von jeder der ausgewählten Arten mehrere Exemplare beiderlei Geschlechtes untersucht, mit dem Ziel ausschließlich artkonstante, erbliche Strukturen zu berücksichtigen. Bei allen fossilen Taxa wurden nach Möglichkeit die am besten erhaltenen Vertreter ausgesucht.

Das Flügelgeäder der folgenden Taxa der Odonatoptera wurde analysiert:

(Liste entsprechend der traditionellen Klassifikation, allerdings mit einigen Aktualisierungen; paraphyletische wurden Taxa durch Anführungszeichen, fossile Taxa durch ein nachgestelltes Kreuz gekennzeichnet)

#### "PROTODONATA" †:

"Eugeropteridae" †: *Eugeropterum lunatum* †, *Geropterum arcuatum* †; "Erasipteridae" †: *Erasipteron larischii* †, *Whalleyala bolsoveri* †; Paralogidae †: *Paralogus aeshnoides* †; "Meganeuridae" †: *Namurotypus sippeli* †, *Stephanotypus schneideri* †, *Meganeuropsis americana* †, *Megatypus schucherti* †.

#### PROTANISOPTERA †:

Ditaxineuridae †: *Ditaxineura anomalostigma* †; Permaeschnidae †: *Polytaxineura stanleyi* †.



## TRIADOPHLEBIOMORPHA †:

Piroutetiidae †: *Piroutetia liasina* †; Zygophlebiidae †: *Zygophlebia ramosa* †; Xamenophlebiidae †: *Xamenophlebia ornata* †; Mitophlebiidae †: *Mitophlebia enormis* †; Triadophlebiidae †: *Triadophlebia madygenica* †, *Neritophlebia elegans* †, *Cladophlebia parvula* †, *Paurophlebia lepida* †.

## "PROTOZYGOPTERA" †:

Permepallagidae †: *Permepallage angustissima*; Permolestidae †: *Permolestes gracilis* †; Kennedyidae †: *Kennedyia fraseri* †; Permagrionidae †: *Permagrion falklandicum* †; Triassolestodeidae †: *Triassolestodes asiaticus* †; Batkeniidae †: *Batkenia pusilla* †.

## ARCHIZYGOPTERA †:

Protomyrmeleontidae †: *Terskeja paula* †, *Triassagrion australiense* †, *Protomyrmeleon bascharagensis* †.

## ZYGOPTERA:

Incertae sedis: *Congqingia rhora* † (Congqingiidae †); *Triassolestes epiophlebioides* † (Triassolestidae †).

Hemiphlebioidea: Hemiphlebiidae: *Hemiphlebia mirabilis*.

Lestinoidea: Cretacoenagrionidae †: *Cretacoenagrion allenit*; Chorismagrionidae: *Chorismagrion risi*; Perilestidae: *Nubiolestes diotima*, *Perilestes kahli*; Synlestidae: *Phylolestes ethelae*, *Chlorolestes* (*Euchlorolestes*) *fasciata*, *Chlorolestes* (*Euchlorolestes*) *tesselata*; Megalestidae: *Megalestes major*; Lestidae: *Chalcolestes viridis*, *Archilestes grandis*, *A. latialatus*, *Lestes tikalus*, *L. tematus*, *L. forficula*; Sieblosiidae †: *Oligolestes grandis* †, *Parastenolestes oligocenicus* †.

Coenagrionoidea: "Megapodagrionidae": *Lestoidea conjuncta* (Lestoideinae), *Hypolestes clara* (Hypolestinae), *Megapodagrion* (*Allopodagrion*) *macropus*, *M. venale* (Megapodagrioninae), *Philogenia cassandra*, *Paraphlebia zoe*, *Heteragrion albifrons*, *H. alienum*, *H. bariai*, *H. chrysops*, *H. pemon*, *Oxystigma williamsoni*, *Dimeragrion percubitale* (Argiolestinae); Platystictidae: *Palaemnema clementina*, *P. melanostigma*, *P. domina* (Palaemnematinae); Coryphagrionidae: *Coryphagrion grandis*; Pseudostigmatidae: *Mecistogaster* (*Mecistogaster*) *linearis*, *Mecistogaster* (*Xanthostigma*) *ornata*, *Pseudostigma accedens*, *Micostigma rotundatum*, *Megaloprepus coerulatus*; Protoneuridae: *Neoneura myrthea* (Protoneurinae), *Isosticta banksi* (Isostictinae); Platycnemididae: *Calicnemia eximia* (Calicnemidinae), *Platycnemis acutipennis* (Platycnemidinae); Coenagrionidae: *Enallagma cyathigerum*, *Ischnura elegans* (Ischnurinae), *Pyrrhosoma nymphula*, *Coenagrion puella* (Coenagrioninae).

"Calopterygoidea": Steleopteridae †: *Auliella crucigera* †; Euarchistigmatidae †: *Euarchistigma atrophium* †; Dysagrionidae †: *Phenacolestes mirandus* †; Pseudolestidae: *Pseudolestes mirabilis*; Thaumtoneuridae: *Thaumtoneura inopinata*; Diphlebiidae: *Diphlebia lestoides*; Philogangidae: *Philoganga montana*; Amphipterygidae: *Rimanella arcana*, *Amphipteryx agrioides*; Chlorocyphidae: *Aristocypha fenestrella*, *Platycypha caligata*; Zacallitidae †: *Zacallites balli* †; Euphaeidae: *Litheuphaea carpenteri* †, *Euphaea guerini*; Polythoridae: *Euthore fasciata*, *E. plagiata*, *E. fastigiata meridiana* (Euthorinae), *Chalcopteryx rutilans* und *C. scintillans* (Polythorinae?), *Cora cyane* (Polythorinae); Dictyriidae: *Heliocharis amazona*; Calopterygidae: *Caliphaea confusa* (Caliphaeinae), *Hetaerina caja dominula*, *H. moribunda*, *H. occisa* (Hetaerinae), *Iridictyon myersi*, *I. trebbau*, *Sapho ciliata*, *S. bicolor*, *Umma cincta*, *Calopteryx splendens*, *C. viro meridionalis*, *C. xanthostoma*, *C. haemorrhoidalis*, *Calopteryx atrata* (Calopteryginae).

**"ANISOZYGOPTERA":**

Tarsophlebioidea: Tarsophlebiidae: *Tarsophlebiopsis mayi* t, *Tarsophlebia eximiat* t; Euthemistidae t: *Euthemis cellulata* t.

Epiophlebioidea: Stenophlebiidae: *Stenophlebia latreillei* t; Epiophlebiidae: *Epiophlebia superstes*.

Isophlebioidea t: Oreopteridae t: *Oreopteron asiaticum* t, *Sogdopteron leve* t; Archithemistidae t: *Archithemis liassina* t; Progonophlebiidae t: *Progonophlebia woodwardi* t; Camptophlebiidae t (= Karatawiidae): *Camptophlebia elegans* t, *Shurabiola nana* t, *Xanthohypsa praeclara* t; Selenothemistidae t: *Selenothemis liadis* t; Turanothemistidae t: *Turanothemis nodalis* t; Isophlebiidae t: *Isophlebia aspasia* t, *Anisophlebia helle* t.

Heterophlebioidea t: Myopophlebiidae t: *Paraheterophlebia marcusii* t; Liassophlebiidae t: *Liassophlebia magnifica* t; Heterophlebiidae t: *Heterophlebia buckmani* t.

**ANISOPTERA:**

"Aeshnoidea": Aeschniidae t: *Aeschnidium densum* t, *Iberoaeschnidium conquensii* t; Liassogomphidae t: *Phthitogomphus angulatus* t; Aktassiidae t: *Aktassia magna* t; Cymatophlebiidae: *Libellulum longialata* t; Soniidae: *Sona nectest* t; Petaluridae: *Protolindenia wittei* t, *Phenes raptor*, *Tachopteryx thoreyi*, *Tanypteryx hageni*, *Uropetala carovei*; Austropetaliidae: *Austropetalia patricia*; Aeshnidae: *Aeshna cyanea*, *A. affinis*, *Coryphaeschna viriditas* (Aeshninae, Aeshnini), *Anax imperator* (Aeshninae, Anactini); Gomphidae: *Phyllogomphoides undulatus* (Lindeninae), *Hagenius brevistylus* (Hageniinae), *Onychogomphus uncatus* (Onychogomphinae).

"Cordulegastroidea": Cordulegastriidae: *Zoraena bilineata* (Zoraeninae), *Cordulegaster (Taeniogaster) obliqua*, *C. (Lauragaster) diadema*, *C. (Kalyptogaster) erronea* (Cordulegastriinae); Neopetaliidae: *Neopetalia punctata*; Hemeroscopidae t: *Hemeroscopus baissicus* t; Chlorogomphidae: *Chlorogomphus campioni*.

Libelluloidea: Synthemiidae: *Synthemis eustalacta*; Macromiidae: *Macromia georgina*, *Didymops floridensis*; "Corduliidae": *Oxygastra curtisii* ("Gomphomacromiinae"); Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata*; Libellulidae: *Libellula (Platetrus) depressa*, *Orthetrus cancellatum*, *O. brunneum* (Libellulinae), *Zenithoptera fasciata*, *Diastatops spec.*, *Perithemis lais* (Palpopleurinae), *Sympetrum fonscolombii*, *Erythrodiplax spec.*, *Erythemis spec.* (Sympetrinae), *Trapezostigma (= Tramea) spec.* (Trameinae).

Konserviertes Material einer großen Zahl weiterer Arten rezenter Libellen, insbesondere außereuropäische Zygoptera und zahlreiche Libellulidenarten, wurden zu Vergleichszwecken untersucht. Außerdem wurden als Außengruppe und zu Vergleichszwecken einige Ephemeroptera (*Bojophlebia prokopii*, *Ephemerella danica*), Plecoptera (*Perla spec.*), Orthoptera-Ensifera (*Tettigonia viridissima*), Neuroptera-Planipennia (*Chrysoperla carnea* und *Libelluloides longicornis*) und Mecoptera (*Panorpa meridionalis*) untersucht.

**3.2. LICHTMIKROSKOPIE:**

Die Untersuchung des Flügelgeäders und der übrigen Strukturen des Libellenflügels, wurde mit einem Labor-Stereomikroskop der Firma EUROMEX Typ EH 2 vorgenommen (Vergrößerungen 20\*, 40\*, 60\* und 120\*). Für Zeichnungen kam die systemeigene Prismen-Zeicheneinrichtung MIC 418 zur Anwendung, für Mikrofotografie der Kamera-Adapter MA 150 mit einer Kamera vom Typ CANON T 70 (Film: Ilford XP2 S.W.-Negativfilm).

Eine umfassende mikroskopische Untersuchung der Detailmorphologie (Junktionen, Dornen, Macrotrichen etc.) aller Feinstrukturen des Libellenflügelgeäders wurde bei 120\* Vergrößerung bei den folgenden ausgewählten Taxa vorgenommen: Perilestidae: *Perilestes kahli* (männl.); Synlestidae: *Chlorolestes* (*Euchlorolestes*) *fasciata* (männl.); Lestidae: *Archilestes grandis* (männl.); Chlorocyphidae: *Aristocypha fenestrella* (männl.); Polythoridae: *Euthore plagiata* (weibl.); Euphaeidae: *Euphaea guerini* (männl.); Dicteriadidae: *Heliocharis amazona* (männl.); Calopterygidae: *Hetaerina caja dominula* (männl.), *Calopteryx virgo meridionalis* (weibl.); Amphipterygidae: *Amphipteryx agrioides* (männl.), *Rimanella arcana* (weibl.); Thaumatoneturidae: *Thaumatonetura inopinata* (weibl.); "Megapodagrionidae": *Hypolestes clara* (männl.), *Philogenia cassandra* (männl.), *Oxystigma williamsoni* (männl.); *Megapodagrion* (*Allopodagrion*) *venale* (männl.); Pseudostigmatidae: *Mecistogaster linearis* (männl.); Platystictidae: *Palaemnema clementina* (männl.); Protoneuridae: *Neoneura myrtae* (männl.); Platycnemididae: *Platycnemis acutipennis* (männl.); Coenagrionidae: *Pyrrhosoma nymphula* (weibl.); Petaluridae: *Tachopteryx thoreyi* (männl.); Aeshnidae: *Aeshna cyanea* (männl.); Gomphidae: *Phyllogomphoides undulatus* (männl.); Cordulegastridae: *Cordulegaster* (*Lauragaster*) *diadema* (männl.); Macromiidae: *Didymops floridiensis* (männl.); "Corduliidae": *Oxygastra curtisii* (weibl.); Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata* (männl.); Libellulidae: *Orthetrum brunneum* (männl.), *Perithemis lais* (weibl.).

Ergänzend wurden einzelne Aspekte auch bei zahlreichen weiteren Taxa untersucht (siehe Text). Zwei wichtige Taxa (*Hemiphysalia mirabilis* und *Epiophlebia superstes*) konnten mangels Material in dieser Diplomarbeit leider noch nicht berücksichtigt werden.

### 3.3. RASTERELEKTRONENMIKROSKOPIE:

Zur Untersuchung der Oberflächenfeinstruktur des Pterostigmas wurden die Flügel mit Aceton entfettet und gereinigt; eine besondere Fixierung erfolgte nicht. Nach anschließender staubfreier Lufttrocknung wurden die Flügelapices mit dem Pterostigma mit einer Mikroschere extrahiert und auf selbstklebenden Objektträgern montiert. Die Objekte wurden danach mit 10 nm Gold-Paladium Sputtercoating versehen. Die Untersuchung wurde am Institut für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen mit einem Rasterelektronenmikroskop vom Typ CAMBRIDGE STEREOSCAN 250 MK 2 mit einem Sechsfachträger bei einem Winkel von 45° und einem Arbeitsabstand von 10 mm vorgenommen. Die Aufnahmen erfolgten auf Ilford FP4 S.W.-Negativfilm, i.d.R. bei Vergrößerungen von 100\* und 1.500\*.

Das Pterostigma folgende Spezies wurden rasterelektronenmikroskopisch untersucht: Synlestidae: *Chlorolestes tessellata* (männl.); Lestidae: *Archilestes grandis* (männl.); Chlorocyphidae: *Aristocypha fenestrella* (männl.); Polythoridae: *Euthore fasciata* (weibl.); Euphaeidae: *Euphaea guerini* (männl.); Dicteriadidae: *Heliocharis amazona* (männl.); Calopterygidae: *Calopteryx virgo meridionalis* (weibl.); Amphipterygidae: *Rimanella arcana* (männl.); "Megapodagrionidae": *Philogenia cassandra* (weibl.); Platystictidae: *Palaemnema clementina* (männl.); Pseudostigmatidae: *Mecistogaster linearis* (weibl. und männl.); Protoneuridae: *Neoneura myrtaea* (männl.); Platycnemididae: *Platycnemis acutipennis* (männl.); Coenagrionidae: *Pyrrhosoma nymphula* (weibl.), *Ischnura elegans* (männl.); Aeshnidae: *Aeshna cyanea* (männl.), *Anax imperator* (männl.); Gomphidae: *Phyllogomphoides undulatus* (männl.), *Onychogomphus uncatatus* (männl.); "Corduliidae": *Oxygastra curtisii* (weibl.); Libellulidae: *Erythrodiplax spec.* (weibl.), *Libellula depressa* (männl.).



Aufgrund der Identifizierung vier distinkter Formen von Mikroskulpturen mittels der Rasterelektronenmikroskopie, war es möglich das Vorhandensein eines dieser Strukturtypen bei verschiedenen weiteren Arten lichtmikroskopisch nachzuweisen: Perilestidae: *Perilestes kahli*; Synlestidae: *Phylolestes ethelae*, *Chlorolestes fasciata*; Lestidae: *Archilestes latialatus*, *Lestes forficula*, *L. tikalus*, *L. tenuatus*; Chlorocyphidae: *Platycypha caligata*; Polythoridae: *Euthore fastigiata meridiana*, *E. plagiata*, *Chalcopteryx rutilans*, *C. scintillans*, *Cora cyane*; Calopterygidae: *Hetaerina moribunda*, *H. occisa*, *Sapho ciliata*, *S. bicolor*; Amphipterygidae: *Amphipteryx agrioides*; Thaumtoneuridae: *Thaumtoneura inopinata*; "Megapodagrionidae": *Hypolestes clara*, *Megapodagrion macropus*, *M. venale*, *Paraphlebia zoe*, *Oxystigma williamsoni*, *Dimeragrion percubitale*, *Heteragrion albifrons*, *H. alienum*, *H. bariati*, *H. chrysops*, *H. pemoni*; Platystictidae: *Palaemnema domina*; Coenagrionidae: *Coenagrion puella*; Petaluridae: *Phenes raptor*, *Tachopteryx thoreyi*, *Tanypteryx hageni*; Gomphidae: *Hagenius brevistylus*; Cordulegastriidae: *Cordulegaster (Kalyptogaster) erronea*; Macromiidae: *Macromia georgina*; Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata*; sowie diversen Libellulidae, z.B. *Orthetrum cancellatum* und *Perithemis lais*.

Die Daten einiger wichtiger Taxa (*Devadatta aryoides*, *Epallage fatima*, *Caliphaea confusa* und *Hemiphysalis mirabilis*), die mir leider nicht zur Verfügung standen, wurden aus der Literatur ergänzt (HEYMER, 1975a).

### 3.4. HOMOLOGIE-PROBLEMATIK:

Die vorliegende Untersuchung basiert auf der Methodik der Phylogenetischen Systematik im Sinne von HENNIG (1982) und AX (1984, 1988), allerdings unter Einbeziehung einiger Elemente des sogenannten Transformierten Kladismus ("pattern cladism") (PLATNICK, 1977, 1979, 1982, 1985, 1989, 1993; NELSON & PLATNICK, 1981, 1984, 1991; NELSON, 1978, 1979, 1985, 1989, 1992, 1993; BRADY, 1979, 1982, 1983, 1985; PATTERSON, 1982a, 1982b, 1983, 1988a, 1988b; RIEPPEL, 1983, 1984, 1985, 1988, 1989a, 1989b, 1991, 1992). Im Gegensatz zur Auffassung des Transformierten Kladismus bin ich jedoch der Überzeugung, daß als Grundlage der Biologischen Systematik die Existenz einer, auf Evolution basierenden, hierarchischen Ordnung der Organismen axiomatisch vorausgesetzt werden muß.

Die Lesrichtung der Merkmale wurde, soweit möglich, mittels der indirekten Methode des Außengruppenvergleiches (WATROUS & WHEELER, 1981) ermittelt, die auf dem Parsimonie-Prinzip basiert (RIEPEL, 1988, 1989b). Eine generelle Bevorzugung der ontogenetischen Polarisationskriterien, die von manchen "Pattern-Kladisten" nachdrücklich empfohlen wurde (NELSON, 1978b, 1985; PATTERSON, 1982b, 1983), da sie eine direkte Polarisation ermöglichen, ist zumindest bei Insekten nicht unbedingt praktikabel, da die Ontogenese nur in Ausnahmefällen hinreichend bekannt ist, manche Strukturen (z.B. Flügelgeäder) kaum eine beobachtbare ontogenetische Transformation durchlaufen und zudem caenogenetische Larvaladaptation die Interpretation dieser Polarisationskriterien erschweren können. Die Feststellung, daß es sich beim Außengruppenvergleich um eine Parsimonie-Entscheidung handelt, sei an folgendem Beispiel kurz erläutert (Abb. 1. Fall 1): Von den drei zu untersuchenden Taxa a, b und c, seien b und c durch zahlreiche und/oder komplexe Synapomorphien als "sicheres" Monophylum ausgewiesen. Das Merkmal x liegt bei den Taxa a und b in der Ausprägung 0 und bei Taxon c in der Ausprägung 1 vor. Durch Verwendung von Taxon a als Außengruppe ergibt sich, daß die Ausprägung 1 in Taxon c als abgeleitet anzusehen ist und folglich die Monophylie dieses Taxons begründen kann (Interpretation 1). Eine alternative Interpretation wäre jedoch die Annahme einer konvergenten Reduktion von Ausprägung 1 in den Taxa a und b (Interpretation 2). Die Verwerfung dieser

Interpretation kann lediglich damit begründet werden, daß jede Interpretation von Ausprägung 1 als plesiomorph für a&b&c mindestens einen zusätzlichen Evolutionsschritt erfordern würde. Der Außengruppenvergleich läßt sich also auf die Anwendung des Prinzips der sparsamsten Erklärung zurückführen und zwar in Form einer Merkmalsoptimierung auf ein gegebenes Kladogramm, unter Verwendung des Parsimonie-Kriteriums (LUNDBERG, 1972; NELSON & PLATNICK, 1981: 38; FARRIS, 1982: 329; LORENZEN, 1993: 13-14; NIXON & CARPENTER, 1993). An diesem Beispiel ist auch leicht ersichtlich, warum der Außengruppenvergleich voraussetzen muß, daß die Innengruppe monophyletisch ist, da ansonsten keine Entscheidung möglich wäre zwischen den zwei gleichermaßen sparsamen Hypothesen: Monophylie von b&c mit a als Außengruppe oder Monophylie von a&b mit c als Außengruppe (Interpretation 3).

Die Tatsache, daß der Außengruppenvergleich auf einem gegebenen Kladogramm basiert, welches zumindest die Monophylie der Innengruppe spezifiziert, ist kein Widerspruch zur kladistischen Methodik, da keine naturwissenschaftliche Analyse am Punkt Null beginnen kann und dieses Kladogramm jederzeit überprüft und ggf. korrigiert werden kann. Zu beachten ist allerdings die Tatsache, daß die Errechnung eines Kladogrammes mittels computerisierter Parsimoniealgorithmen primär keinen Lesrichtungsentscheid benötigt. Der Algorithmus kann aufgrund unpolarisierter Merkmale einen "unrooted tree" der Innengruppen- und Außengruppentaxa berechnen, dessen Wurzel nachträglich mit der Außengruppe spezifiziert wird (NIXON & CARPENTER, 1993), woraufhin sich durch die parsimone Optimierung der Merkmale auf das erhaltene Kladogramm die Lesrichtung der Merkmale ergibt. Die Polarisierung von Merkmalen und das "rooting" von Kladogrammen sind bei einer kladistischen Analyse daher identische Prozeduren. Die Außengruppenmethode als kladistisches "rooting"-Verfahren ist jedoch zu unterscheiden von der in dieser Arbeit vorgenommenen a-priori-Merkmalpolarisation mittels Außengruppenvergleich, ohne vorausgehende kladistische Parsimonie-Analyse aller Merkmale.

Als Außengruppe für die Odonatoptera ("Protodonata" + & Odonata) wurden die Palaeodictyopteroidea, Ephemeroptera und Plecoptera gewählt; als Außengruppe für die \*Odonata (Kronengruppen-Odonata) wurden die "Non-\*Odonata" (einschließlich Protanisoptera + und Triadophlebiomorpha) gewählt. In beiden Fällen diente also eine paraphyletische Gruppierung als sogenannte komplexe bzw. multiple Außengruppe, da diese Vorgehensweise die Lesrichtungsentscheidungen sicherer macht. Diese erhöhte Sicherheit beruht auf dem Umstand, daß bei Anwendung einer paraphyletischen Außengruppe die alternativen Interpretationen (siehe oben) wesentlich unparsimonier sind als bei Anwendung einer einzelnen, monophyletischen Außengruppe (Abb. 1. Fall 2: Interpretation 1 und 2). Allerdings gilt dies nur, falls aufgrund der Einzigartigkeit des Merkmalszustandes in der Innengruppe oder aufgrund der Komplexität des Merkmals und dessen adaptiver Bedeutung davon ausgegangen werden kann, daß eine Reduktion mit anschließender konvergenter Neuentstehung extrem unwahrscheinlich ist. Ansonsten wäre, vollkommen unabhängig von dem Grad der Paraphylie der Außengruppe, die alternative Interpretation zum Außengruppenvergleich stets nur einen Schritt länger, wodurch eine Erhöhung der Sicherheit des Lesrichtungsentscheides entfallen würde (Fall 2: Interpretation 3).

Die Frage, ob der gemeinsame Besitz eines abgeleiteten Merkmals auf Synapomorphie (also auf Homologie) oder auf Konvergenz, bzw. Parallelismus (also auf Homoplasie) beruht, ist nicht a-priori zu entscheiden, da es keine a-priori-Kriterien zum Erkennen von Homologien gibt (*contra* REMANE, 1989). Die Homologiefrage kann daher nicht vom Einzelmerkmal her entschieden werden (HENNIG, 1984: 310). Homologien werden auf Grund von Ähnlichkeiten hypothesisiert und durch Kongruenz, also mittels Parsimonie, getestet (WILEY, 1975, 1981; PLATNICK, 1977; GAFFNEY, 1979; ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; PATTERSON, 1982b, 1988b; RIEPPEL, 1982, 1988; BRADY, 1985; KLUGE & STRAUSS, 1985; SCHOCH, 1986; BROOKS & MCLENNAN, 1991;

PINNA, 1991; LIPSCOMB, 1992). Die, auf der Feststellung von Ähnlichkeit beruhenden, Homologievermutungen werden als topographische Homologien (RIEPEL, 1980, 1983) oder primäre Homologien (PINNA, 1991) bezeichnet. Diejenigen, welche den Parsimonie-Test (einschließlich Merkmalsoptimierung) erfolgreich überstanden haben, werden als phylogenetische Homologien (RIEPEL, 1980, 1983) oder sekundäre Homologien (PINNA, 1991) bezeichnet, wobei meines Erachtens der Begriff "kladistische Homologie" treffender wäre, zumal der Terminus "phylogenetische Homologie" besser für tatsächliche, evolutionistische Homologie verwendet werden sollte. Diese meines Erachtens wichtige Begriffsdifferenzierung findet sich u. a. auch schon bei LANKESTER (1870), der zwischen Homologie (= topographische Homologie) und Homogenie (= phylogenetische Homologie) unterschied und auch den Begriff Homoplasie prägte. Die sogenannten "Homologiekriterien" von REMANE (1952) oder das "principe des connexions" von GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1830) sind aus kladistischer Sichtweise lediglich als heuristische Prinzipien zur Feststellung topographischer Homologien anzusehen und als solche durchaus von hohem Wert.

Zu beachten ist allerdings der Umstand, daß schon die verbale Formulierung von Merkmalen spezifische Homologisierungen darstellt, die im Rahmen einer simplen Parsimonie-Analyse nicht wieder "enthomologisiert" werden können. Wäre beispielsweise in dieser Arbeit die sogenannte "anal crossing" des Libellenflügelgeäders mit einer normalen Querader homologisiert worden, so könnte keine computerisierte Parsimonie-Analyse von Merkmalen, die auf dieser Hypothese basieren, dazu führen, daß im Ergebnis die "anal crossing" als Rudiment des Cubitus posticus (= CuP-Kreuzung) interpretiert würde. Dies ist nur möglich durch eine erneute Überprüfung der Merkmalshypothesen, auf der Grundlage der erhaltenen phylogenetischen Hypothesen bzw. Kladogramme. Diese Verfahrensweise kann sich gegebenenfalls mehrfach wiederholen und sich sukzessive der "Wahrheit" annähern. Es scheint sich daher meines Erachtens eher um ein iteratives als ein hermeneutisches Verfahren ("wechselseitige Erhellung" sensu Hennig) zu handeln. Innerhalb der vorliegenden Arbeit wurden die Homologiehypothesen mittels einer phylogenetischen Arbeitshypothese (Abb. 10.) überprüft, die auf einer manuellen Auswertung zahlreicher Flügelmerkmale sowie einer Reihe sonstiger morphologischer Merkmale der Larven und Imagines beruht (BECHLY, 1993b und unveröffentlichte Vorstudien zum Dissertationsthema). Diese Arbeitshypothese wurde zwar mehr oder weniger "intuitiv" erstellt, also ohne Anwendung einer computerunterstützten Parsimonie-Analyse, dürfte aber dem sparsamsten Kladogramm recht nahe kommen. Eine wirkliche kladistische Analyse der erwähnten Merkmale mittels dem Parsimonie-Computerprogramm PAUP wird im Rahmen meiner geplanten Dissertation erfolgen.

In diesem Zusammenhang sei hier noch auf einige weitere prinzipielle Grenzen der Homologienforschung hingewiesen, die auf der Tatsache beruhen, daß die Postulation von evolutionistischen Homologien nur mittels der Phylogenetik möglich ist, bei der es sich im Prinzip um eine historische Wissenschaft handelt:

- 1.) Es kann beim Auftreten zweier äquivalenter, abgeleiteter Merkmale in zwei Schwestergruppen niemals erkannt werden, ob der gemeinsame Merkmalszustand auf Synapomorphie (evolutionistischer Homologie) oder auf Schwestergruppenhomoplasie (z.B. Parallelismus) beruht.
- 2.) Bei homoplastischen Merkmalen ist i. d. R. nicht entscheidbar, ob die Homoplasie auf "Homogenie", also gleicher genetischer Basis, beruht (Parallelismus, Hybridisation oder horizontaler Gentransfer) oder auf "Heterogenie" beruht, also auf einer unabhängigen genetischen Basis (Konvergenz). Auf Homogenie beruhende Homoplasien (Parallelismen) wurden von BRUNDIN als "trend", von SAETHER (1979, 1983) als "underlying apomorphy" und von als HEADS (1985) "tendency" bezeichnet. Letzterer sah in derartigen Phänomenen einen grundlegenden



Widerspruch zu den "Axiomen" der Phylogenetischen Systematik, der deren Wert in Frage stelle. Meines Erachtens sind die erwähnten Phänomene jedoch lediglich verschiedene, mögliche historische Erklärungen ("historical explanations" sensu HEMPEL, 1974) für festgestellte Homoplastizität.

- 3.) Bei Vorhandensein von Homoplasie kann, zumindest bei gleicher Parsimonie, nicht unterschieden werden, ob die Homoplastizität auf einer multiplen, homoplastischen Merkmalsentstehung oder auf einer multiplen, homoplastischen Merkmalsreduktion beruht. Die meisten Evolutionsbiologen werden aber subjektiv dazu neigen, bei gleicher Sparsamkeit, die letztere Interpretation zu bevorzugen, die auch durch den Merkmalsoptimierungs-Algorithmus ACCTRAN in das Parsimonieprogramm PAUP implementiert wurde.

In Übereinstimmung mit NELSON (1989) interpretiere ich die individuellen Organismen als Homologa, die Homologa (homologe Strukturen) als Teile haben; Taxa hingegen als Homologien (Synapomorphien), die wiederum Homologien (Synapomorphien) als Teile haben. Entsprechend dieser Sichtweise werden Taxa folgerichtig nicht als Gruppen von Organismen, sondern als deren relative, genealogische Verwandtschaftsbeziehungen per se interpretiert. Diese Präzisierung von Nelsons Ausführungen macht die Kritik von RIEPPEL (1991) gegenstandslos, der darauf hinwies, daß Taxa zweifelsohne Gruppen von Organismen seien. Dies ist zwar absolut richtig, würden Taxa jedoch ontologisch als Gruppen von Organismen interpretiert, so wären diese nur dann real, wenn sie den Charakter von Individuen hätten. Der Grund hierfür ist der nominalistische Syllogismus, welcher laut Wilhelm Ockham besagt, daß alles was real ist auch individuell sein muß, während alles was universal ist nur als Schöpfung des menschlichen Geistes existiert. Die Individuennatur setzt voraus, daß ein "Ding" einen Anfang, ein Ende und eine einheitliche Geschichte hat. Den Anfang teilt ein Monophylum stets mit seinem Adelphotaxon; sein Ende ergäbe sich nur durch ein unabhängiges Aussterben aller Mitgliedsarten bzw. Einzelorganismen. Das einzig Einheitliche an der Geschichte eines Monophylums ist die gemeinsame Genealogie bis zur letzten gemeinsamen Stammart. Nach deren Aufspaltung erfolgt die weitere Entwicklung völlig unabhängig voneinander (SUDHAUS & REHFELD, 1992: 132. Zitat: "Im Gegensatz zu Arten gibt es bei supraspezifischen Taxa keinen inneren Zusammenhalt durch aktuelle Wirkungsbeziehungen, sondern nur einen historischen Bezug über einen gemeinsamen Ausgangspunkt in der Vergangenheit. Für supraspezifische Einheiten gibt es keine (System-)Eigenschaften, die ihnen den Charakter einer abgeschlossenen (realen) Natureinheit verleihen." Zitatende). Im rezenten Zeithorizont hat beispielsweise ein Fuchs mit einem Wolf genauso wenig reale Gemeinsamkeit, wie eine Tulpe mit einem Goldfisch, einmal abgesehen von der Tatsache, daß Fuchs und Wolf Mitglieder einer logischen Ähnlichkeitsklasse sind, welche durch gemeinsame Genealogie erklärbar ist. Als Gruppe hat das Taxon Canidae daher keine reale Existenz, wohl aber dann, wenn es als die genealogische Verwandtschaft an sich betrachtet wird. Ein Organismus ist nur deshalb der Vertreter eines bestimmten Taxons, weil er von einem Solchen geboren wurde, d.h. die Gruppenmitgliedschaft wird vererbt wie ein Merkmal. Die Zugehörigkeit zu bestimmten Taxa ist also quasi eine patristische Eigenschaft der betreffenden Organismen; es gehören daher die Taxa zu den Organismen und nicht etwa umgekehrt.

Dies impliziert, daß die Begriffe Homologie, Synapomorphie und Monophylie im weitesten Sinne als sinnverwandt (aber nicht synonym!) erachtet werden. Der Einwand von AX (1984), daß Homologie und Synapomorphie nicht synonym sein könnten, weil auch Sympletiomorphien homolog seien, ist daher zwar formal berechtigt, geht aber dennoch am Kernpunkt der Sache vorbei: Sympletiomorphien sind nur deshalb homolog, weil sie auf einer übergeordneten Hierarchieebene eine Synapomorphie darstellen (PATTERSON, 1982b; RIEPPEL, 1988, 1989b; PINNA, 1991). Die Aussage zwei Strukturen seien homolog bedeutet daher nicht mehr und nicht

weniger als die Hypothese, daß diese Struktur auf irgendeiner Hierarchieebene eine Synapomorphie darstellt. Zweifelsohne ist der Begriff Homologie jedoch nicht in jedem Falle durch den Begriff Synapomorphie zu ersetzen, da er deutlich unbestimmter ist. Es sollte aber stets danach gestrebt werden, Homologien in Form von Synapomorphien auszudrücken. Da es denkbar unwahrscheinlich ist, daß zwei unabhängige Synapomorphien "gleichzeitig" in einer Stammlinie entstanden sind, entspricht jeder einzelnen Synapomorphie, als einzigartiger "Abstammungsgemeinschaft" homologer Strukturen, eine einzigartige Abstammungsgemeinschaft homologer Organismen. In diesem Sinne sind also auch Synapomorphie und Monophylie als sinnverwandte Begriffe anzusehen. Die Monophylie ist sozusagen ein Spezialfall der Synapomorphie, welcher genau dann vorliegt wenn wir nicht nur, mehr oder weniger willkürlich abgegrenzte, homologe Strukturen betrachten, sondern die vollständigen und folglich objektiv abgegrenzten, homologen Organismen.

In Form von Merkmalen liefert eine sorgfältige Strukturanalyse, unter Berücksichtigung von Form und Funktion ("form function complex" sensu BOCK & WAHLERT, 1965), die empirischen Grundlagen jeglicher systematischer oder phylogenetischer Untersuchungen. Die kladistische Analyse aller verfügbaren Merkmale leistet dagegen eine Verarbeitung (Synthese) der bisherigen Erkenntnisse zu einer übergeordneten, strukturalistischen Hypothese über die hierarchische Ordnung der Organismen, welche zudem alle "Fakten" optimal funktionalistisch und evolutionistisch erklärbar macht (RIEPEL, 1988). Als Resultat dieser Analyse kann daher das Kladogramm als Ausgangspunkt für Grundplanrekonstruktionen dienen, welche wiederum die Voraussetzung für den hermeneutischen Entwurf ("wechselseitige Erhellung" sensu Hennig) plausibler evolutionsbiologischer Szenarien sind (MAIER, 1993a, 1993b, 1993c; HOFFMANN & REIF, 1988). Dieser Begriff des "Szenarios" wurde gelegentlich kritisiert, weil er einen Drehbuchschreiber impliziere, den es in der realen Evolution nicht gibt. Aus genau diesem Grund halte ich den Begriff des "Evolutionären Szenarios" jedoch für sehr treffend, da diese Szenarien eben keine empirisch beschreibbaren Realitäten der Natur sind, sondern nur plausible, menschliche Denkmodelle darüber darstellen, wie die Evolution abgelaufen sein könnte. Abgesehen davon müßte man bei konsequenter Anwendung der erwähnten Argumentation auch eine Reihe weiterer etablierter Begriffe, wie z.B. den Grundplan, durch andere Termini ersetzen.

### 3.5. BESCHREIBUNG VON LAGEBEZIEHUNGEN IM FLÜGEL:

Da der absoluten Größe des Flügels kaum eine besondere phylogenetische Bedeutung zuzukommen scheint, d.h. stark unterschiedliche Flügelspannweiten bei nahe verwandten Taxa mit weitgehend identischem Flügelgeäder häufig vorkommen, sollten zukünftig die Mehrzahl der Lagebeziehungen, bzw. Größen- und Längenangaben, als Prozentsätze eines spezifischen Referenzwertes ausgedrückt werden, insbesondere wenn derartige Lagebeziehungen als Merkmale für eine phylogenetisch-systematische Analyse dienen sollen. Als derartiger Referenzwert eignet sich insbesondere die Flügellänge von der Mitte der Flügelbasis bis zum Flügelapex. Diese Gerade stellt eine Interpolation der radialen Achse dar, welche die funktionelle Hauptachse des Flügels ist (WOODWORTH, 1906; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; CARLE, 1982b; NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991, 1992) und eine hohe phylogenetische Konstanz besitzt. Sie ist daher weitgehend unbeeinflusst von Änderungen der Flügelform, welche in der Regel nur die Ausbildung des Cubitoanalraumes betreffen.

Die generelle Anwendung dieser Vorgehensweise hätte allerdings zur Konsequenz, daß alle Flügel so behandelt würden, als hätten sie die gleiche absolute Größe. Die absolute Größe des Flügels muß jedoch bei denjenigen Merkmalen berücksichtigt werden, die eine funktionelle

Korrelation mit der Flügelgröße haben ("functional constraints"). Zum Beispiel ist die Anzahl der Antenodalqueradern nicht nur abhängig von der relativen Lage des Nodus hinsichtlich der Flügelbasis, sondern auch von der absoluten Größe des Flügels, da diese Queradern eine wichtige mechanische Versteifungsfunktion erfüllen. Aus diesem Grund müßte dieses Merkmal definiert werden als: "Mittlerer Abstand zwischen den Antenodalqueradern = Länge des Antenodalraumes in mm / Anzahl der Antenodalia". Das Gleiche gilt im Prinzip auch für die Postnodal- und Postsubnodalqueradern, oder die Anzahl der Queradern unterhalb des Pterostigmas etc.. Hingegen ist das ausschließliche Vorhandensein von nur zwei verstärkten Antenodalia (primäre Antenodalverspannungen) bei den Lestinoidea und Coenagrionoidea ganz offensichtlich unabhängig von der absoluten Flügelgröße; es handelt sich daher um ein gesondertes, genetisch fixiertes Merkmal, welches definiert werden müßte als: "Durch Reduktion aller übrigen Antenodalia sind stets nur die zwei primären Antenodalverspannungen vorhanden, unabhängig von der absoluten Länge des Antenodalraumes".

Die zukünftige Verwendung eines objektiven Referenzwertes zur Angabe der Lagebeziehungen (z.B. als Abstand von der Flügelbasis in Prozent der Flügellänge) wird sehr wichtig sein, um Interdependenzen solcher Lagebeziehungen zu vermeiden. Eine unzureichende Beachtung dieses simplen Zusammenhanges hat in früheren Publikationen teilweise zu erheblichen Fehlern geführt. Dies gilt insbesondere für FRASER (1954, 1957), der die Lage des Ursprungs des IR3 und R4+5 (sensu Fraser) stets in Bezug zum Subnodus angab, was dazu geführt hat, daß er eine Verlagerung dieser Aderursprünge bei Taxa konstatierte, bei denen eine solche keineswegs vorliegt, sondern stattdessen eine Verlagerung des Nodus und Subnodus. Ähnliches gilt für Frasers Angaben zur Lage des Arculus bezüglich der Lage der primären Antenodalia (FRASER, 1937). Calverts warnender Hinweis auf diese Problematik (zitiert in MUNZ, 1919: 31-32: "migration may be real or apparent") wurde von späteren Bearbeitern meist nicht berücksichtigt und die unkritische Übernahme von Frasers unrichtigen Angaben hat bis in die jüngste Zeit zu beträchtlichen Verwirrungen geführt (vergl. HENNIG, 1969; PFAU, 1986, 1991; NEL et al., 1993; siehe Kapitel 5.3.3. II.)).

Werden die Lagebeziehungen zweier Strukturen A und B zueinander beschrieben, so kann eine scheinbar veränderte Lage von A oder B drei verschiedene Ursachen haben und somit auf drei verschiedene Weisen beschrieben werden:

- Veränderung der Lage von A.
- Veränderung der Lage von B.
- Unterschiedliche Veränderung der Lage von A und B.

Andererseits kann eine scheinbar unveränderte Lage von A oder B zwei verschiedene Ursachen haben und somit auf zwei verschiedene Weisen beschrieben werden:

- Keine Veränderung der Lage von A und B.
- Gleichartige Veränderung der Lage von A und B.

Wird hingegen die Lage von A und B jeweils in Bezug auf einen neutralen Punkt beschrieben, so gibt es stets auch nur jeweils eine Lagebeschreibung für A und B. Unterschiede zwischen verschiedenen Taxa hinsichtlich dieser Lagebeschreibungen stellen dann die eigentlichen Merkmale der kladistischen Analyse dar. Für jede Lageänderung gibt es aber dennoch stets zwei mögliche historische Erklärungen (= "historical explanations" sensu HEMPEL, 1974):

- Eine Lageänderung der einzelnen Struktur selbst, z.B. eine Verlagerung des Nodus in Richtung der Flügelbasis.
- Eine allometrische Änderung der gesamten Flügelgestalt, z.B. eine "Ausdehnung" des distalen Flügelabschnittes.



Beide Prozesse führen zum selben Resultat, im erwähnten Beispiel also zu einer relativ basalen Lage des Nodus. Welche der beiden Möglichkeiten tatsächlich zutrifft, entzieht sich daher in der Regel dem naturwissenschaftlichen Erkenntnisvermögen.

### 3.6. TERMINOLOGIE:

Die zur Beschreibung des Flügelgeäders verwendeten Begriffe und Abkürzungen sind im Anhang tabellarisch aufgeführt (Tabellen 1-3). Sie entsprechen, mit Ausnahme der Längsadern, weitgehend der traditionellen Terminologie des Libellenflügelgeäders. Hinsichtlich der Benennung der Längsadern wurde die Terminologie von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) verwendet. Für eine Anzahl von Begriffen, die bislang ausschließlich in englischer Sprache zur Verfügung standen, habe ich geeignete deutsche Begriffe eingeführt. Eine Reihe von neuen Begriffen wird an den entsprechenden Stellen im Beschreibungsteil (Kapitel 4.) vorgeschlagen, insbesondere für diverse Versteifungsstrukturen.

Definitionen wesentlicher Begriffe wurden bewußt in den Diskussionsteil (Kapitel 5.1.) verlegt, da die Ergebnisse dieser Arbeit und theoretische Erwägungen erst die Grundlage für Modifikation alter Definitionen bzw. die Formulierung neuer Definitionen bildete.

Die in der vorliegenden Arbeit verwendete taxonomische Nomenklatur ist in Übereinstimmung mit dem aktuellsten Katalog der Odonata (BRIDGES, 1993; BECHLY, in Vorber. c). Soweit vermutliche oder gar erwiesenermaßen paraphyletische Taxa im Text erwähnt wurden, habe ich diese in Anführungszeichen gesetzt (z.B. "Protodonata" † oder "Anisozygoptera"). Kronengruppentaxa wurden entsprechend HENNIG (1969) mit einem vorangestellten Sternchen gekennzeichnet (z.B. \*Odonata oder \*Anisoptera). Fossile Taxa wurden stets durch ein nachgestelltes Kreuz kenntlich gemacht (z.B. *Permagrion falklandicum* †). Bei den in dieser Arbeit wiedergegebenen Stammbaumdarstellungen anderer Autoren (Abb. 2.-9.) wurde deren Nomenklatur, zur Vereinheitlichung und Erleichterung von Vergleichen, an die hier verwendete Nomenklatur angepaßt.

Die verwendeten Zeitschriften-Kurztitel im Literaturteil (Kapitel 7.) sind in Übereinstimmung mit der *World List of Scientific Periodicals*.

## 4. ERGEBNISSE

### 4.1. BESCHREIBUNG DES FLÜGELGEÄDERS DER LIBELLEN:

#### 4.1.1. Basalverspannung

Die Basalverspannung liegt bei allen \*Odonata zwischen dem Costalrand und der ScP an derjenigen Stelle, wo der Costalrand mit der Humeralplatte (= Intermediär-Sklerit) gelenkt (Abb. 28., 29., 31., 35., 36., 39., 40.). Die Oberkante der Verspannung ist, im Gegensatz zu den sehr ähnlichen Antenodalverspannungen, nicht gewinkelt sondern ausnahmslos geradlinig. Die Basalverspannung ist innen hohl und verschmilzt am anterioren Ende mit der posterioren Blutlücke (= ScA') des Costalrandes.

Bei den "Protodonata" †, Protanisoptera † und "Protozygoptera" † sowie vermutlich auch den Triadophlebiomorpha † und Archizygoptera †, ist eine Basalverspannung nicht wie bei den \*Odonata ausgebildet. Bei manchen "Protodonata" † (z.B. *Megatypus* †) liegt jedoch weiter distal eine vollständige und verstärkte Antenodalquerader, die der Basalverspannung homolog sein könnte. Sicher homolog ist eine ebenfalls weiter distal gelegene und deutlich schräge (anteriores Ende basal des posterioren Endes) Aderstruktur bei den Protanisoptera † (Abb. 17.) und "Protozygoptera" † (*Kennedyia* †) sowie den Ephemeroptera (Abb. 67., 83.). Diese besteht aus einem konvexen, anteriorem Anteil zwischen Costalrand und ScP, der der ScA bei den Protanisoptera † relativ weit distal der Humeralplatte entspringt, während er bei *Kennedyia* † bereits einen ähnlichen Ursprung hat wie bei den \*Odonata, nämlich nahe des distalen Endes der Humeralplatte. Unterhalb (zwischen ScP und RA) und gegenständig zu diesem anterioren Anteil befindet sich bereits bei den basalsten Odonatoptera, nicht jedoch bei den Ephemeroptera, eine Querader, die in gleicher Weise schräggestellt ist wie dieser. Zumindest bei den Protanisoptera † sind diese beiden gegenständigen Adern etwas dicker als die Antenodalqueradern, sie sind aber nicht durch eine Chitinleiste verbunden.

Bei den Zygoptera ist der posteriore Anteil der Basalverspannung (zwischen ScP und RA) in der ventralen Flügelmembran nicht zu erkennen (Abb. 64.), während er bei den Anisoptera stets sehr deutlich ausgeprägt ist (Abb. 30.) und damit einer Antenodalquerader der subcostalen Reihe gleicht. Das Fehlen der Ausprägung in der ventralen Flügelmembran der Zygoptera beruht offenbar nicht auf deren Reduktion, sondern auf einer Überlagerung der Ausprägung durch eine erweiterte Sklerotisierung der Flügelbasis. Der anteriore Anteil (= ScA") ist dagegen weder bei den Zygoptera noch bei den Anisoptera in der ventralen Membran ausgeprägt (Abb. 30. und 64.) und ähnelt in diesem Punkt eher einer konvexen Längsader als einer Antenodalquerader der costalen Reihe.

Dornen und Macrotrichen sind auf der Dorsalseite der Verspannung grundsätzlich nicht vorhanden. Auf der Ventralseite trägt der subcostale Anteil nur bei den Macrodiplacidae (*Macrodiplax*) und einigen wenigen Libellulidae (insbesondere den Palpopleurinae *Zenithoptera*, *Diastatops*, *Perithemis* sowie *Micrathyria*) i.d.R. 1-4 lange Dornen. Im Gegensatz zu *Orithetrum brunneum* trägt der subcostale Anteil der Basalverspannung bei *Orithetrum cancellatum* (Libellulidae: Libellulinae) nicht nur 4-6 sehr lange Ventraldornen, sondern ist in der ventralen Flügelmembran auch besonders deutlich ausgeprägt sowie sehr hoch und schmal und hat daher den Charakter einer zusätzlichen ventralen Verspannung. Bei *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) sind zusätzlich zu den erwähnten Dornen auch Macrotrichen auf dem subcostalen Anteil vorhanden. Bei *Libellula (Platetrum) depressa*, *Sympetrum fonscolombii*, *Oxygastra curtisii* ("Corduliidae") und den Macromiidae (*Didymops floridiensis*, *Macromia georgina*) trägt er zwar keine Dornen, aber dafür

zahlreiche Macrotrichen (*Oxygastra* i. d. R. nur eine und *Sympetrum* nur z. T. im Vorderflügel). Bei den Aeshnidae (*Aeshna affinis*, *Anax imperator*) ist gelegentlich eine einzelne Macrotriche auf dem subcostalen Anteil zu finden. Allen übrigen untersuchten Anisoptera fehlen auf der Ventralseite der Basalverspannung Dornen und Macrotrichen ausnahmslos.

#### 4.1.2. Antenodalqueradern

##### 1.) Morphologie der Antenodalqueradern:

Die Antenodalqueradern aller untersuchten rezenten Libellen sind sowohl in der ventralen als auch der dorsalen Flügelmembran ausgeprägt. Die Antenodalqueradern liegen senkrecht zwischen den begrenzenden Längsadern (Costalrand, ScP und RA) und inserieren an diesen ausnahmslos mit sekundären Funktionen (Abb. 35.-40.). Sie sind mehr oder minder zahlreich stets vorhanden und entweder gegenständig (= vollständige Antenodalia) oder wechselständig (= unvollständige Antenodalia), d.h. die Antenodalia der costalen Reihe (zwischen Costalrand und ScP-) und der subcostalen Reihe (zwischen ScP- und RA+) liegen entweder unmittelbar untereinander oder sind versetzt angeordnet. Extrem lateral abgeflacht sind die Antenodalia der Chlorocyphidae (z.B. *Aristocypha fenestrella*). Eine Sonderform gegenständiger Antenodalia bilden die Antenodalverspannungen. Diese werden durch eine costale und eine subcostale Antenodalquerader gebildet, die dorsal durch eine Chitin-Doppelmembran verbunden sind, welche die Flügelalte zwischen diesen Queradern spantenartig schließt (Abb. 35.-40.). An quergeschnittenen Antenodalverspannungen, beispielsweise von *Mecistogaster linearis* (Pseudostigmatidae) und *Orthetrum brunneum* (Libellulidae), ist deutlich erkennbar, daß diese "Spanten" stets hohl sind und eine offene Verbindung zum Lumen der Antenodalquerader besteht. Dies beweist, daß das Lumen dieser Strukturen in vivo von Haemolymphe durchflossen wird. Die Aushöhlung der Verstrebungen dient also offensichtlich nicht der Gewichtsersparnis, sondern ist sehr wahrscheinlich konstruktionsbedingt ("material constraints" = bautechnische Zwänge sensu SEILACHER, 1970).

Bei den Spezies der Gattung *Orthetrum* (Libellulidae) ist die subcostale Reihe der Antenodalia sowie die darunter gelegenen Queradern des basalen Radialfeldes, so hell gefärbt, daß die entsprechenden Flügelbereiche mit bloßem Auge queraderfrei wirken. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Autapomorphie dieser Gattung.

Die Antenodalqueradern tragen bei fast allen untersuchten Libellenarten keine Macrotrichen. Eine besonders auffällige Ausnahme bilden die Antenodalverspannungen von *Euphaea guerini* (Euphaeidae), bei der insbesondere die basal liegenden Antenodalia zahlreiche lange Macrotrichen auf der Dorsal- und Ventralseite tragen (Abb. 37.). Auch sonst gibt es vereinzelt Ausnahmen, z.B. trägt *Orthetrum cancellatum*, *Zenithoptera fasciata*, *Diastatops spec.* und *Micrathyria spec.* (Libellulidae) vereinzelt Macrotrichen auf der Dorsalseite der Antenodalverspannungen und bei *Perithemis lais* (Libellulidae) gelegentlich auch auf der Ventralseite der subcostalen Reihe der Antenodalverspannungen. Ähnliches gilt für einige andere Libellulidenarten, *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae: vereinzelt ventral der subcostalen Antenodalia), *Didymops floridiensis* (Macromiidae: gelegentlich eine Macrotriche dorsal der ax1) und *Calopteryx virgo* (Calopterygidae: vereinzelt ventral der basalen, subcostalen Antenodalia), bei denen diese Macrotrichen allerdings nur sehr sporadisch auftreten. Auffallend ist die Tatsache, daß Antenodal-Macrotrichen nur bei Taxa zu finden sind, deren Antenodalia zu sekundären Antenodalverspannungen umgebildet sind. Da eine Nervenversorgung die Voraussetzung für die Bildung von Macrotrichen darstellt, ist dies vermutlich damit zu erklären, daß das Einwachsen von Nerven in die Antenodalverspannungen, durch deren Lumenvergrößerung begünstigt wird.



Beiden basalen Anisopterenfamilien (Petaluridae, Aeshnidae, Gomphidae und Cordulegastridae) tragen die Antenodalia stets Dornen. Diese sind entweder auf die Ventralseite der costalen Antenodalia beschränkt (z.B. *Phyllogomphoides undulatus*) oder dort zumindestens zahlreicher und deutlicher ausgeprägt als auf der Ventralseite der subcostalen Antenodalia oder der Dorsalseite der Antenodalia. Mit wenigen Ausnahmen tragen die erwähnten basalen Anisoptera auch Dornen auf der Ventralseite der primären Antenodalverspannungen, zumindest jedoch der ax2. Dorsale Dornen sind i.d.R. auf die costalen, wechselständigen Antenodalia beschränkt (Ausnahme: z.B. *Aeshna cyanea*). Zahlreiche Exemplare von *Tachopteryx thoreyi* (Petaluridae) tragen sogar auf der Dorsalseite der ax2 kurze Dornenzähne. Unbedornt sind die Antenodalqueradern der Zygoptera (außer *Phylolestes*) und der meisten Libelluloidea (Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae). *Didymops floridiensis* (Macromiidae) besitzt allerdings im distalen 3. Antenodalraum noch jeweils einen einzelnen Dorn auf der Ventralseite der subcostalen Antenodalia. Manche Libellulidae besitzen ebenfalls noch (oder wieder) bedornete Antenodalia, z.B. *Zenithoptera* und *Orthetrum*. Bei letzterer ist teilweise sogar die Dorsalseite der Antenodalverspannungen bedornt. *Phylolestes ethelae* (Synlestidae) besitzt auf der Ventralseite, insbesondere des costalen Anteils der beiden primären Antenodalverspannungen i.d.R. vier lange Dornen. *Amphipteryx agrioides* (Amphipterygidae) besitzt vereinzelte Dornen auf den unvollständigen Antenodalqueradern im 3. Antenodalraum.

*Perithemis lais* (Libellulidae) und die beiden Zygopterenfamilien Euphaeidae und Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*), die ansonsten keine Dornen auf den Antenodalia tragen, besitzen Junktionsdornen auf den Antenodalia (*Perithemis* nur auf ax1 und ax2) und zwar beidseitig ventral an der ScP sowie dorsal anterior des RA&RP bzw. RA. Letzteres gilt möglicherweise auch für die Chlorocyphidae, da *Aristocypha* dorsal anterior des RA&RP bzw. RA ein Zähnchen besitzt, das etwas größer ist als die übrige Zähnelung der Antenodalia. Bei manchen Gattungen der Libellulidae, die ansonsten gleichfalls keinerlei Dornen auf den Antenodalia tragen, ist die Antenodalschrägader zumindest durch einen kleinen Dorn auf der Ventralseite bedornt (z.B. *Erythrodiplex*, *Erythemis*), teilweise aber auch ventral und dorsal mit mehreren Dornen versehen, z.B. bei der unvollständigen Antenodalschrägader im Vorderflügel von *Micrathyria*.

Bei folgenden Taxa sind die beiden primären Antenodalverspannungen ax1 und ax2 dorsal fein gezähnt, alle übrigen Libellen besitzen eine glatte Dorsalkante der primären Antenodalverspannungen, wenn man von nur gelegentlich vorhandenen, kurzen Dorsaldornen bei *Orthetrum brunneum* (Libellulidae) und *Tachopteryx thoreyi* (Petaluridae) absieht:

- a) nur der costale Anteil ist gezähnt: *Phylolestes ethelae* (Synlestidae) und, sehr schwach ausgeprägt, auch bei der Unterfamilie Megapodagrioninae der Megapodagrionidae (z.B. *Megapodagrion macropus* und *M. venale*).
- b) sowohl der costale als auch der subcostale Anteil sind gezähnt, aber der costale Anteil ist zumindest im anterioren Abschnitt deutlicher gezähnt: Synlestidae (*Chlorolestes tessellata* und *C. fasciata*), Lestidae (*Archilestes*), Platystictidae (*Palaemnema*), Protoneuridae (eventuell einschließlich der Isostictinae, die von mir nicht untersucht wurden).
- c) sowohl der costale als auch der subcostale Anteil sind gleichmäßig gezähnt: alle Platycnemididae und Coenagrionidae. Bei *Aristocypha* (Chlorocyphidae) und den Amphipterygidae (*Rimanella*, *Amphipteryx*) sind die Dorsalseite und Ventralseite aller Antenodalia, zumindest costal, fein gezähnt.

## 2.) Ausbildung einer Antenodalschrägader:

Bei zahlreichen Anisoptera ist im Vorderflügel die distalste Antenodalquerader, welche dem Nodus unmittelbar benachbart ist, auffällig schräggestellt und zwar derart, daß das anteriore Ende distal des posterioren Endes gelegen ist (Abb. 16. und 55.-57.). Diese Antenodalschrägader ist entweder unvollständig, d.h. nur in Form einer Antenodalquerader der costalen Reihe ausgebildet (Abb. 57.) oder vollständig, d.h. eine schräge Antenodalquerader der costalen Reihe befindet sich gegenständig zu einer gleichermaßen schräggestellten Antenodalquerader der subcostalen Reihe (Abb. 16.). Eine deutliche, vollständige Antenodalschrägader ist bei den "Corduliidae" (außer *Oxygastra*) und Macrodiplacidae in beiden Flügelpaaren fast immer vorhanden, desgleichen bei einigen ursprünglichen Libellulidae (*Tetrathemis*, *Orthetrum*, *Leucorrhinia*, *Libellula*). Bei diesen Taxa sind allerdings ohnehin alle Antenodalqueradern gegenständig orientiert. Das gleiche gilt im Prinzip für die Macromiidae, deren Antenodalschrägader jedoch nur "semi-vollständig" ist, da der costale und subcostale Anteil zwar nahe beieinander liegen, jedoch nicht präzise gegenständig sind. Bei der Mehrzahl der Aeshnidae, Gomphidae (mit zahlreichen Ausnahmen, wie z.B. *Phyllogomphoides*), Cordulegastridae, Chlorogomphidae und Synthemitidae ist die Antenodalschrägader nur undeutlich ausgebildet, wie die übrigen Antenodalqueradern (außer ax1 und ax2) fast immer unvollständig (primär) und von diesen auch nicht im Vorhandensein oder Fehlen von Dornen unterschieden. Sehr wahrscheinlich sekundär unvollständig ist dagegen die sehr deutlich ausgebildete Antenodalschrägader im Vorderflügel zahlreicher "abgeleiteter" Libellulidengattungen (*Crocothemis*, *Sympetrum*, *Pantala*, *Erythrodiplax*, *Perithemis*, *Diastatops*, *Zenithoptera*), bei denen diese Ader die einzige unvollständige Antenodalquerader darstellt (Ausnahme: *Diastatops* und *Zenithoptera*).

Individuelle Ausnahmen von diesen Regelfällen sind aber durchaus nicht selten, beispielsweise besitzt ein von mir untersuchtes Exemplar von *Cordulegaster (Lauragaster) diadema* in einem Vorderflügel eine vollständige, im anderen eine unvollständige Antenodalschrägader und bei abberanten Exemplaren von *Perithemis lais* fehlt die Antenodalschrägader in allen Flügeln. Bei *Perithemis lais* (Libellulidae) ist die vollständige Antenodalschrägader im Hinterflügel allerdings ohnehin stets (sekundär) fehlend. Bei den Zygoptera, den Epiophlebiidae und allen Stammgruppenvertretern der Anisoptera (fossile "Anisozygoptera") sowie den Aeschniidae† und Liassogomphidae† ist eine Antenodalschrägader nicht ausgebildet. Bei den Petaluridae (Abb. 14.), Austropetaliidae, Aeshnidae (außer *Boyeria* und *Aeshninae*; Abb. 55.) und Gomphidae (außer *Hagenius*; Abb. 56.) sowie Cordulegastridae, Chlorogomphidae und Synthemitidae ist sie meist nur undeutlich ausgebildet oder gar nicht zu erkennen.

Wie bereits erwähnt wurde ist die Antenodalschrägader bei einigen Libellulidenarten bedornt, obwohl diese ansonsten keine Dornen auf den Antenodalqueradern tragen.

## 3.) Ausbildung von Antenodalverspannungen:

Antenodalverspannungen fehlen allen "Protodonata" †, Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" † (*contra* FRASER, 1957) und vermutlich auch den Archizygoptera †. Alle \*Odonata besitzen, abgesehen von individuellen Abberationen, zumindest zwei Antenodalverspannungen, die hier als primäre Antenodalverspannungen (ax1 und ax2) bezeichnet werden (Abb. 14.-16., 28.-29., 32., 35.-36., 39.-41., 49.), während zusätzliche Antenodalverspannungen als sekundäre Antenodalverspannungen bezeichnet werden (Abb. 35. und 37.-39.). Lediglich bei der Gattung *Tarsophlebia* † ("Anisozygoptera": *Tarsophlebiidae* †) scheinen die beiden primären Antenodalverspannungen zu fehlen, während sie bei den übrigen Gattungen dieser Familie (*Tarsophlebiopsis* † und *Turanophlebia* †) deutlich vorhanden sind.

Außer den Gattungen *Euthore* (Euthorinae; Abb. 36.) und *Chalcopteryx* besitzen die übrigen Gattungen der Polythoridae (Miocorinae und Polythorinae) nur eine distale Antenodalverspannung (ax2). Entgegen der Auffassung von FRASER (1957) besitzt auch die Gattung *Chalcopteryx* (z.B. *C. scintillans*) beide primäre Antenodalverspannungen, was die derzeitige Einordnung in die Unterfamilie Polythorinae meines Erachtens sehr fragwürdig macht. Bei der fossilen Anisopterengattung *Lleidoaeschnidium*† (Aeschnidiidae†) ist die distale Antenodalverspannung (ax2) kaum noch zu erkennen (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993), da sie sekundär wechselständig ist und folglich nicht mehr durch eine Chitinmembran verbunden ist. Der costale und subcostale Anteil der ax2 sind aber noch etwas stärker ausgebildet und näher beieinander liegend als die zahlreichen übrigen wechselständigen Antenodalia.

Die Gattung *Devadatta* (Amphipterygidae) besitzt, neben den beiden primären Antenodalverspannungen und einigen wechselständigen Antenodalia auch zwei zusätzliche, sekundäre Antenodalverspannungen basal der ax1. Bei den Euphaeidae und Calopterygidae (einschließlich Caliphaeinae und Heterininae) sind alle Antenodalia, i.d.R. mit Ausnahme einiger, sehr distal gelegener Antenodalquerdern, gegenständig orientiert und zu dünnen Antenodalverspannungen umgebildet (Abb. 37.-38.), deren Höhe nach distal abnimmt. Die beiden primären Antenodalverspannungen sind bei diesen beiden Taxa daher nicht mehr identifizierbar. Die australischen Synthemistidae (Anisoptera) besitzen im Hinterflügel ca. fünf Antenodalverspannungen die mit unverstärkten aber synchronen Antenodalia alternieren. Die Libelluloidea (Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae) besitzen in beiden Flügelpaaren ausschließlich gegenständige Antenodalia, die durch Chitinleisten überbrückt werden, deren Höhe zu den distalen Antenodalia hin sukzessive abnimmt (Abb. 16., 35., 39.). Bei den "Corduliidae" sind die basalsten beiden Antenodalverspannungen stets deutlich stärker als die übrigen und somit als primäre Antenodalverspannungen zu identifizieren. Bei den Macrodiplacidae sind die beiden primären Antenodalverspannungen im Hinterflügel nicht zu identifizieren, im Vorderflügel aber sehr deutlich zu erkennen, da nur die basalen zwei Antenodalia zu "Spanten" umgebildet sind, während alle distal davon gelegenen Antenodalia zwar stets gegenständig sind, aber nur von einer sehr niedrigen Membran verbunden werden. Bei den Macromiidae und Libellulidae sind die beiden primären Antenodalverspannungen in beiden Flügelpaaren, wie bei den Euphaeidae und Calopterygidae, nicht mehr von den sekundären Antenodalverspannungen zu unterscheiden.

In dieser Arbeit konnte mit der neotropischen Libellulide *Zenithoptera fasciata* erstmals für die Libelluloidea eine Art nachgewiesen werden, die im Vorderflügel ausschließlich wechselständige Antenodalia besitzt, wodurch die primären Antenodalverspannungen zum Vorschein kommen (Abb. 40.). Dadurch ist es nunmehr möglich empirisch nachzuweisen, daß die primären Antenodalverspannungen auch bei den Libellulidae stets die beiden basalsten der zahlreichen Antenodalverspannungen sind. Die Ursache für eine sekundäre Wechselständigkeit der Antenodalia bei *Zenithoptera* könnte in der starken Sklerotisierung der dunkel gefärbten, antero-basalen Flügelregion liegen, die eine zusätzliche Stabilisation mittels sekundärer Antenodalverspannungen überflüssig macht. Außerdem könnte die Ausbildung eines stark eingebuchteten Costalrandes die gegenständige Orientierung der Antenodalia "zerstört" haben. Für diese Hypothese spricht die Tatsache, daß bei der vermutlichen Schwestergattung *Diastatops*, die auch eine Costalbucht und eine verstärkte Flügelmembran besitzt, einige der distalen Antenodalia im Vorderflügel ebenfalls wechselständig sind, während sie im normal geformten Hinterflügel alle gegenständig sind. Bei der Gattung *Palpopleura* sind dagegen in beiden Flügelpaaren alle Antenodalia gegenständig, obwohl auch diese Gattung eine Costalbucht im Vorderflügel besitzt (Synapomorphie der Palpopleurinae).



## 4.) Anzahl und Verteilung der Antenodalia:

Die Palaeodictyopteroidea† (außer Megasecoptera†), Ephemeroptera und die basalen Taxa der Neoptera ("Protorthoptera"†, Caloneuroidea†, Plecoptera, Mantodea, Phasmatodea, Saltatoria, Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) haben zahlreiche Queradern zwischen der ScP und dem Costalrand, die aufgrund ihrer Lage als homolog den Antenodalqueradern der \*Odonata angesehen werden müssen (Abb. 83.). Diese Queradern sind in keinem Falle gegenständig zu den darunter liegenden Queradern zwischen ScP und RA. Sie liegen im allgemeinen schräg zwischen der ScP und dem Costalrand. Lediglich bei den Ephemeroptera (außer Bojophlebiidae†), Caloneuroidea†, Plecoptera und manchen Planipennia (Chrysopidae, Mantispidae und Myrmeleontoidea) liegen die Queradern ebenfalls senkrecht zu den begrenzenden Längsadern; mit Ausnahme der Ephemeroptera und Caloneuroidea†, liegen aber auch bei diesen Taxa zumindest die distalen "Antenodalqueradern" deutlich schräger als bei den Odonatoptera.

Die "Protodonata"† ("Eugeropteridae"†, "Erasipteridae"†, Paralagidae† und Meganeuridae†) und die Mehrzahl der Triadophlebiomorpha† (z.B. Zygophlebiidae†, Neritophlebia† und Triadophlebia†) haben ebenfalls zahlreiche wechselständige Antenodalqueradern. Bei den Zygophlebiidae† sind die beiden basalsten Antenodalia offenbar gegenständig, während die beiden Triadophlebiidengattungen *Paurophlebia*† und *Cladophlebia*† keine oder nur vereinzelte Antenodalqueradern zu besitzen scheinen (Abb. 18.b). Von den Protanisoptera† besitzen insbesondere die Permaeshnidae† zahlreiche, wechselständige Antenodalia, während deren Anzahl bei den Ditaxineuridae† auf jeweils 3-4 zwischen Costalrand und ScP bzw. ScP und RA reduziert ist (Abb. 17.). Innerhalb der "Protozygoptera"† besitzen die Permepallagidae† zahlreiche, wechselständige Antenodalia; die Permolestidae†, Batkeniidae† und anscheinend auch *Triassolestodes asiaticus*† besitzen drei, alle übrigen "Protozygoptera"† (Kennedyidae† und Permagrionidae†) nur zwei, mehr oder weniger gegenständige Antenodalia. Letzteres gilt, entgegen früheren Auffassungen, auch für die Archizygoptera† (Protomyrmeleontidae†), da die Gattung *Terskeja paula*† und *T. tenuis*† sowie *Triassagrion australiense*† und *Protomyrmeleon bascharagensis*† deutlich zwei, gegenständige Antenodalia besitzen (Abb. 19.), während alle übrigen Protomyrmeleontidae† maximal eine einzige, distal gelegene und recht undeutlich ausgebildete Antenodalquerader besitzen, die gegenständig zu der darunter liegenden Querader orientiert ist (Reduktionsmerkmal).

Mehr oder weniger zahlreiche, wechselständige Antenodalia finden sich ferner bei folgenden Taxa der \*Odonata:

Odonata incertae sedis: Mesophlebiidae†, Triassoneuridae†

Zygoptera: Triassolestidae†, Steleopteridae†, Zacallitidae†, Philogangidae (außer *Philoganga loringae*), Chlorocyphidae, Polythoridae (Abb. 36.) und Dicteriadidae. Die Dysagrionidae†, Thaumatoptera†, Philogangidae (außer *Philoganga montana*), Diphlebiidae und Amphipterygidae (außer *Rimanella arcana*) besitzen, zusätzlich zu den beiden primären Antenodalverspannungen und vereinzelten, dazwischenliegenden Queradern, nur 2-6 Antenodalqueradern im 3. Antenodalraum zwischen ScP und Costalrand. Die Gattungen *Anomisma abnorme* (Pseudostigmatidae) und *Trineuragrion percostale* ("Megapodagrionidae") besitzen nur eine einzige solche Antenodalquerader.

"Anisozygoptera": Tarsophlebiidae† (einschließlich *Tarsophlebiopsis mayi*†), Euthemistidae†, Stenophlebiidae†, Epiophlebiidae, *Selenothemis liadis*† (Selenothemistidae†), *Progonophlebia woodwardi*† (Progonophlebiidae†), *Campterothlebia*

*elegans* † (Campterophlebiidae †), *Caraphlebia antarctica* † (Turanthemistidae † ?), Isophlebiidae † und Myopophlebiidae †. Die Heterophlebiidae † und Liassophlebiidae † besitzen zusätzlich zu den zwei primären Antenodalverspannungen i.d.R. nur vier bis maximal zehn Antenodalqueradern im 3. Antenodalraum zwischen ScP und RA. Das Gleiche gilt für die meisten Gattungen der Campterophlebiidae †, deren Antenodalqueradern jedoch zahlreicher sind sowie einige Gattungen der Archithemistidae †, die teilweise nur zwei derartige Antenodalqueradern besitzen (z.B. *Cyclothemis sogjutensis* †). Die Oreopteridae † und Asiopteridae † (Oreopteroidea †) besitzen, zusätzlich zu den beiden primären Antenodalverspannungen, i.d.R. vier Antenodalqueradern im 3. Antenodalraum zwischen ScP und RA.

Anisoptera: Aeschniidae † (Abb. 21.), Aktassidae †, Sonidae †, Liassogomphidae †, Petaluridae (Abb. 14.), Austropetaliidae, Aeshnidae (Abb. 15.), Gomphidae, Cordulegastridae, Neopetaliidae, Hemeroscopidae †, Chlorogomphidae und die Libellulidengattung *Zenithoptera* (nur im Vorderflügel; Abb. 40.).

Bei den folgenden Taxa sind zahlreiche Antenodalqueradern vorhanden und deren costale und subcostale Reihe stets gegenständig orientiert:

Zygoptera: Euphaeidae (einschließlich *Litheuphaea carpenteri* †; Abb. 37.) und Calopterygidae (einschließlich Caliphaeinae und Hetaerinae; Abb. 38.). Bei den Calopterygidae sind die distal gelegenen Antenodalia allerdings noch wechselständig (Abb. 52.-53.), während bei den Euphaeidae nur bei einigen Arten (z.B. *Euphaea guerini*) die distalsten Antenodalia wechselständig sind. Die Arten *Neurolestes trinervis* ("Megapodagrionidae") und *Amphipteryx agrioides* (Amphipterygidae) besitzen zwischen den beiden primären Antenodalverspannungen eine einzelne Antenodalquerader, die gegenständig zu der darunter gelegenen Querader orientiert ist. Die Amphipterygidengattung *Devadatta* besitzt basal der beiden primären Antenodalverspannungen, zwei gegenständige Antenodalia, die ebenfalls zu Antenodalverspannungen umgebildet sind (siehe oben).

"Anisozygoptera": Mit Ausnahme von *Prostenophlebia jurassica* † (Stenophlebiidae † ?) gibt es keinen Vertreter des "anisozygopterous grade", der zusätzlich zu den beiden primären Antenodalverspannungen über gegenständige Antenodalia verfügt.

Anisoptera: Macromiidae (im Vorderflügel i.d.R. noch einige wechselständige Antenodalia), "Corduliidae" (Abb. 16.), Macrodiplacidae und Libellulidae. Bei den Synthemistidae sind die basalen Antenodalia gegenständig und die distalen Antenodalia, zumindest im Vorderflügel, wechselständig.

Folgende Taxa der \*Odonata besitzen nur zwei Antenodalqueradern in Gestalt der beiden primären Antenodalverspannungen:

Zygoptera: Cretacoenagrionidae †, Hemiphlebiidae, Chorismagrionidae, Perilestidae, Synlestidae, Megalestidae, Lestidae (Abb. 14., 32., 41.), Sieblosiidae †, Petrolestidae †, *Pseudolestes mirabilis* (Pseudolestidae), Euarchistigmatidae †, "Megapodagrionidae" (einschließlich *Lestoidea* und *Hypolestes*; außer *Trineuragrion* und *Neurolestes*), Platystictidae, Coryphagrionidae, Pseudostigmatidae (außer *Anomisma*; Abb. 28.), Protoneuridae (einschließlich Isostictinae), Platycnemididae, Coenagrionidae.

Bei diesen Zygoptera ist der Besitz von nur zwei Antenodalqueradern unabhängig von der absoluten Größe des Antenodalraumes, dessen Länge zwischen 4 mm bei den kleinsten Arten (*Hemiphlebia*: Flügellänge ca. 11 mm) und 14 mm bei den größten Arten (*Megaloprepus*: Flügellänge ca. 90 mm) beträgt. Eine Antenodalraumlänge von 14 mm hat

aber auch *Archilestes grandis*, obwohl deren Flügellänge nur 41 mm beträgt, während *Paraphlebia zoe* bei gleicher Flügellänge nur eine Antenodalraumlänge von 8 mm besitzt. Es fällt dennoch auf, daß bei den beiden Familien mit den größten Flügellängen (Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae) die relative Länge des Antenodalraumes mit 16-23 % deutlich geringer ist als bei den übrigen kleinflügeligeren Taxa (30-38 %). Einen Sonderfall bilden die Perilestidae und Platystictidae, die trotz kleiner Flügellängen (ca. 23 mm) eine geringe relative Antenodalraumlänge besitzen (ca. 26-28 %).

"Anisozygoptera": Nur wenige Gattungen der Campteropterygidae † (*Shurabiola nana* †, *Xanthohypsa praeclara* †) und der Turanothemistidae † (*Turanothemis nodalis* †). Die Congqingiidae † besitzen zwar ebenfalls nur die beiden primären Antenodalverspannungen, sind aber meines Erachtens eher Vertreter der Zygoptera.

Anisoptera: Es gibt keinen fossilen oder rezenten Vertreter mit nur zwei Antenodalia!

Nur *Tarsophlebiopsis mayi* † (Tarsophlebiidae † ?) und die Stenophlebiidae † sowie die Philogangidae (nur *Philoganga montana*), Amphipterygidae (nur *Devadatta*), Polythoridae (Abb. 36.) und Dictyriidae (Abb. 64.) besitzen auch Antenodalia im 1. Antenodalraum, also zwischen Flügelbasis und ax1; diese sind bei Philogangidae stets und bei den Dictyriidae i. d. R. unvollständig und liegen zwischen ScP und RA. Für die Euphaeidae und Calopterygidae ist ein Vorhandensein dieser Adern nur zu vermuten, da die primären Antenodalverspannungen bei diesen beiden Familien nicht von den übrigen Antenodalia (sek. Antenodalverspannungen) unterschieden werden können und somit die Antenodalraumgrenzen nicht identifizierbar sind (Abb. 37.-38.). Die Aeschniidae †, Chlorogomphidae und Synthemitidae sowie wenige Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides undulatus* oder *Gomphoides stigmatus*; vergl. NEEDHAM & WESTFALL, 1955: Fig. 41) sind die einzigen Anisoptera mit derartigen Queradern, wobei die letzteren beiden Taxa im 1. Antenodalraum nur eine einzelne Querader zwischen ScP und RA besitzen.

Im 2. Antenodalraum, also zwischen ax1 und ax2, sind Antenodalia nur bei folgenden Taxa vorhanden: *Neurolestes trinervis* (mit einer vollständigen Antenodalquerader), Zygoptera † (nur zwei subcostale Antenodalia), Philogangidae (*Philoganga montana* mit zwei und *Philoganga loringae* mit einer subcostalen Antenodalquerader(n)), Diphlebiidae (gelegentlich mit einer subcostalen Antenodalquerader) und Amphipterygidae (*Amphipteryx* mit einer vollständigen Antenodalquerader; *Rimanella arcana* nur gelegentlich im Hinterflügel mit einer costalen Antenodalquerader). Bei einigen Chlorocyphidae (z.B. *Aristocypha*), allen Polythoridae und Dictyriidae sowie vermutlich auch den Euphaeidae und Calopterygidae, sind stets mehrere, wechselständige Antenodalia im 2. Antenodalraum vorhanden. Das gleiche gilt für die meisten "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) sowie alle Anisoptera (außer Libelluloidea). In der Stammlinie der Libelluloidea wurde der 2. Antenodalraum deutlich verkürzt und die Anzahl der darin befindlichen Antenodalqueradern folglich reduziert. Die basalsten Libelluloidea (Synthemistidae und Macromiidae) besitzen nur noch eine Querader zwischen ax1 und ax2, während bei den höheren Libelluloidea ("Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae) der 2. Antenodalraum stets frei von Queradern ist (Abb. 16., Abb. 35. und Abb. 39.-40.).

Bei den höheren "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyriidae, Calopterygidae) ist die Dichte der Antenodalia deutlich höher als bei anderen Odonatoptera mit zahlreichen Antenodalqueradern. Der mittlere Abstand zwischen den Antenodalia liegt bei den erwähnten "Calopterygoidea" i. d. R. deutlich unter 1,0 mm (meist 0,3-0,6 mm), während er bei den übrigen Odonatoptera stets erheblich größer als 1,2 mm ist (Ausnahmen: die fossile "Anisozygopteren" *Tarsophlebiopsis* † und *Stenophlebia* †, einige Aeschniidae † und einige rezente Synthemitidae). Die Gattung *Chalcopteryx* (Polythoridae)



ist ein gutes Beispiel dafür, daß das Vorhandensein zahlreicher Antenodalia nicht etwa ausschließlich von der absoluten Länge des Antenodalraumes abhängt. Bei dieser Gattung, die sehr zahlreiche Antenodalia besitzt (ca. 22-25), ist der Antenodalraum wesentlich kürzer als beispielsweise bei *Archilestes* (Lestidae), die nur die beiden primären Antenodalverspannungen besitzt.

#### 4.1.3. Postnodalqueradern und Postsubnodalqueradern

##### 1.) Morphologie:

Als Postnodalqueradern werden die Queradern distal der Nodalquerader bezeichnet, die zwischen Costalrand und RA gelegen sind. Es können dabei die substigmalen Postnodalia (basal des Pterostigmas) von den poststigmalen Postnodalia (distal des Pterostigmas) unterschieden werden (Abb. 14.). Als Postsubnodalia werden die Queradern distal der Subnodalschrägader bezeichnet, die zwischen RA und RP' bzw. RP1 gelegen sind (Abb. 14.). Diese beiden Reihen von Queradern sind bei allen Odonatoptera wechselständig, mit Ausnahme der Permagrionidae †, Lestinoidea (Perilestidae, Synlestidae, Megalestidae, Lestidae) und Coenagrionoidea ("Megapodagrionidae", Platystictidae, Coryphagrionidae, Pseudostigmatidae, Protoneuridae (einschließlich Isostictinae), Platynemididae und Coenagrionidae (Abb. 58.-59.)). Bei den erwähnten Ausnahmen ist zumindest die basale Hälfte der substigmalen Postnodalia gegenständig zu den Postsubnodalia orientiert. Bei einigen Synlestidae (z.B. *Chlorolestes fasciata*) sind diese gegenständigen Queradern zudem lateral stark abgeflacht, sodaß sie nahezu den Charakter von Verspannungen haben.

Die Postnodalia und Postsubnodalia der Odonatoptera stehen allgemein senkrecht zu den angrenzenden Längsadern; lediglich bei den Triadophlebiomorpha † stehen sie, besonders in der distalen Hälfte des Postnodal- und Postsubnodalraumes, auffällig schräg (außer bei *Xamenophlebia* † und *Neritophlebia* †; Abb. 18.). Bei den "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae ist die erste Postnodalquerader zumindest im Vorderflügel deutlich schräggestellt und zwar mit umgekehrter Neigung wie die Antenodalschrägader dieser Taxa (Abb. 16. und 57.). Wie die Antenodalschrägader ist auch diese Postnodalschrägader bei den höheren Libellulidae am deutlichsten ausgeprägt. Auch die basale und distale Begrenzungsader des Pterostigmas wird durch eine verstärkte Postnodalquerader gebildet, die meist wie der RA dorsal gezähnt ist (siehe Kapitel 4.1.5.).

Da bei den Palaeodictyopteroidea †, Ephemeroptera und Neoptera die ScP i.d.R. erst am Flügelapex mit dem Costalrand verschmilzt, also kein Nodus ausgebildet ist, gibt es bei diesen Taxa auch keine Queradern, die mit den Postnodalqueradern und Postsubnodalqueradern der Odonatoptera homologisiert werden könnten. Alle Odonatoptera besitzen dagegen mehr oder weniger zahlreiche Postnodal- und Postsubnodalqueradern distal des Nodus bzw. der Verschmelzungsstelle der ScP. Die permischen Kennedyidae † ("Protozygoptera" †) und Ditaxineuridae † (Protanisoptera †) besitzen nur maximal 3-4 dieser Queradern (Abb. 17.), während die Gattung *Permaeschna* † (Protanisoptera †: Permaeschnidae †) offenbar überhaupt keine besitzt. Die geringste Anzahl dieser Queradern (ca. 9-10) unter den rezenten Odonata besitzen die winzigen Hemiphlebiidae und die Macrodiplacidae sowie einige andere Libelluloidea (z.B. *Oxygastra* und *Cordulephya*; Abb. 16.). Besonders zahlreich sind sie dagegen bei großwüchsigen Arten mit basal liegendem Nodus, also Taxa mit einem verlängerten Postnodalraum und Postsubnodalraum, wie z.B. die Triadophlebiomorpha † (über 100 px bei *Triadophlebia* †; Abb. 18.), Euarchistigmatidae † (ca. 55 px), Thaumatopteuridae (ca. 80 px), Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae (über 80 px bei *Megaloprepus*). Bei den

Isophlebiidae + beruht die große Anzahl von über 50 Postnodalia und Postsubnodalia, trotz medianer Position des Nodus, vor allem auf der enormen Flügellänge von über 10 cm. Ebenfalls mehr als 50 Queradern, trotz medianer Position des Nodus, besitzen die Aeschniidae + und Aktassiidae + sowie einige rezente Calopterygidae (*Vestalis*, *Matrona*, *Neurobasis* und *Calopteryx*), da diese Taxa insgesamt ein extrem dichtes Quergeäder haben, sodaß der durchschnittliche Abstand der Postnodalia und Postsubnodalia kleiner ist als 0,4 mm.

Die Aeschniidae + besitzen als einzige Odonoptera zwei Zellreihen basal des Pterostigmas, da distal des Nodus eine sekundäre Schaltader ausgebildet ist (Abb. 21.). Bei *Aktassia* + (Aktassiidae +) sowie *Microstigma* und *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae) ist die Postsubnodalreihe ab der Flügelmittle durch eine Interkalarader in zwei Zellreihen unterteilt; bei letzteren sind außerdem im apikalen Abschnitt des Postnodal- und Postsubnodalraumes zwei bis drei parallele Zellreihen vorhanden (auch bei *Mecistogaster*). Distal des Pterostigmas sind zudem bei *Polythore* (Polythoridae), *Devadatta* und *Amphipteryx* (Amphipterygidae), *Litheuphaea* + (Euphaeidae), *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae) und einigen "Megapodagrionidae" (*Dimeragrion*, *Podopteryx* und *Paraphlebia*) sowie *Turanothemis* + (Turanothemistidae +), *Erichschmidtia* + und *Heterophlebia* + (Heterophlebiidae +) zwei bis drei Zellreihen vorhanden.

Bei den Libelluloidea (Synthemistidae, Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae; Abb. 16. und 57.) gibt es in der basalen Hälfte des Postsubnodalraumes, stets eine charakteristische Lücke, die frei von Postsubnodalqueradern ist. Diese "Libelluliden-Lücke" stellt eine auffällige Synapomorphie der Libelluloidea dar.

Bei den meisten Anisoptera sind die Postsubnodalqueradern beidseitig bedornt, wobei die dorsalen Dornen deutlich kürzer sind als die ventralen und oft nur auf den basalen Queradern vorhanden sind. Die Postnodalqueradern sind dorsal meist unbedornt bzw. nur gezähnt und besitzen ventral längere Dornen. Die Petaluridae und manche Aeshnidae (z.B. *Aeshna cyanea*), Gomphidae (z.B. *Hagenius brevistylus*) und Cordulegastridae sowie die Gattung *Orthetrum* (Libellulidae) besitzen Dornen auf der Dorsal- und Ventralseite beider Queraderreihen. Bei *Phyllogomphoides undulatus* fehlen Dorsaldornen völlig und bei *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) sind alle Postnodalia und Postsubnodalia beidseitig unbedornt. Bei den meisten Libellulidae tragen nur die basalen Postnodalia ventrale Dornen.

Bei den meisten Zygoptera sind die Postnodalia und Postsubnodalia dorsal nur gezähnt, während sie zumindest distal mehr oder weniger lange Ventraldornen tragen. Generell nimmt die Länge und Anzahl der Dornen von basal nach distal zu. Die Synlestidae und Lestidae tragen dorsal kurze und ventral lange Dornen auf den Postnodalia und Postsubnodalia, wobei die basalen Queradern dorsal meist nur gezähnt sind. Bei den Perilestidae ist die Ventralseite dornelos und nur winzig gezähnt, während die Dorsalseite kräftig gezähnt ist. Bei den Thaumatoneuridae sind beiden Seiten basal gezähnt, während sie distal kurze Dornen tragen. Die Amphipterygidae sind die Postnodalia und Postsubnodalia dorsal nur schwach gezähnt und tragen ventral vereinzelte, relativ kurze Dornen, deren Anzahl nach distal zunimmt. Bei den Chlorocyphidae und Polythoridae sind die meisten dieser Queradern dorsal und ventral gezähnt und besitzen nur distal kurze Ventraldornen. Bei den Euphaeidae, Dictyrididae und Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*) sind sie fast glatt, da sie dorsal nur sehr schwach gezähnt sind und ventral nur auf den distalen Postnodalia vereinzelte kurze Dornen besitzen. Bei den meisten Argiolestinae ("Megapodagrionidae") geht die kräftige dorsale Zähnelung bei den distalen Queradern in kurze Dornen über, sodaß diese beidseitig kurz bedornt sind, während bei *Oxystigma williamsoni* diese Queradern gar keine Dornen tragen und auch kaum gezähnt sind und bei *Philogenia cassandra* die basalen Queradern dorsal und ventral glatt sind und nur

die distalen Postnodalia und Postsubnodalia kurze Ventral- und Dorsaldornen tragen. Bei *Hypolestes* (Hypolestinae) sind relativ lange Dornen auf der Ventralseite aller und der Dorsalseite der distalen Queradern vorhanden, während die basalen Postnodalia und Postsubnodalia dorsal glatt sind. Bei *Megapodagrion* (Megapodagrioninae) ist die Dorsalseite der Postnodalia gezähnt, die Postsubnodalia basal glatt und distal mit einzelnen kurzen Dornen versehen, während die Ventralseite beider Queraderreihen kurze Dornen trägt, die basal spärlicher sind als distal. Bei den Platystictidae und Pseudostigmatidae sind die meisten dieser Queradern dorsal und ventral gezähnt (*Palaemnema* im Hinterflügel ventral glatt) und besitzen nur distal kurze Ventraldornen. Bei den höheren Coenagrionoidea (Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae) sind die Postnodalia und Postsubnodalia dorsal deutlich gezähnt, während sie ventral lange Dornen tragen, die allerdings bei den Protoneuridae und Platycnemididae im Hinterflügel völlig fehlen.

An den Postnodalia aller Odonata fehlen Junktionsdornen ausnahmslos, da diese Queradern auch niemals gelenkige Funktionen mit Längsadern besitzen (Abb. 65.). Ähnliches gilt für die Postsubnodalia, die lediglich bei einigen höheren Coenagrionoidea (z.B. *Neoneura*, *Pyrrhosoma*, *Enallagma*) einen ventralen Junktionsdorn beim RP1 besitzen.

Mit Ausnahme der Euphaeidae (z.B. *Euphaea guerini*) tragen die Postnodalia niemals Macrotrichen. Die Postsubnodalia tragen nur sehr selten vereinzelte Macrotrichen, z.B. bei *Euphaea guerini* (insbesondere ventral), *Aeshna affinis* (nur unterhalb des Pterostigmas ventral mit je einer Macrotriche) und *Perithemis lais* (dorsal).

## 2.) Ausbildung einer Stigmalstützader, Stigmalverstrebung und Stigmalverspannung:

Bei den Lestinoidea (Cretacoenagrionidae †, Chorismagrionidae, Perilestidae, Synlestidae, Megalestidae, Lestidae; Abb. 14. und 59.) und den basalen Anisoptera (insbesondere Petaluridae, Aeshnidae, Gomphidae und Neopetaliidae sowie die fossilen Liassogomphidae †; Abb. 14.-15. und 61.) ist eine Postsubnodalquerader gegenständig zu der Basalseite des Pterostigmas gelegen (bei *Euchlorolestes* allerdings oft wechselständig), wie diese auffällig schräggestellt und verstärkt (Stigmalverstrebung). Außerdem ist die Stigmalstützader bei den Perilestidae, Lestidae, Petaluridae, Aeshnidae und Gomphidae dornelos oder zumindest spärlicher und kürzer bedornt als die übrigen Postsubnodalquerdern. Bei den Aeshnidae und insbesondere den Gomphidae ist diese Stigmalstützader auf der Ventralseite mit der Basalseite des Pterostigmas durch eine Chitinleiste verbunden (Stigmalverspannung).

Bei folgenden Taxa ist die Stigmalstützader zwar vorhanden, aber nur undeutlich ausgebildet, da sie kaum schräggestellt und verstärkt ist sowie oft nicht präzise gegenständig und auch kaum abweichend bedornt ist: Hemiphlebiidae, wenige "Megapodagrionidae" (*Lestoidea*, *Podopteryx*, *Trineuragrion*), die Platystictidae (*Palaemnema*), Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae, wobei allerdings bei den vier letztgenannten Familien die Stigmalstützader relativ deutlich schräg steht und ventral wie der RP1 gezähnt ist (Autapomorphie der höheren Coenagrionoidea).

Bei den meisten "Megapodagrionidae" (einschließlich *Megapodagrion* und *Hypolestes*) und den Thaumatopterygidae, Pseudolestidae (*Pseudolestes mirabilis*), Congqingidae †, Sieblosiidae †, Diphlebiidae, Amphipterygidae (einschließlich *Rimanella*), Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyrididae und Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*) ist überhaupt keine Stigmalstützader zu erkennen. Die Pterostigmata fast aller dieser Taxa haben eine extrem schräge und verlängerte Basalseite, die dem RA mit einer primären Junktion entspringt und dieselbe dorsale Zähnelung besitzt; das Pterostigma scheint somit basal durch eine Gabelung des RA begrenzt zu sein (Abb. 60.). Diese Umbildung der Stigmalbasalseite in



eine Y-förmige Scheingabelung des RA ist vermutlich ein funktioneller Ersatz für die reduzierte Stigmalstützader (NEEDHAM, 1903; MUNZ, 1919).

Mit Ausnahme der Gattungen *Tarsophlebiopsis* †, *Tarsophlebia* † (Tarsophlebiidae †) und *Selenothemis* † (Selenothemistidae †) ist bei den "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) die Stigmalstützader nur undeutlich ausgebildet oder sogar völlig fehlend.

Bei den Pseudostigmatidae, denen ein echtes Pterostigma sekundär fehlt (Abb. 81. und 86.), ist ebenfalls keine Stigmalstützader ausgebildet, während die vermutliche Schwestergruppe Coryphagrionidae (BECHLY, 1993b, in Vorber. b) noch ein echtes Pterostigma mit Stigmalstützader besitzt. Den Calopterygidae fehlte die Stigmalstützader zweifellos schon vor der Reduktion des Pterostigmas (Abb. 82.), da einige ursprüngliche Arten (*Caliphaea confusa*, *Hetaerina moribunda*, *H. occisa*, *Umma cincta*, *Sapho ciliata*, *S. bicolor*) zwar noch ein echtes Stigma besitzen, jedoch keine Stigmalstützader. Bei den fossilen "Protozygoptera" † und Archizygoptera † (Abb. 19.) sowie den Oreopteridae †, Congqingiidae †, Sieblosiidae †, Dysagrionidae † fehlt die Stigmalstützader ebenfalls. *Epiophlebia* und zahlreiche fossile "Anisozygoptera" besitzen zwar auch keine Stigmalstützader, diese scheint aber dennoch zu den Grundplanmerkmalen der "Anisozygoptera" & Anisoptera zu gehören, da einige andere fossile "Anisozygoptera", z.B. die sehr basal stehenden Tarsophlebiidae †, eine sehr deutlich ausgeprägte Stigmalstützader aufweisen.

Bei zahlreichen "abgeleiteten" Anisoptera (Austropetaliidae, Chlorogomphidae und Libelluloidea) ist die Stigmalstützader sekundär mehr oder weniger wechselständig orientiert und kaum verstärkt, da sie i.d.R. etwas nach distal, unterhalb des posterioren Stigmalrandes verschoben wurde, was besonders bei den Macrodiplacidae und Libellulidae sehr deutlich ausgeprägt ist (Abb. 16. und 62.).

Bei der Mehrzahl der \*Odonata liegt die Stigmalstützader bei etwa 80-90 % der Flügellänge, während sie bei den Petaluridae (einschließlich *Protolindenia wittei* †) und den Anactini (Aeshnidae) bei etwa 70 % der Flügellänge liegt, also stark nach basal verschoben wurde und zwar ungefähr in die Mitte des Postsubnodalraumes (Abb. 14.-15. und 23.). Das Pterostigma ist mit Ausnahme von *Protolindenia wittei* † und *Phenes raptor* dennoch gegenständig zu der Stützader gelegen, da entweder das Pterostigma ebenfalls basal verschoben wurde (Anactini; Abb. 15.) oder in Basalrichtung extrem verlängert ist (Petaluridae; Abb. 14.).

#### 4.1.4. Nodus

##### 1.) Morphologie:

Der Nodus der \*Odonata ist eine komplexe Struktur im Costalrand, die durch folgende Strukturelemente gebildet wird:

- a) ScP-Biegung: Die ScP macht am Nodus eine Biegung nach anterior und verschmilzt mit dem Costalrand. Diese Biegung tritt erstmals bei den Protanisoptera † (Abb. 17.), Triadophlebiomorpha † (Abb. 18.) und "Protozygoptera" † auf, während sich die ScP bei den "Protodonata" † (Abb. 68.-71.) dem Costalrand fließend nähert, um mit diesem erst relativ weit distal zu verschmelzen. Bei den erwähnten Taxa ist diese Biegung aber noch sehr flach und das Gleiche gilt auch noch für die Epiophlebiidae, Hemiphlebiidae, Lestinoidea (Abb. 20., 48.) und Coenagrionoidea (Abb. 49.). Innerhalb der "Calopterygoidea" ist ein relativ sanfte Biegung der ScP nur noch bei wenigen Taxa festzustellen (z.B. Thaumateonuridae), während bei der Mehrzahl der Familien die Biegung sehr steil verläuft (Abb. 50.-53.) und bei einigen (Chlorocyphidae, Polythoridae) die ScP abrupt rechtwinkelig nach anterior abknickt, um dann wiederum wiederum rechtwinkelig umzubiegen und mit dem Costalrand

zu verschmelzen (Z-förmiger Doppelknick = "kink" sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Letzterer Merkmalszustand findet sich auch bei allen rezenten Anisoptera, wobei die Biegung der ScP bei den sehr ursprünglichen Petaluridae etwas weniger steil ist (Abb. 54.), als bei den übrigen Anisoptera (Abb. 55.-57.). Lediglich bei *Calopteryx* ist die Biegung etwas flacher (Abb. 53.), was aber offenbar eine sekundäre Erscheinung ist, da die nahe verwandten Heteraeninae und Dictyrididae gleichfalls eine sehr steile ScP-Biegung besitzen (Abb. 52.). Durch den flachen Verlauf der ScP-Biegung unterscheidet sich der Nodus der Lestinoidea (außer *Archilestes*; Abb. 58.) erheblich von dem der Anisoptera, entgegen der Ansicht von NEL et al. (1993: 51), die in der Gestalt des Nodaleinschnittes den einzigen nennenswerten Unterschied sahen.

- b) CP-Terminalknick: Die CP, welche die ventrale Blutlakunae des basalen Costalrandes bildet, endet am Nodus (Abb. 27.), in dem sie unmittelbar davor nach posterior abknickt und in der Flügelmembran vor der ScP blind endet (äußerliche Sklerotisation) bzw. mit der ScP verschmilzt (Blutlakunae). Dieser Knick ("kink") der CP ist bei den Anisoptera, mit Ausnahme der Aeschniidae (Abb. 21.), extrem deutlich ausgebildet (Abb. 27. und 54.-57.). Bei den Epiophlebiidae und den Zygoptera ist er, ebenso wie die ventrale Blutlakunae des basalen Costalrandes (CP), mehr oder weniger zurückgebildet. Relativ deutlich zu erkennen ist er noch bei den Lestinoidea, speziell bei den Sieblosiidae (Abb. 20.), *Phyllestes* und *Archilestes* (Abb. 58.), jedoch nicht bei den Perilestidae (Abb. 48.). Ebenfalls erkennbar ausgebildet ist der CP-Knick bei den "Calopterygoidea" (speziell bei *Hetaerina*; Abb. 52.) und schwächer auch bei den basalen Coenagrionoidea ("Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae und Platystictidae), während er bei den höheren Coenagrionoidea (Protoneuridae, Platycnemididae, Coenagrionidae) nur sehr rudimentär vorhanden ist bzw. oftmals gar nicht zu erkennen ist. Der CP-Terminalknick gehört sicherlich zum Grundplan der \*Odonata, es ist derzeit aber noch unklar, ob er im Nodus der Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" † und Archizygoptera † bereits ausgebildet war.
- c) Nodaleinschnitt: Am Nodus ist der Costalrand durch eine Einschnitt (Nodaleinschnitt) unterbrochen, der den Costalrand in einen basalen und einen distalen Abschnitt teilt (Abb. 14) und durch eine membranöse Zone überbrückt wird ("nodal furrow" sensu COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899: 236; "scissure nodale" sensu NEL et al., 1993: 51). Bei den meisten Zygoptera, insbesondere den Hemiphlebiidae, Lestinoidea und Coenagrionoidea, liegt das distale Ende des basalen Costalrandes dem proximalen Abschnitt des distalen Costalrandes auf, sodaß der Nodaleinschnitt und die membranöse Zone verdeckt sind (Abb. 28., 48.-50. und 58.). Bei den höheren "Calopterygoidea", deren ScP-Biegung fast rechtwinklig verläuft, stoßen die beiden Costalränder aneinander und der Nodaleinschnitt und die membranöse Zone sind daher deutlicher zu erkennen, wodurch der Nodus dieser Taxa eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Nodus der Anisoptera besitzt (Abb. 51.-53.). Bei allen Zygoptera (einschließlich der Lestinoidea und "Calopterygoidea"; contra NEL et al., 1993: 53) ist jedoch der basale und distale Costalrand zum Nodus hin einwärtsgebogen, sodaß der Costalrand am Nodus konkav eingebuchtet ist (Abb. 48.-49.), während der basale und distale Costalrand der "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und Anisoptera in einer Linie liegen (Abb. 14.-16., 27. und 54.-57.). Auch bei den "Calopterygoidea" liegt daher der basale Costalrand dem distalen Costalrand geringfügig auf (Abb. 50.-53.), während dies bei den "Anisozygoptera" und Anisoptera niemals der Fall ist (Abb. 27. und 54.-57.). Ein Nodaleinschnitt und eine Einbuchtung des Costalrandes scheint bereits bei den Triadophlebiomorpha † (Abb. 18.) und zahlreichen "Protozygoptera" † (z.B. *Permolestes* †,

*Permagrion*†, *Kennedya*†, *Triasolestodes*†) ausgebildet gewesen zu sein (*contra* NEL et al., 1993: 53), während diese Strukturen im Flügel der Archizyoptera† (Abb. 19.), mancher "Protozyoptera"† (z.B. *Batkenia*†) und der Sieblosiidae† (Abb. 20.) völlig fehlen, was jedoch sehr wahrscheinlich eine sekundäre Erscheinung ist. Deutlich reduziert ist der Nodaleinschnitt auch bei den Aeschnidiidae† (Abb. 21.).

- d) Membransklerotisationen: Zwischen dem Abwärtsknick der CP und dem Costalrand bzw. dem Aufwärtsknick der ScP ist die Flügelmembran stark sklerotisiert (Abb. 27.). Außerdem ist die Flügelmembran zwischen Costalrand und ScP unmittelbar basal des Nodus meist leicht sklerotisiert. Am deutlichsten ausgeprägt sind diese sekundären Sklerotisationen bei den Anisoptera (Abb. 54.-55.), Lestinoidea und "Calopterygoidea" (Abb. 48. und 50.), wobei bei letzteren oft auch die Flügelmembran zwischen Costalrand und RA, die distal unmittelbar an den Nodus angrenzt, leicht sklerotisiert ist (Abb. 51. und 53.). Weniger deutlich, aber i.d.R. durchaus vorhanden, sind die Membransklerotisationen bei den basalen Coenagrionoidea, während sie bei den stärker abgeleiteten Familien (Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae) oft kaum zu erkennen sind. Bei den Sieblosiidae† (Abb. 20.) ist die Sklerotisation zwischen CP-Knick und ScP-Knick sekundär fehlend, aufgrund der starken Basalverschiebung des CP-Terminalknickes.

- e.) Nodalquerader und Subnodalschrägader sowie deren ventrale und ggf. dorsale Verspannungen (siehe unten).

Eine dem echten Nodus der \*Odonata ähnliche Struktur findet sich, allerdings in anderer Realisationsform, auch außerhalb der Odonoptera, z.B. am medianen Flügelvorderrand der Cicadoidea (Hemiptera: Auchenorrhyncha) und an der Basis des "Pterostigmas" der Hymenoptera.

## 2.) Relative Lage des Nodus im Flügel:

Im Gegensatz zu allen Odonoptera verschmilzt die ScP bei den Palaeodictyopteroidea†, Ephemeroptera (einschließlich *Bojophlebia*†) und den basalen Neoptera (z.B. Orthoptera) meist erst am Flügelapex, also jenseits von 80 % der Flügellänge, mit dem Costalrand. Bei den "Protodonata"† liegt der "Nodus", bzw. der Verschmelzungspunkt von ScP und Costalrand, bei 50-80 % der Flügellänge; bei den Protanisoptera† bei etwa 60 %, bei den Triadophlebiomorpha† bei durchschnittlich 30 %, bei den "Protozyoptera"† bei 30-40 % und bei den Archizyoptera† bei 25-35 % der Flügellänge. Bei den Anisoptera liegt die relative Position des Nodus im Vorderflügel bei 51 % und im Hinterflügel bei 43 % der Flügellänge. In derselben Größenordnung liegen die Werte bei den "Anisozyoptera", z.B. liegt der Nodus bei *Epiophlebia* im Vorderflügel bei 51 % und im Hinterflügel bei 46 % der Flügellänge. Bei den Hemiphlebioidea befindet sich der Nodus bei 38 %, bei den Lestinoidea bei 30-35 % (Perilestidae bei 27 %), bei den "Calopterygoidea" bei 35-45 % (Thaumatoneuridae bei 17 %) und bei den Coenagrionoidea bei 30-35 % (Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae bei etwa 22 %) der Flügellänge.

Bei den Protanisoptera† und Triadophlebiomorpha† (einschließlich *Triadotypus*† und *Piroutetia*†, aber außer *Cladophlebia*†) liegt der Subnodus beim Ursprung des RP" (Abb. 17.-18.), während das vermutliche Homologon der "Subnodalschrägader" bei den "Protodonata"† beim RP2-Ursprung gelegen ist. Der Subnodus der meisten "Protozyoptera"† (einschließlich *Permagrion*†; Ausnahme: *Batkenia*†) und Archizyoptera† liegt dagegen etwas basal des RP"-Ursprunges (Abb. 19.). Bei allen Anisoptera (außer *Perithemis* *lais*) und der Mehrzahl der "Anisozyoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) ist die Position des Subnodus stets zum Ursprung des RP2 absolut gegenständig orientiert (Abb. 14.-16., 21., 23. und 54.-57.), der allerdings nicht verstärkt ist und auch nicht dorsal mit der Subnodalschrägader verspannt ist. Bei einigen Isophlebioidea† (*Progonophlebia*†,



*Selenothemis*†, *Shurabiola*†, *Oreopteron*†) und der rezenten Libellulide *Perithemis* *lais* liegt der Subnodus basal des RP2-Ursprungs, bei den Stenophlebiidae† etwas distal davon. Innerhalb der Zygoptera ist der Subnodus nur bei den Zacallitidae†, Diphlebiidae, *Rimanella* und *Pentaphebia* (Amphipterygidae) sowie höheren "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyriidae und Calopterygidae) gegenständig zum RP2-Ursprung orientiert (Abb. 52.-53.); diese gegenständige Lage scheint aber weit weniger fixiert zu sein als bei den Anisoptera, da bei jedem der erwähnten rezenten Taxa Vertreter vorkommen, bei denen der Subnodus etwas basal oder distal des RP2-Ursprunges gelegen ist, oftmals sogar innerhalb derselben Spezies oder in den verschiedenen Flügeln eines Individuums. Bei den höheren Lestinoidea (Megalestidae, Lestidae), einigen "Calopterygoidea" (Dysagrionidae †, Steleopteridae †, Sieblosiidae †, Congqingidae †, *Pseudolestes*, *Philoganga*, *Amphipteryx*, *Devadatta*, *Libellago*) und einigen "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Lestoidea*, *Rhipidolestes*) ist der Subnodus stets zwischen den Ursprüngen des RP2 und IR2 gelegen (Abb. 14. und 58.), die weit auseinander liegen. Bei den Hemiphlebiidae, Cretacoenagrionidae†, manchen Synlestidae (*Phyllestes*) und den höheren Coenagrionoidea (einige "Megapodagrionidae", z.B. *Megapodagrion* sowie fast allen Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae) ist der Subnodus stets absolut gegenständig zum Ursprung des IR2, der bei den erwähnten Coenagrionoidea zumindest verstärkt ist, meist jedoch zusätzlich dorsal mit der Subnodalschrägar verspannt ist (siehe Punkt 5.). Bei allen der genannten Familien gibt es jedoch auch einzelne Gattungen bei denen der Subnodus beim RP"-Ursprung gelegen ist (z.B. *Heteragrion* und *Dimeragrion*), der sich nur etwas basal des IR2-Ursprunges befindet (Ausnahme: *Oxystigma*). Auch bei *Chorismagrion* (Chorismagrionidae) und *Chlorolestes* (Synlestidae) liegt der Subnodus beim RP"-Ursprung. Bei *Euarchistigma* † und *Thaumatoneura* ist der Subnodus stets in der Mitte zwischen den Ursprüngen des IR2 und RP" gelegen, die extrem nach basal verschoben sind. Die Perilestidae sind die einzigen Odonatoptera bei denen der Subnodus deutlich basal des RP"-Ursprunges gelegen ist (Abb. 48.), wenn man von der ursprünglichsten Spezies *Nubiolestes diotima* absieht, bei der der Subnodus gegenständig zum Ursprung des RP" ist.

### 3.) Nodalquerader und Nodalverspannung:

Die Nodalquerader ist bei allen Odonatoptera (mit Ausnahme der "Protodonata" †) vorhanden und liegt im allgemeinen mehr oder weniger schräg zwischen der ScP-Biegung und dem RP, sodaß das anteriore Ende basal des posterioren Endes gelegen ist (Abb. 14.-21. und 48.-58.). Sehr schräg ist die Nodalquerader bei den Perilestidae (Abb. 48.), Philogangidae, Amphipterygidae (Abb. 50.), Zacallitidae†, Chlorocyphidae, Polythoridae (extrem schräg; Abb. 51.), Euphaeidae, Hetaeriniinae (Abb. 52.), Pseudostigmatidae (Abb. 28.) und Platystictidae (Abb. 49.). Nur wenig schräg bzw. weitgehend senkrecht ist sie bei den einigen Triadophlebiomorpha† (Abb. 18.), den meisten "Protozygoptera" † (außer Permolestidae† und Permagrionidae†), Archizygoptera† (einschließlich *Terskeja*†; Abb. 19.), Sieblosiidae† (Abb. 20.), Lestidae und Dictyriidae sowie insbesondere allen rezenten Anisoptera (Abb. 54.-57.), während sie bei *Ditaxineura* † (Protanisoptera†; Abb. 17.), *Triassolestodes* † ("Protozygoptera"†) und *Stenolestes*† (Sieblosiidae†; siehe NEL & PAICHELER, 1994: 36) sogar eine umgekehrte Neigung besitzt (anteriores Ende distal des posterioren Endes). Bei den Anisoptera (außer Libelluloidea) ist die Nodalquerader mit dem ScP-Knick durch eine dorsale Chitinleiste (Nodalverspannung) verbunden (Abb. 55.-56.), die bei den sehr ursprünglichen Petaluridae besonders deutlich ausgebildet ist und teilweise sogar Dornenzähne trägt (z.B. bei *Tachopteryx thoreyi*), während sie bei den Cordulegastridae teilweise und den Libelluloidea nahezu vollkommen reduziert wurde. Eine ähnliche Nodalverspannung wird innerhalb der

Zygoptera (konvergent) bei den Lestidae und Dictyrididae durch eine enorme, pyramidale Verdickung der Nodalquerader gebildet.

Bei den abgeleiteten Sieblosiidengattungen *Paraoligolestes* †, *Stenolestes* † und *Parastenolestes* † ist die Nodalquerader, gemeinsam mit dem CP-Terminalknick und der Subnodalschrägader nach basal verschoben und daher ein deutliches Stück entfernt von der Verschmelzungsstelle der ScP mit dem Costalrand (Abb. 20.). Da zudem die Membransklerotisation reduziert wurde, die den Zwischenraum ursprünglich ausfüllte, durchkreuzt ein kurzer, freier Abschnitt ScP den Nodal-Komplex aus CP-Terminalknick und Nodalquerader, um erst etwas weiter distal mit dem Costalrand zu verschmelzen (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993: 77; NEL & PAICHELER, 1994: 36). Die scheinbare Durchkreuzung des Nodal-Komplexes durch die ScP bei den Aeschniidae † (Abb. 21.) und einigen rezenten Anisopterenarten (Abb. 54.) beruht hingegen auf der Bildung einer Pseudo-ScP aus dem Postnodalquergeäder (siehe Kapitel 5.2.2. Punkt 4.)

#### 4.) Subnodalschrägader und Subnodalverspannung:

Eine typische Subnodalschrägader findet sich bei allen Odonatoptera, mit Ausnahme der "Protodonata" †, zwischen RA und RP, i.d.R. direkt unterhalb der Nodalquerader (Abb. 14.-21. und 48.-58.). Bei einer Schrägader zwischen dem RA und RP, die im distalen Flügelabschnitt einiger "Protodonata" † ("Meganeuridae" †, außer *Namurotypus* †, *Oligotypus* † und *Kargalotypus* †) nahe dem RP2-Ursprung gelegen ist, könnte es sich um eine der Subnodalschrägader homologe Struktur handeln.

Besonders schräg verläuft die Subnodalquerader bei einigen Triadophlebiomorpha † (Mitophlebiidae † und Triadophlebiidae †; Abb. 18.b) und "Protozygoptera" † (Permolestidae †), sowie zahlreichen Lestinoidea (Lestidae; Abb. 58.) und "Calopterygoidea" (Philogangidae, Amphipterygidae, Zacallitidae †, Chlorocyphidae und Polythoridae; Abb. 50.-52.). Weitgehend senkrecht ist sie bei den wenigen Triadophlebiomorpha † (Zygophlebiidae †), den meisten "Protozygoptera" † (außer Permolestidae † und Permagrionidae †), Archizygoptera † (einschließlich *Terskeja* †; Abb. 19.), Sieblosiidae † (Abb. 20.) und Aeschniidae † (Abb. 21.), während sie bei *Triassolestodes* † ("Protozygoptera" †) und *Stenolestes* † (Sieblosiidae †; siehe NEL & PAICHELER, 1994: 36) sogar eine umgekehrte Neigung besitzt (anteriores Ende distal des posterioren Endes).

Bei einigen wenigen Taxa, die einen echten Nodus besitzen, ist die Subnodalschrägader etwas nach distad verschoben, sodaß sie nicht mehr direkt unterhalb der Nodalquerader gelegen ist. Dies ist beispielsweise bei *Ditaxinaura* † (Protanisoptera †: Ditaxineuridae †; Abb. 17.), *Progonophlebia* † ("Anisozygoptera": Progonophlebiidae †), *Cyclothemis* † und *Shurabiola* † ("Anisozygoptera": Camptophlebiidae †) der Fall. Bei den meisten "Protozygoptera" † (außer Permolestidae † und Permagrionidae †) und Archizygoptera † (einschließlich *Terskeja* †; Abb. 19.) sowie den Sieblosiidae † (außer *Oligolestes* †; Abb. 20.), ist dagegen die Subnodalschrägader, gemeinsam mit der Nodalquerader, deutlich nach basal verschoben. Für die Interpretation einer sekundären Basalverschiebung bei diesen Taxa spricht die Tatsache, daß bei den wesentlich ursprünglicheren Protanisoptera † und Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †) die entsprechenden Adern eine ähnliche Lage besitzen wie bei den \*Odonata (Abb. 17.-18.). Bei abberanten Exemplaren von *Epallage fatime* (Euphaeidae), die nicht besonders selten zu sein scheinen, ist nur die Subnodalschrägader nach basal verschoben, sodaß Nodalquerader und Subnodalschrägader nicht mehr gegenständig sind und folglich auch nicht mehr ventral verspannt sein können.

Auf der Flügelunterseite aller rezenten \*Odonata ist die Subnodalschrägader mit der Nodalquerader durch eine deutliche Chitinleiste verspannt (Subnodalverspannung), die die

Flügelalte überbrückt, welche entlang dem RA verläuft (Abb. 50. und 53.-58.). Bei zahlreichen höheren Coenagrionoidea (z.B. *Platynemesis acutipennis* und *Pyrrhosoma nymphula*) ist die Subnodalverspannung gezähnt, während sie bei den übrigen Odonata (außer *Aristocypha* und *Amphipteryx*) mehr oder weniger glatt ist.

#### 5.) Interradialverspannung:

Bei einigen "Megapodagrionidae" (z.B. *Philogenia cassandra*, *Megapodagrion venale* und *M. macropus*) und fast allen Pseudostigmatidae (Abb. 28.), Platystictidae (Abb. 49.), Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae ist der Ursprung des IR2 verstärkt und gegenständig zum Subnodus. Mit Ausnahme von *Philogenia* und der meisten Pseudostigmatidae (außer *Megaloprepus*) ist der Ursprung des IR2 mit der Subnodalschrägader zudem dorsal verspannt (Abb. 49.), d.h. durch eine Chitinleiste verbunden, die den RP überkreuzt. Diese Interradialverspannung ist sehr wahrscheinlich eine Synapomorphie dieser Taxa. Bei den Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae ist die Interradialverspannung meist dorsal gezähnt.

### 4.1.5. Pterostigma

#### 1.) Gestalt:

Bei allen \*Odonata ist das Pterostigma, soweit es nicht sekundär reduziert wurde, stets in beiden Flügelpaaren vorhanden und wird anterior durch den Costalrand und posterior durch den RA begrenzt (Abb. 14.-16. und 59.-62.). Die basale und distale Begrenzung wird jeweils durch eine verstärkte Postnodalquerader gebildet (basale und distale Stigmalquerader). Die Stigmalqueradern der Anisoptera (Abb. 61.-62.), Perilestidae (Abb. 59.) und Euphaeidae sowie von *Oxystigma williamsoni* ("Megapodagrionidae") sind dorsal und ventral weitgehend glatt. Bei den übrigen Zygoptera zeigt zumindest die distale Stigmalquerader dieselbe dorsale Zähnelung wie der RA (Abb. 100.-102. und 110.). Bei *Rimanella* (Amphipterygidae), *Megapodagrion* ("Megapogagrionidae") und *Palaemnema* (Platystictidae; Abb. 110.) ist auch die basale Stigmalquerader dorsal gezähnt und bei den Lestidae (z.B. *Archilestes grandis*), Thaumatopterygidae, Amphipterygidae (außer *Rimanella*), Polythoridae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae sind alle Stigmalrandadern dorsal und ventral gezähnt (Abb. 100.-102.). Das Pterostigma selbst ist frei von Queradern, wenn man von individuellen Abberationen absieht: Ein paar juvenile Libelluliden in meiner Sammlung, lassen in ihrem noch transparenten Pterostigma rudimentäre Queradern erkennen, die jedoch nicht auf dem Membranprofil in Erscheinung treten. Die Weibchen von *Devadatta agrioides* (Amphipterygidae) und die Männchen von *Ischnura* (= *Anomalagrion*) *hastata* (Coenagrionidae) sind die einzigen bekannten Libellen, bei denen das Pterostigma keinen Kontakt zu Costalrand des Flügels hat (ST. QUENTIN, 1966).

Das sogenannte Pterostigma der Protanisoptera † (Abb. 17.) wird, im Gegensatz zum Pterostigma aller \*Odonata, vom RA durchkreuzt und ist auch sonst nicht durch Flügeladern begrenzt. Eine verblüffend ähnliche Struktur gibt es bei den völlig unverwandten Permthemistidae † (Palaeodictyopteroidea †). Das vermeintliche Pterostigma von *Meganeuropsis americana* † ("Protodonata" †: Meganeuridae †) scheint dagegen nur auf einer Verdickung des distalen Costalrandes zu beruhen, verursacht durch die Eimmündung der zwei, sehr dicht parallel verlaufenden, Längsadern ScP und RA. Diese vorläufige Interpretation bedarf allerdings noch der Bestätigung durch Untersuchung des Originalfossils, da mir bislang leider nur relativ unzulängliche Abbildungen zugänglich waren (CARPENTER, 1992: Fig. 38/6).



Ein dunkel gefärbter und deutlich sklerotisierter Blutsinus am apikalen Flügelvorderrand (= "Pterostigma") kommt auch bei folgenden Taxa, außerhalb der Odonatoptera vor: Permothemistidae †, Martynoviidae † und Biarmohymenidae † (nur bei diesem Taxon ist das Pterostigma ebenfalls posterior durch den RA begrenzt) sowie einige Aphidina (Hemiptera: Sternorhyncha) und die Zoraptera, Psocoptera, Hymenoptera, Mecoptera, Raphidioptera und Planipennia. Das Pterostigma wird jedoch bei diesen Taxa niemals basal und distal durch eine Querader begrenzt und ist, mit Ausnahme der Biarmohymenidae †, auch niemals posterior durch den RA begrenzt. Unter den rezenten Pterygota besitzen nur die Mecoptera, Raphidioptera und Planipennia, wie die Odonata, ein Pterostigma in beiden Flügelpaaren, während alle übrigen erwähnten Taxa ein solches Stigma nur im Vorderflügel besitzen.

Der Querschnitt des Odonaten-Pterostigmas zeigt, daß die beiden Flügelmembranen im Bereich des Pterostigmas stark sklerotisiert und auseinandergewichen sind (Abb. 26.). Der dadurch geschaffene Hohlraum (Stigmallumen) kommuniziert mit den umgebenden Adern, die auf der dem Pterostigma zugewandten Seite offen sind, wodurch das Pterostigma zu einem Blutsinus wird. Besonders deutlich ausgeprägt ist diese Aderperforation am Costalrand bei den Anisoptera.

Der Basalrand des Pterostigmas steht bei fast allen Odonata, mit Ausnahme der Perilestidae (Abb. 59.) und einiger Libelluloidea (Abb. 62.), etwas schräger als die benachbarten Postnodalqueradern. Besonders schräggestellt und deutlich verlängert ist die basale Stigmalquerader bei zahlreichen "Megapodagrionidae" und allen "Calopterygoidea" (Abb. 60.), soweit bei letzteren das Pterostigma nicht reduziert ist. Diese Taxa stimmen sämtlich darin überein, daß eine besondere Stigmalstützader nicht ausgebildet ist. Bei den Argiolestinae und *Rhipidolestes* ("Megapodagrionidae") sowie den Thaumatoptera, Diphlebiidae, Amphipterygidae (Abb. 60.), Zygoptera †, Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyodoridae und Calopterygidae, steht die basale Stigmalquerader so schräg, daß sie den Charakter eines Astes des RA hat (siehe Kapitel 4.1.3.). Dieser Eindruck einer scheinbaren Radius-Gabelung wird verstärkt durch die Verdickung der Stigmalquerader und die Tatsache, daß sie dem RA mit einer primären Junktion "entspringt" und i.d.R. wie dieser auf der Dorsalseite gezähnt ist. Bei den meisten der erwähnten Taxa, insbesondere bei den Gattungen *Dimeragrion* und *Oxygrion* ("Megapodagrionidae"), *Thaumatoptera* (Thaumatoptera), *Diphlebia* (Diphlebiidae), *Amphipteryx* (Abb. 60.) und *Devadatta* (Amphipterygidae), *Litheuphaea* † (Euphaeidae) und allen Polythoridae, sind sogar mehrere Queradern zwischen der schrägen Stigmalquerader und dem Costalrand ausgebildet (Hyperstigmalqueradern).

Bei den höheren Coenagrionoidea (Protoneuridae, Platynemidae und Coenagrionidae) sind dagegen der stigmale RA-Abschnitt und die beiden Stigmalqueradern deutlich erweitert und bilden eine einheitliche, U-förmige Struktur, die das Pterostigma lateral und posterior begrenzt (Abb. 100.-102.). Der RA basal und distal des Pterostigmas ist deutlich dünner und scheint daher in der Aufsicht mit einer sekundären Junktion an dieser Struktur zu inserieren. Zumindest in Ansätzen ist diese Merkmalsausprägung auch bei *Perilestes* (Perilestidae; Abb. 59.), *Megapodagrion* ("Megapodagrionidae") und *Palaemnema* (Platystictidae; Abb. 110.) zu erkennen.

## 2.) Länge des Pterostigmas und Lage der basalen und distalen Begrenzungsader:

Bei den "Protozygoptera" † und Archizygoptera † ist das Pterostigma i.d.R. 2,7-4 mal länger als breit (Ausnahme: *Terskeja* † 5,7). Im Vorderflügel von *Triassolestodes* † ist es 7,5 mal länger als breit, während es im Hinterflügel nur 3,5 mal länger als breit ist. Einen solchen Längenunterschied gibt es bei keiner anderen Odonatoptere. Die merkwürdige Form des Hinterflügels, der nur 75 % der Länge des Vorderflügels erreicht, wirft meines Erachtens die

Frage auf ob hier nicht die Möglichkeit einer Deformation des Fossils besteht (diagenetische Stauchung), ähnlich wie dies von GENTILINI & PETERS (1993) für einige fossile Aeshnidenflügel beschrieben wurde.

Bei den "Calopterygoidea" (einschließlich der fossilen Congqingiidae + Sieblosiidae +, Dysagrionidae +, Zacallitidae +) ist das Pterostigma, mit wenigen Ausnahmen (z.B. *Congqingia*, *Pseudolestes*, *Libellago*, *Caliphaea*, *Hetaerina*) 4-7 mal länger als breit und es liegen mindestens vier, meist sogar mehr als fünf Queradern darunter. Alle übrigen Zygoptera besitzen ein kürzeres Pterostigma, bei dem maximal vier Queradern darunter liegen (Ausnahme: *Chlorolestes fasciata*, *Archilestes grandis* und *Philogenia cassandra* mit 5 Queradern). Bei den Hemiphlebiidae, Perilestidae (Ausnahme: *Nubiolestes* mit 3 Queradern), Platystictidae (Ausnahme: *Palaemnema* mit 3 Queradern), Protoneuridae (einschließlich Isostictinae; Ausnahme: *Phylloneura* mit 3 Queradern), Platycnemididae und Coenagrionidae sowie einigen "Megapodagrionidae" (z.B. *Megapodagrion* und *Trineuragrion*) ist das Pterostigma sehr kurz (maximal 3 mal länger als breit, meist weniger als doppelt so lang wie breit) und es liegen nur zwei Queradern (also eine Zelle) unterhalb des Pterostigmas. Bei einigen Protoneuridae (z.B. *Neoneura myrtae*) liegt sogar nur die nach distad verschobene Stigmalstützader, als einzige Querader unterhalb des Pterostigmas.

Unter den "Anisozygoptera" besitzen die Euthemistidae +, Epiophlebiidae, Progonophlebiidae +, Selenothemistidae +, Turanothemistidae +, Myopophlebiidae + und Heterophlebiidae + ein relativ kurzes Pterostigma (ca. 2-5 mal länger als breit); die Oreopteridae + sogar nur ein sehr kurzes Pterostigma, das nur etwa 1,3 mal länger ist als breit. Die Stenophlebiidae +, Liassophlebiidae +, Archithemistidae +, Isophlebiidae + und Campterothlebiidae + (außer *Shurabiola* +) besitzen hingegen ein sehr langes Pterostigma (ca. 7-12 mal länger als breit).

Die basalen Anisoptera (Liassogomphidae +, Aktassidae +, Petaluridae, Aeshnidae, Gomphidae, Cordulegastridae, Hemeroscopidae + und Chlorogomphidae) besitzen ein langes Pterostigma (5-7 mal länger als breit), i.d.R. mit mindestens vier darunterliegenden Queradern (Ausnahme: *Cordulegaster (Lauragaster) diadema* mit 2-3 Queradern darunter). Die Libelluloidea besitzen dagegen ein kürzeres Pterostigma (3-4,5 mal länger als breit) mit maximal vier darunterliegenden Queradern. Bei den höheren Libellulidae (z.B. *Sympetrum*) liegen i.d.R. maximal zwei Queradern unter dem Pterostigma, bei den stärker abgeleiteten Gattungen der "Corduliinae" (z.B. *Somatochlora*) sogar nur die distad verschobene Stigmalstützader.

Das Pterostigma ist besonders langgestreckt bei den Campterothlebiidae +, Cordulegastridae und Anactini (Aeshnidae) (ca. 9 mal länger als breit) und vor allem bei den Petaluridae (Abb. 14.) und Isophlebiidae + (12-15 mal länger als breit!). Diese Verlängerung beruht nicht auf einer Erweiterung nach distal, sondern auf einer starken Verschiebung des Basalrandes in Richtung Nodus. Da bei den Isophlebiidae + und den meisten übrigen Isophlebioidea + (z.B. *Archithemis* +, *Campterothlebia* + und *Xanthohypsa* +) auch der Distalrand nach basal verschoben ist (Lage bei 78-83 % der Flügellänge, im Gegensatz zu ca. 90-95 % bei den übrigen Odonata), ist das Pterostigma in Flügelapexfragmenten der Isophlebiidae + oft nicht zu erkennen, weswegen wohl CARLE (1982b) irrtümlich glaubte, daß diesen ein Pterostigma völlig fehle.

3.) Stigmalstützader bzw. Stigmalverspannung (siehe Kapitel 4.1.3.).

4.) Mikroskulpturen (vergl. HEYMER, 1973b, 1975a):

Die dorsale und ventrale Membran des Pterostigmas ist bei den Anisoptera stark sklerotisiert, aber in der Regel mehr oder weniger glatt (Abb. 61.-62. und 88.-91.). Bei den meisten

"Corduliidae" und Libellulidae gibt es allerdings eine transversale Rippelung der Ober- und Unterseite (Abb. 62.). Nur bei *Oxygastra curtisii* ("Corduliidae"; Abb. 90.) und *Perithemis lais* (Libellulidae) ist diese Rippelung zu einer intensiven Knitterung des Pterostigmas umgebildet, die der Faltengebirgsstruktur der Coenagrionidae ähnelt (Konvergenz). Ansonsten gibt es bei den Anisoptera keine Mikroskulpturierung des Pterostigmas.

Bei den Zygoptera sind hingegen stets besondere Kutikularstrukturen (Mikroskulpturen) ausgebildet (Abb. 59.-60. und 92.-111.), welche der sklerotisierten Stigmalmembran sowohl auf der Dorsalseite als auch auf der Ventralseite des Pterostigmas aufgelagert sind. Bei meiner rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung der Mikroskulpturen des Pterostigmas der Zygoptera konnte ich die folgenden vier Grundtypen feststellen:

- a) Wabenstruktur: Eine vollflächig intakte Wabenstruktur ist bei den Polythoridae, Dictyrididae, Caliphaeinae (HEYMER, 1975a), Thaumtoneuridae, zahlreichen "Megapodagrionidae" (Argiolestinae: *Oxystigma*, *Philogenia*, *Heteragrion*) und den Platycnemididae (Calicnemididae nicht untersucht) vorhanden (Abb. 92.-100.). Eine deutliche, aber teilweise obliterierte, Wabenstruktur findet sich auch bei den Diphlebiidae (vergl. HEYMER, 1975a), die leicht zerissene Waben besitzen. Bei der "Megapodagrionide" *Dimeragrion percubitale* ist die Wabenstruktur nur peripher vorhanden, während in der Stigmamitte eine typische Faltengebirgsstruktur ausgebildet ist. Bei allen Amphipterygidae (einschließlich *Rimanella*; Abb. 95.) ist die Wabenstruktur gleichfalls nur in den Randbereichen des Pterostigmas zu erkennen, während die übrige Stigmafläche eine Knitterung (*Rimanella*) oder eine charakteristische Längsfältelung besitzt (Abb. 60.), die ausschließlich bei den Amphipterygidengattungen *Amphipteryx* und *Devadatta* vorkommt.

Die Ausbildung eines Wabenmusters aus Chitinleisten stellt sehr wahrscheinlich den Grundplanzustand, zumindest der "Calopterygoidea" & Coenagrionoidea, dar. Dies ergibt sich nicht nur aus der sparsamsten Interpretation der Merkmalsverteilung, sondern zeigt sich u.a. auch daran, daß bei der Faltengebirgsstruktur noch Reste des Wabenmusters zu erkennen sind (Abb. 103.). Die Wabenstruktur findet sich meist auch auf Begrenzungsadern des Pterostigmas (Abb. 102. und 110.) aller Zygoptera (außer Chlorocyphidae) und zwar unabhängig vom Mikroskulpturtypus des Pterostigmas (HEYMER, 1975a). Zumindest bei den Amphipterygidae (z.B. *Devadatta*) finden sich diese Waben auch auf dem RA und RP (D'ANDREA & CARFI, 1988: Fig. 4 und 5c), also deutlich räumlich getrennt vom Pterostigma. HEYMER (1975a) hielt diese Waben offenbar für nicht homolog. Für eine Homologie spricht aber, abgesehen von identischer Form (Hexagone) und Größe (Durchmesser etwa 15-20 µm), insbesondere die Tatsache, daß bei einigen Taxa (z.B. *Rimanella*; Abb. 96.) ein fließender Übergang von Randadern und Flächenwaben festzustellen ist.

Sehr wahrscheinlich sind retikuläre bzw. polygonale Mikroskulpturen der Cuticula-Oberfläche sogar ein Grundplanmerkmal der Arthropoda (KRELL, 1994). Sie entstehen durch sekretorische Aktivität der Mikrovillissäume entlang der Zellgrenzen der Hypodermis. Das Muster der Mikroskulpturen gibt also das Zellmuster der Hypodermis wieder, dessen polygonale Ausprägung eine maximale Packungsdichte ermöglicht. Die "Waben" des Libellenpterostigmas sind zwar deutlich größer als die Polygone (ca. 6 µm), die KRELL (1994) auf der Cuticula von *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae) feststellen konnte, sie beruhen aber sicherlich auf den selben Konstruktionsprinzipien.

- b) Faltengebirgsstruktur: Die Faltengebirgsstruktur findet sich lediglich bei den hochabgeleiteten Familien Protoneuridae (Isostictinae nicht untersucht) und Coenagrionidae (Abb. 101.-103.), sowie einigen "Megapodagrionidae" (z.B. *Hypolestes*, *Dimeragrion* und *Paraphlebia*). Bei letzteren ist die Faltengebirgsstruktur zwar vollflächig ausgebildet, jedoch sind



rudimentäre Waben ebenfalls deutlich zu erkennen. Seinen Namen erhielt dieser Strukturtyp wegen der verblüffenden Ähnlichkeit mit der Ansicht eines Faltengebirges aus der Vogelperspektive. Diese Mikroskulptur ist offenbar durch eine Auffaltung bzw. Knitterung des ursprünglichen Wabenmusters entstanden, wodurch die Waben zerissen wurden und nur noch als unzusammenhängende Chitinleisten dem Faltengebirge aufliegen (Abb. 103.; vergl. Abb. 94.-96.). Teilweise sind jedoch noch zusammenhängende Pentagone erkennbar, was diese Hypothese deutlich bestätigt (vergl. auch *Rimanella*; Abb. 97.). Die neotropische Spezies *Dimeragrion percubitale* kann als ideales Beispiel des Überganges der Wabenstruktur in die Faltengebirgsstruktur angesehen werden, da diese Libelle im peripheren Bereich des Stigmas eine intakte Wabenstruktur besitzt, die zentral in eine typische Faltengebirgsstruktur übergeht. Dieser Prozeß ist bei *Paraphlebia zoe* noch weiter fortgeschritten, sodaß nur noch rudimentäre Waben innerhalb der Faltengebirgsstruktur zu erkennen sind.

Das Pseudopterostigma der Pseudostigmatidae und Calopterygidae (Abb. 86.-87.) besitzt eine relativ flache Knitterung auf der keinerlei Chitinleisten erkennbar sind. Diese Oberflächenstruktur unterscheidet sich in diesem Punkt auffallend von der oben beschriebenen Faltengebirgsstruktur. Bei den ursprünglichen, afrikanischen Gattungen *Sapho*, *Umma* und *Phaon* sowie manchen Arten der neotropischen Gattung *Hetaerina* (z.B. *H. moribunda* und *H. occisa*), welche noch ein echtes Pterostigma besitzen, sind zudem teilweise rudimentäre Waben in der Knitterung erkennbar (vergl. HEYMER, 1973b: Bild 3, 1975a: Abb. 10 und 11). Die Knitterung des Pseudopterostigmas, der Pseudostigmatidae und Calopterygidae (Abb. 86.-87.) beruht daher offenbar auf einer Obliteration des gesamten Pterostigmas und ist sehr wahrscheinlich nicht gleichzusetzen mit der Faltengebirgsstruktur, da keine Chitinleisten erkennbar sind. Die Merkmalsverteilung spricht dafür, daß zumindest das Pterostigma im Grundplan der Calopterygidae dem Wabentypus angehörte.

- c) Sternstruktur: Dieser Strukturtyp findet sich, mit einer Ausnahme, ausschließlich bei den Perilestidae (Abb. 59.), Synlestidae (Abb. 104.) und Lestidae und könnte somit eine Synapomorphie der Lestinoidea sein. *Megapodagrion* (= *Allopodagrion*) *macropus* und *M. venale* ("Megapodagrionidae": Megapodagrioninae) sind die einzigen Vertreter des Sternstruktur-Typus, die nicht zu den Lestinoidea gehören, sondern zu den Coenagrionoidea. Lediglich bei *Archilestes grandis* (Lestidae), ist die Sternstruktur durch Obliteration nur noch sehr undeutlich ausgeprägt und scheint ein "Übergangsstadium" zur Faltengebirgsstruktur darzustellen (Abb. 105.), wohingegen bei *Archilestes latialatus* die Sternstruktur trotz beginnender Obliteration noch deutlich zu erkennen ist. Die Sternstruktur der Lestinoidea könnte leicht aus der Pyramidenstruktur, insbesondere von *Hemiphlebia* oder der Wabenstruktur hergeleitet werden. Da letztere jedoch ausschließlich bei Vertretern der "Calopterygoidea" und Coenagrionoidea auftritt, die wahrscheinlich gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden (siehe Kapitel 5.4.), wäre auch denkbar, daß das Wabenmuster erst in der Stammlinie dieses Monophylums von den Randadern auf die Pterostigmafläche ausgedehnt wurde. Die Ableitung der Stern-Struktur der Lestinoidea von der speziellen Pyramidenstruktur der Hemiphlebiidae wäre auch insofern plausibel, als einige Larval- und Imaginalmerkmale für eine phylogenetische Verwandtschaft dieser beiden Taxa sprechen (BECHLY, 1993b, in Vorber. a). Eine Ableitung der Sternstruktur aus der Faltengebirgsstruktur ist aufgrund folgender Überlegungen sehr unwahrscheinlich:

Die spezifische Ähnlichkeit und Einzigartigkeit der Sternstruktur bei allen Lestinoidea macht deren Homologie sehr wahrscheinlich, zumal es sich bei den Lestinoidea um ein Monophylum handelt. Die mehr oder weniger deutliche Obliteration der Sternstruktur zu

einer "Faltengebirgsstruktur" innerhalb der Synlestidae (*Phyllestes ethelae*) und Lestidae (*Archilestes grandis*) kann daher nur als jeweilige (konvergente) Autapomorphie gedeutet werden. Es ist allerdings kaum ein Selektionsdruck vorstellbar der zunächst eine Umbildung der Faltengebirgsstruktur in die Sternstruktur bewirkt, um dann diesen Evolutionsschritt wieder umzukehren.

- d) Pyramidenstruktur: Diese auffällige Oberflächenstrukturierung findet sich ausschließlich bei den Hemiphysidae (allerdings auch mit großen Ähnlichkeiten zur Stern-Struktur der Lestinoidea; vergl. HEYMER, 1975a: Abb. 14-15), Chlorocyphidae und Euphaeidae sowie den Platystictidae (Abb. 106.-111.). Da diese Taxa, eventuell mit Ausnahme der Chlorocyphidae und Euphaeidae, keinesfalls eine monophyletische Gruppe bilden, muß dieser Strukturtypus innerhalb der Zygoptera drei- oder viermal konvergent entstanden sein. Diese Hypothese einer mehrfach konvergenten Evolution der Pyramidenstruktur wird zudem plausibel durch die Tatsache, daß bei vielen Termiten verblüffend ähnlich geformte Mikroskulpturen auf der Flügelmembran zu finden sind ("micrasters" sensu Roonwal), obwohl diese deutlich kleiner sind (ROONWAL, 1985).

Halbkugelige Mikrostrukturen, die HEYMER (1973b, 1975a) für alle Euphaeidae postulierte, konnte ich nicht bestätigen. Da mir, im Gegensatz zu Heymer, jedoch nur getrocknetes Libellenmaterial zur Verfügung stand, ist nicht völlig auszuschließen, daß die Pyramidenstruktur der Euphaeidae auf Schrumpfungsfaktoren halbkugelliger Granula beruht.

Nur bei *Euphaea guerini* (Euphaeidae) ist die Mikroskulptur des Pterostigmas auch stellenweise auf der benachbarten Flügelmembran zu finden und zwar in Form von "Pyramiden"-Gruppen auf der Membran der antero-basal und/oder distal des Stigmas gelegenen Flügelzelle. Die Flügelmembran ist im Bereich der Mikroskulpturierungen nur geringfügig stärker sklerotisiert als die übrige Membran der betreffenden Zellen. Diese scheinbare Abberation war in 12 von 20 untersuchten Flügeln und bei jedem der fünf Exemplare feststellbar und scheint daher, zumindest bei dieser Art, eher den Normalzustand darzustellen. Ein ähnliches Phänomen war bei einem Weibchen von *Euthore plagiata* (Polythoridae) in meiner Sammlung festzustellen. Bei diesem Tier waren in der Flügelzelle, die an die basale Stigmalquerader grenzt, partielle Sklerotisierungen vorhanden (außer im rechten Vorderflügel), die die gleiche Wabenstruktur aufweisen wie das Pterostigma. Hierbei scheint es sich aber tatsächlich nur um eine individuelle Abberation zu handeln, da den übrigen untersuchten Exemplaren dieser Art sowie allen übrigen untersuchten Polythoridae diese Merkmalsausprägung fehlt.

#### 5.) Färbung:

Das Pterostigma ist i. d. R. hellbraun bis dunkelbraun gefärbt, oft sogar nahezu schwarz. Bei *Platynemis acutipennis* ist das Pterostigma gelblich, bei *Neoneura myrtae* und *Perilestes kahli* rötlich gefärbt. Nur *Ischnura pumilio* (Coenagrionidae) sowie *Lestes barabarus* (Lestidae) und die Synlestiden-Untergattung *Euchlorolestes* besitzen ein zweifarbiges Pterostigma, bei dem die basale Hälfte dunkelbraun bis schwarz und die distale Hälfte hellbraun bis cremeweiß gefärbt ist. Innerhalb der Anisoptera ist das Pterostigma bei den Libellulidae bei zahlreichen Arten unterschiedlicher Gattungen auffällig gefärbt, z.B. weiß-gelb (*Leucorrhinia caudalis*, *Brachymesia gravida*, *Neurothemis stigmatizans*, *Sympetrum pedemontanum* weibl.) oder rot-orange (*Libellula jesseana*, *Celithemis elisa*, *Sympetrum pedemontanum* männl.).

Die Pterostigmata von *Amphipteryx agrioides* besitzen einen metallischen Kupferglanz. Bei *Aristocypha fenestrella* wurde von mir auf der Unterseite des Pterostigmas der Hinterflügel eine merkwürdige intensiv-hellblaue Färbung entdeckt, die als Strukturfarbe nur bei

bestimmten Einfallswinkeln des Lichtes auftritt. Bei *Platycypha caligata* war diese Erscheinung nicht zu beobachten. Da ich leider nur ein getrocknetes Exemplar von *Aristocypha* zur Verfügung hatte war nicht feststellbar ob es sich um einen natürlichen Effekt handelt oder um ein konservierungsbedingtes Artefakt. Da dieser Effekt jedoch bei keiner anderen getrockneten Libelle feststellbar war, auch nicht bei denjenigen mit einer äquivalenten Mikroskulpturierung des Pterostigma, ist durchaus möglich, daß er auch im Lebendzustand vorhanden ist. Eine Signalfunktion wäre insofern recht plausibel, da diese Gattung ihre Flügel in der Ruhehaltung dorsal zusammenlegt, sodaß nur die Unterseite der Hinterflügel erkennbar ist. Aufgrund der Lichtverhältnisse an den habitattypischen Urwaldbächen (schattig mit einzelnen "Sonnenflecken") wäre ein Strukturglanzeffekt besonders wirkungsvoll als intraspezifisches Signal.

#### 6.) Atrophierung des Pterostigma:

Bei zahlreichen Calopterygidae (*Hetaerina caya*, *Iridictyon*, *Calopteryx*-Männchen) und allen Pseudostigmatidae ist das Pterostigma völlig reduziert (Abb. 81.-82. und 86.-87.). Das weibliche Pseudostigma der weiblichen Calopteryginae ist vermutlich durchaus homolog dem echten Pterostigma, da es am gleichen Ort gelegen ist, einen Blutsinus und eine Sklerotisierung der Membran (mit flacher Knitterung) darstellt. Die Tatsache, daß es von mehreren Queradern durchkreuzt wird (Abb. 87.) ist kein Argument gegen eine Homologie, da als Abberation auch im (noch transparenten) Pterostigma juveniler Anisoptera gelegentlich Queradern zu erkennen sind (siehe oben). Das Gleiche gilt vermutlich auch für das Pseudostigma der Pseudostigmatidae (Abb. 86.), obwohl dieses extrem apikal gelegen ist und bei der Gattung *Anomisma* sogar völlig fehlt.

Ebenfalls atrophiert und von Queradern durchzogen (Pseudopterostigma) oder völlig reduziert ist das Pterostigma bei einigen Gattungen der Aeschniidae (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993). Entgegen der Ansicht von CARLE (1982b) besitzen die Isophlebiidae ein völlig normal ausgebildetes Pterostigma, das sogar besonders groß ist (siehe Punkt 2.).

Auffällig ist, daß alle Taxa, bei denen eine Atrophierung des Pterostigma vorliegt, ein sehr dichtes Flügelgeäder besitzen und i.d.R. zumindest deren apikaler Flügelbereich deutlich gefärbt ist.

### 4.1.6. Arculus und Diskoidaladern

#### 1.) Arculus und Arcularverspannung:

Der sogenannte Arculus der Mecopteroidea (Panorpoid-Complex sensu TILLYARD, 1918) ist nicht homologisierbar mit dem Arculus der Odonata (TILLYARD, 1918-1919; ST. QUENTIN, 1969), da der anteriore Anteil nicht durch den RP&MA gebildet wird, sondern durch eine m-cu-Querader (Stützer zwischen MP und CuA) und der posteriore Anteil nicht durch eine Querader, sondern durch den CuA gebildet wird (KUKALOVA-PECK, 1991). Dies gilt im Prinzip auch für den Arculus einiger Plecoptera sowie der Psocoptera, Zoraptera und Hemiptera, einschließlich der Gerardoidea & Caloneuroidea (KUKALOVA-PECK & BRAUCKMANN, 1992; KUKALOVA-PECK & PECK, 1993). Der Arculus einiger Planipennia (Abb. 79.) wird anterior durch eine r-m-Querader gebildet und posterior durch eine m-cu-Querader gebildet. Der Arculus der Embioptera wird hingegen anterior durch den RP und posterior durch den Mediastamm bzw. MA gebildet (contra ST. QUENTIN, 1969).

Der Arculus der Odonata ist eine Struktur des basalen Flügelgeäders mit stets konvexer Korrugation und wird durch eine Biegung des Ursprunges des RP bzw. des RP&MA am doppelten Radialstamm (RA&RP) und ggf. eine diese Biegung stützende Querader gebildet.



Der Arculus ist entweder vollständig, d.h. eine basale Diskoidalquerader schließt die Diskoidalzelle und bildet den posterioren Arculus oder unvollständig, d.h. die Diskoidalzelle ist basal offen und der Arculus wird nur vom anterioren Arculus (RP&MA) gebildet (Abb. 66.b-78.). Die "Protodonata" † (Abb. 66.b, 68.-71.), Protanisopectera † (Abb. 17. und 66.b), Triadophlebiomorpha † (Abb. 18., 66.b und 72.-74.), "Protozygoptera" † (Abb. 66.b, 75.-76.) und Archizygoptera † (Abb. 19. und 66.b) sowie die Tarsophlebioidea † (Tarsophlebiidae † und Euthemistidae †; Abb. 78.a) besitzen in beiden Flügeln einen unvollständigen Arculus. Die Cretacoenagrionidae †, Hemiphlebiidae, Chorismagrionidae und die Oreopteridae † besitzen im Hinterflügel einen vollständigen und im Vorderflügel einen unvollständigen Arculus. Bei manchen "Anisozygoptera" (Camptophlebiidae †, Liassophlebiidae † und Myopophlebiidae †) ist ein posteriorer Arculus im Vorderflügel bei einigen Exemplaren ausgebildet, während er bei anderen fehlt oder nur durch eine inkomplette Querader angedeutet ist (NEL et al., 1993). Alle übrigen \*Odonata (Zygoptera, "Anisozygoptera" und Anisopectera) besitzen in beiden Flügelpaaren einen vollständigen Arculus (Abb. 14., 22., 28., 32., 34.-41., 43.-44., 48.-49., 66.b und 77.-78.b-d). Die ursprünglichsten "Protodonata" † ("Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" †; vergl. Bojophlebiidae †), bei denen RA und RP basal noch unverschmolzen sind, besitzen einen vollständigen Pseudo-Arculus (Abb. 66.b-71.), dessen posteriorer Anteil bei den "Eugeropteridae" durch eine r-m-Querader gebildet wird, die dem Einfangen der MA durch den RP vorausging. Bei den "Erasipteridae" wird der posteriore Pseudo-Arculus nicht mehr durch die r-m-Querader, sondern durch ein basales Stück der MA gebildet, die vom Medialstamm abzweigt und punktuell mit dem RP verschmilzt (Radiomedialanastomose). Bei den höheren "Protodonata" †, bei denen der RP basal mit dem RA zu einem konvexen, doppelten Radialstamm verschmolzen ist (wie bei allen übrigen Odonatopectera), ist dieser kurze Media-Abschnitt nicht mehr erkennbar, da die MA, unter Verlust ihrer Verbindung zum Media-Stamm, von RP eingefangen wurde. Bei allen "Protodonata" † sind in der, der Basalzelle und Diskoidalzelle homologen, Flügelregion zwischen M&Cu bzw. MP und RP&MA zwar zahlreiche Queradern vorhanden, von denen jedoch keine durch eine besondere Verstärkung oder Schräglage hervorgehoben ist, sodaß der Arculus bei diesen Formen als unvollständig zu bezeichnen ist.

Der posteriore Abschnitt des echten Arculus der \*Odonata ist dagegen stets durch eine deutliche Verdickung hervorgehoben und meist sogar mit dem anterioren Arculus dorsal verspannt (Arcularverspannung). Den Perilestidae, Lestidae, Polythoridae (Abb. 36.) fehlt eine Arcularverspannung sekundär und auch bei den Libelluloidea (Abb. 35., 39.-40.) wurde diese weitgehend reduziert. Alle übrigen \*Odonata (einschließlich Synlestidae) besitzen eine mehr oder weniger deutliche Arcularverspannung, die bei den "Calopterygoidea", den basalen Coenagrionoidea ("Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae) und den basalen Anisopectera ("Non-Libelluloidea") besonders kräftig ausgebildet ist (Abb. 28., 37.-38. und 66.b). Diese Arcularverspannung besteht aus einer hohlen Chitinleiste, die den anterioren und posterioren Arculus auf der Flügeloberseite verbindet und als vertikale Wand die Basalzelle distal begrenzt. In der Aufsicht scheinen daher anteriorer und posteriorer Arculus eine einheitliche Struktur zu bilden (außer bei den Lestinoidea und den Polythoridae; Abb. 36.), die stets eine konvexe Korrugation besitzt (Abb. 37.-38.).

Bei den Zygoptera ist der anteriore Anteil in der ventralen Flügelmembran stets weniger deutlich ausgeprägt als der posteriore Anteil (Ausnahme: *Hetaerina*), bei den Anisopectera sind dagegen beide Anteile gleichermaßen schwach ausgeprägt. Auf der Ventralseite des Arculus der meisten Zygoptera ist am Ursprung der Arculussektoren, zumindest jedoch am Ursprung des RP, eine membranöse Zone (Arcularnodus; Abb. 41.) ausgebildet. Innerhalb der Anisopectera ist ein derartiger Arcularnodus nur bei den Aeshnidae (z.B. *Aeshna cyanea*) deutlich erkennbar.

Bei den meisten Zygoptera, insbesondere den meisten Coenagrionoidea, ist die Oberkante der Arcularverspannung, bzw. zumindest deren anteriorer Anteil, gezähnt wie die Dorsalseite der MA. Diese Zähnelung ist bei den Perilestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Dictyrididae, Calopterygidae, Amphipterygidae, Thaumatoidea, Hypolestinae ("Megapodagrionidae") und Pseudostigmatidae allerdings nur sehr undeutlich ausgebildet oder fehlt sogar völlig. Der posteriore Arculus der Chlorocyphidae (z.B. *Aristocypha*) ist auch ventral schwach gezähnt. Bei den Anisoptera ist die Arcularverspannung stets ungezähnt, bei den sehr basal stehenden Petaluridae sind jedoch dorsal kurze Dornen ausgebildet (Abb. 43.), die den Dorsaldornen des RP-Anteils des doppelten Radialstammes und der MA entsprechen. Gelegentlich sind solche Dornen auch noch bei den Aeshnidae zu finden (Abb. 34.), während der Arculus der übrigen Anisoptera stets mehr oder weniger glatt ist (Abb. 35. und 39.-40.). Von der erwähnten Ausnahmen abgesehen, ist sowohl die Dorsal- und Ventralseite des Arculus aller rezenten Odonata frei von Dornen. Macrotrichen sind auf dem anterioren Arculus nur bei manchen Cordulegasteridae (z.B. *Cordulegaster diadema* mit einer ventralen Macrotriche) und einigen Libelluloidea (z.B. *Didymops floridensis* mit mehreren ventralen Macrotrichen, *Oxygastra curtisii* mit einer ventralen Macrotriche und *Perithemis lais* mit dorsalen und ventralen Macrotrichen) vorhanden, während sie am Arculus aller übrigen rezenten Odonata stets fehlen.

Der anteriore Arculus (RP und MA) entspringt dem doppelten Radialstamm bei den basalen Odonatoptera mit einem sehr spitzen Winkel (Abb. 66.b) und dies gilt auch noch für einige \*Odonata (Hemiphysidae, Chorismagrionidae, Perilestidae; Abb. 48. und 66.b). Bei den übrigen \*Odonata entspringt der anteriore Arculus dem doppelten Radialstamm mit einem deutlich Knick, sodaß der anteriore Arculus relativ steil verläuft und nicht selten sogar rechtwinklig zum Radialstamm orientiert ist (z.B. *Hypolestes* und *Rimanella*). Meist ist der anteriore Arculus der \*Odonata als Z-förmiger Doppelknicke ("kink") ausgebildet (Abb. 22., 28., 34., 35., 37.-40., 43.-44. und 66.b), d.h. er ist nicht nur zum Radialstamm, sondern auch zur MA hin abgewinkelt (außer bei den Perilestidae, Platystictidae und Protoneuridae; Abb. 48.-49.). Soweit ein vollständiger Arculus, mit deutlichen anterioren und posterioren Anteil, ausgebildet ist, bilden diese beide Anteile einen Winkel, dessen Spitze nach distal weist (gebrochener oder geknickter Arculus; Abb. 66.b). Bei einigen Taxa stehen anteriorer und posteriorer Arculus dagegen in einer schrägen Linie (gerader Arculus; Abb. 66.b). Dieser Merkmalszustand ist bei *Heliocharis amazona* (Dictyrididae) und den Hetaerinae (Calopterygidae; Abb. 38.), manchen Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides*) und allen Libelluloidea (außer Synthemistidae; Abb. 16., 35. und 39.-40.) deutlich vorhanden sowie bei den Chlorogomphidae und Synthemistidae, also den basalen Libelluloidea, zumindest angedeutet. Bei den Polythoridae (Abb. 36.) und Lestidae (Abb. 41.) wurde der anteriore Arculus extrem verkürzt, sodaß die Sektoren des Arculus (RP und MA) an einem Punkt direkt dem Radialstamm zu entspringen scheinen, während der eigentliche Arculus praktisch ausschließlich durch die basale Diskoidalquerader (= posteriorer Arculus) gebildet wird. Bei den Hetaerinae (Calopterygidae; Abb. 38.) und Libelluloidea (Abb. 16., 35. und 39.-40.) wurde dagegen der posteriore Arculus sehr stark verkürzt, sodaß deren Arculus hauptsächlich vom anterioren Arculus gebildet wird. Die unterschiedlichen Typen des Arculus sind in Abb. 66.b schematisch dargestellt.

Bei manchen basalen Anisoptera (Petaluridae und Aeshnidae; Abb. 44.), den Lestinoidea (Abb. 41.) und Polythoridae (Abb. 36.) sowie *Amphipteryx* und *Thaumatoidea*, entspringen die Arculussektoren (RP und MA) an einem Punkt dem Radialstamm, wodurch der anteriore Arculus entweder völlig fehlt (Lestidae, Polythoridae) oder nahezu ausschließlich durch die MA gebildet wird. Bei allen übrigen \*Odonata erfolgt die Trennung von RP und MA erst distal des

Radialstammes, sodaß der anteriore Arculus teilweise oder änzlich vom RP&MA gebildet wird (Abb. 66.b). Da auch bei allen basalen Odonatoptera ("Protodonata" †, Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" † und Archizygoptera †) eine Trennung von RP und MA erst distal des Radialstammes stattfindet, stellt das Vorhandensein eines anterioren Arculus vom RP&MA-Typus offensichtlich den plesiomorphen Merkmalszustand dar (Abb. 66.b-76.). Die beiden Arculussektoren entspringen dem Arculus bei der Mehrzahl der \*Odonata mehr oder weniger weit getrennt ("ungestielter Arculus"; Abb. 22., 34., 37., 43., 66.b und 78.). Bei den Hetaerinae (Calopterygidae; Abb. 38.), Chlorogomphidae und den Libelluloidea (Abb. 16., 35., 39.-40. und 66.b) entspringen sie dem Arculus gemeinsam und divergieren von diesem Punkt aus, während sie bei den meisten Libellulidae sogar distal des Arculus noch ein Stück weit verschmolzen sind ("gestielter Arculus"). Zumindest bei allen Odonata mit deutlich getrennten Ursprüngen der Arculussektoren, entspringt die MA auf der Dorsalseite des Arculus stets mit primärer oder intermediärer Junktion, der RP dagegen stets mit sekundärer Junktion (Abb. 28., 34., 36., 43. und 49.).

Bei zahlreichen Zygoptera ist die distale Antenodalverspannung ax2 gegenständig zum Arculus: Permagrionidae †, Cretacoenagrionidae †, Synlestidae, Lestidae (Abb. 41.), Zacallitidae †, Congqingiidae †, Pseudolestidae, Sieblosiidae †, Thaumatoeuridae, Philogangidae (außer *Philoganga loringae*), Amphipterygidae (außer *Rimanella*), zahlreiche Chlorocyphidae (z.B. *Rhinocypha*), Pseudostigmatidae, zahlreichen Protoneuridae und Platycnemididae und den meisten Coenagrionidae sowie den Megapodagrionidengattungen *Megapodagrion*, *Hypolestes*, *Philogenia*. Bei den übrigen Taxa ist die Lage dieser beiden Strukturen dagegen nicht korreliert:

- a) Der Arculus liegt deutlich distal der ax2: Hemiphlebiidae, Chorismagrionidae, Perilestidae (Abb. 48.) und Platystictidae (*Palaemnema*; Abb. 49.) sowie manche Protoneuridae (*Eoprotoneura* † und alle Isostictinae). Bei den "Protozygoptera" † und Archizygoptera † (außer *Triassagrion* †; Abb. 19.) liegt der Arculus zwar gleichfalls unterhalb der zweiten, der beiden einzigen Antenodalqueradern, diese sind jedoch nicht verspannt.
- b) Der Arculus liegt geringfügig distal der ax2: bei den Gattungen *Lestoidea*, *Paraphlebia*, *Dimeragrion*, *Heteragrion*, *Oxystigma* und *Paraphlebia* ("Megapodagrionidae"), *Neoneura myrtae* (Protoneuridae) und *Platycnemis acutipennis* (Platycnemididae) sowie den Gattungen *Ceratura* und *Agriocnemis* (Coenagrionidae). Die Polythoridae sind die einzigen Vertreter der "Calopterygoidea", bei denen der Arculus mehr oder weniger weit distal der ax2 gelegen ist (bei *Euthore* jedoch fast gegenständig zur ax2; Abb. 36.).
- c) Der Arculus liegt etwas basal der ax2: Philogangidae (außer *Philoganga montana*), Diphlebiidae, *Rimanella* (Amphipterygidae) und zahlreiche Chlorocyphidae (z.B. *Aristocypha*).
- d) Der Arculus liegt ungefähr in der Mitte zwischen ax1 und ax2: manche Libelluloidea (z.B. *Didymops*, *Oxygastra*, *Orthetrum*; Abb. 16., 35. und 39.) und im Vorderflügel von *Aeshna cyanea*.
- e) Der Arculus liegt näher bei der ax1: Dicteriadidae und alle "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*; Abb. 22.) und alle Anisoptera (außer manchen Libelluloidea; Abb. 14.-15., 35., 39.-40. und 78.). Dies gilt vermutlich auch für die Euphaeidae und Calopterygidae, deren primäre Antenodalverspannungen jedoch nicht mehr identifizierbar sind (Abb. 37.-38.).



## 2.) basale Diskoidalquerader (bdcv = posteriorer Arculus):

- a) Vorkommen: Bei allen "Protodonata" †, Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" † (einschließlich *Triassolestes* †, aber ausschließlich *Triassolestes* †, die wahrscheinlich bereits ein Stammgruppenvertreter der Zygoptera ist) und Archizygoptera † fehlt die basale Diskoidalquerader (= posteriorer Arculus) in beiden Flügelpaaren, die folglich eine basal offene Diskoidalzelle und einen unvollständigen Arculus besitzen (Abb. 17.-19. und 66.b-76.). Das Gleiche gilt auch für die Tarsophlebiidae † (Abb. 78.a) und vermutlich auch für die Euthemistidae †, obwohl von diesen nur Vorderflügel bekannt sind, die aber eine monophyletische Gruppe mit den Tarsophlebiidae † bilden (NEL et al., 1993). Einige Isophlebioidea † (Oreopteridae † und Campterophlebiidae †) besitzen einen unvollständigen Arculus im Vorderflügel, während der Hinterflügel stets eine basal geschlossene Diskoidalzelle besitzt (Abb. 78.b). Dies könnte auch für die basalen Heterophlebioidea † (Liassophlebiidae † und Myopophlebiidae †) gelten, die allerdings oft eine "halbe" basale Diskoidalquerader besitzen, die frei endet ohne den anterioren Arculus zu erreichen.

Alle übrigen "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) sowie alle Anisoptera und alle rezenten Zygoptera (außer *Hemiphlebia*, *Chorismagrion* und *Cretacoenagrion* †) besitzen in beiden Flügelpaaren stets einen vollständigen Arculus (Abb. 66.b und 78.c-d), wenn man von sehr seltenen Abberationen absieht, die wohl als Atavismen zu deuten sind. Die Hemiphlebiidae und Chorismagrionidae sind die einzigen rezenten Odonata, die eine basal offene Diskoidalzelle (allerdings nur im Vorderflügel) besitzen. Eine nur im Vorderflügel unvollständigen Arculus besaßen vermutlich auch die *Cretacoenagrionidae* †. Obwohl der einzig bekannte Flügel dieses fossilen Taxons nicht eindeutig als Vorder- oder Hinterflügel zu identifizieren ist, kann diese Aussage daraus deduziert werden, daß es sich bei *Cretacoenagrion* † offensichtlich um einen basalen Vertreter der Lestinoidea handelt, der im System zwischen *Hemiphlebia* und *Chorismagrion* stehen dürfte. Alle übrigen \*Odonata besitzen in beiden Flügelpaaren eine basale Diskoidalquerader, also auch eine basal geschlossene Diskoidalzelle und einen vollständigen Arculus. Laut NEL et al. (1993: 47 und Fig. 75d) unterscheidet sich der Arculus im Hinterflügel von *Epiophlebiasuperstes* von dem aller übrigen Odonata in der Tatsache, daß sein posteriorer Anteil durch zwei Queradern gebildet wird, die sehr eng beieinander liegen und sich sogar etwas überkreuzen. Sollte dieser merkwürdige Befund jedoch nur auf einem Exemplar beruhen, so könnte es sich eher um eine individuelle Abberation handeln. Mangels Material war es mir leider nicht möglich dies nachzuprüfen.

Ein gewisses Problem für die Interpretation der Evolution der basalen Diskoidalquerader stellt die Tatsache dar, daß von einer Reihe permischer und triassischer zygopterenartiger Libellen (*Triadophlebiomorpha* †, "Protozygoptera" † und Archizygoptera †) jeweils nur einzelne Flügelabdrucke bekannt sind, die einen Flügel mit basal offener Diskoidalzelle zeigen, der aber nicht eindeutig als Vorder- oder Hinterflügel zu identifizieren ist. Als Arbeitshypothese kann allerdings, im Analogieschluß zu den übrigen bekannten zygopteroiden Libellen, davon ausgegangen werden, daß diese Fossilien sehr wahrscheinlich zwei mehr oder weniger ähnlich gestaltete Flügelpaare besaßen. Diese Hypothese ist insofern berechtigt, als es nur extrem wenige Ausnahmefälle (stets Autapomorphien) von signifikant ungleichflügeligen zygopteroiden Libellen gibt (z.B. *Triassolestes* † und *Pseudolestes*). Ein entscheidendes Problem stellt jedoch die Frage dar, ob bei diesen Taxa die Diskoidalzelle in beiden Flügelpaaren basal offen war oder im (fehlenden) Flügelpaar basal geschlossen war. Fast alle rezenten Libellen sowie deren nächste fossile Verwandte, besitzen

geschlossene Diskoidalzellen in beiden Flügelpaaren. Es gibt aber eine ganze Anzahl fossiler Libellen und zwei rezente Libellenarten bei denen nur der Hinterflügel eine geschlossene Diskoidalzelle besitzt sowie einige fossile Gruppen bei denen beiden Flügelpaare offene Diskoidalzellen besaßen (siehe oben). Da jedoch keine einzige Libelle mit offener Diskoidalzelle im Hinterflügel und geschlossener Diskoidalzelle im Vorderflügel bekannt ist, erscheint mir zumindest die folgende Schlußfolgerung berechtigt: Wenn ein einzelner Flügel einer fossilen Libellenart, der nicht eindeutig als Vorder- oder Hinterflügel zu identifizieren ist, eine offene Diskoidalzelle zeigt, dann ist davon auszugehen, daß diese Spezies zumindest im Vorderflügel eine offene Diskoidalzelle besessen hat, selbst wenn es sich bei dem einzig bekannten fossilen Flügel um einen Hinterflügel handeln sollte.

Bei ein paar Fossilien der Triadophlebiomorpha† (z.B. *Triadophlebia madygenica*† und *Neritophlebia vicina*†), der "Protozygoptera"† (*Kennedy carpenteri*†, *Batkenia pusilla*† und *Triassolestodes asiaticus*†; letztere contra CARPENTER, 1992: 78, der *Triassolestodes*† zu den Triassolestidae† rechnete und diesen eine geschlossene Diskoidalzelle im Hinterflügel zuschrieb, was zumindest hinsichtlich *Triassolestodes*† keinesfalls zutreffend ist) und der Archizygoptera† (*Terskeja paula*†, *Protomyrmeleon bascharagensis*† und *P. handlirschi*†) existieren allerdings Fossilien, die zumindest die basale Flügelhälfte beider Flügelpaare erkennen lassen (PRITYKINA, 1981; ZESSIN, 1991; NEL & HENROTAY, 1992). Da diesen durchweg eine basale Diskoidalquerader fehlt, ist als sparsamste Interpretation davon auszugehen, daß dies bei allen Vertretern der Triadophlebiomorpha†, "Protozygoptera"† und Archizygoptera† der Fall war. Zusätzlich wurde für die Einzelflügel-Fossilien der Archizygoptera† mit der Lage des Pterostigmas ein mögliches Indiz für die Einordnung als Vorder- oder Hinterflügel beschrieben (ZESSIN, 1992), dessen Zuverlässigkeit aber noch umstritten ist (NEL & HENROTAY, 1992). Auch statistisch läßt sich plausibel machen, daß alle Triadophlebiomorpha†, "Protozygoptera"† und Archizygoptera† in beiden Flügeln eine offene Diskoidalzelle besaßen, da extrem unwahrscheinlich ist, daß es sich bei allen der zahlreichen bekannten Flügelfossilien ausschließlich um Vorderflügel handelt. Für die 12 bekannten Einzelflügel der Triadophlebiomorpha†, auf denen die Diskoidalzelle zu erkennen ist, beträgt die Wahrscheinlichkeit beispielsweise nur 1 : 8192, daß es sich ausschließlich um Vorderflügel handelt, zumindest wenn man davon ausgeht, daß die Fossilisationswahrscheinlichkeit für Vorder- und Hinterflügel gleich groß ist..

- b) Morphologie der basalen Diskoidalquerader: Bei allen \*Odonata, die eine basale Diskoidalquerader (= posteriorer Arculus) besitzen, ist diese Querader deutlich verstärkt gegenüber den "normalen" Queradern des Flügelgeäders (siehe oben). Die einzigen \*Odonata bei denen eine gewisse Atrophierung der basalen Diskoidalquerader stattgefunden hat, sind einige Vertreter der mesozoischen Aeschnidiidae† (Anisoptera) (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993: 79). Bei diesen Arten kann die basale Diskoidalquerader kaum noch identifiziert werden, da sie nicht stärker ist als die übrigen, der zahlreich vorhandenen, Queradern in der Basalzelle und Diskoidalzelle. Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen wird in Kapitel 5.2.2. vorgestellt.

Bei den Polythoridae entspringt die basale Diskoidalquerader dem M&Cu mit einer primären Junktion und hat daher den Charakter einer sekundären Gabelung dieser konkaven Längsader (Abb. 36.). Bei allen übrigen \*Odonata (außer *Thaumatoneura* und einigen wenigen Anisopterenarten) entspringt die basale Diskoidalquerader dem M&Cu mit einer sekundären Junktion und hat niemals den Charakter einer scheinbaren Gabelung der M&Cu (Abb. 28., 32., 34.-35., 37.-41., 43.-44. und 48.-49.). Am anterioren Arculus inseriert die basale Diskoidalquerader i. d. R. mit einer primären oder zumindest intermediären Junktion.

Nur bei den Lestinoidea (Abb. 41. und 48.) und den Polythoridae (Abb. 36.) inseriert sie deutlich sekundär. Bei *Thaumatoneura* inseriert die basale Diskoidalquerader auf der Dorsalseite primär und auf der Ventralseite sekundär am anterioren Arculus.

Mit Ausnahme einer gelegentlichen dorsalen Zähnelung (siehe oben), besitzt die basale Diskoidalquerader kaum besondere Spezialisierungen der Oberflächenstruktur. Bei den Petaluridae (z.B. *Tachopteryx thoreyi*) sind die kurzen, dorsalen Dornenzähne des anterioren Arculus, meist auch auf den posterioren Arculus ausgedehnt. Bei manchen Polythoridae und Euphaeidae (z.B. *Euthore plagiata*, *Euphaea guerini*) ist regelmäßig auf der Dorsalseite eine einzelne Macrotriche zu finden; bei *Didymops floridiensis* (Macromiidae) selten Macrotrichen auf der Ventralseite.

### 3.) distale Diskoidalader (ddv = MAb ?):

Die distale Diskoidalader ist eine Ader konvexer Korrugation, die zwischen MA und MP gelegen ist und die Diskoidalzelle distal begrenzt. Sie ist bei allen Odonatoptera, mit Ausnahme der "Protodonata"† und Protanisoptera† eindeutig zu erkennen (Abb. 14.-19., 22., 28., 32., 34.-41., 48.-49. und 66.b-78.). Bei den "Protodonata"† sind in dem betreffenden Flügelfeld zwar zahlreiche Queradern vorhanden, von diesen ist jedoch keine besonders hervorgehoben. Es ist allerdings auch denkbar, daß die distale Diskoidalader gar nicht einer dieser Intermedian-Queradern homolog ist, sondern dem posterioren MA-Gabelast der "Protodonata"† (siehe Kapitel 5.2.2. Punkt 7c). Bei den Protanisoptera† ist der, der Basalzelle und Diskoidalzelle homologe Flügelbereich frei von Queradern, sodaß die erste "Querader" zwischen MA und MP der distalen Diskoidalader homolog sein könnte (Abb. 17.), zumal diese eine deutlichere Schrägstellung als die übrigen Queradern besitzt.

Bei denjenigen Odonatoptera (außer Protanisoptera† und Archizygoptera†), deren Diskoidalzelle basal offen ist (unvollständiger Arculus), entspringt die distale Diskoidalquerader sehr nahe beim Arculus und stützt somit die Aderbiegung des RP&MA. Bei den übrigen Odonatoptera (einschließlich Protanisoptera† und Archizygoptera†) entspringt die distale Diskoidalquerader der MA erst deutlich distal des Arculus der MA. Besonders weit nach distal verschoben ist diese Ader bei den Protomyrmeleontidae† (Archizygoptera†; Abb. 19. und 66.b), mit Ausnahme deren basalster Gattung *Triassagrion*†. Bei den meisten Odonatoptera liegt die basale Diskoidalader mehr oder weniger schräg und zwar derart, daß ihr posteriores Ende deutlich distal des anterioren Endes gelegen ist. Dadurch liegt sie in Flügeln mit basal offener Diskoidalzelle (außer Protanisoptera†) in einer Linie mit dem anterioren Arculus (Abb. 18., 66.b, 72.-74., 76. und 78.a), während sie bei den Protanisoptera† (Abb. 17.), Archizygoptera† (Abb. 19.) und in Flügeln mit basal geschlossener Diskoidalzelle durch ein horizontales Stück der MA vom anterioren Arculus getrennt ist. Sehr schräg verläuft diese Ader bei den Lestinoidea (Synlestidae, Megalestidae, Lestidae; Abb. 41.), Amphipterygidae, Megapodagrioninae, Pseudostigmatidae (Abb. 28.) und Coenagrionidae. Bei einigen "Protozygoptera"† (Permepallagidae†, Kennedyidae†, Batkeniidae†) und den Archizygoptera† (Abb. 19., 66.b und 75.), den meisten "Calopterygoidea" (außer Steleopteridae†, Philogangidae, Amphipterygidae, Chlorocyphidae; Abb. 36.-38. und 42.) und einigen Coenagrionoidea (*Lestoidea*, Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae; Abb. 49.) sowie den Stenophlebiidae† und im Hinterflügel der Epiophlebiidae und einiger Stammgruppenvertreter der Anisoptera (z.B. *Xanthohypsa*†, *Isophlebia*†; Abb. 22. und 78.b-c), liegt sie mehr oder weniger rechtwinkelig zwischen der MA und MP. Bei einigen Calopterygidae (z.B. *Neurobasis* und *Calopteryx*) und allen rezenten Anisoptera (Abb. 14.-16., 34.-35., 39.-40., 66.b und 78.d) hat sie gar eine umgekehrte Schräglage (anteriores Ende distal des posterioren Endes), die im Hinterflügel der meisten Anisoptera (außer Aeschniidae† und Chlorogomphidae) und insbesondere beiden Flügelpaaren



der Aeshnidae (Abb. 15. und 34.) so extrem ist, daß die distale Diskoidalader nahezu parallel zum Flügelhinterrand verläuft.

Bei den "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und Anisoptera ist der Winkel zwischen MA und der distalen Diskoidalquerader in beiden Flügelpaaren meist sehr unterschiedlich und zwar im Vorderflügel stets kleiner als im Hinterflügel. Lediglich bei den Stenophlebiidae†, Aeschniidae†, Aeshnidae und Cordulegastridae ist er in beiden Flügelpaaren nahezu identisch, was aber sicherlich einen abgeleiteten Merkmalszustand darstellt. Die Winkelvergrößerung beginnt in der Stammlinie der Anisoptera im Hinterflügel, was sich u.a. darin äußert, daß selbst bei der Schwestergruppe der Anisoptera (Heterophlebioidea†), bei der die distale Diskoidalader im Hinterflügel bereits eine umgekehrte Schräglage (Winkel über 90°) hat, die Schräglage im Vorderflügel noch "normal" (Winkel deutlich unter 90°) ist.

Die distale Diskoidalader verläuft fast immer geradlinig, nur bei den Aeshnidae (Abb. 15. und 34.), *Hagenius* (Gomphidae) und im Hinterflügel der Sonidae† und mancher Petaluridae (*Protolindenia*†, *Tachopteryx*) ist sie sigmoidal gebogen. Mit Ausnahme der basalen Lestinoidea (z.B. *Perilestes* und *Chlorolestes*) und der meisten Coenagrionoidea, ist bei den rezenten Odonata die Junktion der distalen Diskoidalader mit der MA i.d.R. zumindest dorsal vom primären Typ, es handelt sich also um eine scheinbare Gabelung der MA (Abb. 22., 28., 34.-35., 37.-40. und 42.). Da die distale Diskoidalader meist auch dieselbe Oberflächenstruktur (Zähnelung, Dornen, Macrotrichen) wie die MA besitzt, wird dieser Eindruck einer MA-Gabelung noch verstärkt. Auf der Ventralseite ist diese Junktion allerdings bei den meisten \*Odonata sekundär (außer Lestidae, Amphipterygidae, Chlorocyphidae, Euphaeidae, Dictyrididae, Calopterygidae, zahlreiche "Megapodagrionidae" und einige Coenagrionidae; Abb. 41.-42.). Auf der Ventralseite ist auch die Junktion zwischen distaler Diskoidalader und MP sekundär, auf der Dorsalseite ist diese Ader jedoch mit der Subdiskoidalader (= CuA-Ursprung) einheitlich sklerotisiert und scheint daher die MP zu überkreuzen (Diskoidalverstrebung; siehe Punkt 4.).

Die Dorsalseite der distalen Diskoidalader ist bei den Zygoptera entweder glatt (*Perilestidae*, *Euphaeidae*, *Dictyrididae*, *Calopterygidae*, *Thaumatoneuridae*, *Pseudostigmatidae*) oder gezähnt (siehe Punkt 4.; Abb. 49.), niemals jedoch mit richtigen Dornen versehen. Bei den basalsten Anisoptera (*Petaluridae*, *Aeshnidae*) und wenigen Libellulidae (z.B. *Orthetrum brunneum*) trägt die Dorsalseite kurze Dornen, bei den übrigen Anisoptera ist sie glatt. Mit Ausnahme von *Rimanella* (*Amphipterygidae*) trägt die Ventralseite der distalen Diskoidalader bei den Zygoptera keine langen Dornen, selbst wenn diese bei der MA vorhanden sind. Bei zahlreichen Anisoptera (*Tachopteryx*, *Phyllogomphoides*, *Cordulegaster*, *Didymops*, *Oxygastra* und den meisten Libellulidae) sind hingegen lange Ventraldornen vorhanden. Macrotrichen sind auf der Ventralseite zahlreicher Anisoptera, insbesondere der Libelluloidea, aber nur sehr weniger Zygoptera (*Rimanella*, *Euphaea*) vorhanden.

Bei den Anisoptera ist die relative Länge der distalen Diskoidalader, mit 6-10 % der Flügelänge, deutlich höher als bei allen übrigen Odonata, bei denen diese Länge mit sehr wenigen Ausnahmen unter 5 % liegt. Bei den erwähnten Ausnahmen handelt sich, abgesehen von *Mitophlebia*† (*Triadophlebiomorpha*†), ausschließlich um fossile "Anisozygoptera", also um Stammgruppenvertreter der Anisoptera. Extrem kurz ist die distale Diskoidalader bei einigen "Protozygoptera"† (*Permepallagidae*, *Kennedyidae*, *Batkeniidae*) und den Archizygoptera†, sowie den meisten "Calopterygoidea" (außer *Steleopteridae*†, *Philogangidae* und *Amphipterygidae*) und einigen Coenagrionoidea (*Lestoidea*, *Platystictidae*). Alle diese Taxa stimmen darin überein, daß ihre distale Diskoidalader rechtwinklig zwischen MA und MP verläuft.

## 4.) Diskoidalmodus, Diskoidalverstrebung und Diskoidalverspannung:

Bei allen \*Odonata entspringt der CuA bei der Spitze der Diskoidalzelle der MP&CuA, d.h. die distale Diskoidalader (=MAB?) und die Subdiskoidalader (=abgewinkelter CuA-Ursprung) liegen in einer Linie untereinander und bilden dadurch eine Diskoidalverstrebung (= "discal brace" sensu CARLE, 1982b) (Abb. 14., 22., 24.c, 28., 34., 36.-38., 41., 42., 49. und 77.-78.).

Auf der Ventralseite aller Flügel aller \*Odonata (außer *Epiophlebia*) ist bei der Spitze der Diskoidalzelle, also am Junktionsort von distaler Diskoidalader und Subdiskoidalader (= CuA) mit der MP, eine membranöse Zone ausgebildet (Diskoidalmodus = "discal node" sensu CARLE, 1982b), die auch die MP in einen basalen und einen distalen Abschnitt unterteilt (Abb. 32. und 41.-42.). Bei den Perilestidae (außer *Nubiolestes diotima*) ist der Diskoidalmodus kaum ausgebildet (Abb. 48.), da bei den beiden Gattungen *Perilestes* und *Perissolestes* die distale Diskoidalader an den Flügelhinterrand grenzt, sodaß die Subdiskoidalader sekundär völlig fehlt, obwohl der CuA keineswegs reduziert ist. Sehr schwach ausgebildet ist der Diskoidalmodus auch bei den Platystictidae (insbesondere im Hinterflügel; Abb. 49.) und der Protoneuridae. Bei diesen beiden Taxa ist zwar die Subdiskoidalader vorhanden, doch der übrige CuA wurde völlig reduziert, sodaß das posteriore Ende der Subdiskoidalader an den Flügelhinterrand grenzt.

Die Tatsache, daß der Diskoidalmodus bei *Epiophlebia* völlig fehlt wurde von CARLE (1982b: 29) als Indiz dafür angesehen, daß dieser bei den Zygoptera und Anisoptera konvergent entstanden ist. Diese Schlußfolgerung ist jedoch aus kladistischer Sichtweise keineswegs zwingend, da die alternative Interpretation einer Reduktion dieser Struktur bei *Epiophlebia* nicht nur genauso sparsam ist, sondern auch plausibler erscheint, da sie eine einmalige Evolution dieser Struktur voraussetzt.

Auf der Dorsalseite sind die distale Diskoidalader und die Subdiskoidalader bei allen \*Odonata durch eine übergreifende Sklerotisation verbunden, sodaß diese beiden Adern den Charakter einer einheitlichen Struktur haben, die die MP überkreuzt (Diskoidalverstrebung s.str.; Abb. 34.). Bei den rezenten Zygoptera ist zudem eine deutliche Chitinleiste ausgebildet (Synapomorphie), die eine vertikale Wand am Ende der Diskoidal- und Subdiskoidalzelle bildet (Diskoidalverspannung; Abb. 24.c, 28., 36.-37. und 49.). Lediglich bei den Perilestidae und Protoneuridae ist die Diskoidalverspannung, wie auch der Diskoidalmodus, nur undeutlich ausgebildet, während bei den Platystictidae die Diskoidalverspannung kaum reduziert ist. Bei den meisten Zygoptera ist die Oberkante der Diskoidalverspannung deutlich gezähnt (Abb. 49.), bei einigen Taxa ist sie dagegen mehr oder weniger glatt (*Thaumatoptera*, *Euphaea*, *Heliopharis*, *Calopteryx*, *Amphipteryx*, *Philogenia*) bzw. nur sehr schwach gezähnt (*Perilestes*, *Aristocypha*, *Hetaerina*, *Mecistogaster*). Die Oberkante der Diskoidalverstrebung der Anisoptera ist stets ungezähnt (Abb. 34.). Bei den Petaluridae trägt sie allerdings, wie alle konvexen Aderstrukturen, kurze Dornenzähne, während sie bei den übrigen Anisoptera völlig glatt ist.

## 5.) costale Trigonalquerader (tcv):

Die costale Trigonalquerader unterteilt bei einigen fossilen "Anisozygoptera" und allen Anisoptera die Diskoidalzelle in eine anteriore Hypertrigonalzelle und eine posteriore Trigonalzelle; sie bildet daher die Oberseite (Costalseite) des Flügeldreiecks (Abb. 14.-16., 34.-35., 39.-40., 66.b und 78.c-d). Sie findet sich bei den Stenophlebiidae † und Anisoptera (einschließlich Aeschniidae †, Liassogomphidae † etc.) stets in beiden Flügelpaaren, während sie bei den Heterophlebioidea † (Schwestergruppe der Anisoptera) nur im Hinterflügel ausgebildet ist; bei den Liassophlebiidae † sogar nur als unvollständige Ader, die frei in der Flügelmembran die Diskoidalzelle endet (Autapomorphie; *contra* NEL et al., 1993: 288). Sie endet bei allen rezenten Anisoptera i.d.R. in der Distalecke der Trigonalzelle mit einer sekundären Junktion. Bei den Heterophlebioidea † und den Liassogomphidae † sowie im

Hinterflügel von *Macrodiplax balteata* (Macodiplacidae) endet sie auf der distalen Diskoidalader, sodaß die Hypertrigonalzelle eine viereckige Gestalt hat. Bei den rezenten Gattungen *Archaeogomphus* (Gomphidae), *Idiophya* und *Cordulephya* ("Corduliidae") endet sie im Vorderflügel etwas basal der Distalecke auf der MA, sodaß die Trigonalzelle eine viereckige Gestalt hat. Bei den Arten der Libelluliden-Unterfamilie Tetrathemistinae ist dies sogar in beiden Flügelpaaren stets überaus deutlich der Fall. Auch abberante Exemplare mit einer mehr oder weniger viereckigen Trigonalzelle sind bei den Libelluloidea durchaus nicht selten, beispielsweise im Vorderflügel eines Männchens von *Orthetrum brunneum* (Libellulidae) in meiner Sammlung.

Die costale Trigonalquerader der Anisoptera entspringt der MP stets mit einer primären Junktion (Abb. 34.-35. und 39.-40.). Da sie zudem verdickt ist, eine konvexe Korrugation besitzt und i.d.R. wie die MP dorsal Macrotrichen und ventral kurze Dornen trägt, hat die costale Trigonalquerader den Charakter eines sekundären Astes der MP. Bei einigen Taxa fehlen die dorsalen Macrotrichen (z.B. *Phyllogomphoides undulatus* und *Cordulegaster diadema*) sowohl auf der M&Cu als auch auf der costalen Trigonalquerader. Gelegentlich sind, insbesondere bei Vertretern der Libelluloidea (z.B. *Didymops floridiensis*, *Oxygastra curtisii*, *Macrodiplax balteata*) auch vereinzelt, relativ kurze Macrotrichen auf der Ventralseite der costalen Trigonalquerader zu finden.

Im Vorderflügel ist sie am längsten bei den Aeshnidae (über 10 % der Vorderflügelänge) und am kürzesten bei den Petaluridae und Libelluloidea (unter 5 % der Vorderflügelänge), insbesondere den Libellulidae (unter 3 % der Vorderflügelänge). Im Hinterflügel ist sie ebenfalls bei den Aeshnidae am längsten (ca. 10 % der Hinterflügelänge) und am kürzesten bei den Petaluridae (ca. 5-6 % der Hinterflügelänge). Bei den fossilen Aeschniidae ist die costale Trigonalquerader in beiden Flügeln relativ kurz (5-6 % der Vorderflügelänge und 4-5 % im Hinterflügelänge).

#### 4.1.7. Costalrand

##### 1.) Verlauf und Gestalt des Costalrandes:

Der Costalrand verläuft von der Humeralplatte (= Intermediärsklerit), mit der er gelenkig verbunden ist, bis zum Flügelapex, wo er fließend in den Flügelhinterrand übergeht, was nicht nur äußerlich der Fall ist, sondern auch für die Blutlücke zutrifft. Der basale Costalrand (= Costalrand basal des Nodus) aller rezenten Odonata und aller fossilen Odonatoptera (außer "Protodonata") hat eine konvexe Korrugation, während der distale Costalrand (= Costalrand distal des Nodus) eine konkave Korrugation besitzt. Der Costalrand der "Protodonata" ist auf der gesamten Länge konvex, lediglich bei den Paralogidae ist er stets konkav (Autapomorphie).

Der Costalrand ist im Libellenflügel stets diejenige "Ader" mit dem größten Durchmesser und der stärksten Sklerotisierung. Im Querschnitt sind, zumindest im basalen Abschnitt des Costalrandes der Anisoptera, drei deutlich getrennte Blutlücken zu erkennen (Abb. 25.), die erst weiter distal zu einem einheitlichen Lumen verschmelzen (Abb. 26. und 65.). Bei den Zygoptera ist die ventrale Blutlücke äußerlich kaum zu erkennen oder nur angedeutet (Abb. 24.c und 48.-53.), während bei den Anisoptera die ventrale Blutlücke sowohl basal des Nodus (CP) als auch distal des Nodus (ScP) stets sehr deutlich zu erkennen ist, da sie eine tubuläre Struktur darstellt, die durch eine deutliche Furche bzw. Suture im lateralen Costalrand abgesetzt ist (Abb. 25.-27., 30., 54.-56.).

Der Costalrand trägt stets zwei parallele Dornenreihen, die auf der Dorsalseite der anterioren und der posterioren Blutlücke sitzen (Abb. 24.-27., 29.-31., 35.-40. und 48.-62.),



während die ventrale Blutlücke basal des Nodus (CP) niemals und distal des Nodus (ScP) nur sehr selten (z.B. bei *Hagenius brevistylus*, *Onychogomphus uncatus* und *Orthetrum cancellatum*) Dornen trägt. Die anteriore Dornenreihe beginnt bei allen rezenten Odonata direkt an der Gelenkung des Costalrandes mit der Humeralplatte, während die posteriore Dornenreihe, außer bei den Lestinoidea und den meisten Coenagrionoidea, erst deutlich distal dieser Gelenkung beginnt (Abb. 28.-30., 35.-37. und 39.-40.). Am Nodus werden die beiden Dornenreihen durch eine Einkerbung (Nodaleinschnitt) unterbrochen (Abb. 27. und 49.-57.), die durch eine membranöse Zone überbrückt wird. Distal des Nodus setzen sich die beiden Dornenreihen jedoch in gleicher Weise fort wie basal des Nodus. In der Nähe des Flügelapex werden die Dornen zunehmend kleiner und gehen dann in die Dornendoppelreihe des Flügelhinterrandes über. Das Ende der Costalranddornenreihen ist dennoch eindeutig zu erkennen, da deren Dornen am Apex mit der Spitze in die entgegengesetzte Richtung zeigen wie die Dornen des Flügelhinterrandes. Bei den Zygoptera nimmt die Dichte der Costalranddornen zum Flügelapex hin deutlich zu (D'ANDREA & CARFI, 1994), während dies bei den Epiophlebiidae und Anisoptera nicht der Fall ist. Die Gestalt der Dornen ist im Detail zwar recht variabel, entspricht aber bei fast allen \*Odonata einem Grundtypus (Abb. 29.-31.), von dem nur die hakenartigen Costalranddornen der Gattung *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae) erheblich abweichen.

Eine winzige Macrotriche (kleiner als 0,1 mm) ist i.d.R. an jeder Dornenbasis beider Costalrand-Dornenreihen bei allen rezenten Odonata vorhanden. Diese Macrotrichen waren nur bei einigen wenigen Taxa (*Perilestes*, *Archilestes*, *Amphipteryx*, *Thaumatoneura*, *Oxystigma*, *Megapodagrion*, *Palaemnema* und *Didymops*) trotz gründlicher Suche bei großer Mikroskopvergrößerung nicht zu erkennen (vergl. D'ANDREA & CARFI, 1994: Fig. 1., 3. und 4.). Ich vermutete aber, daß mit geeigneteren Mitteln, z.B. einer Rasterelektronen-mikroskopischen Untersuchung, auch bei diesen Taxa die Costalrand-Macrotrichen nachgewiesen werden könnten.

Der Costalrand ist zwischen den beiden Dornenreihen bei den Anisoptera (außer Gomphidae) deutlich konkav gewölbt (Abb. 29.), während bei den meisten Zygoptera zumindest der basale Costalrand nur sehr wenig eingebuchtet ist. Bei den Lestinoidea, Dictyrididae und Coenagrionoidea (außer Pseudostigmatidae) ist der gesamte Costalrand kaum eingebuchtet und der basale Costalrand entweder plan oder sogar konvex gewölbt. Bei der Gattung *Calopteryx* ist der gesamte basale Costalrand extrem abgeflacht.

An der Basis des Costalrandes aller \*Odonata befindet sich eine breite, vollständig sklerotisierte Zone zwischen den beiden Dornenreihen, die als Costaldreieck bezeichnet wird und deren posteriore Begrenzung durch die ScA' gebildet wird (Abb. 28. und 29.). Es handelt sich um eine kräftige Sklerotisierung der Flügelmembran des Praesubcostal- und Costalfeldes (siehe Tabelle 1.) (Abb. 31. und 66.a). Bei den ursprünglicheren fossilen Odonatoptera (z.B. "Protodonata", Protanisoptera und "Protozygoptera") war diese Region offenbar noch nicht sklerotisiert (Abb. 17. und 68.-71.) und wurde meist als "precostal area" bezeichnet (ZESSIN, 1983; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1991).

Bei den Libellulidengattungen *Palpopleura*, *Diastatops* und *Zenithoptera* (Abb. 40.) ist im Vorderflügel eine charakteristische Ausbuchtung des Costalrandes vorhanden, die vermutlich eine Synapomorphie der Palpopleurinae darstellt und lediglich bei der Gattung *Perithemis* fehlt. Da *Perithemis* mit der Gattung *Palpopleura* in hochabgeleiteten Merkmalen übereinstimmt (Flügefärbung und Miniaturisierung) und beide Gattungen Hymenopteren mimikrieren (Batessche Mimikri) ist anzunehmen, daß es sich um Schwestergattungen handelt und somit die Costalbucht bei *Perithemis* als sekundär fehlend interpretiert werden muß.

Eine vergleichbare Ausbuchtung des Costalrandes findet sich ansonsten nur noch im männlichen Hinterflügel der Gattung *Anisopleura* (Zygoptera: Euphaeidae).

Bei einigen Lestidae, insbesondere bei der Gattung *Archilestes* macht der basale Costalrand einen deutlichen Knick (abb. 14. und 32.), was damit zusammenhängt, daß die distale, primäre Antenodalverspannung (ax2) deutlich länger ist als die basale (ax1).

Bei zahlreichen Anisoptera ist die Costalrandvorderkante auffällig gelb oder grün gefärbt, abweichend von der dunklen, braunschwarzen Färbung des übrigen Flügelgeäders, z.B. bei *Austropetalia* (Austropetaliidae), *Hemianax*, *Anax* und einige *Aeshna*-Arten (Aeshnidae), *Gomphus* (Gomphidae), *Didymops* (Macromiidae), *Eusynthemis* und *Synthemis* (Synthemistidae). Innerhalb der Zygoptera konnte ich dieses Phänomen dagegen bei keinem der untersuchten Taxa feststellen.

#### 1.) Verlauf und Gestalt der beteiligten Längsadern:

Die CA und CP sind bei den rezenten Odonata nur noch in Form der anterioren und ventralen Blutlakunae des Costalrandes erhalten (24.-27. und 29.-30.). Aufgrund deren Lage ist aber noch immer die konvexe Korrugation der CA und die konkave Korrugation der CP zu erkennen. Die Tatsache, daß die anteriore Blutlakunae, im Gegensatz zur ventralen Blutlakunae, dorsale Dornen vom Sc-Typus trägt ist ebenfalls in Übereinstimmung mit deren Interpretation als konvexe Längsader. Die Tatsache, daß die ventrale Blutlakunae zum größten Teil in der ventralen Flügelmembran ausgeprägt ist, steht andererseits in Einklang mit deren Interpretation als konkave Längsader. Beide Adern bzw. Blutlakunen entspringen getrennt der Humeralplatte, die das costale Basivenale darstellt. Die betreffenden Blutlakunen sind zumindest im basalen Costalrand räumlich getrennt, wie ein Querschnitt erweist (siehe oben).

Laut KUKALOVA-PECK (1991 und pers. Mitt.) ist die CP bei den "Protodonata" + (*Eugeropterum* †, *Geropterum* †, *Erasipteron* †, *Megatypus* †), Protanisoptera + (*Ditaxineura* †) und "Protozygoptera" + (*Kennedyia* †) an der Basis noch nicht mit dem Costalrand verschmolzen, sondern entspringt der Humeralplatte (= Intermediär-Sklerit) als gesonderte, konkave Längsader. Auf den, teilweise noch unveröffentlichten, Zeichnungen von Dr. Kukalova-Peck ist dies in der Tat deutlich zu erkennen. Da jedoch in den Originalbeschreibungen der betreffenden Fossilien diese Struktur entweder übersehen wurde oder als Unterkante der sklerotisierten Costalrandbasis interpretiert wurde, bedarf diese neue Interpretation meines Erachtens einer kritischen Verifikation an den Originalfossilien. Hinsichtlich des Verlaufes der ScA und ScP siehe Kapitel 4.1.8; hinsichtlich der Spezialisierungen des Costalrandes am Nodus siehe Kapitel 4.1.4..

### 4.1.8. Subcosta

#### 1.) Verlauf der ScA und ScP:

Ein basaler, freier Abschnitt der ScA ist bei den Anisoptera sehr deutlich zu erkennen, wenn die Costalplatte und Humeralplatte des Flügelgelenkes abpräpariert werden (Abb. 31.). Die ScA entspringt am Ursprung der ScP (subcostales Basivenale) und verläuft schräg zum Costalrand, wo sie etwa in Höhe der Costalrandgelenkung mit dem Costalrand verschmilzt und dessen posteriore Blutlakunae und Dornenreihe bildet. Bislang wurde diese Struktur meist übersehen oder als Querader interpretiert (PFAU, 1986; siehe Kapitel 5.2.2. Punkt 2.), was aufgrund ihrer Lage und ihres Verlaufes höchst unwahrscheinlich ist. Auch der anteriore Abschnitt der Basalverspannung, die "basal brace" der Protanisoptera + (Abb. 17.) und die "costal brace" der Ephemeroptera (Abb. 67. und 83.) wird durch einen Ast der ScA gebildet (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1985, 1991; siehe Kapitel 4.1.1.).

Da eine topographisch homologe Struktur auch innerhalb der Palaeodictyopteroidea + auftritt scheint eine derartige basale Gabelung der ScA in ScA' (verschmolzen mit Costalrand) und ScA'' (schräge Ader zwischen Costalrand und ScP) bereits zum Grundplan der Pterygota zu gehören.

Die ScP ist eine Längsader konkaver Korrugation (Abb. 24.-25.), sie entspringt der Radioanalplatte nahe dem Ursprung des doppelten Radialstammes (Abb. 29.-31.). Sie verläuft bis zum Nodus frei und ohne Gabelungen, macht am Nodus eine deutliche Biegung nach anterior und verschmilzt mit dem Costalrand (siehe oben). Bei den Anisoptera ist sie auch distal des Nodus noch deutlich zu erkennen, da sie als tubuläre Struktur durch eine Furche bzw. Suture vom Costalrand abgesetzt ist (Abb. 26.-27. und 54.-57.), während sie bei den Zygoptera nicht mehr identifizierbar ist (Abb. 48.-53., 58.-59. und 65.). Bei den Gattungen *Nonymophlebia* +, *Neritophlebia* +, *Cladophlebia* + und *Paurophlebia* + (Triadophlebiomorpha +: Triadophlebiidae +) ist die ScP basal des Nodus mit dem RA bzw. dem doppelten Radialstamm (RA&RP) verschmolzen (Abb. 18.b), was eine einzigartige und hochabgeleitete Merkmalsausprägung innerhalb der Odonoptera darstellt. Bei der Gattung *Terskeja* + (Archizygoptera +) macht die ScP einen scharfen Knick nach anterior bei der, stark nach basad verlagerten, Nodalquerader. Zum Phänomen einer tatsächlichen oder scheinbaren Verlängerung der ScP durch den Nodus hindurch (Pseudo-ScP) siehe Kapitel 4.1.4. Punkt 3. (Abb. 21. und 54.).

## 2.) Oberflächenstruktur der ScP:

- a) Dornen: Die Dorsalseite der ScP ist basal des Nodus stets frei von Dornen, eine dorsale Zähnelung der ScP bei den Epiophlebiidae und den Calopterygoidea (D'ANDREA & CARFI, 1989: 177) konnte ich zumindest hinsichtlich der "Calopterygoidea" lichtmikroskopisch nicht bestätigen. Die Dorsalseite der ScP ist distal des Nodus nicht exponiert, da diese Ader am Nodus mit dem Costalrand verschmilzt; das Merkmal der dorsalen Bedornung und Behaarung ist daher nicht anwendbar. Die Ventralseite ist hingegen durchaus exponiert und i.d.R. glatt, jedoch bei einigen wenigen Taxa partiell mit kurzen Dornen besetzt *Hagenius brevistylus*, *Onychogomphus uncatatus* und *Orthetrum cancellatum* (vergl. D'ANDREA & CARFI, 1994: 25 & 28). Die Ventralseite der ScP basal des Nodus ist meist deutlich gezähnt (die meisten Zygoptera) oder mit kurzen Dornenzähnen versehen (*Hypolestes* und die meisten Anisoptera). Bei den Lestmoidea, *Hetaerina* (Calopterygidae), *Amphipteryx* (Amphipterygidae), "Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae und Platystictidae sind die Zähnchen extrem winzig und oft nur mit Mühe überhaupt zu erkennen. Bei einigen Anisoptera (z.B. *Aeshna cyanea*, *Phyllogomphoides undulatus*, *Didymops floridiensis*, *Orthetrum brunneum*) ist die Ventralseite der ScP weitgehend glatt.
- b) Macrotrichen: Zahlreiche Anisoptera besitzen lange Macrotrichen auf der Dorsalseite der ScP. Sehr spärlich sind diese bei den Petaluridae und Aeshnidae (Abb. 29. und 31.), während sie den Gomphidae und Cordulegastridae völlig fehlen. Fast immer vorhanden und meist recht zahlreich, insbesondere basal der ax2, sind diese Macrotrichen bei den Libelluloidea (Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae; Abb. 35. und 39.), bei denen sie nur bei wenigen Arten fehlen (z.B. *Micrathyria spec.*). Von den Zygoptera besitzen nur die Euphaeidae (Abb. 37.) und Dictyriidae (Abb. 64.) zahlreiche lange, dorsale Macrotrichen. Kurze Macrotrichen auf der Ventralseite der ScP besitzen nahezu alle Zygoptera (Abb. 64.). Besonders zahlreich sind sie bei einigen "Calopterygoidea" (Polythoridae, Amphipterygidae), während sie bei den Coenagrionoidea nur spärlich vorkommen. Nicht sicher nachgewiesen werden konnten derartige Macrotrichen lediglich bei *Perilestes*, *Megapodagrion* und *Neoneura*. Bei den Anisoptera sind kurze Macrotrichen auf der Ventralseite der ScP niemals vorhanden.



### 4.1.9. Radius

#### 1.) Verlauf des RA und RP:

Der RA verläuft als konvexe Längsader (Abb. 24.-26. und 29.-31.) ohne Gabelungen bis zum Flügelapex. Er entspringt dem anterioren Abschnitt der Radioanalplatte und ist bei allen Odonatoptera, mit Ausnahme der sehr ursprünglichen "Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" † (Abb. 68.-70.), mit dem RP basal zu einem konvexen, doppelten Radialstamm verschmolzen. Am Arculus trennen sich RP und RA, die beide distal des Arculus stets unverschmolzen sind. Lediglich bei einigen Triadophlebiomorpha † ist der RA basal des Nodus mit der ScP verschmolzen (Abb. 18.b; siehe Kapitel 4.1.8.).

Ansonsten gibt es hinsichtlich des Verlaufes des RA kaum auffällige Abweichungen bei den unterschiedlichen Taxa der Odonatoptera, da der RA stets parallel zum Costalrand verläuft und die posteriore Begrenzung des Pterostigmas bildet, soweit dieses vorhanden ist. Eine auffällige Spezialisierung gibt es lediglich bei den Perilestidae, deren RA, insbesondere basal des Nodus, sehr stark verdickt ist (Abb. 48.). Beim freien RA, distal des Arculus, kann ein "basaler RA" (zwischen Arculus und Subnodus) und ein "distaler RA" (zwischen Subnodus und Apex) unterschieden werden (Abb. 14.). Der distale RA kann zudem in einen substigmalen, stigmalen und poststigmalen Abschnitt gegliedert werden. Der stigmale Abschnitt ist bei den Odonata i.d.R. etwas verdickt.

Der stets konvexe doppelte Radialstamm wird auf der Dorsalseite von einer longitudinalen Furche bzw. Suture unterteilt, die den RA und RP noch als separate Strukturen erkennen läßt, die i.d.R. jeweils eine Reihe von kleinen Dornenzähnen tragen (Abb. 25., 28.-29., 31., 34.-41. und 43.). Der doppelte Radialstamm ist daher, neben den Flügelrändern (Costalrand & Flügelhinterrand), die einzige Aderstruktur im Flügel der Odonatoptera, die zwei parallele Längsreihen von Dornen aufweist. Die Ventralseite ist stets unbedornt und auch eine Suture ist kaum zu erkennen (Abb. 30., 32., 41. und 44.).

Der RP ist eine konkave Längsader. Die Angabe von NEL et al. (1993), daß der RP, bei der Gattung *Aeshna*, seine Korrugation zwischen den Ursprüngen des RP<sub>3&4</sub> (hier: RP") und des IR<sub>2</sub> zweimal ändere, konnte ich nicht bestätigen. Der RP verläuft bei allen Odonata, einschließlich aller von mir untersuchten Vertreter der Gattung *Aeshna*, stets im Knick einer konkaven Flügelfalte. Bei den "Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" † ist der basale RP-Stamm noch unverschmolzen mit dem RA-Stamm und besitzt daher bis zur Flügelbasis eine konkave Korrugation (Abb. 68.-70.). Bei allen übrigen Odonatoptera ist er basal mit dem RA-Stamm verschmolzen, wodurch der RP-Stamm eine sekundär konvexe Korrugation erhielt (siehe oben). Der Ort an dem der RP den doppelten Radialstamm verläßt wird als Arculus bezeichnet. Da bei all diesen Odonatoptera die MA durch den RP eingefangen wurde (siehe Kapitel 4.1.10) ist auch der basalste Abschnitt des freien RP sekundär konvex und bildet zusammen mit dem basalsten Abschnitt der MA den ebenfalls konvexen anterioren Arculus (siehe Kapitel 4.1.6.). Dieser Struktur entspringt der konkave RP meist mit einer sekundären Junktion (Abb. 34., 36.-40., 43., und 49.).

Mehr oder weniger weit distal des Arculus gabelt sich der RP primär und dichotom in den RP' und RP" (Abb. 14.-19. und 67.-78.). Der RP" verläuft zum Flügelhinterrand und zwar stets als unverschmolzene, konkave Längsader. Bei den meisten Odonatoptera ist der RP" ungegabelt, bei den Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †) ist der RP" dagegen (sekundär) dichotom gegabelt in der RP"a und RP"b und diese Gabeläste oft sogar nochmals dichotom gegabelt (Abb. 18.). Auch bei den Protomyrmeleontidae † (Archizygoptera †) gibt es eine Gabelung des RP" in RP"a und RP"b, die jedoch völlig anders

gestaltet ist und zudem bei der basalsten Gattung *Triassagrion* † noch nicht ausgebildet ist (Abb. 19.). Ähnliches gilt für die apikale Gabelung des RP" bei einigen Pseudostigmatidae (*Anomisma*, *Microstigma* und *Megaloprepus*). Die sekundäre Gabelung des RP" bei den Triadophlebiomorpha †, Archizygoptera † und Pseudostigmatidae ist daher sehr wahrscheinlich nicht homolog.

Deutlich distal der primären Gabelung des RP in RP' und RP" (= basale RP-Gabelung) ist der RP' aller Odonoptera ebenfalls primär und dichotom gegabelt (Abb. 14.-19.) in den RP1 und RP2 (= distale RP-Gabelung). Bei allen Odonoptera ist der RP1 stets ungegabelt, mit Ausnahme einiger weniger "Protodonata" † (z.B. *Geropteron* †). Da Gleiche gilt für den RP2, mit Ausnahme der Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* †, aber außer *Piroutetia* †; Abb. 18.) und Archizygoptera † (einschließlich *Triassagrion* †; Abb. 19.), bei denen der RP2 dichotom in den RP2a und RP2b gegabelt ist, sehr wahrscheinlich sekundär und konvergent. Die Erasipteridengattung *Whalleyala* † ("Protodonata" †) weicht von allen übrigen Odonoptera darin ab, daß RP' und RP", durch die enorme Aufgabelung der MA, so dicht zusammengedrängt wurden, daß sie parallel zueinander verlaufen und alle dazwischenliegenden Längsadern, insbesondere RP2, IR1 und IR2 völlig reduziert sind.

Bei den Protanisoptera † (Abb. 17.) ist der RP1 nach posterior ausgebuchtet was vermutlich auf die Bedrängung durch das "Pterostigma" zurückzuführen ist. Bei den Pseudostigmatidae und deren vermutlichem Adelphotaxon *Coryphagrion* macht der RP1 an der Flügelspitze eine scharfe Biegung (fast 90°) nach posterior, vermutlich zur Stabilisierung des apikalen Flügelabschnitts dieser extrem langflügeligen Libellen. Bei den Austropetaliidae, Aeshnidae (Abb. 15.) und Cymatophlebiidae † sowie wenigen Gomphidae (z.B. *Cacoides latro*), ist der RP2 unterhalb des Pterostigmas deutlich nach anterior, also in Richtung des Pterostigmas, ausgebuchtet. Der RP" verläuft bei den meisten Odonoptera mehr oder weniger gestreckt, lediglich bei den Campteropterygidae † ("Anisozygoptera") ist er sehr stark gewellt.

Bei den höheren "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Euphaeidae, Dictyriidae und Calopterygidae) ist der RP' unmittelbar nach der basalen RP-Gabelung deutlich nach anterior gewölbt und verläuft daher sehr nahe am RA (Abb. 37.-38.). Bei zahlreichen Taxa (außer Chlorocyphidae) ist der RP' sogar ein Stück weit an den RA angeschmolzen (Abb. 38.). Durch die erwähnte Biegung und die Annäherung an den RA wird der basale Abschnitt des RP' sekundär konvex und scheint direkt in die konvexe Interkalarader IR2 überzugehen, sodaß der distale Abschnitt des konkaven RP' scheinbar dem konvexen IR2 mit sekundärer Junktion entspringt. Bei einigen Chlorocyphidae und allen Polythoridae (Abb. 36.) ist der RP' dagegen nicht nach anterior gewölbt, was möglicherweise auf einer sekundären Merkmalsreversion beruht, da diese Taxa offensichtlich innerhalb des Monophylums der übrigen höheren "Calopterygoidea" einzuordnen sind.

Bei den Archizygoptera † kommt es zu einer einzigartigen, autapomorphen Veränderung des RP-Verlaufes (Abb. 19.). Der RP2 entspringt nicht dem RP' (außer bei *Triassagrion* †), sondern der Interkalarader IR2, mit der er basal verschmolzen ist und deren Ursprung vom RP' auf den RP" verschoben ist (schon bei *Triassagrion* †). Außerdem ist auch noch die Interkalarader IR1 mit dem RP2-IR2-Stamm verschmolzen. Nur bei den Zygophlebiidae † (Triadophlebiomorpha †) gibt es konvergent eine ähnliche Spezialisierung (siehe PRITYKINA, 1981: Fig. 17.-19.): Auch bei diesem Taxon sind IR1, RP2 und IR2 basal verschmolzen. Die resultierende konvexe Ader entspringt jedoch dem RP' und gabelt sich dann dichotom in IR1 und IR2, während der RP2 dem IR1 mit sekundärer Junktion entspringt. Der frühere Ursprung des RP2 ist noch rudimentär als Schrägader zwischen dem RP' und der komplexen Konvexader

erhalten. Bei einer ganzen Reihe von "Protozygoptera" (z.B. *Permolestes* †, *Solikamptilon* †, *Terskeja* †, *Voltzialestes* †) gibt es zumindest eine Tendenz zur einer derartigen Verlegung der Ursprünge der IR1 auf den RP2, des RP2 auf den IR2 und des IR2 auf den RP".

## 2.) Lage und Gestalt der basalen und distalen RP-Gabelung:

- a) Lage der basalen RP-Gabelung (in RP' und RP"; = Mittelgabel): "Protodonata" † (40-60 %; außer *Whalleyala* † und *Meganeuropsis* †); Protanisoptera † (ca. 60 %); Triadophlebiomorpha † (30-35 %; außer *Mitophlebia* †); "Protozygoptera" † (32-46 %); Archizygoptera † (30-36 %); Hemiphlebiidae (ca. 40 %); basale Lestinoidea (Chorismagrionidae, Perilestidae, Synlestidae; 30-34 %), höhere Lestinoidea (Megalestidae & Lestidae; 20-26 %), "Calopterygoidea" (10-22 %, meist deutlich unter 20 %), Coenagrionoidea (28-35 %; mit Ausnahme der Coryphagrionidae & Pseudostigmatidae mit ca. 24 % und der Hypolestinae mit ca. 21 %). Bei den fossilen "Anisozygoptera" bei 22-39 % und bei den rezenten Epiophlebiidae bei ca. 32 %. Bei den Anisoptera bei ca. 28-40 %. Eine abgeleitete Gemeinsamkeit in Form einer Basalverschiebung der Mittelgabel (einschließlich des IR2-Ursprunges) bei den Lestinoidea und "Calopterygoidea" (Zygoptera) einerseits und den "Anisozygoptera" & Anisoptera andererseits, wie sie von FRASER (1954, 1957) nachdrücklich postuliert wurde, ist folglich nicht existent (zur Ursache dieses Irrtums siehe Kapitel 3.4.). Eine Basalverschiebung liegt nur bei den höheren Lestinoidea und insbesondere den "Calopterygoidea" vor, während die Merkmalsausprägung der "Anisozygoptera" & Anisoptera sowie aller übrigen Zygoptera dem Grundplan der \*Odonata entspricht.
- b) Lage der distalen RP-Gabelung (in RP1 und RP2): Bei den "Protodonata" † (60-80 %), Protanisoptera † (75-80 %), Triadophlebiomorpha † (55-65 %), "Protozygoptera" † (65-75 %; außer den Gattungen *Batkenia* † und *Triassolestodes* †, die jedoch meines Erachtens näher mit den Archizygoptera † verwandt sind) und Archizygoptera † (45-50 %). Bei den "Anisozygoptera" (einschließlich Epiophlebiidae) und Anisoptera (45-55 %; meist ca. 55 % im Vfl. und 45 % im Hfl.). Bei den Hemiphlebiidae (ca. 58 %), Lestinoidea (50-65 %; außer Lestidae mit 40 %), "Calopterygoidea" (40-45 %; außer *Libellago* mit 58 % und *Thaumatoneura* mit 50 %) und Coenagrionoidea (45-55 %; außer Platycnemididae und zahlreiche Coenagrionidae mit ca. 60 %)

Bei zahlreichen "Protodonata" † und "Protozygoptera" † sowie den "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und den Hemiphlebiidae gabelt sich der RP gleichmäßig, mit primärer Junktion, in den RP' und den RP". Bei den Protanisoptera † (Abb. 17.), Triadophlebiomorpha † (Abb. 18.), einigen "Protozygoptera" † und allen Archizygoptera † (Abb. 19.), den "Anisozygoptera" (vergl. NEL et al., 1993) sowie den rezenten Zygoptera (außer den Hemiphlebiidae und einigen "Calopterygoidea") verläuft der RP' in einer Linie mit dem RP-Stamm, während der RP" am Ursprung gebogen ist und dem RP mit einer sekundären Junktion entspringt (Abb. 28., 32., 36., 41. und 49.). Bei den bereits erwähnten höheren "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Euphaeidae, Dictyriidae und Calopterygidae) und *Meganeuropsis americana* † ("Protodonata" †) verläuft dagegen der RP" mehr oder weniger in einer Linie mit dem RP-Stamm, während der RP' am Ursprung gebogen ist und dem RP mit einer sekundären Junktion entspringt (Abb. 37. und 38.). Bei den Anisoptera ist der RP' zwar ebenfalls am Ursprung zumindest etwas gewölbt (Abb. 14.-16., 23., 45.-46. und 78.), die Junktion ist aber auf der Ventralseite vom intermediären oder primären Typ (außer bei einigen Libellulidae, z.B. *Perithemis*); bei einigen Taxa gilt dies sogar für beide Flügelseiten (z.B. *Tachopteryx*, *Cordulegaster* und *Didymops*). Die Junktion von RP' und RP" ist also bei den Anisoptera



keineswegs stets sekundär, wie dies von NEL et al. (1993: 58 und 271) als Synapomorphie der Liassogomphidae + & Anisoptera postuliert wurde (Abb. 45.-46.)

Bei fast allen Odonatoptera (außer Zygophlebiidae †, Protomyrmeleontidae †, Sieblosiidae † und Euarchistigmatidae †) verläuft der RP1 in einer Linie mit dem RP', während der RP2 am Ursprung gebogen ist und dem RP' zumindest auf der Dorsalseite mit einer sekundären Junktion entspringt (Abb. 14.-19. und 51.-59.). Der RP'' ist zudem i.d.R. auch deutlich dünner als der RP1. Bei den Anisoptera ist allerdings die RP2-Junktion auf der Ventralseite des Flügels stets vom intermediären oder primären Typ; bei einigen Taxa gilt dies sogar für beide Flügelseiten (z.B. *Tachopteryx*, *Cordulegaster* und *Didymops*). Bei den Sieblosiidae † und Euarchistigmatidae † gabelt sich der RP' gleichmäßig in den RP1 und RP2.

### 3.) Dornen und Macrotrichen des RA und RP:

Die Macrodiplacidae und Libellulidae besitzen häufig Stacheln (einzeln oder als Büschel) an der ventralen Basis des doppelten Radialstammes. Diese Stacheln konnten bei folgenden Taxa nachgewiesen werden: *Macrodiplax balteata* (1-2), *Micrathyria spec.* (1-2), *Perithemis lais* (0-1), *Zenithoptera fasciata* (0-2), *Orthetrum cancellatum*; *Sympetrum fonscolombii* (nur 1 im Vorderflügel). Bei den Libelluliden *Diastatops spec.*, *Orthetrum brunneum* und *Libellula (Platetrum) depressa* waren dagegen keine Dornen zu erkennen. Bei allen übrigen Anisopterenfamilien (einschließlich "Corduliidae") und allen Zygoptera fehlen diese Dornen ebenfalls. Es könnte sich daher bei diesen Stacheln um eine "underlying synapomorphy" (sensu SAETHER, 1979, 1983) der Macrodiplacidae und Libellulidae handeln, die auf einer nur ihnen gemeinsamen genetischen Praedisposition beruht. Bei *Aeshna affinis* (Aeshnidae) sitzen zwar auch zwei lange Dornen auf der Ventralseite des basalen RA&RP, sie sind aber deutlich entfernt von der eigentlichen Radialbasis und daher sehr wahrscheinlich nicht homolog den Radialbasisdornen der Libellulidae.

Bei den Chlorocyphidae, Polythoridae, Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*), Amphipterygidae (*Rimanella*), Thaumatopterygidae, manchen "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Oxystigma*, *Megapodagrion*), Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae ist die Dorsalseite des RA im Bereich des doppelten Radialstammes gezähnt; bei den Lestinoidea, Dictyriidae (*Heliocharis*) und manchen "Megapodagrionidae" (*Philogenia*; große Dornenzähne!) sowie den meisten Anisoptera trägt der basale RA kurze Dorsaldornen (Abb. 25., 29., 31., 34., 39.-40. und 43.), während er bei den Perilestidae (*Perilestes*; Abb. 48.), Euphaeidae (*Euphaea*; Abb. 37.), *Amphipteryx* (Amphipterygidae), *Oxystigma* ("Megapodagrionidae") und den Pseudostigmatidae (*Mecistogaster*; Abb. 28.) sowie wenigen Anisoptera (z.B. *Cordulegaster* und *Didymops*) dorsal weitgehend glatt ist.

Die Dorsalseite des RA distal des Arculus ist bei den Chlorocyphidae, Polythoridae (Abb. 51.), Euphaeidae, Dictyriidae, Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*; Abb. 52.), Amphipterygidae, Thaumatopterygidae, manchen "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Megapodagrion*), Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae gezähnt; bei den Lestinoidea und manchen "Megapodagrionidae" (*Philogenia*) sowie allen Anisoptera trägt der RA kurze Dornen (Abb. 34., 39.-40., 43., 45., 47., 55. und 65.). Bei *Amphipteryx* sind zusätzlich zur Zähnelung im medianen Abschnitt des RA vereinzelt größere Dornenzähne vorhanden. Die Ventralseite des RA ist im Bereich des doppelten Radialstammes bei allen rezenten Odonata frei von Dornen. Die Ventralseite des RA distal des Arculus ist basal des Nodus stets glatt und auch distal des Nodus bei den meisten rezenten Odonata frei von Dornen. Lediglich bei den Synlestidae (*Chlorolestes*, *Phyllolestes*) und manchen Coenagrionidae (*Pyrrhosoma*) sowie den meisten Libelluloidea (außer *Macrodiplax*) sind im apikalen Bereich (poststigmaler RA) längliche Dornen vorhanden; bei einigen Libelluloidea

(z.B. *Perithemis* *lais*) allerdings schon ab dem Arculus. Bei den Polythoridae (*Euthore*), *Amphipteryx* (Amphipterygidae), *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae) ist die Ventralseite des RA apikal gezähnt.

Bei den meisten Zygoptera sind alle Bereiche des RP dorsal weitgehend glatt (Abb. 65.). Einige längere Dornen sind nur auf dem distalen RP1 von *Chlorolestes fasciata* (Synlestidae), dem RP" und distalen RP2 von *Heliocharis amazona* (Dicteriadidae) und dem basalen RP2 von *Philogenia cassandra* ("Megapodagrionidae") vorhanden. Laut D'ANDREA & CARFI (1988: 323) soll der gesamte RP1 bei *Devadatta podolestoides* (Amphipterygidae) lange Dorsaldornen tragen, was ich bei der vermutlichen Schwestergattung *Amphipteryx* nicht feststellen konnte. Bei den *Euthore plagiata* (Polythoridae) sind die distalen Abschnitte aller RP-Äste dorsal sehr fein gezähnt. Bei den Anisoptera sind dagegen stets längere Dornen, zumindest auf bestimmten Abschnitten des RP vorhanden (Abb. 61.): Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*: distaler RP" und RP2), Aeshnidae (*Aeshna cyanea*: RP1 und RP2, relativ kurze Dornen), Gomphidae (*Phyllogomphoides undulatus*: RP2), Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*: distaler RP", RP1 und RP2), Macromiidae (*Didymops floridiensis*: distaler RP", RP1 und RP2), "Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*: RP1, RP2 und distaler RP"), Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*: RP1 und RP2), Libellulidae (*Orthetrum brunneum*: RP1 und RP2 sowie ein einzelner Dorn auf RP'; *Perithemis* *lais*: basaler RP1 und RP2 sowie distaler RP").

Die Ventralseite des RP, RP', RP", RP1 und RP2 ist bei den meisten Zygoptera (außer Lestinoidea) gezähnt (Abb. 65.). Bei *Heliocharis* (Dicteriadidae) und *Rimanella* (Amphipterygidae) ist allerdings der RP und RP' ungezähnt. Der RP (= RP-Stamm) von *Megapodagrion* ("Megapodagrionidae") und *Mecistogaster* (Pseudostigmatidae) sowie der gesamte RP von *Palaemnema* (Platystictidae) ist ventral glatt. *Philogenia cassandra* ("Megapodagrionidae") sowie die Synlestidae und Lestidae besitzen kurze Dornen auf der Ventralseite des gesamten RP, während der RP der Perilestidae ventral glatt ist, abgesehen von einer winzigen Zähnelung des basalen RP2. Bei den Anisoptera trägt die Ventralseite des RP stets kurze Dornen (Abb. 26. und 43.-44.): Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*: RP, RP', RP", RP1 und RP2), Aeshnidae (*Aeshna cyanea*: RP, RP" und RP2), Gomphidae (*Phyllogomphoides undulatus*: basaler RP2), Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*: basaler RP, distaler RP" und RP1 sowie gesamter RP2), Macromiidae (*Didymops floridiensis*: distaler RP", RP1 und RP2), "Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*: RP, RP', RP", RP1 und RP2), Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*: RP, RP', RP", RP1 und RP2), Libellulidae (*Orthetrum brunneum*: RP, RP', RP", RP1 und RP2; *Perithemis* *lais*: RP", RP2 und RP1 sowie undeutlich auf dem RP').

Bei den Polythoridae, Euphaeidae, Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*), Thaumatoneuridae, "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Philogenia*, *Oxystigma*) sind auf der Dorsalseite des doppelten Radialstammes kurze Macrotrichen vorhanden; bei den Polythoridae, Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Thaumatoneuridae und manchen "Megapodagrionidae" (*Philogenia*) auch am RA zwischen Arculus und Nodus. Allen Anisoptera fehlen derartige dorsale Macrotrichen auf dem RA grundsätzlich. Bei den Euphaeidae, Dicteriadidae (nur 1 !), Calopterygidae (*Calopteryx*; relativ kurz) sowie den meisten Aeshnidae und Libelluloidea trägt der doppelte Radialstamm auf der Ventralseite relativ lange Macrotrichen, während der RA distal des Arculus nur sehr selten ventrale Macrotrichen besitzt, z.B. bei den Euphaeidae und den erwähnten Anisoptera. Bei den Lestinoidea und den meisten Coenagrionoidea (außer *Hypolestes* und den Argiolestinae, aber einschließlich *Megapodagrion*) ist der RA völlig frei von Macrotrichen.

Relativ lange, dorsale Macrotrichen sind auf dem RP folgender Taxa vorhanden (Abb. 35., 40. und 45.): Polythoridae (*Euthore*: RP' und RP", nur im Hinterflügel und nur basal),

Euphaeidae (*Euphaea*: RP" und RP2), Dictyriidae (*Heliocharis*: RP, RP', RP", vereinzelt), Petaluridae (*Tachopteryx*: RP und RP'), Aeshnidae (*Aeshna*: RP, RP', RP", RP1 und RP2), Macromiidae (*Didymops*: RP und RP'), "Corduliidae" (*Oxygastra*: RP, RP', RP"), Macrodiplacidae (*Macrodiplax*: RP und RP"), Libellulidae (*Orthetrum brunneum*: RP und RP", nur im Hinterflügel; *Perihemis lais*: RP, RP', RP", RP1 und RP2). Den Gomphidae und Cordulegastridae fehlen dorsale Macrotrichen am RP. Kurze, ventrale Macrotrichen sind auf dem RP folgender Taxa vorhanden: Chlorocyphidae (*Aristocypha*: RP, RP', RP", RP1 und RP2), Polythoridae (*Euthore*: RP, RP', RP", RP1 und RP2, nur im Hinterflügel), Dictyriidae (*Heliocharis*: RP, RP', RP"), Calopterygidae (*Hetaerina*: RP, RP', RP", RP1 und RP2; dito bei *Calopteryx*, aber nur sehr vereinzelt), Amphipterygidae (*Rimanella*: RP', RP", RP1 und RP2; *Amphipteryx* ohne Macrotrichen), Thaumatopterygidae (*Thaumatoptera*: RP' und RP1). Allen Anisoptera fehlen ventrale Macrotrichen am RP. Bei den Lestinoidea und Coenagrionoidea fehlen, von individuellen Ausnahmen vereinzelter Macrotrichen abgesehen, jegliche dorsalen oder ventralen Macrotrichen auf allen Abschnitten des RP.

#### 4.1.10. Media

##### 1.) Media-Stamm:

Bei allen Odonatoptera (außer "Eugeropteridae" †) ist der Stamm der Media mit dem Stamm des Cubitus zu einem konkaven Mediocubitalstamm verschmolzen, der in einer Linie mit der MP verläuft (Abb. 14.-19., 29.-30., 32.-41., 48.-49., 64. und 70.-78.). Bei den "Eugeropteridae" † ist der konvexe Mediastamm noch völlig vom Cubitalstamm getrennt (Abb. 68.-69.), während bei den übrigen "Protodonata" † und einigen Protanisoptera † (Ditaxineuridae †), Triadophlebiomorpha † (Zygophlebiidae †, Mitophlebiidae † und *Neritophlebia* †), "Protozygoptera" † (Permolestidae † und Kennedyidae †) und *Tarsophlebiopsis mayi* † ("Anisozygoptera": Tarsophlebiidae †) nur noch ein basales, konvexes Rudiment des Media-Stammes erhalten ist (Abb. 17., 70.-73., 75. und 78.). Bei den ist "Eugeropteridae" † ist, wie auch bei *Bojophlebia* † (basaler Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera), eine verstärkte, schräge Querader zwischen dem CuA und dem Media-Stamm ausgebildet (Abb. 67.-69.), die offenbar eine Vorstufe der Verschmelzung darstellt (Mediocalanastomose). Bei den Bojophlebiidae † (Ephemeroptera) war der freie Media-Stamm offenbar konkav (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1985), was meines Erachtens keine Plesiomorphie sondern eine Autapomorphie darstellt. Da die MA und MP im Grundplan der Pterygota bereits einen gemeinsamen Media-Stamm besaßen und dieser zwischen den konkaven Stämmen des RP und Cu gelegen war, würde eine konvexer Media-Stamm im Grundplan eine höhere Stabilität im Bereich der Flügelbasis bieten und auch dem Bauplan eines fächerartigen Flügels eher entsprechen. Die Tatsache, daß der Media-Stamm aller Odonatoptera, die noch einen freien Media-Stamm oder zumindest dessen Rudiment besitzen, stets eine konvexe Korrugation hat, ist ebenfalls in Übereinstimmung mit dieser Hypothese.

##### 2.) Verlauf und Gestalt der MA:

Die MA ist eine konvexe Längsader, die bei allen Odonatoptera (außer "Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" †), unter Verlust ihrer Verbindung zum Media-Stamm, vom RP eingefangen ist (Abb. 66.-71.) und dem Arculus i.d.R. zumindest auf der Dorsalseite mit einer primären Junktion entspringt (Abb. 28., 32., 34.-36., 43.-44. und 48.-49.). Bei den "Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" † entspringt die MA noch gemeinsam mit der MP dem



Media-Stamm. Bei den "Eugeropteridae" † ist sie, wie bei den basalsten Ephemeroptera (*Bojophlebia* †), nur durch eine verstärkte, schräge Querader mit dem RP verbunden, während sie bei den "Erasipteridae" † bereits punktuell mit dem RP verschmolzen ist (Radiomedialanastomose).

Sie verläuft bei allen Odonatoptera, einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †, jedoch mit Ausnahme aller "Protodonata" †, stets ohne Gabelungen zum Flügelhinterrand wenn man davon absieht, daß die distale Diskoidalader meist den Charakter eines MA-Gabelastes (MA<sub>b</sub>) besitzt (siehe Kapitel 4.1.6.). Auf der Ventralseite des Flügels von *Archilestes grandis* (Lestidae), *Euphaea guerini* (Euphaeidae) und *Aeshna cyanea* (Aeshnidae) scheint die basale MA kontinuierlich in die distale Diskoidalader überzugehen, während die distale MA bei der Scheingabelung mit einer sekundären Junktion inseriert. Alle "Protodonata" † ("Eugeropteridae" †, "Erasipteridae" †, Paralogidae † und "Meganeuridae" †) besitzen eine zumindest einfach dichotom gegabelte MA. Bei den Paralogidae † ist die MA sogar umfangreich pektinat gegabelt. Ansonsten ist die MA nur bei einigen Pseudostigmatidae (*Anomisma*, *Microstigma* und *Megaloprepus*) gegabelt, was jedoch zweifellos ein sekundäres Phänomen ist, da den übrigen Pseudostigmatidae, ebenso wie allen übrigen \*Odonata eine derartige Gabelung stets fehlt. Bei dem, lediglich auf zweidimensionalen Abbildungen, scheinbar vorhandenen MA-Gabelast der Protanisoptera † (Abb. 17.) und mancher Anisoptera (Lindenini, z.B. *Phyllogomphoides undulatus* und Cordulegastridae, z.B. *Cordulegaster diadema*) handelt es sich um eine konkave Interkalarader (IMA - bzw. Msp1 -). Da die MA bei den Palaeodictyoptera †, Ephemeroptera (einschließlich *Bojophlebia* †) und basalen Neoptera (z.B. Plecoptera und Mantodea) ebenfalls gegabelt ist, ist der ungegabelte Zustand innerhalb der Odonatoptera als apomorph anzusehen (Synapomorphie der Non-Protodonaten).

Der Abschnitt der MA, der die anteriore Seite der Diskoidalzelle bildet ist bei den Hetaerinae (Calopterygidae; Abb. 38.), Gomphidae und den Libelluloidea (Abb. 16., 35. und 39.-40.) deutlich nach anterior (costal) gewölbt, sodaß die Diskoidalzelle bzw. Hypertrigonalzelle in Richtung des Costalrandes konvex ausgebuchtet ist.

Die relative Lage der Verschmelzung der MA mit dem Flügelhinterrand, also die relative Länge der MA, hat folgende Werte: "Protodonata" † (72-98 %, meist ca. 85 %); Protanisoptera † (84-89 %); Triadophlebiomorpha † (68-74 %, außer den Schwestergattungen *Cladophlebia* † und *Paurophlebia* † mit 81-82 %); "Protozygoptera" † (80-90 %; außer den Gattungen *Batkenia* † und *Triassolestodes* † mit 65 bzw. 75 %, die jedoch meines Erachtens näher mit den Archizygoptera † verwandt sind); Archizygoptera † (55-65 %); Hemiphlebioidea (ca. 78 %); Lestinoidea (ca. 78 %; außer Synlestidae mit 72 % und Lestidae mit 62 %); "Calopterygoidea" (60-70 %); Coenagrionoidea (72-83 %; außer Platystictidae, Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae mit 90-95 %); Epiophlebiidae (ca. 75 %) und fossile "Anisozygoptera" (70-80 %, im Hinterflügel oft nur 65 %); Anisoptera (im Vorderflügel 70-75 % und im Hinterflügel 65-70 %; außer Petaluridae, Aeshnidae, Macrodiplacidae und Libellulidae im Vorderflügel ca. 65 % und im Hinterflügel ca. 60 %). Auffällig ist die Verlängerung der MA bei den Platystictidae, Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae.

Bei nahezu allen Zygoptera ist die Dorsalseite der MA dorsal gezähnt, während sie bei *Philogenia* ("Megapodagrionidae") und allen Anisoptera kurze Dorsaldornen trägt. Bei den Perilestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyriidae und Pseudostigmatidae ist die dorsale Zähnelung allerdings nur sehr fein bis extrem winzig. Lange ventrale Dornen sind zumindest im distalen Abschnitt der MA bei den meisten Zygoptera und allen Anisoptera ausgebildet. Bei *Perithemis* (Libellulidae) und *Rimanella* (Amphipterygidae) ist auch der basale Abschnitt der MA ventral bedornt. Bei *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae), *Oxystigma*

("Megapodagrionidae"), *Mecistogaster* (Pseudostigmatidae), *Palaemnema* (Platystictidae) und *Phyllogomphoides* (Gomphidae) sind nur extrem distal einige wenige längere Dornen vorhanden, ansonsten ist die Ventralseite der MA weitgehend glatt. *Euphaea* (Euphaeidae) und *Euthore* (Polythoridae) besitzen nur im Hinterflügel längere Ventraldornen, während die MA im Vorderflügel ventral glatt ist (*Euphaea*) oder nur distal fein gezähnt ist (*Euthore*). Bei den Calopterygidae sind die Ventraldornen zwar in beiden Flügelpaaren vorhanden, jedoch im Hinterflügel merklich zahlreicher (vergl. D'ANDREA & CARFI, 1988). Bei *Perilestes* (Perilestidae) ist die MA ventral glatt, bei *Amphipteryx* (Amphipterygidae) nur winzig gezähnt aber frei von Dornen.

Lange ventrale Macrotrichen besitzen die Chlorocyphidae, Polythoridae (bei *Euthore* nur im Hinterflügel, bei *Cora* in beiden Flügelpaaren), Euphaeidae (Abb. 37.), Dictyriidae (relativ kurze Haare), Calopterygidae (*Calopteryx*: relativ kurze Haare; *Hetaerina*: MA stets unbehaart), Amphipterygidae (*Amphipteryx*; *Rimanella*: relativ kurze Haare) und mehr oder weniger zahlreich auch alle Anisoptera (Abb. 44.), mit Ausnahme der Gomphidae und Cordulegastridae. Kurze dorsale Macrotrichen besitzen lediglich die Thaumatopterygidae, denen dafür die ventralen Macrotrichen der übrigen "Calopterygoidea" fehlen. Bei den Lestinoidea (Perilestidae, Synlestidae und Lestidae), *Hetaerina* (Calopterygidae) und allen Coenagrionoidea (einschließlich der "Megapodagrionidae") sowie den Gomphidae und Cordulegastridae ist die MA völlig frei von jeglichen Macrotrichen.

### 3.) Verlauf und Gestalt der MP:

Die MP ist eine konkave Längsader, die bei allen Odonatoptera (außer Triadophlebiomorpha †) stets ungegabelt ist, wenn man davon absieht, daß die basale Diskoidalquerader (posteriorer Arculus) der Polythoridae (Abb. 36.) und die costale Trigonalquerader der Anisoptera den Charakter eines MP-Gabelastes haben (siehe Kapitel 4.1.6.). Während die MP der Ephemeroptera (einschließlich *Bojophlebia* †) deutlich gegabelt ist (Abb. 67.), scheint eine derartige Gabelung nicht zum Grundplan der Odonatoptera zu gehören, sodaß die Gabelung der MP bei den Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †; Abb. 18.) als Autapomorphie zu interpretieren ist. Bei den basalen Anisoptera ist die Junktion der MP bei der Scheingabelung in MP und costale Trigonalquerader i.d.R. vom primären Typ (Abb. 34.), während sie bei zahlreichen Aeshnidae und insbesondere den Libelluloidea meist vom sekundären Typ ist (Abb. 35. und 39.-40.). An der Spitze der Diskoidalzelle scheint die MP auf der Dorsalseite stets unterbrochen, da sie durch eine sekundär vereinheitlichte Sklerotisierung der distalen Diskoidalader und der Subdiskoidalader (= Diskoidalverstrebung) überquert wird (Abb. 24.c, 28., 34. und 36.-40.). Auf der Ventralseite ist die MP an dieser Stelle durch eine membranöse Zone unterbrochen (Diskoidalnodus; Abb. 32. und 41.-42.).

Bei den meisten Odonatoptera ist die MP zumindest geringfügig sigmoidal gebogen (Abb. 14.a, 17. und 68.-71.), während sie bei allen Odonatoptera, die einen deutlichen Petiolus besitzen (Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" †, Archizygoptera † und Zygoptera, mit Ausnahme der meisten "Calopterygoidea") mehr oder weniger gestreckt verläuft (Abb. 14.b und 18.-19.). Ein scharfer Z-förmiger Doppelknick ("kink") der MP bildet die basale Seite der Trigonalzelle der Anisoptera (Abb. 14.a., 34.-35., 39.-40. und 78.). Bei den übrigen \*Odonata bildet dieser Knick die posteriore Seite der Diskoidalzelle, ist aber weniger deutlich ausgebildet, da er sanfter und flacher gebogen ist. Am deutlichsten ist diese Doppelbiegung der MP bei den Lestidae (Abb. 14.b und 32.) und den "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*), während sie bei den meisten "Calopterygoidea" (außer Philogangidae, Diphlebiidae, Amphipterygidae),

den Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae sowie einigen Protoneuridae (*Eoprotoneura* + und Isostictinae) und der Gattungen *Lestoidea* ("Megapodagrionidae") kaum ausgebildet ist.

Bei den Triadophlebiomorpha + (Abb. 18.), Chorismagrionidae, Perilestidae, Synlestidae, Lestidae (*Archilestes*; Abb. 14.b und 32.), *Auliella* + (Steleopteridae +) und *Rimanella* (Amphipterygidae) macht die MP bei der Spitze der Diskoidalzelle eine Biegung nach anterior, die insbesondere bei den basalen Lestinoidea besonders deutlich ausgeprägt ist. Bei den Hetaerinae (Calopterygidae) gibt es eine ähnliche Biegung der MP, die jedoch erst etwas distal der Spitze der Diskoidalzelle einsetzt (Abb. 38.).

Bei einigen Libellulidae (z.B. *Orthetrum brunneum*) scheint die basale MP an der Analecke der Trigonalzelle zu enden und die distale MP an der distalen Diskoidalader (= MAb + ?) mit sekundärer Junktion zu entspringen (Abb. 39.). Auch bei 120\* Vergrößerung ist weder ventral noch dorsal eine Spur der Verschmelzung dieser beiden Adern erkennbar; weder eine Verdickung, noch eine Suture oder abweichende Oberflächenstruktur.

Die relative Lage der Verschmelzung der MP mit dem Flügelhinterrand, also relative Länge der MP, hat folgende Werte: "Protodonata" + (58-74 %); Protanisoptera + (54-55 %); Triadophlebiomorpha + (66-72 %, außer den Schwestergattungen *Cladophlebia* + und *Paurophlebia* + mit 78-80 %); "Protozygoptera" + (78-83 %); außer den Gattungen *Batkenia* + und *Triassolestodes* + mit 39 bzw. 68 %, die jedoch meines Erachtens näher mit den Archizygoptera + verwandt sind); Archizygoptera + (53-60 %); Hemiphlebioidea (ca. 76 %); Lestinoidea (ca. 70-80 %; außer Lestidae mit ca. 60 %); "Calopterygoidea" (46-70 %, meist 55-65 %); Coenagrionoidea (60-78 %; außer Lestoidea, Isostictinae und Protoneuridae mit 30-37 %, den Platystictidae mit 54 % sowie den Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae mit 85-90 %); Epiophlebiidae (ca. 65 % im Vorderflügel und 57 % im Hinterflügel) und fossile "Anisozygoptera" (sehr unterschiedlich; 49-72 % im Hinterflügel); Anisoptera (im Vorderflügel ca. 48-67 %, meist 50 %, bzw. im Hinterflügel ca. 35-60 %, meist ca. 45 %; am längsten bei den Liassogomphidae + und Austropetaliidae; am kürzesten bei den Petaluridae, Anactini und Libelluloidea). Auffällig ist die extreme Verkürzung der MP bei *Batkenia* + ("Protozygoptera" +), *Disparocypha* (Chlorocyphidae) *Lestoidea* ("Megapodagrionidae"), den Protoneuridae (einschließlich *Eoprotoneura* + und den Isostictinae) und einigen Platystictidae (außer *Palaemnema*) sowie die deutliche Verlängerung der MP bei den Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae.

Bei allen Anisoptera besitzt zumindest der distale Abschnitt der MP lange Dorsaldornen. Bei fast allen Zygoptera ist die Dorsalseite der MP dagegen glatt. Nur die Dictyrididae tragen auf der distalen Hälfte der MP längere Dornen. Bei den Polythoridae (*Euthore*) ist die MP dorsal zwar unbedornt, in ihrem distalen Abschnitt jedoch winzig gezähnt. Bei allen Anisoptera sind auf der Ventralseite der MP zumindest kurze Dornen vorhanden, die im basalen oder distalen Abschnitt der MP aber auch relativ lang sein können. Durchweg lang sind die Ventraldornen beispielsweise bei *Phyllogomphoides undulatus* (Gomphidae) und *Didymops floridiensis* (Macromiidae). Bei den Zygoptera kommen längere Ventraldornen niemals vor. Meist ist die MP ventral nur mehr oder weniger deutlich gezähnt (Polythoridae, Euphaeidae, Calopterygidae, Amphipterygidae, Thaumatopterygidae, "Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae). Kurze Ventraldornen trägt dagegen die MP der Synlestidae, Lestidae, Chlorocyphidae (*Aristocypha*) und einigen "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Philogenia*). Bei den *Heliocharis* (Dictyrididae) ist die MP im Vorderflügel nur gezähnt, während sie im Hinterflügel kurze Dornen trägt. Bei *Hetaerina* (Calopterygidae) ist sie dagegen im Vorderflügel fast glatt und im Hinterflügel gezähnt. Die MP der Perilestidae ist beidseitig glatt.



Kurze ventrale Macrotrichen sind auf dem Mediocubitalstamm (M&Cu -) und der basalen MP (= MP&CuA) der Lestidae (spärlich), Chlorocyphidae, Polythoridae (bei *Euthore* speziell im Hinterflügel), Euphaeidae, Dictyrididae (Abb. 64.), Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*), Amphipterygidae, Thaumatopterygidae, "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Philogenia*, *Oxygma*), Pseudostigmatidae sowie der Petaluridae, Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*: zahlreiche kurze Haare !) und einiger Libelluloidea (vereinzelt bei *Oxygastra*) vorhanden; bei den Chlorocyphidae, Polythoridae (bei *Euthore* nur im Hinterflügel), Calopterygidae, Amphipterygidae (*Rimanella*), Thaumatopterygidae sowie den Petaluridae, Cordulegastridae und einigen Libelluloidea (vereinzelt bei *Macrodiplax*) auch auf der distalen MP. Relativ lange dorsale Macrotrichen sind auf dem Mediocubitalstamm (M&Cu -) und der basalen MP (= MP&CuA) der Polythoridae, Euphaeidae (Abb. 37.) und Dictyrididae (sehr lang; Abb. 64) sowie der meisten Anisoptera (außer Gomphidae und Cordulegastridae; Abb. 35. und 39.-40.) vorhanden; bei zahlreichen Anisoptera (z.B. *Tachopteryx*, *Didymops*, *Macrodiplax* und *Perithemis*) auch auf der distalen MP. Der M&Cu und die MP der Perilestidae, Synlestidae, Megapodagrioninae, Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae sowie der Gomphidae ist beidseitig völlig frei von Macrotrichen.

#### 4.) Medialanastomose der Aeshnidae:

Bei den höheren Aeshnidae (Aeshnini & Anactini) gibt es im distalen Drittel der MA eine einzigartige Struktur in beiden Flügelpaaren, die vermutlich, wie auch das stark gebogene Msp1, der Festigung des Medianfeldes gegen passive Biegungen dient: Durch Ausbildung einer konvexen Sekundärader scheint die MA mit dem RP" zu verschmelzen (Medialanastomose; Abb. 63.), da diese Sekundärader genauso gestaltet ist wie die MA und dieser mit einer primären Junktion entspringt. Die eigentliche MA wird kurz nach dieser scheinbaren Aufgabelung für die Länge von 1-2 Zellen konkav und bildet dadurch eine Mulde im Flügel (Aeshniden-Mulde), um dann wieder deutlich konvex zu werden und am Flügelhinterrand, zusammen mit den konkaven Adern RP" und Msp1, die steilste Flügelfalte überhaupt zu bilden (Abb. 63.). Es handelt sich hierbei, neben dem RP' der höheren "Calopterygoidea" (siehe Kapitel 4.1.9.), um den einzigen Fall innerhalb der Odonata, daß eine Längsader ihre eigentliche Korrugation partiell ändert.

### 4.1.11. Cubitus

#### 1.) Cubitalstamm:

Bei allen Odonatoptera (außer "Eugeroptera" †) ist der Stamm des Cubitus mit dem Stamm der Media zu einem konkaven Mediocubitalstamm verschmolzen, der in einer Linie mit der MP verläuft (Abb. 14.-19., 29.-30, 32.-41., 48.-49., 64. und 70.-78.). Bei den "Eugeroptera" † ist der Cubitalstamm noch völlig vom Mediastamm getrennt (Abb. 68.-69.), während bei den übrigen "Protodonata" † und einigen Protanisoptera † (Ditaxineuridae †), Triadophlebiomorpha † (Zygophlebiidae †, Mitophlebiidae †, *Neritophlebia* †), "Protozygoptera" † (Permolestidae † und Kennedyidae †) und *Tarsophlebiopsis mayi* † ("Anisozygoptera": Tarsophlebiidae †) nur noch ein basales, konkaves Rudiment des Cubitalstammes erhalten ist (Abb. 17., 70.-73., 75. und 78.). Bei den "Eugeroptera" † ist, wie auch bei *Bojophlebia* † (basaler Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera), eine verstärkte, schräge Querader zwischen dem CuA und dem Media-Stamm ausgebildet (Abb. 67.-69.), die offenbar eine Vorstufe dieser Verschmelzung darstellt (Mediocubitalanastomose). Bei einigen stark abgeleiteten Triadophlebiomorpha † (Abb. 18. und 73.-74.) ist der Mediocubitalstamm mit der AA verschmolzen (Mitophlebiidae † und Triadophlebiidae †) oder sogar mit dem

Flügelhinterrand verschmolzen (einige Triadophlebiidae: *Triadophlebia* †, *Cladophlebia* †, *Paurophlebia* †).

Bei den "Eugeropteridae" † entspringen CuP und CuA einer Gabelung des Cubitus (Abb. 68.-69.). Durch die Verschmelzung des Cubitalstammes, einschließlich der Gabelung in CuP und CuA, mit dem Stamm der Media, entspringen der CuA und CuP bei den meisten übrigen "Protodonata" † ("Erasipteridae" †, Paralogidae † und "Meganeuridae" †; Abb. 70.-71.) und den Protanisoptera † (Abb. 17.) getrennt dem Mediocubitalstamm. Bei den stärker abgeleiteten permischen "Protodonata" † (z.B. *Megatypus* † und *Meganeuropsis* †; Abb. 71.) und den Triadophlebiomorpha † (Abb. 18. und 72.-74.) entspringt der CuA dagegen dem CuP. Da CuA und CuP schon bei den ursprünglicheren "Protodonata" † (außer *Eugeropterum* †) und den Protanisoptera † (außer *Ditaxineura* †) distal ihrer getrennten Ursprünge, ein kurzes Stück verschmolzen waren, mußte dazu lediglich der gesonderte Ursprung des CuA reduziert werden. Bei den "Protozygotera" † (Abb. 75.-76.), Archizygotera † (Abb. 19.) und allen \*Odonata (Abb. 14., 22., 24.c, 34., 36.-38., 41.-42., 48.-49. und 77.-78.) wurde der CuA, unter Verlust seiner Verbindung zum CuP, von der MP eingefangen, analog zum Einfangen der MA durch den RP. Im Gegensatz zu letzterem Fall, liegt jedoch hier ohnehin ein gemeinsamer basaler Stamm der beiden betreffenden Längsadern vor. Zur Morphologie des Mediocubitalstammes siehe Kapitel 4.1.10. Punkt 3.

## 2.) Verlauf und Gestalt des CuA:

Der CuA ist eine Längsader mit konvexer Korrugation. Wie bereits erwähnt, ist der CuA bei allen \*Odonata sowie den "Protozygotera" † und Archizygotera † von der MP eingefangen. Bei den \*Odonata ist der basale Abschnitt umgebogen (Subdiskoidalader = sdv), genständig zur distalen Diskoidalader und mit dieser dorsal einheitlich sklerotisiert (Diskoidalverstrebung; siehe Kapitel 4.1.6.). Der CuA entspringt daher bei allen rezenten Odonata auf der Dorsalseite der Diskoidalverstrebung mit einer primären Junktion, während er auf der Ventralseite, wegen des membranösen Diskoidalmodus und der durchgehenden MP, stets sekundär inseriert. Zur Non-Homologie der scheinbaren Subdiskoidalader bei *Permagrion* † ("Protozygotera" †) und *Zygophlebia* † (Triadophlebiomorpha †) siehe Kapitel 5.2.2. Punkt 12.

Bei *Bojophlebia* † (Ephemeroptera; Abb. 67.), den "Eugeropteridae" † ("Protodonata" †; Abb. 68.-69.) und *Triadotypus* † (Triadophlebiomorpha) ist der CuA dichotom gegabelt. Bei einigen "Protodonata" †, den meisten "Anisozygotera" (außer Tarsophlebiidae †, Euthemistidae † und *Epiophlebia*) und allen Anisoptera ist der CuA mehrfach pektinat gegabelt (Abb. 14.-15. und 78.). Bei letzteren fällt dabei insbesondere die basalste Gabelung auf, deren Zweig (CuA') zumindest ein kurzes Stück in Richtung der Flügelbasis verläuft und im Hinterflügel ggf. die distale Begrenzung der Analschleife bildet (Abb. 14., 16. und 34.-35.), während der übrige CuA (CuA'') in Richtung Flügelapex verläuft. Bei den Libelluloidea sind die Anzahl der Gabelungen im Hinterflügel reduziert (Abb. 16.), sodaß nur noch die Gabelung in CuA' und CuA'' übrig geblieben ist. Diese wurde nach distal verschoben, sodaß das sogenannte Gaff, also der Abschnitt des CuA zwischen der Spitze der Diskoidalzelle und der ersten Gabelung, deutlich länger ist als bei den anderen Anisoptera. Bei den Protanisoptera † (Abb. 17.) sind die CuA-Gabelungen stark oblitiert, sodaß der CuA weitgehend ungegabelt erscheint. Bei den Triadophlebiomorpha † (außer *Triadotypus* †, einschließlich *Piroutetia* †; Abb. 18.), "Protozygotera" †, Archizygotera † (Abb. 19.), einigen "Anisozygotera" (Tarsophlebiidae †, Euthemistidae † und *Epiophlebia*) und den meisten Zygotera (außer Polythoridae und Calopterygidae) ist der CuA dagegen ungegabelt (Abb. 14.b). Es ist dabei sehr auffällig, daß die Gabelung des CuA fast ausschließlich bei Libellen mit gestieltem Flügel reduziert wurde. Bei einigen Polythoridae (*Euthore*, *Chalcopteryx*, *Polythore* und *Cora*) ist der CuA sekundär

triadisch gegabelt (bei *Josocora* dichotom, laut FRASER, 1957), d.h. zwischen die dichotomen Gabeläste des CuA ist median eine konkave Interkalarader eingeschaltet, wodurch die Gabelung quasi das Aussehen einer Mistforke erhält. Das Gleiche ist bei einem abberanten Exemplar von *Heliocharis amazona* (Dicteriadidae) der Fall, das unter dem Namen *Cyanocharis valga* beschrieben wurde (Synonymien nach DUNKLE, 1991). Bei den Gattungen *Thaumatoptera* (Thaumatoptoridae), *Podopteryx* ("Megapodagrionidae") und einigen Pseudostigmatidae (*Anomisma*, *Microstigma* und *Megaloprepus*) ist der CuA mehrfach pektinat gegabelt (nicht bei *Euarchistigma*), wobei die einzelnen Gabelung ebenfalls triadischen Charakter haben. Bei den Calopterygidae (außer Caliphaeinae und Hetaerinae; Abb. 38.) ist der CuA dichotom gegabelt (Abb. 42.), wobei der posteriore Ast (CuAb) vertikal zum Flügelhinterrand verläuft, während der anteriore Ast (CuAa) i.w.S. parallel zum Flügelhinterrand verläuft.

Die Gabelung des CuA in CuAa und CuAb bei den Polythoridae (Abb. 36.) und Calopteryginae (Calopterygidae; Abb. 42.) sowie in CuA' und CuA'' bei den Anisoptera (Abb. 14.-16., 22.-23., 34.-35., 39.-40. und 78.), erfolgt zumindest dorsal stets mit einer primären Junktion. Auf der Ventralseite der CuA-Gabelung in CuA' und CuA'' befindet sich bei *Aeshna cyanea* (Aeshnidae) eine membranöse Zone (Cubitalnodus), ähnlich der ventralen, membranösen Zone bei der Spitze der Diskoidalzelle (Diskoidalnodus), am Arculus (Arcularnodus) und am eigentlichen Nodus.

Der Hauptast des CuA verläuft bei den "Protodonata" † (Abb. 68.-71.), Protanisoptera † (Abb. 17.), "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*, außer Oreopteridae †; Abb. 78.) und Anisoptera (Abb. 14.-16. und 78.) sowie den meisten "Calopterygoidea" (einschließlich Sieblosiidae †) sigmoidal, während er bei den Triadophlebiomorpha † (Abb. 18. und 72.-74.), "Protozygoptera" † (Abb. 75.-76.), Archizygoptera † (*Triassagrion* †; Abb. 19.) Hemiphlebiidae, allen Lestinoidea (Abb. 14.b), einigen "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Steleopteridae † und Dicteriadidae sowie *Miocora*, *Caliphaea*, *Rimanella*, *Pseudolestes* und *Euarchistigma* †) und fast allen Coenagrionoidea (außer einiger "Megapodagrionidae": z.B. *Rhipidolestes*, *Podopteryx*, *Paraphlebia*) weitgehend gestreckt verläuft. Ein gestreckter Verlauf des CuA ist also offensichtlich korreliert mit einer gestielten, schmalen Flügelgestalt. Bei den Euphaeidae und Calopterygidae macht der CuA jenseits der Subdiskoidalader eine deutliche Biegung nach posterior (anal), in Richtung des Flügelhinterrandes (Abb. 37.-38.).

Deutlich verkürzt ist der CuA bei den Kennedyidae † ("Protozygoptera" †; Abb. 75.) und *Rhipidolestes* ("Megapodagrionidae"), während er bei einigen "Protozygoptera" † (*Triassolestodes* †, *Batkenia* †, *Voltziales* †) und den Archizygoptera † (außer *Triassagrion* †; Abb. 19.) sowie *Disparocypha* (Chlorocyphidae), *Lestoidea* ("Megapodagrionidae"), den Platystictidae (Abb. 49.) und Protoneuridae (einschließlich *Eoprotoneura* † und *Isostictinae*) nur noch in Form der Subdiskoidalader vorhanden ist, die als "Querader" zwischen MP und Flügelhinterrand liegt. Bei dem scheinbaren CuA der Protozygoptere *Triassolestodes asiaticus* † (PRITYKINA, 1981: 41), handelt es sich vermutlich nur um eine konvexe Interkalarader.

Bei einigen Odonata ist zwar der distale CuA nicht verkürzt, der basale, umgebogene Abschnitt (Subdiskoidalader) wurde aber verkürzt (Hinterflügel der Petaluridae, Macromiidae und "Corduliidae", Vorderflügel der Gomphidae, beide Flügelpaare der Aeshnidae und Cordulegastridae sowie der Lestidae, Dicteriadidae und Calopterygidae; Abb. 14., 34., 38. und 41.) bzw. völlig reduziert (Hinterflügel der Gomphidae, Macrodiplacidae und Libellulidae; Abb. 35. und 39.-40.). Letzteres gilt auch für beide Flügelpaare der Perilestidae (Abb. 48.), außer deren ursprünglichster Spezies *Nubiolestes diotima*, bei denen die Verkürzung der Subdiskoidalader jedoch darauf beruht, daß die Spitze der Diskoidalzelle den Flügelhinterrand berührt. Extrem lang ist die Subdiskoidalader dagegen bei den Polythoridae (Abb. 36.).



Der CuA ist bei der Mehrzahl der rezenten Odonata dorsal fein gezähnt (alle Calopterygoidea und Coenagrionoidea, außer *Philogenia*) oder mit kurzen Dornen besetzt (Synlestidae, Lestidae, *Philogenia* und alle Anisoptera), während seine Ventralseite i.d.R. zumindest distal lange Dornen trägt (Synlestidae, Lestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Dictyrididae, Calopterygidae, Amphipterygidae, die meisten "Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae sowie alle Anisoptera). Bei *Rimanella* (Amphipterygidae) und *Megapodagrion* ("Megapodagrionidae") ist der gesamte CuA, einschließlich Subdiskoidalader, in beiden Flügelpaaren mit langen Ventraldornen besetzt. Bei einigen Polythoridae (*Euthore*) sowie den Euphaeidae und Calopterygidae sind die langen Ventraldornen entweder nur im Hinterflügel vorhanden (z.B. *Euphaea guerini*) oder dort zumindest zahlreicher als im Vorderflügel. Bei den Perilestidae und Thaumatopterygidae, sowie *Oxystigma williamsoni* ("Megapodagrionidae") und *Palaemnema* (Platystictidae) ist der CuA zwar dorsal gezähnt (*Perilestes* nur distal), jedoch ventral weitgehend glatt und bestenfalls sehr distal mit einige kurze Ventraldornen besetzt.

Die Dorsalseite des CuA ist bei allen rezenten Odonata stets frei von Macrotrichen. Zahlreiche Odonata tragen jedoch längere, ventrale Macrotrichen, z.B. die Chlorocyphidae, Polythoridae (*Euthore* jedoch nur im Hinterflügel), Euphaeidae, Calopterygidae, *Amphipteryx* (Amphipterygidae) und zahlreiche Anisoptera, z.B. *Tachopteryx thoreyi* (Petaluridae), *Aeshna cyanea* (Aeshnidae), *Oxygastra curtisii* ("Corduliidae"), *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) und *Orthetrum brunneum* (Libellulidae). Bei den erwähnten Anisoptera kommen die ventralen Macrotrichen allerdings am CuA meist nur vereinzelt vor; lediglich bei *Macrodiplax balteata* sind sie recht zahlreich. Der CuA der Lestinoidea, Dictyrididae, Hetaeriniinae (Calopterygidae), *Rimanella* (Amphipterygidae), Thaumatopterygidae und aller Coenagrionoidea sowie der Gomphidae, Cordulegastridae (selten kurze, ventrale Macrotrichen) und einiger Libelluloidea (z.B. *Didymops floridiensis* und *Perithemis lais*) ist auch ventral frei von Macrotrichen.

### 3.) Verlauf und Gestalt des CuP:

Der CuP ist bei den meisten Odonatoptera, bei denen überhaupt noch ein freier, konkaver CuP vorhanden ist ("Protodonata" †, Protanisoptera †?, Triadophlebiomorpha †), ungegabelt (Abb. 17., 18. und 67.-72.). Lediglich bei einigen Triadophlebiomorpha † (*Triadotypus* †, *Zygophlebiidae* † und *Triadophlebia madygenica* †) findet sich eine (sekundäre) Gabelung des CuP (Abb. 18.a).

Der CuP entspringt nur bei den "Eugeropterygidae" † noch einem unabhängigen Cubitalstamm (Abb. 68.-69.), bei allen übrigen Odonatoptera jedoch dem verschmolzenen Mediocubitalstamm (M&Cu -). Er macht bei allen Odonatoptera (einschließlich "Eugeropterygidae" †) einen Z-förmigen Doppelknick ("kink" sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Bei *Eugeropteryx* † ist dieser "kink" nur durch eine Querader mit dem CuA verbunden (Abb. 68.), bei *Geropteron* † (Abb. 69.) und allen übrigen Odonatoptera ist der CuP (bzw. CuP&AA') mit dem CuA, distal der Ursprünge, punktuell oder über einen mehr oder weniger langen Abschnitt verschmolzen (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Bei den basalen Odonatoptera ("Protodonata" † und Protanisoptera †; Abb. 17. und Abb. 68.-71.) verläuft der "vertikale" Abschnitt des CuP-Doppelknicks relativ schräg, während er bei den höheren Odonatoptera weitgehend rechtwinklig zum Mediocubitalstamm verläuft. Da die AA<sub>1</sub> bei allen Odonatoptera am CuP-Doppelknick mit diesem verschmilzt (Abb. 14. und 68.-78.) und sich bei den "Protozygoptera" † (Abb. 75.-76.), Archizygoptera † (Abb. 19.a) und \*Odonata (Abb. 14.), denen der distale konkave CuP sekundär fehlt, als konvexer CuP&AA' fortsetzt, hat der vertikale Abschnitt des CuP-Doppelknicks bei diesen Taxa den Charakter eine

Cubitoanalquerader (CuP-Kreuzung). Diese CuP-Kreuzung ist bei allen Odonata stets vorhanden. Lediglich bei einigen Triadophlebiomorpha (Mitophlebiidae + und Triadophlebiidae +; Abb. 18. und 73.-74.), bei denen die AA und der Mediocubitalstamm verschmolzen sind, fehlt logischerweise auch die CuP-Kreuzung. Eine kleine basale "Querader" zwischen Flügelhinterrand und dem verschmolzenen Aderstamm (M&Cu&AA) kann aufgrund des Aderverlaufes unmöglich der CuP-Kreuzung homolog sein, sondern muß die AA repräsentieren, die an dieser Stelle den Flügelhinterrand verläßt um mit dem M&Cu zu verschmelzen (Abb. 73.). Bei den "Protozygotera" (Abb. 75.) und den Platystictidae (Abb. 49.) liegt die CuP-Kreuzung extrem basal.

Der CuP (CuP-Kreuzung) aller rezenten Odonata entspringt dem konkaven Mediocubitalstamm (M&Cu -) stets mit sekundärer Junktion (Abb. 28.-29., 32.-41. und 49.) und inseriert auch an der konvexen AA (bzw. AA1&CuP) fast immer mit einer sekundären Junktion (Ausnahme: *Thaumatoneura* zumindest ventral mit primärer Junktion). Die CuP-Kreuzung besitzt (sekundär) eine neutrale Korrugation und ist folglich stets in beiden Flügelmembranseiten gleichermaßen ausgeprägt, wie eine gewöhnliche Querader. Da sie außerdem, wie die basalen Queradern i.d.R. nicht oder nur spärlich bedornt ist und nur selten Macrotrichen trägt, ist die CuP-Kreuzung morphologisch kaum von einer Cubitoanalquerader zu unterscheiden. Die Homologie mit dem CuP ergibt sich ausschließlich aufgrund der Lage und den fossilen Zwischenformen (Abb. 67.-78.). Gegen eine Interpretation als Querader spricht auch die absolute Konstanz im Auftreten und der Lage dieser Struktur. Bei den Polythoridae und Calopterygidae ist die CuP-Kreuzung, durch das zahlreiche Vorhandensein von echten Cubitoanalqueradern dennoch nicht eindeutig zu identifizieren (Abb. 36. und 38.). Bei den wenigen Anisoptera, die zahlreiche Cubitoanalquerader besitzen (einige Aeshnidae sowie alle Chlorogomphidae, Synthemitidae und Macromiidae), kann durch Vergleich mit nahe verwandten Taxa, dagegen plausibel gemacht werden, daß die CuP-Kreuzung stets die basalste "Cubitoanalquerader" darstellt (Ausnahme: *Aeshnidiidae* +).

Bei zahlreichen \*Odonata sind Junktionsdornen auf den CuP vorhanden und zwar bei den Chlorocyphidae (*Aristocypha fenestrella*: ventral bei M&Cu), Euphaeidae (*Euphaea guerini*: ventral bei M&Cu und AA), Calopterygidae (*Hetaerina caya*: dorsal bei M&Cu und AA), Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*: dorsal bei M&Cu), Aeshnidae (*Aeshna cyanea*: dorsal bei M&Cu), "Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*: ventral bei M&Cu), Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*: beidseitig bei M&Cu) und Libellulidae (*Orthetrum brunneum*: dorsal bei M&Cu; *Perithemis lais*: beidseitig bei M&Cu und AA). Abgesehen von den erwähnten Junktionsdornen sind Dornen auf der CuP-Kreuzung nur bei einigen Anisoptera zu finden, z.B. bei *Tachopteryx thoreyi* (dorsal kurz, ventral lang), *Aeshna cyanea* (beidseitig kurze Dornen im Vorderflügel), *Macrodiplax balteata* (zahlreiche lange Ventraldornen) und *Perithemis lais* (zahlreiche lange Ventraldornen). Bei *Euphaea guerini* (Euphaeidae) ist die CuP-Kreuzung die einzige "Querader" die eine deutliche, dorsale Zähnelung besitzt.

Macrotrichen finden sich auf der CuP-Kreuzung nur bei sehr wenigen Anisoptera (*Oxygastra curtisii*: lange, dorsale Macrotrichen; *Orthetrum brunneum*: vereinzelt eine lange, dorsale Macrotriche), jedoch niemals bei den Zygotera.

#### 4.1.12. Analis

##### 1.) Verlauf der AA:

Die AA ist die hinterste konvexe Längsader im Flügel der Libellen. Sie gabelt sich primär zweifach dichotom (Abb. 67.-70.): Basal gabelt sich der AA-Stamm in die AA' und AA''

(= AA3&4 sensu Kukalova-Peck), distal gabelt sich die AA' in die AA1 und AA2. Bei allen Odonatoptera ist die AA1 kurz nach ihrem Ursprung mit dem CuP (CuP-Kreuzung) verschmolzen (subbasale Cubito-Anal-Anastomose = "anal brace" sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Der geschilderte Zustand ist jedoch nur noch bei den basalsten Odonatoptera ("Eugeropteridae" †) und Ephemeroptera (Bojophlebiidae †) deutlich zu erkennen. Bei allen übrigen Odonatoptera sind die AA2 und AA' entweder nicht mehr sicher zu identifizieren, da zahlreiche sekundäre AA-Äste ausgebildet sind (Abb. 71.), oder sie sind reduziert bzw. mit dem Flügelhinterrand verschmolzen. Bei den "Protodonata" † (Abb. 68.-71.), Protanisoptera † (Abb. 17.) und Triadophlebiomorpha † (Abb. 18. und 72.-74.) ist aber immerhin die AA2 noch mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Bei diesen Taxa (außer "Eugeropteridae" † und "Erasipteridae" †) ist der Ursprung der AA2 jenseits der CuP-Kreuzung verschoben. Dies hat zur Folge, daß CuA, CuP und AA2 aus einem gemeinsamen, konvexen Aderstamm (CuA&CuP&AA') entspringen. Nur bei *Triadotypus* † und *Triadophlebia madygenica* † (Triadophlebiomorpha †) ist die AA2, wie bei *Bojophlebia* † (Ephemeroptera), dichotom gegabelt (Abb. 18.a und 67.); bei allen übrigen Odonatoptera ist sie, soweit überhaupt noch vorhanden, stets ungegabelt. Die scheinbare Gabelung der AA2 bei den "Eugeropteridae" † (Abb. 68.-69.), ist keine echte Gabelung dieser Ader, da der posteriore Ast konkav ist und somit offensichtlich eine Interkalarader darstellt.

Das Fehlen der AA' bei all denjenigen Odonatoptera, denen auch die AP fehlt (Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" †, Archizygoptera †, \*Odonata), ist am plausibelsten damit zu erklären, daß sie wie auch die AP mit dem Flügelhinterrand verschmolzen ist (Abb. 14.-19. und 72.-78.). Bei den "Protodonata" † (Abb. 68.-71.) kann dies noch nicht der Fall gewesen sein, da diese Taxa auch noch eine freie AP besitzen. Das Gleiche gilt möglicherweise auch für die Protanisoptera † (contra Abb. 17.). Durch die sekundäre Ausbildung von konvexen Anals-Ästen, die vom horizontalen AA-Stamm ausgehend vertikal zum Flügelhinterrand verlaufen und insbesondere bei den Paralogidae † und "Meganeuridae" † sehr zahlreich sind, ist nicht entscheidbar welcher dieser Anals-Äste der AA' homolog sein könnte (Abb. 71.).

Da also bei allen "Protozygoptera" †, Archizygoptera und \*Odonata die primären Gabeläste der AA' und AA2 fehlen und der CuA durch die MP eingefangen wurde (siehe Kapitel 4.1.11.), verläuft die AA' parallel zum Flügelhinterrand von der Basis bis zur CuP-Kreuzung und setzt sich jenseits der CuP-Kreuzung als konvexer CuP&AA' fort, der bei der Subdiskoidalader (= CuA-Ursprung) endet bzw. dort mit dem CuA verschmilzt.

Die rezenten Anisoptera und einige ihrer Stammgruppenvertreter (Isophlebioidea † und Heterophlebioidea †) besitzen im Hinterflügel einen konvexen Analsast, der basal der CuP-Kreuzung von der AA' abzweigt und rechtwinklig frei zum Flügelhinterrand verläuft. Er bildet stets die Distalseite des Analdreiecks (Abb. 14., 16., 33. und 78.), soweit ein solches vorhanden ist und bei den Heterophlebioidea † (Schwestergruppe der Anisoptera) zudem die basale Begrenzung der Analschleife (Abb. 78.c). Aufgrund seiner Gestalt und Lage ist dieser Analsast daher der AA2 der basalen Odonatoptera topographisch homolog. Die Tatsache, daß die Interpretation als tatsächliches Homologon der AA2 (phylogenetische Homologie) deutlich weniger sparsam ist als die Interpretation als Neubildung, macht eine solche Homologie allerdings zumindest zweifelhaft, weswegen ich diese Ader als AA2b bezeichnet habe. Der Ursprung dieser AA2b liegt bei den erwähnten Stammgruppenvertretern der Anisoptera, insbesondere jedoch bei den Isophlebioidea † (z.B. *Progonophlebia* †), deutlich weiter distal als bei den rezenten Anisoptera (Abb. 78.). Bei den Isophlebioidea † ist der CuP&AA' zudem nach posterior gebogen und endet daher nicht bei der Subdiskoidalader (CuA), sondern auf dem CuA' (NEL et al., 1993). Bei einigen Taxa der Isophlebioidea † ist diese Verbindung sehr weit



nach posterior verschoben (z.B. *Pteronoteron*) oder sogar völlig obliteriert (*Isophlebia*). Bei diesen Taxa geht der CuP&AA' daher mit einer Biegung fließend in die AA2b über.

Bei dem konvexen Analisast, der bei den rezenten Anisoptera distal der CuP-Kreuzung dem konvexen CuP&AA' entspringt und die Basalseite der Analschleife bildet (siehe auch Kapitel 4.1.17), handelt es sich zweifellos um eine sekundäre Bildung (AA1b), da diese Ader bei allen "Anisozygotera" nicht vorhanden ist (Abb. 14., 16., 34.-35. und 78.d). Zweifellos sekundär ist auch die Bildung einer Subtrigonalzelle bei einigen Anisoptera durch eine scheinbare Gabelung des konvexen CuP&AA', deren anteriorer Ast als Pseudo-Analis zur Basalecke der Trigonalecke verläuft, während der posteriore Ast zur Analecke ("Spitze") der Trigonalzelle verläuft. Durch Vergleich des Flügelgeäders der Vorder- und Hinterflügel sowie der unterschiedlichen Anisopterentaxa, läßt sich eindeutig nachweisen, daß der anteriore "Gabelast" (= Pseudo-Analis) durch die Umbildung einer Cubitoanalquerader entsteht (siehe Kapitel 4.1.15 Punkt 3j). Die Neubildung von vertikalen Analisästen bei den Anisoptera, beruht sehr wahrscheinlich auf deren starker, sekundärer Erweiterung des Cubitoanalraumes im Hinterflügel, denn im Grundplan der \*Odonata war der Cubitoanalraum im Hinterflügel nur etwas weiter als im Vorderflügel (siehe Kapitel 5.3.3. und 5.4.).

Bei allen gestieltflügeligen Libellen ("Protozygotera" †, Archizygotera †, Zygotera, Epiophlebiidae †, Stenophlebiidae †, Oreopteridae †) gibt es keinerlei primäre oder sekundäre Äste der AA, die vertikal zum Flügelhinterrand verlaufen. Nur die Triadophlebiomorpha † besitzen noch eine freie AA2, deren Ursprung jedoch sehr weit distal gelegen ist und die eher parallel zum Flügelhinterrand verläuft (Abb. 18. und 72.-74.). Bei den "Protozygotera" † (Abb. 75.-76.), Archizygotera † (Abb. 19.) und Zygotera (Abb. 14.b) ist auch die AA2 reduziert bzw. nur noch in Form einer schrägen "Querader" unterhalb der Subdiskoidalader (CuA) vorhanden. Bei diesen Taxa ist die gesamte AA daher nur noch als kurzes konvexes Aderstück erhalten, das parallel zum Flügelhinterrand von der Flügelbasis zur CuP-Kreuzung verläuft (AA'-Stamm) und sich distal davon als konvexer CuP&AA' fortsetzt, bis zur Spitze der Diskoidalzelle, wo diese Ader endet bzw. mit dem CuA verschmilzt.

Da die AA' bei den gestieltflügeligen Libellen (außer Triadophlebiomorpha † und *Oreopteron asiaticum* †; siehe Kapitel 4.2.4. Punkt 3.) im Bereich des Petiolus mit dem Flügelhinterrand verschmolzen ist und einen "doppelten Flügelhinterrand" bildet, ist bei diesen i.d.R. bestenfalls ein relativ kurzes Stück des AA' noch frei vorhanden. Letzteres ist der Fall bei *Triassagrion* † (Archizygotera †; Abb. 19.a) und den Hemiphlebiidae, Cretacoenagrionidae †, einigen Synlestidae (*Phylolestes*), Megalestidae, Lestidae (Abb. 14.b und 41.), Zaccallitidae †, zahlreichen Chlorocyphidae (außer *Disparocypha*), Polythoridae (Abb. 36.), Dictyriidae, Steleopteridae †, Amphipterygidae, Pseudolestidae (*Pseudolestes*), Sieblosiidae †, Dysagrionidae †, Euarhistigmatidae †, Philogangidae, Diphlebiidae, Thaumatoeuridae, einigen "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Megapodagrion*, *Trineuragrion*, *Podopteryx*), Coryphagrionidae, Pseudostigmatidae (Abb. 28.), wenigen Protoneuridae (z.B. *Neoneura*) sowie allen Platynemididae und Coenagrionidae. Bei all diesen Taxa ist folglich auch der gesamte konvexe CuP&AA' frei vorhanden, während zahlreiche "Calopterygoidea" (Euphaeidae, Calopterygidae, Congqingiidae; Abb. 37.) und die gestieltflügeligen "Anisozygotera" (einschließlich Epiophlebiidae) sogar eine mehr oder weniger weit unverschmolzene AA' besitzen. Bei zahlreichen gestieltflügeligen Libellen ist jedoch auch der CuP&AA' großteils mit dem Flügelhinterrand verschmolzen, sodaß dieser nur sehr kurz frei verläuft (*Chorismagrion*, *Nubiolestes* und *Chlorolestes* sowie die Megapodagrionidengattungen *Rhipidolestes*, *Philogenia*, *Dimeragrion*, *Neurolestes*), bzw. bei den meisten "Protozygotera" † (*Permepallagidae* †, *Permagrionidae* † und *Kennedyidae* †; Abb. 75.-76.) nur den Charakter einer Querader zwischen

Flügelhinterrand und Subdiskoidalader (CuA) hat. Bei einigen "Protozygoptera" † (*Triassolestodes* †, *Batkenia* †, *Voltziales* †) und den Archizygoptera † (außer *Triassagrion* †, aber einschließlich *Terskeja* †; Abb. 19.), Perilestidae (außer *Nubiolestes*; Abb. 48.), *Disparocypha* (Chlorocyphidae), *Lestoidea* ("Megapodagrionidae"), Platystictidae (Abb. 49.) und zahlreicher Protoneuridae (einschließlich *Eoprotoneura* † und Isostictinae, aber mit Ausnahme einiger Gattungen, wie z.B. *Neoneura*) ist der CuP&AA' dagegen restlos mit dem Flügelhinterrand verschmolzen.

## 2.) Gestalt der AA:

Der basale Abschnitt der AA' ist bei den Euphaeidae und insbesondere den Calopterygidae (einschließlich *Hetaerina*) lateral abgeflacht und verbreitert. Durch die dorsale und ventrale Dornenreihe hat dieser Analisabschnitt daher große Ähnlichkeit mit dem Costalrand, obwohl er im Gegensatz zum Costalrand beidseitig von der Flügelmembran umgeben ist.

Die vertikalen Äste der AA', einschließlich der AA2b und AA1b, entspringen bei allen rezenten Anisoptera auf beiden Flügelseiten mit einer sekundären Junktion (Abb. 29., 33.-35. und 39.-40.), bzw. selten dorsal mit einer intermediären Junktion (z.B. *Tachopteryx thoreyi*, *Aeshna cyanea*, *Cordulegaster diadema*), was in Übereinstimmung mit deren Interpretation als sekundären Analis-Ästen ist. Auch der Ursprung der AA"&AP ist, mit Ausnahme von Flügeln mit Analdreieck, stets vom sekundären Typus (siehe unten).

Bei den Zygoptera ist die AA' bzw. CuP&AA', soweit diese überhaupt frei vorhanden ist, dorsal gezähnt (Synlestidae, Lestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae, Calopterygidae, Amphipterygidae, Thaumtoneuridae, "Megapodagrionidae", Protoneuridae, Platynemididae, Coenagrionidae) oder mit kurzen Dornen besetzt (*Heliocharis amazona*: AA' und CuP&AA', obwohl der CuA dorsal nur gezähnt ist; *Rimanella arcana*: nur der AA'-Abschnitt, nicht der CuP&AA', der gezähnt ist; *Megapodagrion venale*: obwohl die AA' im Bereich des Petiolus zum "doppelten Flügelhinterrand" verschmolzen ist, ist sie von der Flügelbasis an mit kurzen Dorsaldornen besetzt; *Philogenia cassandra*: nur der CuP&AA' ist frei und bedornt). Ventral ist diese Ader bei den Zygoptera meist weitgehend glatt (*Calopteryx virgo* jedoch mit einigen kurzen Ventraldornen) und nur sehr selten längere Ventraldornen vorhanden (*Aristocypha fenestrella*, *Rimanella arcana*, *Platynemis acutipennis*, *Pyrrhosoma nymphula*). Bei *Euthore plagiata* (Polythoridae), *Amphipteryx agrioides* (Amphipterygidae) und *Mecistogaster linearis* (Pseudostigmatidae) ist sie beidseitig weitgehend glatt.

Der Analis-Stamm (A+, nicht im Sinne von AA+ oder AA'+) ist bei den Anisoptera i.d.R. beidseitig unbedornt und trägt nur bei *Phyllogomphoides undulatus* (Gomphidae) dorsale Dornen und nur bei *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) ventrale Dornen. Ansonsten trägt die AA zumindest partiell kurze Dorsaldornen und lange Ventraldornen. Bei *Tachopteryx thoreyi* (Petaluridae) trägt die AA' bzw. CuP&AA' stets kurze Dorsaldornen und lange Ventraldornen und dies gilt auch für die sekundären Äste AA1b und AA2b, wobei letztere nur basal einige Ventraldornen besitzt. Dies gilt auch für *Oxygastra curtisii* ("Corduliidae") und *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae), wobei letzterer jedoch die Dorsaldornen der AA2b fehlen. Bei den Libelluliden *Orthetrum brunneum* und *Perithemis lais* besitzen die AA', CuP&AA', AA1b kurze Dorsaldornen (*Orthetrum* auch auf AA2b) und die AA1b und AA2b auch lange Ventraldornen, die bei der AA' bzw. CuP&AA' fehlen. Bei *Aeshna cyanea* (Aeshnidae), *Cordulegaster diadema* (Cordulegastridae) und *Didymops floridiensis* (Macromiidae) trägt nur die AA1b lange Ventraldornen, während AA', CuP&AA' und AA2b ventral glatt sind und der AA2b auch die kurzen Dorsaldornen weitgehend fehlen. Bei *Phyllogomphoides undulatus* (Gomphidae) fehlen jegliche Ventraldornen und bei der AA2b auch die Dorsaldornen.

Bei den meisten Zygoptera fehlen auf beiden Seiten der AA' bzw. CuP&AA', soweit diese überhaupt frei vorhanden ist, jegliche Macrotrichen. Das Gleiche gilt auch für alle Bereiche der AA bei den Gomphidae und Cordulegastridae, abgesehen von der Tatsache, daß bei manchen Cordulegastridae (z.B. *Cordulegaster diadema*) die Ventralseite der AA1b und AA2b relativ kurze Macrotrichen trägt. Dorsale, kurze Macrotrichen sind ausschließlich bei den Calopterygidae (*Hetaerina caya dominula*, *Calopteryx virgo meridionalis*) sowie einigen Anisoptera (Petaluridae: *Tachopteryx thoreyi*; Macromiidae: *Didymops floridiensis*) zu finden. Ventrale, längere Macrotrichen dagegen bei den Polythoridae (bei *Euthore* nur im Hinterflügel), Euphaeidae (Abb. 37.), Dictyrididae und einigen Amphipterygidae (*Rimanella arcana*: relativ kurz; *Amphipteryx agrioides*: ohne Macrotrichen) sowie den meisten Anisoptera (Petaluridae: *Tachopteryx thoreyi*; Aeshnidae: *Aeshna cyanea*; Macromiidae: *Didymops floridiensis*; "Corduliidae": *Oxygastra curtisii*; Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata*; Libellulidae: *Orthetrum brunneum*, *Perithemis lais*). Bei den Anisoptera ist die AA1b meist in gleicher Weise "behaart" wie die AA' und CuP&AA', während die AA2b i.d.R. nur vereinzelte oder gar keine Macrotrichen trägt.

### 3.) Verlauf und Gestalt der AP:

Die AP ist nur im Hinterflügel der basalen Ephemeroptera (z.B. Bojophlebiidae; Abb. 67.) und Neoptera (z.B. Ascalaphidae; Abb. 79.) sowie der "Protodonata" + (insbesondere "Eugeropteridae" +; Abb. 68.-71.) und eventuell auch der Protanisoptera + (*contra* Abb. 17.) noch als freie, konkave Längsader vorhanden (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1983, 1985, 1991 und pers. Mitt. 1994). Bei allen übrigen Odonatoptera (Abb. 14.-19. und 72.-78.), einschließlich aller rezenten Odonata, ist diese Ader offenbar mit dem Flügelhinterrand verschmolzen. Dabei ging die ursprünglich konkave Korrugation dieser Ader verloren, da der Flügelhinterrand zumindest im basalen Abschnitt konvex ist; vermutlich u.a. wegen der Verschmelzung der konvexen AA" mit dem Flügelhinterrand (siehe oben).

Die AA"&AP, also der basale, konvexe Flügelhinterrand, entspringt dem Analis-Stamm bei allen rezenten Odonata mit einer sekundären Junktion (Abb. 35., 37. und 39.-40.) und ist auf der Ventralseite durch eine membranöse Zone (Analnodus) von diesem getrennt (vergl. CARLE, 1982b: 29). Nur im Hinterflügel derjenigen männlichen Anisoptera, bei denen ein Analdreieck und ein Analwinkel ausgebildet ist, entspringt der Flügelhinterrand (Analrand bzw. Basalseite des Analdreiecks) mit einer primären Junktion der Analis und gibt sich dadurch als Gabelung der Analader zu erkennen (Abb. 33.).

Bei manchen Anisoptera (Macrodiplacidae, Libellulidae) ist die Ventral- bzw. Innenseite der AA"&AP (Analrand) von knitteriger Struktur, ähnlich der Membranula, und bei einigen Taxa sogar stacheldrahtartig mit kräftigen Dornen besetzt. Zum Vorkommen von Dornen und Macrotrichen auf der AA"&AP, also dem Analrand des Flügels, siehe Kapitel 4.1.13. Punkt 2.

## 4.1.13. Jugalis und Flügelhinterrand

### 1.) Jugaladern JA und JP:

Die Jugaladern fehlen bei allen rezenten und fossilen Odonatoptera, wahrscheinlich mit Ausnahme der "Protodonata" + (Abb. 68.-71.), da RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) bei *Eugeropterum* + und *Geropterum* + ("Eugeropteridae" +) sowie *Erasipteron* + ("Erasipteridae" +) und *Megatypus* + (Meganeuridae +) eine konvexe JA und konkave JP erkannt haben, die allerdings, zumindest hinsichtlich der beiden letztgenannten Taxa, von anderen Autoren nicht gesehen wurden (vergl. TILLYARD, 1925a).



## 2.) Flügelhinterrand:

Der Flügelhinterrand verläuft bei fast allen Odonatoptera in einer gleichmäßigen Biegung zum Flügelapex (Abb. 14.-19.). Bei den Mitophlebiidae + (Triadophlebiomorpha +) ist der Flügelhinterrand im medianen Teil stark konkav eingebuchtet; bei den Xamenophlebiidae + (Triadophlebiomorpha +) ist er sogar mehrfach konkav eingebuchtet und verläuft daher extrem wellenförmig ("undulierend"). Eine weitere Ausnahme vom gleichmäßigen Verlauf des Flügelhinterrandes gibt es im Hinterflügel zahlreicher Anisoptera, bei denen ein Analdreieck und Analwinkel ausgebildet ist (siehe Kapitel 4.1.17. und 4.2.4.). Der Flügelhinterrand besitzt bei allen rezenten Odonata im basalen Abschnitt eine konvexe Korrugation (Analrand), während der mediane und distale Abschnitt eine neutrale bis konkave Korrugation hat.

Bei allen rezenten Odonata, die einen gestielten Flügel besitzen, wird der Analrand im Bereich des Petiolus von zwei verschmolzenen Aderstrukturen gebildet, die durch eine longitudinale Suture getrennt sind (Abb. 24.c, 28., 32., 36.-37. und 41.). Bei der anterioren Ader handelt es sich um die AA' bzw. den CuP&AA', bei der posterioren Ader dagegen um den eigentlichen Analrand (AA''&AP).

Der Flügelhinterrand ist deutlich sklerotisiert, wenn auch bei weitem nicht so stark wie der Flügelvorderrand. Er ist aber wie letzterer ebenfalls mit zwei Längsreihen von Dornen versehen (Abb. 28., 33., 35.-36., 38.-41., 48.-49. und 63.-65.), die eventuell die Dornen der AA'' und AP bzw. der JA und JP darstellen, da diese Adern bei allen Odonata mit dem Flügelhinterrand verschmolzen sind. Wie bereits erwähnt wurde entspringt der Flügelhinterrand (bzw. Analrand) an der Flügelbasis dem Stamm der Analis i.d.R. mit einer sekundären Junktion, die ventral zudem durch eine membranöse Zone ergänzt wird (Analnodus). Der Flügelhinterrand geht am Flügelapex fließend in den Costalrand über. Ein Querschnitt des Flügelhinterrandes im Bereich der Flügelmitte von *Anax imperator* (Aeshnidae) zeigt, daß es sich bei der Flügelhinterrandader (= "ambient vein") nicht nur um eine bloße Sklerotisierung des Flügelhinterrandes handelt, sondern um eine echte Flügelader mit Lumen (vergl. NEWMAN, 1982), die im Lebenszustand bei allen Odonata (aber auch bei den Ephemeroptera und den meisten Neoptera) nachweislich von Haemolymph durchflossen wird (ARNOLD, 1964).

Die Dornen des Flügelhinterrandes beginnen bei allen Zygoptera entweder unmittelbar bei der Flügelbasis oder nur unweit distal davon (Abb. 36., 49.). Bei den Anisoptera (einschließlich Macrodiplacidae und Libellulidae) beginnen sie erst weiter distal (Abb. 33., 35., 39.-40.) und zwar entweder bereits auf dem Analrand basal des Analwinkels (Petaluridae: *Tachopteryx thoreyi*; Gomphidae: *Phyllogomphoides undulatus*) oder erst am Analwinkel (Aeshnidae: *Aeshna cyanea*; "Corduliidae": *Oxygastra curtisii*) bzw. etwas distal davon (Cordulegastridae: *Cordulegaster diadema*; Macromiidae: *Didymops floridensis*). Sie nehmen in der Nähe der Flügelbasis an Häufigkeit ab, d.h. am Analrand gibt es größere Abstände zwischen den Dornen. Am Flügelapex geht die Dornendoppelreihe des Flügelhinterrandes stets in die Dornendoppelreihe des Costalrandes über. Das Ende der Hinterranddornenreihen ist dennoch eindeutig zu erkennen, da deren Dornen am morphologischen Apex mit der Spitze in die entgegengesetzte Richtung zeigen wie die Dornen des Costalrandes (D'ANDREA & CARFI, 1994).

In der Nähe der Flügelbasis sind die Dornen eher hakenartig spitz, werden dann zunehmend spatelförmig und haben distal ungefähr die Gestalt wie der Grundtypus der Costalranddornen. Die basalen Dornen des Analrandes im Vorderflügel der Anisoptera (außer Gomphidae) unterscheiden sich mehr oder weniger deutlich von denjenigen des Hinterflügels in der Tatsache, daß sie länger, spitzer und hakenförmiger sind. Besonders extrem ausgeprägt ist dies bei *Cordulegaster diadema* (Cordulegastridae) und *Oxygastra curtisii* ("Corduliidae"), während bei den Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides undulatus* und *Onychogomphus uncatus*)

kaum ein Unterschied zwischen den basalen Vorder- und Hinterflügeldornen feststellbar ist. D'ANDREA & CARFI (1994) entdeckten eine charakteristische herzförmige Gestalt der Flügelhinterranddornen im medianen und distalen Abschnitt des Flügelhinterrandes der Anisoptera (Abb. 63.), die jedoch bei allen untersuchten Libelluloidea fehlen soll, die die am stärksten abgeleiteten Vertreter der Anisoptera darstellen. Meine Untersuchung bestätigen zwar das Vorkommen dieser Dornen bei allen basalen Anisoptera ("Non-Libelluloidea"), nicht jedoch das völlige Fehlen bei den Libelluloidea (Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae), die diese herzförmigen Hinterranddornen durchaus besitzen, wenn auch nur partiell (distaler Flügelhinterrand) und in einer etwas abgewandelten bzw. reduzierten Form. Diese Reduktion deutet sich bereits bei den Cordulegastridae an, die mit den Libelluloidea näher verwandt sind als die Petaluridae, Aeshnidae und Gomphidae.

Der Flügelhinterrand trägt, wie der Costalrand, bei allen rezenten Odonata unauffällige Macrotrichen (maximal 0,1 mm) an den Dornenbasen, insbesondere der unteren Dornenreihe. Diese Macrotrichen sind bei zahlreichen, kleineren Zygoptera allerdings kaum oder gar nicht lichtmikroskopisch zu erkennen. Sie konnten von mir jedoch nicht nur bei allen untersuchten Vertretern der Anisoptera nachgewiesen werden (Petaluridae: *Tachopteryx thoreyi*; Aeshnidae: *Aeshna cyanea*; Gomphidae: *Phyllogomphoides undulatus*; Cordulegastridae: *Cordulegaster diadema*; "Corduliidae": *Oxygastra curtisii*; Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata*; Libellulidae: *Orthetrum brunneum* und *Perithemis lais*), außer *Didymops floridensis* (Macromiidae), sondern auch bei Vertretern der drei großen Zygopterenüberfamilien: Lestinoidea (Synlestidae: *Chlorolestes fasciata*; Lestidae: *Archilestes grandis* ?), "Calopterygoidea" (Euphaeidae: *Euphaea guerini*; Calopterygidae: *Hetaerina carya dominula* und *Calopteryx virgo meridionalis*; Thaumatopterygidae: *Thaumatoptera inopinata* ?) und Coenagrionoidea ("Megapodagrionidae": *Hypolestes clara* und *Philogenia cassandra*; Pseudostigmatidae: *Mecistogaster linearis*; Platystictidae: *Palaemnema clementina* ?; Protoneuridae: *Neoneura myrtae*; Coenagrionidae: *Pyrrhosoma nymphula*). Es kann daher kaum ein Zweifel bestehen, daß das Vorhandensein dieser Macrotrichen zu den Grundplanmerkmalen der \*Odonata zählt.

#### 4.1.14. Interkalaradern

##### 1.) Interkalaradern IR1 +, IR2 + und Rspl -:

###### a) Interradius IR1 +:

Der IR1 ist bei fast allen Odonatoptera, insbesondere bei ausnahmslos allen rezenten Odonata, stets vorhanden (Abb. 14.-19. und 59.). Er fehlt lediglich *Whalleya bolsoveri* + ("Erasipteridae" +), bei der auch RP2 und IR2 reduziert sind sowie *Paraplagiophlebia jurassicus* + (Myopophlebiidae +) und zwei Arten der Aeshnidiidae + (NEL et al., 1993: 163; NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993: 94). Da der IR1 bei allen übrigen Odonatoptera vorhanden ist und zudem auch bei den Ephemeroptera (einschließlich *Bojophlebia* + und *Protereisma* +) eine vergleichbare Ader zu finden ist, ist die Annahme von NEL et al. (1993: 57), daß es sich beim Vorhandensein des IR1 innerhalb der Odonata um ein abgeleitetes Merkmal handle, sehr wahrscheinlich unzutreffend.

Der IR1 ist eine konvexe Interkalarader zwischen RP1 und RP2, die dem Zwischengeäder entspringt und stets ungegabelt ist (Ausnahme: *Archilestes grandis* gelegentlich triadisch gegabelt). Bei den Protanisoptera + entspringt der IR1 dagegen anscheinend dem RP1. Bei *Permolestes* + und *Solikamptilon* + ("Protozygoptera" +: Permolestidae +) sowie den Archizygoptera + entspringt der IR1 dem RP2 (*Triassagrion* +; Abb. 19.a), bzw. einem

gemeinsamen Stamm von RP2 und IR2 (*Protomyrmeleon* †; Abb. 19.b). Letzteres gilt auch für die Zygophlebiidae † (Triadophlebiomorpha †). Bei den meisten Zygoptera ist der IR1 auffällig langgestreckt und geradlinig verlaufend (Abb. 14.b). Lediglich bei den Hemiphlebiidae und Perilestidae (Abb. 59.) ist er relativ kurz; bei *Perilestes kahli* mit einer Länge von nur 3 Flügelzellen sogar extrem kurz. Bei den Anisoptera ist er nur bei wenigen basalen Taxa vergleichbar deutlich ausgebildet (Aktassiidae †, Petaluridae und einige Austropetaliidae, Aeshnidae und Gomphidae; Abb. 14.a), während er bei den übrigen Anisoptera großteils durch eine starke Zickzackung im Zwischengeäder "verschwimmt" (Abb. 16.). Bei einigen Liassogomphidae † (z.B. *Phthitogomphus* †) ist der IR1 sogar nur noch rudimentär vorhanden (NEL et al., 1993: 280), während er bei den Aeschniidae † (außer *Wightonia* †) scheinbar völlig fehlt. Bei den meisten "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) ist der IR1 deutlicher ausgebildet, obwohl er auch bei diesen Taxa i.d.R. weniger gestreckt verläuft als bei den Zygoptera, deren Merkmalsausprägung daher synapomorph sein könnte. Dessen ungeachtet ist der IR1 jedoch stets die längste, konvexe Interkalarader zwischen RP1 und RP2.

Die Bedornung des IR1 entspricht i.d.R. derjenigen des distalen Quergeäders; nur bei *Philogenia cassandra* ("Megapodagrionidae") trägt der IR1 dorsal kurze Dornen, obwohl die Queradern lange Dorsaldornen besitzen und bei *Palaemnema clementina* (Platystictidae) ist er beidseitig gezähnt, obwohl die Queradern lange Ventraldornen tragen.

#### b) Interradius IR2 †:

Der IR2 ist eine, i.d.R. ungegabelte, konvexe Interkalarader zwischen RP2 und RP" und bei allen Odonatoptera stets vorhanden (Abb. 14.-19., 65. und 68.-78.), ausgenommen *Whalleya bolsoveri* † ("Erasipteridae" †), bei der auch RP2 und IR1 reduziert sind. Auch bei den basalen Ephemeroptera (z.B. *Bojophlebia* †) ist eine entsprechende konvexe Interkalarader zu finden (Abb. 67.).

Der IR2 entspringt i.d.R. dem RP' mit einer sekundären Junktion (Abb. 28., 32., 36., 45.-46., 49., 57. und 59.). Lediglich bei einigen "Calopterygoidea" (Euphaeidae, Dictyriidae und Calopterygidae) ist diese Junktion vom primären Typ, wegen der besonderer Gestalt des RP' dieser Taxa (siehe Kapitel 4.1.9. Punkt 1.). Bei *Rimanella arcana* (Amphipterygidae) befindet sich unmittelbar distal des IR2-Ursprunges eine Schrägader zwischen RP' und IR2, der daher zwei Ursprünge am RP' zu besitzen scheint. Zur Gegenständigkeit, Verstärkung und dorsalen Verspannung des IR2-Ursprunges mit dem Subnodus bei den Coenagrionoidea (Abb. 28. und 49.) siehe Kapitel 4.1.4. Punkt 5.

Bei *Triassagrion* † (Archizygoptera †; Abb. 19.a), *Permolestes* † und *Solikamptilon* † ("Protozygoptera" †: Permolestidae †), *Euarchistigma* † (Euarchistigmatidae †) und *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae) sowie den Heterophlebiidae † entspringt der IR2 zumindest scheinbar dem RP". Bei den "Meganeuridae" †, Perilestidae (einschließlich *Nubiolestes*; Abb. 59.), einigen Synlestidae (*Euchlorolestes*) und der Gattung *Oxystigma* ("Megapodagrionidae") entspringt er im Zwischengeäder, ähnlich dem IR1. Bei einigen Perilestidae liegt dieser Zwischengeäderursprung sehr weit distal, im Bereich des basalen RP2. Ein Sonderfall bilden die Archizygoptera † (außer *Triassagrion* †), deren IR2 basal mit dem RP2 verschmolzen ist und mit diesem gemeinsam dem RP" entspringt (Abb. 19.b; siehe oben). Ähnliches gilt für die Zygophlebiidae † (Triadophlebiomorpha †), bei denen IR2, RP2 und IR1 zu einem gemeinsamen, konvexen Stamm verschmolzen sind, der dem basalen IR2 entspricht (siehe Kapitel 4.1.9. Punkt 1.).

Die relative Lage des IR2-Ursprunges in Prozent der Flügelänge (vergl. Lage der Mittelgabel; Kapitel 4.1.9.) hat folgende Werte: "Protodonata" † (53- 68 %);



Protanisoptera (65-70 %); Triadophlebiomorpha (37-51 %); "Protozygoptera" (53-62 %; außer den Gattungen *Batkenia* und *Triassolestodes* mit 38 bzw. 41 %, die jedoch meines Erachtens näher mit den Archizygoptera verwandt sind); Archizygoptera (35-58 %); Hemiphlebiidae (ca. 42 %); Lestinoidea (34-47 %; außer Perilestidae mit 62 % sowie Megalestidae & Lestidae mit 21-29 %), "Calopterygoidea" (14-30 %), Coenagrionoidea (30-41 %; mit Ausnahme der Coryphagrionidae & Pseudostigmatidae und der Hypolestinae mit ca. 25 %). Bei den fossilen "Anisozygoptera" bei 26-40 % (meist ca. 35 %) und bei den rezenten Epiophlebiidae bei ca. 35 %. Bei den Anisoptera im Vorderflügel bei ca. 39-49 % (außer Petaluridae mit ca. 33-34 %) und im Hinterflügel bei 30-39 %. Eine abgeleitete Gemeinsamkeit in Form einer Basalverschiebung des IR2-Ursprunges (und der Mittelgabel) bei den Lestinoidea und "Calopterygoidea" (Zygoptera) einerseits und den "Anisozygoptera" & Anisoptera andererseits, wie sie von FRASER (1954, 1957) nachdrücklich postuliert wurde, ist folglich nicht existent (zur Ursache dieses Irrtums siehe Kapitel 3.4.). Eine Basalverschiebung liegt nur bei den höheren Lestinoidea und insbesondere den "Calopterygoidea" vor, während die Merkmalsausprägung der "Anisozygoptera" & Anisoptera sowie aller übrigen Zygoptera, dem Grundplan der \*Odonata entspricht. Extrem distal liegt der Ursprung des IR2 bei den rezenten Perilestidae (Abb. 59.), deren IR2 daher auch deutlich verkürzt ist.

Eine sekundäre Gabelung des distalen IR2 (Abb. 47.) findet sich bei den meisten Aeshnidae (außer Gomphaeschninae, z.B. *Boyeria*; siehe WIGHTON & WILSON, 1986), die zudem oft mehrere sekundäre, konvexe Äste des IR2 zwischen diesem und der konkaven Interkalarader Rspl besitzen, welche bei den Anactini besonders zahlreich und deutlich ausgebildet sind (Abb. 15.). Auch die Anactini besitzen zweifelsfrei eine distale Gabelung des IR2 (*contra* PETERS, 1987), die jedoch aufgrund der "Bedrängung" durch den Rspl etwas reduziert wurde (Abb. 15.), sodaß der sekundäre IR2-Ast etwas dünner ist als bei den übrigen Aeshnidae und im Gegensatz zu diesen mit einer sekundären Junktion am IR2 inseriert. Eine Obliteration der IR2-Gabelung liegt auch bei *Aeshna juncea* und *Aeshna caerulea* vor. Eine sekundäre Gabelung des IR2 gibt es zudem nahe der Lestiden-Schrägader bei den Cordulegastridae (Gabelung basal der Schrägader) und den Lindeniini (sensu CARLE, 1986; Gabelung distal der Schrägader) sowie weiter distal und relativ undeutlich auch bei zahlreichen anderen Gomphidae, z.B. *Onychogomphus* und *Phyllogomphoides*. Nur bei den Aeshnidae (außer Anactini sowie außer *Aeshna caerulea* und auch *A. juncea*; *contra* NEL et al., 1993) gabelt sich der IR2 mit einer primären Junktion (Abb. 47.). Bei allen anderen Taxa inseriert der sekundäre IR2-Ast stets mit einer sekundären Junktion am eigentlichen IR2. Der sekundäre IR2-Ast der Cordulegastridae und Lindeniini (z.B. *Cacoides latro*) wurde bisher meist unzutreffend als Rspl interpretiert (FRASER, 1957; NEL & PAICHELER, 1992; NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993: 92), obwohl er konvex ist wie der IR2 und nicht konkav wie das Rspl der Aeshnidae und Libelluloidea. Dieser Non-Homologie scheinen sich zumindest FRASER (1933-1936) und CARLE (1986) bewußt gewesen zu sein, da sie die betreffenden Adern begrifflich vom Rspl unterschieden.

Der IR2 der meisten Zygoptera ist dorsal gezähnt, bzw. bei den Synlestidae, Lestidae und *Philogenia* ("Megapodagrionidae") kurz bedornt, und trägt auf der Ventralseite, zumindest distal, lange Dornen. Bei *Euthore plagiata* (Polythoridae) und den Euphaeidae (z.B. *Euphaea guerini*) besitzt der IR2 nur im Hinterflügel lange Ventraldornen, während im Vorderflügel die Ventralseite weitgehend glatt oder nur fein gezähnt ist (*Euthore*). Ähnliches gilt für einige Calopterygidae (z.B. *Hetaerina*), die im Vorderflügel nur wenige, distale Ventraldornen besitzen. Bei *Calopteryx virgo* (Calopterygidae) und *Thaumatoneura*

*inopinata* (Thaumtoneuridae) sind nur distal einige Ventraldornen vorhanden, die zudem relativ kurz sind. Bei *Amphipteryx agrioides* (Amphipterygidae) ist die Ventralseite lediglich gezähnt, während bei *Rimanella arcana* (Amphipterygidae) der gesamte IR2 mit langen Ventraldornen besetzt ist. Bei *Perilestes kahli* (Perilestidae) und *Oxystigma williamsoni* ("Megapodagrionidae") ist die Ventralseite des IR2 völlig glatt. Der IR2 der Anisoptera besitzt stets kurze Dorsaldornen (winzig bei *Perithemis*) und zumindest distal auch lange Ventraldornen (außer *Phyllogomphoides undulatus*).

Bei einigen "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae: *Aristocypha fenestrella*; Polythoridae: *Euthore plagiata*, nur im Hinterflügel; Euphaeidae: *Euphaea guerini*; Amphipterygidae: *Amphipteryx agrioides* und *Rimanella arcana*, relativ kurz) und den meisten Anisoptera (außer Gomphidae, Cordulegastridae und *Macrodiplax balteata*) sind auf dem IR2 längere, ventrale Macrotrichen vorhanden. Dorsale Macrotrichen sind auf dem IR2 niemals vorhanden, abgesehen von vereinzelt Macrotrichen, die bei wenigen Libellulidae gelegentlich nahe des Ursprungs zu finden sind (Abb. 45.). Der IR2 der Lestinoidea, Dictyriidae (*Heliocharis amazona*), Calopterygidae (*Hetaerina carya dominula*, *Calopteryx virgo meridionalis*), Thaumtoneuridae (*Thaumtoneura inopinata*) und aller Coenagrionoidea (einschließlich "Megapodagrionidae") sowie der Gomphidae, Cordulegastridae und *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) ist völlig frei von Macrotrichen.

#### c) Radialsupplement (Rspl -):

Das echte Rspl ist stets eine konkave Interkalarader, die mehr oder weniger parallel zum IR2 verläuft und an deren posteriorer Seite zumindest eine, meist jedoch mehrere, konvexe Schaltadern inserieren. Ein solches Rspl ist bei den Aeschniidae †, Aktassidae †, Sonidae †, Cymatophlebiidae †, Petaluridae, Austropetaliidae, Aeshnidae, Hemeroscopidae † und den Libelluloidea (einschließlich Macromiidae) zumindest andeutungsweise vorhanden, jedoch nur bei den Aeshnidae (Abb. 15.), "Corduliidae" (Abb. 16.), Macrodiplacidae und Libellulidae (Abb. 57.) deutlich ausgebildet und oft in Richtung des Flügelhinterrandes ausgebuchtet. Bei den Anactini ist diese Biegung des Rspl besonders extrem ausgeprägt, sodaß dessen distales Ende nicht zum Flügelhinterrand, sondern zum Costalrand zeigt (Abb. 15.). Entgegen der Ansicht von NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993: 92) fehlt den Cordulegastridae und Gomphidae (einschließlich Lindeniini) ein Rspl (siehe Punkt b). Obwohl das Rspl eine konkave Ader ist, trägt es abweichend von den konkaven, primären Längsadern (ScP, RP, MP) stets beidseitig relativ lange Dornen, wie das Quergeäder der Anisoptera. Ein typisches Radialsupplement, das sich von einer "gewöhnlichen" konkaven Interkalarader deutlich unterscheidet, ist zwar nur innerhalb der Anisoptera vorhanden, es gibt jedoch bei zahlreichen "Anisozygotera" und Zygotera eine "gewöhnliche" konkave Interkalarader, die parallel zum IR2 verläuft, z.B. bei den Lestidae (Abb. 14.b), allen Calopterygoidea, manchen "Megapodagrionidae" (z.B. *Philogenia*). Auch das vermeintliche Rspl der Tarsophlebiidae † (NEL et al., 1993: 71) ist eine solche "gewöhnliche" Interkalarader.

#### 2.) Interkalarader Mspl - und IMA -:

Das echte Mspl ist stets eine konkave Interkalarader, die mehr oder weniger parallel zur MA verläuft und an deren posteriorer Seite zumindest eine konvexe Schaltader inseriert. Ein solches Mspl ist nur bei den Aeschniidae †, Cymatophlebiidae †, Aeshnidae (Abb. 15. und 63.), wenigen "Corduliidae" (*Idomacromia*, *Hemicordulia*) sowie allen Macrodiplacidae und Libellulidae (außer Tetrathemistinae) deutlich ausgebildet und insbesondere bei den Aeshnidae in Richtung des Flügelhinterrandes ausgebuchtet (Abb. 15.). Ein undeutliches Mspl ist jedoch auch bei den Aktassidae †, Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*), Macromiidae (*Didymops floridiensis*) und

einigen "Corduliidae" (z.B. *Somatochlora*) vorhanden, während es den Gomphidae (einschl. Lindeniini), Cordulegastridae, Synthemistidae, Gomphomacromiidae sowie zahlreichen "Corduliidae" (z.B. *Oxygastra curtisii*) völlig fehlt. Im Gegensatz zu den konkaven, primären Längsadern, trägt das konkave MspI beidseitig relativ lange Dornen, wie das Quergeäder der Anisoptera.

Das vermeintliche MspI der Lindeniini (sensu CARLE, 1986) ist nicht konkav, wie das MspI der Aeshnidae und Libelluloidea, sondern eine konvexe Schaltader, die einen scheinbaren Ast der MA bildet. Ebenfalls vorhanden, wenn auch sehr viel undeutlicher ausgebildet, ist dieser scheinbare Ast der MA bei den nahe verwandten Gomphoidini (z.B. *Phyllogomphoides undulatus*). Das MspI der Tarsophlebioidea + (NEL et al., 1993: 71) ist zweifellos eine Konvergenz zum MspI der Anisoptera, da es den übrigen "Anisozygota" (einschließlich *Epiophlebia*) fehlt, obwohl diese näher mit den Anisoptera verwandt sind als die Tarsophlebioidea +. Die Protanisoptera + besitzen ebenfalls eine konkave Schaltader, die parallel zur MA verläuft (Abb. 17.). Da diese Interkalarader jedoch sehr wahrscheinlich nicht dem MspI der Anisoptera homolog ist, sondern eine Autapomorphie der Protanisoptera + darstellt, wird sie besser als Intermedia (IMA -) bezeichnet (CARPENTER, 1992).

### 3.) Interkalaradern Cuspl - und Aspl -:

Die konkave Interkalarader, die bei den "Corduliidae" (Abb. 16.), Macrodiplacidae und Libellulidae (Abb. 35.) die "Mittelrippe" der Analschleife bildet, wird als Cubital supplement (Cuspl -) bezeichnet (siehe auch Kapitel 4.1.17.). Das Cuspl inseriert an der CuP & AA' stets mit einer sekundären Junktion und ist bei den Macrodiplacidae und Libellulidae gegabelt (Abb. 35.). Der anteriore Teil dieser Gabelung inseriert mit sekundärer Junktion am Cuspl, ist relativ kurz und verläuft etwa parallel zum Flügelhinterrand. Der posteriore Ast der Gabelung inseriert mit primärer Junktion, ist deutlich länger und verläuft weitgehend vertikal zum Flügelhinterrand. Der posteriore Ast entspricht daher dem eigentlichen distalen Abschnitt des Cuspl, während der anteriore Ast eine sekundäre Bildung ist, die als "Sporn des Cuspl" die stiefelförmige Gestalt der Libelluliden-Analschleife ("italian loop") bewirkt (Abb. 35.). Das Cuspl besitzt bei den "Corduliidae" und Macrodiplacidae meist lange Dornen und lange Macrotrichen auf der Dorsalseite (z.B. *Oxygastra curtisii* und *Macrodiplax balteata*), ist aber bei den Libellulidae i.d.R. dorsal glatt, also frei von solchen Dornen und Macrotrichen (z.B. *Orthetrum brunneum*, *Perithemis lais*). Die Ventralseite des Cuspl ist dagegen bei allen Vertretern stets mit relativ langen Dornen besetzt, jedoch meist frei von Macrotrichen, mit Ausnahme von *Orthetrum brunneum* (Libellulidae), die auf der basalen Ventralseite einige lange Macrotrichen trägt.

Als Analsupplemente (Aspl -) werden die konkaven Interkalaradern zwischen den zahlreichen sekundären AA-Ästen der Aeschniidae + bezeichnet (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993: 66). Das Aspl1 (sensu Nel & Martinez-Delclos) liegt jedoch zwischen dem CuA" und einem sekundären Ast der AA' (vermutlich AA1b), sodaß diese Ader dem Cuspl der Libelluloidea topographisch homolog ist. Obwohl aufgrund der Merkmalsverteilung sehr unwahrscheinlich ist, daß diese Adern auch phylogenetisch homolog sind, sollte das Aspl1 der Aeschniidae + besser als Cuspl bezeichnet werden (*contra* NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993).

### 4.) Zusätzliche Schaltadern:

Zahlreiche Interkalaradern zwischen den Längsadern finden sich bei den Ephemeroptera, Odonata (Abb. 14.) und einigen Planipennia (z.B. *Palpares libelluloides*). Die Mantodea, Phasmatodea und Saltatoria (z.B. *Tettigonia viridissima*) besitzen gleichfalls Interkalaradern, allerdings i.d.R. nur jeweils eine zwischen zwei primären Längsadern. Den meisten Palaeodictyopteroidea + fehlen Interkalaradern (Ausnahme: Syntonopteridae +).



Die Interkalaradern sind entweder konvex oder konkav und verlaufen vom Flügelhinterrand ins Zwischengeäder, wo sie i.d.R. frei enden indem sie sich Y-förmig aufgabeln. Ihre Bedornung entspricht derjenigen des Quergeäders, aus dem sie hervorgingen. Das gleiche gilt für das Vorhandensein oder Fehlen von Macrotrichen. Innerhalb der Odonata fehlen Interkalaradern (außer IR1 und IR2) nur den Hemiphlebiidae, Chorismagrionidae und Perilestidae (einschließlich *Nubiolestes*; Abb. 59.) sowie den höheren Coenagrionoidea (Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae).

Bei den unterschiedlichen Taxa der rezenten Zygoptera finden sich derartige Interkalaradern zwischen den folgenden Längsadern:

- Zwischen R1 und IR1: Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyrididae (*Heliocharis*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), Pseudostigmatidae (*Mecistogaster*)
- Zwischen: IR1 und R2: Synlestidae (*Chlorolestes*), Lestidae (*Archilestes*), Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Polythoridae (*Euthore*), Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyrididae (*Heliocharis*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Philogenia*, *Oxystigma*, *Megapodagrion*)
- Zwischen R2 und IR2: Synlestidae (*Chlorolestes*), Lestidae (*Archilestes*), Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyrididae (*Heliocharis*), Calopterygidae (*Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), "Megapodagrionidae" (*Philogenia*, *Megapodagrion*)
- Zwischen IR2 und RP: Synlestidae (*Chlorolestes*), Lestidae (*Archilestes*), Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Polythoridae (*Euthore*), Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyrididae (*Heliocharis*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*, *Philogenia*)
- Zwischen RP und MA: Synlestidae (*Chlorolestes*), Lestidae (*Archilestes*), Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Polythoridae (*Euthore*), Euphaeidae (*Euphaea*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), "Megapodagrionidae" (*Philogenia*, *Megapodagrion*)
- Zwischen MA und MP: Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyrididae (*Heliocharis*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*), "Megapodagrionidae" (*Hypolestes*)
- Zwischen MP und CuA: Polythoridae (*Euthore*), Euphaeidae (*Euphaea*), Calopterygidae (*Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*, *Rimanella*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*)
- Zwischen CuA und Flügelhinterrand: Euphaeidae (*Euphaea*), Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*), Amphipterygidae (*Amphipteryx*), Thaumatopterygidae (*Thaumatopteryx*)

Bei den unterschiedlichen Taxa der rezenten Anisoptera finden sich derartige Interkalaradern zwischen den folgenden Längsadern:

- Zwischen R1 und IR1: Petaluridae (*Tachopteryx*), Aeshnidae (*Aeshna cynea*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Cordulegastridae (*Cordulegaster*), Macromiidae (*Didymops*), "Corduliidae" (*Oxygastra*), Macrodiplacidae (*Macrodiplax*), Libellulidae (*Orthetrum*, *Perithemis*)

- Zwischen: IR1 und R2: Petaluridae (*Tachopteryx*), Aeshnidae (*Aeshna cynea*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Macrodiplacidae (*Macrodiplax*), Libellulidae (*Perithemis*)
- Zwischen R2 und IR2: Petaluridae (*Tachopteryx*),
- Zwischen IR2 und RP": Petaluridae (*Tachopteryx*), Aeshnidae (*Aeshna cynea*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Cordulegastridae (*Cordulegaster*), Macromiidae (*Didymops*), "Corduliidae" (*Oxygastra*), Macrodiplacidae (*Macrodiplax*), Libellulidae (*Orthetrum*, *Perithemis*)
- Zwischen RP" und MA: Petaluridae (*Tachopteryx*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Cordulegastridae (*Cordulegaster*)
- Zwischen MA und MP: Petaluridae (*Tachopteryx*), Aeshnidae (*Aeshna cynea*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Cordulegastridae (*Cordulegaster*), Macromiidae (*Didymops*), "Corduliidae" (*Oxygastra*), Macrodiplacidae (*Macrodiplax*), Libellulidae (*Orthetrum*, *Perithemis*)
- Zwischen MP und CuA: Petaluridae (*Tachopteryx*), Aeshnidae (*Aeshna cynea*), Gomphidae (*Phyllogomphoides*), Macromiidae (*Didymops*), Libellulidae (*Orthetrum*)

#### 4.1.15. Quergeäder

##### 1.) Archaedictyon:

Ein primäres Archaedictyon ist nur von fossilen Taxa bekannt und zwar von zahlreichen Palaeodictyopteroidea† und "Protorthoptera"† sowie ursprünglichen Stammgruppenvertretern der Ephemeroptera und Odonoptera ("Eugeropteridae"† und "Erasipteridae"†). Die rezenten Odonata und Ephemeroptera, einige ursprüngliche Plecoptera sowie Orthoptera (i.w.S.) und Neuroptera (Planipennia) besitzen zwar ein polyneurales Queradersystem, aber kein Archaedictyon (= unregelmäßiges Maschenwerk), da die Zellen des Zwischengeäders regelmäßig polygonal geformt sind. Dies gilt auch für die meisten fossilen Odonoptera. Die Saltatoria (z.B. *Tettigonia viridissima*) besitzen im Vorderflügel, der stärker sklerotisiert ist als der Hinterflügel (Tegmina), ein typisches Archaedictyon (Abb. 80.), das aber vermutlich sekundären Ursprungs ist (SHAROV, 1966). Ein solches Archaedictyon findet sich innerhalb der \*Odonata ausschließlich im distalen Vorderflügel der rezenten, neotropischen Gattung *Microstigma rotundatum* (Pseudostigmatidae) (BECHLY, in Vorber. b). Es ähnelt verblüffend dem sekundären Archaedictyon der Heuschrecke *Tettigonia* (Abb. 81) und ist zweifellos sekundären Ursprungs. Die Adern dieses Archaedictyons sind kräftig gelb gefärbt, sodaß aufgrund der hohen Dichte des Ademetzes, die gesamte Vorderflügelspitze gelb erscheint.

##### 2.) Morphologie der Queradern:

Relativ weitmaschig ist das Quergeäder bei den Ditaxineuridae† (Protanisoptera†), Kennedyidae† ("Protozygoptera"†) und Protoneuridae†. Generell ist das Quergeäder der Hemiphlebioidea, Lestinoidea und Coenagrionoidea meist weniger dicht, als das der "Calopterygoidea", "Anisozygoptera" und Anisoptera. Extrem engmaschig ist das Quergeäder bei *Polythore* (Polythoridae), *Litheuphaea*† (Euphaeidae), *Neurobasis*, *Matrona* und *Calopteryx* (Calopterygidae), *Thaumtoneura* (Thaumtoneuridae), *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae), *Neurothemis* und *Diastatops* (Libellulidae) sowie den Aeschniidae† und Aktassiidae†. Auffällig ist, daß zumindest die rezenten Vertreter der erwähnten Taxa mit extrem engmaschigen Flügelgeädern einen deutlich gefärbten Flügel besitzen, was die Vermutung nahelegt, daß ein Zusammenhang zwischen Geädderdichte und Flügelgefärbung bestehen könnte (siehe Kapitel 4.2.1.).

Die Queradern aller Anisoptera sind weitgehend drehrund, während die Queradern aller Zygoptera, zumindest in der distalen Flügelhälfte, stets deutlich lateral abgeflacht sind. Da die Queradern bei den Ephemeroptera und Neoptera i. d. R. nicht abgeflacht sind, ist dieses Merkmal vermutlich eine Autapomorphie der Zygoptera.

Bei den meisten Zygoptera ist das Quergeäder dorsal mehr oder weniger deutlich gezähnt (Sc-spines) und längere Dornen (L-spines) ausschließlich auf der Ventralseite vorhanden (Abb. 65.). Dies ist der Fall bei den Perilestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Dictyriidae, Hetaerinae (Calopterygidae), Amphipterygidae (bei *Amphipteryx* distal auch kurze Dorsaldornen), einige "Megapodagrionidae" (z.B. *Oxystigma*), Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae. Das Quergeäder der Euphaeidae (z.B. *Euphaea guerini*) ist dorsal glatt, ohne Dornen oder Zähnelung, und ventral mit langen Dornen besetzt. Bei *Calopteryx* (Calopterygidae) ist dagegen die dorsale Zähnelung besonders kräftig ist und ähnelt eher den relativ kurzen Dornen mit denen die Ventralseite besetzt ist. Bei den Synlestidae (einschließlich *Phyllestes*), Lestidae und einigen "Megapodagrionidae" (z.B. *Hypolestes*, *Paraphlebia*, *Philogenia*) sowie der "Anisozygoptere" *Epiphlebia* (D'ANDREA & CARFI, 1989) und allen Anisoptera tragen die Queradern auch dorsal relativ lange Dornen (Se-Spines) und ventral noch längere Dornen (L-spines). Bei *Megapodagrion* ("Megapodagrionidae") sind die dorsalen Dornen zwar relativ kurz, aber länglich geformt, während die Ventralseite relativ lange Dornen trägt. Das Quergeäder von *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae) besitzt, neben einer kräftigen dorsalen Zähnelung nur verhältnismäßig wenige und kurze Ventraldornen, im Gegensatz zu der Gattung *Mecistogaster*, deren Ventraldornen zahlreicher und länger sind, während die Dorsalseite der Queradern nur schwach gezähnt ist. Die *Megaloprepus* oberflächlich zwar sehr ähnliche, aber nicht näher verwandte Gattung *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae) besitzt auf beiden Seiten ebenfalls nur relativ kurze Dornen, die ventral nur geringfügig länger sind als dorsal.

Generell nimmt die Anzahl und Länge der Dornen des Quergeäders von basal nach distal zu. Bei den Polythoridae (speziell *Euthore*), Euphaeidae und Calopterygidae (speziell *Hetaerina*) ist die Anzahl und Länge der Ventraldornen im Hinterflügel deutlich größer als im Vorderflügel. Bei den Zygoptera sind die Queradern der Basal-, Cubital-, Diskoidal- und Subdiskoidalzelle, soweit überhaupt vorhanden, meist glatt oder zumindest deutlich schwächer bedornet als das distale Quergeäder. Bei den Anisoptera tragen die entsprechenden Queradern dagegen meist lange Ventraldornen und Dorsaldornen, die allerdings merklich kürzer sind als die Dorsaldornen der übrigen Queradern, außer bei den Aeshnidae und Gomphidae.

Bei manchen Anisoptera (z.B. *Tachopteryx thoreyi*, *Cordulegaster diadema*, *Didymops floridensis*, *Macrodiplax balteata*, *Perithemis lais*) sowie den Chlorocyphidae (*Aristocypha fenestrella*), Polythoridae (bei *Euthore* speziell im Hinterflügel), Euphaeidae (*Euphaea guerini*; Abb. 37.), Dictyriidae (*Heliocharis amazona*) und manchen Calopterygidae (*Calopteryx virgo*, *Calopteryx atrata*, *Umma cincta*) tragen die Queradern dorsal und/oder ventral vereinzelte Macrotrichen. Bei den erwähnten Anisoptera sind die Macrotrichen insbesondere in der basalen Flügelhälfte und in der näheren Umgebung der Längsadern zu finden. Bei *Umma cincta* (Calopterygidae) trägt sogar nahezu jede Querader eine einzelne Macrotriche. Bei den Lestinoidea und Coenagrionoidea besitzen die Queradern keinerlei Macrotrichen. Bei den polyneuronalen Vertretern der Neoptera (z.B. Ascalaphidae; Abb. 79.) sind ebenfalls nicht selten Macrotrichen auf den Queradern zu finden.

Verschiedenartige Formen von unflexiblen und gelenkigen Querader-Längsader-Junktionen, mit oder ohne membranöse Zonen, Anschwellungen oder Junktionsdornen, wurden in ihrer



Gestalt, Verteilung und Funktion von NEWMAN (1982) recht detailliert beschrieben, sodaß auf deren Untersuchung und nochmalige Beschreibung hier verzichtet wurde (Abb. 65.).

### 3.) Transversaladerbildung:

Die Bildung von Transversaladern durch Gleichrichtung der Queraderreihen zwischen RP1 und CuA, unterhalb der gegenständigen Postnodalia und Postsubnodalia, findet sich ausschließlich innerhalb Coenagrionoidea (Abb. 28.). Folgende Unterschiede in Anzahl und Ausprägung der Transversaladern sind festzustellen:

"Megapodagrionidae": *Hypolestes clara* (nur 1 basale Transversalader, bis zum CuA), *Philogenia cassandra* (4-5 Transversaladern, bis zum CuA, aber nicht völlig präzise gegenständig), *Oxystigma williamsoni* (keine Transversaladern, außer einer rudimentären), *Megapodagrion venale* (2 basale Transversaladern, bis zum CuA, recht präzise gegenständig); Coryphagrionidae: *Coryphagrion grandis* (mehr als 10 Transversaladern, bis zum CuA, sehr präzise gegenständig); Pseudostigmatidae: *Mecistogaster linearis* (mehr als 10 Transversaladern, bis zum CuA, sehr präzise gegenständig); Platystictidae: *Palaemnema clementina* (4 basale Transversaladern, bis zum CuA, jedoch nicht präzise gegenständig); Protoneuridae: *Neoneura myrtae* (4-5 basale Transversaladern, aber nur bis zur MA, da MP und CuA verkürzt sind); Platycnemididae: *Platycnemis acutipennis* (4 basale Transversaladern, bis zum CuA, aber auch distal angedeutete Transversaladern); Coenagrionidae: *Pyrrosoma nymphula* (ca. 4 Transversaladern, bis zum CuA, aber teils relativ unpräzise gegenständig orientiert)

Evolutiv beginnt die Bildung der Transversaladern stets bei der basalsten Postnodalquerader und schreitet dann nach distal voran. Die ursprünglichsten Coenagrionoidea besitzen daher maximal eine Transversalader unterhalb der basalsten Postnodalquerader; bei den meisten Coenagrionoidea sind basal 4-5 Transversaladern ausgebildet und einige stark abgeleitete Taxa (z.B. Coryphagrionidae und Pseudostigmatidae) besitzen sogar sehr zahlreiche Transversaladern.

Bei den Perilestidae (z.B. *Perilestes kahli*) sind Transversaladern nur andeutungsweise vorhanden (Abb. 59.), da die betreffenden Queraderreihen nicht präzise gegenständig sind. Ähnliches gilt für einige Synlestidae (z.B. *Chlorolestes fasciata*), deren basale Postnodalia zwar zu Transversaladern ergänzt sind, die sich jedoch nur bis zur MP erstrecken, da die Queradern zwischen MP und CuA sowie zwischen CuA und Flügelhinterrand nicht gegenständig sind.

### 4.) Spezielle Queradern:

a) Antenodalqueradern, Postnodal- und Postsubnodalqueradern, einschließlich Antenodal- und Postnodalschrägader sowie der Stigmalstützader (siehe Kapitel 4.1.2. und 4.1.3.).

b) Queradern des basalen Radialfeldes (= basalen Radialraumes):

Das basale Radialfeld, also das Feld zwischen RA und RP basal der Subnodalschrägader, ist bei folgenden Taxa stets frei von Queradern: Einige Triadophlebiomorpha † (*Zygophlebiella* †, *Nonymophlebia* †, *Mitophlebia* †, *Paurophlebia* † und *Cladophlebia* †; Abb. 18.), wenige "Protozygotera" † (z.B. *Scytolestes* †, *Progoneura* †, *Triassolestodes* †), Archizygotera † (Protomyrmeleontidae †; Abb. 19.), *Shurabiola* † ("Anisozygotera": Camptophlebiidae †), Hemiphlebiidae, Chorismagrionidae, Perilestidae (Abb. 48.), Synlestidae, Megalestidae, Lestidae (Abb. 14.), Sieblosiidae †, Congqingiidae †, Dysagrionidae †, Thaumtoneuridae, *Pseudolestes mirabilis* (Pseudolestidae), *Rimanella* und *Pentaplebia* (Amphipterygidae), "Megapodagrionidae" (alle Unterfamilien), Platystictidae (Abb. 49.), Coryphagrionidae, Pseudostigmatidae (Abb. 28.), Protoneuridae (einschließlich Isostictinae), Platycnemididae und Coenagrionidae.

Die Ditaxineuridae † (Protanisoptera †; Abb. 17.), einige Triadophlebiomorpha † (*Triadophlebia* †; Abb. 19.) und die meisten "Protozygotera" † sowie die Steleopteridae †

(*Auliella*†), Diphlebiidae, Amphipterygidae und Macrodiplacidae haben nur sehr wenige Queradern (maximal 3) im basalen Radialfeld. Alle übrigen Odonatoptera, insbesondere die höheren "Calopterygoidea" (Abb. 36.-38. und 51.-53.), "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und Anisoptera (Abb. 14.-16., 34.-35. und 39.-40.), besitzen zahlreiche Queradern im basalen Radialfeld, wobei allerdings zu beachten ist, daß das basale Radialfeld bei den "Protodonata" † mangels echtem Nodus nicht klar abgegrenzt ist. Bei den Chlorocyphidae (einschließlich *Disparocypha*) ist der basale Teil des basalen Radialfeldes frei von Queradern (Chlorocyphiden-Lücke), während distal einige Queradern vorhanden sind (Autapomorphie der Chlorocyphidae). Bei den Hemeriscopidae und Cordulegastridae (einschließlich *Zoraena*) ist dagegen nur der distale Abschnitt des basalen Radialfeldes frei von Queradern (Cordulegastriden-Lücke), was vermutlich eine Synapomorphie dieser beiden Taxa darstellt.

Fast alle Zygoptera und die meisten Libelluloidea besitzen keinerlei Dornen auf den Queradern des basalen Radialfeldes, wenn man von den z. T. vorhandenen Junktionsdornen absieht. Bei den Chlorocyphidae sind die Queradern dorsal und ventral gezähnt; bei den Euphaeidae tragen sie nur ventral vereinzelte kurze Dornen (Zähne) und Macrotrichen. Bei zahlreichen Anisoptera tragen diese Queradern dagegen echte Dornen, wobei zumindest ein Dorn auf der Ventralseite der distalen Queradern vorhanden ist: Petaluridae (*Tachopteryx*, *Tanypteryx*, *Phenes*), Aeshnidae (*Aeshna cyanea* beidseitig), Gomphidae (*Hagenius* beidseitig, *Onychogomphus* ventral, *Phyllogomphoides* ohne Dornen), Cordulegastridae und Macromiidae sowie einige Libellulidae (z.B. *Orthetrum brunneum* und *Zenithoptera fasciata*).

Junktionsdornen sind auf den Queradern des basalen Radialfeldes nur bei einigen "Calopterygoidea" und wenigen Anisoptera zu finden: Einen dorsalen Junktionsdorn beim RA besitzen die Euphaeidae (*Euphaea*) und Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*). Einen ventralen Junktionsdorn beim RP besitzen die Chlorocyphidae (*Aristocypha*), Euphaeidae (*Euphaea*), Dictyriidae (*Heliocharis*) und Calopterygidae (*Hetaerina*, *Calopteryx*). Die Calopterygidae besitzen zudem einen ventralen Junktionsdorn beim RA sowie einen dorsalen Junktionsdorn beim RP. Bei *Euthore* (Polythoridae) besitzen die basalen Queradern zwar keine Junktionsdornen, aber gelenkige Juntionen am RA&RP. *Macrodiplax balteata* (Macrodiplacidae) und *Perithemis* (Libellulidae) besitzen als einzige untersuchte Vertreter der Anisoptera dorsale Junktionsdornen beim RA. Bei den Gomphidae und Libellulidae (außer *Libellula* ?) sowie *Coryphaeschna* (Aeshnidae) besitzen die Enden der Queradern gelenkartige Anschwellungen am RA, jedoch keine typischen Junktionsdornen.

c) Queradern des Arcularraumes:

Die Queradern des Arcularraumes, also des Flügelraumes zwischen RP und MA distal des Arculus und basal der Mittelgabel, werden auch als Antefurcalia bezeichnet. Sie fehlen bei einigen "Protozygoptera" † (*Batkenia* †, *Terskeja* †, *Triassolestodes* †) und Archizygoptera † (*Protomyrmeleon* †; Abb. 19.) sowie den Hemiphlebioidea, Lestinoidea (einschließlich *Cretacoenagrion* †; Abb. 14.), Coenagrionoidea (Abb. 28. und 49.), Sieblosiidae †, Dysagrionidae †, Congqingiidae †, Pseudolestidae, Philogangidae, Diphlebiidae, Amphipterygidae, Euarchistigmatidae †, Thaumatoeuridae, Chlorocyphidae, Polythoridae (Abb. 36.) sowie den Oreopteridae † und bei *Paraheterophlebia* † (Myopophlebiidae †), *Shurabiola* † und *Cyclothemis* † (Campterophlebiidae †). Stets vorhanden sind sie bei den Zecallitidae †, Euphaeidae (einschließlich *Litheuphaea* †; Abb. 37.), Dictyriidae und Calopterygidae (Abb. 38.), die jedoch ebenfalls nur wenige (1-4) dieser Adern besitzen.

Auch die "Protodonata"†, Protanisopectera† (Abb. 17.), zahlreiche Triadophlebiomorpha† (Abb. 18.) und "Protozygoptera"† (einschließlich *Permagrion*†) sowie *Triassagrion*† (Archizygoptera†; Abb. 19.a) besitzen zumindest eine Antefurcalquerader, meist sogar mehrere. Relativ zahlreich sind die Antefurcalia bei den "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und insbesondere den Anisopectera (Abb. 14.-16., 34.-35. und 39.-40.), bei denen deren Anzahl nur im Hinterflügel höheren Gomphidae (z.B. *Onychogomphus uncatatus*) deutlich reduziert ist.

d) Queradern des Brückenraumes und Subnodalraumes:

Ein Brückenraum, also ein Flügelraum zwischen RP' und IR2 basal der Lestiden-Schrägader, ist nur bei den meisten Lestinoidea (*Cretacoenagrion*†, *Nubiolestes*, Synlestidae, Megalestidae und Lestidae) und fast allen "Anisozygoptera" & Anisopectera (außer Oreopteridae†) ausgebildet (Abb. 14.-16. und 54.-58.). Bei den erwähnten Lestinoidea sind stets zahlreiche Queradern im Brückenraum vorhanden ("lestine long bridge"), bei den Anisopectera zumindest eine Querader (= Brückenquerader), meist jedoch mehrere. Bei den übrigen Odonatopectera sind in dem entsprechenden Flügelbereich (Flügelraum zwischen RP' und IR2 basal des RP2-Ursprunges), der jedoch distal nicht durch eine Schrägader begrenzt ist, i.d.R. mehrere Queradern vorhanden. Bei *Eugeropterus*† ("Protodonata"†: Eugeropteridae†), *Terskeja*† (Archizygoptera†) und den rezenten Hemiphlebiidae ist nur eine solche Querader vorhanden, während einigen Protanisopectera† (Ditaxineuridae; Abb. 17.) und "Protozygoptera"† (Permolestidae†, Kennedyidae† und *Triassolestodes*†) die entsprechenden Queradern völlig fehlen.

Bei den Anisopectera ist zumindest eine Querader des Brückenraumes fast immer vorhanden, die unmittelbar unterhalb des Subnodus gelegen ist. Diese Querader wird als Brückenquerader bezeichnet (Abb. 14., 54.-55. und 57.) und unterteilt den Brückenraum in einen distalen Brückenraum und einen basalen Brückenraum (= Subnodalraum). Bei den basalen Anisopectera (Aeschniidae†, Liassogomphidae†, Sonidae†, Cymatophlebiidae†, Austropetaliidae, Gomphidae, Hemerostomidae†, Cordulegastridae, Chlorogomphidae und Synthemistidae) und ihren Stammgruppenvertretern (z.B. Heterophlebioidea†) sind i.d.R. mehrere Queradern in beiden Abschnitten vorhanden. Bei den Libelluloidea, außer der Synthemistidae und einiger Libellulinae (z.B. *Libellula depressa*), wurde die Anzahl der Queradern im Subnodalraum deutlich reduziert (Abb. 16. und 57.). Bei den Petaluridae, Aeshnidae und Libelluloidea (außer Synthemistidae und Macromiidae) ist die Anzahl der Queradern im distalen Brückenraum reduziert (Abb. 16. und 57.), da die Schrägader nach basal verschoben wurde und der Brückenader nun unmittelbar benachbart ist. Bei den Aeschniidae† und Austropetaliidae wurde die Anzahl der Queradern im distalen Brückenraum durch eine Distalverschiebung der Schrägader deutlich erhöht. Bei einigen Anisopectera (z.B. *Uropetala* und *Petalura*) wurde durch Ausbildung einer akzessorischen Schrägader (Abb. 14.a), distal der Lestiden-Schrägader, ein scheinbarer distaler Brückenraum (Pseudo-Brückenraum) geschaffen, der zahlreiche Queradern beinhaltet.

e) Queradern der Diskoidalzelle, bzw. der Hypertrigonalzelle und Trigonalzelle:

Zum Verschluss der Diskoidalzelle durch Ausbildung einer basalen Diskoidalquerader (posteriorer Arculus) sowie die Unterteilung der Diskoidalzelle in Hypertrigonalzelle und Trigonalzelle durch die Ausbildung einer sekundären Querader (costale Trigonalquerader) siehe Kapitel 4.1.6..

Die (ungeteilte) Diskoidalzelle der meisten Odonatopectera, namentlich aller Hemiphlebioidea, Lestinoidea (Abb. 14., 32., 41. und 48.) und Coenagrionoidea (außer *Anomisma*; Abb. 28. und 49.), ist frei von Queradern, selbst wenn die Diskoidalzelle noch



basal offen ist (Abb. 17.-19.; Ausnahme: "Protodonata" †). Die Diskoidalzelle der Epiophlebiidae ist nur als individuelle Abberation gelegentlich im Hinterflügel durch eine Querader geteilt (FRASER, 1938c, 1957: 82-83). Bei einigen fossilen "Anisozygoptera" (z.B. Isophlebiidae †; Abb. 22.) sowie den Chlorocyphidae (einschließlich *Disparocypha*), Polythoridae (Abb. 36.), Euphaeidae (Abb. 37.; außer einiger Gattungen, z.B. *Epallage*; contra FRASER, 1957: Fig. 40, dessen Abbildung fehlerhaft beschriftet ist), Dictyriidae und Calopterygidae (Abb. 38. und 42.) sind dagegen Queradern in der Diskoidalzelle vorhanden, die bei den Calopterygidae besonders zahlreich sind. Bei den Zygoptera, die den erwähnten "Calopterygoidea" nahe verwandt sein dürften, ist die Diskoidalzelle frei von Queradern. Von den übrigen Zygoptera ist nur die Diskoidalzelle der Gattung *Devadatta* (Amphipterygidae) und *Anomisma* (Pseudostigmatidae) durch Queradern unterteilt.

Die Trigonalzelle der Stenophlebiidae † (nur Hinterflügel) und zahlreicher Anisoptera ist durch Queradern unterteilt: Die Liassogomphidae †, Petaluridae (Abb. 14.a und 23.), Austropetaliidae und Aeshnidae (Abb. 15. und 34.) sowie zahlreiche Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides* und *Hagenius*) und Cordulegastridae (z.B. *Cordulegaster diadema*) besitzen nur eine oder wenige Queradern, die Aeschniidae †, Aktassidae † und Cymatophlebiidae † dagegen zahlreiche, vernetzte Queradern. Die Trigonalzelle der Heterophlebioidea †, Sonidae †, zahlreicher Gomphidae (z.B. *Onychogomphus*), Hemeroscopidae †, weniger Cordulegastridae (z.B. *Cordulegaster boltoni*), Chlorogomphidae und Libelluloidea (Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae, Libellulidae) ist i.d.R. ungeadert (Abb. 16. und 35.), mit Ausnahme von *Epophthalmia* (Macromiidae) und einigen Libellulidae (oft im Vorderflügel, sehr selten im Hinterflügel mit Queradern; Abb. 39.-40.).

Die Hypertrigonalzelle besitzt bei *Uropetala carovei* (Petaluridae), den Austropetaliidae, einigen basalen Gomphidae (Lindeniini und Gomphoidini), manchen Cordulegastridae (z.B. *Cordulegaster diadema*), den Synthemistidae und wenigen "Corduliidae" (*Idiophya* und *Idionyx*) und Libellulidae (z.B. *Orithetrum brunneum* und *Zenithoptera fasciata*) i.d.R. nur eine einzige Querader im Vorderflügel, bei den Austropetaliidae sowie den erwähnten Petaluridae, Gomphidae und Libellulidae auch im Hinterflügel (Abb. 14.a, 35. und 39.-40.). Bei den Aeschniidae †, Cymatophlebiidae †, Aeshnidae (Abb. 16. und 34.) und einigen basalen Gomphidae (Lindeniini, Gomphoidini, z.B. *Phyllogomphoides*) sowie den Chlorogomphidae und Macromiidae (außer *Macromia* und *Didymops*) sind dagegen meist mehrere, parallele Queradern vorhanden. Die Hypertrigonalzelle der Heterophlebioidea †, Liassogomphidae †, Aktassidae †, Petaluridae (außer *Uropetala*), Sonidae †, zahlreicher Gomphidae (z.B. *Hagenius* und *Onychogomphus*), Hemeroscopidae †, mancher Cordulegastridae (z.B. *Cordulegaster boltoni*), "Corduliidae" (z.B. *Oxygastra curtisii*; Abb. 16.), Macrodiplacidae und der meisten Libellulidae ist frei von Queradern.

#### f) Queradern der Basalzelle:

Die Basalzelle ist bei den allermeisten Odonatoptera frei von Queradern. Bei den "Protodonata" † beinhaltet der, der Basalzelle entsprechende Flügelraum, zahlreiche Queradern. Ansonsten sind in der Basalzelle nur bei den Polythoridae (Abb. 36.), abberanten Exemplaren von *Heliocharis amazona* (Dictyriidae), Hetaeriniinae (Calopterygidae; Abb. 38.) sowie den Aeschniidae †, wenigen Aeshnidae (*Cephalaeschna* = *Indophlebia*, *Dendroaeschna*, *Gynacanthaeschna*, *Periaeschna*, *Petaliaeschna*, *Heliaeschna*, *Antipodophlebia*, *Telephlebia*), Chlorogomphidae und Synthemistidae Queradern vorhanden. Bei *Amphipteryx agrioides* (Amphipterygidae) ist gelegentlich, als Abberation, eine einzelne Querader in der Basalzelle zu finden (FRASER, 1948: 48). Die Basalzelle von

*Stenophlebia latreillei*† (Stenophlebiidae†) ist entgegen der Abbildung bei CARPENTER (1992: Fig. 54) stets ungeadert (NEL et al., 1993).

- g) Cubitoanalqueradern (einschließlich Queradern der Cubitalzelle, Subdiskoidalzelle und Subtrigonalzelle):

Die Queradern zwischen der M&Cu bzw. MP&CuA und der AA' bzw. CuP&AA' werden als Cubitoanalqueradern bezeichnet. Dabei ist zu differenzieren zwischen den sekundären Queradern des Flügelraumes zwischen Flügelbasis und CuP-Kreuzung (Cubitalzelle) und des Flügelraumes zwischen CuP-Kreuzung und Subdiskoidalader (Subdiskoidalzelle). Bei den Anisoptera kann die Subdiskoidalzelle zudem durch die Ausbildung einer Pseudo-Analis (siehe unten) in die basale Subdiskoidalzelle und die distale Subdiskoidalzelle (= Subtrigonalzelle) unterteilt werden, in denen jeweils sekundäre Queradern ausgebildet sein können oder nicht.

Die Cubitalzelle ist bei der Mehrzahl der Odonatoptera frei von Queradern. Bei den "Protodonata"† beinhaltet der, der Cubitalzelle entsprechende Flügelraum, zahlreiche Queradern. Ansonsten sind nur bei *Polytaxineura*† (Protanisoptera†) (2), den Polythoridae (Abb. 36.) und Calopterygidae (Abb. 38.), den Arten *Devadatta argyroides* (Amphipterygidae) (3), *Neurolestes trinervis* (3), *Dimeragrion percubitale* (2), *Podopteryx roseonotata* ("Megapodagrionidae") (1), *Anomisma abnorme* (Pseudostigmatidae) sowie wenigen fossilen "Anisozygoptera" und den Aeschnidiidae† Queradern in der Cubitalzelle vorhanden; mehr als drei Queradern jedoch nur bei den Polythoridae, Calopterygidae und Aeschnidiidae. Die Cubitalzelle von *Stenophlebia latreillei*† (Stenophlebiidae†) ist entgegen der Abbildung bei CARPENTER (1992: Fig. 54) stets ungeadert (NEL et al., 1993). Das gleiche gilt für die Epiophlebiidae und alle rezenten Anisoptera (!).

Die Subdiskoidalzelle der meisten Zygoptera (Hemiphlebioidea, Lestinoidea, Coenagrionoidea, Dictyriidae) ist ungeadert (Abb. 28., 32., 41. und 48.), die der Chlorocyphidae, Polythoridae (Abb. 36.), Euphaeidae (Abb. 37.; einschließlich *Litheuphaea*†, aber außer einigen rezenten Gattungen, wie z.B. *Epallage*), Calopterygidae (Abb. 38. und 42.) sowie von *Devadatta argyroides* (Amphipterygidae), *Phenacolestes mirandus*† (Dysagrionidae), *Thaumatoneura inopinata* (Thaumatoneuridae) und *Anomisma abnorme* (Pseudostigmatidae) ist durch Queradern unterteilt. Relativ zahlreich sind diese aber nur bei den Polythoridae und Calopterygidae. Eine Ausnahme bilden die Platystictidae (Abb. 49.), die als einzige Coenagrionoidea Queradern (3) in der Subdiskoidalzelle besitzen. Bei den Epiophlebiidae ist nur im Hinterflügel eine Querader in der Subdiskoidalzelle vorhanden. Das gleiche gilt für zahlreiche fossile "Anisozygoptera", einschließlich der Heterophlebioidea†. Bei den Liassogomphidae† (Anisoptera) sind in beiden Flügelpaaren mehrere Queradern in der Subdiskoidalzelle vorhanden, von denen jedoch keine besonders spezialisiert ist. Bei den übrigen Anisoptera ist in beiden Flügelpaaren i. d. R. zumindest eine schräggehende Querader vorhanden, die die Subdiskoidalzelle unterteilt.

Bei einigen Taxa ist diese Querader zu einer Pseudo-Analis umgebildet (siehe unten), während diese Struktur im Hinterflügel einiger "Corduliidae" (z.B. *Hemicordulia*) sowie aller Macrodiplacidae und Libellulidae reduziert ist, deren Subdiskoidalzelle im Hinterflügel daher sekundär ungeadert ist (Abb. 35.). In beiden Flügelpaaren aller Austropetaliidae und der meisten Gomphidae (z.B. *Hagenius* und *Onychogomphus*), der Sonidae†, Hemeriscopidae† und Cordulegastridae sowie im Hinterflügel der Petaluridae (außer *Uropetala*) und "Corduliidae" (Abb. 16.) ist nur diese eine Querader vorhanden. Der basale Abschnitt der Subdiskoidalzelle ist bei den Aeschnidiidae†, Aktassidae†, Aeshnidae (Abb. 15. und 34.), wenigen Gomphidae (z.B. *Lindeniini* und *Sieboldius*), Chlorogomphidae

Synthemistidae und Macromiidae in beiden Flügelpaaren durch weitere Queradern unterteilt. Das gleiche gilt für den distalen Abschnitt der Subdiskoidalzelle (Subtrigonalzelle)

Aeschniidae† (beide Flügelpaare), Aktassiidae† (zumindest im Hinterflügel), Cymatophlebiidae† (beide Flügelpaare), Petaluridae (mit Ausnahme von Uropetala nur im Vorderflügel; Abb. 14.a), Aeshnidae (beide Flügelpaare; Abb. 15. und 34.), basalen Gomphidae (Lindeniini nur Vorderflügel, Gomphoidini in beiden Flügelpaaren), Chlorogomphidae (beide Flügelpaare), Macrodiplacidae (nur Vorderflügel) und Libellulidae (nur Vorderflügel; Abb. 39.-40.).

#### h) Pseudo-Analis:

Im Vorderflügel aller Petaluridae (einschließlich *Protolindenia wittei*†; Abb. 14.a und 23.), mancher Gomphidae und aller Libelluloidea (Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae, Libellulidae; Abb. 16. und 39.-40.) sowie in beiden Flügelpaaren der Aeschniidae† und mancher Gomphidae (Gomphoidini sensu CARLE, 1986; z.B. *Phyllogomphoides undulatus*) scheint sich die konvexe Ader CuP&AA' basal der Subdiskoidalader zu gabeln und deren anteriorer Ast zur Basalecke der Trigonalzelle zu verlaufen, während der posteriore Ast zur Analecke ("Spitze") der Trigonalzelle verläuft und gegenüber dem anterioren Ast reduziert ist, bzw. bei den Libellulidae sogar den Charakter von Quergeäder angenommen hat. Diese beiden Adern begrenzen eine Flügelzelle, die als Subtrigonalzelle bezeichnet wird. Ein Vergleich von Vorder- und Hinterflügel sowie dem Flügelgeäder der übrigen Anisoptera und "Anisozygoptera" zeigt, daß es sich bei den anterioren Ast um eine sekundäre Bildung handelt (Pseudo-Analis; = AA0 sensu NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993), welche aus einer Cubitoanalquerader hervorgegangen ist (Abb. 16., 34. und 78.), die sich bei allen Anisoptera (einschließlich Stammgruppe) findet. Der posteriore Ast stellt, trotz seiner meist deutlich schwächeren Ausbildung, den wahren Verlauf der CuP&AA' dar. Die Bildung einer Pseudo-Analis ist auffällig korreliert mit dem Vorhandensein einer transversal gedehnten Trigonalzelle.

Die Cubitoanalquerader (siehe oben), die das Ausgangsmaterial der Pseudo-Analis darstellt, findet sich in beiden Flügelpaaren der Liassogomphidae†, Cymatophlebiidae†, Sonidae†, Austropetaliidae, Aeshnidae, einiger Gomphidae (z.B. *Hagenius brevistylus* und *Onychogomphus uncatus*), Cordulegastridae, Hemeroscopidae†, Neopetaliidae, Chlorogomphidae sowie im Hinterflügel der Petaluridae (einschließlich *Protolindenia wittei*†), Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae und "Corduliidae". Bei den Macrodiplacidae und Libellulidae fehlt diese Querader im Hinterflügel; sehr wahrscheinlich sekundär. Bei *Sona nectes*† (Sonidae†), einigen Gomphidae und den Synthemistidae ist im Vorderflügel die Pseudo-Analis-Bildung bereits angedeutet. Eine Querader ähnlicher Lage, aber fraglicher Homologie, ist auch im Hinterflügel einiger "Anisozygoptera" (z.B. *Epiophlebia superstes*) vorhanden.

Die Pseudo-Analis gleicht dem basalen Abschnitt der AA' bzw. CuP&AA' in Durchmesser ("Stärke"), Oberflächenstruktur und der konvexen Korrugation. Sie inseriert bei der Scheingabelung der CuP&AA' stets mit einer primären Junktion (beidseitig), während der Hauptast der echten CuP&AA' bei den Libellulidae dieser Gabelung mit einer sekundären Junktion entspringt. Die entsprechende Cubitoanalquerader inseriert dagegen stets mit einer sekundären Junktion, ist stets dünner als die CuP&AA' und besitzt eine neutrale Korrugation sowie meist auch eine abweichende Oberflächenstruktur.

#### i) Schrägadern:

Bei den Libellen kommt eine typische Schrägader in der Flügelmitte zwischen dem RP2 und dem IR2 der Lestinoidea, "Anisozygoptera" und Anisoptera vor (Abb. 14.-16., 54.-55.,



57. und 58.) und wurde häufig generell als Lestiden-Schrägader ("lestine oblique vein") bezeichnet, obwohl keineswegs sicher ist, daß die Struktur in allen erwähnten Taxa homolog ist. Die ähnliche Gestalt und relative Lage der Lestiden-Schrägader, welche im Grundplan der Lestinoidea und Anisoptera bei 60 % der Flügellänge zu finden ist, spricht für die Homologie der Lestiden-Schrägader bei den Lestinoidea (*Cretacoenagrion* † 60 %, *Nubiolestes* 64 %, *Synlestidae* 62 %, *Megalestidae* 56 %, *Lestidae* 47 %), Sieblosiidae (50 %), Epiophlebiidae (ca. 65 %) und den fossilen "Anisozygoptera" (50-65 %, meist ca. 55 %) sowie allen Anisoptera (52-64 % im Vorderflügel, meist ca. 60 %; außer bei den Petaluridae nur ca. 48 % und bei den Austropetaliidae ca. 67 %). Bei *Hemiphlebia*, *Chorismagrion*, *Perilestes* und *Perissolestes* fehlt die Lestiden-Schrägader vermutlich sekundär.

Eine zweite, akzessorische Schrägader distal der primären Lestiden-Schrägader findet sich bei den rezenten Petaluridengattungen *Uropetala* und *Petalura* (Abb. 14.a), abberanten Exemplaren von *Cordulegaster* und den fossilen Anisopteren *Leptaeschnidium latum* †, *Petalura* (?) *acutipennis* †, *Cymatophlebiella euryptera* † und *Protolindenia deichmuelleri* †, den fossilen "Anisozygoptera" *Selenothemis liadis* †, *Oreophlebia lata* †, *Xanthohypsa tillyardi* † und *X. praeclara* † sowie angeblich auch bei einigen Aeshnidae und einer anscheinend noch unbeschriebenen Anisoptere aus dem Wealden von Sussex, welche *Libellulium* † nahestehen dürfte (diese Aussage basiert auf einem Farbdia des Fossils, das mir von Ray Andress / London zur Verfügung gestellt wurde). *Protolindenia deichmuelleri* † besitzt sogar eine dritte, distale Schrägader zwischen RP2 und IR2.

Auch der Subnodus der Libellen stellt, aufgrund seiner Lage, Neigung und Tracheation, eine echte Schrägader dar und ist in Kapitel 4.1.4. näher beschrieben. Diese Subnodalschrägader ist bei allen \*Odonata sowie den Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †) und einigen "Protozygoptera" † (*Permolestidae* †) und Archizygoptera † (*Triassagrion* †) deutlich ausgebildet. Bei den meisten "Protozygoptera" † und Archizygoptera †, ist die Subnodalschrägader, wie bei den Sieblosiidae † (Zygoptera), senkrecht gestellt und basad verschoben, wodurch sie oft nicht mehr eindeutig unterschieden werden kann von anderen Queradern, die im Bereich des Nodus zwischen RA und RP liegen. Eine der Subnodalschrägader möglicherweise homologe Schrägader findet sich weiter distal zwischen RA und RP bereits bei den "Meganeuridae" † (außer *Namurotypus* †, *Oligotypus* † und *Kargalotypus* †), obwohl diese noch gar keinen echten Nodus besitzen (siehe Kapitel 5.2.). Eine ähnliche Schrägader besitzen auch die Protanisoptera † (außer *Ditaxineurella* †; Abb. 17.).

Alle Triadophlebiidae † (Triadophlebiomorpha †) besitzen sowohl einen echten Nodus mit Subnodalschrägader, als auch eine besondere Triadophlebiiden-Schrägader im distalen Flügelabschnitt zwischen RA und RP (Abb. 18.). Eine weitere, charakteristische Schrägader findet sich zwischen RP1 und IR1 der asiatischen Libellengattung *Philoganga* (Philogangidae), was dafür sprechen könnte, daß bei dieser Gattung der IR1 tracheenversorgt ist, im Gegensatz zu allen übrigen Odonata.

Die kleine und große Libelluliden-Schrägader (= "libellulid oblique vein" sensu NEEDHAM & BROUGHTON, 1927) sind keine echten Schrägaden (im Sinne der Definition in Kapitel 5.1.), da sie eine umgekehrte Neigung haben und keine Tracheen führen. Es handelt sich vielmehr um "normale Queradern, die nur verlängert und derart schräggestellt wurden, daß das posteriore Ende deutlich basal des anterioren Endes zu liegen kommt. Die große Libelluliden-Schrägader findet sich in beiden Flügelpaaren der Macrodiplacidae und Libellulidae (außer Tetrathemistinae) zwischen RP1 und RP2 und stellt in diesem Flügel-

stets die zweite Querader dar (Abb. 57.). Die kleine Libelluliden-Schrägender findet sich in beiden Flügelpaaren mancher Libellulidae (z.B. *Sympetrum*; Abb. 57.) zwischen IR2 und RP" und stellt in diesem Flügelfeld i.d.R. die zweite oder dritte Querader dar.

#### 4.1.16. Flügelszellen

##### 1.) Basalzelle und Cubitalzelle:

Die Basalzelle (Abb. 14) liegt zwischen dem konvexen doppelten Radialstamm (RA&RP) und dem konkaven Mediocubitalstamm (M&Cu). Sie wird basal durch die Flügelbasis begrenzt und distal durch den konvexen Arculus. In Flügeln mit einem unvollständigem Arculus (rezent nur im Vorderflügel von *Hemiphlebia* und *Chorismagrion*), also einer basal offenen Diskoidalzelle, geht die Basalzelle fließend in die Diskoidalzelle über (Abb. 17.-19., 72.-76. und 78.a). Bei den "Eugeropteridae" + und "Erasipteridae" + ("Protodonata" +) wird das Flügelfeld, welches der Basalzelle entspricht anterior durch den konkaven RP -, posterior durch den konvexen Media-Stamm (M+) und distal durch die konvexe MA und deren Anastomose mit dem RP (Pseudo-Arculus) begrenzt (Abb. 67.-71.).

Die Cubitalzelle der Odonata (Abb. 14.) liegt zwischen dem konkaven Mediocubitalstamm (M&Cu) und der konvexen AA', bzw. bei gestielten Flügeln dem konvexen Petiolushinterrand (AA'&AA"&AP). Sie wird basal durch die Flügelbasis begrenzt und distal durch die neutrale CuP-Kreuzung. Bei den "Eugeropteridae" + und "Erasipteridae" + ("Protodonata" +) liegt das Flügelfeld, welches der Cubitalzelle entspricht, zwischen dem konkaven Cubitalstamm (Cu-) und der konvexen AA' und wird distal durch den konkaven CuP (CuP-Kreuzung) begrenzt (Abb. 67.-71.). Bei einigen Triadophlebiomorpha + (Mitophlebiidae + und Triadophlebiidae +) fehlt die CuP-Kreuzung und die Cubitalzelle (Abb. 18. und 73.-74.), da die AA' mit dem M&Cu verschmolzen ist. Bei Mitophlebia ist dafür eine Pseudo-Cubitalzelle ausgebildet, die zwischen dem M&Cu und dem Flügelhinterrand (AA'&AA"&AP) liegt, und distal durch die queraderartige AA' begrenzt wird (Abb. 73.). Bei zahlreichen "Protozygotera" + (außer *Permolestes* +, *Kennedyia* +, *Permepallage* + und *Triassolestodes* +) und den Archizygotera + (außer *Triassagrion* +) ist die Cubitalzelle nicht klar abgrenzbar (Abb. 19.b), da die CuP-Kreuzung nicht zu erkennen ist, was möglicherweise nur darauf beruht, daß sie wegen ihrer extrem basalen Lage (vergl. *Kennedyia* +) i.d.R. nicht fossilisiert wurde. Die vermeintliche Cubitalzelle der "Protozygotera" + (z.B. *Permagrion* +) entspricht der Subdiskoidalzelle der Odonata, da sie distal nicht durch die CuP-Kreuzung, sondern durch die Subdiskoidalader begrenzt wird (*contra* FRASER, 1957).

##### 2.) Diskoidalzelle:

Die Diskoidalzelle liegt zwischen MA und MP. Sie wird basal begrenzt durch eine sekundäre Querader (basale Diskoidalquerader), die auch den posterioren Anteil des Arculus bildet, und wird distal begrenzt durch eine konvexe Ader (distale Diskoidalader), die der MA entspringt (Abb. 14.). Da bei den Protanisoptera +, Triadophlebiomorpha +, "Protozygotera" +, Archizygotera + und Tarsophlebioidea + sowie im Vorderflügel zahlreicher fossiler "Anisozygotera" und der rezenten Hemiphlebiidae und Chorismagrionidae, die basale Diskoidalquerader primär fehlt, wird deren Diskoidalzelle als "basal offen" bezeichnet (Abb. 17.-19., 69.b, 72.-76. und 78.a). Es ist auffällig, daß dies, mit Ausnahme der zwei australischen Reliktarten *Hemiphlebia mirabilis* und *Chorismagrion risi*, ausschließlich bei fossilen Odonatoptera der Fall ist. Die "Protodonata" + besitzen keine Diskoidalzelle, da ihnen

sowohl basale Diskoidalquerader als auch distale Diskoidalader fehlen (Abb. 67.-71.), obwohl zahlreiche unspezialisierte Queradern zwischen MA und MP vorhanden sind.

Die Diskoidalzelle der Zacallitidae †, weniger Chlorocyphidae (z.B. *Disparocypha*), der Polythoridae (Abb. 36.), Euphaeidae (Abb. 37.), Calopterygidae (außer Caliphaeinae; Abb. 38.), Diphlebiidae, Euarchistigmatidae †, und Thaumatoneturidae, der Gattung *Lestoidea* ("Megapodagrionidae"), der Platystictidae (Abb. 49.) und einiger Protoneuridae (z.B. Isostictinae) und Platycnemididae ist weitgehend rechteckig, während die der übrigen Odonata distal einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet. Distal extrem spitz zulaufend ist die Diskoidalzelle der höheren Lestinoidea (Synlestidae, Megalestidae, Lestidae; Abb. 32. und 41.) und der Coenagrionidae sowie der Epiophlebiidae ("Anisozygoptera"). Die anteriore Seite (MA+) der Diskoidalzelle der Polythoridae (Abb. 36.) ist nach posterior gewölbt (konkav). Die gesamte Diskoidalzelle der Hetaerinae (Abb. 38.) ist nach anterior gewölbt (konvex). Bei den zahlreichen Zygoptera ist die Diskoidalzelle im Hinterflügel zumindest geringfügig länger als im Vorderflügel (Polythoridae: *Euthore plagiata*; Dictyodoridae: *Heliocharis amazona*; Amphipterygidae: *Rimanella arcana*; "Megapodagrionidae": *Megapodagrion venale*; Pseudostigmatidae: *Mecistogaster linearis*; Protoneuridae: *Neoneura myrtae*; Platycnemididae: *Platycnemis acutipennis*). Bei den Gattungen *Chalcopteryx* (Polythoridae), *Amphipteryx* (Amphipterygidae) und *Pseudolestes* (Pseudolestidae) ist diese Längendifferenz besonders deutlich ausgeprägt. Bei den Chlorocyphidae und *Oxystigma williamsoni* ("Megapodagrionidae") ist die Diskoidalzelle in beiden Flügelpaaren extrem verlängert.

Bei den Stenophlebiidae und Anisoptera (einschließlich Liassogomphidae † und Aeschniidae †) ist die Diskoidalzelle in beiden Flügelpaaren in eine anteriore Hypertrigonalzelle und eine posteriore Trigonalzelle unterteilt (Abb. 14.), während dies bei den Heterophlebioidea † (Schwestergruppe der Anisoptera) nur im Hinterflügel der Fall ist. Die Hypertrigonalzelle und Trigonalzelle sind i.d.R. von dreieckiger Form. Lediglich bei den Heterophlebioidea † (Abb. 78.c) und den Liassogomphidae † sowie im Hinterflügel von *Macrodiplox balteata* (Macrodiploidae) hat die Hypertrigonalzelle eine viereckige Gestalt, während bei sehr wenigen Gomphidae (*Archaeogomphus*: nur im Vorderflügel), "Corduliidae" (*Idiophya* und *Cordulephya*: nur im Vorderflügel) und Libellulidae (Tetrathemistinae: beide Flügelpaare) die Trigonalzelle eine viereckige Gestalt hat. Außerdem ist eine viereckige Trigonalzelle bei einigen Vertretern der Libelluloidea (z.B. *Orthetrum*; Abb. 39.) gelegentlich als Abberation zu finden. Die anteriore Seite der Hypertrigonalzelle der Gomphidae und Libelluloidea (Abb. 16., 35., 39.-40. und 66.b) ist stark nach anterior gewölbt (konvex), während sie bei den übrigen Anisoptera gerade oder nur geringfügig gewölbt ist (Abb. 14.-15., 23., 34. 66.b und 78.).

Falls die Trigonalzelle nicht gleichschenkelig ist wird sie als transversal gedehnt bezeichnet, wenn die Costalseite (anteriore Seite) die kürzeste Seite ist und als longitudinal gedehnt bezeichnet falls die Costalseite die längste Seite ist. Die Trigonalzelle der Liassogomphidae † (Hinterflügel) ist etwa gleichschenkelig, die der Austropetaliidae und Hemeroscopidae † in beiden Flügelpaaren nur geringfügig longitudinal gedehnt. Die Trigonalzelle der Aeschnidae (Abb. 15. und 34.), Hageninae (Gomphidae: *Sieboldius* und *Hagenius*) und Cordulegastridae ist in beiden Flügelpaaren deutlich longitudinal gedehnt. Die Trigonalzelle der Aeschniidae † ist in beiden Flügelpaaren extrem transversal gedehnt. Eine solche transversale Dehnung in beiden Flügelpaaren findet sich ansonsten nur noch bei einigen Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides*), jedoch in weitaus geringerem Umfang. Bei den Sonidae †, Petaluridae (Abb. 14. und 23.), den meisten Gomphidae und den Libelluloidea (Abb. 16., 35. und 39.-40.) ist die Trigonalzelle des Vorderflügels, im Vergleich zu derjenigen des Hinterflügels, transversal



gedehnt. Besonders stark transversal gedehnt ist die Trigonalzelle im Vorderflügel der Libellulidae (außer Tetrathemistinae) und der Gattung *Petalura* (Petaluridae). Die Chlorogomphidae sind das einzige Taxon bei dem die Trigonalzelle im Hinterflügel, gegenüber derjenigen des Vorderflügels, etwas transversal gedehnt ist.

Einer der Odonaten-Diskoidalzelle ähnliche Bildung findet sich außerhalb der Odonatoptera bei einigen Myrmeleontoidea (Neoptera: Planipennia: Ascalaphidae und Myrmeleontidae, insbesondere Stilbopteryginae), deren Flügelgeäder auch sonst einige Ähnlichkeiten zu dem der Libellen besitzt, z.B. längliche Flügelform mit zahlreichen Längsadern und Queradern (Symplesiomorphie), zahlreiche vertikale Queradern am Costalrand (Symplesiomorphie) und gelenkige Querader-Längsader-Junktionen (Konvergenz bei den Ascalaphidae) sowie ein Petiolus bei einigen Ascalaphiden-Gattungen (z.B. *Neuroptynx*). Bei der "Diskoidalzelle" der Myrmeleontoidea handelt es sich zweifellos um eine Konvergenz, da diese Struktur, im Gegensatz zu den Odonata, distal durch eine Verschmelzung des CuP mit einem CuA-Ast begrenzt wird.

### 3.) Subdiskoidalzelle und Subtrigonalzelle:

Die Subdiskoidalzelle liegt zwischen der konkaven MP (bzw. MP&CuA) und dem konvexen CuP&AA' (Abb. 14., 32., 35. und 41.). Sie wird basal durch die neutrale CuP-Kreuzung begrenzt und distal durch die Subdiskoidalader (= CuA). Bei den "Protodonata" †, Protanisoptera † und Triadophlebiomorpha † ist eine solche Subdiskoidalzelle nicht im eigentlichen Sinne vorhanden, da der CuA noch nicht durch die MP eingefangen ist und somit keine Subdiskoidalader als distale Begrenzung existiert (Abb. 17.-18. und 68.74.). Die scheinbare Subdiskoidalzelle von *Zygophlebia* † (Triadophlebiomorpha †; Abb. 72.) wird distal nicht durch die Subdiskoidalader, sondern durch eine schräge Querader begrenzt (Pseudo-Subdiskoidalzelle). Bei den "Protozygoptera" † (z.B. *Permagrion* †) ist die Subdiskoidalzelle nach basal verschoben und ähnelt daher eher einer Cubitalzelle (siehe oben). Die scheinbare Subdiskoidalzelle dieser Taxa ist eine sekundäre Zelle (Pseudo-Subdiskoidalzelle), die basal durch die Subdiskoidalader und distal durch eine schräge Querader begrenzt wird (Abb. 76.). Bei den Tarsophlebioidea † ("Anisozygoptera") ist die Diskoidalzelle im Hinterflügel offen und relativ klein, während die Subdiskoidalzelle deutlich vergrößert ist und Gestalt und Funktion einer geschlossenen Diskoidalzelle angenommen hat. Diese Struktur wurde von NEL et al. (1993) daher als "Pseudo-Diskoidalzelle" bezeichnet. Die Subdiskoidalzelle der Isophlebiidae † ("Anisozygoptera") ist distal offen, da sich der CuP&AA' im Quergeäder auflöst bevor er die Subdiskoidalader (= CuA) erreicht (Abb. 22.).

Bei zahlreichen Anisoptera (Abb. 14.-16., 23., 34. und 78.) wird die Subdiskoidalzelle durch eine umgebildete Cubitoanalquerader (bzw. Pseudo-Analis) unterteilt in eine basale Subdiskoidalzelle und eine distale Subdiskoidalzelle (siehe Kapitel 4.1.15.). Diese distale Subdiskoidalzelle ist deutlich vergrößert und von dreieckiger Gestalt. Da sie posterobasal des Flügel dreiecks (Trigonalzelle) gelegen ist wird sie als Subtrigonalzelle bezeichnet. Eine solche Subtrigonalzelle findet sich im Vorderflügel aller Petaluridae (einschließlich *Protolindenia wittei* †; Abb. 14. und 23.), mancher Gomphidae und aller Libelluloidea (Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae, Libellulidae; Abb. 14., 16. und 39.-40.) sowie in beiden Flügelpaaren der Aeschniidae † und mancher Gomphidae (Gomphoidini sensu CARLE, 1986; z.B. *Phyllogomphoides undulatus*).

### 4.) Zellen der Flügelfläche:

In der anterioren Flügelregion, bzw. entlang des Flügelvorderrandes, aller Odonatoptera (außer Aeschniidae † und dem distalen Flügelabschnitt der Pseudostigmatidengattung

*Megaloprepus*) sind ausschließlich rechteckige Zellen vorhanden, während in der posterioren Flügelregion, bzw. entlang des Flügelhinterrandes i.d.R. polygonale Flügelzellen dominieren, sofern nicht alle Flügelzellen rechteckig sind (Abb. 14.-19., 34.-40. und 57.-59.). Die erwähnte anteriore Flügelregion erstreckt sich von der Flügelbasis bis zum Pterostigma, bzw. bis zum Apex falls kein Stigma vorhanden ist; sie wird anterior begrenzt durch den Costalrand und posterior begrenzt durch den RA&RP, RP-Stamm, RP' und RP1.

Bei den meisten Odonoptera dominieren im posterioren Bereich die polygonalen Zellen, während bei zahlreichen Zygoptera (Perilestidae, Chlorocyphidae, Polythoridae, Dictyrididae, Caliphaeinae, Calopterygidae, Thaumatoidea, "Megapodagrionidae", Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae) überwiegend oder ausschließlich rechteckige Zellen vorhanden sind (Abb. 59.). Bei den Hemiphysidae, Synlestidae, Lestidae, Euphaeidae, Hetaerinae, Amphipterygidae und wenigen Coenagrionoidea (z.B. *Pyrrhosoma*) sind dagegen sowohl rechteckige als auch pentagonale Zellen zahlreich vorhanden (Abb. 14.). Hexagonale Zellen sind nur bei allen "Anisozygoptera" (außer *Epiophlebia*) und Anisoptera (mit wenigen Ausnahmen, z.B. *Perithemis*) dominierend bzw. häufig (Abb. 14.-16.). Relativ häufig sind hexagonale Zellen außerdem bei den Epiophlebiidae sowie den Sieblosiidae †, Philogangidae, Diphlebiidae und manchen Amphipterygidae (*Pentaplebia*, *Devadatta*). Nur partiell vorhanden sind sie bei den Synlestidae, Chlorocyphidae, Euphaeidae (außer *Litheuphaea*†), Dictyrididae, Calopterygidae, der Amphipterygidengattung *Amphipteryx*, Thaumatoidea, einigen "Megapodagrionidae", (*Hypolestes*, *Philogenia*), während sie bei den Perilestidae, Lestidae, Polythoridae, der Amphipterygidengattung *Rimanella*, zahlreichen "Megapodagrionidae" (*Oxystigma*, *Megapodagrion*) und den übrigen Coenagrionoidea (Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae) meist vollkommen fehlen. Mit wenigen Ausnahmen ist also eine deutliche Reduktion des Anteils hexagonaler Zellen bei den Zygoptera festzustellen.

#### 4.1.17. Analschleife und Analdreieck

##### 1.) Analschleife:

Als Analschleife wird eine charakteristische Figur aus konvexen Längsaderästen im Hinterflügel der Anisoptera und einiger ihrer Stammgruppenvertreter bezeichnet (Abb. 14., 16., 34.-35. und 78.). Bei den Anisoptera wird die Analschleife basal durch einen sekundären Ast der AA' (AA1b) begrenzt und distal durch den ersten Gabelast des CuA (CuA'). Bei den Heterophlebioidea †, also der Schwestergruppe der Anisoptera ist ebenfalls eine Analschleife ausgebildet, die jedoch extrem klein ist (nur eine einzige Zelle!) und sich zudem in zwei weiteren Punkten von derjenigen der Anisoptera unterscheidet (Abb. 78.c):

- a) Die basale Begrenzung wird durch die AA2b gebildet, also denjenigen, sekundären Ast der AA', der zum Analwinkel verläuft. Da eine AA1b plesiomorph fehlt und eine Basalverschiebung der AA2b in der Stammgruppe der Anisoptera nachgewiesen werden kann, handelt es sich bei dieser Merkmalsausprägung um eine Plesiomorphie.
- b) Die posteriore Begrenzung wird nicht durch eine sekundäre Verstärkung des Quergeäders gebildet, wie bei den Anisoptera, sondern durch den CuA", der parallel zum Flügelhinterrand in Richtung Flügelbasis verläuft (NEL et al., 1993). Der CuA" bildet also sowohl die distale als auch die posteriore Begrenzung der Analschleife, während der CuA' der Anisoptera vertikal zum Flügelhinterrand verläuft. Da der CuA" auch bei den ursprünglicheren

Isophlebioidea + vertikal zum Flügelhinterrand verläuft handelt es sich bei dieser Merkmalsausprägung um eine Autapomorphie der Heterophlebioidea +.

Möglicherweise handelt es sich bei der Analschleife der Heterophlebioidea + ohnehin um eine konvergente Bildung, da die basalsten Anisoptera (Liassogomphidae +, Aeschniidae + und Aktassiidae +) noch keine Analschleife besitzen. Diese fehlt auch den Cymatophlebiidae + sowie einigen Petaluridae (z.B. Männchen von *Phenes raptor*), Gomphidae (z.B. *Gomphus*, *Archaeogomphus* und *Cyanogomphus*, "Corduliidae" (*Cordulephya*) und Libellulidae (Tetrathemistinae). Die Analschleife der Sonidae + ist nur eine einzige Zelle groß und auch die Analschleife der Petaluridae (z.B. *Tachopteryx thoreyi* mit 3-4 Zellen, *Tanypteryx hageni* mit 3-4 Zellen), Austropetaliidae (z.B. *Austropetalia patricia* mit 3 Zellen) und Gomphidae (z.B. *Phyllogomphoides undulatus* mit 3 Zellen, *Hagenius brevistylus* mit 3-4 Zellen und *Onychogomphus uncatatus* mit 2 Zellen) ist nur maximal 3-4 Zellen groß, sofern sie überhaupt zu erkennen ist. Eine mehr als 4 Zellen große Analschleife besitzen lediglich die Aeshnidae (z.B. *Aeshna cyanea* mit 12 Zellen), manche Cordulegastridae (z.B. *Zoraena bilineata* und *Cordulegaster erronea* mit 5-6 Zellen, *C. diadema* und *C. obliqua* mit 5 Zellen), die Hemeroscopidae + (*Hemeriscopus baissicus* + mit 16 Zellen) und Chlorogomphidae (z.B. *Chlorogomphus campioni* mit 10 Zellen) sowie die meisten Libelluloidea (Macromiidae: *Macromia georgiana* und *Didymops floridensis* mit 6 Zellen; "Corduliidae": *Oxygastra curtisii* mit 12 Zellen; Macrodiplacidae: *Macrodiplax balteata* mit 15 Zellen; Libellulidae: *Orthetrum brunneum* mit 25 Zellen, *Perithemis lais* mit 15 Zellen).

Die Analschleife der "Non-Libelloidea" und der basalen Libelluloidea (Synthemistidae, Gomphomacromiidae und Macromiidae) ist rundlich und besitzt keine konkave Mittelrippe (Cuspl -). Sie wird posterior durch eine horizontale Ader abgeschlossen, die durch eine sekundäre Verstärkung des Quergeäders entsteht (Abb. 34.). Fehlt diese posteriore Begrenzung (z.B. bei Männchen von *Phenes*) so wird in der Literatur meist der Begriff "offene Analschleife" verwendet, obwohl eigentlich überhaupt keine Analschleife ausgebildet ist (Abb. 23.).

Die Analschleife der "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae ist dagegen langgestreckt und wird durch eine konkave Interkalarader Cuspl - (Mittelrippe) in zwei Längshälften geteilt (Abb. 16. und 35.). Sie wird posterior durch eine Verschmelzung von AA1b und CuA' abgeschlossen. Letzteres findet sich innerhalb der "Non-Libelloidea" lediglich bei weiblichen Exemplaren von *Phenes raptor* (Petaluridae). Die Analschleife der Macrodiplacidae und insbesondere der Libellulidae hat zudem durch die Ausbildung eines Cuspl-Spornes einen stiefelförmigen Umriß, weswegen sie von TILLYARD (1914) als "italian loop" bezeichnet wurde (Abb. 35.). Dieser Sporn ist ein sekundärer, konkave Seitenzweig des Cuspl, der stets mit einer sekundären Junktion entspringt. Auffällig ist bei den Libellulidae die Gestaltähnlichkeit der transversal gedehnten Trigonalzelle im Vorderflügel mit der ebenfalls langgestreckten Analschleife im Hinterflügel.

Zusätzlich zu der primären Analschleife besitzen zahlreiche Aeshnidae (z.B. *Aeshna cyanea*) auch ein bis zwei akzessorische Analschleifen, die seitlich durch den CuA' und CuA'-Äste begrenzt werden. Bei *Aeshna cyanea* enthält diese akzessorische Analschleife beispielsweise ca. 13 Zellen und ist damit mindestens genauso groß wie die primäre Analschleife (Abb. 34.).

In der Analschleife der Libelluloidea (Abb. 16. und 35.) ist nahe der Spitze der Diskoidalzelle eine auffällige, schräge Querader ausgebildet, die vom CuA ("Gaff") zum Cuspl ("Mittelrippe" der Analschleife) verläuft. Eine dieser Querader homologe Ader ist auch in der Analschleife der meisten übrigen Anisoptera (außer Aeshnidae; Abb. 34.) nachzuweisen, jedoch weit weniger deutlich ausgebildet.



## 2.) Analdreieck:

Im Hinterflügel aller männlichen Anisoptera, die einen Analwinkel besitzen, ist auch ein Analdreieck ausgebildet (Abb. 14., 16., 23., 33. und 78.). Es fehlt daher lediglich den Aeschnidiidae † (siehe Kapitel 4.2.4. Punkt 5.), Anactini (Aeshnidae), wenigen "Corduliidae" (*Hemicordulia*) sowie allen Macrodiplacidae und Libellulidae (Abb. 35.). Es wird basal durch den Analrand (AA" & AP) begrenzt und distal durch die AA2b, also einen sekundären Ast der AA'. Anterior wird das Analdreieck durch die AA' begrenzt, während seine posteriore Spitze durch eine Verschmelzung von Analrand und AA2b entsteht, die unmittelbar am Analwinkel erfolgt (Abb. 33.). Mit Ausnahme den Libelluloidea und einiger Gomphidae ist innerhalb des Analdreiecks der rezenten Anisoptera stets ein vertikal verlaufender, sekundärer Ast der AA' zu finden (AA'b), der sich distal einmal aufgabelt, sodaß das Analdreieck in drei Zellen unterteilt ist (Abb. 33.), die bei einigen Arten zusätzlich sekundär unterteilt sein können. Bei den Isophlebioidea †, Heterophlebioidea † und den Liassogomphidae † ist ebenfalls ein Analdreieck ausgebildet. Dessen Basalseite ist jedoch weniger gerade und seine Fläche ist wesentlich größer, da die AA2b noch weiter distal entspringt, während sie in der Stammlinie der rezenten Anisoptera nach basal verschoben wurde (Abb. 78.).

## 4.2. BESCHREIBUNG ANDERER FLÜGELMERKMALE DER LIBELLEN:

### 4.2.1. Flügelmembran

#### 1.) Oberflächenstruktur:

Die imaginale Flügelmembran der Ephemeroptera und Odonata ist 2-3 µm stark und vollkommen glatt (Symplesiomorphie), d.h. es fehlen nicht nur kutikuläre Mikroskulpturen, die beispielsweise auf den Flügelmembran der Isoptera zu finden sind (ROONWAL, 1985), sondern auch jegliche Microtrichen (Aculeae/Trichome=unechte Haare), im Gegensatz zu den meisten Neoptera, einschließlich der recht ursprünglichen Plecoptera. Desgleichen fehlen Macrotrichen (Setae=echte Haare) auf der Flügelmembran der Ephemeroptera und Odonata völlig (Abb. 82.-84.), obwohl diese bei den Neoptera sehr verbreitet sind, z.B. zahlreich bei den Mecoptera (*Panorpa*; Abb. 85.) und spärlich bei den Ascalaphidae (z.B. *Libelluloides longicornis*). Die glatte Flügelmembran der "Palaeoptera" beruht aber sehr wahrscheinlich auf Symplesiomorphie und kann somit deren Validität als monophyletisches Taxon nicht begründen.

Als Abberation können jedoch gelegentlich vereinzelte Macrotrichen in der basalen Flügelmembran zu finden sein, z.B. im Cubitoanalraum des Hinterflügels von *Tachopteryx thoreyi* (Petaluridae). Bei *Euphaea guerini* (Euphaeidae) waren in 18 von 20 untersuchten Flügeln Macrotrichen auf der Dorsalseite der Basalzelle zu finden, meist sogar mehrere Macrotrichen in einer Reihe. Zumindest bei dieser Art scheint daher die vermeintliche "Abberation" den Normalzustand darzustellen. Ebenfalls bei *Euphaea guerini* sind regelmäßig die Mikroskulpturen des Pterostigmas auch auf der benachbarten Flügelmembran zu finden (siehe Kapitel 4.1.5.).

#### 2.) Färbung:

Eine Färbung größerer Bereiche der Flügelmembran durch Pigmentfarben findet sich insbesondere bei zahlreichen Arten der höheren "Calopterygoidea" (Chlorocyphidae, Polythoridae, Euphaeidae und Calopterygidae) sowie bei den Libelluloidea (Synthemistidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae). Bei den Polythoridae ist oft nur der Hinterflügel gefärbt. Bei den Austropetaliidae und Neopetaliidae ist die Flügelmembran am Costalrand rotbraun gefleckt. Alle übrigen rezenten Libellen haben mit wenigen Ausnahmen stets eine klar-transparente Flügelmembran, die bestenfalls im Bereich der Basis und/oder des Apex getrübt (opak) oder auch leicht gelblich oder bräunlich gefärbt sein kann. Bei den erwähnten Ausnahmen handelt es sich um folgende Taxa: *Chlorolestes* (Synlestidae), *Indolestes* (Lestidae), *Orolestes* (Lestidae), *Paraphlebia* (Megapodagrionidae), *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae), *Chloroneura* (Protoneuridae), *Acanthallagma* (Coenagrionidae), *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae), *Diphlebia* (Diphlebiidae), *Pseudolestes* (Pseudolestidae) und *Telephlebia* (Aeshnidae). Bei der Zygoptere *Microstigma rotundatum* (Pseudostigmatidae) kommt die kräftig gelbe Färbung des distalen Flügelabschnitts durch ein sekundäres Archaeodictyon gelber Flügeladern zustande (Abb. 81.).

Die metallisch blau glänzenden Flügel zahlreicher männlicher Calopterygidae (z.B. *Calopteryx virgo*) kommen nicht durch eine entsprechende Färbung der Flügelmembran zustande, sondern beruhen auf einer Strukturfärbung der Flügeladern selbst, die zudem ein besonders dichtes Netzwerk bilden. Der Interferenzglanz des Flügelgeäders wird durch eine dunkel-opake Pigmentfärbung der Flügelmembran unterlegt und dadurch verstärkt. Bei den Euphaeidae (z.B. *Euphaea guerini*) beruht der sehr ähnliche Glanzeffekt hingegen auf einer lackartigen Strukturfärbung der Flügelmembran, während die Flügeladern matt-schwarz gefärbt sind.

Während bei zahlreichen anderen Insekten ein Strukturglanzeffekt durch spezielle Kutikularschuppen erreicht wird, z.B. *Hoplia* (Coleoptera: Scarabaeidae), *Phyllobius* (Coleoptera: Curculionidae), *Morpho* (Lepidoptera: Morphidae) beruht der Metallglanz bei den Odonata stets auf einer entsprechenden Spezialisierung der flächigen Kutikula. Der irisierende Perlmutterglanz der ungefärbten Flügelmembran, insbesondere juveniler Imagines, basiert dagegen auf der Interferenzwirkung der zwei parallelen Membranschichten (WEBER & WEIDNER, 1974: 32).

Auffällig ist die Tatsache, daß bei denjenigen Taxa, die eine glänzende Flügelgefärbung und eine geschlossene Flügelruhehaltung besitzen (z.B. *Aristocypha fenestrella* und *Calopteryx virgo*), beiden Seiten des Flügels diesen Glanzeffekt aufweisen, während bei Taxa mit offener Flügelruhehaltung (z.B. *Chalcopteryx scintillans* und *Euphaea guerini*) nur die Flügeloberseite den Glanzeffekt zeigt.

Fossil erhaltene Flügelgefärbungen sind, mit Ausnahme einiger tertiärer Fossilien (z.B. *Zacalittes*†; siehe auch GENTILINI & PETERS, 1993), bei Libellen nicht bekannt. Es kann aber aufgrund anderer Indizien bzw. plausibler Analogieschlüsse hypothetisiert werden, daß die mesozoischen Aeschniidae† einen dunkel gefärbten Flügel mit metallischem Glanzeffekt besessen haben (siehe Kapitel 5.2.2. 13.)).

#### 4.2.2. Dornen und Haare der Flügeladern

##### 1.) Dornen:

Im Gegensatz zu allen übrigen Pterygota tragen sämtliche Flügeladern der Odonata stets echte Dornen, die einen mehrzelligen Ursprung haben und an deren Bildung alle Kutikularschichten beteiligt sind (Abb. 25.-27., 34.-35., 39., 43.-47., 54.-56., 58., 61.-62., 65., 90., 92. und 100.-102.). Bei den untersuchten Taxa wurde folgende Verteilung der Dornen festgestellt:

*Perilestidae* (*Perilestes kahli*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal glatt / ventral glatt), distaler RA (dorsal vereinzelt kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal glatt / ventral glatt), RP1 (dorsal glatt / ventral glatt), RP2 (dorsal glatt / ventral nur basal einige winzige Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), MA (dorsal winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral glatt), MP (dorsal glatt / ventral glatt), CuA (dorsal nur distal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal kräftig gezähnt, Sc-Dornen / ventral relativ lange L-Dornen, nicht sehr zahlreich)

*Synlestidae* (*Chlorolestes fasciata*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral winzige Sc-Dornen), RA&RP (dorsal winzige Sc-Dornen auf RA und kurze Sc-Dornen auf RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), RP (dorsal glatt / ventral wenige kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal relativ lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw.



CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

**Lestidae** (*Archilestes grandis*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral vereinzelt winzige Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und Zähnelung auf RP / ventral glatt), distaler RA (kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral wenige kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral glatt), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

**Chlorocyphidae** (*Aristocypha fenestrella*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt, außer Junktionsdorn bei M&Cu), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral vereinzelt lange L-Dornen), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

**Polythoridae** (*Euthore plagiata*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt bzw. winzig gezähnt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal fein gezähnt auf RA, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. apikal fein gezähnt), RP (dorsal glatt bzw. apikal fein gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt bzw. apikal fein gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt bzw. apikal fein gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt bzw. apikal fein gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt bzw. apikal fein gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral im Hinterflügel lange L-Dornen, im Vorderflügel nur distal gezähnt), MA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral gezähnt), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt bzw. distal winzig gezähnt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral nur distal fein gezähnt, lange L-Dornen nur auf dem CuAb, speziell im Hinterflügel), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal glatt bzw. kaum gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal deutlich gezähnt, Sc-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen)

- Euphaeidae (*Euphaea guerini*):** Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RP, kaum auf RA / ventral glatt), distaler RA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur im Hinterflügel), MA (dorsal extrem winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur im Hinterflügel), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral glatt), CuA (dorsal winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur im Hinterflügel), CuP-Kreuzung (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt, außer Junktionsdorn bei M&Cu und AA'), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal weitgehend glatt / ventral lange L-Dornen)
- Dictyriidae (*Heliocharis amazona*):** Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf dem RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal lange L-Dornen / ventral distal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral im Vorderflügel gezähnt, im Hinterflügel kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal winzig gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)
- Calopterygidae / Hetaerinae (*Hetaerina caya dominula*):** Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral glatt bzw. nur sehr winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal dicht gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal dicht gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel deutlich gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel deutlich gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel deutlich gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel deutlich gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel deutlich gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, im Vorderflügel nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, im Hinterflügel zahlreicher), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral speziell im Hinterflügel gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral relativ lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt, außer Junktionsdorn bei M&Cu und AA' / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal fein gezähnt, Sc-Dornen, basal eher glatt / ventral lange L-Dornen)
- Calopterygidae / Calopteryginae (*Calopteryx virgo meridionalis*):** Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal

gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen, nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen, nur distal), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. nur basal wenige kurze L-Dornen), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal spärlich grob gezähnt, Sc-Dornen, basal und anterior eher glatt / ventral relativ kurze L-Dornen)

*Amphipterygidae (Amphipteryx agrioides)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt und im medianen Abschnitt zusätzlich vereinzelt Dornenzähne, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. distal fein gezähnt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral nur winzig gezähnt), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral nur winzig gezähnt), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral glatt), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral wenige lange L-Dornen, ansonsten nur winzig gezähnt), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, mit vereinzelt kurzen Dornen, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

*Amphipterygidae (Rimanella arcana)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, bereits ab Ursprung), MA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, bereits ab Arculus), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, einschließlich Subdiskoidalader), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt bzw. leicht gezähnt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal fein gezähnt bzw. basal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

*Thaumtoneuridae (Thaumtoneura inopinata)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. distal des Pterostigmas gezähnt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze



Sc-Dornen), RP2 (glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen, nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. nur extrem distal relativ kurze L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. nur extrem distal relativ kurze L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal relativ kurze Se-Dornen / ventral relativ kurze L-Dornen, länger als dorsale Dornen)

"Megapodagrionidae" / Hypolestinae (*Hypolestes clara*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral vereinzelt kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral glatt), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

"Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Philogenia cassandra*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral nur basal einige winzige Sc-Dornen), RA&RP (dorsal recht große Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt, nur basal einige lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen, nur distal / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal lange Se-Dornen / ventral sehr lange L-Dornen)

"Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Oxystigma williamsoni*; Abb. 65.): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral glatt bzw. nur sehr winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kleine Sc-Dornen auf RP, kaum auf RA / ventral glatt), distaler RA (dorsal winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt, nur extrem distal ein paar relativ kurze L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt, nur extrem distal ein paar relativ kurze L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw.

CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

"Megapodagrionidae" / Megapodagrioninae (*Megapodagrion venale*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral glatt bzw. nur sehr winzig gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal winzige Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen, ab Basis / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal relativ kurze Sc-Dornen / ventral relativ lange L-Dornen)

Pseudostigmatidae (*Mecistogaster linearis*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal glatt / ventral glatt), distaler RA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral extrem fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur sehr distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral fein gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal extrem fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal schwach gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur mäßig zahlreich)

Platystictidae (*Palaemnema clementina*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral fast glatt, nur einzelne winzige Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kaum gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal glatt / ventral glatt), RP1 (dorsal glatt / ventral glatt), RP2 (dorsal glatt / ventral glatt), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral wenige lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal deutlich gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Protoneuridae (*Neoneura myrtae*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt auf RA und RP, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze

Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, weniger als MA), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal fein gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, speziell im Vorderflügel nicht sehr zahlreich)

*Platycnemididae (Platycnemis acutipennis)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

*Coenagrionidae (Pyrrhosoma nymphula)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), distaler RA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt / ventral gezähnt, kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal gezähnt, kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), Quergeäder (dorsal gezähnt, Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen)

*Petaluridae (Tachopteryx thoreyi)*: Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral kurz), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal kurze Sc-Dornen und Junktionsdorn bei M&Cu / ventral relativ lange L-Dornen), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA2b (dorsal kurze



Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur basal), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal lange Se-Dornen / ventral sehr lange L-Dornen)

Aeshnidae (*Aeshna cyanea*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal relativ kurze L-Dornen / ventral glatt), RP2 (dorsal relativ kurze L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen, nicht auf Gaff / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt, außer einem Junktionsdorn bei M&Cu im Vorderflügel / ventral glatt, außer zwei kurzen Dornen im Vorderflügel), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral längere L-Dornen), AA2b (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Gomphidae (*Phyllogomphoides undulatus*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral lange L-Dornen), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen, nur distal / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal glatt / ventral glatt), RP1 (dorsal glatt / ventral glatt), RP2 (dorsal relativ lange L-Dornen / ventral relativ lange Sc-Dornen, nur basal), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt, nur ein basaler L-Dorn), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur sehr distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral relativ lange Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA2b (dorsal glatt / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral einige kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal vereinzelt kurze Sc-Dornen auf RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen, nur basal), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal relativ lange L-Dornen, nur sehr distal / ventral kurze Sc-Dornen, nur distal), RP1 (dorsal relativ lange L-Dornen, nur sehr distal / ventral kurze Sc-Dornen, nur distal), RP2 (dorsal relativ lange L-Dornen, nur sehr distal / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen, distal relativ lang), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA2b (dorsal glatt / ventral glatt, außer einem langen L-Dorn), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit etwas reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Macromiidae (*Didymops floridiensis*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RP / ventral glatt), distaler

RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. nur distal des Pterostigmas lange L-Dornen), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral glatt), RP'' (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen, nur distal), RP1 (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen, nur distal), RP2 (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral relativ lange Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nicht auf Gaff), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal relativ lange Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA2b (dorsal kurze Sc-Dornen, nur basal / ventral glatt), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

"Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt bzw. nur sehr distal lange L-Dornen), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral relativ kurze Sc-Dornen), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt / ventral glatt, außer Junktionsdorn bei M&Cu), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA1b (dorsal relativ lange Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA2b (?), Cuspl (dorsal lange L-Dornen / ventral relativ lange Dornen, distal kürzer), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen, basal relativ lang), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), CuP-Kreuzung (relativ lange Dornen und Junktionsdorn bei M&Cu / ventral lange Dornen und Junktionsdorn bei M&Cu), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen, nur distal / ventral lange L-Dornen), AA2b (dorsal glatt / ventral lange L-Dornen), Cuspl (dorsal lange Dornen / ventral kurze Dornen, basal relativ lang), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit deutlich reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Libellulidae / Libellulinae (*Orthetrum brunneum*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA und RP / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal des

Nodus), RP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP' (dorsal glatt bzw. nur ein langer L-Dorn / ventral kurze Sc-Dornen), RP'' (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal lange L-Dornen, nur basal / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen, nur basal / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal kurze Sc-Dornen, basal etwas länger / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen, distal relativ lang), CuA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal ein Junktionsdorn bei M&Cu / ventral glatt), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), AA2b (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), Cuspl (dorsal glatt, außer Junktionsdorn bei CuP&AA' / ventral kurze Sc-Dornen, basal relativ lang, außerdem Junktionsdorn bei CuP&AA'), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit deutlich reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ lange Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Libellulidae / Palpopleurinae (*Perithemis lais*): Costalrand (Sc-Dornen-Doppelreihe), ScP (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), RA&RP (dorsal kurze Sc-Dornen auf RA / ventral glatt), distaler RA (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, ab Arculus), RP (dorsal glatt / ventral glatt), RP' (dorsal glatt / ventral weitgehend glatt), RP'' (dorsal lange L-Dornen, nur distal / ventral kurze Sc-Dornen), RP1 (dorsal lange L-Dornen, nur basal / ventral kurze Sc-Dornen), RP2 (dorsal lange L-Dornen, nur basal / ventral kurze Sc-Dornen), IR2 (dorsal winzige Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen, nur distal), MA (dorsal kurze Sc-Dornen, nur distal / ventral lange L-Dornen), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal glatt / ventral kurze Sc-Dornen), MP (dorsal glatt, nur extrem distal lange L-Dornen / ventral kurze Sc-Dornen, basal relativ lang), CuA (dorsal sehr kurze Sc-Dornen / ventral lange L-Dornen), CuP-Kreuzung (dorsal glatt, außer Junktionsdorn bei M&Cu und AA' / ventral lange Dornen und Junktionsdorn bei M&Cu und AA'), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Sc-Dornen / ventral glatt), AA1b (dorsal fast glatt, nur winzige Sc-Dornen / ventral wenige lange L-Dornen, nur distal), AA2b (dorsal glatt / ventral wenige lange L-Dornen, nur distal), Cuspl (dorsal weitgehend glatt / ventral relativ lange Dornen), Flügelhinterrand (Sc-Dornen-Doppelreihe; mit deutlich reduziert-herzförmigen Dornen), Quergeäder (dorsal relativ kurze Se-Dornen / ventral lange L-Dornen)

Die kurzen Dornenzähne (Sc-Dornen) des Costalrandes und Flügelhinterrandes sowie auf der Dorsalseite der konvexen und der Ventralseite der konkaven Längsadern (einschließlich Costalrand und Flügelhinterrand) zeigen mit ihrer Spitze stets nach distal bzw. in Richtung des Flügelapex, während die langen Dornen (L-Dornen) der Dorsalseite der konkaven und der Ventralseite der konvexen Längsadern vertikal stehen und somit mit der Spitze von der Flügelfläche weg zeigen. Auffällig ist die deutliche Reduktion der langen Dorsaldornen auf dem RP (speziell RP1 und RP2) und der MP aller Zygoptera (außer *Heliocharis amazona* und *Chlorocypha selysii*; vergl. D'ANDREA & CARFI, 1988: 322).

Die statistische Untersuchung der Dornenverteilung durch D'ANDREA & CARFI (1988, 1989, 1990, 1994) konnte großteils bestätigt werden (siehe Kapitel 5.1. und Abb. 65.), deren Angaben zur Verteilung der Dornentypen sind jedoch teilweise zu stark vereinfacht und werden somit der Vielfalt und Variabilität dieser Strukturen nicht ganz gerecht. Darüberhinaus sind einige ihrer Angaben unrichtig, z.B. bezüglich der Verteilung der Junktionsdornen und deren angebliche Abwesenheit bei den Polythoridae (siehe unten).

Generell erwies diese Untersuchung, daß die Bedornung der Flügeladern sehr variabel ist und selbst nahe verwandte Arten oft eine sehr unterschiedliche Ausprägung und Verteilung der



Flügeladerdornen besitzen. Dies schließt zwar eine Verwendung dieses Strukturkomplexes als taxonomisches bzw. phylogenetisches Merkmal keineswegs aus, es erscheint mir jedoch unangebracht, an Hand nur weniger untersuchter Arten einen Zustand für ein höheres Taxon zu postulieren, da eine nicht unerhebliche Gefahr besteht, daß zufällige Kongruenzen der artspezifischen Merkmalsausprägungen einen scheinbar taxonspezifischen Merkmalszustand vortäuschen.

## 2.) Junktionsdornen:

Als Junktionsdornen werden diejenigen Dornen bezeichnet, die die Queradern unmittelbar bei einer gelenkigen Junktion mit einer Längsader tragen (Abb. 65.). Bei den untersuchten Taxa wurde folgende Verteilung der Junktionsdornen festgestellt:

- Perilestidae (*Perilestes kahli*): RP2 (nur ventral: anterior und posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Synlestidae (*Chlorolestes fasciata*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), IR2 (dorsal: anterior und posterior; nur basal), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Lestidae (*Archilestes grandis*): RP' (nur ventral: nur posterior), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior; RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Chlorocyphidae (*Aristocypha fenestrella*): RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: nur anterior; nur undeutlich, möglicherweise kein echter Junktionsdorn), RP' (nur ventral: anterior und posterior), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), M&Cu (nur ventral: nur posterior; nur ein ventraler Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Polythoridae / Euthorinae (*Euthore plagiata*): RP2 (nur dorsal: nur anterior; undeutlich), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior; relativ undeutlich)
- Polythoridae / Polythorinae (*Cora cyane*): RP2 (dorsal und ventral: nur posterior), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: nur posterior)
- Euphaeidae (*Euphaea guerini*): ScP (nur ventral: anterior und posterior), RA&RP bzw. basaler RA (dorsal: anterior und posterior, ventral: nur posterior und nur distal), RP (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP' (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur basal), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), IR2 (nur dorsal: anterior und posterior; nur basal), MA (dorsal und ventral: anterior und posterior), M&Cu / MP&CuA / MP (dorsal und ventral: anterior und posterior; einschließlich ventralem Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), CuA (nur dorsal: anterior und posterior), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal und ventral: anterior und posterior; einschließlich ventralem Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung)
- Dicteriadiidae (*Heliocharis amazona*): RP (nur ventral: anterior und posterior; rudimentär), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior; undeutlich), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior; undeutlich), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior; undeutlich)
- Calopterygidae / Hetaerinae (*Hetaerina caya dominula*): ScP (dorsal und ventral: anterior und posterior; dorsal nur distal), RA&RP bzw. basaler RA (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP' (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP" (dorsal und ventral: anterior und posterior), MA (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur basal), M&Cu / MP&CuA / MP (dorsal und ventral: anterior und posterior; einschließlich dorsalem

- Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur basal, einschließlich dorsalem Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung)
- Calopterygidae / Calopteryginae (*Calopteryx virgo meridionalis*): ScP (nur ventral: anterior und posterior), RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: anterior und posterior), RP (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP' (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), IR2 (dorsal: anterior und posterior, ventral: nur posterior), MA (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur basal), M&Cu / MP&CuA / MP (dorsal und ventral: anterior und posterior), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur basal)
- Amphipterygidae (*Amphipteryx agrioides*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP' (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior; nur sehr rudimentär)
- Amphipterygidae (*Rimanella arcana*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior), konkave Interkalaradern (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Thaumtoneuridae (*Thaumtoneura inopinata*): RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- "Megapodagrionidae" / Hypolestinae (*Hypolestes clara*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- "Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Philogenia cassandra*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), IR1 / IR2 (nur dorsal: anterior und posterior; rudimentär und nur basal), MA (nur dorsal: anterior und posterior; rudimentär und nur basal), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- "Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Oxystigma williamsoni*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- "Megapodagrionidae" / Megapodagrioninae (*Megapodagrion venale*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), IR2 (nur dorsal: anterior und posterior; rudimentär und nur sehr basal), MP (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Pseudostigmatidae (*Mecistogaster linearis*): RP2 (nur ventral: anterior und posterior), RP'' (nur ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Pseudostigmatidae (*Megaloprepus coeruleus*): RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Platystictidae (*Palaemnema clementina*): RP2 (dorsal und ventral: anterior und posterior), RP'' (dorsal und ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior; sehr rudimentär)
- Protoneuridae (*Neoneura myrtae*): RP' (nur ventral: anterior und posterior), RP1 (nur ventral: anterior und posterior), RP2 (nur ventral: anterior und posterior), RP'' (nur ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Platycnemididae (*Platycnemis acutipennis*): RP2 (nur ventral: anterior und posterior), RP'' (nur ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Coenagrionidae (*Pyrrhosoma nymphula*): RP' und RP1 (nur ventral: anterior und posterior; Junktionsdornen nur basal und nur sehr schwach ausgebildet), RP2 (nur ventral: anterior und posterior), RP'' (nur ventral: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)

- Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*): RP (nur dorsal: nur posterior; relativ undeutlich), M&Cu (nur dorsal: nur posterior: nur ein Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), RP<sub>2</sub> / RP" / MP (gelenkige Junktionsdornen, aber keine Junktionsdornen)
- Aeshnidae (*Aeshna cyanea*): RP (nur ventral: nur posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), MA (nur dorsal: nur anterior), M&Cu (nur dorsal: nur posterior: nur ein Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Gomphidae (*Phyllogomphoides undulatus*): keine Junktionsdornen, sondern nur wulstartige Junktionsstüberkel: RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: nur posterior), RP (nur ventral: nur posterior), RP<sub>2</sub> (nur ventral: nur posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), IR<sub>2</sub> (nur dorsal: anterior und posterior), MP (nur ventral: anterior und posterior)
- Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*): RP (dorsal und ventral: nur posterior; besonders ventral nur undeutlich), RP" (nur dorsal: anterior und posterior; undeutlich), MP (nur dorsal: nur posterior; nur basal)
- Macromiidae (*Didymops floridiensis*): keinerlei Junktionsdornen !
- "Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*): RP (nur ventral: nur posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), M&Cu bzw. MP&CuA (nur ventral: nur posterior; nur ein Dorn auf CuP-Kreuzung), MP (nur ventral: anterior und posterior; posterior nur sehr undeutlich)
- Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*): RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: nur posterior), RP (dorsal und ventral: nur posterior), RP<sub>2</sub> (nur ventral: anterior und posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal und ventral: nur posterior; einschließlich CuP-Kreuzung), MP (nur ventral: nur anterior), AA' (dorsal und ventral: nur posterior; ventral nur sehr undeutlich)
- Libellulidae / Libellulinae (*Orthetrum brunneum*): alle Junktionsdornen relativ undeutlich: RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: nur posterior), RP (nur ventral: anterior und posterior; nur basal), RP' (nur ventral: nur posterior), RP<sub>2</sub> (nur ventral: anterior und posterior), RP" (nur ventral: anterior und posterior), IR<sub>2</sub> (nur dorsal: anterior und posterior; nur basal), MA (nur dorsal: nur anterior), M&Cu (nur dorsal: nur posterior; nur ein Junktionsdorn auf der CuP-Kreuzung), MP (nur ventral: anterior und posterior), Cuspl (nur ventral: anterior und posterior), AA<sub>1b</sub> (dorsal und ventral: anterior und posterior)
- Libellulidae / Palpopleurinae (*Perithemis lais*): alle Junktionsdornen sehr deutlich: ScP (nur ventral: anterior und posterior; nur an ax1 und ax2), RA&RP bzw. basaler RA (nur dorsal: anterior und posterior), RP (nur ventral: anterior und posterior), RP<sub>2</sub> (dorsal: anterior und posterior, ventral: nur anterior), RP" (dorsal: anterior und posterior, ventral: nur anterior), IR<sub>2</sub> (nur dorsal: anterior und posterior), MA (nur dorsal: anterior und posterior), M&Cu (nur dorsal: nur posterior; nur ein Dorn auf der CuP-Kreuzung), MP (nur dorsal: anterior und posterior; ventral sehr rudimentär), CuA (nur dorsal: nur posterior), Cuspl (nur ventral: anterior und posterior), AA' und AA<sub>1b</sub> (nur dorsal: nur posterior)

Die Junktionsdornen der Anisoptera sind, mit Ausnahme mancher kleiner Libellulidae (z.B. *Perithemis* und *Micrathyria*), nur relativ undeutlich ausgebildet. Junktionsdornen finden sich im Normalfall bei allen Zygoptera beidseitig auf der Dorsalseite und Ventralseite derjenigen Queradern, welche an die Konkavadern RP, RP", RP<sub>2</sub> und MP (Synlestidae, Lestidae, Chlorocyphidae) sowie ggf. konkave Interkalaradern des Radialfeldes (z.B. bei den Amphipterygidae und "Megapodagrionidae") angrenzen (Abb. 65.). Sie überragen die betreffenden Längsadern i.d.R. deutlich, sodaß bei einer Biegung die Spitze der Dornen nicht gegen die Seitenwand der Längsader drücken kann, wie dies von NEWMAN (1982) postuliert wurde, der eine stoßdämpfende Funktion der Junktionsdornen vermutete. Wahrscheinlicher ist daher



eine Funktion als mechanische "Stopper", die die Veränderbarkeit der Knitterstruktur limitieren (D'ANDREA & CARFI, 1988).

Bei einigen Taxa sind die Junktionsdornen nur undeutlich oder rudimentär ausgebildet, z.B. bei *Heliocharis* (alle Dornen), *Amphipteryx* (nur MP) und *Palaemnema* (nur MP). Die beiden ähnlichen aber unverwandten Gattungen *Thaumatoneura* (Thaumatoneuridae) und *Megaloprepus* (Pseudostigmatidae) besitzen nur Junktionsdornen beim RP". Die Perilestidae, Pseudostigmatidae (außer *Megaloprepus*), Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae besitzen nur auf der Ventralseite beim RP", RP2 und MP beidseitige Junktionsdornen. Bei den Euphaeidae und Calopterygidae sind wesentlich mehr Junktionsdornen ausgebildet als bei allen übrigen Taxa, so u.a. auch ventral bei der ScP (Antenodalverspannungen) und bei den konvexen Längsadern (RA&RP bzw. dem RA basal des Nodus, IR2, MA, CuA und AA). Beim RA distal des Nodus tragen die angrenzenden Queradern niemals Junktionsdornen und besitzen auch niemals gelenkige Junktionsdornen mit den erwähnten Längsadern. Am RP' sind nur bei sehr wenigen Taxa Junktionsdornen ausgebildet und beim RP1 fehlen Junktionsdornen sogar fast immer (Ausnahme Protoneuridae und Coenagrionidae; vergl. NEWMAN, 1982). Das weitgehende Fehlen gelenkiger Aderjunktionsdornen im Bereich des Flügelvorderrandes (Abb. 65.) ist erklärbar durch die Tatsache, daß es sich hierbei um eine versteifte Stützzone ("supporting area") handelt, die als "leading edge" bezeichnet wird (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1992).

Die von D'ANDREA & CARFI (1988: 316) beschriebene Verteilung der Junktionsdornen ist, ganz abgesehen von der unüblichen Anwendung der Begriffe konvex und konkav, nicht zutreffend ("they generally occur on concave(+) upper surface or convex(-) lower surface veins, but occasionally appear on adjacent veins of both types"). Unzutreffend ist u.a. auch deren Angabe, daß die Polythoridae keine Junktionsdornen besitzen. Bei den Polythoridae trägt die Gattung *Euthore* auf den Queradern beidseitig des RP" dorsal und ventral Junktionsdornen, während bei der Gattung *Cora* die übliche Junktionsdornverteilung vorliegt, also dorsal und ventral beidseitig der Konkavadern MP, RP" und RP2. Die Queradern, welche an den RP1 (= R2 sensu D'ANDREA & CARFI) angrenzen tragen bei *Euphaea* (Euphaeidae) auf der Ventralseite definitiv keinen Junktionsdorn an der RP1-Junktion. Da D'ANDREA & CARFI (1988: Fig. 5d) eine rasterelektronenmikroskopische Aufnahme dieser Dornen abgebildet haben, kann es sich bei der gegenteiligen Feststellung nur um einen Lapsus bei der Abbildungsbeschriftung handeln, wobei die Angabe sehr wahrscheinlich R3 (hier: RP2) lauten sollte.

### 3.) Haare (Macrotrichen):

Die Flügelmembran der Odonata ist, wie bereits erwähnt, frei von Macrotrichen (Ausnahme: Basalzelle von *Euphaea guerini*), wenn man von individuellen Abberationen absieht (siehe Kapitel 4.2.1.). Die primären Längsadern und deren Verzweigungen tragen bei den Odonata und zahlreichen anderen Pterygota echte Haare (= Macrotrichen oder Setae), die einen einzelligen Ursprung haben. Sehr zahlreich und auffällig sind diese Macrotrichen jedoch nur im basalen Flügelbereich der Euphaeidae (Abb. 37.), Dictyriidae (Abb. 64.) und Anisoptera (Abb. 29., 31., 44.), insbesondere der Libellulidae (Abb. 35., 39.-40., 45.). Ansonsten sind sie deutlich spärlicher verteilt als bei den meisten Neoptera. Die exokutikulären Macrotrichen sind flexible Haare, welche sich jeweils aus einer einzelnen, spezialisierten Hypodermiszellen entwickeln und an ihrem Ursprung von einem Basalring umgeben sind (SNODGRASS, 1935; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; WEBER & WEIDNER, 1974). Macrotrichen benötigen stets eine Nervenversorgung, ihr Vorkommen ist daher ein indirekter Hinweis darauf,

daß die betreffenden Adern Nerven führen. Bei den untersuchten Taxa wurde folgende Verteilung der Macrotrichen auf den Flügeladern festgestellt:

- Perilestidae** (*Perilestes kahli*): Costalrand (nicht erkennbar), ScP (keine), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (keine)
- Synlestidae** (*Chlorolestes fasciata*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral winzige Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden, aber kaum zu erkennen), Quergeäder (keine)
- Lestidae** (*Archilestes grandis*): Costalrand (kaum erkennbar), ScP (dorsal keine / ventral wenige kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral wenige kurze), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (kaum erkennbar), Quergeäder (keine)
- Chlorocyphidae** (*Aristocypha fenestrella*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP'' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP1 (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP2 (dorsal keine / ventral kurze Haare), IR2 (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), MA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (ventral sind oft relativ lange Haare vorhanden)
- Polythoridae** (*Euthore plagiata*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral zahlreiche kurze Haare), RA&RP (dorsal kurze Haare / ventral keine), RA (dorsal kurze Haare, nur basal / ventral keine), RP (dorsal keine / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), RP' (dorsal keine, bzw. nur im Hinterflügel einige basale Haare / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), RP'' (dorsal keine, bzw. nur im Hinterflügel einige basale Haare / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), RP1 (dorsal keine / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), RP2 (dorsal keine / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), IR2 (dorsal keine / ventral relativ lange Haare, nur im Hinterflügel), MA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare, nur im Hinterflügel), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal relativ lange Haare / ventral kurze Haare, im Hinterflügel zahlreicher), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare, nur im Hinterflügel), CuA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare speziell auf CuAa, nur im Hinterflügel), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral relativ lange Haare, nur im Hinterflügel), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (ventral sind oft relativ lange Haare vorhanden, speziell im Hinterflügel)
- Euphaeidae** (*Euphaea guerini*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal zahlreiche lange Haare / ventral zahlreiche kürzere Haare), RA&RP (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), RA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), RP (keine), RP' (keine), RP'' (dorsal relativ lange Haare / ventral keine), RP1 (keine), RP2 (dorsal relativ lange Haare / ventral keine), IR2 (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), MA (dorsal keine / ventral relativ lange), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral kurze Haare), MP (dorsal relativ lange Haare / ventral keine), CuA (dorsal keine / ventral relativ lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare),

- Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (dorsal und ventral relativ lange Haare vorhanden, fast alle Queradern mit einzelnen Haaren)
- Dictyrididae (*Heliophila amazona*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal zahlreiche sehr lange und kräftige Haare, einzigartig innerhalb der Zygoptera / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal keine / ventral keine, bzw. nur basal ein langes Haar), RA (keine), RP (dorsal vereinzelt relativ lange Haare / ventral kurze Haare), RP' (dorsal vereinzelt relativ lange Haare / ventral kurze Haare), RP'' (dorsal vereinzelt relativ lange Haare / ventral kurze Haare), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (dorsal nur sehr vereinzelt kurze Haare / ventral relativ kurze Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal zahlreiche sehr lange und kräftige Haare sowie vereinzelt kurze Haare / ventral keine), MP (dorsal lange Haare / ventral keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (regelmäßig mit relativ langen Haaren, speziell dorsal)
- Calopterygidae / Hetaerinae (*Hetaerina carya dominula*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurze Haare / ventral keine), RA (dorsal kurze Haare, nur basal des Nodus / ventral keine), RP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP'' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP1 (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP2 (dorsal keine / ventral kurze Haare), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral relativ kurze), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Haare / ventral keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- Calopterygidae / Calopteryginae (*Calopteryx virgo meridionalis*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurze Haare / ventral relativ kurze Haare), RA (dorsal kurze Haare / ventral keine), RP (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RP' (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RP'' (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RP1 (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RP2 (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), IR2 (keine), MA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Haare / ventral keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (dorsal und ventral sind vereinzelt relativ kurze Haare vorhanden; bei der Calopterygide *Umma cincta* tragen dagegen die meisten Queradern Macrotrichen)
- Amphipterygidae (*Amphipteryx agrioides*): Costalrand (nicht erkennbar), ScP (dorsal keine / ventral sehr zahlreiche kurze Haare), RA&RP (dorsal kurze Haare / ventral keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), MA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (keine), CuA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), konvexe Interkalaradern (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), Quergeäder (keine)
- Amphipterygidae (*Rimanella arcana*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral zahlreiche kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP'' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP1 (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP2 (dorsal keine / ventral kurze Haare), IR2 (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), MA (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), M&Cu bzw.



- MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (keine)
- Thaumtoneuridae (*Thaumtoneura inopinata*): Costalrand (kaum erkennbar), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurze Haare / ventral keine), RA (dorsal kurze Haare, nur basal des Nodus / ventral keine), RP (keine), RP' (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP'' (keine), RP1 (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (dorsal kurze Haare / ventral keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (kaum erkennbar), Quergeäder (keine)
- "Megapodagrionidae" / Hypolestinae (*Hypolestes clara*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurz / ventral keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- "Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Philogenia cassandra*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurz / ventral keine), RA (dorsal kurze Haare, nur basal des Nodus / ventral keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (keine)
- "Megapodagrionidae" / Argiolestinae (*Oxystigma williamsoni*): Costalrand (kaum erkennbar), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (dorsal kurz / ventral keine), RA (keine), RP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (kaum erkennbar), Quergeäder (keine)
- "Megapodagrionidae" / Megapodagrioninae (*Megapodagrion venale*): Costalrand (nicht erkennbar), ScP (keine), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (keine)
- Pseudostigmatidae (*Mecistogaster linearis*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral kurze Haare), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden, aber kaum zu erkennen), Quergeäder (keine)
- Platystictidae (*Palaemnema clementina*): Costalrand (kaum erkennbar), ScP (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (kaum erkennbar), Quergeäder (keine)
- Protoneuridae (*Neoneura myrtae*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral keine, bzw. nur ein kurzes Haar), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw.

- MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- Platynemididae (*Platynemis acutipennis*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (keine)
- Coenagrionidae (*Pyrrhosoma nymphula*): Costalrand (winzige Haare vorhanden), ScP (dorsal keine / ventral vereinzelt kurze Haare, kaum erkennbar), RA&RP (dorsal keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), Flügelhinterrand (winzige Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- Petaluridae (*Tachopteryx thoreyi*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal vereinzelt lange Haare / ventral keine), RA&RP (keine), RA (keine), RP (dorsal vereinzelt lange Haare / ventral keine), RP' (dorsal vereinzelt lange Haare / ventral keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (dorsal keine / ventral lange Haare), MA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral kurze Haare), MP (dorsal lange Haare / ventral kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal kurze Haare / ventral lange Haare), AA1b (dorsal vereinzelt kurze Haare / ventral lange Haare), AA2b (dorsal kurze Haare / ventral vereinzelt lange Haare), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (dorsal und ventral sind vereinzelt relativ lange Haare vorhanden, jedoch nur im Cubitoanalraum und nahe der Längsadern)
- Aeshnidae (*Aeshna cyanea*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal lange Haare / ventral keine), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), RP (dorsal einige lange Haare / ventral keine), RP' (dorsal einige lange Haare / ventral keine), RP'' (dorsal einige lange Haare / ventral keine), RP1 (dorsal einige lange Haare / ventral keine), RP2 (dorsal einige lange Haare / ventral keine), IR2 (dorsal keine / ventral einige lange Haare), MA (dorsal keine / ventral einige lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral keine), MP (keine), CuA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral einige lange Haare), AA1b (dorsal keine / ventral einige lange Haare), AA2b (keine), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- Gomphidae (*Phyllogomphoides undulatus*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (keine), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (keine), MP (keine), CuA (keine), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (keine), AA1b (keine), AA2b (keine), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (keine)
- Cordulegastridae (*Cordulegaster diadema*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (keine), RA&RP (keine), RA (keine), RP (keine), RP' (keine), RP'' (keine, bzw. ventral nur ein langes Haar), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (keine), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal keine / ventral zahlreiche kurze Haare), MP (dorsal keine / ventral zahlreiche kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral nur sehr vereinzelt relativ kurze Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral vereinzelt relativ kurze Haare), AA1b (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare), AA2b (dorsal keine / ventral relativ kurze Haare),

Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (ventral sind vereinzelt relativ kurze Haare vorhanden, jedoch nur basal und nahe der Längsadern)

Macromiidae (*Didymops floridiensis*): Costalrand (nicht erkennbar), ScP (dorsal lange Haare / ventral keine), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (dorsal keine / ventral lange Haare, nur basal des Nodus), RP (dorsal lange Haare / ventral keine), RP' (dorsal lange Haare / ventral keine), RP'' (keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (dorsal keine / ventral lange Haare), MA (dorsal keine / ventral lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral keine), MP (dorsal lange Haare / ventral keine), CuA (dorsal keine / ventral lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal vereinzelt kurze Haare / ventral lange Haare), AA1b (dorsal vereinzelt kurze Haare / ventral lange Haare), AA2b (keine), Flügelhinterrand (nicht erkennbar), Quergeäder (dorsal und ventral relativ lange Haare, in der basalen Flügelregion oft mehrere Haare pro Querader)

"Corduliidae" (*Oxygastra curtisii*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal lange Haare / ventral keine), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (dorsal keine / ventral lange Haare, nur basal des Nodus), RP (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine), RP' (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine), RP'' (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (dorsal keine / ventral lange Haare), MA (dorsal keine / ventral lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral vereinzelt kurze Haare), MP (dorsal lange Haare / ventral vereinzelt kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), CuP-Kreuzung (dorsal lange Haare / ventral keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare), AA1b (dorsal keine / ventral lange Haare), AA2b (?), Cuspl (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine, außer einem langen Haar nahe dem Ursprung), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (kaum)

Macrodiplacidae (*Macrodiplax balteata*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal lange Haare / ventral), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (dorsal keine / ventral lange Haare), RP (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine), RP' (keine), RP'' (dorsal lange Haare, nur basal / ventral keine), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (keine), MA (dorsal keine / ventral lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal zahlreich lange Haare / ventral keine), MP (dorsal zahlreich lange Haare / ventral vereinzelt kurze Haare), CuA (dorsal keine / ventral zahlreich lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare), AA1b (dorsal keine / ventral lange Haare), AA2b (dorsal keine / ventral lange Haare), Cuspl (dorsal lange Haare / ventral keine), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (dorsal und ventral sind vereinzelt relativ lange Haare vorhanden, jedoch nur nahe der Längsadern)

Libellulidae / Libellulinae (*Orthetrum brunneum*): Costalrand (relativ kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal lange Haare, speziell basal der ax1 / ventral keine), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (keine), RP (keine, bzw. nur im Hinterflügel dorsal mit langen Haaren), RP' (keine), RP'' (keine, bzw. nur im Hinterflügel dorsal mit langen Haaren, nur basal), RP1 (keine), RP2 (keine), IR2 (dorsal keine / ventral lange Haare, nur basal), MA (dorsal keine / ventral lange Haare, nur basal), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal vereinzelt lange Haare / ventral keine), MP (dorsal nur sehr vereinzelt lange Haare / ventral keine), CuA (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare), CuP-Kreuzung (keine, bzw. nur gelegentlich dorsal mit einem relativ langen Haar), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare), AA1b (dorsal keine / ventral lange Haare, nur basal), AA2b (dorsal keine / ventral vereinzelt lange Haare, speziell basal), Cuspl (dorsal keine / ventral lange Haare!, nur basal), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (keine)



Libellulidae / Palpopleurinae (*Perithemis lais*): Costalrand (kurze Haare vorhanden), ScP (dorsal lange Haare, speziell basal der ax1 / ventral keine), RA&RP (dorsal keine / ventral lange Haare), RA (dorsal keine / ventral lange Haare, basal und distal des Nodus), RP (dorsal lange Haare / ventral keine), RP' (dorsal lange Haare / ventral keine), RP'' (dorsal lange Haare / ventral keine), RP1 (dorsal lange Haare / ventral keine), RP2 (dorsal lange Haare / ventral keine), IR2 (dorsal keine / ventral lange Haare), MA (dorsal keine / ventral lange Haare), M&Cu bzw. MP&CuA (dorsal lange Haare / ventral keine), MP (dorsal lange Haare / ventral keine), CuA (dorsal keine / ventral lange Haare), CuP-Kreuzung (keine), AA' bzw. CuP&AA' (dorsal keine / ventral lange Haare), AA1b (dorsal keine / ventral lange Haare), AA2b (dorsal keine / ventral lange Haare), Cuspl (keine), Flügelhinterrand (kurze Haare vorhanden), Quergeäder (dorsal und ventral oft relativ lange Haare vorhanden)

Es können zwei Typen von Macrotrichen unterschieden werden:

- a) L-Macrotrichen: Diese sind mindestens 0,1 mm lang (z.B. Dorsalseite der distalen MP bei *Euphaea guerini*) und maximal 0,3 mm (*Heliocharis amazona*) bzw. 0,4 mm (*Orthetrum brunneum*) lang. Sie sind filiform, distal deutlich zugespitzt (Sensillum trichodeum) und stehen i. d. R. senkrecht in einer longitudinalen Reihe entlang der Längsadermitte. Sie befinden sich bei konvexen Adern stets auf der Ventralseite (Abb. 44.), bei konkaven Adern hingegen auf der Dorsalseite (Abb. 35., 45., 39.-40. und 64.). Besonders zahlreich sind die langen Macrotrichen, sofern sie überhaupt vorkommen, auf der Dorsalseite der ScP und des M&Cu sowie der Ventralseite des RA&RP. Vereinzelt L-Macrotrichen auf der "falschen" Seite kommen gelegentlich vor (Abb. 37. und 45.). Auf normalen Queradern, die eine mehr oder weniger neutrale Korrugation besitzen, können relativ lange Macrotrichen auf beiden Seiten vorhanden sein (z.B. *Antenodalia* bei *Euphaea*; Abb. 37.).
- b) S-Macrotrichen: Diese sind mit nur ca. 0,05 mm (*Heliocharis amazona*) bis maximal 0,1 mm (*Hetaerina caya*) relativ kurz. Sie sind borstenförmige, distal abgestutzte Setae (Sensillum basiconicum), die meist links und rechts der Längsaderflanken seitlich abstehen. Mit wenigen Ausnahmen kommen diese kurzen S-Macrotrichen ausschließlich bei den Zygoptera vor und zwar zusätzlich zu oder anstatt der langen L-Macrotrichen. Sie befinden sich auf den entgegengesetzten Seiten der Längsadern, also auf der Ventralseite der ScP, M&Cu und MP sowie der Dorsalseite des RA&RP, RA, IR2, MA und AA' (Abb. 37. und 64.). Bei den Anisoptera ist das Vorkommen kurzer Macrotrichen auf die Ventralseite des M&Cu und die Dorsalseite der AA beschränkt. Allerdings gehören auch die Macrotrichen des Costalrandes und Flügelhinterrandes aller Odonata eher zu diesem Typus.

Im distalen Flügelbereich werden die langen Macrotrichen zunehmend kürzer und sind dann beispielsweise auf der Dorsalseite der MP von *Euphaea* nur noch etwa 0,1 mm lang. Eine längenmäßige Unterscheidung der beiden Macrotrichentypen ist daher i. d. R. nur im basalen Flügelbereich möglich. Wie bereits erwähnt sind auch die Macrotrichen der Flügelränder, sowohl der Zygoptera als auch der Anisoptera, extrem kurz (maximal 0,1 mm).

Die charakteristische Verteilung der beiden Macrotrichentypen ist funktionell leicht zu erklären, da die Macrotrichen in den Tälern der Flügelalten (Dorsalseite der Konkavaden und Ventralseite der Konvexaden) viel weniger exponiert sind als die Macrotrichen auf den Kämme der Flügelalten (Ventralseite der Konkavaden oder Dorsalseite der Konvexaden) und folglich deutlich länger sein können als diese. Die Kürze der Macrotrichen auf den Kämme ist möglicherweise nur ein Schutz vor mechanischer Beschädigung, die Länge der Macrotrichen in den Tälern eventuell eine Voraussetzung zur Erfüllung deren Funktion, die vermutlich in der sensorischen Erfassung von Luftströmungen und Turbulenzen besteht. Die Abhängigkeit des

Vorkommens kurzer oder langer Macrotrichen von der Korrugation der entsprechenden Adern ist aber auch eine auffällige Parallele zur Verteilung kurzer und langer Dornen auf den Flügeladern der Odonata. Daher verwendete ich auf die Termini S- und L-Macrotrichen, analog zu den Bezeichnungen S- und L-Dornen (S-spines und L-spines sensu D'ANDREA & CARFI, 1988).

Das erwähnte Verteilungsmuster gilt jedoch nur für die Odonata, denn bei manchen Neoptera sind die Macrotrichen völlig anders verteilt (z.B. *Libelluloides longicornis*, Ascalaphidae; Abb. 79.). TILLYARD (1918) war irrtümlich der Meinung, daß die Odonata überhaupt keine Macrotrichen im Flügel besäßen. Diese Auffassung wurde zwar von FRASER (1942c) korrigiert, dabei allerdings durch den neuen Irrtum ersetzt, daß auch die Queradern der Odonata zahlreiche Macrotrichen trügen, da Fraser zu Unrecht die Dornen der Flügeladern als verstärkte Macrotrichen interpretierte. Dies war offenbar auch die Auffassung von ASAHINA (1954), der die Flügeladern als Setae bezeichnete.

Die Untersuchung erwies, daß bei den Odonata nicht nur die primären Längsadern, sondern auch Schaltadern (z.B. IR<sub>2</sub>) und Queradern oftmals Macrotrichen tragen (Abb. 35., 37. und 39.-40.). Das Vorhandensein oder Fehlen dieser Strukturen ist daher ungeeignet zur Abgrenzung bzw. Identifizierung der unterschiedlichen Adertypen.

### 4.2.3. Membranula und Axillarband

#### 1.) Membranula:

Die Membranula (= "Flügelhäutchen") ist eine flexible, milchig-transparente Membran mit körniger Struktur (Abb. 14.-16., 29., 33., 35., 39.-40. und 78.). Die Strukturierung scheint bei den verschiedenen Anisopterentaxa teilweise unterschiedlich zu sein, wurde aber in dieser Arbeit nicht rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Die Membranula verläuft im Vorderflügel der Anisoptera von der Basis der Analis zum Analrand (Dorsum). Das Gleiche gilt für den Hinterflügel, bei dem der Analrand besonders deutlich ausgebildet ist und die Basalseite des Analdreiecks bildet (außer Anactini, *Hemicordulia*, Macrodiplacidae und Libellulidae). Bei einigen Anisoptera ist der distale Abschnitt der Membranula nur als schmaler Membranstreifen ausgebildet, sodaß sie bereits deutlich vor dem posterioren Ende des Analdreiecks zu enden scheint. Die Membranula steht in kontinuierlicher Verbindung mit dem Axillarband und somit auch der Artikularmembran, der sie auch in der Struktur sehr ähnelt. Die Membranula ist daher am plausibelsten als eine sekundäre Erweiterung der Artikularmembran anzusehen, die den posterioren Axillarbereich mit dem basalen Flügelhinterrand ("trailing edge") verspannt (NEWMAN, 1982: 131) und möglicherweise eine wesentliche Rolle bei der aktiven Supination des Flügels beim Aufschlag spielt.

Bei den meisten Zygoptera erstreckt sich ein schmaler membranöser Streifen vom Ansatz des Axillarbandes an der Analisbasis, entlang des Analrandes bis zum Beginn dessen Dornendoppelreihe. Dieser Membranstreifen ist bei den Euphaeidae und Calopterygidae besonders deutlich ausgebildet. Er ist milchig-transparent und hat eine körnige Struktur. Sehr wahrscheinlich ist dieser Membranstreifen daher homolog mit der Membranula der Anisoptera. Bei den gestieltflügeligen Zygoptera ist er vermutlich nur deshalb weniger deutlich ausgeprägt, weil er durch die Petiolusbildung reduziert wurde.

Bei der vermeintlichen Membranula von *Megatypus* † ("Protodonata" †: Meganeuridae †) (TILLYARD, 1925a) handelt es sich wahrscheinlich um ein echtes, von Längsadern (JA und JP) durchzogenes Flügelfeld, das dem Jugum der Neoptera homolog sein dürfte (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984).

## 2.) Axillarband (= Flügelligament):

Das Axillarband ("axillary cord") ist in beiden Flügelpaaren aller rezenten Odonata vorhanden und stellt eine geringelte, schlauchartige Verdickung des posterioren Randes der Artikularmembran dar, die von der Basis der Analader zum postero-medianen Ende des Meso- bzw. Metascutellums verläuft (Abb. 29. und 33.), Haemolymph führt und in den Scutellarsinus mündet (SEIFERT, 1995). Signifikanten Unterschiede in der Ausbildung des Axillarbandes konnten bei den zahlreichen untersuchten Vertretern der Odonata nicht festgestellt werden.

## 4.2.4. Flügelform und Aurikel

### 1.) Absolute Größe:

(Hinweis: Mit Ausnahme von *Perithemis lais* und *Megaloprepus coerulatus*, die sich in meiner Sammlung befinden, wurden die Angaben dieses Unterkapitels der zitierten Literatur entnommen.)

Die Mehrzahl der rezenten Odonata besitzt eine Flügelspannweite zwischen 3,5 und 12 cm. Die größten Odonatoptera und auch größten Insekten überhaupt waren *Meganeuropsis permiana* und *M. americana* ("Protodonata" = Meganeuridae) mit bis zu 75 cm Flügelspannweite (ZESSIN, 1983). Die kleinsten Odonatoptera aller Zeiten sind die rezenten Zygopteren *Agriocnemis rubricauda* und *Rhodismura nursei* (Coenagrionidae) mit knapp 2 cm Flügelspannweite sowie *Hemiphysalis mirabilis* (Hemiphysalidae) mit maximal 2,5 cm Flügelspannweite (TILLYARD, 1917). Die größte bekannte Zygoptere ist die rezente Art *Megaloprepus coerulatus* (Pseudostigmatidae), die eine Flügelspannweite von 20 cm erreicht (das größte Exemplar in meiner Sammlung hat immerhin eine Spannweite von 18 cm). Die größte "Anisozygoptere" war *Isophlebia aspasia* (Isophlebiidae) mit maximal 23 cm Spannweite (NEL et al., 1993). Die kleinste Anisoptere ist die Wespen-mimikrierende rezente Art *Perithemis lais* (Libellulidae) mit nur ca. 3 cm Spannweite. Die größten rezenten Anisopteren *Petalura ingentissima* (Petaluridae) und *Tetracanthagyna plagiata* (Aeshnidae) die eine Spannweite von knapp 17 cm erreichen (TILLYARD, 1917), wurden nur von den fossilen Arten *Urogomphus giganteus* und *Gigantoeschnidium ibericus* (Aeschniidae) übertroffen, die eine Spannweite von ca. 20 cm erreichten (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993).

### 2.) Flügelform:

Zumindest die Vorderflügel der Odonatoptera sind in aller Regel auffällig langgestreckt. Der Längen-Breiten-Koeffizient (größte Vorderflügelänge geteilt durch größte Vorderflügelbreite) hat folgende Werte: "Protodonata" (5,3-6,1; außer *Paralogus* mit 3,0); Protanisoptera (4,5-5,0); Triadophlebiomorpha (5,3-8,3; außer *Piroutetia* mit schätzungsweise 4,7); "Protozygoptera" (5,3-7,1); Archizygoptera (4,8-5,4; außer *Terskeja* mit 4,4); Zygoptera (3,4-5,9 %, meist deutlich über 4,5; Ausnahme: *Phyllolestes* und *Coryphagrion* mit 6,3-6,4); "Anisozygoptera" und Anisoptera (3,9-5,4, meist ca. 4,5; außer Stenophlebiidae 6,1).

Bei den Palaeodictyopteroidea, Ephemeroptera und Neoptera ist dieser Wert nur selten höher als 4,2, meist sogar deutlich niedriger als 3,5 (zumindest im Grundplan der jeweiligen Taxa), d.h. die Flügel sind signifikant weniger lang und schmal. Bei der Mehrzahl aller Odonatoptera liegt dieser Wert hingegen deutlich über 4,2.

### 3.) Petiolus:

Der Petiolus ist eine, mehr oder minder lange, parallelseitige Verschmälerung der Flügelbasis, die bewirkt daß der Flügelumriß gestielt erscheint. Das Vorhandensein eines Petiolus geht nahezu ausnahmslos einher mit einer basalen Verschmelzung verschiedener Längsadern. Diese geschieht bei allen gestieltflügeligen Libellen, mit Ausnahme der Triadophlebiomorpha, durch



Verschmelzung des Flügelhinterrandes mit der Analader (AA') bis weit distal der Flügelbasis (Abb. 24.c, 28., 36., 41.). Bei den Triadophlebiomorpha + verschmolzen hingegen die AA' (plus CuA und CuP) mit der MP (Zygophlebiidae + und Mitophlebiidae +; Abb. 72. und 73.) und bei den stärker abgeleiteten Vertretern schließlich die MP&CuA&CuP&AA' mit dem Flügelhinterrand (Triadophlebiidae +; Abb. 18. und 74.). Bei der *Oreopteron asiaticum* + ("Anisozygoptera": Isophlebioidea +: Oreopteridae +) ist der Hinterflügel zwar deutlich gestielt, allerdings nur in Form einer Verengung des basalen Flügelabschnitts, ohne basale Verschmelzungen von Längsadern. Da bei den übrigen Gattungen der Oreopteridae + (z.B. *Sogdopteron* +) sowie den nahe verwandten Asiopteridae + der Petiolus nach Art der Zygoptera gebildet ist, handelt es sich bei der frei verlaufenden AA von *Oreopteron* + zweifellos um eine autapomorphe Merkmalsausprägung.

Hinsichtlich der Korrelation von Längsadersverschmelzung und Petiolusbildung bestehen zwei Interpretationsmöglichkeiten: Entweder ist die Verschmelzung die Ursache der Verengung der Flügelbasis (Petiolusbildung) oder deren sekundäre Folge. Diese Frage ist keineswegs nur akademisch, da von ihrer Beantwortung abhängt, ob der Petiolus der Triadophlebiomorpha + und der übrigen gestieltflügeligen Libellen überhaupt als ähnlich (topographisch homolog) erachtet wird. Da sich für beide Interpretationen plausible Argumente anführen lassen und der Fossilbericht leider keine zusätzlichen Hinweise liefert, muß bedauerlicherweise festgestellt werden, daß diese wichtige Frage beim derzeitigen Erkenntnisstand kaum rational entschieden werden kann. Dennoch neige ich eher zu der Ansicht, daß der Petiolus mehrfach konvergent entstanden ist.

Einen langen und deutlichen Petiolus, der um ein mehrfaches länger ist als breit, besitzen die Triadophlebiomorpha + (Abb. 18.), "Protozygoptera" +, Archizygoptera + (Abb. 19.), Lestinoidea (Abb. 14.) und Coenagrionoidea (Abb. 49.). Besonders lang ist der Petiolus bei den Triadophlebiomorpha +, "Protozygoptera" + und Archizygoptera + sowie den Perilestidae und Synlestidae. Innerhalb der Coenagrionoidea besitzen nur die Gattungen *Metacnemis* (Platycnemididae) und *Acanthallagma* (Coenagrionidae) einen recht kurzen Petiolus. Einen kurzen Petiolus, der aber stets länger ist als breit, besitzen die Hemiphlebiidae und die meisten "Calopterygoidea" (außer Euphaeidae und Calopterygidae) sowie die Epiophlebiidae und die meisten fossilen "Anisozygoptera" (*Tarsophlebia* + und die Stenophlebiidae + nur im Hinterflügel sowie die Archithemistidae +, Progonophlebiidae +, Selenothemistidae +, Oreopteridae +, Asiopteridae +, einige Camptophlebiidae + und alle Heterophlebioidea + in beiden Flügelpaaren; siehe NEL et al., 1993). Mit Ausnahme der nahe verwandten (NEL et al., 1993) Epiophlebiidae und Stenophlebiidae + ist der Petiolus der "Anisozygoptera" stets wesentlich kürzer als breit. Die "Protodonata" +, Protanisoptera +, Congqingidae +, Euphaeidae und die Calopterygidae (außer *Caliphaea*) sowie zahlreiche fossile "Anisozygoptera" und alle Anisoptera besitzen einen weitgehend ungestielten Flügel.

Ein gestielter Flügel ist auch außerhalb der Odonatoptera zu finden, beispielsweise bei den Megasecoptera + (Palaeodictyopteroidea +) oder den Tipulidae (Diptera). Der Besitz gestielter Flügel stellt für die betreffenden Taxa jedoch stets einen abgeleiteten Merkmalszustand dar. Da bei den meisten Pterygota, einschließlich der "Protodonata" +, Protanisoptera +, einigen fossilen "Anisozygoptera" und allen Anisoptera, der Flügel völlig ungestielt und die Analader bis zur Flügelbasis frei vorhanden ist, muß der Petiolus der Triadophlebiomorpha +, "Protozygoptera" +, Archizygoptera + und der Zygoptera als abgeleiteter Merkmalszustand angesehen werden und zwar ganz unabhängig von der Frage ob der gemeinsame Besitz des Petiolus auf Synapomorphie oder Konvergenz beruht (NEL et al., 1993), insbesondere wenn man die unterschiedlichen Aderverschmelzungen berücksichtigt.

Ein deutlich gestielter Flügel scheint korreliert zu sein mit einer basalen Position des Nodus, relativ wenigen Antenodalquerdarmen (meist 2), einem reduzierten Cubitoanalraum (i.d.R. nur eine Zellreihe) und einem relativ gestrecktem Verlauf der Längsadern. Ein ungestielter oder nur sehr kurz gestielter Flügel scheint hingegen korreliert zu sein mit einer medianen oder distalen Position des Nodus, relativ zahlreichen Antenodalquerdarmen, einem mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Cubitoanalraum (mehrere Zellen breit) und einem sigmoidalen Verlauf der Längsadern. Es gibt allerdings eine Anzahl von Ausnahmen, z.B. die Gattungen *Philoganga*, *Diphlebia* und *Thaumatonera*, die eine andersartige Kombination der erwähnten Merkmale besitzen. Dennoch sind sehr wahrscheinlich mechanische oder konstruktionsbedingte Zwänge ("constraints") die Ursache für die beschriebene Merkmalskorrelation und somit auch für die von mir vermutete konvergente Evolution eines gestielten Flügels.

#### 4.) Ungleichflügeligkeit (Anisopterier):

Bei den basalsten Stammgruppenvertretern der Ephemeroptera (Bojophlebiidae †), den basalen Neoptera, den basalen Stammgruppenvertretern der Odonatoptera ("Protodonata" † und Protanisoptera †) und den Anisoptera (Abb. 14., 16. und 23.) ist der Hinterflügel im basalen Bereich merklich breiter als im Vorderflügel. Dies gilt in deutlich geringerem Umfang auch für die Mehrzahl der "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*). Die beiden Flügelpaare der Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" †, Archizygoptera † und Zygoptera sind dagegen i.d.R. sehr ähnlich geformt. Lediglich *Triassolestodes* † ("Protozygoptera" †), *Batkenia* † ("Protozygoptera" †), *Chalcopteryx* (Polythoridae) und *Pseudolestes mirabilis* (Pseudolestidae) besitzen einen Hinterflügel, der gegenüber dem Vorderflügel deutlich verkürzt und distal verbreitert ist. Ungleichflügeligkeit kann außerdem durch die Bildung eines Analwinkels im Hinterflügel verstärkt werden (siehe Punkt 5.) oder auf völlig anderen Ursachen beruhen. So können sich Vorder- und Hinterflügel durch unterschiedliche Ausbuchtungen des Costalrandes unterscheiden, z.B. durch die antero-apikale Ausbuchtung im Vorderflügel von *Mecistogaster lucretia* (Pseudostigmatidae), die basale Ausbuchtung im Vorderflügel der Palpopleurinae (Libellulidae; Abb. 40.) und die basale Ausbuchtung im männlichen Hinterflügel der Gattung *Anisopleura* (Euphaeidae).

Bei der Mehrzahl der Odonatoptera ist der Hinterflügel kürzer als der Vorderflügel. Die Hinterflügelgröße (in Prozent der Vorderflügelgröße) hat bei den unterschiedlichen Taxa folgende Werte: "Protodonata" † (97-100 %), Protanisoptera † (Ditaxineuridae †: ca. 102 %), Triadophlebiomorpha † (keine Fossilien mit einem kompletten Flügelpaar bekannt, aber aufgrund fragmentaler Flügelpaare sicherlich über 90 %), "Protozygoptera" † (größtenteils nur Einzelflügel bekannt; *Batkenia* † mit ca. 73 % und *Triassolestodes* † mit ca. 75 % sind vermutlich Schwestergattungen und näher mit den Archizygoptera † verwandt), Archizygoptera † (*Terskeja* †: ca. 92 %), Hemiphlebioidea (92 %), Lestinoidea (94-97 %), "Calopterygoidea" (90-97 %; außer Zacallitidae † und Chlorocyphidae mit ca. 99-100 % sowie *Pseudolestes* mit ca. 75 %), Coenagrionoidea (94-97 %, außer Coryphagrionidae & Pseudostigmatidae mit ca. 99 %), Epiophlebiidae (ca. 92-93 %) und fossile "Anisozygoptera" (89-99 %, meist ca. 95 %), Anisoptera (92-99 %, meist ca. 96 %; Ausnahme: die Aeschniidae † mit ca. 102 %).

Auffällig ist die extreme Verkürzung des Hinterflügels bei den "Protozygopteren" *Batkenia* † und *Triassolestodes* † (siehe auch Kapitel 4.1.5) sowie *Pseudolestes* (Pseudolestidae). Eine ähnliche, wenn auch deutlich schwächere, Verkürzung (auf ca. 90 % der Vorderflügelgröße) und Verbreiterung des Hinterflügels findet sich bei *Chalcopteryx* (Polythoridae) und *Congqingia* † (Congqingiidae †). Die fossilen Ditaxineuridae † (Protanisoptera †) und Aeschniidae † (Anisoptera) sind die einzigen Odonatoptera, bei denen die Hinterflügel etwas (ca. 2 %) länger sind als die Vorderflügel.

Ein Außengruppenvergleich zeigt, daß die starke Verbreiterung des Hinterflügels (Abb. 14., 16. und 35.), also die extreme Ungleichflügeligkeit, der Anisoptera sehr wahrscheinlich ebenso wenig ursprünglich ist wie der gestielte Flügel der Zygoptera. Weder die Zygoptera noch die Anisoptera scheinen also hinsichtlich ihrer Flügelform dem Grundplan der \*Odonata zu entsprechen. Ein verbreiteter bzw. abweichend geformter Hinterflügel entstand konvergent auch bei den Protozygoteren *Batkenia* † und *Triassolestodes* †, den rezenten Zygopteren *Chalcopteryx* und *Pseudolestes* sowie tendenziell auch innerhalb der Sympecmatinae (Lestidae), insbesondere innerhalb der Gattung *Indolestes*. Mit Ausnahme der letztgenannten Gruppe beruht die "Anisopterier" bei diesen Zygoptera jedoch nicht auf einer Erweiterung des Cubitoanalraumes, sondern auf einer distalen Verbreiterung der Hinterflügel, die zudem gegenüber dem Vorderflügel deutlich verkürzt sind. Eine geringfügige Verkürzung des Hinterflügels gegenüber dem Vorderflügel findet sich allerdings beinahezu allen Odonata (siehe oben), wobei bei den Zygoptera meist der Flügelabschnitt distal des Nodus verkürzt ist, während bei den Anisoptera insbesondere die Flügelregion basal des Nodus verkürzt ist. Die geringere Länge des Hinterflügel und die oftmals längere Diskoidalzelle im Hinterflügel zeigen, daß die beiden Flügelpaare der Zygoptera zwar sehr ähnlich, aber keineswegs völlig gleichgestaltet sind, wie oftmals in der Literatur behauptet wird.

#### 5.) Analwinkel:

Ein Analwinkel findet sich im Hinterflügel der Männchen bei den meisten "Anisozygoptera" (einschließlich *Epiophlebia*) und Anisoptera (außer Aeschnidiidae †, Anactini, *Hemicordulia*, *Macrodiplacidae* und *Libellulidae*) (Abb. 14., 16., 23., 33. und 78.; außerdem konvergent bei verschiedenen Lestidae, z.B. deutlich ausgeprägt bei *Indolestes lundquisti* (ST. QUENTIN, 1967: 322) und angedeutet bei *Archilestes latialatus* (Abb. 32.) sowie *Erasipteroides valentini* † ("Protodonata" †: "Erasipteridae" †) und der *Triassolestodes asiaticus* † ("Protozygoptera" †). Bei den Anisoptera befindet sich der Analwinkel stets an der Verschmelzungsstelle der vertikal verlaufenden AA2b + mit dem Analrand. Bei *Triassolestodes* † übernimmt der vertikal verlaufende CuA+ (Subdiskoidalader) die Funktion der AA2b der Anisoptera. Die Protodonate *Erasipteroides* † ist das einzige Taxon der Odonatoptera, bei dem auch im Vorderflügel ein Analwinkel ausgebildet ist, der allerdings etwas anders geformt als im Hinterflügel (BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989: 200).

Bei fossilen Formen bei denen nur Einzelexemplare bekannt sind, muß die Frage ob ein Analwinkel vorhanden ist i.d.R. als unbekannt eingestuft werden, selbst wenn sicher ist, daß es sich um fossile Hinterflügel handelt, da es sich zufällig um ausschließlich weibliche Exemplare handeln könnte. Hinsichtlich der Aeschnidiidae † kann jedoch, unter Vorbehalt, davon ausgegangen werden, daß ein Analwinkel fehlt, da keiner der 12 bislang bekannten Hinterflügel einen Analwinkel besitzt. NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) hatten berechnet, daß die statistische Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei all diesen 12 Fossilien um Weibchen handelt nur 1:4167 (= 0,00024) beträgt.

Die Hemeroscopidae † besaßen dagegen vermutlich einen Analwinkel, obwohl das einzige bekannte Fossil abgerundete Hinterflügelbasen besitzt. Aufgrund des Flügelgeäders war bislang schon klar, daß es sich bei *Hemeroscopus* † höchstwahrscheinlich um einen Verwandten (im phenetischen Sinne) der Cordulegastridae handelt (CARPENTER, 1992), wobei bei dieser Feststellung die Chlorogomphidae offenbar als Unterfamilie der Cordulegastridae aufgefaßt wurden. Durch das einzigartige Merkmal der Cordulegastriden-Lücke (siehe Kapitel 4.1.15) wurde in dieser Arbeit nun eine Synapomorphie für ein Monophylum aus Hemeroscopidae † und Cordulegastridae beschrieben. Da der Besitz eines Analwinkels zum Grundplan der Anisoptera und auch der Cordulegastridae gehört, sind nur zwei Erklärungen für das Fehlen des



Analwinkels bei *Hemeroscopus* + denkbar. Zum Einen wäre möglich, daß es sich zwar um ein männliches Tier handelt, daß aber bei den Hemeroscopidae + der Analwinkel sekundär fehlt. Zum Anderen besteht jedoch die 50%-ige Wahrscheinlichkeit, daß es sich einfach nur um ein weibliches Exemplar handelt, bei dem gar kein Analwinkel zu erwarten ist. Da das Fossil bedauerlicherweise keine anderweitigen Geschlechtsmerkmale erkennen läßt, bleibt zur Entscheidung zwischen den beiden erwähnten Hypothesen nur das Prinzip der sparsamsten Erklärung: Die sparsamste Annahme ist, daß es sich bei *Hemeroscopus* + um ein weibliches Tier mit abgerundeten Hinterflügelbasen handelt, während die (unbekannten) männlichen Exemplare einen Analwinkel besaßen.

#### 6.) Aurikel:

Aurikel gehören eigentlich nicht zum Thema dieser Arbeit und werden hier nur erwähnt, weil früher oft ein Zusammenhang mit dem Flugapparat gesehen wurde, wegen der auffälligen Korrelation mit der Ausbildung eines Analwinkels im Hinterflügel der Anisoptera (zur tatsächlichen Funktion siehe Kapitel 5.1.). Diese beiden Strukturen sind, zumindest bei allen rezenten Vertretern, ausschließlich bei männlichen Tieren deutlich vorhanden; bei weiblichen Exemplaren sind bestenfalls rudimentäre Aurikel vorhanden (z.B. Gomphidae).

Die Aurikel sind ohrenförmige, bedornete Fortsätze am 2. Abdominalsegment der basalen \*Anisoptera, der jurassischen "Anisozygoptere" *Tarsophlebia* + und einigen Gattungen der Euphaeidae (z.B. *Euphaea*). Bei den rezenten Epiophlebiidae und deren fossiler Schwestergruppe Stenophlebiidae + gibt es hingegen keinerlei Spur von Aurikeln (FRASER, 1943; ASAHINA, 1954; NEL et al., 1993) und auch den Isophlebiidae + scheinen sie zu fehlen (NEL et al., 1993). Wie bereits erwähnt wurde, ist das Vorhandensein von Aurikeln bei den Anisoptera korreliert mit dem Vorhandensein eines Analwinkels im Hinterflügel. Bei den Anactini (Aeshnidae), *Hemicordulia* ("Corduliidae"), Macrodiplacidae und Libellulidae fehlen sowohl Analwinkel als auch Aurikel sekundär, bzw. sind letztere zumindest stark zurückgebildet. Die neotropische Gomphidengattung *Progomphus* ist meines Wissens das einzige Taxon der rezenten Anisoptera, das noch Analwinkel besitzt, obwohl die Aurikel reduziert wurden.

Die Aurikel der Anisoptera sind laterale Anschwellungen anterior der Antecostalsutur des 2. Abdominalsegmentes, während die Aurikel der Euphaeidae von der Carina lateralis desselben Segmentes gebildet werden (CARLE, 1982b, 1982d). Die Aurikel der Tarsophlebiidae + sind keinem der beiden Typen sicher zuzuordnen (NEL et al., 1993). Im Rahmen dieser Diplomarbeit konnten erstmals Aurikel-ähnliche Strukturen bei Vertretern der Coenagrionoidea nachgewiesen werden und zwar bei beiden Geschlechtern der neotropischen Gattung *Mecistogaster* (Pseudostigmatidae). Deren "Aurikel" sind unbedornt und werden, im Gegensatz zu den Aurikeln der Anisoptera und der Euphaeidae, durch einen vergrößerten lateralen Gelenktuberkel am Hinterrand des ersten und zweiten Abdominalsegmentes gebildet, der bei den Weibchen nur geringfügig kleiner ist als bei den Männchen. Bei den übrigen Gattungen der Pseudostigmatidae sind die Gelenktuberkel nicht vergrößert.

## 5. DISKUSSION

### 5.1. DEFINITIONEN UND ERLÄUTERUNGEN DER STRUKTUREN:

GHISELIN (1976) unterschied hinsichtlich der Definition von Begriffen, die "lexikalischen Definitionen", welche angeben wie ein Begriff i.d.R. verwendet wird, von den "festsetzenden Definitionen", welche angeben wie ein Begriff verwendet werden sollte. In diesem Sinne sind die folgenden Definitionen eher als festsetzende Definitionen zu verstehen. Ähnlich wie bei der Definition von Begriffen wie z.B. Homologie, Spezies und Monophylum, muß bei der Definition der Flügelstrukturen unterschieden werden zwischen dem Naturphänomen, das mit dem Begriff bezeichnet werden soll und den Kriterien, mittels deren dieses Phänomen ggf. zu identifizieren ist. Die Präzision der Definition ist dabei stets unabhängig von der Präzision der Erkennungskriterien.

Zusätzlich zu den begrifflichen Definitionen, werden im folgenden einige Überlegungen zur funktionellen und evolutionären Bedeutung der betreffenden Strukturen erörtert.

#### 1.) Korrugation ("corrugation"):

Die Korrugation der Insektenflügelmembran und deren Zusammenhang mit dem Verlauf der Längsadern wurde von AUDOUIN (1824), ADOLPH (1879), REDTENBACHER (1886) und LAMEERE (1922) entdeckt. Korrugation bezeichnet die plissé-artige Knitterstruktur (SCHIEMENZ, 1953) der Flügelmembran (Abb. 24.-26. und 65.), deren Längsfalten eine Versteifungsfunktion analog den Falten bei einem Fächer oder bei Wellblech erfüllen (LENDENFELD, 1881; FRASER, 1954, 1957; EDMUNDS & TRAVER, 1956; HERTEL, 1966; NEWMAN, 1982; NEWMAN & WOOTTON, 1986; WOOTTON, 1991, 1992; *contra* NEEDHAM, 1951). In den alternierenden Tiefen und Höhen der Falten verlaufen jeweils die Längsadern. Diejenigen Adern, die in der Oberseitenansicht entlang der Höhen verlaufen, nennt man konvexe Adern; sie werden mit einem Pluszeichen "+" gekennzeichnet. Die entsprechenden Adern in den Tiefen nennt man konkave Adern; sie werden mit einem Minuszeichen "-" gekennzeichnet (TILLYARD, 1917). Von einigen wenigen Autoren (z.B. D'ANDREA & CARFI, 1988, 1989) sind die Begriffe konvex und konkav leider im umgekehrten Sinne verwendet worden, wohl deshalb, weil bei der Flügelruhehaltung der Zygoptera und Ephemeroptera die Plus-Adern in Richtung der Flügelinnenseite gewölbt sind und die Minus-Adern in Richtung der Flügelaußenseite.

Durch Verschmelzung von ursprünglich getrennten Aderstämmen hat der Libellenflügel an der Basis einen "w"-förmigen Querschnitt erhalten (Abb. 24.-25.), wobei alle konvexen Aderstämmen einen vergrößerten und komplexeren Querschnitt haben als die konkaven Aderstämmen (CARLE, 1982b; NEL et al., 1993: 30). Dies zeigt sich besonders deutlich bei den gestielten Flügeln der Zygoptera (Abb. 24.a) und hat seine funktionelle Begründung in einer Verstärkung des Flügelränders und der Mittelachse, die der Verformung des Flügels durch den Luftwiderstand beim Flügelschlag entgegenwirkt und eventuell damit auch eine passive Pronation und Supination des Flügels durch aerodynamische Kräfte ermöglicht (CARLE, 1982b; SEIFERT, 1995: 185). Laut NEWMAN (1982) beruht die Pronation und Supination jedoch nur auf aktiver Muskelwirkung und Trägheitsmomenten der "trailing edge". Von den beiden schwächer ausgebildeten Konkavstämmen stellt der anteriore Stamm lediglich die Basis der ScP dar, während der posteriore Stamm aus einer Verschmelzung der Basen von M und Cu entstand, die sekundär vereinheitlicht wurde.

Die folgenden, funktionell wichtigen Falten wurden von CARLE (1982b) speziell benannt:

- a) "costal pleat" (= "subcostal fold" sensu COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899: 236; = Costalsektor sensu PFAU, 1986: 52): Verläuft von der Basis zum Nodus entlang der ScP.
- b) "distal pleat": Verläuft von der Mittelgabel bis zum Flügelrand, entlang den RP-Ästen.
- c) "discal pleat": Verläuft von der Flügelbasis bis zum Diskoidalnodus, entlang der MP.

## 2.) Flügeladern (Flügelvenen):

Aus kutikulärem Chitin bestehende, sklerotisierte und tubuläre Versteifungsstrukturen der Flügelmembran, welche von der Hypodermis gebildet werden (BRADLEY, 1931; GRASSÉ, 1973; WOOTTON, 1992). Das Flügelgeäder dient primär der mechanischen Stabilisierung und der physiologischen Versorgung des Flügels (EIDMANN & KÜHLHORN, 1970). Sowohl Längsadern als auch Queradern der Libellen besitzen ein Lumen, mit kreisrundem oder elliptischen Querschnitt und verdickten Wänden (Abb. 24.-27.). Bei den Libellen tragen die Längs- und Queradern Dornen (D'ANDREA & CARFI, 1988, 1989, 1990, 1994), die primären Längsadern und deren Verzweigungen zudem auch Macrotrichen. Das Vorhandensein oder Fehlen von Tracheen, Nerven und Macrotrichen ist weit weniger zur Charakterisierung der unterschiedlichen Adertypen geeignet, als lange Zeit geglaubt wurde (LAWRENCE et al., 1991; WOOTTON, 1992). Die Längsadern werden mit Großbuchstaben bezeichnet, Queradern mit Kleinbuchstaben. Längsadern verlaufen longitudinal und sind entweder konkav oder konvex. Diese Korrugation ist sehr konstant und wird niemals "schlagartig" geändert (CARPENTER, 1966; KUKALOVA-PECK, 1978), sondern bestenfalls durch einen langsamen Evolutionsprozeß und meist auch nur in ihrem distalen Abschnitt. Die Ursache von scheinbaren Änderungen von Aderkorrugationen liegt offenbar meist in Aderverschmelzungen von Längsadern unterschiedlicher Korrugation. Im Grundplan der Pterygota und bei allen "Palaeoptera" finden sich die Flügeladerprofile der konkaven Adern stets überwiegend in der ventralen Flügelmembran, die der konvexen Adern in der dorsalen Flügelmembran (plesiomorph) (Abb. 24.-26.) (WOODWORTH, 1906; CALVERT, 1911; SPIETH, 1932; Séguin in GRASSÉ, 1973; CARPENTER, 1979). Durch den Umstand, daß sich die beiden Membranen mit den jeweiligen Aderprofilen trennen lassen, kam HAGEN (1846) zu dem unrichtigen Schluß, daß es sich hierbei um zwei unabhängige Adersysteme handeln müsse und ADOLPH (1879) zu der Auffassung, daß ein fundamentaler Unterschied zwischen konvexen und konkaven Adern bestehe. Bei den meisten Neoptera sind die Aderprofile i. d. R. zwar in beiden Membranen deutlich ausgeprägt (apomorph) (HOLDSWORTH, 1941), jedoch wird auch hier ein größerer Anteil des Kutikularmaterials von der "ursprünglichen" Membran produziert (CARPENTER, 1992: 6), also von der dorsalen Membran bei ursprünglich konvexen Adern und von der ventralen Membran bei ursprünglich konkaven Adern.

## 3.) Primäre Längsadern:

Als primäre Längsadern seien diejenigen longitudinalen Adern bezeichnet, welche zum Grundplan der Pterygota gehören und somit bei allen geflügelten Insekten homolog vorhanden sind, soweit sie nicht reduziert wurden. Sie wurden von COMSTOCK & NEEDHAM (1898-1899) als "principal veins" (= "nervures principales" sensu NEL et al., 1993) und von WOOTTON (1992) als "true veins" bezeichnet. Diese Adern erfüllen i. d. R. die folgenden morphologischen Kriterien: Sie entspringen paarweise an der Flügelbasis aus einem, von Skleriten umgebenen, Blutsinus (Basivenale), welchen die betreffenden Adern nicht wechseln können (KUKALOVA-PECK, 1983). Sie besitzen meist einen inneren Hohlkanal, welcher stets Blutlakunen, Nerven und oft, aber nicht notwendigerweise (WOOTTON, 1992), auch Tracheen führt. Sie haben meist einen größeren Durchmesser als andere Flügeladern und tragen häufig Macrotrichen (TILLYARD,



1918; GRASSÉ, 1973). NEL et al. (1993) erwähnen allerdings, daß der Durchmesser mancher Queradern, z.B. des ventralen Arculus bei *Calopteryx spec.*, genauso groß sein kann wie derjenige von primären Längsadern; andererseits sei die primäre Längsader MA (MA1 sensu Nel) bei den fossilen Heterophlebiidae dermaßen atrophiert, daß sie schwächer erscheint als die benachbarten Queradern. Zickzackverlauf ist bei primären Längsadern stets abgeleitet gegenüber einem geraden Verlauf (*contra* FRASER, 1957), während dies bei Schaltadern genau umgekehrt ist, zumindest wenn diese aus dem Queradersystem hervorgehen. Im Grundplan der Odonoptera hatte die Interkalarader IR2 allerdings bereits einen geradlinigen Verlauf. Jedes der mindestens sieben primären Aderpaare wird von einer anterioren, konvexen Längsader und einer posterioren, konkaven Längsader gebildet (LAMEERE, 1922; Séguin in GRASSÉ, 1973; KUKALOVA-PECK, 1983). Für ein von KUKALOVA-PECK (1983, 1991) hypothetisiertes achttes Aderpaar (Praecosta anterior und P. posterior), das bei allen Pterygota mit dem Flügelvorderrand verschmolzen sein soll, gibt es keine überzeugende empirische Evidenz, da weder rezente noch fossile Insekten bekannt sind an denen diese Ader beobachtet werden kann. Im Gegensatz zu Kukalova-Peck bin ich nicht der Auffassung, daß die Zähnelung des Costalrandes der Libellen und zahlreicher fossiler "Palaeoptera" als Indiz für die Existenz einer solchen Praecosta angesehen werden kann (siehe Kapitel 5.2.). Nicht auszuschließen ist allerdings, daß im Grundplan der Pterygota der Flügelvorderrand anterior der CA bereits sklerotisiert und gezähnt war, ähnlich wie dies beim Flügelhinterrand der Libellen der Fall ist. Die erwähnten sieben primären Längsaderpaare tragen die folgenden Bezeichnungen:

- Costa anterior = CA + (stets mit dem Flügelvorderrand verschmolzen)
- Costa posterior = CP - (stets mit dem Costalrand verschmolzen)
- Subcosta anterior = ScA + (stets zumindest distal mit dem Costalrand verschmolzen)
- Subcosta posterior = ScP - (die eigentliche Subcosta der früheren Terminologien)
- Radius anterior = RA + (der eigentliche Radius der früheren Terminologien)
- Radius posterior = RP - (der Radiussektor der früheren Terminologien)
- Media anterior = MA + (bei allen rezenten Insekten basal mit der MP verschmolzen)
- Media posterior = MP - (bei allen rezenten Insekten basal mit der MA verschmolzen)
- Cubitus anterior = CuA + (Cu1 der früheren Terminologien)
- Cubitus posterior = CuP - (Cu2 der früheren Terminologien)
- Anal anterior = AA + (die eigentliche Analader der früheren Terminologien)
- Anal posterior = AP - (in fast allen bekannten Fällen sekundär konvex oder reduziert)
- Jugal anterior = JA + (stets sekundär "neutral", konvex oder reduziert)
- Jugal posterior = JP - (stets sekundär "neutral", konvex oder reduziert)

Diese primären Längsadern waren im Grundplan der Pterygota mehrfach dichotom gegabelt, während pektinate Gabelung stets sekundären Ursprungs sind (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899; KUKALOVA-PECK, 1983, 1991). Die Äste dieser Grundplangabelungen werden als primäre Äste bezeichnet und mit arabischen Ziffern durchnummeriert (1, 2, 3, 4), wobei stets am anterioren (= costalen) Ast mit der Zählung begonnen wird. Sekundäre Verzweigungen von primären Längsadern, bzw. primären Längsaderästen, können aus mechanischen Gründen, aus der Flügelmembran oder aus Queradern entstehen. Die resultierenden Äste werden mit Kleinbuchstaben (a, b, c, d etc.) von anterior nach posterior durchnummeriert, wobei i.d.R. nur die wichtigsten Äste benannt werden, z.B. RP2a und RP2b. Primäre und sekundäre Verzweigungen von primären Längsadern unterscheiden sich von "eingefangenen" Interkalaradern durch die Tatsache, daß sie dieselbe Korrugation besitzen wie die primäre Längsader. Oft sind die Basen der Aderpaare zu einem gemeinsamen Aderstamm verschmolzen. Einmal reduzierte primäre

Längsadern sind endgültig verschwunden und können nicht wieder neu entstehen (Irreversibilitätsregel). Gelegentlich können primäre Längsadern den Charakter von Quersadern angenommen haben, dies ist beispielsweise bei den rezenten Libellen bei der ScA und dem CuP (sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984) der Fall.

#### 4.) Sekundäre Längsadern (Schaltadern, Interkalaradern):

Interkalaradern finden sich bei den Odonata, Ephemeroptera (Abb. 67. und 83.) und, sicherlich konvergent, bei den Planipennia (Neuroptera sensu stricto). Sie bilden sich aus mechanischen Gründen sekundär aus dem Archaedictyon (bzw. Quersadersystem) oder aus der Flügelmembran heraus und liegen zwischen den primären Längsadern, bzw. deren Ästen (GRASSÉ, 1973). Interkalaradern sind daher unabhängig vom Grundplan der Pterygota, d.h. sie können zwar teilweise bereits im Grundplan vorhanden gewesen sein, können aber auch in subordinierten Gruppen de novo entstanden sein. Bereits COMSTOCK & NEEDHAM (1898-1899) stuften diese Adern als sekundäre Strukturen ein, die sie als "accessory veins" bezeichneten. Sie entspringen i.d.R. dem Zwischengeäder und besitzen eine umgekehrte Korrugation wie die davorgelegene primäre Längsader, bzw. deren Äste. Oft ist die Korrugation der sekundären Längsadern weniger ausgeprägt als die der primären Längsadern. Gelegentlich können Interkalaradern aber auch scheinbar aus primären Längsadern entspringen, wie z.B. drei Interkalaradern zwischen RP1 und RP2 aus dem RP1 der australischen Gattung *Lestoidea* oder der IR2 der Anisoptera aus dem RP', weswegen der IR2 von einigen Autoren sogar für eine primäre Längsader gehalten wurde (NEEDHAM, 1903, 1951; FORBES, 1943; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; HAMILTON, 1972b; CARLE, 1982b). Sekundäre Längsadern, die dem distalen Zwischengeäder entspringen, haben meist eine geringere phylogenetische Konstanz als diejenigen, welche sekundär den Charakter von primären Längsaderästen angenommen haben (z.B. IR1 und IR2 sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). MARTYNOV (1925, 1930) war der Auffassung, daß die Schaltadern primäre Adern seien, deren basalen Ursprung reduziert worden sei. Alle Schaltadern entwickeln sich aber, im Gegensatz zu primären Längsadern, vom Flügelrand ausgehend flügeleinwärts. Dies gilt insbesondere für diejenigen Schaltadern, die aus dem Quersadersystem hervorgehen. Derart neugebildete Schaltadern sind zunächst gezickzackt und strecken sich erst im Laufe der weiteren Evolution der Ader; ein Zickzack-Verlauf ist daher i.d.R. als plesiomorph anzusehen.

Als Sektoren seien größere konvexe Interkalaradern bezeichnet (z.B. IR1 und IR2), während größere konkave Interkalaradern meist als Supplemente bezeichnet werden (z.B. Apikal-Supplement Apspl zwischen R1 und R2, Radial-Supplement Rspl zwischen IR2 und RP', Median-Supplement Mspl zwischen MA und MP, Cubital-Supplement Cuspl zwischen CuA und AA sowie das Trigonal-Supplement Tspl und die diversen Anal-Supplemente Aspl zwischen den Ästen der AA) (NEEDHAM, 1903; LONGFIELD, 1960; NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) (Abb. 14. und 15.). Das Fehlen einer Tracheation ist nicht zur Identifizierung von Schaltadern geeignet, da diese teilweise durchaus Tracheen führen, z.B. Mspl (Supplement) bei *Aeshna* oder IR2 (Sektor) bei allen rezenten Libellen (außer *Hemiphysalia*) (TILLYARD, 1917: 44). Aufgrund der Widerlegung der Praetracheations-Theorie entfällt die Notwendigkeit für den Terminus "Brücke" (= "bridge"), da es eine Brückenbildung wie sie von COMSTOCK & NEEDHAM (1898), NEEDHAM (1903) und TILLYARD (1917) postuliert wurde nicht gibt. Nahezu alle Interkalaradern führen Blutlakunen und unterscheiden sich somit auch in diesem Punkt nicht von den primären Längsadern (MÜNCHBERG, 1964, 1965, 1966), meist führen sie jedoch keine Nerven (SÉGUY, 1959) und somit auch keine Macrotrichen (Séguy in GRASSÉ, 1973). Letzteres scheint aber auch nicht generell zu stimmen, da beispielsweise der IR2 vieler Libellulidae zahlreiche Macrotrichen insbesondere auf der Ventralseite trägt (Abb. 45.).

Ein gewisses Problem stellt die Identifizierung der IR1 bei denjenigen Libellen dar, die mehrere Interkalaradern zwischen RP1 und RP2 besitzen, wie z.B. die Calopterygidae. Kriterien zum Erkennen des IR1 sind dessen konvexe Korrugation sowie dessen Ursprung und Verlauf. Im Zweifelsfall ist der IR1 stets als die längste konvexe Interkalarader zwischen RP1 und RP2 anzusehen.

#### 5.) Archaedictyon:

Nach Tillyard ist das Archaedictyon ein dichtes, unregelmäßiges, maschenartiges System relativ kurzer und nur schwach chitinisierter Flügeläderchen, mit unregelmäßigen, polygonalen Zellen zwischen den stärkeren Längsadern, im Grundplan der Pterygota. Meist deutlich ausgeprägt vorhanden ist es bei den fossilen Palaeodictyopteroidea<sup>†</sup> und "Protorthoptera"<sup>†</sup> sowie ursprünglichen Stammgruppenvertretern der Ephemeroptera und Odonoptera. Die rezenten Odonata und Ephemeroptera, einige ursprüngliche Plecoptera sowie Orthoptera (i.w.S.) und Neuroptera (Planipennia) zeigen ein modifiziertes Archaedictyon (polyneurales Queradersystem). HAMILTON (1972) sah die Queradersysteme der Plecoptera und Neuroptera (z.B. Ascalaphidae) als sekundär polyneural an und bezeichnete sie daher als "falsches Archaedictyon" bzw. "falsch polyneural". Aus phylogenetisch-systematischer Sichtweise ist jedoch die Interpretation dieser polyneurales Queradersysteme als Modifikationen eines primären Archaedictyons zu bevorzugen. Das Archaedictyon der Saltatoria (z.B. *Tettigonia viridissima*; Abb. 80.) wurde von SHAROV (1966) als "sekundäres Archaedictyon" bezeichnet und die sparsamste Interpretation der Merkmalsverteilung deutet in der Tat darauf hin, daß es sich hierbei um eine Neubildung handelt. Ein solches sekundäres Archaedictyon findet sich innerhalb der \*Odonata ausschließlich im distalen Vorderflügel der rezenten Pseudostigmatiden-Gattung *Microstigma* (BECHLY, in Vorber. b) (Abb. 81.). Bei den meisten abgeleiteten Pterygota ist das Archaedictyon stark bis völlig reduziert und auch nur wenige Queradern vorhanden (oligoneurales Flügelgeäder).

#### 6.) Queradern ("cross veins"):

Queradern sind relativ kurze und stark chitinierte Adern zwischen den Längsadern und deren Verzweigungen, zu welchen sie mehr oder weniger rechtwinkelig stehen. Polygonale Zellen sind seltener und finden sich hauptsächlich noch in den größeren Flügelfeldern. Vermutlich ist das primäre Queradersystem, z.B. der Libellen, durch Reduktion und Modifikation des ursprünglichen Archaedictyon entstanden (NEEDHAM, 1903; COMSTOCK, 1918; *contra* FRASER, 1957: 17). Sekundäre Queradern können aus mechanischen Gründen auch "de novo" aus der Flügelmembran entstehen. Queradern tragen meist keine oder nur vereinzelte Macrotrichen und werden primär nicht von Tracheen und Nerven durchzogen (SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; EIDMANN & KÜHLHORN, 1979). WOOTTON (1992) wies allerdings darauf hin, daß die Strukturen der Queradern recht mannigfaltig und variabel sind. Falsch ist die gelegentlich geäußerte Meinung, daß Queradern massiv, also ohne Lumen seien; sie sind im Gegenteil entscheidend an der Bildung des Blutkreislaufsystems des Flügels beteiligt (ARNOLD, 1964) und führen bei den Libellen fast immer auch Blutlakunen (MÜNCHBERG, 1964, 1965, 1966). Sie haben meist einen runden oder elliptischen Querschnitt, wie die Längsadern, können aber auch leistenartig verstärkt sein (z.B. primäre und sekundäre Antenodalverspannungen, Nodal- und Subnodalverspannung, der anteriore Anteil der Diskoidalverspannung sowie der posteriore Anteil der Basalverspannung und Arcularverspannung, Diskoidalverspannung) (WOOTTON, 1991). Die Annahme, daß Queradern i.d.R. keine Macrotrichen tragen (SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ), scheint keineswegs generell zu stimmen (WOOTTON, 1992). Die costale Trigonalquerader der Anisoptera, die zweifellos eine sekundäre Querader ist, trägt z.B. bei



vielen Libellulidae zahlreiche Macrotrichen auf der Dorsalseite (Abb. 35.) und muß folglich auch von einem Nerv durchzogen werden. Das gleiche gilt für mehrere Cubitoanalqueradern bei *Calopteryx atrata* (Calopterygidae) und die Antenodalqueradern bei *Euphaea guerini* (Euphaeidae) (Abb. 37.). Generell tragen die Queradern der höheren "Calopterygoidea" und Libelluloidea sehr häufig einzelne Macrotrichen auf der Ventralseite und/oder Dorsalseite.

Bei den Libellen werden zumindest die folgenden Queradern von Tracheen durchzogen: Die Antenodal- und Postnodalqueradern nahezu aller Libellen sowie teilweise die Stigmalstützader ("pterostigmal brace vein"), die Lestiden-Schrägader ("lestine oblique vein") der Lestidae und Anisoptera sowie der Subnodus der Anisoptera (TILLYARD, 1917). Feine Tracheenäste sind bei den Flügelanlagen der Libellenlarven großteils auch entlang der Blutlakunen der übrigen Queradern vorhanden (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899: 86).

Soweit Queradern überhaupt benannt werden tragen sie die Namen der Längsadern, die sie verbinden, z.B. bei den Neoptera "r-m" für die Radio-Medianquerader, "m-cu" für die Medio-Cubitalquerader und "cu-a" für die Cubitoanalquerader(n). Andere Queradern tragen besondere Namen, wie z.B. bei den Libellen die Antenodalqueradern (einschließlich primären Antenodalverspannungen ax1 und ax2), die Postnodal- und Postsubnodalqueradern, die Stigmalstützader, die Nodalquerader, die Subnodalschrägader (= Subnodus), die basale Diskoidalquerader (= posteriorer Arculus) und die costale Trigonalquerader (BECHLY, in Vorber. a). Die Queradern zwischen den Sektoren des Arculus (RP und MA), basal der Mittelgabel des RP, werden als Antefurcalqueradern bzw. Antefurcalia (sensu BELLE, 1979) bezeichnet (= "intermedian crossveins" NEEDHAM & WESTFALL, 1955; = "transverses intermédiaires" Séguin in GRASSÉ, 1973; = "postmedian crossveins" CARLE, 1986) Grundsätzlich wurden aber nur diejenigen wenigen Queradern besonders benannt, die eine gewisse phylogenetische Konstanz besitzen und eine besondere diagnostische Bedeutung haben.

Sofern die Queradern zweier oder mehrerer paralleler Queraderreihen unmittelbar untereinanderstehen so spricht man von gegenständiger Stellung (syntope Orientierung = "alignment", "coincident crossveins"), andernfalls von wechselständiger Stellung (asyntope Orientierung = "non-alignment", "offset crossveins"). Gegenständigkeit ist gegenüber Wechselständigkeit i.d.R. als apomorphe Merkmalsausprägung anzusehen.

#### 7.) Schrägadern ("falsche Queradern", "oblique veins"):

Schrägadern sind phylogenetisch sehr konstante, kurze Adern, deren transversale Ausrichtung auffällig schräger ist, als die der benachbarten Queradern. Ihr anteriores Ende liegt stets basal des posterioren Endes und sie werden stets (sekundär) von Tracheen durchzogen und tragen oft auch Macrotrichen, welche das Vorhandensein von Nerven voraussetzen. Ihre angenommene Entstehung durch Verschmelzung von Längsaderästen (EIDMANN & KÜHLHORN, 1970; HENNIG, 1969, 1981, 1986) ist keineswegs generell richtig (FRASER, 1944; WOOTTON, 1992), offenbar handelt es sich meist nur um modifizierte Queradern. Der Terminus "falsche Querader" ist daher unangebracht. Die Ursache für die hohe phylogenetische Konstanz von Schrägadern liegt vermutlich in der Tatsache, daß über diese Adern sekundäre Tracheenversorgungen von einer Längsader zur einer benachbarten Längsader geführt werden (FRASER, 1944; Séguin in GRASSÉ, 1973). Derartige Schräganastomosen scheinen zudem oftmals einer späteren echten Verschmelzung der Längsadern phylogenetisch vorausgehen (KUKALOVA-PECK, 1983; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). CARLE (1982b) nannte diese Schrägadern "tracheal crossings", während er Schrägadern, deren anteriores Ende distal des posterioren Endes gelegen ist als "oblique veins" bezeichnete, die durch transversale Fusionen von Längsadern entstünden. Dies gilt jedoch hinsichtlich Carles Beispiels des Libellen-Arculus nur für den "Pseudo-Arculus" der frühesten Stammgruppenvertreter ("Eugeropteridae"† und

"Erasipteridae" †), nicht jedoch für den echten Arculus der rezenten Odonata (einschließlich Polythoridae), da dessen posteriorer Anteil stets von einer Querader gebildet wird.

Echte Schrägader im Sinne dieser Definition sind bei den Libellen die Lestiden-Schrägader(n), die Subnodalschrägader, die Triadophlebiiden-Schrägader und die Schrägader von *Philoganga* (Philogangidae), nicht aber die Libelluliden-Schrägader, die eine umgekehrte Neigung besitzt und keine Tracheen führt.

#### 8.) Stützzadern, Verstrebungen und Verspannungen ("brace veins, braces and brackets"):

Diese verstärkten und meist transversalen Stützstrukturen (= Querverspannungen sensu ST. QUENTIN, 1967; = "transverse cords" sensu COMSTOCK, 1918) können bei mechanischer, bzw. aerodynamischer Notwendigkeit auf unterschiedlichste Weise ausgebildet werden, z.B. durch Queradern bzw. Schrägadern (Stützqueradern), anastomierende Äste von Längsadern bzw. Verschmelzungen von Längsadern in Form von Ausbuchtungen oder Zickzack-Knicken (Stützvenen) oder durch sekundäre Sklerotisierungen der Flügelmembran (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1991; KUKALOVA-PECK & BRAUCKMANN, 1992). Entsprechend vielfältig sind die strukturellen Ausprägungen der betreffenden Flügeladern, welche Tracheen führen können oder nicht. Bei den Libellen tragen sie im Gegensatz zu den "normalen" Queradern meist keine langen Dornen. Wegen ihrer wesentlichen mechanischen Funktionen sind Stützzadern von hoher phylogenetischer Konstanz, zumindest solange wie die ursächlichen adaptiven Zwänge ("constraints") wirksam sind.

Charakteristisch für das Flügelgeäder der Odonatoptera ist die Ausbildung von Z-förmigen Doppelknicken der Flügeladern, die von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) als "kinks" bezeichnet wurden. Der erste derartige "kink" in der Evolution der Odonatoptera, welcher bereits bei den frühesten Stammgruppenvertretern zu finden ist ("Eugeroptera" †), ist ein Knick im CuP (Abb. 41.), im Zusammenhang mit der Ausbildung einer subbasalen Anastomose von CuP und AA ("anal brace" sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Später kamen weitere Knicke in der CP und ScP (= Nodus; Abb. 55.), dem RP&MA (= Arculus; Abb. 37. und 43.), der MP (= Basalseite der Trigonalzelle; Abb. 39.-40.) und dem basalen CuA (= Subdiskoidalader; = "discal brace" sensu CARLE, 1982b) und hinzu.

Falls sich untereinanderliegende, transversal verlaufende Adern gegenständig orientieren so bilden diese sogenannte Verstrebungen. Dies ist z.B. bei folgenden Adern der Fall: distale Diskoidalader und Subdiskoidalader aller Odonata (Diskoidalverstrebung), RP&MA und basale Diskoidalquerader der meisten Odonata (Arcularverstrebung), basale Stigmalquerader und Stigmalstützader der Lestinoidea und basalen Anisoptera (Stigmalverstrebung), Postnodal- und Postsubnodalqueradern der Coenagrionoidea (Postnodalverstrebungen). Falls sich posterior der Postnodalverstrebungen weitere gegenständig orientierte Queraderreihen zwischen Costalrand und CuA befinden, so bilden diese transversale Verstrebungen die als "transverse veins" bezeichnet werden (Transversaladern). Diese finden sich ausschließlich bei hochgradig abgeleiteten Taxa der Coenagrionoidea, z.B. bei den Pseudostigmatidae und Coenagrionidae, welche stets gestielte und schmale Flügel besitzen (Abb. 28.). Die Funktion dieser "Transversaladern" besteht höchst wahrscheinlich in der Stabilisierung des Flügels gegen Torsionskräfte. Bei Libellen mit ungestielten und breiten Flügeln, z.B. "Calopterygoidea" und Anisoptera, wird die Funktion der Transversaladern durch sigmoidale Biegungen der Längsadern erfüllt (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991).

Eine besondere Form der Verstrebung stellen die Verspannungen dar, wobei die Flügelfalten zwischen zwei Aderstrukturen durch eine hohle Chitinleiste ("bracket" sensu NEWMAN, 1982) überbrückt wird. Folgende Verspannungen konnte ich nachweisen (siehe Kapitel 4.):

Basalverspannung, Antenodalverspannung, Nodalverspannung, Subnodalverspannung, Interradialverspannung, Stigmalverspannung, Arcularverspannung und Diskoidalverspannung. Diese Spanten haben offenbar die Aufgabe in bestimmten, mechanisch besonders beanspruchten Flügelbereichen die Korrugation (Knitterstruktur) des Flügelprofils zu fixieren, insbesondere in der basalen und costalen Flügelregion, während in anderen Regionen gelenkige Querader-Längsader-Junktionen eine gewisse Flexibilität der Korrugationswinkel ermöglichen, namentlich in der postero-distalen Flügelregion.

Bei den Libellen kommen die folgenden Stützadern und komplexen Stützstrukturen vor:

- a) Basalverspannung (BECHLY, diese Arbeit) (Abb. 29.): Der anteriore Anteil, zwischen Costalrand und ScP, wird gebildet von der ScA ("subcostal brace" sensu KUKALOVA-PECK). Der posteriore Anteil, zwischen ScP und RA, wird von einer Querader gebildet. Die beiden Adern werden durch eine hohle Chitinleiste verbunden, wodurch die Basalverspannung sehr ähnlich aussieht wie eine Antenodalverspannung, da sie ebenfalls der Aufrechterhaltung der Knitterstruktur des Costalrandes dient (NEWMAN, 1982). Für die Interpretation des costalen Anteils als ScA spricht, neben paläontologischen Hinweisen, u. a. auch der Verlauf der ScA, der nach Abpräparation der Gelenksklerite deutlich zu erkennen ist (Abb. 31.). Die Tatsache, daß auf der Flügelventralseite nur der subcostale Anteil ausgeprägt ist (Abb. 30.), während bei den Antenodalqueradern stets der costale und subcostale Anteil in beiden Membranen ausgeprägt ist, steht ebenfalls in Übereinstimmung mit der Hypothese, daß es sich bei dem costalen Anteil um eine konvexe Längsader handelt. Allerdings ist der subcostale Anteil nur bei den Anisoptera deutlich in der ventralen Membran erkennbar. Die Basalverspannung ist identisch mit der "transverse basale" von SÉGUY (1959, 1973 in Grassé) und der "basal primary antenodal crossvein Ax0" von CHAO (1951), die sie zwar ebenfalls für eine basale Antenodalquerader hielten, aber dennoch eine Homologie mit der "ephemerid costal brace" befürworteten. NEWMAN (1982) und WOOTTON (1991) nannten diese Ader "hcv", da sie diese, vermutlich zu Unrecht, mit der Humeralquerader der Neoptera homologisierten. Die Humeralquerader der Neoptera ist wahrscheinlich eine nur analoge Stützquerader, welche aus flugmechanischen Gründen konvergent entstanden ist (KUKALOVA-PECK, pers. Mitt. 1994). Bei den Protanisoptera wurde eine der Basalverspannung offenbar homologe Struktur (Abb. 17.) von FRASER (1957) als "basal brace vein" oder "precostal brace" bezeichnet. Bei den Ephemeroptera ist sie sekundär verstärkt (Abb. 67. und 83.) und wurde traditionell als "ephemerid costal brace" bezeichnet (= "ephemerid subcostal brace" sensu KUKALOVA-PECK, 1985).

(Hinweis: SÉGUY (1959, 1973 in GRASSÉ) verwendete den Terminus "transverse basale" sehr unterschiedlich und zwar nicht nur bei unterschiedlichen Insektengruppen, sondern selbst für ein und dieselbe Libellenart. In Fig. 358. bezeichnet er damit eine basale Querader zwischen Radialstamm und Cubitomedialstamm, in Fig. 369. bezeichnete er damit die scheinbare Querader zwischen Costalrand und ScP bzw. RA, beides bei *Cordulia aenea*. Auch sonst verwendete Séguy innerhalb der gleichen Publikation unterschiedliche Termini und Abkürzungen für gleiche Strukturen (z.B. 1Ab + versus 1A2 + oder As - versus iA - etc.).)

- b) Antenodalverspannungen (Abb. 29. und 36.): Im Grundplan der Odonata haben sich jeweils zwei Antenodalqueradern der costalen und subcostalen Reihe gegenüber orientiert, verstärkt und sind zudem auf der Dorsalseite durch eine vertikale, hohle Chitinleiste ("chitinised membrane") verbunden, sehr ähnlich der Verbindung von Nodalquerader und Subnodalschrägader (CHAO, 1951). Diese Strukturen wurden als "strong antenodals",



"primary antenodals", "costal braces" (CARLE, 1982b) oder "angle brackets" (NEWMAN, 1982) bezeichnet, wobei meines Erachtens der Terminus "primäre Antenodalverspannungen" (ax1 und ax2) zu bevorzugen ist. Lediglich bei stark abgeleiteten Gruppen der Zygoptera (Euphaeidae, Calopterygidae) und Anisoptera (Libellulidae) sind alle Antenodalqueradern zu "sekundären Antenodalverspannungen" umgebildet, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Spanten eines Schiffsrumpfes haben (Abb. 37.-39.). Die primären und sekundären Antenodalverspannungen haben offensichtlich die Funktion die Knitterstruktur des Costalrandes zu fixieren und dadurch dessen Stabilität als "leading edge" zu sichern (NEWMAN, 1982). Bei den erwähnten drei Familien, die zahlreiche sekundäre Antenodalverspannungen besitzen sind die ursprünglichen beiden Antenodalverspannungen nicht mehr zu identifizieren. Daß sie dennoch vorhanden sind zeigt beispielsweise die Tatsache, daß bei der neotropischen Libellulide *Zenithoptera*, welche sekundär wechselständige Antenodalien besitzt (Abb. 40.), die zwei primären Antenodalverspannungen wieder zum Vorschein kommen. Dieser Umstand belegt, daß bei den Libellulidae, wie bei den "Corduliidae" und Macrodiplacidae, die zwei primären Antenodalverspannungen stets die basalsten zwei Antenodalqueradern darstellen.

Der Terminus "secondary antenodals" (FRASER, 1957) für alle Antenodalqueradern zusätzlich zu den beiden primären Antenodalverspannungen, sollte allerdings zukünftig vermieden werden, da er impliziert, daß diese übrigen Antenodalien nicht zum Grundplan der \*Odonata gehören. Diese Hypothese basiert jedoch auf Frasers unzutreffender Annahme, daß die \*Odonata von einem oligoneuralen, zygoteroiden Ahnen abzuleiten seien, für den die permische Gattung *Kennedya*† oder die rezente Gattung *Hemiphysalia* als Modell dienten. FRASER (1937, 1954, 1957) sah die Tatsache, daß sich bei den Anisoptera zwei Antenodalverspannungen klar erkennbar sind und diese offensichtlich homolog zu sein scheinen mit den beiden einzigen Antenodalqueradern (bzw. Antenodalverspannungen) der Zygoptera, als Beweis für seine Hypothese eines zygoteroiden Vorfahren der \*Odonata. Er konnte sich nicht vorstellen warum sich unter mehreren wechselständigen, unverstärkten Antenodalqueradern ausgerechnet zwei gegenständig orientieren und verstärken sollten, ohne daß sich die anderen in ihrer Lage und Gestalt ändern sollten. Er vermutete daher, daß die übrigen Antenodalien der "Calopterygoidea", "Anisozygoptera" und Anisoptera sekundäre Bildungen ("secondary antenodals") seien, die die ursprünglichen beiden verstärkten Antenodalien ("primary antenodals") in jenen Formen ergänzt hätten, die aufgrund eines mitflügeligen Nodus ein verlängertes Antenodalfeld besäßen (FRASER, 1945).

Eine Merkmalspolarisation mittels Außengruppenvergleich zeigt jedoch deutlich, daß der Besitz zahlreicher "sekundärer" Antenodalqueradern und eines mitflügeligen Nodus nicht nur zum Grundplan der \*Odonata und Odonatoptera gehört, sondern sehr wahrscheinlich eine Sympletiomorphie der Odonatoptera darstellt, da homologe Strukturen bereits zum Grundplan der Pterygota gehören (siehe auch Kapitel 5.2.2. Punkt 3.). Ausnahmefälle in Form von abberanten Individuen oder Arten mit zusätzlichen Antenodalqueradern, bei Taxa die gewöhnlich nur die zwei primären Antenodalverspannungen besitzen, können folglich durchaus als Atavismen interpretiert werden (CAMPION, 1913: 222). Außerdem sind die angeblichen "primären Antenodalien" bei den "Protozygoptera"† (z.B. *Kennedya*†, *Progoneura*†) gar nicht stets präzise gegenständig orientiert (FRASER, 1957: Fig. 6.A; CARLE, 1982b: Fig. 11.) und können somit keine Antenodalverspannungen darstellen (contra FRASER, 1957), da die Ausbildung einer überbrückenden Chitinmembran eine gegenständige Stellung der untereinanderliegenden Queradern voraussetzt. Frasers Postulat, daß sich die zwei Antenodalverspannungen nicht aus einer Vielzahl von unverstärkten

Antenodalqueradern hätten ausdifferenzieren können, ist bloße Spekulation und entbehrt jeder empirischen Grundlage. Das Beispiel der australischen Synthemistidae belegt eher das Gegenteil, denn diese Libellen besitzen im Vorderflügel gelegentlich eine dritte Antenodalverspannung und im Hinterflügel sogar stets eine alternierende Folge von normalen und verstärkten Antenodalien (FRASER, 1942a, 1952). Die indische Amphipterygidae *Devadatta* hat ebenfalls zwei zusätzliche Antenodalverspannungen ausgebildet, ohne die übrigen, unverstärkten Antenodalqueradern zu verändern. Da das Vorhandensein von mehr als zwei Antenodalverspannungen (nicht Antenodalqueradern !) stets als abgeleiteter Merkmalszustand anzusehen ist, ist für diese zusätzlichen Verstrebungen der Begriff "sekundäre Antenodalverspannungen" durchaus gerechtfertigt.

- c) Antenodalschrägader und Postnodalschrägader (Abb. 16.): Bei vielen Anisoptera ist die distale costale Antenodalquerader etwas schräggestellt und in gegenständiger Lage zu einer subcostalen Antenodalquerader, die meist ebenfalls schräggestellt ist. Diese Struktur wurde von FRASER (1942b) als "nodal brace" bezeichnet, da sie dem Nodus unmittelbar benachbart ist und eine analoge Bildung zur Stigmalstützader (= "pterostigmal brace vein") zu sein scheint. Eine deutliche Antenodalschrägader scheint zumindest zum Grundplan der Libelluloidea zu gehören, findet sich aber ansatzweise auch bei zahlreichen anderen Anisoptera. Bei vielen abgeleiteten Libellulidae ist der subcostale Anteil der Antenodalschrägader im Vorderflügel reduziert (Abb. 57.), weswegen diese Struktur von mir als "unvollständige Antenodalschrägader" bezeichnet wird.

Bei den "Corduliidae", Macrodiplacidae und Libellulidae ist die erste Postnodalquerader zumindest im Vorderflügel deutlich schräggestellt und zwar mit umgekehrter Neigung wie die Antenodalschrägader dieser Taxa. Wie die Antenodalschrägader ist auch diese Postnodalschrägader bei den höheren Libellulidae am deutlichsten ausgeprägt.

- d) Libelluliden-Schrägader (Abb. 57.): Die "große Libelluliden-Schrägader" (= "libellulid oblique vein" sensu NEEDHAM & BROUGHTON, 1927) liegt proximal der Gabelung zwischen dem RP1 und RP2 der Macrodiplacidae und Libellulidae und hat eine umgekehrte Neigung wie die eigentlichen Schrägadern (z.B. Lestidenschrägader). Eine weitere derartige Ader ("kleine Libelluliden-Schrägader") findet sich bei den meisten Libellulidae (sensu stricto) zwischen IR2 und RP" (Abb. 57.) und ist insbesondere im Hinterflügel deutlich ausgeprägt.
- e) Stigmalstützader ("pterostigmal brace vein") (Abb. 61.): Eine Stützquerader, welche von einer schräggestellten Postsubnodalquerader unterhalb der basalen Begrenzung des Pterostigmas gebildet wird. Bei vielen Libellen ergänzen sich die schräge, basale Begrenzung des Pterostigmas und die darunter gelegene Stützader zu einer Stigmalverstrebung, welche i.d.R. ventral durch eine Chitinleiste verstärkt und mit dem Basalrand des Stigmas verspannt ist (NEWMAN, 1982). Die Stützader scheint vom Pterostigma jedoch relativ unabhängig zu sein, da sie sich beispielsweise bei den Austropetaliidae und Libelluloidea stets unterhalb der Unterkante des Stigmas befindet (Abb. 62.), während sie bei den Petaluridae in die Mitte des Postsubnodalraumes verschoben wurde und der Pterostigma-Basalrand der Stützader folgte (Abb. 14.), wodurch das extrem verlängerte Pterostigma der Petaluridae zustande kam (BECHLY, in Vorber. d). Bei der fossilen Petaluridae *Protolindenia wittei* ist das Pterostigma noch kurz und folglich sehr weit entfernt von der verschobenen Stützader (Abb. 23.); selbst bei der rezenten Petaluridae *Phenes raptor* hat das Pterostigma die Stützader noch nicht erreicht. Es scheint also eher eine Korrelation von basalem Stigmalrand mit der Position der Stützader zu geben als umgekehrt.

[Taxonomischer Einschub (BECHLY, in Vorber. d): Das einzigartige Merkmal der Position der Stigmalstützader sowie die Tatsache, daß im Vorderflügel die Analader scheinbar gegabelt ist und deren anteriorer Ast als Pseudo-Analis zur Basalecke der Trigonalzelle verläuft, belegen nicht nur die Verwandtschaft von *P. wittei* mit den Petaluridae, sondern auch die Tatsache, daß alle anderen *Protolindenia*-Arten nicht zu dieser Gattung gehören können und besser in die Gattung *Mesuropetala* überführt werden sollten, da ihnen diese Synapomorphie fehlt und *P. wittei* die Typusart der Gattung ist. Die von CARPENTER (1932) und NEL & PAICHELER (1992) vorgenommene Synonymisierung von *Protolindenia* DEICHMUELLER, 1886 und *Mesuropetala* HANDLIRSCH, 1906 ist aus den gleichen Gründen nicht gerechtfertigt. Die Gattung *Protolindenia* ist folglich monotypisch. Entgegen der häufig geäußerten Auffassung, daß die Petaluridae die dominierende Gruppe mesozoischer Anisoptera gewesen seien, ist *Protolindenia wittei* die einzige fossile Spezies, die aufgrund von synapomorphen Merkmalen als Mitglied des Monophylums Petaluridae nachweisbar ist. Die bisher als fossile Petaluridae klassifizierten Gattungen *Cymatophlebiella* †, *Cymatophlebiopsis* †, *Libellulium* † (= *Cymatophlebia*) und *Mesuropetala* † sind derzeit nur als Anisoptera incertae sedis zu klassifizieren, obwohl einige Indizien (Verlauf des RP<sub>2</sub>, Position der Lestiden-Schrägader) auf eine mögliche Verwandtschaft zu den Austropetaliidae und Aeshnidae deuten.]

- f) Nodus (i.w.S.) (Abb. 28. und 48.-58.): Der Nodus wird gebildet aus einem "Knick" der CP und der ScP (Abb. 27.), einem Einschnitt im Costalrand (= Nodaleinschnitt), der durch weiche Kutikula überbrückt wird sowie von zwei Queradern, der Nodalquerader (= Nodus i.e.S.) und der Subnodalschrägader (= Subnodus) (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; NEL et al., 1993). Die letzteren beiden Queradern haben sich gegenständig orientiert und verstärkt und sind zudem auf der Ventralseite durch eine hohle Chitinleiste ("chitinised membrane") verbunden (Abb. 53.-56.) (Subnodalverspannung), sehr ähnlich wie dies bei den "primären" Antenodalqueradern auf der Dorsalseite geschehen ist. Bei den Lestidae ist diese Subnodalverspannung außerdem anterior stark verdickt (Abb. 58.). Bei den basalen Anisoptera (Petaluridae, Aeshnidae und Gomphidae) findet sich auf der Dorsalseite des Nodus zudem eine hohle Chitinleiste zwischen Nodalquerader und dem abgewinkelten Abschnitt der ScP (Nodalverspannung). Diese Nodalverspannung fehlt den Zygoptera vermutlich plesiomorph, während sie bei den Libelluloidea (einschließlich Cordulegastridae) offenbar reduziert wurde. Bei den höheren Coenagrionoidea (Platystictidae, Protoneuridae, Platynemididae und Coenagrionidae) ist der Subnodus in gegenständiger Lage zum Ursprung des IR<sub>2</sub>, wobei letzterer verstärkt und mit dem Subnodus dorsal verspannt ist (Interradialverspannung).

Der Nodus ist keineswegs ein Gelenk im Costalrand, wie beispielsweise noch TILLYARD in TILLYARD & FRASER, 1938 (1938) und ZESSIN (1983) vermutet hatten, sondern im Gegenteil ein Stoßdämpfer (NORBERG, 1972; NEWMAN, 1982) und eine Versteifungsstruktur, welche den Costalrand mit der ScP und dem RA zur sogenannten "leading edge" verbindet (FRASER in TILLYARD & FRASER, 1938; CARLE, 1982b; NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991).

- g) Diskoidalverstrebung (Abb. 36.-38. und 41.-42.): Gebildet von der distalen Diskoidalader (= m-cu sensu TILLYARD, 1925a und PRITYKINA, 1981; = MAb sensu NEL et al., im Druck; = MA<sub>2</sub> sensu RIEK, 1954) und der Subdiskoidalader (= cu-a sensu TILLYARD, 1925a und PRITYKINA, 1981; = sdv sensu Tillyard, 1928c; = "discal brace" sensu CARLE, 1982b), also dem proximalen Abschnitt des freien CuA, welcher eine Stützvene bildet (NEL et al., 1993; BECHLY, 1993d; siehe Kapitel 5.2.). Beide Strukturen sind bei den Zygoptera zudem auf



der Dorsalseite durch eine Chitinleiste ("chitinated membrane") verbunden (Diskoidalverspannung; Abb. 24c., 28. und 36.-38.), während sich auf der Ventralseite eine membranöse Zone (Diskoidalnodus = "discal node" sensu CARLE, 1982b) am Treffpunkt von distaler Diskoidalader und Subdiskoidalader befindet (Abb. 41.-42.). Dieser Strukturkomplex ähnelt daher dem eigentlichen Nodus und erfüllt wahrscheinlich eine ähnliche mechanische Funktion (CARLE, 1982b; NEWMAN 1982). Diese Struktur wurde bereits von WILLIAMSON (1913) erkannt und als "medio-anal-link" bezeichnet, während sie von NEWMAN (1982) "cubitus tie-bar" und von WOOTTON (1991) "medio-anal tiebar" genannt wurde.

- h) Arculus (Abb. 36.-40., 43.-44.): Gebildet von einem verschmolzenen Abschnitt des RP und MA (= Arculus anterior) und von einer gewöhnlichen Querader (= Arculus posterior), welche die Diskoidalzelle basal schließt (= basale Diskoidalquerader). Die Non-\*Odonata sowie die Hemiphlebiidae und Chorismagrionidae besitzen nur den Arculus anterior und haben daher eine basal offene Diskoidalzelle. Bei den Polythoridae (Abb. 36.) und einigen Lestidae (z.B. *Archilestes*; Abb. 41.) wird der Arculus dagegen fast ausschließlich durch einen stark verlängerten Arculus posterior gebildet. Bei einer Reihe von Zygoptera (z.B. Chlorocyphidae, Euphaeidae, Dictyrididae, Megapodagrionidae und Pseudostigmatidae) sind der Arculus anterior und der Arculus posterior durch eine Chitinleiste verbunden, wodurch eine Arcularverspannung zustande kommt, die bei den Euphaeidae am auffälligsten ausgeprägt ist (Abb. 62.). Kaum ausgebildet ist diese Arcularverspannung bei den "Anisozygoptera" und Anisoptera sowie den Lestidae, Polythoridae, Calopterygidae und Platystictidae. Meist ist auf der Ventralseite des Nodus eine membranöse Zone ausgebildet, die vermutlich als Stoßdämpfer wirkt (Arcularnodus).

Offenbar besteht eine gewisse Lage-Korrelation von Arculus und der zweiten, primären Antenodalverspannungen, da deren Lage bei zahlreichen Zygoptera mehr oder weniger gegenständig ist (FRASER, 1937, 1957). Von denjenigen Zygoptera, bei denen dies nicht der Fall ist, besitzen *Hemiphlebia* und *Chorismagrion* jedoch gar keinen Arculus posterior und die Euphaeidae und Calopterygidae keine distinkten primären Antenodalverspannungen.

- i) Cubito-Medial-Brücke ("cubito medial brace" sensu NEWMAN, 1982) (Abb. 35. und 39.-40.): Bei den Anisoptera wird die Flügelbasis durch eine wannenartige Vertiefung versteift, welche von der Basis über die Hypertrigonalzelle in die Trigonalzelle verläuft. Bewerkstelligt wird dies durch eine geradlinige Verbindung des konkaven M&Cu und der konvexen MA durch eine konkave, sekundäre Querader (costale Trigonalquerader), welche die eigentliche "cubito medial brace" darstellt. Die wannenartige Vertiefung der Anisoptera entspricht der "discal pleat" (sensu CARLE, 1982b) der Zygoptera (Abb. 37.-38.), da diese keine costale Trigonalquerader und somit auch keine Hypertrigonalzelle besitzen.
- j) Medialanastomose (BECHLY, diese Arbeit) (Abb. 63.): Für die Aeshnidae charakteristische, distale Verbindung zwischen der MA und RP, die durch einen sekundären Ast der MA gebildet wird. Sie ist korreliert mit einer partiellen Umkehr der Korrugation der MA (Aeshniden-Mulde).
- k) Cubito-Anal-Anastomose ("anal brace" sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984): Eine Stützvene, die durch eine subbasale Anastomose zwischen AA und CuP gebildet wird. Die komplexe Evolution dieser Struktur ist nur mittels früher Stammgruppenvertreter zu entschlüsseln (siehe Kapitel 5.2. 12.)).
- l) CuP-Kreuzung (Abb. 14.-19. und 41.): Eine Stützvene zwischen M&Cu und AA, welche von einem Rudiment des CuP gebildet wird (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; NEL et al., 1993) und traditionell als Cubitoanalquerader oder "anal crossing" (sensu Tillyard und Fraser) bezeichnet wurde.

## 9.) Membranöse Zonen ("nodes"):

Membranöse Zonen finden sich im Libellenflügel ausschließlich auf der Ventralseite des Flügels (Abb. 32., 41., 42., 56.). Am auffälligsten sind die membranösen Zonen an den Junktionen von ScP und Costalrand (Nodus), RP&MA mit dem doppelten Radialstamm (Arcularnodus), distaler Diskoidalader und Subdiskoidalader (Diskoidalnodus), der CuA-Gabelung (Cubitalnodus), Flügelhinterrand und Analstamm (Analnodus). Diese membranösen Zonen haben keineswegs eine Gelenkfunktion, was sich u.a. darin zeigt, daß die beteiligten Adern auf der Dorsalseite meist verspannt sind (Nodalverspannung, Diskoidalverspannung, Arcularverspannung). Eine Bewegung ist daher nur sehr geringfügig in der Flügelebene möglich, während sie in der Ebene senkrecht zum Flügel unmöglich ist. Naheliegender ist daher eine stoßdämpfende Funktion, wie sie für den echten Nodus bereits nachgewiesen wurde (siehe oben). Die stoßdämpfende Wirkung des Nodus zeigt sich u.a. darin, daß getrocknete Libellenflügel, im Gegensatz zu den Flügeln *in vivo*, bevorzugt am Nodus brechen. Die Notwendigkeit solcher stoßdämpfenden Zonen ergibt sich bei rechtwinkligen Aderjunktionen aufgrund der Tatsache, daß tubuläre Strukturen wie die Flügeladern zwar eine ausgezeichnete Längsstabilität besitzen, jedoch eine weitaus geringere Querstabilität. Während Stoßwellen in longitudinaler Richtung weitergeleitet werden und kaum zu einem Aderbruch führen können, würden Stoßwellen, die punktuell und rechtwinklig auf die Aderflanke treffen, ein großes Bruchrisiko mit sich bringen. Letzteres gilt daher insbesondere für verstärkte Adern mit vergleichbarem Durchmesser, die in einem rechten Winkel aufeinander treffen. Bei den gewöhnlichen Querader-Längsader-Junktionen sind dagegen kaum stoßdämpfende Zonen notwendig, da sich die Stoßwellen ggf. über eine große Zahl von Queradern verteilen, sodaß die Kräfte an der einzelnen Junktion relativ gering sind und außerdem die geringere Stärke der Queradern eher zu einem Bruch der Querader als der Längsader führen würde. Der Bruch einer einzelnen Querader hat für die Flügelstabilität kaum fatale Konsequenzen und wird außerdem dadurch vermieden, daß zahlreiche Querader-Längsader-Junktionen gelenkig sind, sodaß transversale Stoßkräfte durch eine Veränderung der Knitterstrukturwinkel aufgefangen werden können (Fächerprinzip).

Bei den Ephemeroptera gibt es stoßdämpfende "nodal points" (sensu CARLE, 1982b) in den Längsadern, insbesondere der ScP (Abb. 84.), welche allerdings im Gegensatz zum Libellen-Nodus auch Flexibilitätszonen der Längsader darzustellen scheinen (EDMUNDS & TRAVER, 1956; BRODSKII, 1970), die von Séguy (1959, 1973 in GRASSÉ) und NEWMAN (1982) als "bullae" bezeichnet wurden. Das "Pterostigma" der Hymenoptera unterscheidet sich deutlich von den Pterostigmata anderer Insektenordnungen, einschließlich der Odonata, und scheint ebenfalls eine dem Nodus der Libellen analoge Funktion zu erfüllen (ARNOLD, 1963; ST. QUENTIN, 1969).

## 10.) Primäre Bifurkationen:

Primäre Bifurkationen sind Gabelungen der primären Längsadern, welche zum Grundplan der Pterygota gehören, z.B. die Gabelung des RP in RP' und RP'' und deren Gabelung in RP1, RP2, RP3 und RP4 (KUKALOVA-PECK, 1983) (Abb. 45.-46., 55. und 58.). Primäre Gabelungen sind in aller Regel dichotom, bzw. gegebenenfalls durch Einschaltung von Schaltsektoren scheinbar triadisch. Pektinate Aderverzweigungen sind sehr wahrscheinlich stets als abgeleitet anzusehen (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899; KUKALOVA-PECK, 1978, 1991); allerdings scheint der RP zumindest im Grundplan der Odonoptera distal stets pektinat gegabelt zu sein. Obwohl KUKALOVA-PECK (1983, 1991) davon ausgeht, daß im Protoflügel alle primären Längsader zweimal dichotom gegabelt waren, ist dies zumindest für den RA zweifelhaft, da die sparsamste Interpretation der Merkmalsverteilung eher dafür spricht,

daß der RA zumindest bei der letzten gemeinsamen Stammart der Pterygota ungegabelt war und die extrem distale Gabelung vieler Neoptera eine sekundäre Erscheinung ist. Die basale Gabelung des RP in RP' (= RP1&2) und RP" (= RP3&4) wurde bei den Libellen oft als Mittelgabel ("midfork") bezeichnet. Ohne nähere Begründung bezeichnete TRUEMAN (1991) die basale RP-Gabelung als "T-fork" und dessen distale Gabelung (RP' in RP1 und RP2) als "U-fork".

#### 11.) Sekundäre Bifurkationen:

Sekundäre Gabelungen von primären oder sekundären Längsadern, welche nicht zum Grundplan der Pterygota gehören, z.B. die Gabelung des RP2 in RP2a und RP2b bei den fossilen Archizygoptera† (NEL & HENROTAY, 1992) (Abb. 19.), die Gabelung des IR2 bei manchen Heterophlebiidae† und Aeshnidae (PETERS, 1987) in IR2a und IR2b (BECHLY, in Vorber. a) (Abb. 47.) und die Gabelung des RP" in RP"a und RP"b bei Triadophlebiomorpha† (Abb. 18.) sowie die scheinbaren Gabelungen der MP aller Anisoptera in MP und costale Trigonalquerader (= tcv) (BECHLY, in Vorber. a; = MP2 und MP1 sensu NEL et al., 1993) (Abb. 34.-35. und 39.-40.). Ebenfalls sekundär ist sehr wahrscheinlich auch die Gabelung der MP bei den Triadophlebiomorpha† (einschließlich *Piroutetia*†; NEL, 1989), da die MP aller übrigen "Protodonata†" und Odonata stets ungegabelt ist (Abb. 18.) sowie die Gabelung des CuA bei den Polythoridae und vielen Calopterygidae (Abb. 36. und 42.; siehe Kapitel 5.2). Bei der Gabelung der MA aller Odonata in MA und distale Diskoidalader (= MAb sensu NEL et al., im Druck; = MA1 und MA2 sensu NEL et al., 1993) könnte es sich ebenfalls um eine sekundäre Bifurkation handeln, möglicherweise aber auch um eine modifizierte primäre Bifurkation der MA in MA' und MA" (siehe Kapitel 5.2). Im Vorderflügel aller Petaluridae, mancher Gomphidae und aller Libelluloidea sowie in beiden Flügelpaaren der Aeshnidae† und mancher Gomphidae (Gomphoidini sensu CARLE, 1986) bildet eine Querader, welche sich bei allen Anisoptera findet, einen scheinbaren Ast der CuP&AA' zur Basalecke der Trigonalzelle (Pseudo-Analis; = AA0 sensu NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) (Abb. 14., 16. und 39.-40.). Derartige sekundäre Aderzweige ("veinlets") können sich aus dem Queradersystem, aus Schaltadern oder aus der Flügelmembran herausbilden.

#### 12.) Aderknoten (Junktionen):

Im Libellenflügel gibt es mindestens 6 oder 7 unterschiedliche Typen von Aderjunktionen; die meisten sind starr, aber zahlreiche Queradern sind gelenkig mit Längsadern verbunden, um eine Flexibilität der Korrugationswinkel zu ermöglichen (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991, 1992). Gelenkige Aderjunktionen sind nicht auf die Odonata beschränkt; bei den Ascalaphidae (Neoptera: Planipennia) gibt es sogar kugelgelenkartige Junktionen zwischen Queradern und Längsadern (Abb. 79.), wobei die Längsader RA die hervorstehenden Gelenkpfannen bildet, während die Queradern die Gelenkköpfe tragen. Queradern die ungelienkig mit den Längsadern verbunden sind, beispielsweise die Antenodal- und Postnodalqueradern der Libellen, dienen hingegen zur Verhinderung solcher Flexibilität und somit zur Aufrechterhaltung der stabilisierenden Knitterstruktur (NEWMAN & WOOTTON, 1986). NEL et al. (1993) unterschieden drei Gruppen von Längsaderjunktionen:

- a) Primäre Junktionen: Die Verbindung zweier Längsadern gleicher Korrugation, die dadurch in einer Ebene zusammentreffen. Dies Bifurkation hat den Anschein einer Aufspaltung einer Ader in zwei gleichartige Adern. Dazu zählen jedoch nicht nur die meisten primären Längsader-Gabelungen (Abb. 45., 55.), sondern auch manche sekundäre Verzweigungen (Abb. 47.) und sogar einige wenige Querader-Längsader-Verbindungen (Abb. 34., 36., 39., 60., 100.-102.) (BECHLY, 1993d; NEL, pers. Mitt. 1993).



- b) Sekundäre Junktionen: Die Verbindung zweier Adern unterschiedlicher Korrugation, die dadurch in unterschiedlichen Ebenen zusammentreffen. Dies führt in der Aufsicht zu einer Furche zwischen den beiden Adern. Zu diesem Typ zählen die meisten Junktionen zwischen primären und sekundären Längsadern (Abb. 45. und 46.) sowie die meisten Querader-Längsader-Junktionen und oft auch die Junktion zwischen RP und RP&MA (= anteriorer Arculus) (Abb. 38.-39.). Zu sekundären Junktionen zwischen Adern gleicher Korrugation, sogar bei Gabelungen primärer Längsader, kann es kommen, wenn eine der beiden Adern mit einer deutlichen Biegung entspringt, während die andere Ader mehr oder weniger eine Verlängerung des gemeinsamen "Stammes" darstellt, z.B. die Insertion des RP' auf dem RP bei den Coenagrionoidea sowie ursprünglichen Lestinoidea und "Calopterygoidea" (jeweils in dorsaler und ventraler Sicht) oder die Insertion des RP' auf dem RP (= "Mittelgabel") bei den höheren "Calopterygoidea" (Abb. 37.-38.) und vielen Anisoptera (Abb. 46.), allerdings bei letzteren i.d.R. nur in dorsaler Ansicht (Ausnahme: manche Libellulidae wie z.B. *Perithemis* und *Zenithoptera*) und auch keineswegs bei allen Anisoptera wie NEL et al. (1993: 271) meinten (Abb. 45.). Bei einem von mir untersuchten Exemplar von *Onychogomphus uncatus* inserierte in allen vier Flügeln der RP' sekundär auf dem RP, also genau umgekehrt wie die vermeintliche Synapomorphie der Anisoptera laut NEL et al. (1993). Bei manchen Gomphidae, Cordulegastridae, Macromiidae und Libellulidae ist die Mittelgabel eher vom primären oder intermediären Junktionstypus, während andere Individuen der gleichen Art oder andere Arten der gleichen Gattung, in einzelnen Flügeln oder in allen vier Flügeln, die typische sekundäre Junktion des RP' zeigen. Der Junktionstyp ist also durchaus variabel und ist meines Erachtens daher weit weniger als Kriterium zur Homologisierung von Flügeladern geeignet als NEL et al. glaubten.
- c) Intermediäre Junktionen: Die Verbindung zweier Adern, welche sich nur partiell in unterschiedlichen Ebenen befinden, was das Auftreten einer, in der Aufsicht mehr oder weniger gut sichtbaren, partiellen Furche zur Folge hat, z.B. zwischen RP und RP' (= RP3&4) bei einer *Aeshna*-Spezies oder bei einer Querader zwischen MA und MP bei einer Coenagrion-Spezies (NEL et al., 1993).

Unabhängig von der Korrugation und der Anzahl der beteiligten Adern verschmelzen deren Wände am Junktionsort ohne sich zu durchdringen. Die Innenseite der Junktion zeigt zudem keinerlei strukturelle Eigenheiten der beteiligten Adern, sodaß nur die Furchen auf der Außenseite einen Rückschluß auf deren Verlauf zulassen (NEL et al., 1993). NEL et al. (1993) waren allerdings der Auffassung, daß zwei Längsadern ähnlicher Morphologie, welche einer primären Junktion einer primären Längsader entspringen, stets als Bifurkationen dieser primären Längsader aufzufassen sind. Diese Ansicht ist meines Erachtens jedoch nicht aufrechtzuerhalten, da die genannten Kriterien in manchen Fällen auch von sekundären Verzweigungen oder sogar von Längsader-Querader-Verbindungen erfüllt werden (BECHLY, 1993d; NEL, pers. Mitt. 1993). NEL et al. (1993) dokumentierten im Übrigen selbst, am Beispiel verschiedener Arten der Gattung *Aeshna*, die Möglichkeit der Evolution einer sekundären Junktion zwischen einer Querader und der sekundären Längsader IR<sub>2</sub>, hin zu einer primären Junktion, welche den Eindruck eines gegabelten IR<sub>2</sub> erweckt.

### 13.) Aderfusionen:

Als Fusionen bezeichnet man das Verschmelzen, mehr oder weniger großer Abschnitte, zweier primärer Längsadern. Indizien für eine derartige Fusion sind u.a. das Fehlen einer primären Ader, die zum Grundplan des Taxons gehören würde; das Aufeinanderfolgen zweier Primäradern gleicher Korrugation; das Vorhandensein einer longitudinalen Furche in einer

Primärader (NEL et al., 1993); ein vergrößerter und abberant geformter Aderquerschnitt; das Vorhandensein von zwei parallelen Dornenreihen auf einer Ader (D'ANDREA & CARFI, 1988: 314, 1989: 148); sowie das Vorhandensein einer deutlich basalen Gabelung einer Primärader (NEL et al., 1993). Diese Kennzeichen finden sich bei den Libellen beispielsweise beim "doppelten Radialstamm" (Abb. 25. und 43.) und beim Costalrand (Abb. 24.-27.) sowie dem "doppelten Flügelhinterrand" im Petiolus der Zygoptera (Abb. 41.). Bei der Ader MP&Cu der \*Odonata läßt sich die Aderfusion hingegen kaum bei den rezenten Vertretern nachweisen, sondern nur durch den Vergleich mit fossilen Stammgruppenvertretern und dem Grundplanzustand des Flügelgeäders hypothetisieren. Aderfusionen werden am besten durch ein deutsches Und-Zeichen "&" zwischen den Aderkürzeln der verschmolzenen Adern gekennzeichnet (z.B. RA&RP), da das häufig hierfür verwendete Pluszeichen "+" der Indikation einer konvexen Ader-Korrugation vorbehalten bleiben sollte.

#### 14.) Flügelzellen ("cells"):

Primär ungeäderte Abschnitte der Flügelmembran, die von Längsadern und/oder Queradern umschlossen werden, bezeichnet man als Zellen (EIDMANN & KÜHLHORN, 1970). Gelegentlich werden solche Zellen sekundär durch Queradern unterteilt. Meist werden sie nach der Längsader des Vorderrandes benannt, oft erhalten sie aber auch besondere Bezeichnungen, wie z.B. bei den Libellen die Diskoidalzelle bzw. Quadrilateralzelle, Subdiskoidalzelle und Subtrigonalzelle (= Subtriangulum), Basalzelle und Cubitalzelle, Trigonalzelle (= Triangulum) und Hypertrigonalzelle (= Hypertriangulum, Supratriangulum) sowie die Paranalzellen der Anisoptera (Abb. 14.).

NEWMAN (1982) wies nach, daß das bevorzugte Vorkommen rechteckiger Flügelzellen im anterioren Flügelbereich ("leading edge") und polygonaler Zellen im posterioren Flügelbereich ("trailing edge") seine funktionelle Ursache in den unterschiedlichen Stabilitätsanforderungen dieser Flügelregionen hat.

#### 15.) Flügelfelder ("fields"):

Als Flügelfeld sei der gesamte Flügelabschnitt zwischen zwei primären Längsadern bzw. deren Stämmen oder Ästen bezeichnet. Flügelfelder enthalten häufig eine Vielzahl von einzelnen Flügelzellen. Eine stringente, auf der Grundplanrekonstruktion von Kukalova-Peck beruhende, Terminologie der Flügelfelder wurde von ZESSIN (1987) vorgeschlagen (siehe Tabelle 1.). Leider wird der Begriff "Flügelfeld" meistens auch synonym für Flügelregionen und Flügelräume verwendet, z.B. Diskoidalfeld für den Postdiskoidalraum bzw. Postrigonalraum, Costalfeld für die Costalregion (Remigium), Analfeld für die zwei Analregionen (Vannus) und Jugalfeld für den Jugalregion (Neala).

#### 16.) Flügelräume ("spaces", "interspaces"):

Als Flügelräume seien geäderte Flügelabschnitte bezeichnet, die von Längsadern und/oder Queradern sowie ggf. vom Flügelrand oder der Flügelbasis umschlossen sind, und sich außerdem auch über mehrere Längsadern erstrecken können. Dies bedeutet, daß ein Flügelraum primäre und sekundäre Längsadern sowie Queradern beinhalten kann. Ein Flügelraum besteht somit stets aus mehreren bis vielen Flügelzellen und einem oder mehreren Abschnitten von Flügelfeldern. Wichtige Flügelräume sind der Costalraum, Antenodalraum, Postnodalraum, Postsubnodalraum, Postdiskoidalraum bzw. Postrigonalraum, Analraum und Cubitoanalraum (Abb. 14.). In der Analregion wurden zudem drei Flügelräume traditionell mit den Buchstaben z (zwischen AP und AA2b), y (zwischen AA2b und AA1b) und x (zwischen AA1b und CuA) bezeichnet (Abb. 14.) (NEEDHAM & WESTFALL, 1955).

## 17.) Flügelregionen ("regions"):

Als Flügelregionen seien diejenigen klar umgrenzten Flügelabschnitte bezeichnet, welche nicht durch Adern begrenzt werden, sondern nur durch die Flügelbasis, den Flügelrand und/oder durch Flügelalten (SNODGRASS, 1935). Auch die gesamte freie Flügelfläche (Ala) ist nach dieser Definition als eine Flügelregion anzusehen. Die Costalregion (Remigium), Analregion (Clavus) und Jugalregion (Neala, Jugum) werden durch den anterioren und posterioren Flügelrand bzw. durch sekundäre Flügelalten (Plica clavalis und Plica jugalis) begrenzt. Die Analfurche (Plica analis oder Plica vannalis) teilt die Analregion in zwei Analregionen (LAWRENCE et al., 1991). Ist die posteriore Analregion im Hinterflügel vergrößert, so wird sie als Vannus (= Analfächer) bezeichnet. Da diese Flügelalten, ebenso wie die Medianfalte etc., den Odonoptera primär fehlen und deren Anal- und Jugalregion reduziert ist, entspricht die Flügelfläche (Ala) der Libellen weitgehend der Costalregion (Remigium i.w.S.) der Neoptera. SÉGUY (1959, 1973 in GRASSÉ) unterschied im Remigium allerdings das "champ discoidal" (= Remigium i.e.S., posterior des RA) vom "champ costal" (anterior des RA). Neuere funktionsmorphologische Untersuchungen scheinen eine derartige Differenzierung von Costalregion und Diskoidalregion zu rechtfertigen (CARLE, 1982b; NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991). Die basale Flügelgelenkregion wird als Axillarregion bezeichnet (SNODGRASS, 1935). Laut Séguy (in GRASSÉ, 1973) und RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) soll das Flügelhäutchen (= Membranula) der Anisoptera möglicherweise homolog der Jugalregion der Neoptera sein. Die Lage der Membranula scheint für diese Hypothese zu sprechen, die sparsamste Interpretation der Merkmalsverteilung spricht jedoch eher dafür, daß es sich bei dieser Struktur um eine Neubildung in der Stammlinie der Anisoptera handelt, deren Aufgabe in der mechanische Verbindung des Flügelhinterrandes ("trailing edge") mit dem posterioren Anschnitt der Radioanalplatte und dem Axillarband ("axillary cord") besteht (NEWMAN, 1982).

SÉGUY (1959, 1973 in GRASSÉ) unterteilte den Insektenflügel außerdem in folgende Zonen: Longitudinal in die anteriore und posteriore Zone, die weitgehend der funktionellen Unterteilung in "leading edge" (= Costalregion) und "trailing edge" (= Diskoidalregion plus Analregion) entspricht (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991); sowie transversal in die basale, mediane und apikale Zone, die mehr oder weniger willkürliche Unterteilungen darstellen. Die Berücksichtigung der Tatsache, daß es sowohl versteifte Stützzonen ("supporting areas", z.B. "leading edge") als auch flexible Verformungszonen ("deformable areas", z.B. "trailing edge") gibt, ist nach WOOTTON (1981, 1991) und NEWMAN (1982) entscheidend für funktionsmorphologische Betrachtungen des Insektenflügels. PFAU (1986: 52) gliederte den Libellenflügel funktionell in zwei aktiv bewegliche Abschnitte, den Costalsektor, der der Flügelalte entlang der ScP entspricht (= "costal pleat" sensu CARLE, 1982b) und den Cubitalsektor der praktisch den gesamten übrigen Flügel umfaßt. Speziell bei den Anisoptera kommt dazu noch ein posteriorer Abschnitt, der nur passiv beweglich ist (Analsektor).

## 18.) Flügelränder (Abb. 14.):

Die Flügelränder begrenzen die freie Flügelfläche (Ala). Sie sind bei den Odonata stets sklerotisiert und mit einer Doppelreihe kurzer Dornen versehen. Der anteriorer Rand oder Costalrand erstreckt sich von der Flügelbasis bis zur Flügelspitze (Apex). Der posteriore Rand, Außenrand oder Termen erstreckt sich vom Apex bis zum Analwinkel (Tornus), welcher sich am äußeren Ende der Plica clavalis (Clavus) befindet, wenn eine solche vorhanden ist. Bei den Odonata fehlt die Plica clavalis. Der Innenrand, Analrand oder Dorsum erstreckt sich vom Analwinkel bis zur Flügelbasis (WOOTTON, 1979; LAWRENCE et al., 1991). Ist kein Analwinkel vorhanden, beispielsweise bei den Zygoptera, so werden Termen und Dorsum als Flügelhinterrand zusammengefaßt. Der sklerotisierte Flügelhinterrand, der fließend in den Costalrand übergeht,



wurde von NEWMAN (1982) "trailing edge vein" und von LAWRENCE et al. (1991) "ambient vein" genannt. Wegen der flugmechanischen Funktion wird der Flügelvorderrandbereich (Costalregion anterior des RA) auch als "leading edge" und der Flügelhinterrandbereich als "trailing edge" bezeichnet (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991).

#### 19.) Flügelmal (Pterostigma):

Eine mehr oder weniger scharf begrenzte, i.d.R. dunkel pigmentierte und stark sklerotisierte Zone am Flügelvorderrand, nahe der Flügelspitze, wo sich die ScP oder der RA dem Costalrand nähert (COMSTOCK, 1918; Séguéy in GRASSÉ, 1973). Innerhalb der Odonatoptera (nicht \*Odonata!) ist ein Pterostigma vermutlich dreimal konvergent entstanden (siehe Kapitel 5.2.), das i.d.R. ungeaderte Libellen-Pterostigma ist also nicht homolog dem Pterostigma zahlreicher Neoptera. Bei den \*Odonata ist es eine Flügelzelle, die anterior durch den Costalrand, posterior durch den RA und lateral durch jeweils eine Postnodalquerader begrenzt wird (Abb. 61.-62.). Diese das Pterostigma begrenzenden Flügeladern sind deutlich verdickt und, insbesondere der Costalrand (Abb. 26.), auf der dem Pterostigma zugewandten Seite offen (ARNOLD, 1963). Wie die Pterostigmata der meisten anderen Insektenordnungen stellt das Libellen-Pterostigma daher, zumindest bei den rezenten Libellen, auch einen wichtigen Blutsinus dar, nicht aber eine Pulsationseinrichtung wie MÜNCHBERG (1964, 1965) vermutete (ARNOLD, 1963, 1964; MÜNCHBERG, 1966). Bei einigen abgeleiteten Libellentaxa wurde das Pterostigma konvergent reduziert (ersatzlos nur bei *Anomisma* und manchen manchen Calopterygidae; Abb. 82.) und teilweise durch ein Pseudopterostigma ersetzt (Pseudostigmatidae, viele Calopterygidae, einige Aeschnidiidae) (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) (Abb. 81. und 86.-87.). CARLE (1982b) war irrtümlich der Auffassung, daß zumindest den männlichen Isophlebiidae ein Pterostigma fehle. In Wirklichkeit besaßen alle Isophlebiidae ein sehr langes Pterostigma, das aber deutlich nach basal verschoben und daher auf Flügelapexfragmenten nicht erkennbar ist (NEL et al., 1993). Den fossilen Triadophlebiomorpha fehlt das Pterostigma sehr wahrscheinlich primär (Sympleisiomorphie) (Abb. 18.).

Neuere funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kinematik des Libellenflügels haben gezeigt, daß das Pterostigma sowohl zur Versteifung des Costalraumes ("leading edge") als auch als dynamisches Gegengewicht ("träge Masse") dient und somit stabilisierend gegen Torsionen wirkt und ein passives Flattern der Flügelmembran im Luftstrom verhindert (NORBERG, 1972; NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991, 1992; *contra* MACNEILL, 1968). Genau diese Funktionen wurden bereits von NEEDHAM (1903: 709-710) sowie ähnlich auch von TILLYARD (1917: 51-52), SCHMIDT (1939), FRASER (1957) und ST. QUENTIN (1966, 1969), vermutet. Eine flugmechanische Funktion des Pterostigmas wird insbesondere auch dadurch plausibel, daß Odonata und Neuroptera (Raphidioptera und Planipennia, insbesondere Crysopidae und Mantispidae) als einzige Insekten beide Flügelpaare unabhängig bzw. phasenverschoben bewegen können und somit als einzige Insekten auch an den Hinterflügeln ein Pterostigma tragen (SCHMIDT, 1939; ST. QUENTIN, 1966). Die enorme mechanische Bedeutung des Pterostigmas zeigt sich auch bei sehr alten und somit stark "abgeflogenen" Libellen, bei denen die Diskoidalregion (sensu Séguéy) oftmals stark zerstört ist, während die Costalregion bis zur Distalseite des Pterostigmas unbeschadet geblieben ist und somit die Flugfähigkeit des Tieres nicht wesentlich gelitten hat. Ein besonders überzeugendes Beispiel hierfür ist in ROWE (1987: 169) abgebildet.

Die stets auffällige Färbung des Pterostigmas deutet zudem darauf hin, daß das Flügelmal auch eine optische Funktion haben könnte, beispielsweise zur optischen Kontrolle der Flügelposition beim Manoevrieren zwischen Hindernissen (MACNEILL, 1968; JURZITZA, 1969). Dies wird gestützt durch die Tatsache, daß nahezu alle Libellen, denen ein Pterostigma

sekundär fehlt, ein Pseudopterostigma oder einen apikalen Flügelfleck ausgebildet haben (ST. QUENTIN, 1966; JURZITZA, 1969). Andererseits wäre auch denkbar, daß die Färbung des Pterostigmas auch oder sogar ausschließlich eine sekundäre Folge metabolischer Vorgänge ist, die in diesem Blutsinus offenbar bevorzugt stattfinden (ARNOLD, 1963). Ein Indiz dafür könnte die Tatsache sein, daß das Pterostigma meist erst einige Tage nach den Schlupf seine dunkle Farbe annimmt, obwohl die Körperfärbung zu diesem Zeitpunkt bereits deutlich ausgeprägt ist. Zumindest hinsichtlich des weißen Pseudopterostigmas der Calopterygidae sowie des zweifarbigen Pterostigmas vieler Lestidae und des leuchtend roten Pterostigmas mancher Libellulidae, kann als gesichert gelten, daß die Färbung des Pterostigmas eine wichtige Rolle bei der Partnerfindung spielt ("sexual mate recognition system" sensu Paterson).

Unerklärt ist bislang die Frage, warum innerhalb der Calopterygidae manche Arten ein echtes Pterostigma besitzen, während sehr nahe verwandte Arten dieses völlig reduziert haben (z.B. *Iridictyon* versus *Sapho* oder manche Artenpaare der Gattung *Hetaerina*). Der Umstand, daß diese nahe verwandten Arten keine wesentlichen Unterschiede im Flugvermögen zeigen, ist angesichts der erwähnten Funktionshypothese bislang kaum zu erklären.

HEYMER (1973b, 1975a) konnte am Pterostigma der Libellen das Vorhandensein von auffälligen exokutikulären Mikroskulpturen nachweisen, welche bei den verschiedenen Taxa unterschiedlich ausgeprägt sind (vergl. NIELSEN, 1977). Die Funktion dieser Mikroskulpturen könnte in einer Erhöhung des Gewichtes des Pterostigmas dienen, da dies dessen "Wirkungsgrad" als apikales Gegengewicht verbessern würde (siehe oben). Die enorme gewichtserhöhende Wirkung selbst relativ kleiner Mikroskulpturen wurde von ROONWAL (1985) am Beispiel der Flügelmembran der Isoptera belegt. Die Mikroskulpturen der \*Odonata sind zwar weit weniger zahlreich, aber dafür auch bedeutend größer, als diejenigen der Isoptera. Eine solche Gewichtserhöhung kann allerdings auf die folgenden, unterschiedlichen Weisen erreicht werden:

- a) Erhöhung des "Innengewichtes" durch eine Erweiterung des Blutsinus, da die Hämolymphe ein höheres spezifisches Gewicht hat als Chitin. Diese Möglichkeit wurde offenbar bei allen Libellen-Pterostigmata realisiert, wie im Querschnitt deutlich zu erkennen ist (Abb. 26.). Die Möglichkeit der Aufblähung des Pterostigmahohlraumes ist aber begrenzt, da ein bestimmter Maximalabstand zwischen der dorsalen und ventralen Flügelmembran, schon aus Stabilitätsgründen, nicht überschritten werden kann. Sehr effektiv ist diese Lösung aber bei relativ großen Pterostigmata, z.B. bei "Anisozygoptera" (*Epiophlebia*) und insbesondere den Anisoptera, die möglicherweise aus diesem Grunde keine zusätzliche Mikroskulpturen zur Gewichtserhöhung benötigen und deren dorsale und ventrale Pterostigmaoberfläche daher zwar deutlich sklerotisiert ist, jedoch keine besondere Oberflächenstrukturen zeigt, abgesehen von einer transversalen Rippelung bei den Libelluloidea (Abb. 88.-91.) (Ausnahme: *Oxygastra* mit Faltengebirgsstruktur konvergent zu manchen Zygoptera; Abb. 90.).
- b) Erhöhung des "Außengewichtes" durch Ausbildung von besonderen Kutikularstrukturen (Mikroskulpturen), welche der sklerotisierten Pterostigmafläche dorsal und ventral aufgelagert sind. Diese Strukturen finden sich ausschließlich auf den Pterostigmata der Zygoptera und könnten möglicherweise sogar eine Synapomorphie der Zygoptera darstellen. Abgesehen von der gewichtserhöhenden Funktion könnten diese Strukturen auch der zusätzlichen Versteifung des Pterostigmas dienen. Bei meiner rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung der Mikroskulpturen des Pterostigmas der Zygoptera konnte ich vier Grundtypen feststellen (Wabenstruktur, Faltengebirgsstruktur, Stenstruktur

und Pyramidenstruktur), die stets sowohl auf der Dorsalseite als auch auf der Ventralseite des Pterostigmas zu finden sind (Abb. 92.-111.).

## 20.) Haare und Dornen:

Die imaginale Flügelmembran der Ephemeroptera und Odonata ist vollkommen glatt, d.h. es fehlen, im Gegensatz zu den meisten Neoptera, jegliche Microtrichen und Macrotrichen (Abb. 82.-84.). Bei den meisten rezenten Odonata tragen jedoch die primären Längsadern und deren Verzweigungen sowie oft auch Interkalaradern (z.B. IR<sub>2</sub>) und Queradern Macrotrichen (Abb. 35., 37. und 39.-40.; siehe Kapitel 4.).

Nahezu alle Flügeladern der Libellen tragen auf der Ober- und Unterseite jeweils eine longitudinale Reihe von Dornen (SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; HERTEL, 1966; NEWMAN, 1982; D'ANDREA & CARFI, 1988, 1989, 1990, 1991, 1994), welche starre, mehr oder weniger große, Auswüchse der sklerotisierten Flügeladern sind, an deren Bildung mehrere Hypodermiszellen und alle Kutikularschichten beteiligt sind (Abb. 26. und 90.). Derartige Dornen fehlen bei den Ephemeroptera (Abb. 83.-84.), Plecoptera sowie allen übrigen Pterygota (Ausnahme: Costalrand zahlreicher fossiler "Palaeoptera") und sind somit vermutlich eine Synapomorphie der \*Odonata.

D'Andrea & Carfi unterscheiden bei den Odonata kurze S-Dornen (ca. 8-18 µm) und lange L-Dornen (20- 70 µm). Die S-Dornen befinden sich auf der Unterseite der konkaven Adern und der Oberseite der konvexen Adern sowie auf der Oberseite der Queradern, wohingegen die L-Dornen auf den entgegengesetzten Seiten vorkommen. Die kurzen S-Dornen der Zygoptera stellen eher eine Zähnelung der Adern dar (Sc-Dornen), während sie auf der Dorsalseite der Queradern der Anisoptera und mancher Zygoptera (Synlestidae, Lestidae und manche Megapodagrionidae, z.B. *Philogenia*) aussehen wie L-Dornen (Se-Dornen). Lange Dornen fehlen meist im basalen Teil des Flügels und nehmen distal an Häufigkeit deutlich zu. Die Längsadern tragen daher in der basalen Flügelhälfte nur S-Dornen auf der Oberseite (konvexe Adern, z.B. RA und MA sowie der sekundär konvexe RP-Stamm) oder Unterseite (konkave Adern, z.B. ScP, RP und MP) (Abb. 43.-44.). In Flügelrandnähe sind S- und L-Dornen von sehr ähnlicher Größe und Gestalt. Die Funktion dieser Dornen ist bislang noch weitgehend ungeklärt (WOOTTON, 1991, 1992), eine aerodynamische Funktion ist aber sehr wahrscheinlich (NEWMAN et al., 1977; BOCHAROVA-MESSNER, 1978; D'ANDREA & CARFI, 1988: 334-335, 1994: 41-42). Sehr wahrscheinlich dienen die Dornen des Costalrandes der Erzeugung einer turbulenten Grenzschicht (HERTEL, 1966; NEWMAN et al., 1977; D'ANDREA & CARFI, 1994: 41), die oberhalb ihrer selbst einen laminaren Strömungsverlauf ermöglicht und somit die Erzeugung von Auftrieb auch unter extremen Bedingungen gewährleistet. Die Dornen der übrigen Flügeladern dienen meines Erachtens der Aufrechterhaltung dieser turbulenten Grenzschicht. Andererseits könnten zumindest die langen L-Dornen auch eine limitierende Funktion erfüllen, indem sie als "Wellenbrecher" zu starke Turbulenzen verhindern. Letzteres könnte für Insekten mit unabhängig von einander bewegten Flügelpaaren von gewisser Bedeutung zu sein, da sich die Luftumströmung der beiden Flügelpaare gegenseitig beeinträchtigen könnte (NACHTIGALL & NAGEL, 1988: 34; D'ANDREA & CARFI, 1994: 42). Bei zahlreichen Neuroptera, die die Flügel gleichfalls "unabhängig" bzw. phasenverschoben bewegen können (z.B. *Chrysopa*), wird die Funktion der Flügeladern dornen offenbar von zahlreichen, vergrößerten und abstehenden Macrotrichen erfüllt, die beispielsweise bei manchen Ascalaphidae eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit der Bedornung der Libellenflügeladern erreichen. Alle übrigen Pterygota haben nur eine funktionelle Flügelfläche, da sie die Flügel phasengleich bewegen, Vorder- und Hinterflügel mechanisch gekoppelt haben, nur ein Flügelpaar zur Lokomotion verwenden



(Dermaptera, Coleoptera) oder ein Flügelpaar (i.d.R. Hinterflügel; Ausnahme: Strepsiptera) reduziert haben. Alle diese Insekten besitzen eine mehr oder weniger glatte Flügelfläche.

An den flexiblen Querader-Längsader-Junktionen tragen die Queradern der Libellen, insbesondere der Zygoptera, einen Dorn auf der Oberseite und/oder Unterseite (Abb. 65.). Die Tatsache, daß diese Junktionsdornen bei den Zygoptera die betreffenden Längsadern deutlich überragen, macht eine stoßdämpfende Wirkung wie sie von NEWMAN (1982) dargestellt wurde unmöglich. Wahrscheinlicher ist daher eine Funktion als mechanische "Stopper", die die Abflachbarkeit der Knitterstruktur limitieren (D'ANDREA & CARFI, 1988).

Eine gewisse Korrelation scheint zwischen dem Fehlen langer Dornen auf der Flügeloberseite vieler Zygoptera (z.B. Coenagrionidae) und deren Flügelruhehaltung, mit dorsal gefalteten Flügeln, zu bestehen (D'ANDREA & CARFI, 1988: 313), da lange Dornen in diesem Fall potentiell die Flügelmembran beschädigen könnten.

Die Zähnelung der Flügelränder mit Sc-Dornen (D'ANDREA & CARFI, 1994) ist vermutlich auch die Ursache dafür, daß der Flug der Libellen völlig lautlos ist, obwohl die mittlere Flügelschlagfrequenz von etwa 30 Hz einen Ton oberhalb der menschlichen Hörschwelle (ca. 16 Hz) erzeugen müßte (DREYER, 1986: 116-117). Das Prinzip ist dabei dasselbe wie das der Eulenvögel, deren erste sichtbare Handschwinge zu diesem Zwecke ebenfalls gesägt ist. Da sich weder die Beute (Fluginsekten) noch die Hauptfeinde (Großlibellen, Vögel, Spinnen) der Libellen primär akustisch orientieren, könnte der eigentliche Nutzen des geräuschlosen Fluges wohl eher darin begründet sein, daß die Vermeidung der Erzeugung von Luftschwingungen (= Schall) eine beträchtliche Energieersparnis bedeutet, was für derart perfektionierte Flugapparate wie die Libellen eine wichtige Errungenschaft darstellen würde.

Bei ihren rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen der Bedornung des Libellenflügelgeäders entdeckten D'ANDREA & CARFI (1988, 1989, 1990) signifikante Unterschiede in der Dornenverteilung zwischen den "Calopterygoidea" und den übrigen Zygoptera, da bei ersteren der Hinterflügel mehr L-Dornen besitzt als der Vorderflügel, während dies bei allen anderen Zygoptera stets umgekehrt ist. Laut diesen Autoren unterscheiden sich die Epiophlebiidae von den Anisoptera u.a. dadurch, daß sie kleine Dornen auf der Oberseite der ScP, RP und RP<sup>2</sup> tragen und in diesem Merkmal eher den "Calopterygoidea" ähneln sollen. Dieser "Außengruppenvergleich" könnte die Hypothese der Autoren stützen, daß dieser Merkmalszustand verhältnismäßig ursprünglich ist. Meines Erachtens handelt es sich allerdings eher um Autapomorphien der betreffenden Taxa, zumal ich diese Dornen bei keiner einzigen, der zahlreichen von mir untersuchten Libellenarten, nachweisen konnte.

## 21.) Flügeltracheen:

Mit Flügeltracheen seien in dieser Arbeit stets nur die in den Flügeladern verlaufenden Tracheen des letzten Larvenstadiums, bzw. des Imagos bezeichnet. Da die Comstock-Needham'sche Praetracheations-Theorie inzwischen überzeugend widerlegt werden konnte (siehe Kapitel 5.2.), kann die Tracheation des Flügels nicht mehr als Vorbildung oder Rekapitulation des Flügelgeäders verstanden werden. Die Tracheen orientieren sich, wie die Flügeladern, am Verlauf der Blutlakunen. Die Tracheen verlaufen im imaginalen Flügel daher zwar ausschließlich in Flügeladern, sie folgen aber nicht zwangsläufig dem Verlauf einer bestimmten Ader, sondern suchen sich ihren eigenen Weg im "Labyrinth" des Flügelgeäders. Der Verlauf der Tracheen ist daher ein eigenständiges und zudem relativ konservatives Merkmal von nicht unerheblicher phylogenetischer Relevanz, welches unabhängig vom Verlauf des Flügelgeäders zu analysieren ist. Unter Berücksichtigung des Tracheationsmusters der rezenten Ephemeroptera und Odonata wurde in dieser Arbeit davon ausgegangen, daß im Grundplan der Pterygota alle primären Längsadern sowie vermutlich auch die großen

Schaltsektoren (z.B. IR2), von Tracheen begleitet wurden. Bezeichnet werden die Tracheen am besten entsprechend den Adern in denen sie verlaufen, z.B. tRA für die Trachee im RA oder tCu für die Trachee im Cubitalstamm.

## 22.) Flügelgelenk (Axillarregion):

Das Flügelgelenk der Odonata besteht im wesentlichen und aus zwei großen Flügelgelenkskleriten (Axillaria) (Abb. 28. und 29.), nämlich der Costalplatte (= Humeralplatte = AAX sensu KUKALOVA-PECK, 1991) und der Radioanalplatte (Axillarplatte = PAX sensu KUKALOVA-PECK, 1991) (LENDENFELD, 1881; TANNERT, 1958; NEVILLE, 1960; PFAU, 1986, 1991; KUKALOVA-PECK, 1983, 1991). Diese beiden charakteristischen Axillaria finden sich bereits bei den frühesten Stammgruppenvertretern der Libellen (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984 sowie KUKALOVA-PECK, pers. Mitt. 1993) und gehören somit zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Odonatoptera (KUKALOVA-PECK, 1991). Mit Ausnahme des Costalrandes (CA&CP&ScA') entspringen alle Flügeladern der Libellen der Radioanalplatte, die jedoch im Gegensatz zur Costalplatte keine starre Funktionseinheit darstellt (NEWMAN, 1988; PFAU, 1986). Das Basivenale der Costa bildet ein gesondertes, kleines Intermediär-Sklerit (KUKALOVA-PECK, 1991), das von SNODGRASS (1935: 221) als "intermediary piece" und von TANNERT (1958) als "distale hintere Costalplatte" bezeichnet wurde, die von PFAU (1986, 1991) vermutlich zurecht mit der Humeralplatte (= Basivenale der Costa ?) der übrigen Pterygota homologisiert wurde (Abb. 28. und 29.). Dadurch ist der Costalrand flexibel mit der Costalplatte verbunden.

Die Libellen besitzen als einzige geflügelte Insekten einen gegabelten pleuralen Flügelgelenkkopf mit zwei Fulcren, von denen einer mit der Costalplatte und einer mit der Radioanalplatte gelenkt. Aufgrund der Rekonstruktion eines rein hypothetischen "Ur-Flugapparates" wurde der doppelte pleurale Flügelgelenkkopf von PFAU (1986) als plesiomorphes Merkmal gedeutet, obgleich durch keinerlei empirische Fakten zu belegen ist, daß ein doppelter pleuraler Flügelgelenkkopf bereits zum Grundplan der Pterygota gehörte. Da PRITYKINA (1981, und pers. Mitt. an Kukulova-Peck) bei verschiedenen Stammgruppenvertretern der Odonata einen doppelten pleuralen Sulcus entdeckt zu haben glaubt (KUKALOVA-PECK, 1991), ist die Vermutung naheliegend, daß ein direkter Zusammenhang zwischen diesem doppelten pleuralen Sulcus (sofern dieser wirklich existiert) und dem doppelten pleuralen Flügelgelenkkopf bestehen könnte, denn dem äußeren pleuralen Sulcus entspricht die innere Pleuralleiste, welche den pleuralen Flügelgelenkkopf bildet. Dies würde dafür sprechen, daß es sich bei beiden Strukturen um abgeleitete Grundplanmerkmale der Odonatoptera handelt. Die dadurch implizierte sekundäre Reduktion des doppelten pleuralen Sulcus bei den \*Odonata ist durchaus plausibel, da auch die Interpleuralsutur weitgehend reduziert wurde (außer Polythoridae und Calopterygidae, sowie einige Euphaeidae und die Amphipterygide *Pentaplebia*; ASAHINA, 1957) und zwar offenbar im Zusammenhang mit der Verschmelzung des Meso- und Metathorakalskelettes zum Synthorax, die sich u.a. auch in einer partiellen Obliteration der mesothorakalen Pleuralnaht äußert. Dies wäre in Übereinstimmung mit den paläontologischen Untersuchungen von KUKALOVA-PECK (1983) und den funktions-morphologischen Untersuchungen von PFAU (1986, 1991), welche beide übereinstimmend zu dem Ergebnis kamen, daß es sich bei der Flügelgelenkung der rezenten Ephemeroptera, Odonata und Neoptera jeweils um hochgradig autapomorphe Strukturen handelt, von denen keine den ursprünglichen Zustand des Insektenflügelgelenkes repräsentiert.

Diese abgeleiteten Axillaria sind vermutlich entstanden durch Verschmelzungen und Reduktionen einer Vielzahl kleiner Sklerite der ursprünglichen, bandförmigen Flügelgelenkung (KUKALOVA-PECK, 1983, 1991). Die sehr detaillierten Homologisierungen der einzelnen

Gelenksklerite durch Kukalova-Peck erscheinen mir aber, angesichts der enormen Schwierigkeiten, die schon die Interpretation der rezenten Flügelgelenkungen macht, als recht hypothetisch (PFAU, 1986; MEIER, 1993). Die Sklerithomologisierung von PFAU (1986, 1991) halte ich allerdings für ebenso hypothetisch, da sie nicht durch empirische Hinweise zu belegen sind und zudem im Widerspruch zu den, u.a. durch Kukalova-Peck, beschriebenen fossilen Flügelgelenken der Palaeodictyopteroidea + stehen.

### 23.) Flügelruhehaltung:

Das Merkmal der Flügelruhehaltung sei hier kurz besprochen, da bei den Odonata eine Korrelation zwischen dieser Verhaltensweise und der Verteilung von Dornen auf den Flügeladern zu bestehen scheint. Wegen ihres einfacher gebauten Flügelgelenkes können die "Palaeoptera" also die Palaeodictyopteroidea + (Ausnahme: Diaphanopteroidea +), Ephemeroptera und Odonatoptera ("Protodonata" + & \*Odonata), ihre Flügel in der Ruhe nicht flach über das Abdomen falten, im Gegensatz zu allen Neoptera. Es gibt daher bei den "Palaeoptera" nur die folgenden vier unterschiedlichen Flügelruhehaltungen:

- a) Die Flügel werden horizontal, flach ausgebreitet: Diese Flügelhaltung sei hier als "offen" bezeichnet. Sie ist charakteristisch für die Anisoptera, mit Ausnahme zweier abgeleiteter Gattungen, nämlich der australischen Corduliide *Cordulephya* (TILLYARD, 1917; FRASER, 1957) und der neotropischen Libellulide *Zenithoptera* (PAULSON, 1981; JURZITZA, 1982; sowie eigene Freilandbeobachtungen 1990 in Surinam). Einige wenige Zygoptera zeigen ebenfalls eine offene Flügelruhehaltung (z.B. *Philoganga*, *Diphlebia*, *Epallage*, *Dysphaea* etc.) (TILLYARD, 1917; FRASER, 1957; PAULSON, 1981), allerdings meist nicht so extrem und konstant wie die Anisoptera.
- b) Die Flügel werden mehr oder weniger nach dorsal geklappt, ohne sich jedoch völlig über dem Rücken zu schließen: Diese Flügelhaltung sei hier als "halboffen" bezeichnet. Sie ist charakteristisch für eine Reihe von ursprünglichen Zygoptera, so z.B. den Synlestidae (außer *Phyllolestes* (WESTFALL, 1976), Lestidae (außer *Sympecma*), Megapodagrionidae, Euphaeidae, Dictyriidae sowie für die rezenten "Anisozygoptera" (*Epiophlebia*).
- c) Die Flügel werden senkrecht nach oben geklappt und schließen sich über dem Rücken: Diese Flügelhaltung sei hier als "geschlossen" bezeichnet. Sie ist charakteristisch für die Mehrzahl der Zygoptera (Hemiphlebiidae, Thaumatopterygidae, Amphipterygidae (einschließlich *Rimanella*), Chlorocyphidae, Polythoridae, Calopterygidae, Lestoideidae, Platystictidae, Coryphagrionidae (PINHEY, 1982), Pseudostigmatidae, Protoneuridae (einschließlich Isostictinae), Platynemididae, Coenagrionidae) und die beiden oben erwähnten Anisopterengattungen sowie auch für die Ephemeroptera. Die geschlossene Flügelruhehaltung der Ephemeroptera ist sicher eine konvergente Erscheinung, da deren Flügelgelenk vollkommen anders gebaut ist (autapomorph) und die Dorsalfaltung mittels anderer Muskeln bewerkstelligt wird (MATSUDA, 1970; BRODSKII, 1970). Die ursprüngliche Flügelruhehaltung der Pterygota war sehr wahrscheinlich eine mehr oder weniger offene Haltung. Bei den zwei Anisopterengattungen mit geschlossener Flügelruhehaltung kann keinerlei Zweifel daran bestehen, daß deren Zustand abgeleitet ist, da es sich um subordinierte Taxa der am "höchsten" entwickelten Libellengruppe (Libelluloidea) handelt und die übrigen Anisoptera alle eine offene Flügelruhehaltung besitzen. Dies kann im Analogieschluß auch als Indiz dafür angesehen werden, daß die geschlossene Flügelruhehaltung innerhalb der Zygoptera den abgeleiteten Merkmalszustand darstellt (ST. QUENTIN, 1967; contra CARLE, 1982d).



- d) Die palaeozoischen Diaphanopteroidea + (Palaeodictyopteroidea +) haben konvergent zu den Neoptera ebenfalls die Fähigkeit entwickelt, die Flügel flach über das Abdomen zu falten, allerdings unter Verwendung eines vollkommen abweichenden, viel ursprünglicheren Flügelgelenkes (HENNIG, 1969; KUKALOVA-PECK, 1974, 1990, 1991; KUKALOVA-PECK & BRAUCKMANN, 1990).

Einige Autoren, beispielsweise ST. QUENTIN (1967) und HEYMER (1973a, 1975b), bezeichneten irreführenderweise die offene, anisoptere Flügelruhehaltung als "palaeopter" und die geschlossene, zygotere Flügelruhehaltung als "neopter" und stellten dabei teilweise sogar eine direkte Beziehung zur echten Neopterier her, obgleich die geschlossene Flügelruhehaltung absolut nichts mit der komplexen Flügelfaltung der Neoptera gemein hat. Bei vielen Zygotera liegen die dorsal geschlossenen Flügelpaare dennoch nahezu parallel zum Abdomen, da bei den Zygotera die Schrägstellung des Pterothorax (= Synthorax) deutlich ausgeprägter ist als bei den Anisoptera (TILLYARD, 1917). Von den meisten fossilen Odonatoptera ist die Flügelruhehaltung unbekannt, da in der Regel nur einzelne Flügelabdrücke überliefert sind. Es wird allerdings allgemein vermutet, daß zumindest die großen, karbonischen "Protodonata" eine mehr oder weniger offene Flügelruhehaltung besaßen. Aufgrund von besonderen Erhaltungsbedingungen gibt es Indizien dafür, daß die jurassischen Isophlebiidae + ("Anisozygotera") eine halboffene Flügelruhehaltung hatten (CARLE, 1982d: 284; *contra* CARLE, 1982b: 47 "wings folded mayflylike at rest"), während die triassischen Triadophlebiomorpha + angeblich eine geschlossene Flügelruhehaltung zeigten (PRITYKINA, 1981; CARPENTER, 1992).

#### 24.) Aurikel:

Da das Vorhandensein von Aurikeln (= "oreillets") bei den Anisoptera mit dem Vorhandensein eines Analwinkels im Hinterflügel korreliert ist, wurde u. a. vermutet, daß diese Aurikel eine flugmechanische Funktion haben (TILLYARD, 1917). Die Tatsache, daß sich Aurikel und Hinterflügel niemals berühren, daß Aurikel ausschließlich bei männlichen Odonata auftreten und dort stets nur am 2. Abdominalsegment, spricht aber eher für eine Verbindung mit dem sekundären männlichen Kopulationsapparat. Die überzeugendste Funktionsinterpretation ist die Deutung der Aurikel als taktile Führungsstrukturen bei der Kopulation, und zwar entweder für das weibliche Abdomen selbst (WILLIAMSON, 1904; FRASER, 1943) oder für die männlichen Hinterbeine, welche das weibliche Abdomen manipulieren (CARLE, 1982d). Die besondere Form der Hinterflügel sorgt bei den Anisoptera für den Bewegungsfreiraum rund um diese Struktur und der Analwinkel des männlichen Hinterflügel dient möglicherweise sogar selbst als akzessorische Führungsstruktur (Abb. 33.). Die Aurikel der Euphaeidae haben vermutlich dieselbe Funktion wie die Aurikel der Anisoptera. Da sie aber eine unterschiedliche Lage und Konstruktion besitzen sind sie sicherlich konvergent entstanden und gehören wohl auch nicht zum Grundplan dieser Familie. Das gleiche gilt für die "Aurikel" von *Mecistogaster* (Pseudostigmatidae), die durch einen vergrößerten lateralen Gelenktuberkel am Hinterrand des zweiten Abdominalsegmentes gebildet werden. Da bei übrigen Pseudostigmatidae, einschließlich der riesenwüchsigen Gattung *Megaloprepus*, der Gelenktuberkel nicht erkennbar vergrößert ist, scheint dessen Erweiterung nicht, bzw. nicht ausschließlich, auf der mechanischen Notwendigkeit einer stabileren Gelenkung für das lange Abdomen zu beruhen.

## 5.2. HOMOLOGISIERUNG UND BENENNUNG DER FLÜGELADERN:

### 5.2.1. Homologiekriterien für das Flügelgeäder der Insekten

Die folgenden Kriterien kamen in der Vergangenheit für die Homologisierung des Flügelgeäders zur Anwendung:

- a) Tracheation: Die sogenannte Praetracheations-Theorie ("pretracheation theory") von Comstock und Needham (COMSTOCK & COMSTOCK, 1895; COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899; COMSTOCK, 1918; NEEDHAM, 1903, 1935, 1951) basiert auf der Feststellung, daß die Tracheen der larvalen Flügelscheide und die Flügeladern des imaginalen Flügels einen sehr ähnlichen Verlauf haben und postuliert, daß die Tracheen den Aderverlauf vorbilden, bzw. im Falle von Abweichungen, der Tracheenverlauf den anzestralen Verlauf des Flügelgeäders rekapituliert. Diejenigen Flügeladern, welche keine Tracheen führen, müßten diese somit sekundär verloren haben. Ein Vorläufer der Praetracheations-Theorie findet sich bereits bei BRAUER & REDTENBACHER (1888), welche verschiedene Aspekte der Praedeterminations-Theorie von ADOLPH (1879) kritisierten sowie bei SPULER (1892). Die Arbeiten von RIS (1916), TILLYARD (1914, 1915, 1916, 1917) und HANDLIRSCH (1926-1930) basierten ebenfalls auf der Praetracheationstheorie und erweiterten diese in einigen Bereichen.

Diese unzutreffenden Ansichten der Praetracheations-Theorie haben lange Zeit auch die Homologisierung des Libellenflügelgeäders dominiert und finden sich bedauerlicherweise noch immer in zahlreichen Entomologie-Lehrbüchern (EIDMANN & KÜHLHORN, 1970; Séguy in GRASSÉ, 1973; WEBER & WEIDNER, 1974; BORROR et al., 1954, 1976; HENNIG, 1986: 155-157; SEIFERT, 1995: 174). Wie FRASER (1938a), KUKALOVA-PECK (1978), CARLE (1982b) und LAWRENCE et al. (1991) überzeugend belegen konnten, werden durch die Flügeltracheen weder die Flügeladern vorgebildet, noch deren anzestraler Verlauf rekapituliert. Die Praetracheations-Theorie steht im Widerspruch zu den Ergebnissen einer Vielzahl von Untersuchungen zur Ontogenese und Phylogenese der Flügeladern und muß daher als definitiv falsifiziert eingestuft werden (TOWER, 1903; WOODWORTH, 1906; SULC, 1911; MARSHALL, 1913; TILLYARD, 1922a, 1923, 1938; MARTYNOV, 1925, 1930; KUNTZE, 1935; ROSS, 1936; FRASER, 1938a, 1954; KÖHLER, 1940; HOLDSWORTH, 1940, 1941, 1942; ZALESSKY, 1944; FENNAH, 1944; HENKE, 1951; SMART, 1956; WHITTEN, 1962; LESTON, 1962; ARNOLD, 1964; WOOTTON, 1965; SHAROV, 1966; CARPENTER, 1966, 1992; LINDLEY, 1978; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983; CARLE, 1982a, 1982b; WOOTTON, 1979, 1992). Die Verfechter der Praetracheations-Theorie haben sich niemals mit diesen Arbeiten auseinandergesetzt (vergl. NEEDHAM, 1951), sondern diese umfangreiche "Conflicting Evidence" schlichtweg ignoriert, obwohl (NEEDHAM, 1917) selbst darauf hingewiesen hatte, daß die Tracheation der larvalen Flügel niemals (!) identisch sei mit der imaginalen Flügeladerung, sondern im günstigsten Fall sehr ähnlich, oft aber auch völlig verschieden sein könne und obwohl Needham in diesem Artikel Tillyard dahingehend belehrte, daß eine Verschiebung der Analtrachee nicht auch eine Verschiebung der Analader implizieren müsse. Angesichts der erheblichen Zweifel die NEEDHAM (1917) selbst gegen die Zuverlässigkeit der Tracheation als Kriterium zur Homologisierung von Flügeladern äußerte, ist es recht erstaunlich wie vehement NEEDHAM (1951) darauf bestand, daß die Tatsache einer Tracheenüberkreuzung bei den Anisoptera auch die Überkreuzung der betreffenden Adern beweise, da man diese doch in der Ontogenese beobachten könne.

Aufgrund der erwähnten Arbeiten kann heute folgendes als gesicherte Erkenntnis gelten: Die Entstehung des Flügelgeäders folgt definitiv nicht den Tracheen, sondern den Blutlakunen;

vollkommen unabhängig vom späteren Verlauf des Flügelgeäders wachsen die Tracheen in diese Blutlakunen hinein. Dies bedeutet, daß sich sowohl Adern als auch Tracheen entlang von Blutlakunen entwickeln und daher häufig einen ähnlichen Verlauf zeigen können (HENKE, 1951; SMART, 1956), daß dies aber keineswegs zwangsläufig so sein muß und es oftmals auch nicht ist (LESTON, 1962).

Im Gegensatz zu Flügeladern scheinen Tracheen niemals zu fusionieren oder zu "wandern" (WHITTEN, 1962; KUKALOVA-PECK, 1978; LAWRENCE et al., 1991), sie können sich aber überkreuzen, während Überkreuzungen von Flügeladern offensichtlich eine "forbidden morphology" (RUDWICK, 1972) darstellen. Das derartige Tracheen-Überkreuzungen, welche in der Interpretation des Libellenflügelgeäders gemäß der Praetracheations-Theorie eine ganz zentrale Rolle gespielt haben (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898; NEEDHAM, 1903, 1951; TILLYARD, 1917), vom Verlauf der Längsadern vollkommen unabhängig sind, konnte von SMART (1956) nachgewiesen werden, dem die experimentelle Induktion von derartigen Flügeltracheenüberkreuzungen gelang. Bei manchen Pterygota unterscheiden sich die Tracheationsmuster der sukzessiven Larvenstadien zum Teil erheblich und scheinen für jedes Stadium neu und charakteristisch ausgebildet zu werden (KUNTZE, 1935; SMART, 1956). Eine generelle Homologisierung des Flügelgeäders mittels dem Tracheationsmuster ist daher völlig unberechtigt, obgleich in einigen Sonderfällen der Tracheenverlauf durchaus als ein zusätzliches Indiz für topographische Homologie verwendbar sein kann (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; KUKALOVA-PECK, 1991), da der Tracheenverlauf recht konservativ zu sein scheint (WHITTEN, 1962). Letzteres gilt beispielsweise im Falle des "doppelten Radialstammes" und der CuP-Kreuzung ("anal crossing") der Libellen (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984) sowie für die Lestiden-Schrägader ("oblique vein"), welche eine hohe phylogenetische Konstanz besitzt, obwohl es sich nur um eine normale Querader handelt, da sie eine sekundäre Tracheenabzweigung der RP-Trachee beherbergt, welche die Interkalarader IR<sub>2</sub> versorgt.

- d) Topographie: Wie bei fast allen Homologieproblemen spielen auch bei der Homologisierung des Flügelgeäders topographische Kriterien eine wesentliche Rolle. Diese ergeben sich insbesondere durch vergleichende Untersuchungen von Ursprung, Lage und der Verlauf der Adern bei den fossilen und rezenten Vertretern (SHAROV, 1966). Fossile Stammgruppenvertreter sind in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, da sie häufig intermediäre Merkmalszustände zeigen, welche eine Homologisierung erst ermöglichen (Abb. 67.-78.). Außerdem können solche Fossilien für die Merkmalspolarisation wichtig sein, wenn es keine geeignete rezente Außengruppe gibt. Zu beachten ist allerdings, daß Flügeladern eine wichtige mechanische Funktion erfüllen und somit ihre Topographie unter beträchtlichen adaptiven Zwängen steht, was zur Folge hat, daß sehr ähnliche Aderverläufe leicht konvergent entstehen können (PFAU, 1975; TRUEMAN, 1991). Hinsichtlich der Aderursprünge ist für die Homologisierung entscheidend, daß eine primäre Längsader offenbar niemals aus einem anderen, als ihrem ursprünglichen, Basivenale (Gelenksklerit) entspringt (KUKALOVA-PECK, 1983). Außerdem scheinen sich Adern, die an der Basis miteinander verschmolzen sind, in der Evolution niemals wieder zu trennen und Adern die einmal reduziert wurden, niemals wieder zu erscheinen (KUKALOVA-PECK & BRAUCKMANN, 1992; KUKALOVA-PECK & PECK, 1993).

Zu den topographischen Kriterien im weiteren Sinne gehört auch das Kriterium der Korrugation der Flügeladern: Ausgehend von der Vorstellung eines fächerartigen Ur-Flügels wird eine alternierende Folge von konvexen und konkaven Längsadern als Grundplanzustand des primären Längssadersystems angenommen (ADOLPH, 1879; REDTENBACHER, 1886; LAMEERE, 1922; MARTYNOV, 1925; SPIETH, 1932; CARPENTER, 1966; Séguy in GRASSÉ, 1973; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983, 1991). Ursprünglich sei zudem der Besitz zahlreicher



Längsadern, wie bei den "Palaeoptera"; andere Geädertypen, insbesondere bei den Neoptera, seien davon durch Aderreduktionen abgeleitet. Die Homologisierung der Adern erfolgt also durch die Korrugation und deren Abfolge. Diese Alternative zur Praetracheations-Theorie wurde von LONGFIELD (1960) als Praedeterminations-Theorie bezeichnet. Der Besitz zahlreicher Längsadern und die deutliche Tendenz zu einer alternierenden Korrugation der Längsadern bei allen ursprünglichen Pterygota sowie die hohe phylogenetische Konstanz der Korrugation einer Längsader sprechen für die Richtigkeit dieser Theorie (FRASER, 1948, 1954; CARPENTER, 1966; WOOTTON, 1976, 1979; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983; CARLE, 1982b), welche daher keineswegs als "beautiful dream" (NEEDHAM, 1935: 119, 1951) abgetan werden kann. Probleme bei der Homologisierung mittels der Praedeterminations-Theorie können allerdings dennoch auftreten, da Adern, aus mechanischen Gründen, ihre Korrugation im Laufe der Evolution ändern können. Außerdem können sich, durch Verschmelzung und Überlagerung von Adern unterschiedlicher Korrugation, scheinbare Änderungen der ursprünglichen Korrugation einer Ader ergeben (HAMILTON, 1971, 1972a). Das Korrugations-Prinzip ist aber dennoch eines der zuverlässigsten Indizien für topographische Homologie, da die Korrugation zweifellos keine beliebig veränderbare, rein funktionell-adaptive Eigenschaft der Adern ist (FRASER, 1948), wie dies u.a. von WOODWORTH (1906), HANDLIRSCH (1926-1930), ZALESSKY (1944) und SHAROV (1966) behauptet wurde.

- c) Morphologie: Wie im Kapitel 5.1. bereits ausgeführt wurde gibt es eine Reihe von morphologischen Kriterien in denen sich die primären Längsadern, Schaltadern und Queradern, zu unterscheiden scheinen. Dazu zählt insbesondere das meist auf primäre Längsadern beschränkte Vorkommen von Macrotrichen (TILLYARD, 1918); aber auch Länge, Durchmesser, Lumen, Tracheation, Nervenversorgung, Bedornung, Pigmentierung sowie der Typ des Aderursprunges, bzw. der Aderjunktion (WOODWORTH, 1906; BRADLEY, 1931; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; EIDMANN & KÜHLHORN, 1979; NEL et al., 1993). Allerdings gibt es eine Vielzahl von Ausnahmen (siehe Kapitel 4.1. und 5.1.), sodaß diese Kriterien alle als nicht besonders zuverlässig, obgleich keineswegs als völlig wertlos, gelten müssen (WOODWORTH, 1906; SÉGUY, 1959; LAWRENCE et al., 1991; WOOTTON, 1992; NEL et al., 1993). Insbesondere die Queradern zeigen eine erhebliche Plastizität und Variabilität in ihren strukturellen Ausprägungen (WOOTTON, 1992).

Da die Praetracheations-Theorie als widerlegt zu gelten hat, sind nur die erwähnten topographischen, und begrenzt auch die morphologischen Kriterien, zur Homologisierung geeignet. Auch diese sind aber lediglich als Kriterien für topographische Homologie (Ähnlichkeit) anzusehen. Die kladistische Homologie ergibt sich erst aus der Interpretation des Kladogrammes, unter Berücksichtigung der jeweiligen Grundpläne (Merkmalsoptimierung). Dabei ist allerdings zu beachten, daß nur der "Nachweis" kladistischer Homologie sowohl des Kriteriums der Ähnlichkeit als auch des Kriteriums der Kongruenz bedarf. Für die Widerlegung von kladistischer Homologie genügt jedoch ggf. die Falsifizierung der topographischen Homologie (*contra* PINNA, 1991), d.h. das Verwerfen einer zuvor vermuteten Ähnlichkeitsrelation, denn das Kriterium der Kongruenz ist dem Kriterium der Ähnlichkeit nachgeordnet und testet die Interpretation der Ähnlichkeiten als Synapomorphien, nicht etwa die Ähnlichkeiten selbst (RIEPEL, 1988). Andererseits hat eine Ähnlichkeit in Lage und Verlauf solange als homolog zu gelten, solange diese Annahme nicht im Widerspruch zum Resultat einer kladistischen Analyse aller Merkmale steht (Hennigs "Hilfssprinzip").

Die Benennung von Strukturen (z.B. Flügeladern) kann nach HENNIG (1984: 310) entweder nach dem Analogie-Prinzip oder dem Homologie-Prinzip erfolgen. In der vorliegenden Arbeit wurden Strukturen grundsätzlich nach dem Homologie-Prinzip benannt. TILLYARD (1922a: 51) und ST. QUENTIN (1967: 313) vertraten die Auffassung, daß im Falle unsicherer Homologie eine

rein deskriptive Spezialbezeichnung einer möglicherweise irrigen Homologisierung vorzuziehen sei. KUKALOVA-PECK (1983: 1649) ist dagegen der Überzeugung daß stets danach zu streben sei eine Struktur gemäß der, auf der Basis des derzeitigen Erkenntnisstandes, wahrscheinlichsten Homologiebeziehung zu benennen und eine solche Homologiebezeichnung stets einer Spezialbezeichnung vorzuziehen. Spezialtermini sollten so weit als möglich auf autapomorphe Strukturen beschränkt werden. Ich schließe mich dieser Auffassung an (BECHLY, 1993d) und habe daher Spezialtermini nur in denjenigen Fällen verwendet, in denen keine rationale Entscheidung zwischen widersprechenden Homologiehypothesen zu treffen war (z.B. "distale Diskoidalader"). Ein Problem stellt die Tatsache dar, daß topographisch homologe Strukturen, die zunächst gleich benannt wurden, aufgrund einer kladistischen Analyse als Homoplasien identifiziert werden können. Wenn diese ähnlichen, aber non-homologen Strukturen daraufhin unterschiedliche Termini erhalten, entsteht das Problem, daß eine potentielle Falsifizierbarkeit der postulierten Non-Homologie schon allein an deren verbaler Festschreibung scheitern kann. Bei einer erneuten kladistischen Analyse müssen daher alle topographisch homologen Merkmale, auch wenn sie unterschiedliche Termini tragen, zu einem Merkmal zusammengefaßt werden, um Zirkelschlüsse bzw. nicht falsifizierbare Hypothesen zu vermeiden.

### 5.2.2. Homologiehypothesen für das Flügelgeäder der Libellen

Kaum ein Punkt in der Entomologie ist derart umstritten wie die Homologisierung und Benennung des Flügelgeäders der Libellen (CARLE, 1982b). Die Vielzahl unterschiedlicher Interpretationen und Terminologien war zudem stets eine beträchtliche Ursache von Mißverständnissen und Verwirrungen (FRASER, 1945; ST. QUENTIN, 1967). Ein ausgezeichnete Abriss der geschichtlichen Entwicklung der unterschiedlichen Homologiehypothesen und Terminologien wurde von CARLE (1982b) gegeben, sodaß an dieser Stelle darauf weitgehend verzichtet werden kann. Wesentlich ist die Feststellung der fundamentalen Unterschiede zwischen den verschiedenen Systemen und deren Beurteilung aus der Sicht des heutigen Erkenntnisstandes. Von relativ geringer Bedeutung sind dabei die rein terminologischen Unterschiede der Aderbenennung, im Gegensatz zu den tatsächlichen Unterschieden in der Interpretation der Aderverläufe und den vorgenommenen Homologisierungen. Berücksichtigt werden müssen hierbei insbesondere alle diejenigen Systeme, welche auf dem Versuch einer Homologisierung des Flügelgeäders aller Pterygota basieren, nicht jedoch die rein deskriptiven Spezialterminologien aus der "Frühzeit" der Libellenkunde (SELYS-LONGCHAMPS, 1854; HAGEN, 1870; KIRBY, 1889; CALVERT, 1890-1908). Eine tabellarische Gegenüberstellung nahezu aller in der Literatur zu findenden Systeme ist in Tabelle 2. zu finden.

Es gibt folgende Haupttypen von Geäderinterpretationen (Siehe Abb. 11.-14.):

- a) **COMSTOCK & NEEDHAM** (Abb. 11.): Zu diesem Typ gehören die Systeme von COMSTOCK & NEEDHAM (1898), NEEDHAM (1903, 1951), RIS (1909-1919), TILLYARD (1914, 1915, 1916, 1917, 1922a), COMSTOCK (1918), MUNZ (1919), HANDLIRSCH (1926-1930), BARTENEFF (1929), SCHMIDT (1929), NEEDHAM & WESTFALL (1955), BORROR et al. (1976)
- b) **TILLYARD & FRASER** (Abb. 12.): Zu diesem Typ gehören die Systeme von TILLYARD (1925a, 1925b, 1926, 1928c), TILLYARD & FRASER (1938-1940), BORROR (1945), FRASER (1957), LONGFIELD (1960), AGUESSE (1968), O'FARRELL (1970), WATSON & O'FARRELL (1991), CARPENTER (1992) und mit Einschränkungen auch die Systeme von LAMEERE (1922, 1923) und MARTYNOV (1925, 1930). Alle diese Systeme interpretieren das Libellen-Flügelgeäder prinzipiell gleich, unterscheiden sich aber im Detail und insbesondere in der verwendeten Terminologie.

- c) **CARLE** (Abb. 13.): Zu diesem Typ gehören nur das System von CARLE (1982a, 1982b) sowie mit Einschränkungen auch die Systeme von SÉGUY (1959) (nur bezügl. Zygoptera !) und HAMILTON (1972b). Darüberhinaus bestünde die theoretische Möglichkeit das System von Carle dahingehend zu modifizieren, daß der Geäderverlauf zwar entsprechend RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) gedeutet würde, jedoch mit der Interpretation des IR<sub>2</sub> als MA, RP" als MP, MA als CuA, MP als CuP und CuA als AA etc., entsprechend CARLE (1982b). Letzteres würde allerdings bedeuten, daß die Cubito-Anal-Anastomose ("anal brace" sensu Riek & Kukalova-Peck) als Anal-Jugal-Anastomose zwischen JA und AP interpretiert werden müßte und die Jugalis (sensu Riek & Kukalova-Peck) einen neuen Namen erhalten müßte, beispielsweise "Ultimalis".
- d) **RIEK & KUKALOVA-PECK** (Abb. 14.): Zu diesem Typ gehören die Systeme von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), BRAUCKMANN & ZESSIN (1989), ZESSIN (1991), KUKALOVA-PECK (1985, 1991), NEL & HENROTAY (1992); NEL et al. (1993) und BECHLY (im Druck und in Vorber. a).

Das System von REDTENBACHER (1886) hat zwar die meisten der späteren Systeme stark beeinflußt, wurde aber selbst in odonatologischen Arbeiten kaum verwendet. Letzteres gilt auch für das System von SÉGUY (1959), welcher wie ZALESSKY (1933) die Geäder der Zygoptera und Anisoptera extrem unterschiedlich interpretierte. Die Systeme von ZALESSKY (1932, 1933, 1944), SNODGRASS (1935, 1952), FORBES (1943), ST. QUENTIN (1967) und HAMILTON (1972b) konnten sich ebenfalls nicht durchsetzen, zumal sie teilweise einen Rückfall in rein deskriptive Terminologien darstellten, welche eine Homologisierung aller Insektenflügeladern nicht ermöglichen. Aus diesem Grunde wurden unnötige und irreführende neue Aderbezeichnungen, wie z.B. "secant", "penultimate", "ultimate", "sector", "plical", "postcubitus", "empusal" und "vannal", von späteren Autoren zu Recht nicht mehr verwendet (WOOTTON, 1979).

Die Unterschiede zwischen den erwähnten Systemen, insbesondere den vier Haupttypen, basieren im wesentlichen auf den unterschiedlichen Interpretationen der folgenden Strukturen:

#### 1.) Costalrand:

BRAUER & REDTENBACHER (1888) und RIS (1916) interpretierten den Costalrand als ein reines Kutikulargebilde, welches nicht den eigentlichen Längsadern homolog sei, da der Costalrand nicht durch Tracheen vorgebildet würde. Da dies erstens nicht zutreffend ist (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899: 86; LINDLEY, 1978: 330) und sich zweitens die Praetracheations-Theorie als irrig erwiesen hat und es zudem auch normale Längsadern gibt, die nicht durch Tracheen "vorgebildet" werden (z.B. alle konvexen Längsadern bei *Hemiphysalis*, mit Ausnahme des RA), ist diese Hypothese nicht empirisch zu begründen und somit nicht aufrechtzuerhalten. Wie alle übrigen Autoren sah FRASER (1957) daher die Costa zurecht als echte Längsader an, welche lediglich bei den meisten Pterygota mit dem costalen Flügelrand verschmolzen sei. Diese Auffassung wurde auch von allen späteren Untersuchern geteilt, zumal der Fossilbericht in jüngerer Zeit wichtige neue Hinweise auf die Längsaderatur des Costalrandes lieferte (KUKALOVA-PECK, 1983). Dessen ungeachtet spricht der von COMSTOCK & NEEDHAM (1898-1899) festgestellte Verlauf der vermeintlichen Costaltrachee meines Erachtens eher dafür, daß es sich um die tScA handelt, also eine Trachee, die nicht die Blutlakunae der Costalis sondern der ScA begleitet.

TILLYARD & FRASER (1938-1940), ZALESSKY (1933, 1944), FRASER (1948, 1957), NEEDHAM (1951), SÉGUY (1959: Fig. 53) und LONGFIELD (1960) waren, wie die Mehrzahl der zeitgenössischen Bearbeiter (CARLE, 1982b; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984, NEL et al., 1993) der Auffassung, daß Costa und Subcosta distal des Nodus verschmolzen sind und somit



beide Adern von der Basis bis zum Apex vorhanden sind. CARLE (1982b) schrieb FRASER (1948) unrichtiger Weise eine gegenteilige Ansicht zu. Andere Autoren waren hingegen der Auffassung, daß entweder die Costa oder die Subcosta am Nodus enden würde und sich somit nur eine der beiden Adern bis zum Apex erstrecken würde. Die letztere Hypothese wurde von BRAUER (1857), HAGEN, REDTENBACHER (1886), KIRBY (1889), CALVERT (1893), RIS (1909-1919), TILLYARD (1917, 1928), BARTENEV (1929) und NEEDHAM & WESTFALL (1955) vertreten, steht aber im Widerspruch zu zwei beobachtbaren Fakten, nämlich dem Verlauf der Subcosta (ScP) auf der Ventralseite des Nodus und der Tatsache, daß der Costalrand am Nodus seine Korrugation ändert (basal konvex, distal neutral bis konkav).

Die Hypothese, daß die Costa am Nodus ende würde insbesondere von CHAO (1951) und ST. QUENTIN (1967) vertreten (siehe Tabelle 2. & 3.), läßt sich aber bis auf SELYS-LONGCHAMPS (1854: 278) zurückführen. Diese Hypothese erklärt die erwähnten zwei Tatsachen und zudem den Umstand, daß der Flügelvorderrand am Nodus in der Tat durch einen Einschnitt unterbrochen ist, während die Subcosta (ScP) kontinuierlich in den distalen Flügelvorderrand übergeht, was allerdings nur in der Ventralansicht erkennbar ist, da die ScP als konkave Ader nur in der ventralen Flügelmembran ausgeprägt ist (Abb. 48.-56.). Die Hypothese einer derartig abrupt endenden Costa ist aber nicht nur unplausibel, sondern steht im Widerspruch zum Fossilbericht ("Protodonaten") und insbesondere zu der Entdeckung von KUKALOVA-PECK (1983), daß der Costalrand ein komplexes Gebilde aus mehreren verschmolzenen Längsadern darstellt. Das scheinbare Ende der "Costa" am Nodus wird von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) sehr plausibel damit erklärt, daß die CP am Nodus in Analrichtung abknickt und endet, was sowohl im Querschnitt (NEL et al., 1993) als auch auf der Ventralseite des Nodus (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984) deutlich zu erkennen ist (Abb. 27.).

Die Flügelbasis fossiler Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera (Abb. 67.), Odonatoptera (Abb. 17 und 68.-71.) und Neoptera sowie die äußere Gestalt und insbesondere der Querschnitt des Costalrandes der rezenten Odonata (Abb. 24.-27. und 29.-30.), demonstrieren eindeutig, daß dieser Costalrand ein Verschmelzungsprodukt von offenbar drei Längsadern darstellt und somit keinesfalls mit einer einzelnen Längsader (Costa) gleichgesetzt werden kann. Wenn man von der empirisch nicht belegbaren Praecosta absieht, sind nach der Hypothese von KUKALOVA-PECK (1983) drei Längsadern (CA&CP&ScA') an der Bildung des Costalrandes beteiligt. Distal des Nodus besteht der Costalrand aus CA&ScA'&ScP, da am Nodus die CP endet und die ScP mit dem Costalrand verschmilzt. Die Entstehung eines stark verfestigten Costalrandes durch Verschmelzung verschiedener Längsadern (Abb. 66.a) ist auch funktionell plausibel zu erklären, wenn man berücksichtigt, daß der Urflügel mit seinen "Flügeladern" unmöglich primär als Flugorgan entstanden sein kann. Erst bei der Adaption einer präexistierenden Struktur als Flugorgan war es notwendig die Vorderkante ("leading edge") zu verfestigen (CARLE, 1982b; NEWMAN, 1982; NACHTIGALL & NAGEL, 1988; WOOTTON, 1991). Dieser Verfestigung dienen u. a. auch die Basalverspannung, die Antenodalverspannungen ("strong antenodals") und der Nodus-Subnodus-Komplex sowie das Pterostigma mit seiner Stigmalverstrebung, was bereits von NEEDHAM (1903), TILLYARD (1917) und FRASER (1957) richtig erkannt worden war, obwohl es seinerzeit noch keine unterstützenden funktionsmorphologischen Untersuchungen gab (siehe Kapitel 5.1.).

ZESSIN (1983) postulierte ein langgestrecktes Praecostalfeld, das bei den \*Odonata als doppelte Dornenreihe, zusammen mit der Costa, den Flügel umläuft. Da einfache Längsadern jedoch stets nur eine einzelne Dornenlängsreihe tragen (siehe Kapitel 5.1.), ist gerade diese Dornendoppelreihe ein überzeugendes zusätzliches Indiz für die komplexe Natur des Costalrandes, denn ansonsten trägt nur noch der "doppelte Radialstamm" und der "doppelte

Flügelhinterrand" (Petiolus-Unterkante) zwei parallele Dornenreihen. Da die CP am Nodus endet und die ScP erst am Nodus mit dem Costalrand verschmilzt, kann es sich bei den zwei kontinuierlichen konvexen Dornenreihen nur um die ScA' (dorsale Dornenreihe) und CA (ventrale Dornenreihe) handeln (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; NEL et al., 1993) (Abb. 24.-26. und 29.). Die Hypothese, daß es sich bei der anterioren Dornenreihe um die der CA und bei der posterioren Dornenreihe um die der ScA' handeln soll, ist in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß erstere direkt am Ursprung des Costalrandes aus dem Humeralsklerit (costales Basivenale) beginnt, während letztere i.d.R. erst 1-2 mm dahinter beginnt. Dies kann plausibel damit erklärt werden, daß die ScA erst am distalen Ende des Humeralsklerites mit dem Costalrand verschmilzt (Abb. 29. und 31.). Eine Modellvorstellung der Evolution des Costalrandes ist schematisch in Abb. 66.a) dargestellt. Da die Dornendoppelreihe wie bereits erwähnt den ganzen Flügel umläuft, muß die Dornendoppelreihe des Flügelhinterrandes (= "ambient vein") entweder als sekundäre Verlängerung der Dornendoppelreihe des Costalrandes auf den Flügelhinterrand interpretiert werden (LAWRENCE et al., 1991) oder als Indiz dafür angesehen werden, daß der Flügelhinterrand ebenso wie der Costalrand durch eine Verschmelzung primärer Längsadern (AA" & AP mit JA & JP) entstanden ist. Für letztere Interpretation spricht die Tatsache, daß die Dornen des Flügelhinterrandes ebenfalls mit der Spitze zum Flügelapex zeigen sodaß sie am Apex in eine entgegengesetzte Richtung zeigen wie die Dornen des Costalrandes. Außerdem besitzt der Flügelhinterrand bei den Odonata und den meisten übrigen Pterygota ein Lumen, das von Haemolymph durchflossen wird (ARNOLD, 1964). Der Flügelhinterrand entspricht also nicht nur morphologisch sondern auch funktionell einer echten Flügelader.

## 2.) Basalverspannung:

Aufgrund von sehr ähnlichen Lagebeziehungen und fossilen "Zwischenformen" ist eine Homologie der Basalverspannung der \*Odonata mit der "basal brace" der Protanisoptera (FRASER, 1957) (Abb. 17.) und der "costal brace" der Ephemeroptera (Abb. 67. und 83.) sehr wahrscheinlich (siehe Kapitel 5.1.). Es handelt sich folglich nicht um eine Querader, wie CHAO (1951) und SÉGUY (1959) meinten, sondern um einen primären Längsaderzweig ScA" der ScA (sensu RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Dafür spricht neben dem Fossilbericht auch der Verlauf des ScA-Stammes und die Tatsache, daß nur der subcostale Anteil auch in der ventralen Membran ausgeprägt ist (siehe Kapitel 5.1.; Abb. 30. und 31.). Der ScA-Stamm wurde von PFAU (1986: 42-43 und 111 sowie Fig. 1, 3, und 7) zwar als Ader erkannt, jedoch als Costa-Radius-Querader interpretiert, obwohl diese Ader völlig queraderuntypisch ist, da sie ihren Ursprung in der Subcostalbasis hat und anterior der ScP schräg-longitudinal zum Costalrand verläuft. Eine Homologie der Basalverspannung mit der, von ihrer Lage her durchaus ähnlichen, Humeralquerader der Neoptera, die NEWMAN (1982) vermutete, ist jedoch eher unwahrscheinlich, da u.a. sehr zweifelhaft ist ob diese Ader überhaupt zum Grundplan der Neoptera gehört (KUKALOVA-PECK, pers. Mitt. 1994). Die große morphologische Ähnlichkeit dieser Struktur mit den "primären" Antenodalqueradern (CHAO, 1951), welche insbesondere auf der Ausbildung einer Chitinleiste ("chitinised membrane") beruht (Abb. 29.), ist sehr wahrscheinlich funktionell bedingt und findet sich auch beim Nodus (Nodalquerader & Subnodalschrägader mit Subnodalverspannung) aller Libellen und der Diskoidalverspannung der Zygoptera.

## 3.) Antenodalqueradern:

Ein Außengruppenvergleich unter Berücksichtigung der palaeopteren Palaeodictyopteroidea und Ephemeroptera (Abb. 67. und 83.) sowie der neopteren Plecoptera, "Prothorthoptera", Orthoptera (sensu lato) und Neuroptera (Abb. 79.), zeigt deutlich, daß der

Besitz zahlreicher Antenodalqueradern innerhalb der \*Odonata sicherlich eine Sympleisiomorphie darstellt. Dies wird zudem gestützt durch die Tatsache, daß die Mehrzahl der zweifellos "ursprünglichen" Odonoptera des Karbon, Perm und Trias ("Protodonata" †, Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha †, Permepallagidae †) ebenfalls zahlreiche Antenodalqueradern besaßen (Abb. 17.-18.). Innerhalb der \*Odonata besitzen alle Anisoptera, die Mehrzahl der "Anisozygoptera" und viele Zygoptera (Oreopteroidea †, "Calopterygoidea") zahlreiche Antenodalqueradern. Lediglich die beiden Zygopterentaxa Lestinoidea und Coenagrionoidea besitzen durchgehend nur zwei Antenodalia und zwar die beiden primären Antenodalverspannungen (siehe Kapitel 5.1.). Die Verfechter einer umgekehrten Merkmalspolarität haben i.d.R. darauf hingewiesen (FRASER, 1937, 1939, 1957; NEL et al., 1993; NEL, pers. Mitt. 1993; LOHMANN, pers. Mitt. 1993), daß sekundäre Antenodalqueradern ohne Probleme de novo gebildet werden könnten, wenn die mechanische Notwendigkeit dafür besteht. Diese Meta-Hypothese, die ohnehin kaum empirisch zu begründen ist, kann am Beispiel der Pseudostigmatidae überzeugend entkräftet werden:

Die Pseudostigmatidae sind eine rezente, neotropische Familie der Coenagrionoidea, welche stets nur zwei Antenodalqueradern (ax1 und ax2) besitzen (Abb. 28.). Die Arten dieser Familie sind mit einer Flügelspannweite von bis zu 15-20 cm die mit Abstand größten rezenten Libellen. Dieser sekundäre Gigantismus steht in engem Zusammenhang mit einer Adaption an Phytotelmata (= Kleinstgewässer in Blatt-Trichtern oder Baumlöchern) als Larvalhabitat, da die Eiablage in diese "Biotope" ein stark verlängertes Abdomen voraussetzt, welches wiederum einen entsprechend vergrößerten Flugapparat bedingt. Erheblich größere Flügel verlangen selbstredend nach einer entsprechenden Anpassung der Flügelstabilität, insbesondere hinsichtlich der Verfestigungen der "leading edge" (siehe Kapitel 5.1. und 5.2. 1.)). Letztere wird vor allem durch die Antenodal- und Postnodalqueradern gewährleistet. Wäre die Bildung sekundärer Antenodalqueradern in der Tat problemlos möglich, so hätten die Pseudostigmatidae ihre Flügel vergrößern können, ohne die Position des Nodus zu verschieben, indem sie "einfach" die Anzahl der Antenodal- und Postnodalqueradern proportional zur Flügelvergrößerung erhöht hätten. Tatsächlich wurde jedoch der Nodus in eine extrem basale Lage verschoben, wodurch der Postnodal- und Postsubnodalraum enorm vergrößert wurde. Die Anpassung der mechanischen Stabilität des Costalraumes wurde ausschließlich durch eine starke Vermehrung der Postnodal- und Postsubnodalqueradern bewerkstelligt. Ganz offensichtlich war eine sekundäre Vermehrung der Antenodalqueradern evolutiv nicht realisierbar, obwohl dies einen geringeren "Umbauaufwand" bedeutet hätte. Dies spricht dafür, daß der Besitz von nur zwei Antenodalia auf einer Reduktion der ursprünglich zahlreichen Antenodalia beruht, die danach endgültig verschwunden waren und nicht sekundär wieder erscheinen können (Irreversibilitätsregel).

Ein weiteres Indiz für relative Ursprünglichkeit des Besitzes zahlreicher Antenodalia ist die Tatsache, daß der Besitz von nur zwei Antenodalqueradern offensichtlich korreliert ist mit einem gestielten Flügel (Petiolus), einer basalen Position des Nodus und meist kleinen Flügeln, da aus den erwähnten mechanischen Gründen die Anzahl der Antenodalia funktionell gekoppelt ist mit der absoluten Länge des Antenodalraumes. Ein Außengruppenvergleich mit den oben bereits erwähnten Außengruppentaxa zeigt, daß auch diese Korrelationsmerkmale sämtlich als abgeleitete Merkmalszustände angesehen werden müssen.

#### 4.) Nodus:

TILLYARD (1928c), TILLYARD & FRASER (1938-1940) und FRASER (1957) sahen den Nodus primär als Einbuchtung der konvexen Costa an derjenigen Stelle, wo sie mit der konkaven Subcosta verschmilzt und dadurch ihre Korrugation ändert (neutral bis konkav). Später hätten sich eine Querader zwischen Subcosta (ScP) und Radius (RA) und eine weitere



Querader zwischen Radius (RA) und Radiussektor (RP) gegenständig gestellt, schräggestellt und dem Nodus genähert und auf diese Weise die Nodalquerader und die Subnodalschrägader (= Subnodus) gebildet. Bei stärker abgeleiteten Formen ("Calopterygoidea" und Anisoptera) hätte sich später die ursprünglich leichte Biegung der Costa und der Subcosta zu zwei nahezu rechtwinkligen Aderknicken verstärkt sowie der Subnodus verstärkt und verlängert. Diese Deutung wurde durch die Untersuchungen von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) und NEL et al. (1993) weitgehend bestätigt und lediglich an die neue, komplexere Interpretation des Costalrandes angepaßt (siehe 1.). Die von Tillyard und Fraser als Zwischenformen der Nodusentstehung erwähnten "Protozygoptera" repräsentieren allerdings vermutlich eher eine regressive Evolutionsrichtung hin zu den Archizygoptera, denn eine Reihe von deutlich ursprünglicheren Odonoptera hatte bereits einen wesentlich höher entwickelten Nodus (Protanisoptera, *Triadotypus*, *Piroutetia*, *Triadophlebiomorpha*).

Die Interpretation des Nodus nach COMSTOCK & NEEDHAM (1898) und NEEDHAM (1903, 1951) unterscheidet sich von derjenigen Tillyards und Frasers nur in der Tatsache, daß aufgrund der Praetracheations-Theorie der Subnodus als basaler Abschnitt eines RA-Astes (Radiussektor sensu Comstock & Needham) interpretiert wird, welcher den RP (Media sensu Comstock & Needham) überkreuzen soll (siehe 9.). Auf die Unhaltbarkeit dieser Hypothese wurde bereits mehrfach hingewiesen.

ZALESSKY (1933) war aufgrund einer Mißinterpretation des Flügelgeäders der fossilen Protanisoptere *Pholidoptilon* der Auffassung, daß der Nodus aus einer X-förmigen punktuellen Annäherung von Costa und Subcosta hervorgegangen sei. Wie Zaleskys Trigonalzellen-Hypothese und Pterostigma-Hypothese, scheitert seine Nodus-Hypothese nicht nur am Fehlen jeglicher empirischer Evidenz, sondern auch an einer Vielzahl von widersprechenden Hinweisen. Darüberhinaus ist der von ihm postulierte Zustand bei den Protanisoptera gar nicht vorhanden. Mit Ausnahme der hochabgeleiteten Protodonate *Stephanotypus schneideri* (ZESSIN, 1983) gibt es keine einzige Odonoptere bei der die Subcosta nach einem Kontakt mit dem Costalrand noch weiterhin frei vorhanden ist.

ZESSIN (1983) entdeckte bei der karbonischen Meganeuride *Stephanotypus schneideri* sowohl eine Subnodus-ähnliche Schrägader, als auch eine basale und distale Einbuchtung des Costalrandes zur Subcosta (ScP). Auf der Grundlage dieser Entdeckung schlug Zessin folgendes Szenario der Nodusentstehung vor: Als erstes entstand im distalen Flügelbereich eine Schrägader zwischen RA und RP; an dieser Stelle kam es später zu einer Einbuchtung des Costalrandes zur Erhöhung der Flügelbeweglichkeit; eine Querader (= Nodalquerader) zwischen ScP und RA stellte dann die Verbindung zu der Schrägader (= Subnodus) her; schließlich kam es zur Verschmelzung der ScP mit dem Costalrand distal des Nodus.

Gegen diese plausibel erscheinende Hypothese sprechen jedoch die folgenden Erwägungen: Die geschilderte Nodusbildung durch Costalrandeinbuchtung bei *Stephanotypus* ist völlig unähnlich dem echten Nodus der \*Odonata. Da somit schon das Kriterium der topographischen Homologie (Ähnlichkeit) nicht erfüllt ist, handelt es sich sehr wahrscheinlich um eine konvergente Erscheinung, zumal diese Struktur mit einer erhöhten Flügelbeweglichkeit (ZESSIN, 1983) scheinbar die gegenteilige Funktion des echten Nodus erfüllte, der bei den \*Odonata der Versteifung des Costalrandes dient (siehe Kapitel 5.1.). Da *Stephanotypus* nicht als Schwestertaxon der \*Odonata in Betracht kommt und andererseits die einzige Protodonate mit einer derartigen Costaleinbuchtung ist und diese zudem zweifach ausgebildet ist, hielt auch ZESSIN (1983) eine Konvergenz für durchaus wahrscheinlich. Eine Struktur kann aber kaum als Grundlage für ein Evolutionsszenario einer anderen Struktur dienen, wenn man davon ausgehen muß, daß die beiden Strukturen überhaupt nicht homolog sind und zudem

unterschiedliche Funktionen erfüllen. Der Nodus der permischen Protanisoptera † und der triassischen Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* †!) ist hingegen morphologisch nahezu identisch mit dem Nodus der \*Odonata und somit sehr wahrscheinlich homolog, zumal die Kongruenz der Merkmalsverteilung diese Homologie zu bestätigen scheint. Die Ausbildung einer Schrägader zwischen RA und RP im distalen Flügelabschnitt der "Meganeuridae" † (außer *Namurotypus* †, *Oligotypus* † und *Kargalotypus* †) ist aber vermutlich in der Tat homolog dem Subnodus der \*Odonata (SELLARDS, 1906; CARPENTER, 1939, 1943, 1947, 1960; CARLE, 1982b; ZESSIN, 1983; BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989), wofür neben der Kongruenz der Merkmalsverteilung auch der Umstand spricht, daß diese Meganeuriden-Schrägader und der Subnodus der "Calopterygoidea", "Anisozygoptera" und Anisoptera i.d.R. mit dem Ursprung des RP2 assoziiert sind. Als "conflicting evidence" darf allerdings nicht die Tatsache unberücksichtigt bleiben, daß eine derartige distale Schrägader bei den Triadophlebiidae † zusammen mit einem basalen, echten Subnodus auftritt und folglich ad hoc als konvergente Bildung (Triadophlebiiden-Schrägader) interpretiert werden müßte (Abb. 18.).

Bei einigen "Protozygoptera" † gibt es zwei bis drei "Nodalquerader-Subnodalschrägader-Komplexe", sodaß eine gewisse Unsicherheit dahingehend besteht, welcher Komplex homolog mit dem der \*Odonata ist. Dies gilt beispielsweise für die Gattungen *Permolestes* †, *Batkenia* †, und *Triassolestodes* † sowie für die Archizygoptere *Triassagrion* † (Abb. 19.).

Abschließend sei noch ein problematischer Sonderfall erwähnt, nämlich die sogenannte Verlängerung der Subcosta (ScP) durch den Nodus hindurch, welche konvergent bei einer Reihe von Arten vorkommt (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993), z.B. bei *Paraoligolestes* †, *Parastenolestes* † und *Stenolestes* † (Sieblosiidae, fossil, Abb. 20.), allen Aeschnidiidae † (Anisoptera, fossil, Abb. 21.), *Phenes* (Petaluridae, rezent, Abb. 54.) sowie bei den Aeshniden-gattungen *Valdaeschna* †, *Hoyaeschna* †, *Aeschnophlebia*, *Telephlebia*, *Neuraeschna*, *Staurophlebia* und der Art *Cephalaeschna acutifrons* (= *Indophlebia asiatica*). Die Interpretation des Flügelgeäders und insbesondere der Morphologie des Nodus zeigt jedoch eindeutig, daß es sich, mit Ausnahme der Sieblosiidae †, bei dieser scheinbaren Verlängerung keinesfalls um die ScP handeln kann, da diese bereits im Grundplan der \*Odonata am Nodus mit dem Costalrand verschmolzen ist (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; NEL et al., 1993). Die scheinbare Verlängerung der ScP durch eine "Pseudo-ScP" (sensu NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) kann folglich nur von normalen Queradern gebildet werden, welche sich im Postnodalraum sekundär gebildet haben (TILLYARD, 1917: 56; FRASER, 1948). Dies zeigt sich auch daran, daß die Pseudo-ScP bei *Phenes* und den erwähnten Aeshnidae nicht konkav ist, wie die eigentliche ScP (NEL, pers. Mitt. 1994). Bei vielen Aeschnidiidae † ist die "ScP-Verlängerung" zwar konkav und morphologisch absolut kontinuierlich mit der echten ScP, dennoch läßt sich der sekundäre Charakter der scheinbaren Aderverlängerung aufzeigen (TILLYARD, 1917: 56), denn zum Einen gibt es auch Aeschnidiidae †, die einen normalen Nodus besitzen, zum Anderen gibt es einige Aeschnidiidae †, die eine Schaltader zwischen Costalrand und RA, posterior des Nodus besitzen. Bei zunehmender Verstärkung dieser Schaltader mußte diese Ader zwangsläufig konkav werden, da sie zwischen dem neutralen Costalrand und dem konvexen RA gelegen ist. Die Hypothese, daß diese Ader später die Gestalt einer Verlängerung der ScP annahm ist u.a. auch damit plausibel zu machen, daß es eine Reihe von anderen Beispielen im Libellenflügelgeäder gibt, wo Schaltadern oder sogar Queradern zu scheinbaren Verlängerungen oder Gabelungen von primären Längsadern umgestaltet wurden (z.B. IR2, costale Trigonalquerader der Anisoptera, scheinbare Verlängerung der AA zur Basalecke der Trigonalzelle im Vorderflügel der Libelluloidea und Aeschnidiidae †). Der Nodus der jurassischen und kretaceischen Anisopterenfamilie Aeschnidiidae † (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) ist

zudem, durch sekundäre Reduktion des Nodaleinschnittes und der CP, hochgradig autapomorph, wie ein Vergleich des Nodus-Morphologie der fossilen "Anisozygoptera" (= Stammgruppenvertreter der Anisoptera) mit dem der \*Anisoptera überzeugend belegt und somit keineswegs ursprünglich gegenüber dem Nodus der übrigen \*Odonata, wie CARLE & WIGHTON (1990: 64) vermuteten.

Auch der Nodus der Sieblosiidae + ist autapomorph abgewandelt und unterscheidet sich daher vom Nodus aller anderen \*Odonata (NEL, 1986, 1991; NEL & ESCUILLÉ, 1993; NEL & PAICHELER, 1994). Die Verlängerung der ScP "überkreuzt" den Nodus und setzt sich distal als konkave Ader fort, die ungefähr auf der Höhe der ersten Postnodalquerrader mit dem Costalrand verschmilzt. Die plausibelste Erklärung für diese "Überkreuzung" ist meines Erachtens allerdings nicht eine Verlängerung der ScP, die sich dann distal des Nodus sekundär vom Costalrand gelöst haben müßte, sondern eine Basalverschiebung des CP-Knickes & Nodalquerrader und der Subnodalschrägrader, unter Beibehaltung der ursprünglichen Lage der ScP-Costalrand-Fusion. CP, Nodalquerrader und Subnodus haben sich bei den Sieblosiidae + vertikal und gegenständig gestellt; außerdem wurden CP und Nodalquerrader durch eine Chitinleiste verbunden, wodurch der Eindruck einer durchgehenden Struktur entsteht. Eine derartige Verbindung zweier Strukturen findet sich in ähnlicher Form auch bei der Basalverspannung, den Antenodalverspannungen und der Diskoidalverspannung (siehe Kapitel 5.1.). Wie irreführend eine solche "Vereinheitlichung" zweier Strukturen sein kann zeigt die Tatsache, daß NEL & HENROTAY (1992) den Komplex aus CP und Nodalquerrader der Protomyrmeleontidae + unzutreffender Weise nur als CP interpretierten, welche die ScP überkreuze (siehe unten).

#### 5.) Pterostigma:

FRASER (1957) betrachtete, wie die Mehrzahl der Odonatologen (einschließlich TILLYARD, 1917, 1928c), das Pterostigma als eine Sklerotisierung zwischen Costalrand und Radius (RA), welche basal und distal jeweils durch eine Postnodalquerrader begrenzt wird (Abb. 61.-62.). Das Vorhandensein einer Stigmalstützader ("pterostigmal brace vein") nahm er als Grundplanmerkmal der \*Odonata an, da alle ursprünglichen Gruppen der rezenten Libellen diese Struktur deutlich ausgeprägt besitzen. Den extrem schrägen Basalrand des Pterostigmas vieler "Calopterygoidea" (Abb. 60.) sah Fraser offensichtlich als abgeleiteten Zustand an. Das völlig abweichende Pterostigma der Protanisoptera (Abb. 17.) hielt Fraser offenbar für eine homologe, aber stark autapomorphe ("unique" bzw. "abnormal"), Struktur dieses fossilen Taxons. Das Pterostigma der permischen Protanisoptera + wird, im Gegensatz zum Pterostigma aller \*Odonata, vom RA nicht posterior begrenzt, sondern durchkreuzt und ist damit sehr ähnlich einer analogen Struktur bei den Permothemistidae + (Palaeodictyopteroidea +). Da das Kriterium für topographische Homologie (Ähnlichkeit) meines Erachtens nicht erfüllt ist, halte ich das Pterostigma der Protanisoptera + für eine konvergente Bildung. Das Gleiche gilt offensichtlich für eine stigmaartige Verdickung des distalen Costalrandes bei der Einmündung der, sehr dicht parallel verlaufenden, Längsadern ScP und RA, bei der permischen Riesenlibelle *Meganeuropsis americana* + ("Protodonata" +: Meganeuridae +) (CARPENTER, 1947: 47 und Fig. 23B; ZESSIN, 1983; BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989).

Die phylogenetisch-systematische Interpretation der Erkenntnisse von ARNOLD (1963) sprechen dafür, daß zwar ein Blutsinus am apikalen Flügelvorderrand zum Grundplan der Pterygota gehört, daß aber die Ausbildung eines echten Pterostigma (Färbung und Sklerotisation) mehrfach konvergent erfolgte und teilweise recht unterschiedlich realisiert wurde.

HEYMER (1975a) kam, ausgehend von der (vermutlich unzutreffenden) ad hoc Hypothese, daß die Amphipterygidae zu den ursprünglichsten rezenten Libellen zählen, zu der Auffassung,



daß das Pterostigma aus einer Gabelung des Radius (RA) hervorgegangen sei. Diese Hypothese wurde zuvor bereits von ST. QUENTIN (1966) und JURZITZA (1969) vertreten und findet sich auch in einem der aktuellsten "textbooks" (LAWRENCE et al., 1991). Das einzige empirische Argument hierfür ist aber nur die Tatsache, daß bei den rezenten Amphipterygidae, insbesondere der Gattung *Devadatta*, der Vorderrand des Pterostigmas nicht durch den Costalrand gebildet wird, sondern in der Tat durch eine (scheinbare) Gabelung des RA (Abb. 60.). Außerdem zeigen eine Reihe von Zygotera (manche Megapodagrionidae, die meisten Amphipterygidae, viele "Calopterygoidea") zumindest eine deutlich schräge basale Begrenzung des Pterostigmas. Die Tatsachen, daß der RA bei allen "Palaeoptera" stets ungegabelt ist (siehe Kapitel 5.1.), die ältesten bekannten echten Odonaten-Pterostigmata keine auffällig schräge Basalgrenze besaßen und dasselbe auch für die Mehrzahl der rezenten Odonata gilt (einschließlich der wirklich "archaischen" Formen), sind sehr deutliche Indizien gegen diese Hypothese. Der extrem schräge Basalrand des Pterostigmas ist vermutlich ein abgeleitetes Merkmal, das die Funktion der Stigmalstützader ("pterostigmal brace vein") übernimmt (NEEDHAM, 1903; MUNZ, 1919), die bei allen diesen Formen fehlt und somit sehr wahrscheinlich reduziert wurde.

ZALESSKY (1933) glaubte, daß das Pterostigma ursprünglich als eine Sklerotisierung zwischen der angenäherten Costa und Subcosta entstanden sei und sich nach deren Verschmelzung bis zum Radius ausgedehnt habe. Diese Hypothese beruht allerdings auf einer unrichtigen Interpretation des Flügelgeäders von *Pholidoptilon*† (siehe 4.) und ist durch keine anderweitigen empirischen Befunde zu begründen.

#### 6.) Arculus:

Die Interpretation des Arculus ist weitgehend unumstritten und die heutigen Ansichten unterscheiden sich nicht von derjenigen, die u.a. schon CALVERT (1893), COMSTOCK & NEEDHAM (1898), NEEDHAM (1903), TILLYARD (1917) und FRASER (1957) vertraten. Laut FRASER (1957) wird der anteriore Anteil des Arculus durch einen Knick zweier verschmolzener Längsadern (RP & MA) gebildet, während der posteriore Anteil des Arculus nur durch eine Quader gebildet wird, welche die Diskoidalzelle basal schließt (Abb. 41. und 43.-44.). Ursprünglich sei nur der anteriore Teil vorhanden gewesen, was sich darin zeige, daß die Mehrzahl der prae-jurassischen Odonatoptera eine basal offene Diskoidalzelle besaßen. Ein schematisches Szenario der Evolution des Arculus ist in Abb. 66.b) dargestellt.

Als einzige Autoren vertraten SÉGUY (1959), HAMILTON (1972b) und CARLE (1982b) die Auffassung, daß sich der anteriore Anteil des Arculus sogar aus 4 verschmolzenen Längsadern (RP, MA, MP, CuA) zusammensetze. Das System von CARLE (1982b), der Séguy's Arbeit allerdings nicht erwähnt, stellt quasi eine Anwendung von Séguy's Interpretation des Zygoterenflügelgeäders auf das Anisopterenflügelgeäder dar, welches von Séguy völlig anders interpretiert worden war als das Flügelgeäder der Zygotera, nämlich sehr ähnlich der Interpretation von Tillyard und Fraser. Das System von Hamilton ist dem von Carle ebenfalls sehr ähnlich und unterscheidet sich, abgesehen von rein terminologischen Differenzen, lediglich hinsichtlich der Interpretation des CuP (sensu Carle) als Verschmelzung zweier Längsadern (Plical & Empusal sensu Hamilton).

CARLE (1982b) war, wie bereits Tillyard (1917: 61 und 66), im Gegensatz zu FRASER (1957) der Auffassung, daß der posteriore Arculus bereits im Grundplan der Odonata vorhanden gewesen sei und daher eine offene Diskoidalzelle (z.B. bei *Tarsophlebia* † oder *Hemiphlebia*) den abgeleiteten Zustand darstelle (vergl. JARZEMBOSKI, 1990). Als Argument hierfür nennt er seine Hypothese, daß der posteriore Arculus ein Teil des CuA (= MA sensu Riek & Kukalova-Peck) sei und der anzestrale Zustand bei den rezenten Polythoridae (CARLE, 1982a, 1982b) und den frühesten Stammgruppenvertretern der Odonatoptera (z.B.

*Eugeropteran*† und *Erasipteran*†) zu finden sei, weshalb Carle in CARLE & WIGHTON (1990) kurioserweise ausgerechnet die Entdeckungen von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) als Bestätigung seiner Hypothese betrachtete. Diese Ansicht ist aber nicht haltbar, da sie im deutlichen Widerspruch steht zur sparsamsten Interpretation der Merkmalsverteilung, unter Berücksichtigung sämtlicher fossiler Gruppen (einschließlich "Meganeuridae"†, Protanisoptera†, Triadophlebiomorpha†, "Protozygoptera"†, Archizygoptera†, viele fossile "Anisozygoptera"). Das Ergebnis einer kladistischen Analyse belegt, daß die Diskoidalzelle ursprünglich basal offen war und im Laufe der Evolution im Hinterflügel mindestens zweimal und im Vorderflügel mindestens viermal konvergent geschlossen wurde. Der Arculus der Polythoridae (Abb. 36.) ist innerhalb der "Calopterygoidea" ohne Zweifel eine stark autapomorphe Struktur (NEL et al., 1993), während der scheinbare posteriore Arculus ("Pseudo-Arculus") von *Eugeropteran*† und *Erasipteran*† zwar in der Tat ein Teil der MA (= CuA sensu Carle) ist (KUKALOVA-PECK, 1991), aber offensichtlich nicht homolog dem posterioren Arculus der rezenten \*Odonata sein kann.

Meines Erachtens ist die mehrfach konvergente Bildung einer analogen Querader plausibel zu erklären als eine atavistische Rekapitulation der früheren Verbindung von MA und MP unter der Wirkung flugmechanischer Zwänge ("functional constraints"). Diese ursprüngliche Verbindung von MA und MP, durch ein Stück der MA, ist im Flügelgeäder der frühesten Stammgruppenvertreter (z.B. *Eugeropteran*† und *Erasipteran*†) deutlich zu erkennen (Abb. 68.-70.). Zu einer atavistischen "Wiederbelebung" dieser Struktur kommt es stets dann, wenn der Ursprung der distalen Diskoidalader (MAb sensu Nel), welcher sich im Grundplan immer an der Umbiegung der MA unterhalb des Arculus befindet, sekundär nach distal auf den geraden Teil der MA (MAa sensu Nel) verschoben wird (Abb. 68.-78.). Es entstünde dann eine mechanische Schwächezone durch die fehlende Unterstützung des MA-Knickes, was jedoch durch die Ausbildung des posterioren Arculus verhindert wird.

CARLE (1982b) war zudem der Auffassung, daß der Arculus der permischen Odonatoptera (Protanisoptera†, "Protozygoptera"† etc.) möglicherweise nicht homolog sei dem Arculus der \*Odonata, da er weiter distal gelegen ist und zudem der posteriore Anteil fehlt (= offene Diskoidalzelle) (Abb. 17. und 75.). Beide Unterschiede beruhen sehr wahrscheinlich auf Sympleisiomorphie (*contra* CARLE, 1982b) und außerdem können derartige Unterschiede keine Non-Homologie begründen, denn diese kann sich nur aufgrund anderer, widersprechender Homologiebeziehungen oder "fundamentaler Unähnlichkeit" ergeben.

Unverständlich ist warum NEL et al. (1993), wie u.a. auch TILLYARD (1925a, 1928c), FRASER (1957) und CARLE (1982b), davon ausgehen, daß es sich bei dem "doppelten Radialstamm" um den R&MA handelt, da aus dem Flügelgeäder der erwähnten frühen Stammgruppenvertreter eindeutig zu erkennen ist, daß die MA vom RP eingefangen wurde und somit ihre Verbindung zum Stamm der Media, welcher zusammen mit dem Cubitalstamm verläuft, verloren hat (Abb. 71.-81.). Es kann sich daher bei dem "doppelten Radialstamm" nur um den RA&RP handeln (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). Dies zeigt sich insbesondere auch daran, daß bei den Eugeropteridae† der posteriore Stamm noch konkav ist und dieser somit erst nach dem "Einfangen" der MA und der verstärkten Anlagerung an den RA-Stamm konvex wurde (z.B. bei *Erasipteran*†). Nur wegen dieser sekundär konvexen Korrugation trägt der Stamm des RP kurze Dornen anstatt Macrotrichen an der Dorsalseite, wie der konvexe RA und die MA (Abb. 43.), während der RP distal des Arculus die kurzen Dornen auf der Ventralseite und Macrotrichen auf der Dorsalseite trägt (siehe Kapitel 5.1.). Ein Rudiment des freien Media-Stammes findet sich bei den meisten "Protodonata"† (Abb. 71.), Protanisoptera† (nur *Ditaxineura*†; Abb. 17.), Triadophlebiomorpha† (Abb. 72.), "Protozygoptera"† (Abb. 75.) und

sogar noch bei der jurassischen "Anisozygotere" *Tarsophlebiopsis* †. Auch bei der rezenten Odonate *Epiophlebia*, ist der verschmolzene Medio-Cubital-Stamm M&Cu basal noch getrennt (NEL et al., 1993). Das Rudiment des Media-Stammes wurde von LAMEERE (1922), HAMILTON (1972b) und PRITYKINA (1981) sowie offenbar auch von FORBES (1943), irrtümlich als konkave Ader interpretiert, obwohl sie stets mehr oder weniger konvex ist. NEL et al. (1993) sahen in dieser Tatsache ein erklärungsbedürftiges Phänomen, da sie diese Ader als MP-Stamm interpretieren, welcher eigentlich konkav sein müßte, was er bei *Triassoneura okafujii* † (NEL et al., 1993) und *Permaeschna dolloi* † (CARLE, 1982b) auch ist. Wie bereits von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) nachgewiesen wurde, handelt es sich aber um den gemeinsamen Stamm der Media vor deren Aufspaltung in MA und MP (Abb. 68.-78.). Derartige verschmolzene Aderstämme können eine "beliebige" Korrugation besitzen, wie im Übrigen auch die einfachen Aderstämme sehr basal gelegentlich eine andere Korrugation zeigen können als die entsprechende distale Längsader (KUKALOVA-PECK, 1983; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984).

#### 7.) Trigonalzelle (Diskoidalzelle):

Hinsichtlich der Evolution des Flügeldreiecks der Anisoptera sind die folgenden, unterschiedlichen Hypothese aufgestellt worden:

- a) COMSTOCK & NEEDHAM (1898) waren der Auffassung, daß die Trigonalzelle der Anisoptera und die Quadrilateralzelle der Zygoptera in ihrer Gänze homolog seien (Diskoidalzelle), während die Hypertrigonalzelle einen sekundären Ursprung habe. Nach dieser Hypothese sei die Basalseite der Trigonalzelle eine abgeknickte primäre Längsader (Cubitus sensu Comstock & Needham), während die Vorderseite und Distalseite jeweils durch eine Querader gebildet würden, die der basalen und distalen Querader der Quadrilateralzelle homolog seien. Diese Hypothese wurde auch noch von RIS (1916) und FRASER (1942b) vertreten und mittels besonderer intraspezifischer Geädervariabilitäten einiger Libellenarten vermeintlich zusätzlich gestützt. In dieser, etwas verworrenen und daher nur schwer zu interpretierenden, Publikation weicht FRASER (1942b) deutlich ab von seinen früheren und späteren Auffassungen hinsichtlich der Trigonalzellen-Evolution (FRASER 1938c, 1957). Der entscheidende Fehlschluß in dieser Arbeit ist der Versuch das extrem autapomorphe Vorderflügeldreieck von *Tetrathemis* und Abberationen der Trigonalzelle der Corduliidengattungen *Pentathemis* und *Oxygastra* als anzestrale Merkmalszustände zu deuten, obwohl es sich bei diesen beiden Familien um die am stärksten abgeleiteten Anisoptera handelt und sich der postulierte anzestrale Merkmalszustand zudem bei keiner einzigen, der zahlreichen übrigen Arten dieser beiden Familien findet (TILLYARD, 1911, 1917: 59 Fußnote; ST. QUENTIN, 1967). Die sekundäre Ausbildung viereckiger Trigonalzellen ist bei einigen Formen (z.B. *Nannothemis*) vermutlich mit deren geringer Körpergröße korreliert (ST. QUENTIN, 1967), obwohl andere besonders kleine Formen (z.B. *Perithemis*) keinerlei derartige Tendenzen zeigen. Auffällig ist aber auch, daß einige der Anisoptera mit erbkonstant vierseitiger Trigonalzelle (z.B. *Cordulephya*, *Tetrathemis*) einen ausgesprochenen Zygopterenhabitus repräsentieren, d.h. die Flügelbasen sind relativ schmal und beide Flügelpaare nahezu gleich gestaltet ("asthenogenesis" sensu TILLYARD, 1911).
- b) CALVERT (1893), NEEDHAM (1903), WOODWORTH (1906) und TILLYARD (1917) formulierten wohl als erste, die sehr plausible und darum noch heute gültige Hypothese, daß die Trigonalzelle und Hypertrigonalzelle durch eine Unterteilung der Quadrilateralzelle der Zygoptera mit einer Querader entstanden seien (Abb. 78.). Diese Hypothese, daß



Quadrilateralzelle einerseits und Trigonalzelle plus Hypertrigonalzelle andererseits homolog seien, wird auch durch die Tatsache gestützt, daß manche fossile "Anisozygoptera" (z.B. *Heterophlebia* †) im Vorderflügel eine "normale" Quadrilateralzelle zeigen, während im Hinterflügel schon eine Trigonalzelle und Hypertrigonalzelle deutlich ausgebildet sind. Die hypothetische Entstehung der Trigonalzelle und Hypertrigonalzelle durch eine Unterteilung der Diskoidalzelle mittels einer Querader wird nicht nur an Hand dieser Fossilien deutlich, sondern auch besonders plausibel durch analoge Bildungen im Hinterflügel bei manchen abberanten Exemplaren der rezenten Reliktform *Epiophlebia superstes* (FRASER, 1938c, 1957). Frasers Hypothese, daß die Unterteilung der Diskoidalzelle zuerst im Hinterflügel der "Anisozygoptera" begonnen habe wird durch den Fossilbericht bestätigt (vergl. NEL et al., 1993). MARTYNOV (1930) glaubte allerdings, daß die beschriebene Unterteilung der Diskoidalzelle nicht durch Umbildung einer präexistierenden primären Querader geschehen sein könne, sondern nur durch Neubildung einer sekundären Querader. Dies ist sehr wahrscheinlich zutreffend, da die Diskoidalzelle im Grundplan offensichtlich gar keine Queradern beinhaltet hat. HAMILTON (1972) lieferte zusätzlich eine plausible funktionelle Erklärung für die Bildung der Trigonalzelle, indem er zeigte, daß der Knick in der MP&CuA (= P & E sensu Hamilton) automatisch zu einer Faltenbildung in der Flügelmembran führt und zwar genau an der Positionen der costalen Trigonalquerader und distalen Diskoidalader, die daher vermutlich als Sklerotisierungen entlang dieser Falten entstanden (*contra* CARLE, 1982b).

- c) NEL et al. (1993) und NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) waren der Auffassung, daß zwar die traditionelle Interpretation hinsichtlich der Basalseite der Trigonalzelle, bzw. der Diskoidalzelle, richtig sei, daß aber dessen Distalseite von einem Ast der MA (MA2 sensu RIEK, 1954) und dessen Costalseite von einem Ast der MP (MP1 sensu Nel) gebildet würden. Abgesehen von der Interpretation der Distalseite der Diskoidalzelle als Längsaderast, wurde diese Auffassung bereits von SELYS (1854: 279) vertreten.

BECHLY (1993d) hat diese Interpretation zurückgewiesen mit der Begründung, daß die betreffenden "Gabelungen" der MA und MP nicht zum Grundplan der \*Odonata gehören würden und es sich somit bei der MA2 und MP1 lediglich um "scheinbare" Längsaderäste handeln könne, welche sekundär aus Queradern hervorgegangen sind. Nel hat sich dieser Auffassung inzwischen angeschlossen (NEL, pers. Mitt. 1993 und NEL et al., im Druck). Bei der MA2 könnte es sich allerdings doch um eine, nach basal verlagerte, primäre Gabelung der MA handeln (RIEK, 1954), da die eigentliche MA (MA1 bzw. MAa sensu Nel) bei allen \*Odonata stets ungegabelt ist, während die MA aller "Protodonata" † distal stets gegabelt ist (Abb. 68.-71..). Eine gegabelte MA findet sich auch bei fossilen und rezenten Ephemeroptera (Abb. 67.) und scheint somit durchaus zum Grundplan der Pterygota zu gehören (siehe auch KUKALOVA-PECK, 1991). Andererseits zeigen einige "Protodonata" † (z.B. *Paralogus* †) eine umfangreiche pektinate Aufgabelung der MA, welche in dieser Form mit Sicherheit weder zum Grundplan der Pterygota noch zu dem der Odonatoptera gehört. Außerdem besitzen die Protanisoptera † neben der scheinbaren Gabelung der MA (MA+ und IMA-) auch eine schräge Querader, die durchaus der distale Diskoidalader homolog sein könnte (Abb. 17.), während bei den "Protozygoptera" † und Archizygoptera † die entsprechende Ader offenbar derart reduziert wurde, daß sie nur noch den Charakter eines kleinen Queräderchens zwischen MA und MP hat (Abb. 19. und 75.). Da beim derzeitigen Erkenntnisstand somit kaum zu entscheiden ist, ob die Distalseite der Diskoidalzelle tatsächlich aus einer primären Gabelung der MA hervorgegangen oder eine sekundäre Bildung des Queradersystem ist, sollte diese Ader neutral als "distale Diskoidalader"

bezeichnet werden (siehe Kapitel 5.1.). Bei der Costalseite des Trigonalzells (MP1 bzw. MPa sensu Nel) kann hingegen keinerlei Zweifel daran bestehen, daß diese Ader sekundärer Natur ist, da diese Ader als sekundäre Querader erst relativ spät innerhalb der Anisopterenstammlinie auftrat und zwar "de novo" also ohne erkennbare evolutive Vorstufen (Abb. 78.). Die Bezeichnung "costale Trigonalquerader" (BECHLY, diese Arbeit) sollte daher den Bezeichnungen MP1 oder MPa vorgezogen werden.

- d) ZALESSKY (1933) war, beeinflusst durch das Flügelgeäder der von ihm (ZALESSKY, 1931) beschriebenen permischen Libelle *Pholidoptilon*, der Auffassung, daß die Hypertrigonalzelle der Anisoptera und die Quadrilateralzelle der Zygoptera homolog seien, während sich die Trigonalzelle aus einer dreieckigen Flügelzelle nahe der Flügelbasis von *Pholidoptilon* entwickelt habe. Folglich interpretierte er den Posttrigonalraum (= Diskoidalfeld) der Anisoptera nicht als homolog dem Postdiskoidalraum (= Diskoidalfeld) der Zygoptera, sondern als homolog deren Subquadrilateralzelle. Die Konsequenz dieser Hypothese war eine extrem unterschiedliche Interpretation des Flügelgeäders der Zygoptera und Anisoptera, welche aus heutiger Sicht recht abwegig wirkt (siehe Punkt e)). Inzwischen ist gesichert, daß es sich bei *Pholidoptilon* um eine Protanisoptere handelt und die betreffende dreieckige Flügelzelle weder zu deren Grundplan noch zu dem der \*Odonata gehört. Außerdem liegt die betreffende dreieckige Zelle bei *Pholidoptilon* unterhalb der MP, während die Trigonalzelle der Anisoptera oberhalb dieser Ader gelegen ist (LINDLEY, 1978).

Die Hypothese, daß die Quadrilateralzelle der Zygoptera nur homolog sei mit der Hypertrigonalzelle der Anisoptera, nicht jedoch mit deren Trigonalzelle, wurde offenbar schon im 19. Jahrhundert erwogen, allerdings mit einer vollkommen andersartigen Begründung (Walsh, zitiert in CALVERT, 1893: 165). Nach dieser Hypothese sei die costale Trigonalquerader der Anisoptera homolog der distalen Diskoidalader der Zygoptera. Bereits Calvert hatte jedoch darauf hingewiesen, daß die beiden Strukturen eine unterschiedliche Korrugation besitzen und daß das Flügelgeäder einiger fossiler Libellen (z.B. *Stenophlebia*) deutlich gegen diese Hypothese spricht.

- e) SÉGUY (1959) interpretierte die Flügeladerung der Zygoptera und der Anisoptera sehr unterschiedlich. Er glaubte, daß bei den Zygoptera noch zwei Längsadern (MP und CuA) vorhanden seien, die bei den Anisoptera reduziert sein sollen. Dennoch hielt er offenbar die Quadrilateralzelle der Zygoptera und die Trigonalzelle plus Hypertrigonalzelle der Anisoptera für homologe Strukturen. Durch den Wegfall der zwei Längsadern, welche bei den Zygoptera die Costalseite der Diskoidalzelle (Quadrilateralzelle) und die darüberliegende Längsader bilden sollen, habe sich die Diskoidalzelle in Costalrichtung ausgeweitet, sodaß die Costalseite der Diskoidalzelle (Hypertrigonalzelle plus Trigonalzelle) bei den Anisoptera von der MA gebildet würde, während sie bei den Zygoptera vom CuA gebildet werden solle. Diese Hypothese wird jedoch definitiv falsifiziert durch zahlreiche fossile Formen ("Anisozygoptera"), die nicht nur einen kontinuierlichen Übergang von der Quadrilateralzelle zur Trigonalzelle belegen (Abb. 78.), sondern auch eine derart unterschiedliche Interpretation des Flügelgeäders der Zygoptera und Anisoptera mit sehr großer Sicherheit ausschließen.

Unterschiedliche Ansichten bestanden auch hinsichtlich der Frage ob die Distalseite der Diskoidalzelle (MA2 bzw. MAb sensu Nel), also der anteriore Anteil des Diskoidalmodus, ursprünglich senkrecht oder schräg zwischen den Längsadern lag. WILLIAMSON (1913), MUNZ (1919) und CARLE (1982b) vertraten erstere Ansicht, während die Mehrzahl der übrigen Untersucher eher zu der letzteren Ansicht neigte (CALVERT, 1913; TILLYARD, 1914, 1917, 1925a; MARTYNOV, 1924; CARPENTER, 1931; TILLYARD & FRASER, 1938-1940; FRASER,

1957; NEL et al., 1993), welche auch durch die sparsamste Interpretation der Merkmalsverteilung gestützt wird.

#### 8.) Diskoidalverstrebung:

CARLE (1982b) bemerkte, daß unterhalb der Spitze der Diskoidalzelle (bzw. Trigonalzelle) der \*Odonata stets eine schräge Ader zu finden ist, welche gegenständig zur distalen Diskoidalader ist. Diese Struktur bezeichnete er als "discal brace" (hier: Diskoidalverstrebung). Sie ist charakteristisch und sehr wahrscheinlich auch synapomorph für die \*Odonata und fehlt scheinbar allen karbonischen, permischen und triassischen Odonatoptera (außer *Zygophlebia* † und *Permagrion* †). Bei den Zygoptera ist diese Struktur dorsal durch eine Chitinleiste verstärkt und daher besonders deutlich ausgebildet (Diskoidalverspannung; Abb. 24., 28., 36.-38.). Diese Chitinleiste bildet zudem eine kontinuierliche Sklerotisierung von anteriorem Diskoidalnodus (= distale Diskoidalader) und posteriorem Diskoidalnodus (= Subdiskoidalader) und scheint daher die MP zu überkreuzen. Carle interpretierte die Subdiskoidalader, als eine normale Querader. Auch TILLYARD (1928c), TILLYARD & FRASER (1938-1940), FRASER (1957) und SÉGUY (1959) hatten diese Ader als Querader interpretiert, mit Ausnahme Tillyards aber die phylogenetische Bedeutung dieser Struktur nicht erkannt. TILLYARD (1928c) hatte diese Ader als "subdiscoidal crossvein = sdv" besonders benannt und auch deren gegenständige Lage zur distalen Diskoidalader als evolutionäre Neuheit hervorgehoben (TILLYARD, 1928c:166). WILLIAMSON (1913) hatte bereits Jahre zuvor den Begriff "medio-anal link" für die Diskoidalverstrebung der "Calopterygoidea" geprägt, der in jüngerer Zeit insbesondere von Funktionsmorphologen verwendet wurde (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991).

NEL et al. (1993) kamen zu der Überzeugung, daß es sich bei der Subdiskoidalader um einen Längsaderabschnitt handelt und zwar um den basalen CuA, welcher bei der Spitze der Diskoidalzelle die verschmolzene MP&CuA verläßt. Diese Auffassung konnten sie nicht nur an Hand der Hypothesen von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) plausibel machen, sondern u. a. auch durch das Flügelgeäder der jurassischen "Anisozygoptere" *Isophlebia* † empirisch belegen (Abb. 22.). Auch die Vertreter der Praetracheations-Theorie (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898; NEEDHAM, 1903, 1951; RIS, 1909-1919; TILLYARD, 1917; MUNZ, 1919; BARTENEFF, 1929) waren übrigens zu der Auffassung gelangt, wenn auch auf der Grundlage falscher Voraussetzungen, daß die Spitze der Diskoidalzelle eine Längsadergabelung darstellt, wobei die resultierenden Adern als Cu1 - und Cu2 + bezeichnet wurden.

Ein sorgfältiger Vergleich des Flügelgeäders der "Protodonata" †, Protanisoptera † und Triadophlebiomorpha † mit dem der "Protozygoptera" † (einschließlich Archizygoptera †) und \*Odonata zeigt, daß nur bei letzteren beiden Taxa der CuA aus einer Gabelung der MP hervorzugehen scheint, während er bei den drei erstgenannten Gruppen einen gemeinsamen Stamm mit dem CuP (nicht die CuP-Kreuzung, sondern der freie, distale Abschnitt) und der AA2 besitzt (Abb. 68.-78.). Der CuA der "Protozygoptera" † und \*Odonata wurde ganz offensichtlich von der MP sekundär eingefangen, analog zum Einfangen der MA durch den RP. So wie sich letzteres bei den "Eugeropteridae" † durch eine Queraderverbindung zwischen RP und MA "ankündigte", findet sich bei den Zygophlebiidae † (= "ursprünglichste" Triadophlebiomorpha †) eine Querader zwischen MP und CuA. Das Einfangen wurde in diesem besonderen Fall noch dadurch begünstigt, daß der Stamm der Media basal mit dem Stamm des Cubitus verschmolzen ist. Bei den höheren Triadophlebiomorpha † kam es jedoch zu keinem Einfangen des CuA durch die MP, weil der gesamte Komplex aus CuA&CuP&AA' bei dieser Gruppe mit der MP und schließlich mit dieser zusammen mit dem Flügelhinterrand verschmolzen ist. Aus den eben erläuterten Gründen folgt zwangsläufig, daß derjenige Teil des CuA, der bei



den Odonata die Subdiskoidalader bildet, nicht demjenigen Teil des CuA homolog sein kann, der bei den "Protodonata"† und Protanisopectera† als "schräge Querader" parallel zur CuP-Kreuzung verläuft (Abb. 17. und 68.-71.), und auch nicht homolog ist der scheinbaren Subdiskoidalader der Zygophlebiidae†, da diese offensichtlich nur eine Querader ist (Abb. 72.). Die scheinbare "Subdiskoidalader" (= CuA) von *Permagrion*† wird offenbar ebenfalls nur durch eine schräge Querader gebildet (NEL et al., im Druck), obwohl bei diesem Taxon der CuA bereits durch die MP eingefangen ist (Abb. 76.). Der Ursprung des CuA liegt bei *Permagrion*†, wie bei allen übrigen permischen "Protozygoptera"†, deutlich basal der Spitze der offenen Diskoidalzelle und wurde daher von Fraser mit der "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) verwechselt (siehe Punkt 12.).

#### 9.) Natur, Ursprung und Verlauf des großen Schaltsektors IR2:

Selys und seine Zeitgenossen und alle Vertreter der Praetracheations-Theorie, sowie REDTENBACHER (1886), LAMEERE (1922), MARTYNOV (1924, 1925), FORBES (1943), ZALESSKY (1933), SÉGUY (1959, 1973 in GRASSÉ), HAMILTON (1972b), CARLE (1982b) deuteten diese Ader als primäre Längsader (i.d.R. als Rs oder MA), während TILLYARD (1925a, 1926), TILLYARD & FRASER (1938-1940) und FRASER (1957) sowie RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), KUKALOVA-PECK (1985, 1991), ZESSIN (1983, 1991), BRAUCKMANN & ZESSIN (1989), CARPENTER (1992), NEL et al. (1993) zu der Überzeugung kamen, daß es sich nur um einen Schaltsektor handelt (sekundäre Längsader IR3 bzw. IR2). TILLYARD (1914, 1915, 1917) hatte wegen der unterschiedlichen Tracheation, also ebenfalls auf der Grundlage der Praetracheations-Theorie, unzutreffenderweise vermutet, daß die entsprechende Ader bei den Zygoptera und Anisoptera nicht homolog sei und nannte sie daher bei ersteren "median sector" (= Ms; als Neubildung der Zygoptera, denen ein Radialsektor sekundär fehlen soll), bei letzteren hingegen Rs (= "radial sector").

Als Argument für die Längsadernatur wurde angeführt, daß diese Ader von ihrem Ursprung ihrem Verlauf und ihrer Gestalt bei den Anisoptera nicht von einer primären Längsader zu unterscheiden sei. Außerdem führten die Vertreter der Praetracheations-Theorie an, daß die Ontogenese des Tracheensystems beweise, daß diese Ader ihren Ursprung am RA habe, den sie über den Subnodus verlasse, die folgende Konkavader (RP) überkreuze und über eine Schrägader ("oblique vein") zum Flügelrand verlaufe. Der scheinbare Ursprung der Ader basal der Schrägader wurde als eine sekundäre Bildung ("bridge" = Brücke) gedeutet.

Gegen das erstere Argument ist einzuwenden, daß die Ähnlichkeit des IR2-Ursprungs mit dem einer primären Längsader nur bei den Anisoptera deutlich vorhanden ist (Abb. 45. und 46.), die eine stark abgeleitete Gruppe sind und somit keinesfalls zwangsläufig als Modell für einen anzestralen Zustand dienen können. Die Tatsache, daß sich der IR2 in seiner Gestalt (Bedornung und Behaarung) kaum von konvexen Primäradern (z.B. MA) unterscheidet ist absolut nichtssagend, da sich die Bedornung nur nach der Korrugation und nicht nach der Adernatur richtet (siehe Kapitel 5.1.) und Macrotrichen sogar auf Queradern zahlreich vorkommen können (z.B. costale Trigonalquerader der Libellulidae). Da sich die Praetracheations-Theorie als "grandioser Irrweg" erwiesen hat ist das zweite Argument völlig irrelevant, obwohl die erwähnten Aussagen alle richtig sind insofern sie sich auf die Ontogenese der Flügeltracheen beziehen: Flügeltracheen können sich überkreuzen, Flügeladern sicherlich nicht! Die betreffende Tracheenüberkreuzung findet sich zudem ausschließlich bei den Anisoptera und gehört nicht zum Grundplan der Odonoptera, was sich auch darin zeigt, daß den "Protodonata"† Subnodus (?) und Schrägader fehlen; letztere fehlt sogar bei allen Nicht-\*Odonata. Als weiteres Argument wurde jedoch angeführt, daß es die Interpretation der IR2 als MA und des RP als MP sowie der MA als CuA ermöglicht, alle primären Längsader im

Libellenflügel zu identifizieren, während die Hypothese von Tillyard und Fraser ein völliges Verschwinden der MP und CuA postuliert, was von vielen als sehr unwahrscheinlich und unplausibel empfunden wurde. Diese letztere Argument hat seine Stichhaltigkeit dadurch verloren, daß mit dem System von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) eine alternative Interpretation zur Verfügung steht, die nicht nur dasselbe leistet, sondern eine Reihe weiterer Umstände erklärt und zudem die Inkonsistenzen früherer Interpretationen vermeidet.

Für die Interkalarnatur der IR2 sprechen die folgenden Hinweise: Im Gegensatz zu den Anisoptera hat diese Ader bei den "Protodonata" †, Triadophlebiomorpha †, "Protozygoptera" † (insbesondere bei *Kennedya* †; TILLYARD, 1926), Archizygoptera †, "Anisozygoptera" und fast allen Zygoptera (außer "Calopterygoidea") kaum Ähnlichkeit mit einer primären Längsader, da sie ihren Ursprung im Zwischengeäder zu haben scheint, so wie dies für Interkalaradern (z.B. die IR1) charakteristisch. Besonders deutlich zeigt sich dies bei den Perilestidae (Abb. 59.), bei denen der IR2 einiger Arten sogar dem RP2 "entspringt", und bei einer relativ häufigen (ca. 5%) Abberation bei *Lestes sponsa* (FRASER, 1944). Bei den fossilen Archizygoptera †, *Euarchistigma* † (Zygoptera i.s.) und einigen "Anisozygoptera" (Tarsophlebiidae †, Heterophlebiidae †, Archithemistidae †) entspringt der IR2 dem RP' anstatt dem RP. Diese Indizien deuten zweifelsohne darauf hin, daß diese Ader keinen basalen Ursprung hat, sondern vom Flügelrand nach innen entwickelt wird, was ausschließlich bei Schaltsektoren der Fall ist (WOODWORTH, 1906 und TILLYARD, 1925a waren irrtümlich der Meinung, daß alle Längsader vom Flügelrand nach innen wachsen würden). In Ausnahmefällen können allerdings auch die echten RP-Äste interkalarähnliche Ursprünge zeigen (z.B. bei vielen "Protozygoptera" †). Außerdem sprechen die unter 9.) a) und c) ausgeführten Argumente sehr deutlich gegen die Interpretation der IR2 als primäre Längsader. Das Argument, daß die Gestalt des RP bei vielen Palaeodictyopteroidea † und Ephemeroptera dem RP der "Protodonata" † und \*Odonata so ähnlich sei, daß eine Interpretation der IR2 als RP-Interkalare und des RP' als RP-Ast offensichtlich sei (TILLYARD, 1925a; MARTYNOV, 1924) ist hingegen nicht stichhaltig (CARLE, 1982b).

Im Zusammenhang mit der Interpretation des IR2 stellt die Interpretation der Schrägader ("oblique vein") zwischen RP2 und IR2, welche bei den höheren Lestinoidea (Lestidae und Synlestidae, einschließlich *Phyllestes* und *Megalestes*) (Abb. 14. und 58.), den Sieblosiidae † und allen "Anisozygoptera" & Anisoptera (Abb. 14., 55. und 57.) zu finden ist, ein zusätzliches Problem dar.

NEL et al. (1993) nannten die folgenden verbleibenden Interpretationsvarianten:

- a) Sollte ZESSIN (1991) Recht haben mit seiner Interpretation, daß die Adern RP2a und RP2b (sensu NEL & HENROTAY, 1992) der Archizygoptera † (und Triadophlebiomorpha †) keine sekundäre Gabelung seien (Abb. 18.-19.), sondern eine primäre Gabelung des costalen RP-Astes in die primären Äste RP2 und RP3, dann könnte die "Schrägader" ein rudimentärer RP3 sein. Auch falls diese Hypothese falsch sein sollte und der RP3 mit dem RP4 verschmolzen ist, wie NEL & HENROTAY (1992) vermuteten, könnte der sekundäre RP-Ast RP2b dennoch homolog der Schrägader sein.
- b) Die Ader RP2b der Archizygoptera † und Triadophlebiomorpha † und die Schrägader der erwähnten \*Odonata könnten non-homologe ("konvergente") Strukturen sein und selbst die Ähnlichkeit der Schrägader der Lestinoidea und der "Anisozygoptera" & Anisoptera könnte auf Konvergenz beruhen. Die "oblique vein" wäre dann lediglich eine Querader, die ihre besondere Form und Konstanz der Tatsache verdankt, daß sie eine sekundäre Tracheenversorgung von der anterior liegenden zu der posterior liegenden Längsader leitet (siehe Kapitel 5.1.; Abb. 14.).

- c) Schließlich bestünde noch die Möglichkeit, daß die Interkalarader IR2 vom R2 eingefangen wurde und somit die Schrägader den eigentlichen basalen Teil der IR2 darstellen würde (FRASER, 1944; NEL, pers. Mitt. 1994). Der Abschnitt der IR2 basal der Schrägader müßte dann als sekundäre Brückenader interpretiert werden, der sich flügeleinwärts gebildet hätte, was durchaus typisch wäre für das Wachstum von Schaltadern.

Letztere Hypothese ist meines Erachtens die unwahrscheinlichste, da es für diese keine wirklichen empirischen Hinweise gibt, zumindest nicht mehr seitdem die Praetracheations-Theorie als falsifiziert angesehen werden muß. Außerdem würde diese Hypothese nicht die große Ähnlichkeit zwischen dieser und den übrigen Schrägadern (siehe unten) erklären. Der Verlauf des IR2 bei den Perilestidae, auf deren Flügelgeäder Frasers Hypothese beruht, ist keineswegs ursprünglich sondern abgeleitet, wie auch das übrige Flügelgeäder der Perilestidae stark autapomorphe Züge trägt. Dies schließt eine Homologie der Lestiden-Schrägader mit dem Ansatzstück der IR2 auf dem RP2 keineswegs aus. Die Tatsache, daß die einzige afrikanische Perilestidae *Nubiolestes diotima* (= *Eolestes*) offenbar über eine typische Lestiden-Schrägader verfügt zeigt, daß diese zum Grundplan der Perilestidae gehört. Bei den neotropischen Perilestidae wurde die Interkalarader IR2 soweit verkürzt, daß ihr Ursprung bei einigen Arten vom RP' auf den RP2 "rutschte" und mit der Schrägader zusammenfiel, wodurch diese ihre charakteristische Schräglage verlor und nun zu fehlen scheint. *Chorismagrion*, die ursprünglichste Gattung der Lestinoidea (sensu Fraser), besitzt zwar ebenfalls keine Schrägader, dies beruht aber höchstwahrscheinlich auf Reduktion, denn die äußerst ähnliche fossile Libelle *Cretacoenagrion*† besitzt zweifelsfrei eine Lestiden-Schrägader, die in der Originalbeschreibung allerdings unerwähnt geblieben ist (JARZEMBOWSKI, 1990). Falls *Hemiphlebia*, wie ich vermute, tatsächlich das Adelphotaxon der Lestinoidea (sensu Fraser) sein sollte (BECHLY, in Vorber. a), wäre entweder möglich, daß dieser Gattung die Lestiden-Schrägader primär fehlt oder diese reduziert wurde. Letzteres wäre durchaus plausibel, da bei *Hemiphlebia* der IR2 sekundär tracheenlos ist und somit eine Tracheenversorgung über die Schrägader nicht mehr benötigt wurde, wodurch diese gleichfalls überflüssig wurde.

NEL et al. (1993) kamen zu der Überzeugung, daß die zweite Alternative (b) die wahrscheinlichere ist und vermuten möglicherweise zu recht, daß die Schrägader zum Grundplan der \*Odonata gehören könnte und folglich mehrfach konvergent reduziert wurde (NEL, pers. Mitt. 1994). Zessins Hypothese würde außerdem implizieren, daß der R3 basal mit dem R2 und distal mit dem R4 verschmolzen ist. Dies erscheint mir wenig plausibel, zumal es keine fossilen oder rezenten Übergangsformen gibt. Außerdem müßte der R3 bei all denjenigen Libellen, die keine Schrägader besitzen, als sekundär und spurlos reduziert interpretiert werden. Der RP2b der Archizygoptera† und Triadophlebiomorpha† (Abb. 18.-19.) ist auch völlig unähnlich dieser Schrägader und verfehlt daher schon das primäre Kriterium der topographischen Homologie. Auch eine mehrfach konvergente Bildung der Schrägader aus einer Querader wäre durchaus plausibel aufgrund der Tatsache, daß eine zweite Schrägader zwischen RP2 und IR2, distal der eigentlichen Schrägader (belegt durch deren Lage bei den übrigen Petaluridae; contra NEEDHAM, 1903: 739), auftritt bei *Uropetala* und *Petalura* (Abb. 14.), abberanten Exemplaren von *Cordulegaster* und angeblich auch bei einigen Aeshnidae (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993) sowie den fossilen Formen *Leptaeschnidium latum*†, *Petalura*(?) *acutipennis*, *Cymatophlebiella euryptera*†, *Protolindenia deichmuelleri*†, *Selenothemis liadis*†, *Oreophlebia lata*†, *Xanthohypsa tillyardi*† und *X. praeclara*†. *Protolindenia deichmuelleri*† besitzt sogar eine dritte, distale Schrägader zwischen RP2 und IR2. Außerdem sind sehr ähnliche Schrägadern bei verschiedenen Libellen in völlig anderen Flügelregionen entstanden, z.B. der Subnodus zwischen RA und RP aller Odonatoptera (einschließlich der meisten "Protodonata"†), eine Schrägader zwischen



RA und RP im distalen Flügelbereich der Triadophlebiidae † (Abb. 18.), zwei Schrägadern zwischen RP1 und RP2 bei *Zygophlebia* † (Triadophlebiomorpha †) sowie eine Schrägader zwischen RP1 und IR1 bei der rezenten Gattung *Philoganga*. Im Gegensatz zu der, in Kapitel 5.1. erläuterten, Interpretation von Schrägadern, erklärt Zessins Hypothese nicht die große Ähnlichkeit dieser Schrägadern mit der eigentlichen Lestiden-Schrägader.

(Hinweis: TILLYARD (1925a) homologisierte den RP" der permischen Protodonate *Megatypus schucherti* † mit dem R3 (sensu Tillyard) obwohl es sich zweifellos um den R4&5 (sensu Tillyard) handelt, da dieser konkave Ast des RP zwischen der MA und einer konvexen Interkalarader (IR2) gelegen ist. Den RP1 (= R2 sensu Tillyard) und RP2 (= R3 sensu Tillyard) homologisierte er folglich ebenfalls unzutreffend als R2a und R2b. RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) und KUKALOVA-PECK (1991) homologisieren hingegen den RP-Ast, welcher bei den karbonischen Protodonaten *Geropteran* † und *Erasipteron* † unmittelbar auf den IR2 folgt mit dem RP3, obwohl sie diesen Ast bei anderen "Protodonata" † durchaus als RP2 identifizierten (z.B. *Eugeropteran* †). Aufgrund des Kriteriums der Lage ("topographische Homologie") halte ich diese Homologisierung für falsch; es handelt sich bei dieser Ader vielmehr stets um den RP2 und zwar bei ausnahmslos allen Odonatoptera. Diese m.E. irrtümliche Homologisierung beruht vermutlich auf dem Umstand, daß der RP1 bei betreffenden "Protodonata" † sekundär pektinat gegabelt ist.)

#### 10.) Natur des untersten Astes des RP:

Nach RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) stellt diese Ader eine Verschmelzung der ursprünglichen Äste RP3 und RP4 dar. Diese Hypothese ist bereits von TILLYARD (1915-1938) und FRASER (1957) vertreten worden. Selbst Hamilton, der das Flügelgeäder völlig anders interpretierte, betrachtete diese Ader als ein Verschmelzungsprodukt zweier Längsadern (M3&4). NEL & HENROTAY (1992) waren der Auffassung, daß ZESSIN (1991) eine Verschmelzung des RP3 mit dem RP2 als Grundplanmerkmal der \*Odonata angenommen hätte und somit der Meinung sei, daß deren unterster RP-Ast nur durch den RP4 gebildet würde. Diese unzutreffende Annahme beruht vermutlich auf einem Mißverständnis des Textes von ZESSIN (1991), in dem keinerlei derartige Äußerung zu finden ist. Aus Zessins Arbeit geht lediglich hervor, daß er der Meinung ist, daß bei den Archizygotoptera † der RP3 noch frei vorhanden sei und bei diesen (sekundär) einen gemeinsamen Ursprung mit dem RP2 habe. CARPENTER (1992) kam unabhängig von Zessin zu der selben Schlußfolgerung und betrachtete den unteren RP-Ast der übrigen Odonata durchaus als RP3&4 (hier: RP").

Da eine Gabelung der RP-Äste jedoch weder zum Grundplan der Odonatoptera noch zu dem der Archizygotoptera † zu gehören scheint, ist die Interpretation von NEL & HENROTAY (1992), daß derartige Gabelungen bei den Triadophlebiomorpha † (einschließlich *Triadotypus* † und *Piroutetia* †) und Archizygotoptera † konvergent und jeweils sekundär (autapomorph) entstanden seien, die weitaus plausible Alternative. Auch bei den fossilen Stammgruppenvertretern der Ephemeroptera ist die zweifellos homologe Ader nicht gegabelt, mit Ausnahme des Hinterflügels von *Bojophlebia* † (KUKALOVA-PECK, 1985) (Abb. 67.). Selbst wenn man die Hypothese von Kukalova-Peck akzeptiert, daß es ursprünglich einen Ast RP3 und RP4 gegeben haben müsse (vergl. SNODGRASS, 1935), wäre völlig unklar ob der RP3 mit dem RP4 oder mit dem RP' (= RP1&2) verschmolzen ist. Die stets pektinate Gabelung des RP bei den "Protodonata" †, mit stets ungegabelten untersten Ast, würde meines Erachtens eher für die letztere Alternative sprechen. Der unterste RP-Ast sollte daher bei allen Odonatoptera besser als RP" bezeichnet werden, da es keine schlüssigen empirischen Hinweise dafür gibt, daß diese Ader in der Tat eine Verschmelzung zweier ursprünglicher RP-Äste darstellt. Die Gabelung des RP" (in RP"a und

RP"b) bei den Triadophlebiomorpha† (Abb. 18.), sowie einigen Polythoridae und Calopterygidae ist sicherlich sekundären Ursprungs und jeweils konvergent gebildet worden.

CARLE (1982b) war der Meinung, daß diese Ader die MP darstelle, während die IR<sub>2</sub> (sensu Riek & Kukalova-Peck) keine Interkalarader sei, sondern die MA (Abb. 13.). Unter Berücksichtigung des Flügelgeäders der frühesten Stammgruppenvertreter der Odonatoptera würde Carles Hypothese die folgenden, recht unplausiblen, Konsequenzen implizieren:

- a) Obwohl *Eugeropteron* † und *Geropteron* † (Odonatoptera) zu den ältesten bekannten Pterygotenfossilien gehören, wäre jeder Rest eines gesonderten Media-Stammes bei diesen Formen bereits verschwunden und der RP bei allen Odonatoptera zudem nur zweiästig.
- b) Alle Hinweise (siehe 9.) auf eine Interkalaradernatur der IR<sub>2</sub> (sensu Riek & Kukalova-Peck) müßten ad hoc als nichtssagend verworfen werden.
- c) Auf Grund der Verschiebung der Adernotation ergäbe sich zwangsläufig, daß im Grundplan der Odonatoptera (*Eugeropteron* †; Abb. 68.) und im Grundplan der Ephemeroptera (*Bojophlebia* †; Abb. 67.) zwei zusätzliche Längsadern (Jugaladern sensu Kukalova-Peck) jenseits der Jugaladern vorkommen, die bei allen übrigen fossilen und rezenten Pterygota vollkommen fehlen, da AA und AP (sensu Kukalova-Peck) als Jugaladern interpretiert werden müßten. Zudem würden die vermeintlichen Jugaladern bei den "Protodonata" † und auch bei *Bojophlebia* † das gesamte "Analfeld" ausfüllen, also einen Flügelbereich in dem bei allen anderen Pterygota nur die Analadern zu finden sind. Dies würde eine Homologisierung des Flügelgeäders der "Palaeoptera" mit dem der Neoptera fast unmöglich machen, obwohl an der Homologie deren Flügel kein Zweifel bestehen kann und deren Geäder folglich auch auf einen gemeinsamen Grundplan zurückzuführen sein muß.

Das Gleiche gilt prinzipiell auch hinsichtlich der Systeme von SÉGUY (1959) und HAMILTON (1972b), welche praktisch identisch sind mit der Interpretation von Carle (Séguy allerdings nur hinsichtlich der Zygoptera).

#### 11.) Oberer und unterer Sektor der Diskoidalzelle:

Der Oberrand der Diskoidalzelle wird von einer konvexen Längsader (MA +) gebildet, welche am Arculus dem Radialstamm entspringt. Der Unterrand der Diskoidalzelle wird von einer konkaven Längsader (MP -) gebildet, welche getrennt und deutlich unterhalb des Radialstammes der Flügelbasis entspringt. Bei vielen fossilen Formen gibt es zwischen dem konvexen Radialstamm (RA&RP) und dem Stamm der konkaven Längsader (Cu&MP) eine rudimentäre konvexe Längsader (M+), welche basal der konkaven Längsader entspringt und nach einem kurzen Stück wieder mit dieser verschmilzt (Abb. 17., 68.-73., 75. und 78.a). Die unzutreffende Deutung dieser rudimentären Längsader als konkave Ader durch LAMEERE (1922), HAMILTON (1972b) und PRITYKINA (1981) wurde bereits unter 5.) erläutert, sodaß auf die darauf aufbauenden Interpretationen hier nicht näher eingegangen werden muß. Lediglich bei der permischen Protanisoptere *Permaeschna dolloi* † und *Triassoneura okafujii* † scheint zumindest der basale Abschnitt dieser Ader tatsächlich konkav zu sein (CARLE, 1982b; NEL et al., 1993), was aber durchaus vereinbar ist mit der Interpretation als Stamm der Media (siehe Punkt 6.). Einzig NEEDHAM (1917, 1951) sah diese Ader nicht als primäre Längsader, sondern als die Sklerotisierung der Analtrachee, welche jenseits der Cubitalader verschoben worden sei. Diese Annahme ist meines Erachtens nicht empirisch zu belegen und steht sogar im Widerspruch zu der von Needham selbst propagierten Praetracheations-Theorie.

Da alle Aderpaare einen gemeinsamen Ursprung haben, müßte die MA diesen sekundär verloren haben wenn der konkave Ast die MP darstellen sollte (Hypothese von RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984) oder der konkave Ast wird als CuP interpretiert, was die Annahme

voraussetzt, daß MP und CuA vollkommen reduziert wurden (Hypothesen von LAMEERE, 1922, 1923; MARTYNOV, 1924, 1930; TILLYARD, 1925, 1926, 1928c; CARPENTER, 1931, 1992; TILLYARD & FRASER, 1938-1940; FRASER, 1957; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ (nur für Anisoptera); ZESSIN, 1983; WATSON & O'FARREL, 1991), außer man betrachtet die MA als (CuA) und den RP" als MP sowie den IR2 als MA (Hypothesen von SÉGUY, 1959 (nur für Zygoptera); HAMILTON, 1972b; CARLE, 1982b). Die Unrichtigkeit der letzteren Hypothese und der Hypothese von NEL et al. (1993), daß der Stamm der MA mit dem Radialstamm verschmolzen sei, wurde unter den Punkten 8.) und 9.), bzw. 5.), bereits argumentativ belegt, es verbleibt daher nur noch die Entscheidung zwischen den beiden erstgenannten Hypothesen.

Die Hypothese von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), daß die MA ihre Verbindung zum Media-Stamm verloren habe, setzt voraus, daß letzterer mit dem Stamm des Cubitus verschmolzen ist, daß also der Unterrand der Diskoidalzellen nicht von einer Einzelader, sondern von einer Verschmelzung zweier Längsadern gebildet wird (Abb. 68.-78.), obgleich dies bei den rezenten Libellen selbst im Aderquerschnitt nicht mehr zu erkennen ist (Abb. 24.-25.). Die Richtigkeit dieser Hypothese wird jedoch empirisch belegt durch das Flügelgeäder der "Eugeropteridae" † (Abb. 68.-69.) und die Tatsache, daß bei *Epiophlebia superstes* und einigen fossilen Formen (*Tarsophlebia eximia* †, *Paraheterophlebia marcusii* †, *Triassoneura okafujii* †) die Basis dieser Ader gegabelt ist (NEL et al., 1993) sowie durch den Verlauf des Längsaderrudimentes (= M+) der paläozoischen Odonatoptera, z.B. bei der "Protodonate" *Megatypus schucherti* † oder der "Anisozygoptere" *Tarsophlebiopsis mayi* †. Bei allen "Protodonata" †, Protanisoptera † und Protozygoptera †, bei denen die Flügelbasis gut erhalten ist, ist offenbar deutlich zu erkennen, daß die betreffende Ader von zwei Längsadern gebildet wird (KUKALOVA-PECK, unveröffentl. Zeichnungen, pers. Mitt. 1994). Bei *Epiophlebia* ist der Mediocubitalstamm angeblich von einer longitudinalen Furche durchzogen, was ebenfalls als ein Indiz für die Doppeladernatur dieser Struktur gelten könnte (NEL et al., 1993). Die von HAMILTON (1971: 427, Abb. 15 und 1972c: 300, Abb. 4 und 7) detailliert zeichnerisch abgebildete basale Gabelung des Mediocubitalstammes bei rezenten Aeshnidae, beruht allerdings vermutlich auf einem abberanten Exemplar, da ich diese Struktur trotz intensiver Suche nicht bestätigen konnte. Dessen ungeachtet muß jedoch Frasers Auffassung, daß die hinterste Konkavader, welche den Unterrand der Diskoidalzelle bildet, nur aus einer Längsader besteht (FRASER, 1938a) als falsifiziert angesehen werden.

Die alternative Hypothese scheitert nicht nur völlig an der Interpretation des Flügelgeäders der "Eugeropteridae" †, sondern müßte zudem ad hoc, d.h. ohne jegliche empirische Evidenz (z.B. fossile Zwischenformen), das spurlose Verschwinden der MP postulieren. TILLYARD (1925a) und TILLYARD & FRASER (1938-1949: 133) meinten bei der Protodonate *Megatypus schucherti* † die MP zu erkennen. Diese "MP" ist jedoch nichts anderes als der Stamm des RP, also der untere Teil des doppelten Radialstammes der Odonatoptera, der hier noch kaum verschmolzen ist (Abb. 68.-71.). Eine kleine Schrägader, welche bei einigen Fossilien (z.B. *Megatypus* †, *Stephanotypus* † und *Tarsophlebiopsis* †) das konvexe Längsaderrudiment basal mit dem konvexen, doppelten Radialstamm verbindet, wurde als Rudiment der MP (sensu Tillyard & Fraser) gedeutet (FRASER, 1955a; ZESSIN, 1983). Dies ist wenig plausibel und widerspricht auch dem Flügelgeäder der Eugeropteridae †. Bei *Megatypus* † scheint diese vermeintliche Ader in Wirklichkeit den Rand eines Flügelgelenksklerites darzustellen (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984), während es sich im Falle von *Tarsophlebiopsis* † wohl tatsächlich nur um eine Schrägader i.e.S. handelt, also eine Querader, die eine sekundäre Tracheenversorgung führt (siehe Kapitel 5.1.). Die Deutung des Längsaderrudimentes als CuA wäre hingegen widerspruchsfrei möglich, da diese Ader konvex ist und mit der als CuP (sensu Tillyard &



Fraser) gedeuteten Ader verschmolzen ist (FRASER, 1955a, FRASER, 1957; ZESSIN, 1983; CARPENTER, 1992).

MARTYNOV (1931) glaubte bei der Protanisoptere *Permaeshna* + noch MP und CuA gut ausgeprägt vorhanden sind und diese homolog den Schaltadern Rspl und Mspl der Anisoptera seien. Da die vermeintlich homologen Adern Rspl und Mspl zweifellos Interkalaradern sind und offenbar nicht einmal zum Grundplan der \*Anisoptera gehören, ist eine derartige Homologisierung sicherlich falsch. Dies gilt natürlich auch für die sehr ähnliche Interpretation des Flügelgeäders der Protanisoptere *Polytaxineura* + durch CARLE (1982b), der das Mspl - (= IMA - sensu CARPENTER, 1992) als MP und eine konvexe Interkalarader des Postdiskoidalraumes als CuA interpretierte. Bei den vermeintlichen Adern MP und CuA handelt es sich sehr wahrscheinlich nur um sekundäre Schaltadern, die aus dem Zwischengeäder gebildet wurden, das insbesondere bei *Permaeshna* + sehr dicht ist. Der vermeintliche CuA gehört zudem gar nicht zum Grundplan der Protanisoptera + (Abb. 17.). Im Übrigen finden sich derartige Interkalaradern auch zwischen den Verzweigungen der MA der "Protodonata" +. Martynovs und Carles Interpretationen basieren zudem u. a. auch auf einer unzutreffenden Rekonstruktion der fossil nicht erhaltenen basalen Flügelregion von *Permaeshna dolloi* + (CARLE, 1982b: Fig. 12.b; vergl. CARPENTER, 1992: Fig. 42. 2b).

ZALESSKY (1933) hatte, wie wir heute wissen zu Unrecht, kein großes Vertrauen in die Korrugation als Homologiekriterium und homologisierte daher die konkave Ader RP" mit der MA, die konvexe Ader MA mit der MP, die konkave Ader MP mit dem CuA und die konvexe Ader CuA mit dem CuP. Nach seinem Homologie-System liegt daher die Diskoidalzelle zwischen der MP und dem CuA. Dazu kommt die Tatsache, daß Zalessky die Trigonalzelle als nicht homolog der Diskoidalzelle ansah und somit das Flügelgeäder der Zygoptera und Anisoptera völlig unterschiedlich interpretierte. Die Abwegigkeit dieser Hypothese wurde unter den Punkten 6.) d) und e) bereits aufgezeigt. Das Homologie-System von Zalessky ist unvereinbar mit der heute allgemein angenommenen Ausprägung des Flügelgeäders im Grundplan der Pterygota.

TRUEMAN (1993) hat in seiner jüngst fertiggestellten Dissertation offenbar eine neue Interpretation des Verlaufes der Median-Ader vorgestellt, da er den Verlust des Media-Stammes durch die MA als "zu komplizierte" Erklärung ansieht (TRUEMAN, pers. Mitt. 1992). Leider stand mir von dieser Dissertation bislang nur eine Kopie des Inhaltsverzeichnisses zur Verfügung, sodaß ich zu der neuen Hypothese hier noch nicht konkret Stellung nehmen kann. Es scheint aber so zu sein, daß Trueman davon ausgeht, daß Radial-Stamm und Media-Stamm sowie MA und MP zu jeweils konvexen Adern verschmolzen sind, was mit dem Flügelgeäder der ursprünglichsten und ältesten Stammgruppenvertreter der Odonatoptera nicht vereinbar wäre. Ich bin nach gründlicher Prüfung davon überzeugt, daß die Hypothese von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) die mit Abstand plausibelste Interpretation des Verlaufes der Media darstellt. Das Einfangen einer Längsader unter Verlust deren Stammes ist auch keineswegs eine "komplizierte Erklärung", sondern ein in Insektenflügeln häufig zu findendes Phänomen (siehe Punkt 8.). Ein gutes Beispiel hierfür sind u. a. auch die Plecoptera (z.B. *Perla spec.*) bei denen der RP, wie bei allen Neoptera, mit dem RA verschmolzen ist, was z.B. im Vorderflügel auch deutlich zu erkennen ist. Im Hinterflügel wurde jedoch der freie RP von der MA eingefangen und zwar unter Verlust seines Stammes (vergl. HENNIG, 1969: 157-158 und KUKALOVA-PECK, 1991: 162-163).

12.) Verlauf der hintersten konvexen prim. Längsader:

Für den Verlauf der hintersten konvexen Längsader (Analader A1 der älteren Terminologien) gibt es drei unterschiedliche Interpretationen:

- a) Die hinterste Konvexader verläuft frei von Flügelbasis bis zum Flügelrand, bzw. bei gestieltflügeligen Formen basal verschmolzen mit dem Flügelhinterrand. Folglich müssen CuP-Kreuzung ("anal crossing" sensu FRASER, 1957) und Subdiskoidalader ("discal brace" sensu CARLE, 1982b) als einfache Queradern und die hinterste Konkavader als einzelne Längsader interpretiert werden. Diese Hypothese wurde von FRÖHLICH (1903), CARPENTER (1931; nur hinsichtlich der Anisoptera), FRASER (1938a), TILLYARD & FRASER (1938-1940), BORROR (1945), FRASER (1957), LONGFIELD (1960), HAMILTON (1972b; Hamilton sah die hinterste Konkavader aus anderen Gründen dennoch als zwei verschmolzene Adern an) und CARLE (1982b) vertreten (Abb. 12.-13.).
- b) Die hinterste Konvexader ist von der Flügelbasis bis zur Spitze der Diskoidalzelle verschmolzen mit der hintersten Konkavader, verläßt diese über die "Subdiskoidalader" und verläuft dann frei zum Flügelrand. Die Subdiskoidalader wird also als Längsaderabschnitt gedeutet. Zu dieser Interpretation gibt es wiederum drei Varianten:
  - I.) Die CuP-Kreuzung (= "anal crossing" sensu Fraser) wird als Cubitoanal-Querader gedeutet, d.h. die Analader verläuft frei von der Flügelbasis bis zur Subdiskoidalader und verschmilzt dort mit der Konvexader. Diese Hypothese wurde von COMSTOCK & NEEDHAM (1898), BARTENEFF (1929) und BORROR et al. (1976) vertreten (Abb. 11.).
  - II.) Alternativ kann die CuP-Kreuzung auch als Teil der Analader gedeutet werden, was impliziert, daß diese von der Flügelbasis bis zur CuP-Kreuzung ebenfalls mit der hintersten Konkavader verschmolzen ist und die Analader von der CuP-Kreuzung ausgehend einen primären Ast vorwärts zur Subdiskoidalader hin entsendet (Ab = "anal bridge" sensu Tillyard = A\* sensu Ris), während sie rückwärts zur Flügelbasis hin einen sekundären Ast sendet (A' = "secondary recurrent anal vein" sensu Calvert und Tillyard). Diese Hypothese wurde von TILLYARD (1914, 1915, 1916, 1917, 1922) vertreten (vergl. FRASER, 1938a, 1938b).
  - III.) Ein dritte Variante ist, daß die Analader (AA') frei von der Flügelbasis bis zur CuP-Kreuzung verläuft, dort mit einer Konkavader (CuP) verschmilzt, welche von der Flügelbasis bis zur CuP-Kreuzung mit der hintersten Konkavader (MP) verschmolzen ist und diese über die CuP-Kreuzung verläßt, und mit dieser zusammen (CuP&AA') zur Subdiskoidalader (CuA) verläuft. Diese Hypothese wurde von NEL et al. (1993) vertreten (Abb. 14.), der außerdem feststellte, daß sich der CuA distal der Subdiskoidalader gabelt in einen anterioren Ast CuA' und einen posterioren Ast CuA" (CuA1 und CuA2 sensu Nel).
- c) Die Ader ist von der Flügelbasis bis zur CuP-Kreuzung mit der hintersten Konkavader verschmolzen, verläßt diese über die CuP-Kreuzung und verläuft dann frei bis zum Flügelrand. Die CuP-Kreuzung wird also als Längsaderabschnitt gedeutet, während die Subdiskoidalader als Querader interpretiert wird. Der konvexe freie Längsaderabschnitt zwischen Flügelbasis und CuP-Kreuzung kann entweder als sekundärer rückwärtiger Ast gedeutet werden oder als eigene Längsader (AA), welche bei der CuP-Kreuzung mit der anderen Ader (CuA) verschmilzt. Die erstere Variante wurde von TILLYARD (1926, 1928c) und CARPENTER (1931; nur hinsichtlich der Zygoptera) vertreten, die letztere von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), BRAUCKMANN & ZESSIN (1989) und ZESSIN (1991).

Die Hypothesen a) und c) werden u.a. durch das Flügelgeäder der Kennedyidae † (Abb. 75.), Libellulidae (Vorderflügel; Abb. 39.-40.) und Isophlebiidae † (NEL et al., 1993; Abb. 22.) eindeutig falsifiziert. Außerdem stehen sie in deutlichem Widerspruch zum Flügelgeäder der Eugeopteridae † (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; Abb. 68.-69.) und haben erhebliche Schwierigkeiten das Querader-untypische, ausnahmslos konstante Auftreten der CuP-Kreuzung und der Subdiskoidalader bei allen \*Odonata plausibel zu erklären. Ähnlich wie die Verfechter der Praetracheations-Theorie (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898) versuchten TILLYARD & FRASER (1938) und FRASER (1938a, 1957) die CuP-Kreuzung ("anal crossing" sensu Fraser) als sklerotisierte Analtrachee zu erklären, die von ihrer Ader separiert wurde und zur darüberliegenden Konkavader verschoben wurde, und nun über die CuP-Kreuzung zu ihrer Ader zurückkehre. Diese Hypothese ist jedoch nicht überzeugend, da es keinerlei geheimnisvollen Zusammenhang zwischen Tracheen und "ihren" Adern gibt, der erstere zur "Rückkehr" veranlassen könnte. Außerdem basiert Frasers Hypothese auf der, meines Erachtens unzutreffenden, Annahme (siehe Kapitel 5.1. und 5.3.), daß der Flügel im Grundplan der \*Odonata gestielt war. CARLE (1982b) versuchte die Konstanz der Subdiskoidalader mit funktionsmorphologischen Zwängen ("constraints") zu erklären, da er den Diskoidalnodus (=verstärkte Sklerotisierung von distaler Diskoidalader und gegenständiger Subdiskoidalader) als stabilisierende Struktur entdeckte. Dies ist zwar durchaus überzeugend, aber selbstverständlich nicht zwangsläufig an die Interpretation der Subdiskoidalader als Querader gebunden. Der Versuch von CARLE (1982b: 47-48), den Verlauf der Flügeladern im Cubitoanalaum von *Isophlebia* † durch eine komplexe Atrophierung mit anschließenden Wiederauftauchen der Analader zu erklären, ist recht unplausibel und kann daher die Unzulänglichkeit seiner Aderhomologisierung nicht beheben. Die Umgestaltung des distalen CuP&AA' in scheinbares Quergeäder, im Hinterflügel der Isophlebiidae † und im Vorderflügel der Libellulidae, ist zweifellos einer der überzeugendsten Hinweise darauf, daß bei den \*Odonata der CuA der MP entspringt und nicht dem CuP&AA'.

CARPENTER (1931) vertrat Hypothese a) hinsichtlich der Anisoptera und Hypothese c) hinsichtlich der Zygoptera, da er der Meinung war, daß nur bei ersteren eine Konvexader zwischen Flügelbasis und CuP-Kreuzung, unterhalb der hintersten Konkavader vorhanden sei, während sie bei letzteren mit dieser basal verschmolzen sein müsse. Aus diesem Grund leitete er die Anisoptera von den Protanisoptera † und die Zygoptera von den "Protozygoptera" † ab. TILLYARD (1935, 1938) schloß sich dieser Auffassung später an, allerdings zu Unrecht, da FRASER (1938a, 1953, 1955b, 1957) zweifelsfrei nachweisen konnte, daß diese konvexe Ader bei allen Zygoptera mit dem Flügelhinterrand verschmolzen ist (Abb. 24., 28., 36. und 41.). Zumindest hinsichtlich *Hemiphlebia* und der "Calopterygoidea" hatte dies TILLYARD (1938) auch bereits selbst erkannt.

Die Hypothese b) wird nicht nur bestätigt durch das Flügelgeäder der bereits erwähnten Isophlebiidae † und Eugeopteridae †, sondern auch durch das Flügelgeäder der Kennedyidae † & Permolestidae † (Abb. 75.), deren CuA von FRASER (1957) bedauerlicherweise irrtümlich als "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) identifiziert wurde (siehe unten). Auch die Tracheation könnte durchaus als zusätzliches Indiz in Betracht gezogen werden, da der Tracheenverlauf recht konservativ ist und mit dieser Hypothese in Einklang ist. Aus diesem Grunde hatten die Vertreter der Praetracheations-Theorie, insbesondere TILLYARD (1917), eine ähnliche Interpretation der Aderverläufe des Cubitoanalaumes entwickelt, wie jüngst aufgrund völlig anderer Hinweise RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) und NEL et al. (1993). Die Hypothese, daß es sich bei der "anal crossing" nicht um eine Querader, sondern um eine rudimentäre Längsader CuP handelt wird insbesondere durch die Konstanz des Auftretens belegt, die absolut untypisch



für eine gewöhnliche Querader wäre. Außerdem zeigt sich die Längsadernatur auch im Verlauf dieser Ader bei wenigen rezenten Libellen (NEL et al., 1993: 42), insbesondere in der Ventralansicht (Abb. 41.).

Das Hauptproblem an der Interpretation von Riek & Kukalova-Peck ist der Umstand, daß nicht ersichtlich ist wo der freie CuA den verschmolzenen Mediocubitalstamm verlassen soll, da sie die CuP-Kreuzung ausschließlich als CuP und die Subdiskoidalader offenbar als Querader interpretierten. Die Interpretation der Subdiskoidalader als CuA durch NEL et al. (1993) scheint dieses Problem zu lösen und erklärt zudem die Konstanz des Auftretens dieser Struktur bei den \*Odonata (Hinweis: Die Bezeichnung AA für den distalen CuA der Zygoptera in NEL & PAICHELER (1994: Fig. 1) beruht offensichtlich nur auf einem Lapsus). Nels Untersuchung beweist außerdem, daß auch der posteriore Ast des CuA (CuA"), welcher bei den Anisoptera die distale Begrenzung der Analschleife bildet (außer Libelluloidea; siehe Punkt 13.), ein (sekundärer?) Ast des CuA ist und keinesfalls ein Teil der Analader. Wie bereits erwähnt wurde (siehe Punkt 8.) muß es sich bei diesem Ursprung des CuA um eine Synapomorphie (oder Konvergenz) der "Protozygoptera" + und \*Odonata handeln, da er nicht zum Grundplan der Odonoptera gehört. Die Evolution des Cubitoanalaumes ist sicherlich das komplizierteste Phänomen im Flügelgeäder der Libellen und graphisch bedeutend leichter darzustellen als verbal zu erläutern. Ich habe daher verschiedene Stadien der Evolution dieses Organkomplexes abstrahiert, nach charakteristischen Vertretern benannt und die Sequenz dieser Stadien zeichnerisch dargestellt. Diese evolutionäre Reihe stellt ein Szenario der Evolution des Cubitoanalaumes im Libellenflügel dar.

I.) Eugeropteron-Stadium (Abb. 68.)

II.) Geropteron-Stadium (Abb. 69.)

II.) Erasipteron-Stadium (Abb. 70.)

III.) Meganeura-Stadium (Abb. 71.)

(Ein Spezialfall dieses Stadiums sind die Protanisoptera + :

Ditaxineura-Stadium (Abb. 17.).)

IV.) Zygophlebia-Stadium (Abb. 72.)

(Ein Spezialfall dieses Stadiums sind die höheren Triadophlebiomorpha + :

Mitophlebia-Stadium (Abb. 73.) und Triadophlebia-Stadium (Abb. 74.).)

V.) Kennedya-Stadium (Abb. 75.)

(Die Verwendung von *Kennedya* + bezieht sich hier lediglich auf die Veranschaulichung des Einfangens des CuA durch die MP und impliziert keinesfalls eine anzestrale Stellung der "Protozygoptera" + hinsichtlich der \*Odonata !!! Ein Sonderfall stellt das Permagrion-Stadium dar (Abb. 76.), das dem Coenagrion-Stadium sehr ähnelt.)

VI.) Coenagrion-Stadium (Abb. 77.)

VII.) Anisoptera-Stadien (Abb. 78.)

(Tarsophlebia-Stadium (Abb. 78.a), Isophlebia-Stadium (Abb. 78.b), Heterophlebia-Stadium (Abb. 78.c), Gomphus-Stadium (Abb. 78.d).)

Zum Vergleich ist in Abb. 67. das Flügelgeäder von *Bojophlebia*, also einem frühen Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera, ebenfalls schematisch dargestellt.

Im Vorderflügel aller Petaluridae, mancher Gomphidae und aller Libelluloidea sowie in beiden Flügelpaaren der Aeschniidae + und mancher Gomphidae (Gomphoidini sensu CARLE, 1986) scheint sich die hinterste konvexe Ader basal der Subdiskoidalader zu gabeln und deren anteriorer Ast nicht zur Analecke, sondern zur Basalecke der Trigonalzelle zu verlaufen (Abb. 14., 16., 23. und 39.-40.). Ein Vergleich mit den übrigen Anisoptera zeigt jedoch,

daß es sich hierbei um eine sekundäre Bildung handelt, welche aus einer Cubitoanalquerader hervorgegangen ist (siehe Kapitel 4.1.15.; Abb. 16., 34. und 78.) und somit nicht als AA0 bezeichnet werden sollte, wie dies von NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) vorgeschlagen wurde. Ich halte den Terminus "Pseudo-Analis", analog zur Pseudo-ScP, für treffender. Die sekundäre Natur dieser Ader hatten im Übrigen bereits COMSTOCK & NEEDHAM (1898) und TILLYARD (1917: Fig. 20) richtig erkannt. Diese sekundäre Gabelung wurde sicher mehrfach konvergent gebildet, da sie nicht zum Grundplan der jeweiligen Taxa zu gehören scheint und ist stets korreliert mit einer transversalen Verlängerung der Trigonalzelle. Der tatsächliche Verlauf des CuP&AA' ist im Vorderflügel der Libellulidae zusätzlich dadurch verschleiert, daß diese Ader den Charakter von Quergeäder angenommen hat (Konvergent zu den Isophlebiidae †). Obwohl es sich hierbei zweifellos um eine sekundäre Erscheinung handelt, ist die Diskontinuität zwischen Analader und CuA ein deutlicher Hinweis auf den Einfang des CuA durch die MP (siehe oben).

Bei rezenten Anisoptera liegt der CuP und somit die Basalseite der Subdiskoidalzelle niemals deutlich basal dem Ursprung der AA2b und niemals distal dem Ursprung der AA1b, und ist daher auch bei Formen mit zahlreichen Cubitoanalqueradern stets zu identifizieren. Die scheinbare Äderung der Cubitalzelle, z.B. der Chlorogomphidae, Synthemitidae und mancher Aeshnidae, erweist sich daher als eine Äderung der Subdiskoidalzelle. Obwohl der CuP bei den Aeschniidae † sowie den Polythoridae und Calopterygidae, nicht von den übrigen Cubitoanalqueradern zu unterscheiden ist (Abb. 36. und 38.), kann deren Vorhandensein basal und distal des CuP aus dessen Lage bei den nächstverwandten Gruppen abgeleitet werden.

Bei der scheinbaren CuP-Kreuzung am Petiolus der Mitophlebiidae † (Abb. 73.) kann es sich nicht um den CuP handeln, da bei dieser Familie CuA, CuP und AA mit der MP sekundär verschmolzen sind. Es muß sich daher bei dieser "Querader" um die AA handeln, die an dieser Stelle in den verschmolzenen Mediocubitalstamm eintritt.

Umgekehrt ist die Sachlage bei den permischen "Protozygoptera" †, deren extrem basal gelegene "postcubital crossvein" pcv (sensu TILLYARD, 1938 und FRASER, 1957) in Wahrheit die CuP-Kreuzung ("anal crossing" sensu Tillyard und Fraser), also der CuP, zu sein scheint (Abb. 75.). Dies zeigt sich u.a. an der Tatsache, daß diese Ader eine sehr ähnliche Lage und Gestalt besitzt wie die CuP-Kreuzung der meisten Zygoptera. Die vermeintliche CuP-Kreuzung der "Protozygoptera" † (FRASER, 1957) ist homolog der Subdiskoidalader ("discal brace" sensu Carle) der \*Odonata und somit ein Teil des CuA (BECHLY, in Vorber. a; NEL et al., im Druck). Diese neue Interpretation (Abb. 75.), welche eigentlich einen "Rückfall" in die Tillyardsche Interpretation des Verlaufes dieser Ader darstellt (TILLYARD, 1925a, 1928c; CARPENTER, 1931; vergl. LINDLEY, 1978 und CARLE, 1982b), wird empirisch gestützt durch die Tatsache, daß diese Ader etwas distal des Arculus gelegen ist, während sich die CuP-Kreuzung aller übrigen Odonata stets deutlich basal des Arculus befindet. Außerdem ist diese Ader extrem schrägliegend, d.h. der charakteristische Z-förmige Doppelknick ("kink") des CuP ist nicht ausgeprägt. Diese langgestreckte Ader hat daher zweifellos den Charakter einer Gabelung des Cubitomedialstammes. Entscheidend ist zudem der Umstand, daß diese Ader deutlich konvex ist und völlig fließend in den CuA übergeht, während der CuP eine konkave bis (sekundär) neutrale Korrugation besitzt und kaum ohne "Unregelmäßigkeiten" (meist Knicke) in den CuA übergeht. Aus dieser neuen Interpretation folgt u.a. auch, daß die vermeintliche Subquadrilateralzelle der "Protozygoptera" † (FRASER, 1957) nicht homolog der Subquadrilateralzelle der übrigen Odonata sein kann, da sie basal anstatt distal durch den CuA begrenzt wird. Die distale Begrenzung dieser Zelle wird von einer Schrägader gebildet (Abb. 75.), die TILLYARD (1925a) und PRITYKINA (1981) als cu-a (= Cubitoanalquerader)

bezeichnet wurde und von TILLYARD (1928c) fälschlich mit der Subdiskoidalader (= sdv sensu TILLYARD, 1928b) homologisiert wurde. Dies gilt vermutlich auch für *Permagrion*† (Abb. 76.), bei der die Ähnlichkeit mit der Subdiskoidalader (= CuA) der \*Odonata nur dadurch sehr vergrößert ist, daß diese Schrägader hier tatsächlich unterhalb der Spitze der offenen Diskoidalzelle gelegen ist (NEL et al., im Druck). Wegen dieser großen Ähnlichkeit mit den \*Odonata wurde die Gattung *Permagrion*† von TILLYARD (1928b), FRASER (1957), COMPTE SART (1971) und WOOTTON (1972) nicht zu den "Protozygoptera" †, sondern bereits zu den Zygoptera (Coenagrionoidea) gerechnet. HENNIG (1969) und RIEK (1976) zeigten aber, daß dies nicht berechtigt ist, da *Permagrion*† bestenfalls ein Stammgruppenvertreter aller rezenten Odonata gemeinsam sein könne und dies auch nur wenn Frasers Hypothese eines zygopteroiden Ahnen der \*Odonata zuträfe.

Aufgrund ähnlicher Argumente muß auch die "postcubital crossvein pcv" (sensu Tillyard und Fraser) der rezenten Platystictidae als homolog der CuP-Kreuzung ("anal crossing" sensu Tillyard & Fraser) angesehen werden (Abb. 49.). Die angebliche "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) der Platystictidae scheint lediglich eine normale Querader zu sein, welche an der Bildung einer Pseudo-Subquadrilateralzelle beteiligt ist. Diese Zelle ist sehr ähnlich einer konvergenten Bildung bei *Tarsophlebiopsis* †, liegt aber nicht zwischen CuP&AA' und Flügelhinterrand, sondern zwischen MP&CuA und Flügelhinterrand. Ein deutliches Indiz gegen eine Homologie der Subquadrilateralzelle der Platystictidae mit derjenigen der übrigen Odonata ist auch die Tatsache, daß diese Zelle distal nicht durch den freien CuA (Subdiskoidalader = "discal brace" sensu Carle) begrenzt wird, wie dies bei allen anderen \*Odonata ausnahmslos der Fall ist. Dies bedeutet, daß der CuP&AA' bereits mit der MP&CuA verschmelzen würde, anstatt mit dem freien CuA wie bei allen übrigen Odonatoptera. Dies hatte bereits FRASER (1938a) festgestellt und zudem beobachtet, daß die "Analader" der Platystictidae von der Flügelbasis bis zur Spitze der Diskoidalzelle (Subdiskoidalader = CuA) mit dem Flügelhinterrand verschmolzen ist, allerdings ohne die logische Schlußfolgerung aus dieser Beobachtung zu ziehen. Das in Frasers Publikation abgebildete Flügelgäader der Platystictide *Drepanosticta* zeigt sogar sehr deutlich, daß es sich bei den Adern, die Fraser als "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) und "anal brace" (sensu Fraser, nec Riek & Kukalova-Peck) identifizierte, ohne jeden Zweifel nur um gewöhnliche Queradern handeln kann.

Fazit: Sowohl bei den "Protozygoptera" † als auch bei den rezenten Platystictidae ist die Lage und Gestalt des vermeintlichen CuP derart unähnlich dem Zustand anderer Odonatoptera, daß eine Homologie sehr zweifelhaft ist, da schon das Kriterium der topographischen Homologie nicht gegeben ist. Da außerdem bei beiden Gruppen eine Struktur vorhanden ist, welche die Kriterien einer topographischen Homologie mit dem CuP anderer Libellen perfekt erfüllt, ist eine entsprechende Homologisierung nicht nur die plausibelste Hypothese, sondern auch die sparsamste Hypothese, da sie eine ganze Anzahl von ad hoc Annahmen zur Erklärung der erwähnten Unähnlichkeiten entbehrlich macht. Zu beachten ist dabei aber, daß die Tatsache, daß Tillyard diese Struktur als "postcubital crossvein" (= pcv) bezeichnete, nicht das geringste damit zutun hat, daß diese Struktur nunmehr als homolog dem Cubitus posticus (= CuP) betrachtet wird. Tillyard interpretierte diese Ader nicht als Längsader, sondern als Querader, welcher er "postcubital crossvein" nannte weil sie unterhalb einer Längsader liegt, die er irrtümlich als Cu2 bzw. CuP interpretierte, die gemäß RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) in der vorliegenden Arbeit jedoch als MP interpretiert wird.

CARPENTER (1931) glaubte, daß die permischen Protanisoptera † keine "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) besäßen, was von FRASER (1957) bezweifelt wurde. In der Tat besitzen alle Protanisoptera † zumindest zwei schräge "Queradern" zwischen der hintersten Konkav- und Konvexader (Abb. 17.). Entsprechend den oben erläuterten Hypothesen kann es sich bei diesen



beiden "Queradern" nur um den CuP (CuP-Kreuzung) und den CuA handeln. Bei Vorhandensein von mehr als zwei dieser schrägen "Queradern" (z.B. *Polytaxineura*†) ist der CuA offenbar stets diejenige "Querader", welche direkt bei einer deutlichen Biegung der hintersten Konvexader liegt, während die direkt basal davon gelegene "Querader" den CuP darstellt (Abb. 17.). Erstere hatte FRASER (1957) fälschlich für die CuP-Kreuzung ("anal crossing" sensu Fraser) gehalten. Bei vielen "Protodonata"† sind ebenfalls zwei deutlich schräge "Queradern" in diesem Bereich zu finden (z.B. *Erasipteron*†, *Paralogus*†, *Oligotypus*†, *Tupus*†), die ebenfalls mit dem CuP und CuA zu homologisieren sind, was insbesondere durch das Flügelgeäder der "Eugeropteridae"† offensichtlich wird. Bei einigen abgeleiteten Meganeuridae† (z.B. *Megatypus*†, *Meganeura*†, *Meganeuropsis*†) ist nur eine solche schräge Ader zu finden, was im Falle von *Megatypus schucherti*† auch deutlich zu erkennen ist (vergl. TILLYARD, 1925a: 53-54 und KUKALOVA-PECK, 1991: 161). Bei diesen Formen muß die "CuA-Schrägader" folglich entweder reduziert oder mit der "CuP-Schrägader" fusioniert worden sein (Abb. 71.). Wichtig ist die Feststellung, daß die "CuA-Schrägader" der "Protodonata"† und Protanisoptera† nicht der Subdiskoidalader (= CuA) der Odonata (einschließlich "Protozygoptera"† und Archizygoptera†) homolog ist, da diese auf einem sekundärem Einfang des CuA durch die MP beruht (siehe Punkt 8.).

Bei der angeblichen AP der Protanisoptera† (CARLE, 1982b) könnte es sich entweder um den distalen CuP oder um eine simple Interkalarader handeln.

### 13.) Analschleife:

Bei den Aeshnidae (Abb. 34.), Chlorogomphidae, Synthemistidae, Gomphomacromiidae und Macromiidae ist die Analschleife mehr oder weniger rundlich und besitzt keine konkave Interkalarader in der Mitte. Die Analschleife der "Corduliidae" (Abb. 16.), Macrodiplacidae und Libellulidae (Abb. 35.) ist dagegen langgestreckt und wird von der konkaven Interkalarader (Cuspl -; = "midrib") in zwei Hälften geteilt. Bei allen Anisoptera wird die Analschleife basal durch einen sekundären AA-Ast (AA1b+) und distal durch einen primären CuA-Ast (CuA'+) begrenzt. Da die Lage der Analschleife somit topographisch homolog ist und die Anisoptera zweifellos eine monophyletische Gruppe bilden, sind die beiden unterschiedlichen Ausprägungen der Analschleifen kein gültiges Argument gegen ihre Homologie. Bei den fossilen Heterophlebiidae† verläuft der CuA" parallel zum Flügelrand in Richtung Flügelbasis (Autapomorphie) und bildet dadurch den posterioren Abschluß einer kleinen Analschleife, die basal durch die AA2b begrenzt wird (Symplesiomorphie) (NEL et al., 1993). Da die Heterophlebioidea die Schwestergruppe der Anisoptera bilden und eine Basalverschiebung der AA2b in der Stammlinie der Anisoptera festzustellen ist, stellt dieser Typ der Analschleife wahrscheinlich die plesiomorphe Merkmalsausprägung dar (Abb. 78.c). Manche Aeshnidae besitzen zusätzlich ein oder zwei akzessorische Analschleifen postero-basal des eigentlichen Analschleife (Abb. 34.).

NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) glaubten, daß die distale Gabelung des CuA im Hinterflügel der fossilen Aeschniidae† nicht homolog sei der Gabelung des CuA in CuA' und CuA" der übrigen Anisoptera, sondern deren distaler Gabelung des CuA'. Sie gelangten zu dieser Schlußfolgerung aufgrund einer kurzen, konvexen Ader, die bei einigen Aeschniidae schräg vom konvexen CuA ("Gaff") zu einer konkaven Interkalarader verläuft und von diesen Autoren als CuA"-Rudiment identifiziert wurde. Meines Erachtens ist jedoch wahrscheinlicher, daß es sich bei dieser Struktur um eine Schrägader im engeren Sinne handelt (Definition siehe Kapitel), die eine sekundäre Tracheenversorgung vom CuA zu der Interkalarader Cuspl führt, die im Übrigen von NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) unberechtigtweise als Aspl1 (Anal Supplement) bezeichnet wurde, obwohl sie die gleiche Lage hat wie das Cuspl

(Cubital Supplement) der Libelluloidea (konkave Interkalarader zwischen CuA und sekundärem AA-Ast).

Die sparsamste Interpretation der Merkmalsverteilung führt zu der Schlußfolgerung, daß die Aufgabelung des CuA bei einigen "Calopterygoidea" (Calopterygidae und Polythoridae, sowie abberante Exemplare der Dictyriidae) eine sekundäre Erscheinung ist, weswegen die resultierenden Äste als CuAa und CuAb bezeichnet werden sollten (Abb. 36. und 42.). Eine Homologie dieser Gabelung des CuA mit derjenigen der Anisoptera ist daher sehr unwahrscheinlich (*contra* CARLE, 1982b: Fig. 5., 7. und 8.). Das "Gaff", also der CuA von der Spitze der Diskoidalzelle bis zur Aufgabelung, ist bei den Anisoptera und den erwähnten "Calopterygoidea" folglich ebenfalls nicht homolog.

Die auffallende Ähnlichkeit der Stiefel-förmigen Analschleife im Hinterflügel der Libellulidae ("italian loop" sensu TILLYARD, 1914) mit der, vertikal gedehnten, Trigonalzelle des Vorderflügels (Abb. 35. und 39.-40.), ist wohl am plausibelsten damit zu erklären, daß die Analschleife im Hinterflügel dieselbe mechanische Funktion hat (WOOTTON, 1991), welche vermutlich im Zusammenhang mit der Spezialisierung auf den für Libellulidae typischen Segelflug steht (Libellulidae = Segellibellen). Dies erklärt dann auch die völlig verschieden geformten Flügeldreiecke im Vorder- und Hinterflügel der Libellulidae, die allgemein als die am stärksten abgeleitete rezente Libellenfamilie angesehen werden.

Eine sehr ähnliche Adaption an eine Segelfluglokomotion scheinen auch die fossilen Aeschniidae + besessen zu haben, deren Vorderflügel dem der Libellulidae sehr ähnelt, da sowohl die Trigonalzelle deutlich gestreckt ist, als auch eine, zur Basalecke der Trigonalzelle verlaufende, Pseudo-Analis ausgebildet ist (Abb. 39.). Im Hinterflügel der Aeschniidae + ist, im Gegensatz zu den Libellulidae, ebenfalls die Trigonalzelle verlängert, während eine Analschleife völlig fehlt. Die Hypothese einer bevorzugten Lokomotion mittels Segelflug, anstatt "Schwirrflug", wird insbesondere dadurch plausibel, daß bei den Aeschniidae + genau diejenigen Strukturen, die von entscheidender funktioneller Bedeutung für den Flatterflug sind (NEWMAN, 1982; WOOTTON, 1991), wie Pterostigma, Nodus und Arculus, reduziert bzw. vereinfacht wurden (NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993). Außerdem kann die Hypothese einer Segelflieger-Nische das Aussterben der Aeschniidae + erklären, die vom Oberen Jura bis zur Oberkreide weltweit mit vielen Arten verbreitet waren, da erst in der Oberkreide moderne, perfekt fliegende Vögel (Aves: Neognathae) auftraten (CARROLL, 1993: 360; ROSS & JARZEMBOWSKI in BENTON, 1993) und als Freßfeinde an Bedeutung gewannen (KENNEDY, 1919). Die Aeschniidae + waren als ausgesprochene Segelflieger besonders exponierte Beute-Insekten, da sie meist recht groß und vermutlich auch auffällig gefärbt waren. Letzteres läßt sich durch Analogieschluß aus dem extrem dichten und vielzelligen Flügelgeäder sowie der Reduktion des Pterostigmas folgern, da sich diese Phänomene rezent insbesondere bei Formen mit großflächig dunkel gefärbten Flügeln finden (z.B. *Megalopterus*, *Calopteryx*, *Diastatops*), die meist zusätzlich einen auffälligen Metallglanz besitzen (Schillereffekt durch Interferenzfarben auf dunklem Grund). Die Libellulidae haben hingegen ihre Segelflugadaption und oft auch auffällig gefärbten Flügel entwickelt ohne dabei an Schwirrflugvermögen einzubüßen, was sie zu relativ schwer fangbaren Beutetieren macht. Außerdem wurde in der Stammlinie der Libelluloidea der Ovipositor reduziert und somit die zeitaufwendige und somit gefährliche endophytische Eiablage durch eine exophytische Eiablage ersetzt, die die Ablage von einer größeren Zahl von Eiern in deutlich kürzerer Zeit erlaubt. Damit korreliert ist eine deutliche Erhöhung der Eizahl, da die Eier bei Abgabe ins freie Wasser deutlich höhere Verluste erleiden als beim Einstecken in schützendes Pflanzengewebe. ST. QUENTIN (1962: 185) erklärte diesen Wechsel der Fortpflanzungsstrategie ebenfalls mit dem Auftreten der Vögel als

Vögel als Freßfeinden. Der hypertrophierte Ovipositor der Aeschnidiidae† zeigt, daß diese Libellen sehr wahrscheinlich nicht zu dieser Fortpflanzungsstrategie in der Lage waren. Vermutlich sind die erwähnten Phänomene ursächlich dafür, daß die Libellulidae nach Ende der Kreidezeit die Aeschnidiidae† als dominierende Anisopterengruppe ablösen konnten. Diese Hypothese ist außerdem auch wahrscheinlicher als ein "zufälliges" Aussterben (NEL, pers. Mitt. 1994) oder die vermeintlich naheliegende Annahme, daß das Aussterben der Aeschnidiidae† mit dem allgemeinen Faunenschnitt an der K-T-Grenze in Zusammenhang stehen könnte, da die Aeschnidiidae† das einzige Libellentaxon sind, dessen Aussterben mit der K-T-Grenze zusammenfällt (ROSS & JARZEMBOWSKI, 1993; WHALLEY, 1988).

- 14.) RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), KUKALOVA-PECK (1991) und NEL et al. (1993) haben den Analrand (= Dorsum) des Flügels sowie die Basalseite des Analdreiecks der Anisoptera, sicherlich zu Recht mit der AP homologisiert. Sie haben allerdings keine plausible Erklärung dafür nennen können, daß bei diese Ader bei den rezenten Libellen, namentlich im Hinterflügel der Anisoptera, stets konvex ist, abgesehen von dem pauschalen Hinweis, daß es sich dabei um ein sekundäre Erscheinung handeln müsse. Diese sekundär konvexe Verlauf der AP wird jedoch dann verständlich, wenn man davon ausgeht, daß die AA", also der erste posteriore Gabelast der konvexen Analis ant., welcher nur bei den "Protodonata"† vorhanden ist (Abb. 68.-70..), bei den Odonata mit der AP verschmolzen ist (Abb. 33.).
- 15.) Abschließend sei noch eine besondere Hypothese Tillyards erwähnt (TILLYARD, 1928a, 1928c; vergl. FRASER, 1957: 53), die auf der Tatsache beruht, daß bei der australischen Reliktform *Hemiphysalia* alle konvexen Adern, mit Ausnahme des RA ohne Tracheen ausgebildet werden. Ausgehend von der Praetracheations-Theorie vermutete Tillyard daher, daß die MA keine primäre Längsader sei, sondern eine sekundäre Schaltader wie der IR1 und IR3 (sensu Tillyard) (= IR1 und IR2 sensu Riek & Kukalova-Peck). Die Tracheenversorgung der MA sei bei *Hemiphysalia* plesiomorph fehlend während die ursprüngliche Trachee der 1A, vermutlich im Verlaufe der Petiolusbildung, verschwunden sei und später durch eine sekundäre Tracheenversorgung ersetzt worden sei, die bei *Hemiphysalia* ebenfalls plesiomorph fehle. Der distale Abschnitt der 1A (sensu Tillyard; = CuA sensu Riek und Kukalova-Peck) sei eine sekundäre Bildung, da die 1A ursprünglich nur sehr kurz gewesen sei müsse. Diese Hypothese hat durch die Falsifikation der Praetracheations-Theorie ihre empirische Grundlage verloren und ist zudem unvereinbar mit dem Flügelgeäder der frühesten Stammgruppenvertreter der Odonatoptera ("Eugeropteridae"†). Außerdem ist das Tracheationsmuster von *Hemiphysalia* sicherlich nicht als ursprünglich anzusehen, sondern sekundär vereinfacht aufgrund der Verzweigung dieser Spezies, die eine der kleinsten bekannten Libellen aller Zeitalter darstellt.

Eine Entscheidung gegen oder zugunsten eines der bisher vorgeschlagenen Systeme kann ausschließlich erfolgen durch einen Vergleich aller Systeme bezüglich der Plausibilität ihrer Interpretationen hinsichtlich aller erwähnten Strukturen. Die Tatsache, daß ein System eine dieser Strukturen nicht plausibel erklären kann, macht noch nicht alle anderen Hypothesen dieses Systems ebenfalls unplausibel. Die Kritik von NEL et al. (1993) an den Systemen von CARLE (1982b) und FRASER (1957) ist daher zwar berechtigt, aber nicht hinreichend begründet. Die Tatsache, daß Carles System unvereinbar ist mit dem tatsächlich festgestellten Verlauf der hintersten, konvexen Primärlängsader ist vollkommen unabhängig von der Frage, ob Carle die Interkalarader IR2 (sensu Nel) zurecht als primäre Längsader MA interpretiert hat oder nicht. Ebenfalls unzureichend begründet ist es, das System von NEEDHAM (1903, 1951) nur deshalb zu verwerfen, weil dessen Homologisierungen auf der offensichtlich irrigen Praetracheations-Theorie basieren, denn der Nachweis der Unzulässigkeit eines Homologiekriteriums widerlegt ja noch nicht die darauf



aufbauenden Homologiehypothesen ("hypotheses of homology are conjectures whose source is immaterial to their status", PATTERSON, 1982b: 58). Diese können nur dann als widerlegt gelten, wenn andere, zuverlässigere Homologiekriterien für eine andere Homologiehypothese sprechen.

Nur ein einziges der bisher vorgeschlagenen Systeme ist in Übereinstimmung mit allen empirischen Hinweise bezüglich der erwähnten, strittigen Interpretationen: Es ist das System von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), allerdings mit einigen Ergänzungen von NEL et al. (1993, und im Druck sowie pers. Mitt.) und von BECHLY (1993d). Dieses System ermöglicht zudem eine Homologisierung der Flügeladern aller Pterygota und zwar insbesondere auch zwischen den Odonata und den Ephemeroptera, deren Flügelgeäder sich nun auf einen gemeinsamen Grundplan zurückführen läßt. Letzteres wurde bedeutend erleichtert durch die Entdeckung von *Bojophlebia* † (Abb. 67.), einem sehr ursprünglichen Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera (KUKALOVA-PECK, 1985). Ein tabellarischer Vergleich der in dieser Arbeit verwendeten Aderterminologie mit den übrigen Terminologien ist in Tabelle 2. und zu finden, außerdem auch eine graphische Darstellung am Beispiel des Flügelgeäders je einer rezenten Anisoptere und Zygoptere in Abb. 14., ergänzt durch eine Darstellung der Flügelbasis der rezenten Platystictidae (Abb. 49.), deren Geäder von mir deutlich abweichend von der traditionellen Auffassung interpretiert wird.

Das Flügelgeäder der fossilen "Protodonata" †, Protanisoptera †, "Protozygoptera" † und Triadophlebiomorpha † unterscheidet sich noch deutlich vom Flügelgeäder der rezenten Odonata, daher ist deren Interpretation in Abb. 17.-18. und 68.-76. dargestellt. Das Flügelgeäder der Triadophlebiomorpha † zeigt, neben der Sympletiomorphie eines langen, unreduzierten CuP, eine ungewöhnliche Autapomorphie im Cubitoanalraum: Bei den stärker abgeleiteten Formen (Mitophlebiidae † und Triadophlebiidae †) sind MP, CuA, CuP und AA basal miteinander verschmolzen. Bei den Triadophlebiidae † (einschließlich *Piroutetia* †!) ist der gemeinsame Stamm dieser vier Adern zudem mit dem Flügelhinterrand (AP) verschmolzen (Abb. 18.).

Die lange Zeit sehr umstrittene Interpretation des stark autapomorph abgewandelten Flügelgeäders der Archizygoptera † (Tabelle 3., Abb. 19.) wurde von NEL & HENROTAY (1992) weitgehend geklärt. Ich stimme mit der Interpretation dieser Autoren überein, daß der RP2 der Protomyrmeleontidae † (= Archizygoptera †) sekundär in zwei Äste (RP2a und RP2b) aufgespalten ist. Der RP3&4 sollte allerdings, wie bereits ausgeführt wurde, besser als RP" bezeichnet werden. Nicht übereinstimmen kann ich jedoch mit der Interpretation der Nodalquerader als Teil der CP, da dies eine Aderüberkreuzung der ScP implizieren würde ("forbidden morphology" sensu RUDWICK, 1972). Ebenfalls für unwahrscheinlich und zudem ungerechtfertigt halte ich die Annahme, daß bei den Archizygoptera † der CuA mit der MP verschmolzen sei und der CuP mit der AA&AP zum Flügelhinterrand verschmolzen sei (NEL & HENROTAY, 1992: 6). Überzeugender scheint mir die alternative Hypothese von ZESSIN (1991), daß bei den Protomyrmeleontidae † (außer *Triassagrion* †) sowohl CuA als auch AA mit dem Flügelhinterrand verschmolzen sind und der freie CuA nur noch in Gestalt einer mehr oder weniger schrägen "Querader" zwischen MP und Flügelhinterrand erhalten blieb (Abb. 19.b). Diese Interpretation ergibt sich u.a. auch aus einem Vergleich des Flügelgeäders der ursprünglichen Archizygoptere *Triassagrion* † (Abb. 19.a) und der "Protozygoptere" *Voltzialestes* † (NEL et al., im Druck) sowie den rezenten Platystictidae (Abb. 49.) und Protoneuridae (einschließlich Isostictinae), bei denen analoge Aderreduktionen im Cubitoanalraum vorliegen.

### 5.3. GRUNDPLANREKONSTRUKTIONEN UND SZENARIEN:

#### 5.3.1. Die Evolution des Insektenflügels

Obwohl im Zusammenhang mit der Rekonstruktion des Flügelgeäders im Grundplan der Libellen die Frage, wie und woraus der Insektenflügel überhaupt entstanden ist, keine unmittelbare Rolle spielt (siehe Kapitel 5.3.2.), ist dieses Problem generell von großem Interesse und wurde daher in den meisten Arbeiten zum Grundplanzustand des Flügelgeäders der basalen Pterygotengruppen ebenfalls diskutiert. Da sich im Rahmen der Vorarbeiten zu meiner Diplomarbeit auch einige neue Gesichtspunkte zu dieser Fragestellung ergaben, seien diese im Folgenden kurz erörtert.

Hinsichtlich der Evolution des Insektenflügels gibt es bislang im wesentlichen zwei gegensätzliche Hypothesen:

- 1.) Die Paranotal-Theorie (MÜLLER, 1873-1875; PANCRTIUS, 1884; CALVERT, 1893 (eingeschränkt); PACKARD, 1898; CRAMPTON, 1916; COMSTOCK, 1918; MARTYNOV, 1925; SNODGRASS, 1935; LEMCHE, 1940; FORBES, 1943; GRASSÉ, 1949; PRINGLE, 1957; WIGGLESWORTH, 1963; FLOWER, 1964; SHAROV, 1966; HENNIG, 1969, 1981; HAMILTON, 1971, 1972; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; WEBER & WEIDNER, 1974; KRISTENSEN, 1975; WOOTTON, 1976; RASNITSYN, 1976, 1981; BOUDREAUX, 1979; LA GRECA, 1980; QUARTAU, 1986):

Diese Hypothese ist die derzeit vorherrschende Lehrmeinung und besagt, daß die Insektenflügel aus Paranota, also aus starren, lateralen Auswüchsen (Hautduplikaturen) der thorakalen Rückenschilder (Terga), entstanden seien und somit auch den Paranota der primär flügellosen Zygentoma homolog seien. Die Paranota sollen als Thermoregulatoren und/oder als Gleitflügel entstanden sein. Für die Paranotal-Theorie wurden die folgenden Argumente angeführt:

- a) Paranota sind bei vielen Arthropoda vorhanden. Bei manchen Acari ("oribatid pteromorphs") sind sie sogar beweglich und dienen als Schutzklappen.
- b) Die Paranota der Zygentoma (Silberfischchen) ähneln den Flügelanlagen der hemimetabolen Pterygotenlarven und haben eine sehr ähnliche Tracheenversorgung über einen Ast der Beintrachee (WEBER & WEIDNER, 1974; HENNIG, 1986).
- c) In der Ontogenese entstehen die Flügelanlagen zunächst als starre, laterale Auswüchse des Tergum (CRAMPTON, 1916; WEBER, 1933). Die Paranota scheinen also in der Ontogenese des Flügels rekapituliert zu werden.
- d) Es gibt eine offensichtliche Homonomie (serielle Homologie) von meso- und metathorakalen Flügelpaaren und prothorakalen Paranota bei vielen karbonischen Palaeodictyopteroidea.
- e) Das devonische Fossil *Eopterum devonicum* sieht genauso aus, wie man sich den Proto-Flügel ("steering vane") eines sehr primitiven Pterygotenvorfahren vorstellen könnte (obsolet; siehe 2. e).
- f) Gegen eine Ableitung der Insektenflügel aus Exiten eines hypothetischen basalen Beinsegmentes (Epicoxa) sprechen die folgenden Argumente: Es gibt keine empirischen Hinweise auf die tatsächliche Existenz einer Epicoxa (sensu Kukalova-Peck) und die Grundplanrekonstruktion der ursprünglichen Pterygotenbeine mit 11 Segmenten und mindestens 4 Exiten, wie diese von KUKALOVA-PECK (1983) entworfen wurde, widerspricht zudem allen neontologischen Befunden und der sich daraus ergebenden Grundplanrekonstruktion (MICKOLEIT, pers. Mitt. 1992; MEIER, 1993). Bei den vermeintlichen Exiten einiger fossiler Insekten könnte es sich auch um gewöhnliche Dornen oder teilweise sogar nur um Artefakte handeln.

Die Ontogenese der thorakalen Styli der Archaeognatha (DELANY, 1959) widerspricht der Interpretation von Kukalova-Peck, nach der diese Exite stets Austülpungen der Intersegmentalmembran seien (STANICZEK, 1993). Jüngste palaeontologische Befunde sprechen zudem dafür, daß derartige Exite weder zum Grundplan der Crustacea noch zu dem der Mandibulata gehören (WALOSSEK, 1993).

- g) Gegen eine Extremitätennatur der Insektenflügel spricht eventuell auch das völlige Fehlen von Muskeln, die direkt am Flügel ansetzen oder gar in diesen hineinwachsen (VOSS, 1906; STANICZEK, 1993).
- h) Die Paranotaltheorie erklärt die Entstehung der Insektenflügel in Verbindung mit einer terrestrischen Lebensweise der Larven im Grundplan der Pterygota. Aufgrund der vorliegenden empirischen Hinweise ist eine derartige Lebensweise für den Grundplan der Tracheata, Insecta und Pterygota sehr viel plausibler als eine aquatische Lebensweise (PRITCHARD et al., 1993).

- 2.) Die Pleural-Theorie (OKEN, 1831; GEGENBAUER, 1870; PLATEAU, 1871; PACKARD, 1873; LUBBOCK, 1883; BRAUER, 1882; LANG, 1888; WOODWORTH, 1906; DÜRKEN, 1907, 1928; BOCHAROVA-MESSNER, 1969, 1971; WIGGLESWORTH, 1973, 1976; MATSUDA, 1976, 1981; WOOTTON, 1981, 1986; RASNITSYN, 1981 (eingeschränkt); CARLE, 1982c; TRUEMAN, 1990; KRISTENSEN, 1991; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983, 1985, 1987, 1991, 1992):

Die eigentlich schon sehr alte Theorie einer seriellen Homologie von Insektenflügeln und Abdominalkiemen der Eintagsfliegen wurde in jüngerer Zeit insbesondere von Kukalova-Peck ausgebaut und mit zahlreichen Argumenten recht gut begründet. Diese sehr elaborierte Hypothese von Kukalova-Peck besagt, daß die Flügel der Insekten und die abdominalen Kiemenblätter der Ephemeropterenlarven seriell homolog seien und beide Derivate von Exiten ("Styli") basaler Beinsegmente seien ("leg exite theory"). Es soll sich dabei um die Exite derjenigen Beinsegmente handeln, die bei den Insekten die Pleura bilden, also der Subcoxa und eventuell einer (rein hypothetischen) Epicoxa. Derartige coxale Exite finden sich noch heute bei Symphyla und Archaeognatha. Gegen die Paranotal-Theorie und für einen pleuralen Ursprung des Insektenflügels wurden die folgenden Argumente angeführt:

- a) Die Homologie der Paranota bei den verschiedenen Arthropodengruppen, selbst innerhalb der Insekten, ist sehr zweifelhaft, bzw. in einigen Fällen eindeutig widerlegt. So soll es beispielsweise fossile Pterygotenlarven geben, die am selben Segment sowohl "Flügel" als auch "Paranota" zu tragen scheinen, was deren Homologie logischerweise ausschließen würde (KUKALOVA-PECK, 1978). Allerdings ist die Interpretation von lateralen Auswüchsen bei fossilen Insekten meist sehr schwierig und oftmals ist eine eindeutige Identifizierung als Paranota oder Abdominalkiemen (bzw. Flügelchen) nicht möglich.
- b) Bei allen fossilen Stammgruppenvertretern der Zygentoma waren die "Paranota" durch deutliche Suturen vom Tergum getrennt. Dies und die flügelähnliche Tracheenversorgung könnten eher für die Bildung von "Pseudo-Paranota" durch ein sekundäres Verschmelzen von Proto-Flügeln und Tergum sprechen, als für die traditionelle Sichtweise einer umgekehrten Evolutionsrichtung (KUKALOVA-PECK, 1987).
- c) In der Ontogenese aller Pterygota (auch der Odonata) entsteht die embryonale Flügelanlage nur unwesentlich dorsad des Spiraculums (mit Beziehung zur Beinanlage, BIRKET-SMITH, 1984), wandert an der Pleuralseite weiter nach dorsad und verschmilzt dort sekundär mit dem Tergum (TOWER, 1903; BOCHAROVA-MESSNER, 1959, 1969). Bei *Drosophila* entsteht die Embryonalscheibe der Flügelanlage aus einer Abspaltung der Beinanlage (GARCIA-BELLIDO et al., 1979). Die scheinbare Flügelentstehung aus Paranota in der



Ontogenese ist also offenbar sekundären Ursprungs. Problematisch an dieser Argumentation ist allerdings die Tatsache, daß in diesem Stadium der Ontogenese Tergum und Pleura noch kaum chitiniert sind und somit nicht sicher identifizierbar sind (COMSTOCK & NEEDHAM, 1898-1899; sowie MICKOLEIT pers. Mitt. 1993). Darüberhinaus haben aber Transplantationsversuche gezeigt, daß die Flügelanlage auch die Bildung der Flügelgelenksklerite induziert (STENZHORN, 1974; GARCIA-BELLIDO et al., 1979), was dafür sprechen könnte, daß diese keine Abgliederungen des Tergums sind. Neuere Untersuchungen an paläozoischen Pterygotenlarven haben gezeigt, daß diese Larven, in allen bekannten Stadien der Ontogenese, offenbar vollkommen gelenkige Flügelanlagen besaßen. Dies wäre ein zusätzlicher Hinweis auf die sekundäre Natur der frühontogenetisch ungelenkigen Flügelanlagen der rezenten Pterygotenlarven.

- d) Die prothorakalen "Paranota" der Palaeodictyoptera waren offenbar keine starren Paranota, sondern bewegliche (!), prothorakale Flügelchen. Die abdominalen "Paranota" sollen laut KUKALOVA-PECK Strukturen pleuralen Ursprungs sein. Einige paläozoische Pterygotenlarven besaßen an den Abdominalsegmenten angeblich Beinchen (Styli), Flügelchen (Kiemenblätter) und "Paranota" (siehe Punkt a.).
- e) Das Fossil *Eopterum devonicum* erwies sich als Uropoden eines Krebses (HENNIG, 1981) und entfällt daher als Evidenz für die Paranotal-Theorie.
- f) Die Muskulatur der abdominalen Kiemenblätter der Ephemeropterenlarven ist topographisch homologisierbar mit der direkten Flugmuskulatur der Insektenflügel und die frühontogenetische Entstehung der Abdominalkiemen ähnelt derjenigen der Flügel (DÜRKEN, 1928) (*contra* STANICZEK, 1993). Außerdem sind scheinbare Rudimente eines "Flügelgeäders" bei den Abdominalkiemen mancher rezenter und vieler paläozoischer Ephemeropterenlarven vorhanden (*contra* STANICZEK, 1993). Laut STANICZEK (1993 sowie pers. Mitt. 1994) ist die Gelenkung und Muskulatur der Ephemeropteren-Larvenkiemen zu merkmalsarm um eine Homologie mit den entsprechenden Flügelstrukturen plausibel machen zu können. Unter dem Vorbehalt, daß die Ergebnisse seiner Untersuchungen zur Ontogenese der Ephemeropterenkiemen im Prinzip mit allen bisherigen Theorien vereinbar wären, war STANICZEK (1993) der Auffassung, daß die Abdominalkiemen abgewandelte Pleuropodien darstellen, welche homolog den abdominalen Styli der Archaeognatha und seriell homolog mit Thorakalbeinen seien. Diese Hypothese steht allerdings im Widerspruch zu einer Reihe von paläontologischen und embryologischen Hinweisen, welche von KUKALOVA-PECK (1978, 1983) zusammengefaßt wurden.
- g) Die Interneuronen der ersten drei Abdominalsegmente feuern ebenfalls Flugimpulse (ROBERTSON et al., 1982; ROBERTSON, 1987). Da die Ganglien der ersten drei Abdominalsegmente bei vielen Pterygota mehr oder weniger mit den Thorakalganglien verschmolzen sind, wäre das Feuern von Flugimpulsen möglicherweise auch durch einen sekundären Funktionswechsel plausibel zu erklären.
- h) Die homeotische Podoptera- und Tetraptera-Mutation bei *Drosophila melanogaster* soll laut GOLDSCHMIDT (1952), KUKALOVA-PECK (1983) und TRUEMAN (1990) für eine Extremitätennatur der Flügel sprechen. Während es mir für die Antennapedia-Mutation noch verhältnismäßig plausibel erscheint (BOUDREAUX, 1979), darin ein zusätzliches Indiz für die Homologie von Antennen und Extremitäten zu sehen, erscheint mir die Interpretation der Podoptera-Mutation zumindest als wesentlich problematischer. Goldschmidts Hypothese einer Homologie von Flügel und Bein ist schon allein durch das gleichzeitige Auftreten beider Strukturen im Meso- und Metathorax widerlegt, es sei denn man greift auf längst überholte Vorstellungen zurück, welche davon ausgingen, daß jedes Thorakalsegment zwei

verschmolzenen Abdominalsegmenten entspräche. Die Interpretation der beinartigen Flügelmutationen als Exite oder Endite des entsprechenden Thorakalbeines (TRUEMAN, 1990) ist vermutlich die einzig haltbare Interpretation, falls man homeotischen Mutationen überhaupt irgendeine phylogenetische Aussagekraft zugestehen darf, was ich eher bezweifle.

- i) Funktionsmorphologische und evolutionsbiologische Überlegungen machen die Entstehung von Flugorganen aus Blattkiemen plausibel, da diese im Gegensatz zu *Paranota* prädisponiert sind durch den Besitz von Gelenkung und direkter Muskulatur. Zudem hat(te) die Bewegung der Blattkiemen nicht nur respiratorische, sondern bereits lokomotorische Funktionen. Eine Evolution des Flügelapparates aus unbeweglichen Gleitflügeln ("*Paranota*") ist funktionell praktisch unmöglich, da ein Flatterflug nicht mit der bloßen auf und ab Bewegung einer starren Tragfläche funktioniert, sondern nur mit einer flexiblen Tragfläche mittels komplexer Rotationen, Pronationen und Supinationen, welche wiederum einen entsprechenden Gelenk-Muskel-Apparat voraussetzen. Es kann daher mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, daß der Flugapparat der Insekten nur aus einer Struktur hervorgehen konnte, die aus anderen adaptiven Gründen bereits die entsprechenden Gelenke und Muskeln ausgebildet hatte.

(Theoretischer Einschub: Dieses Beispiel zeigt sehr anschaulich welche Rolle die Funktions- und Konstruktionsmorphologie in der Evolutionsbiologie spielen kann und welche nicht. Sie kann sehr wertvoll sein hinsichtlich der Entscheidung zwischen unterschiedlichen Evolutionsszenarien, unter Voraussetzung der gleichen Phylogenie. Sie kann und sollte jedoch keinen Einfluß auf die Rekonstruktion der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen haben (RIEPEL, 1988: 167; *contra* GUTMANN et al., 1975, GUTMANN, 1977 und VOGEL, 1989) und sie ist auch nur von sehr begrenztem Wert als Lesichtungskriterium (AX, 1988: 82-85).)

Obgleich eine Reihe von "guten" Argumenten für die Richtigkeit der Pleural-Theorie zu sprechen scheint und die Variante von Kukalova-Peck bereits Eingang in neuere Lehrbücher fand (GRUNER, 1993: 1033), ist diese Hypothese noch immer sehr umstritten. Insbesondere die Tatsache, daß die Pleuraltheorie eine aquatische Lebensweise (zumindest der Larven) im Grundplan der Tracheata, Insecta und Pterygota voraussetzen muß (RIEK, 1971; STYS & SOLDAN, 1980; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983; WOOTTON, 1988), ist nicht nur im Widerspruch zur sparsamsten Interpretation dieses Merkmals, sondern auch unvereinbar mit den meisten übrigen paläontologischen und neontologischen Befunden (PRITCHARD et al., 1993; vergl. auch CALVERT, 1929).

Eine plausible Lösungsmöglichkeit für die widersprüchlichen Befunde und Hypothesen könnte eine Synthese aus beiden erwähnten Theorien sein, nämlich die Annahme, daß Insektenflügel zwar seriell homolog sind mit Ephemeropteren-Abdominalkiemen, daß aber beide Strukturen aus *Paranota* hervorgegangen sind, welche im Grundplan der Insecta bereits durch Suturen vom Tergum getrennt waren. Aus dieser Arbeitshypothese, die im Prinzip auf GEGENBAUER (1870) zurückgeht, könnte das folgende Evolutionsszenario abgeleitet werden (vergl. WOODWORTH, 1906 und CARLE, 1982c): Der oberdevonische Ahne der Pterygota war ein Zygentomen-ähnliches terrestrisches Insekt mit *Paranota* an den Thorakal- und Abdominalsegmenten und semi-amphibischer Lebensweise, vergleichbar den Leptopodomorpha (Insecta: Heteroptera). Die Nachfahren dieses "Ahnen" gingen sukzessive dazu über, ihre Jugendstadien sekundär ins Süßwasser zu verlegen und die *Paranota* zu Blattkiemen umzugestalten. Mit zunehmender Perfektionierung dieser Kiemen wurden diese aktiv beweglich; zunächst nur zur Ventilation, später auch zu Lokomotion im Wasser. In den älteren, terrestrischen Stadien wurden die abdominalen Kiemenblätter zurückgebildet, während die thorakalen Kiemenblätter durch Chitinisierung, Geäder und Korrugation versteift wurden und als thermoregulatorische Organe beibehalten, die zunehmend auch zum

Gleitflug verwendet wurden. Da ein Gelenk- und Muskelapparat nun vorhanden war, konnte der passive Gleitflug sukzessive durch einen aktiven Flatterflug ergänzt werden (analog zur Theorie der Evolution des Vogelflugvermögens nach WELLNHOFFER, 1989; *contra* CARROLL, 1993), wobei die Lokomotionsfunktion von den "Flügeln" des Meso- und Metathorax übernommen wurde, während die aerodynamisch störenden "Flügelchen" des Prothorax im Laufe der Evolution reduziert wurden. Mit der Entstehung von echten Larvenstadien (Metamorphose) kam es zu einer sekundär ungelenkigen Anlage der thorakalen Flügel, da diese ihre ursprüngliche Funktion als Kiemen nun verloren hatten und erst im terrestrischen Adultstadium beweglich sein mußten. Teilweise wurden auch die abdominalen Kiemen reduziert und durch andersartige Kiemenstrukturen und Lokomotionsarten ersetzt oder die aquatische Lebensweise der Larven ganz aufgegeben. Die Tatsache, daß entsprechend diesem Szenario die Larvenstadien in der Stammlinie der Pterygota ins Süßwasser verlegt wurden und die Adulten aktiv flugfähig wurden, könnte durchaus in engem Zusammenhang mit der Evolution der Spinnen stehen, die sich wiederum durch die Erfindung von komplexen Fangnetzen an ihre Beute anpaßten und zusammen mit den neopteren Insekten und angiospermen Blütenpflanzen ab der Oberkreide eine enorme Radiation erlebten. Dieses Szenario ist sowohl vereinbar mit den meisten der Hinweise für die Paranotal-Theorie, als auch mit denjenigen der Pleural-Theorie. Zudem vermeidet es eine Reihe von Widersprüchen beider Theorien und ist auch in Übereinstimmung mit dem Grundplan der Tracheata und Insecta (u.a. terrestrische Larven mit offenen Tracheen), wie er sich aus der Sichtweise der Phylogenetischen Systematik darstellt.

### 5.3.2. Das Flügelgeäder im Grundplan der Pterygota

Wie bereits erwähnt wurde stellen die widersprüchlichen Hypothesen zur Evolution des Insektenflügels glücklicherweise kaum ein Problem für die Rekonstruktion des Flügelgeäders im Grundplan der Pterygota und der \*Odonata dar, denn da alle Zweifel an der Monophylie der Pterygota (LEMICHE, 1940; LA GRECA, 1980; MATSUDA, 1970, 1981) eindeutig widerlegt werden konnten (WIGGLESWORTH et al., 1963; HENNIG, 1969, 1981, 1986; HAMILTON, 1971, 1972; WEBER & WEIDNER, 1974; KRISTENSEN, 1975, 1981, 1989, 1991; BOUDREAUX, 1979; CARLE, 1982; KLAUSNITZER & RICHTER, 1981; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983, 1991, 1992; RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; MINET & BOURGOIN, 1986; PFAU, 1986, 1991), ist die Frage der Flügelentstehung für diese Grundplanrekonstruktion weitgehend bedeutungslos.

Für die Rekonstruktion von Grundplänen gibt es ganz allgemein zwei unterschiedliche Ansätze:

- 1.) Die spekulative Grundplanrekonstruktion aufgrund a priori angenommener Evolutionsszenarien. Diese Form der Grundplanrekonstruktion geht häufig der eigentlichen Verwandtschaftsanalyse voraus oder ist zumindest relativ unabhängig von deren Ergebnissen.
- 2.) Die Grundplanrekonstruktion auf der Grundlage der festgestellten phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen, bzw. der erhaltenen Kladogramme. Diese Form der Grundplanrekonstruktion ist folglich der kladistischen Analyse stets nachgeordnet.

Aus erkenntnistheoretischen Gründen ist meines Erachtens die zweite Alternative ("kladistische Grundplanrekonstruktion") eindeutig zu bevorzugen. Bislang gibt es aber keinerlei derartige Grundplanrekonstruktionen für den letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Libellen (Kronengruppen-Monophylum Odonata = \*Odonata) und den letzten gemeinsamen Vorfahren der Odonatoptera (Pan-Monophylum Odonata = "Protodonata" + & \*Odonata).



Logischerweise besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Rekonstruktion des Flügelgeäders im Grundplan der Libellen und der Frage der Homologie des Flügelgeäders aller Insekten, also der Frage nach dem Grundplan des Insektenflügels.

Hinsichtlich des Flügelgeäders im Grundplan der Pterygota gibt es eine ganze Reihe verschiedener Hypothesen (ADOLPH, 1879; REDTENBACHER, 1886; COMSTOCK & NEEDHAM, 1898; COMSTOCK, 1918; LAMEERE, 1922; FORBES, 1943; SNODGRASS, 1935, 1952; SÉGUY, 1959, 1973 in GRASSÉ; CARPENTER, 1966, 1992; HAMILTON, 1971, 1972; HENNIG, 1969, 1981; CARLE, 1982c; KUKALOVA-PECK, 1978, 1983, 1991), die hier nicht näher erörtert werden müssen, da nur die letzten drei Rekonstruktionen auf der Methodik der Phylogenetischen Systematik beruhen. Diese drei Hypothesen stimmen im wesentlichen überein, da sie alle davon ausgehen, daß im Grundplan der Pterygota eine bestimmte Anzahl von alternierend konvexen und konkaven Längsadern vorlag (Praedeterminations-Theorie), deren Zwischenräume durch ein Archaedictyon gefüllt waren. Die vorliegende Arbeit stützt sich weitgehend auf die Grundplanrekonstruktion von KUKALOVA-PECK (1983, 1991) und KUKALOVA-PECK & LAWRENCE (1993), welche das Flügelgeäder der fossilen und rezenten Pterygota am umfassendsten und detailliertesten erklärt; allerdings meines Erachtens trotz ihrer großen Plausibilität noch der Bestätigung durch eine kladistische, also auf einer Parsimonie-Analyse basierenden, Grundplanrekonstruktion bedürfte. Die Existenz eines Längsaderpaares anterior der Costa (Praecosta ant. und post. sensu Kukalova-Peck) halte ich jedoch für fraglich (siehe Kapitel 5.1.). Die Rekonstruktion von Kukalova-Peck gründet sich auf der Annahme eines fächerartigen "Urflügels" (ADOLPH, 1879; CARLE, 1982b) und somit auf einer Homologisierung des Geäders aufgrund der konvexen / konkaven Orientierung der Adern (REDTENBACHER, 1886; LAMEERE, 1922) sowie auf die Merkmalsverteilung bei den fossilen und rezenten Taxa. Der alternative Ansatz von COMSTOCK & NEEDHAM (1898), die Tracheation der Flügelanlagen zur Homologisierung des imaginalen Flügelgeäders zu verwenden ("pretracheation theory"), ist inzwischen obsolet, da u.a. von FRASER (1938a), KUKALOVA-PECK (1978) und CARLE (1982b) überzeugend belegt werden konnte, daß Tracheen keineswegs die Flügeladern vorbildeten oder deren ancestralen Verlauf rekapitulieren (siehe Kapitel 5.2.). Eine Homologisierung des Flügelgeäders mittels des Tracheationsmusters, die z.B. auch noch von HAMILTON (1971, 1972) vorgenommen wurde, ist folglich nicht haltbar.

Auffällig ist die Tatsache, daß die Vertreter der Praetracheations-Theorie i.d.R. von einem "Urflügel" mit weniger zahlreichen Längsadern ausgehen und folglich das aderreiche Flügelgeäder der "Palaeoptera" (nicht unbedingt auch das aderreichere Flügelgeäder innerhalb der \*Odonata) für abgeleitet halten (Evolution durch Aderaddition), während die Vertreter der Praedeterminations-Theorie das Flügelgeäder der "Palaeoptera" für ursprünglich halten und aderarme Flügelgeäder als abgeleitet ansehen (Evolution durch Aderreduktion). Diese letztere Ansicht hat sich inzwischen allgemein durchgesetzt; wobei damit keineswegs ausgeschlossen wird, daß Interkalaradern und Queradern nicht als abgeleitete Strukturen neu entstehen können. Es wird lediglich davon ausgegangen, daß die Anzahl der primären Längsadern im "Urflügel" praedeterminiert war und dieser ein reiches Zwischengeäder (Archaedictyon) besaß; die Hauptrichtung der Evolution führte von diesem polyneuronalen Grundplanzustand durch Aderreduktionen zu den abgeleiteten, oligoneuronalen Flügelgeädern. Im Einzelfall können jedoch durchaus auch neue sekundäre Adern aufgetreten sein, niemals aber primäre Längsadern (siehe Kapitel 5.1.). Letzteres stellten allerdings auch COMSTOCK & NEEDHAM (1898-1899: 770) fest, die die primären Längsadern als "principal veins" bezeichneten.

### 5.3.3. Das Flügelgeäder im Grundplan der Odonata

Eine Reihe von früheren Vorstellungen über die Evolution der Libellen und somit auch des Flügelgeäders in deren Grundplan, waren teilweise beeinflusst durch die irrige Auffassung, daß die palaeozoischen Palaeodictyopteroidea† (insbesondere die Megasecoptera†) als die direkten Vorfahren der Libellen anzusehen seien (Abb. 2.) (WOODWORTH, 1906; HANDLIRSCH, 1906-1908, 1926-1930; LAMEERE, 1922; TILLYARD, 1925a, 1928c; MARTYNOV, 1938; TILLYARD & FRASER, 1938-1940; FRASER, 1954, 1957). Durch die Entdeckung, daß alle Gruppen der Palaeodictyopteroidea†, einschließlich der Megasecoptera†, stechend-saugende Mundwerkzeuge (Haustellum) als gemeinsames, hochabgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) besaßen (KUKALOVA, 1970; KUKALOVA-PECK, 1991), steht die Monophylie der Palaeodictyopteroidea† außer Zweifel, was folglich deren Status als direkte Vorfahren der Libellen ausschließt (CARLE, 1982b).

Hinsichtlich des Flügelgeäders im Grundplan der Libellen ist der Hauptstreitpunkt, ob die letzte gemeinsame Stammart der rezenten Odonata einen zygoteroiden oder einen anisozygoteroiden Flügeltyp hatte. Mit zygoteroiden Typus sei hier stets ein gestielter Flügel, mit nur zwei Antenodalquerdern und basal liegendem Nodus bezeichnet; ein anisozygoteroider Typus bezeichnet hingegen einen ungestielten Flügel, mit zahlreichen Antenodalia und einem median gelegenen Nodus.

Ein zygoteroider Typus im Grundplan der \*Odonata wurde von TILLYARD (1917, 1925a, 1926, 1928c), KENNEDY (1920), FRASER (1940, 1945, 1954, 1957), ASAHINA (1954), HENNIG (1969, 1981, 1986), PFAU (1975, 1986, 1991), LOHMANN (1981, pers. Mitt. 1993), ROWE (1987: 106), BRAUCKMANN & ZESSIN (1989), ZESSIN (1991) und TRUEMAN (1991, und pers. Mitt. 1992) vertreten. CORBET (in: ROWE, 1987: 46) bemerkte dazu folgendes: "A view generally accepted today is that the Anisoptera, in their descent from the extinct Protodonata, passed through a zygoterous stage".

Ein anisozygoteroider Typus im Grundplan der \*Odonata wurde, allerdings mit teilweise sehr unterschiedlichen Argumenten, von HANDLIRSCH (1906-1908), MUNZ (1919), KENNEDY (1919), SCHRÖDER (1925: 428), HEYMER (1973), PRITYKINA (1980), CARLE (1982b, 1982d) und CARLE & WIGHTON (1990) vertreten. Auch SELYS (1854), KOLBE (1881, 1884), REDTENBACHER (1886), CALVERT (1893) und insbesondere NEEDHAM (1903) scheinen eher der Annahme eines anisozygoteroiden Typus nahegestanden zu haben, da sie die "Calopterygoidea" als "primitivste" Gruppe der Odonata ansahen. NEEDHAM (1903) hat zudem explizit zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen unterschieden und zählte eine distale Nodusposition und den Besitz zahlreicher Antenodalia zu den ursprünglichen Merkmalen der Odonata. CARLE (1982b) ist bisher allerdings der einzige Autor dessen Grundplanhypothesen auf einer Merkmalspolarisation durch Außengruppenvergleich mit den Ephemeroptera und "Protodonata"† beruht. Diese Arbeit basiert allerdings nicht auf einer kladistischen Parsimonie-Analyse und ist auch nicht durch ein phylogenetisch-systematisches Argumentationsschema ergänzt. Einige von Carles Hypothesen und Schlußfolgerungen sind daher leider nur schwer nachvollziehbar.

TILLYARD (1917, 1928c) und FRASER (1940, 1954, 1957) kamen zu der Auffassung, daß die Anisozygotera & Anisoptera von zygoteroiden Vorfahren herzuleiten seien (Abb. 15.), wobei eine Verbreiterung des Analfeldes (= Cubitoanalfelds sensu Kukalova-Peck) dadurch zustande gekommen sei, daß die A1 (= CuA sensu Kukalova-Peck) sich sekundär verzweigt habe. Tillyards Auffassung basierte auf der Annahme, daß die A1 bei der CuP-Kreuzung (= "anal crossing" sensu Tillyard & Fraser) mit der Basis des CuP (= M & Cu sensu Kukalova-Peck) verschmolzen sei und daher weder die Anisoptera noch die Zygoptera über eine freie Basis der Analader verfügen. Als zusätzliches Argument hierfür wurde der besondere Verlauf der Analtrachee (= Cubitaltrachee

BECHLY, diese Arbeit) angeführt. Während MARTYNOV (1938) der Meinung war, daß die rezenten Odonata auf einen Ahnen zurückgehen, der ein vollständigeres Flügelgeäder besaß als die "Protozygoptera" + und Protanisoptera +, war CARPENTER (1931) der Auffassung, daß die Anisoptera von den permischen Protanisoptera +, und die Zygoptera von den permischen "Protozygoptera" +, abzuleiten seien (Abb. 2.). Carpenter begründete diese Auffassung mit der vermeintlichen Tatsache, daß die Basis der A1 (= CuA) bei den Protanisoptera + & Anisoptera frei sei, während sie bei den "Protozygoptera" + & Zygoptera mit der Basis des CuP (= M & Cu) verschmolzen sei. Tillyard schloß sich dieser Interpretation später an (TILLYARD, 1935, 1938). FRASER (1940, 1954, 1957) hielt an der ursprünglichen Auffassung Tillyards fest, allerdings nun mit der Begründung, daß sowohl bei den Anisoptera als auch bei den Zygoptera die Basis der Analader (sensu Fraser) frei sei. Die Basis der Analtrachee habe sich dagegen in der Tat an die Basis des CuP (sensu Fraser) angelagert. Die bei allen fossilen und rezenten Odonata (außer "Meganisoptera" +) vorhandene "anal crossing" (hier: CuP-Kreuzung) sei nur eine simple Querader ("oblique cross vein"), welche von einem Zweig der Analtrachee durchzogen wird, die erst danach in die eigentliche Analader eintritt. Diese angebliche Verschiebung der Anal-Trachee (sensu Fraser) sah FRASER (1938a, 1957) als das überzeugendste Argument dafür, daß alle rezenten Libellen auf einen zygoteroiden Vorfahren zurückgeführt werden müssen, da er eine Reduktion des Analfeldes durch Petiolus-Bildung für die plausibelste Kausalerklärung der Tracheenverschiebung hielt (siehe auch: LINDLEY, 1978: 332).

Die neue Homologisierung des Libellenflügelgeäders durch RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) macht deutlich, daß keine der geschilderten Auffassungen aufrechtzuerhalten ist, da sie allesamt auf unzutreffenden Interpretationen des Geäders basieren. Beispielsweise handelt es sich bei der sogenannten "anal crossing" keineswegs um eine Querader, sondern um ein "Rudiment" des CuP (CuP-Kreuzung) (siehe Kapitel 5.2.). Da es sich folglich bei der vermeintlichen Anal-Trachee (sensu Fraser) um die Cubital-Trachee handeln muß und Media und Cubitus (sensu Riek & Kukalova-Peck) einen gemeinsamen Stamm haben, liegt in der Tat keinerlei Verschiebung irgendeiner Trachee vor. Da auch Frasers Argumentation hinsichtlich der Signifikanz der "primären Antenodalqueradern" entkräftet werden konnte (siehe Kapitel 5.1.), müssen somit die beiden Hauptargumente Frasers als widerlegt gelten. Gegen Frasers Hypothese sprechen zudem die folgenden Punkte:

- I.) Die Vertreter des zygoteroiden Typus im Grundplan sahen in der Regel die "Calopterygoidea" als die wahrscheinliche Schwestergruppe der "Anisozygoptera" & Anisoptera an (FRASER, 1957; TRUEMAN, 1991). Aufgrund neuerer Erkenntnisse scheinen die "Calopterygoidea" aber sehr viel eher die Schwestergruppe der Coenagrionoidea zu sein, welche als gestieltflügelige Libellen "typische Zygopteren" sind (PFAU, 1991; siehe Kapitel 5.4.).
- II.) Frasers Merkmal "recession of midfork and IR3 nearer to the arculus than to the nodus" (FRASER, 1957) wurde als potentielle Synapomorphie der Lestidae und "Calopterygoidea" mit den "Anisozygoptera" & Anisoptera in Betracht gezogen (HENNIG, 1968; PFAU, 1975, 1986, 1991). Dies erweist sich jedoch als nicht haltbar, da dieses Merkmal in dieser Form nicht existiert bzw. falsch formuliert ist. Die entsprechenden Aderursprünge liegen bei den "Anisozygoptera" und Anisoptera ungefähr an der gleichen Position im Flügel wie bei fast allen Zygoptera, ausgerechnet mit Ausnahme mancher "Calopterygoidea" und Lestidae. Bei den "Anisozygoptera" & Anisoptera sowie den meisten "Calopterygoidea", liegen die Adersprünge basal des Nodus, da dieser etwa in der Flügelmitte gelegen ist. Bei den Zygoptera, mit Ausnahme der meisten "Calopterygoidea", ist der Nodus hingegen deutlich nach basal verschoben, wodurch die Aderursprünge distal des Nodus zu liegen kommen. Bei den Lestidae und den Amphipterygidae wurden die Aderursprünge sehr weit nach basal verschoben und liegen daher wiederum basal



des Nodus, trotz dessen basaler Position. Die Tatsache, daß die erwähnten Aderursprünge bei den Lestidae, "Calopterygoidea" und "Anisozygoptera" & Anisoptera basal des Nodus liegen, beruht folglich auf völlig unterschiedlichen Ursachen und steht in direktem Zusammenhang mit Lageverschiebungen des Nodus selbst. Werden die Positionen der Aderursprünge und des Nodus als unabhängige Merkmale getrennt erfaßt und durch Außengruppenvergleich, z.B. mit den Ephemeroptera, die Lesrichtung ermittelt, so ergeben sich keinerlei Hinweise auf eine Paraphylie der Zygoptera, da alle Übereinstimmungen (z.B. distale Position des Nodus) auf Sympletiomorphien beruhen. Eine Untersuchung einer großen Zahl von morphologischen Merkmalen (BECHLY, in Vorber. a) brachte zudem keinerlei neue Hinweise auf eine Paraphylie der Zygoptera. Es gibt daher derzeit keinen Grund die einzigartigen Merkmale der Zygoptera nicht als deren Synapomorphien zu anzusehen (siehe Kapitel 5.4.).

- III.) Die in dieser Arbeit vorgenommene Homologisierung des Flügelgeäders (basierend auf RIEK & KUKALOVA-PECK, 19984) läßt aus phylogenetisch-systematischer Sicht nur den Schluß zu, daß es sich bei dem Petiolus der Zygoptera zweifellos um ein stark abgeleitetes Merkmal handelt (NEL et al., 1993; siehe Kapitel 5.1.; vergl. MUNZ, 1919: 31). Die sehr unterschiedlichen Aderverschmelzungen im Petiolus der Triadophlebiomorpha † (AA' mit MP und Cu) und der übrigen gestieltflügeligen Libellen (AA' mit Flügelhinterrand) sind ein (schwaches) Indiz für die Non-Homologie dieser Strukturen. Nimmt man jedoch nur den gestielten Flügelumriß als Merkmal, so scheint die sparsamste Optimierung dieses Merkmals auf das Referenzkladogramm (Abb. 10.) in der Tat für einen gestielten Flügel im Grundplan der \*Odonata zu sprechen. Da es sich bei dieser Optimierung jedoch nicht um eine rein kladistische, sondern um eine evolutionsbiologische (sprich historische) Hypothesenbildung handelt, ist Parsimonie nicht zwangsläufig als finales Kriterium anzusehen, sondern eine Gewichtung der unterschiedlichen Hypothesen mittels rationaler Argumente vorzunehmen.

Die Verschmelzung von Cubital- und Medialstamm (M&Cu -) im Grundplan der Odonata kann nicht auf die Wirkung einer Flügelbasisverengung zurückgeführt werden, da diese Verschmelzung bereits innerhalb der "Protodonata" † stattfand, die einen primär ungestielten Flügel besitzen.

- IV.) Ein Außengruppenvergleich spricht, wie bereits näher ausgeführt wurde (siehe Kapitel 5.1. und 5.2.), deutlich gegen einen zygoteroiden Typus im Grundplan der \*Odonata und für die relative Ursprünglichkeit einer distalen Nodusposition und des Besitzes zahlreicher Antenodalquerdern (CARLE, 1982b; vergl. MUNZ, 1919: 31).
- V.) Das Fehlen jeglicher fossiler Vertreter der Coenagrionoidea unterhalb des Tertiär macht Frasers Hypothese eines zygoteroiden Ahnen der \*Odonata sehr unplausibel (CARLE, 1982b), zumal zwischen den gestieltflügeligen "Protozygotera" † und Triadophlebiomorpha † (Perm, Trias) und dem allerersten Auftreten von gestieltflügeligen \*Zygotera (*Cretacoenagrion* †, ein Stammgruppenvertreter der Lestinoidea im Hauterivium / Untere Kreide) ebenfalls eine Überlieferungslücke von ca. 125-150 Mio. Jahren klafft. Obgleich die entsprechenden Strata ansonsten keineswegs arm an Libellenfossilien sind, finden sich in Jura und Kreide keinerlei Fossilien oligoneuraler und petiolater Odonatoptera, abgesehen von den hochabgeleiteten Archizygotera †, die als potentielle Ahnen der \*Odonata nicht in Betracht kommen und eine monophyletische Seitenlinie darstellen (ZESSIN, 1991; NEL & HENROTAY, 1992). Alle übrigen mesozoischen \*Zygotera (außer *Cretacoenagrion* †) zählen zum breitflügeligen "calopterygoid grade" (CARLE, 1982b); die Mehrzahl der mesozoischen Odonatopterenfossilien sind jedoch "Anisozygotera" und basale Anisoptera.

Aus den genannten Gründen vertrete ich (BECHLY, 1993b, 1993d, diese Arbeit) einen anisozygoteroiden Typus (Definition siehe oben) im Grundplan der \*Odonata.

Eine entsprechende, vorläufige Arbeitshypothese zur Phylogenie der Odonata, welche auf vergleichend morphologischen Untersuchungen beruht (BECHLY, 1993b, in Vorber. a sowie unveröffentlichte Vorstudien zum Dissertationsthema), ist in Form eines Kladogrammes in Abb. 10. dargestellt. Die Detailprobleme der Homologisierung bestimmter Adern im Libellenflügel wurden bereits im Kapitel 5.2. näher erläutert. Folgende plesiomorphe und apomorphe Merkmale des Flügelgeäders gehören zum Grundplan der \*Odonata:

- 1.) Die Flügel sind nahezu ungestielt, d.h. die AA' ist bis zur Flügelbasis unverschmolzen mit dem Flügelhinterrand oder maximal halbsoweit verschmolzen wie der Flügel an der Basis breit ist (Petiolus weniger als halb so lang wie breit). Der Cubitoanalraum der Hinterflügel ist geringfügig ausgedehnter als derjenige der Vorderflügel und die Hinterflügel auch etwas kürzer (ca. 95 %) als die Vorderflügel. Die Flügelspannweite der letzten gemeinsamen Stammart der \*Odonata lag sehr wahrscheinlich über 4 cm und unter 15 cm.
- 2.) Der Costalrand wird basal des Nodus gebildet durch eine Verschmelzung von CA&CP&ScA', distal von CA&ScA'&ScP, und trägt zwei parallele Dornenreihen, mit zwischen den Dornen sitzenden Macrotrichen, die sich kontinuierlich auf dem Flügelhinterrand fortsetzen. Ein Costaldreieck ist als Sklerotisierung des basalen Praesubcostalfeldes und Costalfeldes vorhanden. Der Costalrand ist durch die kleine Humeralplatte (Intermediär-Sklerit) gelenkig mit der Costalplatte verbunden. Die Costalplatte und Radioanalplatte sind voll ausgebildet.
- 3.) Die CA ist bis zum Apex mit dem Costalrand verschmolzen und bildet dessen anteriore Blutlakunae und Dornenreihe. Die CP ist gleichfalls mit dem Costalrand verschmolzen und bildet die ventrale Blutlakunae des antenodalen Costalrandes. Die CP knickt vor dem Nodus nach posterior und endet bei diesem in der Flügelmembran oberhalb der ScP.
- 4.) Die ScA ist in Form eines basalen, schrägen Äderchens ausgebildet, das von der Subcosta-Radius-Basis zum Costalrand verläuft und mit diesem beim antero-ventralen Ende der Humeralplatte verschmilzt. Die ScA' bildet den anterioren Abschnitt der Basalverspannung. Die ScA' ist bis zum Apex mit dem Costalrand verschmolzen und bildet dessen posteriore Blutlakunae und Dornenreihe. Die ScP verschmilzt am Nodus, also etwa in der Flügelmitte, mit dem Costalrand und bildet die ventrale Blutlakunae des distalen Costalrandes.
- 5.) Der RA ist basal des Arculus mit dem RP verschmolzen (doppelter Radialstamm) und distal ungegabelt. Der RP ist distal zweimal dichotom gegabelt. Die distale Gabelung des RP in RP1 und RP2 ist gegenständig zum Subnodus und folglich etwa in der Flügelmitte gelegen. Die basale Gabelung des RP (Mittelgabel) in RP' und RP'' sowie der Ursprung des IR2, sind nicht nach basal verschoben. Der IR2 entspringt dem RP' und der IR1 dem Zwischengeäder. Der IR1 ist deutlich ausgebildet, relativ lang und zum großen Teil geradlinig verlaufend.
- 6.) Die MA ist ungegabelt, abgesehen von dem möglicherweise sekundären Ast, der durch die distale Diskoidalader gebildet wird. Die MP ist ungegabelt. Ein konvexes Rudiment des Media-Stammes ist im posterioren Teil der Basalzelle eventuell noch vorhanden (vergl. *Tarsophlebiopsis*!).
- 7.) CuA ist von der MP eingefangen und entspringt an der Spitze der Diskoidalzelle. Er ist sigmoidal gebogen und besitzt mehrere Äste. Der CuP ist nur noch in Form der basalen CuP-Kreuzung frei vorhanden.
- 8.) Die AA' verläuft frei (unverschmolzen mit dem Flügelhinterrand) und parallel zur M&Cu. Die AA1 verschmilzt bei der CuP-Kreuzung mit dem CuP und verläuft danach als freier, konvexer CuP&AA' zur Subdiskoidalader (CuA) und endet dort bzw. verschmilzt mit dem CuA. Die konvexe AA2 ist reduziert bzw. nur noch als kurzes Rudiment vorhanden. Die AA'' ist mit der AP zu einer konvexen Ader verschmolzen, die den Analrand des Flügels bildet. Vertikale, sekundäre AA-Äste, einschließlich AA1b und AA2b, sind im Hinterflügel nicht ausgebildet.

- 9.) Die Jugaladern JA und JP sind sekundär reduziert oder mit dem Flügelhinterrand verschmolzen.
- 10.) Membranula, Analwinkel (und Aurikel) und Analschleife fehlen. Das Gleiche gilt für die sekundären Adern AA1b+, Cuspl-, Msp1- und Rsp1-. Die Interkalaradern IR1+ und IR2+ sind vorhanden und ungegabelt. Ein Axillarband ist in allen vier Flügeln vorhanden. Ein schmaler membranöser Streifen am Analrand, der der Membranula der Anisoptera homolog ist, gehört sehr wahrscheinlich zum Grundplan der \*Odonata.
- 11.) Die Basalverspannung ist vorhanden; sie steht vertikal zum den Längsadern (Costalrand, ScP und RA) und besitzt eine ungewinkelte Oberkante. Der posteriore Anteil ist in der ventralen Flügelmembran deutlich ausgeprägt, trägt aber keine Macrotrichen oder Dornen.
- 12.) Die beiden primären Antenodalverspannungen (ax1 und ax2) sind vorhanden, desgleichen zahlreiche wechselständige Antenodalia im 2. und 3. Antenodalraum. Eine Antenodalschrägader fehlt.
- 13.) Ein echter Nodus ist vorhanden, mit Nodaleinschnitt, Nodalquerader, Subnodalschrägader, Subnodalverspannung, CP-Zipfel und relativ "sanfter" Biegung der ScP an der Verschmelzungszone. Der Nodus ist ungefähr in der Flügelmitte gelegen.
- 14.) Zahlreiche Postnodal- und Postsubnodalqueradern sind vorhanden. Die Postnodalia und Postsubnodalia sind wechselständig, mit Ausnahme der Stigmalverstrebung. Die erste Postnodalquerader ist nicht als Postnodalschrägader ausgebildet.
- 15.) Ein echtes Pterostigma ist vorhanden, aber ohne Mikroskulpturen. Der Basalrand des Pterostigmas ist leicht schräg gestellt mit einer gegenständig darunterliegenden und verstärkten Stigmalstützader. Eine ventrale Stigmalverspannung gehört möglicherweise ebenfalls zum Grundplan der \*Odonata. Mehrere Queradern befinden sich unter dem Unterrand des länglichen Pterostigmas.
- 16.) Der Arculus ist unvollständig: Er wird ausschließlich durch den Ursprung des RP&MA gebildet. Die basale Diskoidalquerader, welche den posterioren Anteil des Arculus bilden würde fehlt; die Diskoidalzelle ist daher basal offen und eine Arcularverspannung nicht vorhanden. Der Arculus ist nicht gegenständig zur ax2.
- 17.) Die offene Diskoidalzelle ist nicht schräggestellt, aber distal spitzwinkelig. Die schräge distale Diskoidalader (sekundärer Ast der MA ?) ist mit der Subdiskoidalader (= CuA) synchronisiert. Auf der Unterseite der Junktion ist eine membranöse Zone (Diskoidalnodus) ausgebildet, aber eine Diskoidalverspannung ist nicht vorhanden. Die Diskoidalzelle ist frei von Queradern. Eine costale Trigonalquerader, welche bei den Anisoptera die Diskoidalzelle in Hypertrigonalzelle und Trigonalzelle unterteilt, fehlt ebenfalls.
- 18.) Eine Lestiden-Schrägader ist distal des Subnodus zwischen RP2 und IR2 ausgebildet.
- 19.) Die Basalzelle und Cubitalzelle sind frei von Queradern. Das basale Radialfeld besitzt zahlreiche Queradern.
- 20.) Die Flügelmembran ist transparent und glatt, also ungefärbt und frei von Haaren.
- 21.) Lange Macrotrichen sind auf der Ventralseite der konvexen Längsadern und der Dorsalseite der konkaven Längsadern vorhanden. Kurze Macrotrichen auf den entgegengesetzten Seiten fehlen und sind nur am Costalrand und dem Flügelhinterrand sowie eventuell auf der Ventralseite der konkaven Längsader M&Cu vorhanden.
- 22.) Lange Dornen sind auf der Dorsalseite der Konkavaden und der Ventralseite der Konvexaden vorhanden; kurze Dornen auf den entgegengesetzten Seiten der Längsadern. Die Queradern tragen auf der Dorsalseite keine Zähnelung, sondern echte Dornen, die allerdings etwas kürzer sind als die langen Dornen auf der Ventralseite.
- 23.) Junktionsdornen: Unklar ist ob die Queradern, welche beidseitig an die konkaven Längsadern RP", RP2 und MP bzw. die konvexen Längsadern RA und MA angrenzen, schon im im



Grundplan der \*Odonata dorsale und ventrale Junktionsdornen besitzen. Ausgeschlossen werden kann dies jedoch für die Postnodalquerdornen und die Querdornen bei den Längsdornen ScP, CuA und IR2.

24.) Die Flügelruhehaltung ist halboffen.

Das Flügelgeäder der jurassischen Libelle *Tarsophlebiopsis mayi*† (Abb. 78.a) kann aufgrund der sehr zahlreichen Plesiomorphien durchaus als Modell für den hier postulierten Grundplan dienen, obwohl es sich hierbei sehr wahrscheinlich bereits um einen frühen Stammgruppenvertreter der "Anisozygoptera" & Anisoptera handelt (NEL et al., 1993).

#### 5.4. DIE FRAGE DER MONOPHYLIE DER ZYGOPTERA:

Aufgrund einer Vielzahl von abgeleiteten Flügelmerkmalen und sonstigen morphologischen Merkmalen, steht außer Zweifel, daß die rezenten Odonata eine monophyletische Gruppe bilden (HENNIG, 1969, 1981, 1986; KLAUSNITZER & RICHTER, 1981; ZESSIN, 1983; MINET & BOURGOIN, 1986; BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989; KUKALOVA-PECK, 1991; NEL et al., 1993). Auch die Mehrzahl der permischen sowie alle triassischen und posttriassischen Fossilien lassen sich problemlos diesem Monophylum zuordnen.

Die Anisoptera sind allerdings die einzige der Unterordnungen der Odonata (bzw. Odonatoptera), deren Monophylie außer Zweifel steht und auch von keinem Autor bestritten wurde, da sie durch zahlreiche eindeutige Synapomorphien zu belegen ist (ASAHINA, 1954; FRASER, 1957; HENNIG, 1969, 1981, 1986; CARLE, 1982b; TRUEMAN, 1991; PFAU, 1971, 1991; NEL et al., 1993; NEL & MARTINEZ-DELCLOS, 1993). Außerdem scheint inzwischen festzustehen, daß die "Anisozygoptera" und Anisoptera gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden und, daß die "Anisozygoptera" in Hinblick auf die Anisoptera paraphyletisch sind (ASAHINA, 1954; FRASER, 1957; HENNIG, 1953, 1969, 1981, 1986; PFAU, 1991; NEL et al., 1993).

Eines der wesentlichsten ungelösten Probleme der Großgruppensystematik innerhalb der geflügelten Insekten ist hingegen die Frage, ob es sich bei den Zygoptera um eine monophyletische Gruppe (sensu Hennig) handelt oder ob diese paraphyletisch in Hinsicht auf die "Anisozygoptera" & Anisoptera sind (PFAU, 1991). Dieses Problem spielt auch eine entscheidende Rolle für die Fragestellung dieser Diplomarbeit, da ein Nachweis der Paraphylie der Zygoptera auch ein starkes Argument zugunsten eines zygoteroiden Flügeltypus im Grundplan der \*Odonata wäre. MUNZ (1919), KENNEDY (1919), COMPTE SART (1971), HEYMER (1973), PRITYKINA (1980), CARLE (1982b) vertraten die Monophyliehypothese und einen anisozygoteroiden Grundplan der \*Odonata. CARLE & WIGHTON (1990) hielten die Zygoptera zwar für monophyletisch, die gestielten Flügel aber innerhalb der Zygoptera für mehrfach konvergent entstanden. FRASER (1954, 1957), BRAUCKMANN & ZESSIN (1989), ZESSIN (1991), TRUEMAN (1991) vertraten die Paraphyliehypothese und einen zygoteroiden Flügeltypus im Grundplan der \*Odonata. Diese Paraphyliehypothese wäre auch gut vereinbar mit Hinweisen darauf, daß die Übereinstimmungen der larvalen und imaginalen Hinterleibsanhänge bei allen Zygoptera sehr wahrscheinlich auf Sympletiomorphie beruht (PRITYKINA, 1985; NEL et al., 1993).

Unentschieden waren HENNIG (1969, 1981, 1986) und PFAU (1986, 1991), beide neigten aber eher zur Annahme eines zygoteroiden Flügeltypus im Grundplan der \*Odonata und somit zur wahrscheinlichen Paraphylie der Zygoptera. Hennig kritisierte allerdings Frasers Argumentation mit Sympletiomorphien und er schloß auch nicht aus, daß z.B. die Appendices der Zygoptera und Anisozygoptera & Anisoptera jeweils alternativ-autapomorphe Merkmale sind. Bedauerlicherweise hatte Hennig die Appendices (Hinterleibsanhänge) der Zygoptera und Anisozygoptera & Anisoptera unrichtig homologisiert, da ihm die, in dieser Hinsicht entscheidende, Veröffentlichung von ASAHINA (1954) nicht zugänglich war (HENNIG, 1969: 321). Pfau erwog den Ligulaschwellkörper als potentielle Synapomorphie der Zygoptera (PFAU, 1971: Abb. 18-20; 1991: 131) und erwähnte zudem ein interessantes neues Merkmal, das für die Monophylie einer großen Teilgruppe der Zygoptera sprechen könnte. Es handelt sich dabei um die Reduktion des hinteren Tergalsklerites und die Vergrößerung des vorderen Tergalsklerites im Metathorax aller untersuchten Vertreter der "Calopterygoidea" und Coenagrionoidea (PFAU, 1986: 109-110; 1991: 125). Das Vorhandensein dieses Merkmals bei den Anisoptera ist als Konvergenz zu interpretieren, da bei den Hemiphlebiidae und Lestinoidea (Zygoptera) sowie den Epiophlebiidae ("Anisozygoptera") im Metathorax das vordere Tergalsklerit noch unvergrößert und das hintere Tergalsklerit noch deutlich ausgeprägt ist

NEL et al. (1993) hielten die Zygoptera für polyphyletisch, da sie eine unabhängige Evolution des Zygopterenhabitus bei den Kennedyomorpha† ("Protozygoptera"† & Archizygoptera†), Triadophlebiomorpha†, Hemiphlebioidea & Coenagrionoidea, Lestinoidea, "Calopterygoidea" und Epiophlebioidea vermuteten. Sie halten allerdings das Vorhandensein von "sekundären" Antenodalquerdarmen dennoch für abgeleitet. Außerdem nannten Sie ein abgeleitetes Merkmal in dem alle rezenten Zygoptera übereinstimmen sollen, und zwar die Obliteration der Suturen zwischen Frons und "Vertex" sowie zwischen "Vertex" und Occiput (CALVERT, 1893: 155; LEW, 1934; DENIS & BITSCH in GRASSÉ, 1973). NEL & MARTINEZ-DELCLOS (1993) vermuteten das Vorhandensein dieser Suturen als Synapomorphie der "Anisozygoptera" & Anisoptera, was zumindest hinsichtlich der vorderen Suture durchaus wahrscheinlich ist (*contra* KUKALOVA-PECK, 1991). Die hintere Suture, welche dem Verlauf der Häutungsnaht entspricht (WEBER & WEIDNER, 1974), könnte hingegen auch eine Sympletiomorphie sein, falls sie homolog der Postfrontalsuture der Plecoptera und mancher Orthoptera sein sollte (SNODGRASS, 1935; ASAHINA, 1954). In diesem Falle müßte das Fehlen dieser Suture als abgeleiteter Merkmalszustand angesehen werden, welcher sich aber innerhalb der \*Odonata nur bei den "Calopterygoidea" und Coenagrionoidea findet. Bei *Hemiphlebia* und ursprünglichen Vertretern der Lestinoidea (z.B. *Chlorolestes*) ist diese Suture zwischen Vertex und Occiput hingegen noch deutlich ausgeprägt vorhanden (BECHLY, in Vorber. a). Ein angebliches Vorhandensein der Suture zwischen Frons und Vertex bei den Chlorocyphidae (LOHMANN, pers. Mitt. 1993) konnte von mir dagegen nicht bestätigt werden.

Einen weiteren Hinweis für die Monophylie der Coenagrionoidea plus "Calopterygoidea" könnte das Fehlen der Schrägader zwischen RP2 und IR2 darstellen, das korreliert ist mit einer basalen Tracheenversorgung des IR2 von der tRP'. Die übereinstimmende Ausprägung der Mittelgabel, also der Gabelung des RP in RP' (= RP3&4) und RP' (= RP1&2), scheint hingegen eher auf Sympletiomorphie zu beruhen: Bei den Coenagrionoidea und den ursprünglichen Vertretern der "Calopterygoidea" und Lestinoidea sowie einigen "Protozygoptera"† und allen Archizygoptera† befinden sich der RP-Abschnitt zwischen Arculus und Mittelgabel und der RP' in einer Ebene ("straight upper sector of midfork"), während sich der RP' bei den Hemiphlebiidae, Lestidae, "Anisozygoptera", Anisoptera sowie den Meganeuromorpha†, Protanisoptera†, Triadophlebiomorpha† und vielen "Protozygoptera"†, zumindest geringfügig nach costal wölbt. Die extreme costale Biegung des RP' bei den Anisoptera und besonders bei den höheren "Calopterygoidea", der bei diesen beiden Taxa i.d.R. mit sekundärer Junktion auf dem RP inseriert, ist zweifelsohne jeweils eine Autapomorphie dieser Gruppen, welche bei den Polythoridae vermutlich wegen deren abberanten Arculus reduziert worden ist.

Da die Befürworter einer Paraphylie der Zygoptera i.d.R. die "Calopterygoidea" als Schwestergruppe der "Anisozygoptera" & Anisoptera sehen (FRASER, 1957, TRUEMAN, 1991), ist bemerkenswert, daß die beiden erwähnten Merkmale von PFAU (1986) und NEL et al. (1993) sowie eventuell die Ausprägung des RP', eher für ein Schwestergruppenverhältnis von Coenagrionoidea und "Calopterygoidea" zu sprechen scheinen. Es ist darüberhinaus offensichtlich, daß die Frage der Monophylie der Zygoptera in engstem Zusammenhang mit der Frage des Flügelgeäders im Grundplan der \*Odonata steht und nicht davon losgelöst beantwortet werden kann. Wie bereits erwähnt wurde gab es bisher aber keinen Versuch einer wirklichen Grundplanrekonstruktion mit den Methoden der Phylogenetischen Systematik (Kladismus). Da sich im Rahmen meiner Arbeit gezeigt hat, daß ein Außengruppenvergleich deutlich für einen anisozygopteroiden Grundplanzustand spricht (siehe Kapitel 5.3.), allen bisherigen Argumente für eine Paraphylie der Zygoptera von mir widerlegt werden konnten (siehe Kapitel 5.3.) und zudem eine Analyse zahlreicher morphologischer Merkmale (BECHLY, 1993b und unveröffentlichte Vorstudien zum Dissertationsthema) keine neuen Hinweise auf eine Paraphylie der Zygoptera



erbringen konnte, gibt es gemäß Hennigs Hilfsprinzip keinen vernünftigen Grund die einzigartigen Merkmale der Zygoptera nicht als deren Synapomorphien zu deuten (HENNIG, 1953, 1986). Einzig die paarigen Appendices inferiores der Männchen scheinen tatsächlich eine Sympleisiomorphie zu sein, da sie in gleicher Form wie bei den Zygoptera, insbesondere manchen "Calopterygoidea" (z.B. Polythoridae), auch bei frühen Stammgruppenvertretern der "Anisozygoptera" & Anisoptera auftreten (z.B. *Tarsophlebia exima*) (CARLE, 1982d; PRITYKINA, 1985; NEL et al., 1993). Folgende Merkmale können daher als Synapomorphien der verschiedenen Zygopterentaxa gelten:

- 1.) Vorhandensein dreier larvaler Caudalkiemerblätter, die in einigen wenigen Taxa allerdings sekundär zu dornenförmigen oder kissenförmigen Caudalkiemern abgewandelt wurden.
- 2.) Hammerhai-artig verbreiteter Kopf mit sehr weit auseinandergerückten Komplexaugen. Zwar besitzen auch die Epiophlebiidae ("Anisozygoptera") und die basalen Anisoptera (Petaluridae, Austropetaliidae und Gomphidae) deutlich getrennte Komplexaugen, jedoch keine auffällige Verbreiterung des Kopfes in der Frontalansicht.
- 3.) Eine extreme Schrägstellung des Pterothorax. Diese ist deutlich stärker als bei den Epiophlebiidae und den Anisoptera und bewirkt, daß bei denjenigen Zygoptera, die ihre Flügel in der Ruhehaltung dorsal zusammenlegen, dieselben parallel dem Abdomen zu liegen kommen. Der schräggestellte Pterothorax ist also quasi eine funktionell analoge Struktur zum Flügelgelenk der Neoptera (NEWMAN, 1982: 45).
- 4.) Ein im Verhältnis zum Thorax sehr langes und schlankes Abdomen, mit mehr oder weniger drehrunden Abdominalsegmenten. Die relativ kompakten Abdomina der Philogangidae, Diphlebiidae, Chlorocyphidae und Euphaeidae sind sehr wahrscheinlich Autapomorphien der betreffenden Taxa. Konvergent besitzen einige Gomphidae und Corduliidae (Anisoptera) gleichfalls ein sehr schlankes Abdomen, dieses gehört jedoch nicht zum Grundplan der beiden Familien.
- 5.) Ein dreieckiger Querschnitt der abdominalen Sternite, die stets einen kräftigen, medianen Längskiel besitzen. Dieses Merkmal findet sich bei allen Zygoptera (einschließlich Hemiphlebiidae und Perilestidae) deutlich ausgeprägt, am deutlichsten allerdings bei den Coenagrionoidea (Autapomorphie). Die Epiophlebiidae ("Anisozygoptera") und Anisoptera (außer Macrodiplacidae und Libellulidae) besitzen flach abgerundete, ungekielte Abdominalsternite. Das Vorkommen gekielter, dreieckiger Abdominalsternite bei den stark abgeleiteten Macrodiplacidae und Libellulidae muß als Konvergenz zu den Zygoptera interpretiert werden, da anderenfalls das Fehlen bei den Epiophlebiidae und den basalen Anisoptera als vielfach konvergente Reduktion (mindestens 10-fach!) interpretiert werden müßte.
- 6.) Besitz eines zumindest kurz gestielten Flügels, dessen Petiolus länger ist als breit. Das völlige Fehlen eines Petiolus bei den Calopterygidae (Hetaerinae und Calopteryginae), sowie einigen Euphaeidae ist sehr wahrscheinlich sekundär bedingt, da das basalste Taxon der Calopterygidae (*Caliphaea*) einen deutlichen Petiolus besitzt und auch die Mehrzahl der Euphaeidae zumindest einen sehr kurzen Petiolus besitzen. Außerdem haben die nahe verwandten Chlorocyphidae, Polythoridae und Dictyrididae einen sehr deutlichen Petiolus. Der extrem lange Petiolus der Lestinoidea und Coenagrionoidea ist vermutlich ebenfalls abgeleitet, gehört also nicht zum Grundplan der Zygoptera.
- 7.) Völlig gleichgestaltete Vorder- und Hinterflügel in beiden Geschlechtern, durch Reduktion des Cubitoantraumes insbesondere im Hinterflügel. Im Grundplan der \*Odonata war der Cubitoantrum der Hinterflügel dagegen etwas breiter als derjenige der Vorderflügel. Weder die gleichgestalteten Flügelpaare der Zygoptera noch die extrem ungleichen Flügelpaare der Anisoptera entsprechen daher dem Grundplanzustand der \*Odonata (vergl.

- TILLYARD, 1917: 51 und 66). Es handelt sich also jeweils um alternativ-autapomorphe Ausprägungen.
- 8.) Mikroskulpturen des Pterostigma sowie die wabenartigen Zellen auf den Flügeladern, die das Pterostigma begrenzen (HEYMER, 1973b, 1975a; BECHLY, diese Arbeit).
  - 9.) Vorhandensein von deutlichen Junktionsdornen auf den Queradern, dorsal und ventral beidseitig der Längsadern RP<sup>1</sup>, RP<sup>2</sup> und MP (BECHLY, diese Arbeit) sowie eine gelenkige Verbindung dieser Queradern mit den erwähnten Längsadern. Bei zahlreichen Anisoptera kommen zwar ebenfalls Junktionsdornen vor, aber niemals in dieser Verteilung.
  - 10.) RP und MP tragen, mit Ausnahme einiger Chlorocyphidae (D'ANDREA & CARFI, 1988) und Dictyriidae, auf der Dorsalseite keine oder nur sehr wenige, kleine Dornen (BECHLY, diese Arbeit). Bei den Epiophlebiidae und den Anisoptera tragen diese Adern dorsal, zumindest in ihren distalen Bereichen, stets zahlreiche lange Dornen und das generelle Verteilungsmuster der Längsaderdornen deutet darauf hin, daß dieser Merkmalszustand ursprünglich ist.
  - 11.) Eine auffällige Verdichtung der Costalranddornen am Flügelapex (D'ANDREA & CARFI, 1994), während deren Dichte am Apex der Epiophlebiidae und Anisoptera nur unwesentlich oder gar nicht zunimmt, bzw. nicht selten sogar abnimmt.
  - 12.) Vorhandensein kurzer Macrotrichen auf der Ventralseite der ScP - sowie auf der Dorsalseite des RA +. Soweit Macrotrichen auf den Flügeladern nicht völlig reduziert wurden, sind diese kurzen Borsten zusätzlich oder anstatt der langen Macrotrichen, welche gegebenenfalls auf den entgegengesetzten Seiten der entsprechenden Adern zu finden sind (BECHLY, diese Arbeit). Bei den Anisoptera kommen derartige kurze Macrotrichen nur auf der M&Cu (auch bei Zygoptera) und der MP bzw. MP&CuA (nur bei Anisoptera) vor.
  - 13.) Deutlich lateral abgeflachte Queradern (BECHLY, diese Arbeit). Im Gegensatz zu den Queradern aller Zygoptera besitzen die Queradern der Anisoptera stets einen mehr oder weniger kreisrunden Querschnitt.
  - 14.) Ausbildung einer deutlichen Diskoidalverspannung, d.h. einer Chitinleiste, welche die distale Diskoidalader (= MAb + ?) und die Subdiskoidalader (= CuA +) auf der Dorsalseite spantenartig verbindet (BECHLY, diese Arbeit.). Die Ausbildung einer deutlichen Arculusverspannung, d.h. einer Chitinleiste, welche den anterioren und posterioren Abschnitt des Arculus auf der Dorsalseite spantenartig verbindet, muß hingegen auf Konvergenz beruhen, da ein posteriorer Arculus (= basale Diskoidalquerader) bei *Hemiphlebia* (Hemiphlebioidea: Hemiphlebiidae) und *Chorismagrion* (Lestinoidea: Chorismagrionidae) fehlt und somit nicht zum Grundplan der Zygoptera gehört.
  - 15.) Obliteration der Ausprägung des posterioren Anteils der Basalverspannung in der ventralen Flügelmembran (BECHLY, diese Arbeit). Möglicherweise ist auch die Tatsache, daß ein Abwärtsknick der CP am Nodus zumindest in der Dorsalansicht nicht zu erkennen ist und auch in der Ventralansicht bestenfalls undeutlich ausgebildet ist, ein Reduktionsmerkmal und somit eine potentielle Autapomorphie der Zygoptera. Ein solcher CP-Knick ist bei allen Anisoptera (außer Aeschniidae) und den meisten "Anisozygoptera" (außer *Epiophlebia*, aber einschließlich der sehr basalen Tarsophlebiidae) vorhanden und sowohl in der Dorsalansicht als auch in der Ventralansicht deutlich zu erkennen (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984; NEL et al., 1993). Bei den Zygoptera ist diese Struktur bei den basalen Formen (Lestinoidea, "Calopterygoidea", Hypolestinae, Pseudostigmatidae und Platystictidae) teilweise und bei den stärker abgeleiteten Taxa (z.B. Protoneuridae, Platycnemididae und Coenagrionidae) völlig reduziert.

- 16.) Vorhandensein eines "Ligula-Schwellkörpers" der Männchen (PFAU, 1971, 1991), obwohl dessen funktionelle Deutung als Schwellkörper recht zweifelhaft zu sein scheint, da das Begattungsorgan während der Kopulation nicht fixiert wird, sondern hochbeweglich ist (LINDEBOOM, pers. Mitt. 1994). Möglicherweise ist sogar die Ligula selbst eine Autapomorphie der Zygoptera, obwohl der rudimentäre Processus furculiformes bei den Epiophlebiidae für eine Reduktion der Ligula bei den "Anisozygoptera" & Anisoptera spricht (PFAU, 1991).
- 17.) Ausbildung der Lamina batilliformes und einer medianen Einsenkung (Ligula versenkt) des sekundären Kopulationsapparates der Männchen (LINDEBOOM, pers. Mitt. 1994). Beide Strukturen fehlen den "Anisozygoptera" und Anisoptera und sind somit ausschließlich bei den Zygoptera vorhanden (ASAHINA, 1954; PFAU, 1971; SRIVASTAVA & SRIVASTAVA, 1988).
- 18.) Vorhandensein einer Ovipositor tasche der Weibchen, die durch die vergrößerten äußeren Valven des Abdominalsternites S9 gebildet wird (LINDEBOOM, pers. Mitt. 1994).
- 19.) Vorhandensein eines zweiten Tergopleuralmuskels, der die Dorsalfaltung der Flügel in der Ruhelage bewirkt (NEVILLE, 1960). Da dieser Muskel nur bei wenigen Taxa nachgewiesen wurde und keineswegs alle Zygoptera eine geschlossene Flügelruhehaltung zeigen, bleibt nachzuweisen ob dieser Muskel wirklich bei allen Zygoptera vorhanden ist. Möglicherweise autapomorph für die Zygoptera könnten auch histologische Unterschiede zwischen den Flugmuskeln der Zygoptera und Anisoptera sein, da die Myofibrillen der Zygoptera stets paarweise orientiert sind, im Gegensatz zu den einzelnen Myofibrillen der Anisoptera, die den Grundplanzustand darzustellen scheinen (NEWMAN, 1982: 34).

Eine Reihe von Merkmalen der rezenten Zygoptera, z.B. der hammerförmige Kopf und das schlanke Abdomen sowie die pseudo-neoptere Flügelruhehaltung zahlreicher Zygoptera ist in Übereinstimmung mit der Hypothese von KENNEDY (1919), der davon ausging, daß sich unter dem adaptiven Druck von Freßfeinden zwei Gruppen aus den anisozygopterenartigen Ahnen herausbildeten, die sich für unterschiedliche Strategien der Feindvermeidung spezialisierten: Zum Einen die Anisoptera, die sich durch Perfektion der Flugfähigkeit den Freßfeinden entzogen und zum Anderen die Zygoptera, die sich durch eine kryptische Lebensweise zwischen Gräsern, Binsen und Seggen, die erstmals in der oberen Kreide auftraten und im frühen Tertiär an Bedeutung gewannen, ihren Freßfeinden entzogen. Dafür spricht auch die Optimierung des Zygopterenflugapparates für langsamen Manoevriertflug ("hovering"), im Gegensatz zur Schnellflugoptimierung des Anisopterenflugapparates (NEWMAN, 1982: 274).



## 6. ZUSAMMENFASSUNG

Die verschiedenen Strukturen des Libellenflügels, insbesondere des Flügelgeäders, werden beschrieben und deren phylogenetische und evolutive (funktionell-adaptive) Bedeutung erörtert. Besondere Berücksichtigung findet dabei die Tatsache, daß es sich bei den Flügeladern um komplexe räumliche Strukturen handelt, die sehr variable Spezialisierungen in ihrer Oberflächenstruktur zeigen, wie z.B. Gelenke, Suturen, membranöse Zonen, Mikroskulpturen, Dornen und Macrotrichen. Auf unterschiedlichste Weise werden flugmechanisch wichtige Verstrebungen und Verspannungen realisiert, die an Hand zahlreicher Taxa vergleichend beschrieben werden. In Zusammenhang mit der Korrugation der Flügeladern werden charakteristische Verteilungsmuster der Dornen (speziell der Junktionsdornen) und der Macrotrichen aufgezeigt sowie das Vorkommen von zwei verschiedenen Macrotrichen-Typen nachgewiesen. Bei den gestieltflügeligen Libellen werden drei Bautypen des Petiolus nachgewiesen, die sich in der Natur der Längsaderverschmelzungen unterscheiden.

Die Kriterien zur Homologisierung von Flügeladern werden diskutiert, die Praetracheations-Theorie wird zugunsten der Praedeterminations-Theorie verworfen. Eine Reihe von morphologischen Kriterien zur Charakterisierung von Queradern und Längsadern, insbesondere das Vorkommen von Macrotrichen, wird als unzuverlässig erkannt. Die sehr kontroversen bisherigen Homologie-Hypothesen und darauf aufbauenden Terminologien werden kritisch verglichen, wobei sich das System von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), mit Einschränkungen, als dasjenige mit dem höchsten Erklärungswert erweist. Noch unveröffentlichte Änderungen ihrer früheren Interpretation des basalen Flügelgeäders der "Eugeropteridae" † (KUKALOVA-PECK, pers. Mitt. 1994) konnten in dieser Arbeit dagegen nicht bestätigt werden.

Die Natur des Costalrandes als Verschmelzungsprodukt dreier Längsader (basal CA&CP&ScA'; distal CA&ScA'&ScP) wird bestätigt, die Existenz einer Praecosta (KUKALOVA-PECK, 1983) wird allerdings, mangels empirischer Evidenz, in Zweifel gezogen. Desgleichen die Annahme, daß der RP3&4 (hier: RP") auf eine Verschmelzung zweier primärer RP-Äste zurückzuführen sei. Die scheinbare Verlängerung der ScP durch den Nodus hindurch, wird bei allen rezenten und fossilen Libellen, mit Ausnahme der Sieblosiidae †, als sekundäre Bildung des postnodalen Quergeäders gedeutet. Die Entdeckung von stets wechselständigen Antenodalqueradern im Vorderflügel der neotropischen Libellulidengattung *Zenithoptera* ermöglicht erstmals die sichere Identifizierung der beiden primären Antenodalverspannungen (ax1 und ax2) bei den Libellulidae. Das vermeintliche Rspl - der Cordulegastridae wird als sekundäre Gabelung des IR2 + erkannt. Die Frage, ob es sich bei der Distalseite der Diskoidal- bzw. Trigonalzelle um einen primären Ast der MA handelt oder nur um eine sekundär verstärkte Querader, konnte nicht geklärt werden, während die Costalseite der Trigonalzelle zweifelsfrei als sekundäre Ader erkannt wird.

Eine neue Interpretation der komplexen Evolution des Flügelgeäders im Cubitoanalraum, insbesondere des CuA, wird vorgestellt. Die sekundär konvexe Korrugation der AP (Analrand) wird durch eine Verschmelzung mit der konvexen AA" erklärt. Die scheinbare Gabelung der Analader (CuP&AA') im Vorderflügel der Libelluloidea und Petaluridae sowie in beiden Flügelpaaren der Aeschniidae †, beruht auf der Umbildung einer Cubitoanalquerader in einen sekundären Ast dieser Längsader. Die Jugaladern werden bei allen \*Odonata als reduziert bzw. mit dem Flügelhinterrand verschmolzen interpretiert. Die Membranula der Anisoptera wird nicht als rudimentäres Jugalfeld (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984), sondern als sekundäres Derivat der Artikularmembran erachtet. Eine dieser Membranula sehr wahrscheinlich homologe Struktur wird innerhalb der Zygoptera nachgewiesen. Der doppelte pleurale Flügelgelenkopf der Odonata wird

als Autapomorphie dieser Ordnung interpretiert (*contra* PFAU, 1991) und beruht vermutlich nicht auf einer sekundären Aufgabelung des Flügelgelenkpfes, sondern auf der Verschmelzung von zwei Pleuralleisten mit zwei Flügelgelenkköpfen (Autapomorphie der Odonoptera) innerhalb der Stammlinie der Odonata. Eine neue Interpretation des Flügelgeäders der rezenten Platystictidae, der fossilen Protanisoptera †, Triadophlebiomorpha † und "Protozygoptera" † sowie einiger weiterer fossiler Taxa, wird vorgeschlagen. Aufgrund von Analogieschlüssen wird mittels des Flügelgeäders der Aeschniidae † eine plausible Erklärung für das Aussterben dieser mesozoischen Anisopterenfamilie formuliert.

Eine stringente, auf Homologien basierende, Terminologie des Libellenflügelgeäders wird als wesentliche Voraussetzung für zukünftige phylogenetische Untersuchungen vorgestellt; ebenso zahlreiche definitorische Präzisierungen und Ergänzungen zur allgemeinen Terminologie des Insektenflügelgeäders.

Basierend auf der Methodik der Phylogenetischen Systematik wird die Ausprägung des Flügelgeäders im Grundplan der \*Odonata rekonstruiert. Dieser Grundplan schließt den Besitz zahlreicher Antenodalqueradern, die mediane Position des Nodus und einen ungestielten Flügel mit basal offener Diskoidalzelle ein. Frasers Argumente der "anal crossing" und der "primary antenodals" zugunsten eines zygoteroiden Ahnen der rezenten Odonata werden widerlegt und durch die Hypothese eines anisozygoteroiden Ahnen ersetzt. Szenarien zur Evolution des Flügelgeäders der Odonoptera werden, u.a. auch graphisch, entwickelt; desgleichen auch Szenarien zur Entstehung des Flügelgeäders der Triadophlebiomorpha † und Anisoptera.

Da die Monophylie der Odonata und der Anisoptera außer Zweifel steht und die Paraphylie der "Anisozygotera" sowie deren phylogenetische Verwandtschaft mit den Anisoptera bereits nachgewiesen werden konnten, stellt der phylogenetische Status der Zygotera das zentrale Problem der Libellenphylogenetik dar (PFAU, 1991). Außerdem spielt die Frage, ob die Zygotera den "Anisozygotera" & Anisoptera als monophyletische Schwestergruppe gegenüberstehen oder paraphyletisch in Hinsicht auf die übrigen \*Odonata sind, eine wichtige Rolle für die Rekonstruktion des Flügelgeäders im Grundplan der \*Odonata. Hinsichtlich dieser Frage konnten alle früheren Argumente zugunsten einer Paraphylie der Zygotera im Rahmen dieser Arbeit widerlegt werden. Dies gilt insbesondere auch für Frasers Merkmal einer angeblichen Basalverschiebung der ersten RP-Gabelung und des IR2-Ursprunges. Außerdem werden neue Hinweise (19 potentielle Synapomorphien) für die Monophylie der Zygotera aufgezeigt, darunter folgende neue Merkmale: Die Mikroskulpturen des Pterostigma; die Ausprägung und Verteilung der Junktionsdornen; die Reduktion der langen Dorsaldornen auf dem RP und der MP; das Vorhandensein kurzer Macrotrichen auf der Ventralseite der Konkavadern und der Dorsalseite der Konvexadern; die starke laterale Abflachung der Queradern; die Ausbildung einer deutlichen Diskoidalverspannung sowie die Obliteration der Ausprägung des posterioren Anteils der Basalverspannung in der ventralen Flügelmembran und die zumindest teilweise Reduktion des CP-Knickes am Nodus.

Unabhängig von der speziellen Fragestellung des Libellenflügelgeäders werden die verschiedenen Hypothesen zur Entstehung des Insektenflügels verglichen und eine neue Hypothese vorgestellt, die auf einer Synthese der Paranotal- und der Pleuraltheorie beruht. Außerdem werden einige theoretische Aspekte der Homologienforschung, Funktionsmorphologie und Evolutionsbiologie aus der Sichtweise des Kladismus erörtert.

## 7. LITERATUR

- ADOLPH, G.E. (1879): Ueber Insectenflügel. - *Nova Acta Leopoldina.*, 41: 215-291, 6 Taf.
- AGUESSE, P. (1968): *Les Odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles atlantiques*. Bull. C.N.R.S., 4: 258 S.. Masson & Cie: Paris (Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen)
- ARNOLD, J.W. (1963): A note on the pterostigma in insects. - *Can. Ent.*, 95: 13-16
- ARNOLD, J.W. (1964): Blood Circulation in Insect Wings. - *Mem. ent. Soc. Canada*, 38: 5-48, Figs. 1-72
- ASAHINA, S. (1954): *A morphological study of a relic dragonfly Epiophlebia superstes Selys (Odonata, Anisozygoptera)*. The Japan Society for the Promotion of Science: Tokyo. iv + 153 S., Taf. 1-70
- ASAHINA, S. (1957): On the pterothoracic interpleural suture of Mesozoic and recent Odonata. - *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. VI)*, 13: 1-7
- AUDOUIN, V. (1824): Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. - *Ann. Sci. Nat. Ser. I*, Vol. 1: 97-135, 416-432
- AX, P. (1984): *Das Phylogenetische System*. Fischer: Stuttgart / New York. 349 S.
- AX, P. (1988): *Systematik in der Biologie*. Fischer: Stuttgart. 181 S. (UTB 1502)
- AZUMA, A. & AZUMA, S. & WANATABE, I. & FURUTA, T. (1985): Flight mechanics of a dragonfly. - *J. exp. Biol.*, 116: 79-107
- BARTENEFF, A.N. (1929): Die Bestimmungstabelle der Gattungen der Unterfamilie Libellulinae (Odonata, Fam. Libellulidae). - *Zool. Jahrb. (Jena)*, 56: 357-424
- BECHLY, G. (1993a): Fossil odonates in dominican and baltic amber. - *Argia*, 5(1): 13-15
- BECHLY, G. (1993b): A brief report of an ongoing cladistic study on the phylogenetic relationships of the fossil and extant odonate family group taxa. - *Petalura*, 1: 19-20
- BECHLY, G. (1993c): Review of: CARPENTER, F. (1992): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda. Vo. 4(3) and 4(4). Superclass Hexapoda. - *Petalura*, 1: 23-25
- BECHLY, G. (1993d): Review of: NEL, A. et al. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles - Phylogénie et classification (Odonata). - *Petalura*, 1: 25-28
- BECHLY, G. (in Vorber. a): A cladistic study of the Odonatoptera and a reconstruction of the wing-venation in the groundplan of crown group Odonata.
- BECHLY, G. (in Vorber. b): The phylogenetic relationships of the neotropical pseudostigmatid genera and the african genus *Coryphagrion*. - *Petalura*, 3 (1995):
- BECHLY, G. (in Vorber. c): Taxonomic catalogue of the family-group taxa and higher taxa of the fossil and extant Odonata.
- BECHLY, G. (in Vorber. d): The phylogenetic position of petalurids within Anisoptera, the phylogeny of the extant Petaluridae, and the status of fossil "petalurids". - *Petalura*, 3 (1995):
- BELLE, J. (1979): An attempt at the subfamily classification of the Gomphidae, based on some new interpretations of wing venation (Anisoptera). - *Odonatologica*, 8(1): 43-46
- BIRKET-SMITH, J.S.R. (1984): Prolegs, legs and wings of insects. - *Entomonograph*, 5: 1-128
- BOCHAROVA-MESSNER, O.M. (1959): Development of the wing in the early post-embryonic stage in the ontogeny of dragonflies (Order Odonata). - *Trudy Inst. Morf. Zhivot.*, 27: 187-200 (in russisch)
- BOCHAROVA-MESSNER, O.M. (1969): Principles of ontogenesis of the pterothorax in Polyneoptera in relation with the problem of the origin and evolution of the insect flight



- apparatus. S. 7-26 in: FEDOTOV, D.M. (Hrsg.) (1969): *Problems of the functional morphology and embryology of insects*. Nauka Press: Moskau (in russisch)
- BOCHAROVA-MESSNER, O.M. (1971): On the origin of flight apparatus of insects. - *Proc. 13th Int. Congr. Ent. (1971, Moscow)*, 1: 232
- BOCHAROVA-MESSNER, O.M. (1978): Surface relief of insect wings. - *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 241: 357-360 (in englisch)
- BOCK, W.J. & WAHLERT, G. von (1965): Adaption and the form-function complex. - *Evolution*, 19: 269-299
- BODE, A. (1953): Die Insektenfauna des ostniedersächsischen Oberen Lias. - *Palaeontographica (A)*, 103(1-4): 1-375
- BORROR, D.J. (1945): A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). - *Ann. ent. Soc. Amer.*, 38: 168-194
- BORROR, D.J. & DELONG, D.M. & TRIPLEHORN, CH. A. (1976): *An introduction to the study of insects, fourth edition*. Holt, Rinehart and Winston: New York etc. 852 S. (5. ed., 1981, xi + 827 S.)
- BOUDREAUX, H.B. (1979): *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*. Wiley: New York. 320 S.
- BRADLEY, J.C. (1931): A laboratory guide to the study of the wing veins of insects. Illston: Ithaca, N.Y., USA. 41 S.
- BRADY, R.H. (1979): Natural selection and the criteria by which a theory is judged. - *Syst. Zool.*, 28(4): 600-621
- BRADY, R.H. (1982): Theoretical issues and "pattern cladistics". - *Syst. Zool.*, 31(3): 286-291
- BRADY, R.H. (1983): Parsimony, hierarchy and biological implications. S. 49-60 in: PLATNICK, N.I. & FUNK, V.A. (Hrsg.) (1983): *Advances in Cladistics*, 2. Columbia Univ. Press: New York
- BRADY, R.H. (1985): On the independance of systematics. - *Cladistics*, 1: 113-125
- BRAUCKMANN, C. & ZESSIN, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). - *Deut. ent. Zeit.*, (N.F.) 36(1-3): 177-215, Taf. 3-8
- BRAUER, F. (1857): *Neuroptera austriaca*. C. Gerold's Sohn: Wien
- BRAUER, F. & REDTENBACHER, J. (1888): Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten. - *Zool. Anz.*, 11: 443-447
- BRIDGES, C.A. (1993): *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world (second edition)*. The Author: Urbana, IL, USA. 806 S.
- BRODSKII, A.K. (1970): Organization of the flight system of *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). - *Ent. Obozr.*, 49: 307-315 (in russisch)
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. (1991): *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Univ. Chicago Press: Chicago / London
- BURMEISTER, C.H.C. (1839): *Handbuch der Entomologie*. 2(2). *Neuroptera*. Reimer: Berlin. xii + 757-1050 S.
- CALVERT, P.P. (1893): North American Odonata. Catalogue of the Odonata (Dragonflies) of the vicinity of Philadelphia, with an introduction to the study of this group of insects. Part 1. General account of Odonata. - *Trans. amer. ent. Soc.*, 20: 153-218
- CALVERT, P.P. (1911): Studies on Costa Rican Odonata. The larva of Cora. - *Ent. News*, 22: 49-64
- CALVERT, P.P. (1913): The fossil odonate *Phenacolestes*, with a discussion of the venation of the legion Podagrion Selys. - *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 65: 225-272, Taf. 14

- CALVERT, P.P. (1929): The significance of odonate larvae for insect phylogeny. - *Proc. 4th Int. Congr. Ent.* (1929), 2: 919-925
- CAMPION, H. (1913): The antenodal reticulation of the wings of Agrionine dragonflies. - *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 65: 220-224
- CARLE, F.L. (1982a): *A contribution to the knowledge of the Odonata*. Ph.D. thesis, Virginia Polytech. Inst. & St. Univ.: Blacksburg, VA, USA \*
- CARLE, F.L. (1982b): The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: A continuing debate. - *Soc. int. Odonatol. rapid Commun.*, 4: x + 66 S.
- CARLE, F.L. (1982c): Thoughts on the origin of insect flight. - *Ent. News*, 93(5): 159-172
- CARLE, F.L. (1982d): Evolution of the odonate copulatory process. - *Odonatologica*, 11(4): 271-286
- CARLE, F.L. (1986): The classification, phylogeny and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification. - *Odonatologica*, 15(3): 275-326
- CARLE, F.L. & LOUTON, J.A. (1994): The larva of *Neopetalia punctata* and establishment of Austropetaliidae fam. nov. (Odonata). - *Proc. ent. Soc. Wash.*, 96(1): 147-155
- CARLE, F.L. & WIGHTON, D.C. (1990): Chapter 3. Odonata. in: Grimaldi, D.A. (1990): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. - *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, 195: 51-68
- CARPENTER, F.M. (1931): The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonata, and Odonata. - *Amer. J. Sci. (ser. 5)*, 21(5): 97-139
- CARPENTER, F.M. (1932): Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. - *Ann. Carn. Mus.*, 21: 97-129
- CARPENTER, F.M. (1939): The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, ... - *Proc. amer. Acad. Arts Sci.*, 73(3): 29-70, Taf. 1-2
- CARPENTER, F.M. (1943): The Lower Permian insects of Kansas. Part 9. The orders Neuroptera, ..., with additional Protodonata and Megasecoptera. - *Proc. amer. Acad. Arts Sci.*, 75: 55-84
- CARPENTER, F.M. (1947): Lower permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata. - *Proc. amer. Acad. Arts Sci.*, 76(2): 25-54, 28 Abb.
- CARPENTER, F.M. (1960): Studies on North American Carboniferous insects. 1. The Protodonata. - *Psyche*, 67: 98-110, Taf. 11
- CARPENTER, F.M. (1966): The Lower Permian insects of Kansas. Part 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera. - *Psyche*, 73(1): 46-88
- CARPENTER, F.M. (1979): Lower Permian insects of Oklahoma. Part 2. Orders Ephemeroptera and Palaeodictyoptera. - *Psyche*, 86: 261-290
- CARPENTER, F.M. (1992): *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda. Vol. 3 and 4. Superclass Hexapoda*. Geol. Soc. of Amer. & Univ. of Kansas: Boulder, CO & Lawrence, KS
- CARROLL, R.L. (1993): *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Übersetzt und bearbeitet von W. Maier und D. Thies. Thieme: Stuttgart / New York. ix + 684 S.
- CHAO, H.-F. (1951): A note on the persistence of a much neglected primary antenodal crossvein in the order Odonata. - *Ent. News*, 62(3): 103-105
- COMPTE SART, A. (1971): La filogenia en los Odonatos. - *Actas del 1. Simposio Internacional de Zoofilogenia, (Salamanca 1969) (I)*, 36: 329-332
- COMSTOCK, J.H. (1918): *The wings of insects. An exposition of the uniform terminology of the wing veins of insects and discussion of the more general characteristics of the wings of several orders of insects*. Comstock Publ. Co.: Ithaca, N.Y.. 430 S.

- COMSTOCK, J.H. & COMSTOCK, A.B. (1895): *A manual for the study of insects*. Comstock Publ. Co.: Ithaca, N.Y.
- COMSTOCK, J.H. & NEEDHAM, J.G. (1898): The wings of insects. Chap. 4, III. The venation of the wings of the Odonata. - *Amer. Natur.*, 32: 903-911
- COMSTOCK, J.H. & NEEDHAM, J.G. (1898-1899): *The wings of insects*. Comstock Publ. Co.: Ithaca, N.Y.. 124 S. (Reprint einer Serie von 10 Artikeln im *American Naturalist*, vols. 32 & 33)
- CONCI, C. & NIELSEN, C. (1956): *Fauna D'Italia - Vol. I - Odonata*. Ed. Calderini: Bologna. x + 298 S.
- CRAMPTON, G. (1916): The phylogenetic origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory. - *J. New York ent. Soc.*, 24: 267-301
- D'ANDREA, M. & CARFÍ, S. (1988): Spines on the wing veins in Odonata. 1. Zygoptera. - *Odonatologica*, 17(4): 313-335
- D'ANDREA, M. & CARFÍ, S. (1989): Spines on the wing in Odonata. 2. Anisozygoptera and Anisoptera. - *Odonatologica*, 18(2): 147-178
- D'ANDREA, M. & CARFÍ, S. (1990): Wing spine distribution: A new character for sexual differentiation in Lestidae (Zygoptera). - *Odonatologica*, 19(2): 173-179
- D'ANDREA, M. & CARFÍ, S. (1991): Spines on the wing in Odonata: are they aerodynamic? S. 281-290 in: LANZAVECCHIA, G. & VALVASSORI, R. (Hrsg.) (1991): *Form and function in zoology*. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 5, Mucchi, Modena
- D'ANDREA, M. & CARFÍ, S. (1994): Spines on the wing in Odonata. 3. The vein edge. - *Adv. Odonatol.*, 6: 21-43
- DELANY, M.J. (1959): Life histories and biology of two species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus*. - *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 63: 501-533
- DREYER, W. (1986): *Die Libellen*. Gerstenberg: Hildesheim. 219 S.
- DÜRKEN, B. (1907): Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. - *Z. Wiss. Zool.*, 87: 435-550
- DÜRKEN, B. (1928): Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. - *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)*, 44: 439-614
- DUNKLE, S.W. (1991): Review of the neotropical damselfly family Dictyriidae (new spelling), with an annotated bibliography (Zygoptera). - *Odonatologica*, 20(4): 401-416
- EDMUNDS, G.F. & TRAVER, J.R. (1956): The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the arctype insect wing. - *J. Wash. Acad. Sci.*, 44: 390-400
- EIDMANN, H. & KÜHLHORN, F. (1970): *Lehrbuch der Entomologie*. Parey: Hamburg / Berlin. 633 S.
- ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J. (1980): *Phylogenetic patterns and evolutionary process*. Cambridge Univ. Press: New York
- FAITH, D.P. (1992): Systematics and conservation: on predicting the feature diversity of subsets of taxa. - *Cladistics*, 8(4): 361-373
- FARRIS, J.S. (1982): Outgroup and parsimony. - *Syst. Zool.*, 31(3): 328-334
- FENNAH, R.G. (1944): The morphology of the tegmina and wings in Fulgoroidea. - *Proc. ent. Soc. Wash.*, 46(7): 185-199
- FLOWER, J.W. (1964): On the origin of flight in insects. - *J. Insect Physiol.*, 10: 81-88
- FORBES, W.T.M. (1943): The origin of wings and venational types in insects. - *Amer. Midl. Natur.*, 29: 381-405 \*



- FRASER, F.C. (1933-1936): *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Odonata.* vols. 1-3. Taylor & Francis: London. vol.1, 1933: xiv + 423 S., 1 Karte; vol.2, 1934: xxiv + 398 S., 4 Taf.; vol. 3, 1936: xii + 461 S., 2 Taf.
- FRASER, F.C. (1937): A note on the persistence of the primary antenodal nervures in the order Odonata. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 12(8/9): 101-107
- FRASER, F.C. (1938a): A note on the fallaciousness of the theory of pretracheation in the venation of Odonata. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 13(4/6): 60-70
- FRASER, F.C. (1938b): A note on the Tillyardian notation of the anal nervure in Odonata. - *Entomologist*, 71: 273-274
- FRASER, F.C. (1938c): A note on the polymorphic venation of *Epiophlebia superstes* (Selys) (Odonata) and its phylogenetic importance. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 13(10/12): 155-157
- FRASER, F.C. (1939): A note on the function, incidence and phylogenetic importance of the basal accessory antenodal nervures in the order Odonata. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 14(4/6): 63-68
- FRASER, F.C. (1940): A note on the classification of *Zacallites balli* Cockerell (Upper Eocene) (Order Odonata). - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 9(4): 62-64
- FRASER, F.C. (1942a): The character of the nodal complex in the Synthemistinae (Odonata). - *Ent. mon. Mag.*, 78: 181
- FRASER, F.C. (1942b): A note on the evolution of some venational structures in the dragonfly wing. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 17(4/6): 64-69
- FRASER, F.C. (1942c): A note on the wing-trichiation of the Odonata. - *Ent. mon. Mag.*, 78: 235-236
- FRASER, F.C. (1943): The function and comparative anatomy of the oreillets in the Odonata. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 18(4/6): 50-56
- FRASER, F.C. (1944): The significance of vestigial oblique veins in the evolution of intercalated veins in the odonate wing, with the description of a new genus. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 13(5/6): 58-67
- FRASER, F.C. (1945): A note on the importance of *Eolestes synthetica* Cockerell in the phylogeny of the Odonata. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 20(4/6): 54-56
- FRASER, F.C. (1948): A new interpretation of the course of the subcostal vein in the wings of Odonata, with remarks on Zalesky's notation. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 23(4/6): 44-50
- FRASER, F.C. (1952): A further note on the remarkable character of the venation of the Syntheminae (Odon., Corduliidae). - *Ent. mon. Mag.*, 88: 158-159
- FRASER, F.C. (1953): The character of the anal vein in *Lestoidea* Tillyard with some remarks on the position of the genus in the order Odonata. - *Ent. mon. Mag.*, 89: 227-230
- FRASER, F.C. (1954): The origin and descent of the Odonata based on the evidence of persistent archaic characters. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 23: 89-94, 1 Taf.
- FRASER, F.C. (1955a): Note on *Tarsophlebiopsis mayi* Tillyard. - *Psyche*, 62(3): 134-135
- FRASER, F.C. (1955b): A study of *Hemiphlebia mirabilis* Selys (Odonata), a survival from the Permian. - *Ent. mon. Mag.*, 91: 110-113
- FRASER, F.C. (1957): *A reclassification of the order Odonata*. Publ. R. Zool. Soc. N.S.W.: Sydney. 134 S., 1 Taf.
- FRÖHLICH, C. (1903): *Die Odonaten und Orthopteren Deutschlands*. Fischer, Jena
- GAFFNEY, E.S. (1979): An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. S. 79-111 in: CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. (Hrsg.) (1979): *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia Univ. Press: New York

- GARCIA-BELLIDO, A. & LAWRENCE, P.A. & MORATA, G.** (1979): Compartments in animal development. - *Sci. Amer.*, 241(1): 102-162
- GEGENBAUER, C.** (1870): *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*. Engelmann: Leipzig. 2. Aufl., 892 S.
- GEINITZ, E.** (1887): Beitrag zur Geologie Mecklenburgs: Insecten aus dem Oberen Lias von Dobbertin.. - *Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenb.*, 41: 194-209
- GENTELINI, G. & PETERS, G.** (1993): The Upper Miocene aeshnids of Monte Castellaro, central Italy, and their relationships to extant species (Anisoptera: Aeshnidae). - *Odonatologica*, 22(2): 147-178
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E.** (1830): *Principes de philosophie zoologique, discutés en mars 1830, au sein de l'Académie Royale des Sciences*. Pichon et Dider: Paris
- GHISELIN, M.** (1976): The nomenclature of correspondence: a new look at "homolog" and "analogy". S. 129-142 in: MASTERTON, R.B. & HODOS, W. & JERISON, H. (Hrsg.) (1976): *Evolution, brain and behavior: Persistent problems*. Lawrence Erlbaum: Hillsdale
- GOLDSCHMIDT, R.** (1952): Homeotic mutants and evolution. - *Acta Biotheor.*, 10: 87-104
- GRASSÉ, P.P.** (Hrsg.) (1949): *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome IX. Insectes: Paléontologie, Géonémie, Aptérygotes, Insectes inférieures et Coléoptères*. Masson: Paris. 1.118 S. (Neuaufgabe 1965)
- GRASSÉ, P.P.** (Hrsg.) (1973): *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome VIII. Insectes. Fasc. 1. Tête, aile, vol.* Masson: Paris. 832 S.
- GRUNER, H.-E.** (Hrsg.) (1993): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. 4. Auflage. Band I: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta)*. Fischer: Jena. 1279 S.
- GUTMANN, W.F.** (1977): Phylogenetic reconstruction: Theory, methodology, and application to chordate evolution. S. 645-669 in: HECHT, M.K. & GOODY, P.C. & HECHT, B.M. (Hrsg.) (1977): *Major patterns in vertebrate evolution. - Nato Advanced Study Inst., Series A: Life Sciences, 14*. Plenum: New York
- GUTMANN, W.F. & MOLLENHAUER, D. & PETERS, D.S.** (1975): Wie entstehen wissenschaftliche Einsichten? Die hypothetiko-deduktive Methode der Wissenschaft speziell in der Erforschung der Phylogenetik. - *Natur u. Museum*, 105: 335-340, 368-378
- HAGEN, H.A.** (1846): Über die Bildung des Geäders der Libellenflügel. - *Stett. Ent. Zeit.*, 7: 115-116
- HAGEN, H.A.** (1870): Ueber rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der Insekten. - *Stett. Ent. Zeit.*, 31: 316-320, Taf. 3
- HAMILTON, K.G.A.** (1971): The insect wing, Part I. Origin and development of wings from notal lobes. - *J. Kansas Ent. Soc.*, 44: 421-433
- HAMILTON, K.G.A.** (1972a): The insect wing, Part II. Vein homology and the archetypal insect wing. - *J. Kansas Ent. Soc.*, 45: 54-58
- HAMILTON, K.G.A.** (1972b): The insect wing, Part III. Venation of the orders. - *J. Kansas Ent. Soc.*, 45: 145-162
- HAMILTON, K.G.A.** (1972c): The insect wing, Part IV. Venational trends and the phylogeny of the winged orders. - *J. Kansas Ent. Soc.*, 45: 295-308
- HANDLIRSCH, A.** (1906-1908): *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch fuer Palaeontologen und Zoologen*. Engelmann: Leipzig. 2 Bde., ix + 1433 S., 54 Taf.
- HANDLIRSCH, A.** (1925): Palaeontologie. Systematische Übersicht. S. 117-299 und 377-1140 in: SCHRÖDER, CH. (Hrsg.) (1925): *Handbuch der Entomologie. Bd. 3*.

- HANDLIRSCH, A. (1926-1930): Insecta. Zweite Überordnung der Pterygogenea: Libelluloidea  
Handlirsch (1903). S.637-668 in: KRUMBACH, T. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie*. 4. Bd. 1.  
Hälfte Progoneata - Chilopoda - Insecta 1. De Gruyter: Berlin / Leipzig
- HEADS, M. (1985): On the nature of ancestors. - *Syst. Zool.*, 34(2): 205-215
- HEMPEL, C.G. (1974): *Philosophie der Naturwissenschaften*. München. 158 S.
- HENKE, K. (1951): Die Musterbildung der Versorgungssysteme im Insektenflügel. - *Bio. Zentralbl.*, 72: 1-51, Fig. 1-16
- HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. - *Beitr. Ent. (Berlin)*, 3: 1-85 (Sonderheft)
- HENNIG, W. (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer: Frankfurt a.M.. 436 S., 143 Abb.
- HENNIG, W. (1981): *Insect phylogeny*. Wiley: Chichester / New York / Brisbane / Toronto. 514 S.
- HENNIG, W. (1982): *Phylogenetische Systematik*. Parey: Berlin / Hamburg. 246 S. (Pareys Studientexte 34)
- HENNIG, W. (1984): *Taschenbuch der speziellen Zoologie Teil 1: Wirbellose I - Ausgenommen Gliedertiere*. Harri Deutsch: Thun, Frankfurt a.M.. 392 S.
- HENNIG, W. (1986): *Wirbellose II Gliedertiere*. in: HENNIG, W. & MICKOLEIT, G. (Hrsg.) (1986): *Taschenbuch der speziellen Zoologie Teil 2: Wirbellose 2 - Gliedertiere*. Fischer: Jena und Harri Deutsch: Thun, Frankfurt a.M.. 335 S.
- HERTEL, H. (1966): Membranous wing of insects. S. 78-87 in: HERTEL, H. (Hrsg.) (1966): *Structure - Form - Movement*. Reynhold: New York
- HEYMER, A. (1973a): *Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Beiträge zur Ethologie und Evolution der Calopterygidae Selys, 1850 (Odonata, Zygoptera)*. Parey: Berlin / Hamburg. 100 S.
- HEYMER, A. (1973b): Stammesgeschichte der Libellen unter dem Elektronenmikroskop. - *Umschau*, 73(23): 732-733
- HEYMER, A. (1975a): Der stammesgeschichtliche Aussagewert der Pterostigma-Oberflächenfeinstruktur bei Odonaten. - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 13: 81-91
- HEYMER, A. (1975b): Der stammesgeschichtliche Aussagewert des Verhaltens der Libelle *Epallage fatime* Charp. 1840. - *Z. Tierpsychol.*, 37: 163-181
- HOFFMANN, A. & REIF, W.-E. (1988): The methodology of the biological sciences: From an evolutionary biological perspective. - *N. Jb. Geol. Paläont. Abh. (Stuttgart)*, 177(2): 185-211
- HOLDSWORTH, R.P. jr. (1940): The histology of the wing pads of the early instars of *Pteronarcys proteus* Newman (Pteronarcidae: Plecoptera). - *Psyche*, 47: 112-120, Taf. 1
- HOLDSWORTH, R.P. jr. (1941): The life history and growth of *Pteronarcys proteus* Newman (Pteronarcidae: Plecoptera). - *Ann. ent. Soc. Am.*, 34(2): 495-502, Fig. 1
- HOLDSWORTH, R.P. jr. (1942): The wing development of *Pteronarcys proteus* Newman (Pteronarcidae: Plecoptera). - *J. Morphol.*, 70: 431-461, Taf. 1-10
- JARZEMBOWSKI, E.A. (1990): Early Cretaceous zygopteroids of southern England, with the description of *Cretacoenagrion alleni* gen.nov, spec.nov. (Zygoptera: Coenagrionidae; "Anisozygoptera": Tarsophlebiidae, Euthemistidae). - *Odonatologica*, 19(1): 27-37
- JURZITZA, G. (1969): Ein Diskussionsbeitrag zur Deutung des Pterostigmas der Libellen. - *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen*, 3: 257-259
- JURZITZA, G. (1982): Die Unterscheidung der Männchen von *Zenithoptera fasciata* (Linnaeus, 1758), *Z. viola* Ris, 1910, und *Z. lanei* Santos, 1941 (Anisoptera: Libellulidae). - *Odonatologica*, 11(4): 331-338



- JURZITZA, G. (1983): Book review: The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: A continuing debate. by F. L. Carle (a comment). - *Notul. Odonatol.*, 2(1): 16
- KENNEDY, C.H. (1919): *The phylogeny of the Zygoptera*. Ph.D. thesis, Cornell Univ.: Ithaca, N.Y.
- KENNEDY, C.H. (1920): The phylogeny of the zygopterous dragonflies as based on the evidence of the penes. - *Ohio J. Sci.*, 21: 19-29
- KIRBY, W.F. (1889): A revision of the subfamily Libellulinae, with descriptions of new genera and species. - *Trans. zool. Soc. Lond.*, 12(9): 249-348, Pls. 51-57
- KLAUSNITZER, B. & RICHTER, K. (1981): *Stammesgeschichte der Gliedertiere*. Ziemsen: Wittenberg Lutherstadt. 160 S. (Die Neue Brehm Bücherei, 541)
- KLUGE, A.G. & STRAUSS, R.E. (1985): Ontogeny and systematics. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 247-268
- KÖHLER, W. (1940): Erbliche Ausfallserscheinungen und Regulationen ampupalen Flügeltracheensystem von *Ephesia kühniella*. - *Biol. Zbl.*, 60: 348-367
- KOLBE, H.J. (1881): Über den Zweck der Appendices anales und der entsprechenden vicariierenden Organe am Hinterleibsende der Libellulidae. - *Jber. Westfäl. Prov. Ver. Wiss. Kunst*, 9: 52-56
- KRELL, F.-T. (1994): Phylogenetic and taxonomic considerations on the variability of cuticular surface micromorphology within one species, *Aphodius (Nialus) varians* Duftschmid (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). - *Rev. Suisse Zool.*, 101(1): 265-287
- KRISTENSEN, N.P. (1975): The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 13: 1-44
- KRISTENSEN, N.P. (1981): Phylogeny of insect orders. - *Annu. Rev. Ent.*, 26: 133-157
- KRISTENSEN, N.P. (1989): Insect phylogeny based on morphological evidence. S. 295-306 in: FERNHOLM, B. & BREMER, K. & JÖRNVALL, H. (Hrsg.) (1989): *The hierarchy of life*. Elsevier: Amsterdam
- KRISTENSEN, N.P. (1991): Phylogeny of extant hexapods. S. 125-140 in: NAUMANN, I.D. & CISRO (Hrsg.) (1991): *The Insects of Australia*. 2nd. ed. Melbourne University Press: Melbourne
- KUKALOVA, J. (1970): Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commeny, France. Part III. - *Psyche*, 77: 1-44
- KUKALOVA-PECK, J. (1974): Wing-folding in the palaeozoic insect order Diaphanopteroidea (Palaeoptera), with a description of new representatives of the family Elmoidae. - *Psyche*, 81(2): 315-333
- KUKALOVA-PECK, J. (1978): Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. - *J. Morph.*, 156: 53-126
- KUKALOVA-PECK, J. (1983): Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. - *Can. J. Zool.*, 61: 1618-1669
- KUKALOVA-PECK, J. (1985): Ephemeroid wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemeroidea). - *Can. J. Zool.*, 63: 933-955
- KUKALOVA-PECK, J. (1987): New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod groundplan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). - *Can. J. Zool.*, 65: 2327-2345
- KUKALOVA-PECK, J. (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. - *Can. J. Zool.*, 68: 1104-1111

- KUKALOVA-PECK, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. S. 141-179 in: NAUMANN, I.D. & CSIRO (Hrsg.) (1991): *The Insects of Australia. Vol.1. 2nd. ed.* Melbourne University Press: Melbourne
- KUKALOVA-PECK, J. (1992): The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). - *Can. J. Zool.*, 70: 236-255
- KUKALOVA-PECK, J. & BRAUCKMANN, C. (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. - *Can. J. Zool.*, 68: 1104-1111
- KUKALOVA-PECK, J. & BRAUCKMANN, C. (1992): Most paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids; major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). - *Can. J. Zool.*, 70: 2452-2473
- KUKALOVA-PECK, J. & LAWRENCE, J.F. (1993): Evolution of the hind wing in Coleoptera. - *Can. Ent.*, 125: 181-258
- KUKALOVA-PECK, J. & PECK, S.B. (1993): Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). - *Syst. Ent.*, 18: 333-350
- KUNTZE, H. (1935): Die Flügelentwicklung bei *Philosamia cynthia* Drury, mit besonderer Berücksichtigung des Geäders, der Lakunen und des Tracheensystems. - *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 30: 544-572
- LA GRECA, M. (1980): Origin and evolution of wings and flight in insects. - *Bull. Zool.*, 47(Suppl.): 65-82
- LAMEERE, A. (1922): Sur la nervation alaire des insectes. - *Bull. Acad. r. Sci. Bruxelles*, 5(8): 138-149
- LAMEERE, A. (1923): On the wing venation of insects. - *Psyche*, 30: 123-134 (englische Übersetzung von LAMEERE, 1922)
- LANG, A. (1888): *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*. Jena. iv + 566 S.
- LANKESTER, E.R. (1870): On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (ser. 4), 6: 34-43
- LAURENTIAUX, D. (1953): Classe des insectes (Insecta Linné 1758). S. 397-527 in: PIVETEAU, J. (Hrsg.) (1953): *Traité de Paléontologie*, vol. 3. Masson & Cie: Paris
- LAWRENCE, J.F. & NIELSEN, E.S. & MACKERRAS, I.M. (1991): Skeletal anatomy and key to orders. S. 3-32 in: NAUMANN, I.D. & CSIRO (Hrsg.) (1991): *The Insects of Australia. Vol.1. 2nd. ed.* Melbourne University Press: Melbourne
- LEMCHÉ, H. (1940): The origin of winged insects. - *Vidensk. Meddel. Dansk naturhist. Foren. (Kopenhagen)*, 104: 127-168
- LENDENFELD, R. von (1881): Der Flug der Libellen. - *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*, 83: 289-376, Taf. 1-7
- LESTON, D. (1962): Tracheal capture in ontogenetic and phylogenetic phases of insect wing development. - *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 37: 135-144
- LEW, G.T.-W. (1934): Head characters of the Odonata with special reference to the development of the compound eye. - *Ent. Amer.*, 14(2): 41-97
- LINDLEY, R.P. (1978): Some armchair thoughts on the dragonfly wing. - *Odonatologica*, 7(4): 323-351
- LIPSCOMB, D.L. (1992): Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. - *Cladistics*, 8(1): 45-65
- LOHMANN, H. (1981): The Metazygoptera: A new suborder and connecting link between Zygoptera and Anisozygoptera. - *Abstr. 6th. Int. Symp. Odonatol., Chur, Aug. 17-21, 1981*: 29

- LONGFIELD, C. (1960): Venation: systems, origins, terminology and table of notation. S. 226-232 in: CORBET, P.S. & LONGFIELD, C. & MOORE, N.W. (1960): *Dragonflies*. Collins: London
- LORENZEN, S. (1993): The role of parsimony, outgroup analysis, and the theory of evolution in phylogenetic systematics. - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 31: 1-20
- LUBBOCK, J. (1883): *On the origin and metamorphosis of insects*. Macmillan: London. 108 S.
- LUNDBERG, J.G. (1972): Wagner networks and ancestors. - *Syst. Zool.*, 21(4): 398-413
- MACNEILL, N. (1968): On the function of the pterostigma. - *Entomologist*, 101: 60-63, 1 Taf.
- MAIER, W. (1993a): Wirbeltier-Morphologie im 19. Jahrhundert - erläutert an den Schriften von Carl Gegenbauer (1826-1903). - *Reden u. Aufs. senckenb. naturforsch. Gesellsch.*, 1993
- MAIER, W. (1993b): Zur evolutiven und funktionellen Morphologie des Gesichtsschädels der Primaten. - *Z. Morph. Anthropol.*, 79(3): 279-299
- MAIER, W. (1993c): Erkenntnisziele einer organismischen Biologie - Unter besonderer Berücksichtigung der Strukturforschung. S. 67-100 in: MAIER, W. & ZOGLAUER, T. (Hrsg.) (1993): *Technomorphe Organismuskonzepte. - Problemata*, 128
- MARSHALL, W.S. (1913): The development of the wings of a caddis-fly *Platyphylax designatus* Walker. - *Z. wiss. Zool.*, 105: 574-597
- MARTYNOV, A.V. (1924): Sur l'interprétation de la nervuration et de la trachéation des ailes des Odonates et des Agnathes. - *Rev. russe Ent.*, 18: 10-174 (in russisch)
- MARTYNOV, A.V. (1925): Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. - *Z. Morphol. Ökol.*, 4: 465-501
- MARTYNOV, A.V. (1927): Jurassic fossil insects from Turkestan. 7. Odonata, Neuroptera, Thysanoptera. - *Izv. Akad. Nauk. SSSR*, 21(9-11): 757-768
- MARTYNOV, A.V. (1930): On the wing venation of Odonata and Agnatha. - *Psyche*, 37: 245-280 (englische Übersetzung des Originalartikels von 1924)
- MARTYNOV, A.V. (1931): On some remarkable Odonata from the Permian of Archangelsk district. - *Izv. Akad. Nauk SSSR*, 1931 (1): 141-147
- MARTYNOV, A.V. (1938): Etudes sur l'histoire géologique et de phylogénie des ordres des insectes (Pterygota). - *Trudy paleont. Inst.*, 7(4): 1-149 (in russisch)
- MATSUDA, L. (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. - *Mem. ent. Soc. Can.*, 76: 1-431
- MATSUDA, L. (1976): *Morphology and evolution of the insect abdomen*. Pergamon Press: New York. 534 S.
- MATSUDA, L. (1981): The origin of insect wings (Arthropoda: Insecta). - *J. Insect Morphol. Embryol.*, 10(5/6): 387-398
- MEIER, R. (1993): Review: The Insects of Australia. - *Syst. Biol.*, 42(4): 588-591
- MINET, J. & BOURGOIN, T. (1986): Phylogénie et classification des Hexapodes (Arthropoda). - *Cah. Liaison OPIE*, 63: 23-28
- MÜLLER, F. (1873-1875): Beiträge zur Kenntnis der Termiten. - *Jena Z. Naturwiss.*, 1873, 7: 333-358, 451-563; 1875, 9: 241-264
- MÜNCHBERG, P. (1964): Zur Demonstration der Durchblutungsverhältnisse der Libellenflügel durch Injektionen von Lösungen Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> und Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>. - *Z. Naturforschg.*, 19b: 634-640
- MÜNCHBERG, P. (1965): Zur Illustration der Durchblutungsverhältnisse des Libellenflügels. - *Gewässer und Abwässer*, 39/40: 64-79
- MÜNCHBERG, P. (1966): Zum Bau der Libellenflügel und nochmals zur Illustration ihrer Durchblutung durch Injektionen von Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. - *Deut. ent. Zeit.*, (N.F.) 13(4/5): 383-391
- MUNZ, P.A. (1919): A venational study of the suborder Zygoptera (Odonata) with keys for the identification of genera. - *Mem. amer. ent. Soc.*, 3: 1-78, pl. 1-20



- NACHTIGALL, W. & NAGEL, R. (1988): *Im Reich der Tausendstel-Sekunde - Faszination des Insektenflugs*. Gerstenberg: Hildesheim. 120 S.
- NEEDHAM, J.G. (1903): A genealogic study of the dragonfly wing venation. - *Proc. U.S. natn. Mus.*, 26(1331): 703-764, Taf. 31-54
- NEEDHAM, J.G. (1917): Notes on some recent studies of dragonfly wing tracheation (Odon.). - *Ent. News*, 28: 169-173
- NEEDHAM, J.G. (1935): Some basic principles of insect wing venation. - *J. N.Y. ent. Soc.*, 43: 113-129
- NEEDHAM, J.G. (1951): Prodrôme for a manual of the dragonflies of North America, with extended comments on wing venation systems. - *Trans. amer. ent. Soc.*, 77: 21-62, Pls. 3-5
- NEEDHAM, J.G. & BROUGHTON, E. (1927): Venation of the Libellulinae (Odonata). - *Trans. amer. ent. Soc.*, 53: 157-190
- NEEDHAM, J.G. & WESTFALL, M.J. jr. (1955): *A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera), including the Greater Antilles and the provinces of the Mexican border*. Univ. Calif. Press: Berkeley, CA. 615 S.
- NEL, A. (1986): Révision du genre *Stenolestes* Scudder, 1895; description de deux espèces nouvelles (Insecta, Odonata, Lestidae). - *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (C)*, 4(4): 447-461
- NEL, A. (1989): *Piroutetia liasina* Meunier, 1907, Insecte du Lias de France, espèce-type des Piroutetiidae nov. fam. - *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (C)*, 11(1): 15-19
- NEL, A. (1991): Description de quelques Sieblosiidae fossiles nouveaux (Odonata, Zygoptera, Lestoidea). - *Nouv. Rev. Ent.*, (N.S.) 8(4): 367-375
- NEL, A. & ESCUILLÉ, F. (1993): Découverte d'un nouveau genre de Sieblosiidae dans le Miocène supérieur de l'Ardèche (France) (Odonata, Zygoptera, Lestoidea, Sieblosiidae). - *Nouv. Rev. Ent.*, (N.S.) 10(3): 233-242
- NEL, A. & HENROTAY, M. (1992): Les Protomyrmeleontidae (Odonatoptera, Odonata, Archizygoptera stat.rest.): Etat actuel des connaissances. - *Annls Paléont. (Vert.-Invert.)*, 78(1): 1-47
- NEL, A. & MARTINEZ-DELCLOS, X. (1993): Essai de révision des Aeschnidioidea (Insecta, Odonata, Anisoptera). - *Cahiers Paléont.*, 1993: 13-99. CNRS: Paris.
- NEL, A. & MARTINEZ-DELCLOS, X. & PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles - Phylogénie et classification (Odonata). - *Martinia*, Numéro hors-série 3, juin 1993. S.F.O.: Bois-d'Arcy, France. 311 S.
- NEL, A. & PAICHELER, J.C. (1992): Les Odonata fossiles: état actuel des connaissances. Deuxième partie: Les Petaluridae et Cordulegastridae fossiles. (Odonata, Anisoptera, Petaluroidea). - *Nouv. Revue Ent.*, (N.S.) 9(4): 305-323
- NEL, A. & PAICHELER, J.C. (1994): Les Lestoidea (Odonata, Zygoptera) fossiles: Un inventaire critique. - *Annls. Paléont. (Vert.-Invert.)*, 80(1): 1-59 (ursprünglich vorgesehen als "Les Odonata fossiles: état actuel des connaissances. Première partie: Les Lestoidea fossiles.")
- NEL, A. & PAPIER, F. & GRAUVOGEL-STAMM, L. & GALL, J.-C. (im Druck): *Voltzialestes triasicus* n.gen., n.sp., Odonata Protozygoptera du Trias des Voges (France). Morphologie, affinités et phylogénie. - *Palaeontographica*, 1994
- NELSON, G. (1978a): Classification and prediction: a reply to Kitts. - *Syst. Zool.*, 27(2): 216-218
- NELSON, G. (1978b): Ontogeny, phylogeny, palaeontology, and the biogenetic law. - *Syst. Zool.*, 27(3): 324-345
- NELSON, G. (1979): Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Anderson's *Families des Plantes* (1763-1764). - *Syst. Zool.*, 28: 1-21
- NELSON, G. (1985): Outgroups and ontogeny. - *Cladistics*, 1(1): 29-45

- NELSON, G. (1989): Cladistics and evolutionary models. - *Cladistics*, 5: 275-289
- NELSON, G. (1992): Reply to Harvey. - *Cladistics*, 8(4): 355-360
- NELSON, G. (1993): Reply. - *Cladistics*, 9(2): 261-265
- NELSON, G.J. & PLATNICK, N.I. (1981): *Systematics and Biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press: New York
- NELSON, G.J. & PLATNICK, N.I. (1984): Systematics and evolution. S. 143-158 in: HO, M.-W. & SAUNDERS, P.T. (Hrsg.) (1984): *Beyond Neo-Darwinism*. Academic Press: London / New York
- NELSON, G.J. & PLATNICK, N.I. (1991): Three-taxon statements: a more precise use of parsimony?. - *Cladistics*, 7(4): 351-366
- NEVILLE, A.C. (1960): *The functions of the flight muscles, axillary sclerites and associated structures during the wingstroke cycle of Odonata*. Ph.D. thesis, College of Science and Technology, University of London \*
- NEWMAN, B.G. & SAVAGE, S.B. & SCHOUELLA, D. (1977): Model tests on a wing section of a *Aeshna* dragonfly. S. 445-477 in: PEDLEY, T.J. (Hrsg.) (1977): *Scale effects in animal locomotion*. Academic Press: New York
- NEWMAN, D.J.S. (1982): *The functional wing morphology of some Odonata*. unpubl. Ph.D. thesis, Univ. Exeter. vi + 281 S.
- NEWMAN, D.J.S. & WOOTTON, R.J. (1986): An approach to the mechanics of pleating in dragonfly wings. - *J. Exp. Biol.*, 125: 361-372
- NIELSEN, P. (19??): unveröffent. Diplomarbeit über die Oberflächenfeinstruktur des Pterostigmas der Libellen, Univ. Kopenhagen (leider weder beschaffbar noch einsehbar gewesen) \*
- NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. (1993): On outgroups. - *Cladistics*, 9(4): 413-426
- NORBERG, R.A. (1972): The pterostigma of insect wings, an inertial regulator of wing pitch. - *J. comp. Physiol.*, 81: 9-22
- NORBERG, R.A. (1975): Hovering flight of the dragonfly *Aeshna juncea* L. S. 763-781 in: WU, T.Y.-T. & BROKAW, C.J. & BRENER, C. (Hrsg.) (1975): *Swimming and flying in nature*, vol. 2. Plenum: New York
- O'FARRELL, A.F. (1970): Odonata (dragonflies and damselflies). S. 241-261 in: WATERHOUSE, D.F. & CSIRO (Hrsg.) (1970): *The Insects of Australia*. Melbourne Univ. Press: Melbourne. xiii + 1.029 S.
- OKEN, L. (1831): *Lehrbuch der Naturphilosophie*. 2. Aufl.. Jena
- PACKARD, A.S. jr. (1898): *A text-book of entomology*. New York. xviii + 730 S.
- PANCRTIUS, P. (1884): *Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten*. Inaug. Dissertation: Königsberg. 44 S., 2 Taf.
- PATTERSON, C. (1982a): Classes and cladists or individuals and evolution. - *Syst. Zool.*, 31(3): 284-286
- PATTERSON, C. (1982b): Morphological characters and homology. S. 21-74 in: JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E. (Hrsg.) (1982): *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press: London
- PATTERSON, C. (1983): How does phylogeny differ from ontogeny. S. 1-31 in: GOODWIN, B.C. & HOLDER, N. & WYLIE, C.C. (Hrsg.) (1983): *Development and Evolution*. Cambridge University Press: Cambridge
- PATTERSON, C. (1988a): The impact of evolutionary theories on systematics. S. 59-91 in: HAWKSWORTH, D.L. (Hrsg.) (1988): *Prospects in Systematics, Systematics Association Special Volume 32*. Clarendon Pr.: Oxford

- PATTERSON, C. (1988b): Introduction. S. 201-209 in: PATTERSON, C. (Hrsg.) (1988): *Molecules and morphology in evolution: Conflict or compromise*. Cambridge Univ. Press: Cambridge
- PAULSON, D.R. (1981): Peculiar wing position in *Dysphaea dimidiata* Selys (Zygoptera: Euphaeidae). - *Notul. odonatol.*, 1(8): 134-135
- PETERS, G. (1987): *Die Edellibellen Europas: Aeshnidae*. Ziemsen: Wittenberg Lutherstadt. 140 S. (Die Neue Brehm-Bücherei, 585)
- PFAU, H.K. (1971): Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. - *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 70: 281-371
- PFAU, H.K. (1975): Zweineue Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera - möglicherweise Platycnemididae) aus dem baltischen Bernstein. - *Stuttg. Beitr. Naturk. (A)*, 270: 1-7
- PFAU, H.K. (1985): Die eigentümliche Eiablage der Cordulegaster-Weibchen. - *Natur Mus. (Frankf.)*, 115(3): 77-86
- PFAU, H.K. (1986): Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugapparates der Libellen (Insecta, Odonata). - *Tijdschr. Ent.*, 129(2): 35-123
- PFAU, H.K. (1991): Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. - *Adv. Odonatol.*, 5: 109-141
- PINHEY, E.C.G. (1982): Odonata. S. 338-345 in: PARKER, S.P. (Hrsg.) (1982): *Synopsis and classification of living organisms. vol. 2*. McGraw-Hill: New York. 1.232 S.
- PINNA, M.C.C. de (1991): Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. - *Cladistics*, 7(4): 367-394
- PLATEAU, F. (1871): Que est ce que l'aile d'un insecte? - *Stett. Ent. Zeit.*, 32: 33-42, 1 Taf.
- PLATNICK, N.I. (1977): Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. - *Syst. Zool.*, 26(4): 438-442
- PLATNICK, N.I. (1979): Philosophy and the transformation of cladistics. - *Syst. Zool.*, 28(4): 537-546
- PLATNICK, N.I. (1982): Defining characters and evolutionary groups. - *Syst. Zool.*, 31(3): 282-284
- PLATNICK, N.I. (1985): Philosophy and the transformation of cladistics revisited. - *Cladistics*, 1(1): 87-94
- PLATNICK, N.I. (1989): Cladistics and phylogenetics today. S. 17-24 in: FERNHOLM, B. & BREMER, K. & JÖRNVALL, H. (Hrsg.) (1989): *The hierarchy of life*. Elsevier: Amsterdam
- PLATNICK, N.I. (1993): Character optimization and weighting: Differences between the standard and three-taxon approaches to phylogenetic inference. - *Cladistics*, 9(2): 267-272
- PRINGLE, J.W.S. (1957): *Insect flight*. Cambridge Univ. Pr.: Cambridge. 133 S.
- PRITCHARD, G. & MCKEE, M.H. & PIKE, E.M. & SCRIMGEOUR, G.J. & ZLOTY, J. (1993): Did the first insects live in water or in air? - *Biol. J. Linn. Soc.*, 49: 31-44
- PRITYKINA, L.N. (1980): Otryad Libellulida Laicharting, 1781. in: ROHDENDORF, B.B. & RASNITSYN, A.P. (Hrsg.): *Istoricheskoe razvitie klassa nasekomykh*. - *Trudy paleont. Inst.*, 175: 128-134, Fig. 67-69 (in russisch)
- PRITYKINA, L.N. (1981): Novye triasovye strekozy srednej Azii. in: VISHNIAKOVA, V.N. & DLUSSKY, G.M. & PRITYKINA, L.N. (1981): *Novye iskopaemye nasekomye s Territorii SSSR*. - *Trudy paleont. Inst.*, 183: 5-42, Figs. 1-29, Pls. 1-13 (in russisch)
- PRITYKINA, L.N. (1985): (Jurassische Libellen (Libellulida = Odonata) aus Sibirien und der westlichen Mongolei). - *Trudy. paleont. Inst.*, 211: 120-138 (in russisch)
- QUARTAU, J.A. (1986): An overview of the paranotal theory on the origin of the insect wings. - *Publ. Inst. Zool. Augusto Nobre (Porto)*, 194: 1-42



- RASNITSYN, A.P. (1976): On the early evolution of insects and the origin of Pterygota. - *Zh. obschei. biol.*, 37(4): 543-555
- RASNITSYN, A.P. (1981): A modified paranotal theory of insect wing origin. - *J. Morphol.*, 168: 331-338
- REDTENBACHER, J. (1886): Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten. - *Annl. k.k. naturh. Hofmus. Wien*, 1(3): 153-232
- REMANE, A. (1952): *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlagsgesellschaft: Leipzig
- REMANE, J. (1989): Critical remarks to cladistic analysis and cladistic classification. - *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg*, (NF) 28: 111-124
- RIEK, E.F. (1954): A second specimen of the dragonfly *Aeschnidiopsis flinderiensis* (Woodward) from the Queensland Cretaceous. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 79: 61-62
- RIEK, E.F. (1971): The origin of insects. - *Proc. 13th Int. Congr. Entomol., Moscow, 1968*, 1: 292-293
- RIEK, E.F. & KUKALOVA-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. - *Can. J. Zool.*, 62(6): 1150-1166
- RIEPEL, O. (1980): Homology, a deductive concept? - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 18: 315-319
- RIEPEL, O. (1983): *Kladismus oder die Legende vom Stammbaum*. Birkhäuser: Basel / Boston / Stuttgart. 190 S. (Offene Wissenschaft)
- RIEPEL, O. (1984): Die Ordnung der Natur. S. 143-167 in: RIEPEL, O. (1984): *Auf Grenzpfaden der Biologie*. Birkhäuser: Basel / Boston / Stuttgart. 170 S. (Offene Wissenschaft)
- RIEPEL, O. (1985): Muster und Prozeß: Komplementarität im biologischen Denken. - *Naturwiss.*, 72: 337-342
- RIEPEL, O. (1988): *Fundamentals of comparative biology*. Birkhäuser: Basel / Boston / Berlin. 202 S.
- RIEPEL, O. (1989a): Character incongruence: noise or data? - *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg*, (NF) 28: 53-62
- RIEPEL, O. (1989b): Ontogeny, phylogeny, and classification. - *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg*, (NF) 28: 63-82
- RIEPEL, O. (1991): Things, taxa and relationships. - *Cladistics*, 7(1): 93-100
- RIEPEL, O. (1992): *Unterwegs zum Anfang. Geschichte und Konsequenzen der Evolutionstheorie*. dtv: München. 269 S.
- RIS, F. (1909-1919): Libellulinen monographisch bearbeitet. - *Coll. Selys Longchamps*, 1(9) - 3(16/2): 1278 S., 692 Figs., 8 Taf. (Hayez: Bruxelles)
- RIS, F. (1916): Über Ontogenese der Flügeladerung bei den Libellen. - *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 12: 328-332
- ROBERTSON, R.M. & PEARSON, K.G. & REICHERT, H. (1982): Flight interneurons in the locust and the origin of insect wings. - *Science*, 217: 177-179
- ROBERTSON, R.M. (1987): Interneurons in the flight system of the cricket *Teleogryllus oceanicus*. - *J. Comp. Physiol. (A)*, 160: 431-445
- ROONWAL, M. (1985): Wing microsculpturing in termites (Isoptera) under the scanning electron microscope. - *Zool. Anz.*, 215(3/4): 219-230
- ROSS, A.J. & JARZEMBOWSKI, E.A. (1993): 21. Arthropoda (Hexapoda; Insecta). S. 363-426 in: BENTON, M.J. (Hrsg.) (1993): *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall: London etc.

- ROSS, H.H. (1936): The ancestry and wing venation of the Hymenoptera. - *Ann. ent. Soc. Amer.*, 29: 99-111
- ROWE, R. (1987): *The dragonflies of New Zealand*. Auckland Univ. Press: Auckland, NZ. 260 S.
- RUDWICK, M.J.S. (1972): *The meaning of fossils. Episodes in the history of paleontology*. Macdonald: London
- RÜPPELL, G. (1989): Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of odonates. - *J. exp. Biol.*, 144: 13-43
- SAETHER, O.A. (1979): Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. - *Zool. Scripta*, 8: 305-312
- SAETHER, O.A. (1983): The canalized evolutionary potential: Inconsistencies in phylogenetic reasoning. - *Syst. Zool.*, 32(4): 343-359
- SAVAGE, S.B. & NEWMAN, B.G. & WONG, D.T.M. (1979): The role of vortices and unsteady effects during hovering flight of dragonflies. - *J. exp. Biol.*, 83: 59-77
- SCHIEMENZ, H. (1953): *Die Libellen unserer Heimat*. Urania: Jena
- SCHMIDT, E. (1915): Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegmentes bei männlichen Libellen. - *Zool. Jb. (Abt. Anat.)*, 39: 87-196, Taf. 9-11, Abb. A-Z
- SCHMIDT, E. (1929): *Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 14. Odonata*. Quelle & Meyer: Leipzig
- SCHMIDT, E. (1939): Über die Bedeutung des Pterostigmas bei Insekten. - *Mitt. dtsch. ent. Ges.*, 9: 53-56
- SCHOCH, R.M. (1986): *Phylogenyreconstruction in paleontology*. Van Nostrand Reinhold: New York
- SCHRÖDER, C. (1925): *Handbuch der Entomologie*. Fischer: Jena
- SÉGUY, E. (1959): Introduction à l'étude morphologique de l'aile des insectes. - *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A)*, (N.S.) 21: 1-248
- SEIFERT, G. (1995): *Entomologisches Praktikum*. Thieme: Stuttgart / New York. xi + 322 S.
- SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. - *Lethaia*, 3: 393-396
- SELLARDS, E.H. (1906): Types of Permian insects. - *Amer. J. Sci.*, 22(4): 249-258
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1853): Synopsis des Caloptérygines. - *Bull. Acad. r. Belg.*, 20(Annexe): 73 S.
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1854): Monographie des Caloptérygines avec collaboration H. Hagen. - *Mém. Soc. Sc. Liège*, 9: xi + 291 S., 14 Taf.
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1854-78): Synopsis des Gomphines. - *Bull. Acad. r. Belg.*, (2)21: 23-112; (2)27: 437-451, 530-552; (2)28: 168-208; (2)35: 732-774; (2)36: 492-531; (2)46: 408-471, 658-698
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1858): Monographie des Gomphines avec collaboration H. Hagen. - *Mém. Soc. Sc. Liège*, 11: 257-720, 23 Taf., 5 Tbl.
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1860-1877): Synopsis des Agrionines. - *Bull. Acad. Belg.*, (2)10: 9-27, 431-462; (2)13: 288-338; (2)14: 5-44; (2)16: 147-176; (2)20: 375-417; (2)41: 247-322, 496-539, 1233-1309; (2)42: 490-531, 952-991; (2)43: 97-159
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1871-1878): Synopsis des Cordulines. - *Bull. r. Acad. Belg.*, (2)31: 238-316, 519-565; (2)37: 16-34; (2)45: 183-222
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de (1883): Synopsis des Aeschnines. Première partie: Classification. - *Bull. r. Acad. Belg.*, (3)5: 712-748
- SHAROV, A.G. (1966): *Basic arthropodan stock*. Pergamon Press: New York. 271 S.
- SMART, J. (1956): A note on insect wing veins and their tracheae. - *Quart. J. Micro. Sci.*, 97: 535-539

- SNODGRASS, R.E. (1935): *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill: New York / London. xiv + 667 S. (Reprint 1993, Cornell Univ. Press: Ithaca, USA / London, UK)
- SNODGRASS, R.E. (1952): *A textbook of arthropod anatomy*. Ithaca, NY. 363 S.
- SOMPS, C. & LUTTGES, M. (1985): Dragonfly flight: novel uses of unsteady separated flows. - *Science*, 228: 1326-1329
- SPIETH, H.T. (1932): A new method of studying the wing veins of the mayflies and some results therefrom (Ephemera). - *Ent. News*, 43: 103-105
- SPULER, A. (1892): Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. - *Z. wiss. Zool.*, 53: 597-646
- SRIVASTAVA, V.K. & SRIVASTAVA, B.K. (1988): Structure and musculature of the secondary copulatory apparatus in male Zygoptera (Odonata) with special reference to its role in penis exsertion and sperm transfer. - *Indian Odonatol.*, 1: 1-15
- STANICZEK, A. (1993): *Untersuchung zur postembryonalen Ontogenese von Baetis rhodani (Pictet, 1894) (Insecta: Ephemeroptera) unter besonderer Berücksichtigung der larvalen Abdominalmuskulatur und der Tracheenkiemen*. unveröffentl. Diplomarbeit, Eberhard-Karls-Universität: Tübingen. 80 S.
- STENZHORN, H.J. (1974): Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung des Flügelgelenkes von *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera). - *Wilhelm Roux Arch. Entwicklungsmechan. Org.*, 175: 65-86
- ST.QUENTIN, D. (1962): Der Eilegeapparat der Odonaten. - *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 51: 165-189
- ST.QUENTIN, D. (1966): Entwicklung und Reduktion des Pterostigmas bei Odonaten. - *Ent. Mitt. zool. StInst. zool. Mus. Hamb.*, 3: 21-24
- ST.QUENTIN, D. (1967): Entwicklungstendenzen im Flügelgeäder der Odonaten. - *Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 32(18): 311-339
- ST.QUENTIN, D. (1969): Odonatenmerkmale im Geäder anderer Insekten. - *Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 36(5): 193-199
- ST.QUENTIN, D. & BEIER, M. (1968): Odonata (Libellen). S. 1-39 in: HELMCKE, J.-G. & STARCK, D. & WERMUTH, H. (Hrsg.) (1968): *Handbuch der Zoologie*, 4(2) 2/6. De Gruyter: Berlin
- STYS, P. & SOLDÁN, J. (1980): Retention of tracheal gills in adult Ephemeroptera and other insects. - *Acta ent. bohemoslovaca*, 72: 65-79 (auch erschienen in: *Acta Univ. Carol. Biol.*, 1978: 409-435)
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992): *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. G. Fischer Verlag: Stuttgart / Jena / New York. xi + 241 S.
- SULC, K. (1911): Über Respiration, Tracheensystem und Schaumproduktion der Schaumzikaden Larven. - *Z. wiss. Zool.*, 99: 147-188
- TANNERT, W. (1958): Die Flügelgelenkung bei Odonaten. - *Dtsch. ent. Z.*, (N.F.) 5: 394-455
- TILLYARD, R.J. (1911): On the genus Cordulephya. - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 36(2): 388-422, Taf. 11-12
- TILLYARD, R.J. (1914): On some problems concerning the development of the wing-venation of the Odonata. - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 39(1): 163-216, Taf. 11-13, 3 Transparentfolien
- TILLYARD, R.J. (1915): On the development of the wing-venation in zygopterous dragonflies, with special reference to the Calopterygidae. - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 40(2): 212-230, Taf. 32-34
- TILLYARD, R.J. (1916): Further researches upon the problems of the radial and zygopteroid sectors in the wings of Odonata, and upon the formation of bridges. - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 41: 871-887



- TILLYARD, R.J.** (1917): *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge Univ. Press: London. xii + 396 S., Taf. 1-4
- TILLYARD, R.J.** (1918): The panorpoid complex. Part 2. The wing trichiation and its relationships to the general scheme of venation. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 43: 626-657
- TILLYARD, R.J.** (1922a): New researches upon the problem of the wing venation of Odonata. I. A study of the tracheation of the larval wings in the genus *Uropetala* from New Zealand. - *Ent. News*, 33: 1-7, 45-51
- TILLYARD, R.J.** (1922b): Mesozoic insects of Queensland. 9. Orthoptera, and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 48(4): 447-470
- TILLYARD, R.J.** (1923): The wing-veins of the Order Plecoptera or mayflies. - *J. Linn. Soc. Lond.*, 35: 143-162
- TILLYARD, R.J.** (1925a): Kansas Permian insects. Part V. The orders Protodonata and Odonata. - *Amer. J. Sci.*, (5)10: 41-73
- TILLYARD, R.J.** (1925b): The british liassic dragonflies. - *Publs. Brit. Mus. Nat. Hist. (Fossil Insects)*, 1: 1-39
- TILLYARD, R.J.** (1926): *Insects of Australia and New Zealand*. Angus & Robertson: Sydney. 560 S.
- TILLYARD, R.J.** (1928a): The larva of *Hemiphysalis mirabilis* Selys (Odonata). - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 53: 193-206
- TILLYARD, R.J.** (1928b): A permian fossil damselfly wing from the Falkland Islands. - *Trans. ent. Soc. Lond.*, 76(1): 55-63, Taf. 3
- TILLYARD, R.J.** (1928c): The evolution of the order Odonata, pt. 1. Introduction and early history of the order. - *Rec. Indian Mus. (Calcutta)*, 30(2): 151-172
- TILLYARD, R.J.** (1935): Upper Permian insects of New South Wales. IV. The order Odonata. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 60: 374-384
- TILLYARD, R.J. & FRASER, F.C.** (1938-1940): A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part I, II, III. - *Aust. Zool.*, 9(2): 125-169; 9(3): 195-221; 9(4): 359-396
- TOWER, W.L.** (1903): The origin and development of the wings of Coleoptera. - *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)*, 17: 517-572
- TRUEMAN, J.W.H.** (1990): Comment - Evolution of insect wings: a limb exite plus endite model. - *Can. J. Zool.*, 68: 1333-1335
- TRUEMAN, J.W.H.** (1991): *A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation.* (unveröffentlichtes Manuskript eines Vortrags beim 11. International Symposium of Odonatology, Trevi / Italien, 18.-25. August 1991; vorgesehen gewesen für *Adv. Odonatol.* 6(1994), jedoch nicht erschienen)
- TRUEMAN, J.W.H.** (1993): unveröffentl. Dissertation, Austral. Nation. Univ.: Canberra \*
- VOGEL, K.** (1989): Constructional morphology and the reconstruction of phylogeny. - *Abh. naturwiss. Ver. Hamb.*, (NF) 28: 255-264
- VOSS, F.** (1906): Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. 2. Teil. Die Muskulatur. - *Z. Wiss. Zool.*, 78: 355-521
- VRANA, P. & WHEELER, W.** (1992): Individual organisms as terminal entities: laying the species problem to rest. - *Cladistics*, 8(1): 67-72
- WALOSSEK, D.** (1993): The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. - *Fossils and Strata*, 32: 1-202

- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q.D. (1981): The out-group comparison method of character analysis. - *Syst. Zool.*, 30(1): 1-11
- WATSON, J.A.L. & O'FARRELL, A.F. (1991): Odonata (dragonflies and damselflies). S. 294-310 in: NAUMANN, I.D. & CISRO (Hrsg.) (1991): *The Insects of Australia*. 2nd. ed. Melbourne University Press: Melbourne
- WEBER, H. (1933): *Lehrbuch der Entomologie*. Gustav Fischer: Stuttgart. 726 S.
- WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): *Grundriß der Insektenkunde*. Fischer: Stuttgart / New York. xv + 640 S.
- WELNHOFER, P. (1989): Archaeopteryx. - *Spektrum der Wiss.*, 9/89:
- WESTFALL, M.R. jr. (1976): Taxonomic relationships of *Dictyotobasis macrogaster* (selys) and *Phyllestes ethelae* Christiansen of the West Indies as revealed by their larvae (Zygoptera: Coenagrionidae, Synlestidae). - *Odonatologica*, 5(1): 65-76
- WHALLEY, P. (1988): Insect evolution during the extinction of the Dinosaurs. - *Entomol. Gener.*, 13(1/2): 119-124
- WHITTEN, J.M. (1962): Homology and development of insect wing tracheae. - *Ann. ent. Soc. Amer.*, 55(3): 288-295
- WIGGLESWORTH, V.B. (1963): Origin of wings in insects. - *Nature*, 197: 97-98
- WIGGLESWORTH, V.B. (1973): Evolution of insect wings and flight. - *Nature*, 246: 127-129
- WIGGLESWORTH, V.B. (1976): The evolution of insect flight. S. 255-269 in: RAINEY, R.C. (Hrsg.) (1976): *Symposia of Roy. Entomol. Soc. London*, 7(12).
- WIGGLESWORTH, V.B. et al. (1963): The origin of flight in insects. (The scientific proceedings of the meeting of the Royal entomological Society held on 3rd July 1963). - *Proc. r. ent. Soc. Lond. (C)*, 28(6): 23-32
- WIGHTON, D.C. & WILSON, M.V.H. (1986): The Gomphaeschninae (Odonata: Aeshnidae): new fossil genus, reconstructed phylogeny, and geographical history. - *Syst. Ent.*, 11: 505-522
- WILEY, E.O. (1975): Karl Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. - *Syst. Zool.*, 24(2): 233-243
- WILEY, E.O. (1981): *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. J. Wiley and Sons: New York
- WILLIAMSON, E.B. (1913): The medio-anal link in the Agrioninae. - *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, 24: 258-261
- WOODWORTH, C.W. (1906): The wing veins of insects. - *Univ. Calif. Publ., Agric. Exp. Sta., (Tech. Bull.) Entomol.*, 1(1): 1-152
- WOOTTON, R.J. (1965): Evidence for tracheal capture in early Heteroptera. - *Proc. 12th. Int. Congr. Ent., London, 1964*: 65-67
- WOOTTON, R.J. (1972): The evolution of insects in freshwater ecosystems. S. 69-82 in: CLARK, R.B. & WOOTTON, R.J. (Hrsg.) (1972): *Essays in Hydrobiology*. University of Exeter: Exeter, U.K.
- WOOTTON, R.J. (1976): The fossil record and insect flight. S. 235-254 in: RAINEY, R.C. (Hrsg.) (1976): *Insect flight. Symposia of Roy. Entomol. Soc. London*, 7(12)
- WOOTTON, R.J. (1979): Function, homology and terminology in insect wings. - *Syst. Ent.*, 4: 81-93, Fig. 1-12
- WOOTTON, R.J. (1981): Palaeozoic insects. - *Annu. Rev. Ent.*, 26: 319-344
- WOOTTON, R.J. (1986): The origin of insect flight: where are we now? - *Antenna*, 10(2): 82-86
- WOOTTON, R.J. (1988): The historical ecology of aquatic insects: an overview. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62: 477-492

- WOOTTON, R.J. (1991): Functional morphology of the wings of Odonata. - *Adv. Odonatol.*, 5: 153-169
- WOOTTON, R.J. (1992): Functional morphology of insect wings. - *Annu. Rev. Ent.*, 37: 113-140
- ZALESSKY, G. (1932): On the wing-venation of dragonflies and mayflies and their phylogenetic evolution. - *Bull. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 1932: 713-733
- ZALESSKY, G. (1933): Observations sur la nervation des ailes des odonates et des éphéméroptères et leur evolution phylogénétique à la lumière de l'étude de l'insecte permien *Pholidoptilon camense*. - *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5)3: 497-520
- ZALESSKY, G. (1944): A brief statement of reasons for some changes in the terminology of insect wing-venation. - *Proc. r. ent. Soc. Lond. (A)*, 19: 37-47
- ZESSIN, W. (1983): Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Familie Meganeuridae (Odonata) unter Einbeziehung eines Neufundes aus dem Stefan C der Halleschen Mulde (DDR). - *Freiberger ForschHft. (C)*, 384: 58-76
- ZESSIN, W. (1987): Variabilität, Merkmalswandel und Phylogenie der Elcanidae im Jungpaläozoikum und Mesozoikum und die Phylogenie der Ensifera (Orthopteroida, Ensifera). - *Deut. ent. Zeit.*, (N.F.) 34(1/3): 1-76, Taf. 1-2
- ZESSIN, W. (1991): Die Phylogenie der Protomyrmeleontidae unter Einbeziehung neuer oberliassischer Funde (Odonata: Archizygoptera sens.nov.). - *Odonatologica*, 20(1): 97-126

Die mit einem Sternchen (\*) gekennzeichneten Arbeiten standen mir nicht zur Verfügung.





## **8. ANHANG**

### **7.1. TABELLEN:**





**Tabelle 1.) Terminologie der Flügelfelder (abgeändert nach ZESSIN, 1987).**

TERMINOLOGIE DER FLÜGELFELDER	ERLÄUTERUNG
Praecostalfeld = PrCf	Feld zwischen Flügelvorderrand und CA
Costalfeld = Cf	Feld zwischen CA und CP
Antecostalfeld = ACf	Feld zwischen CA' und CA''
Intercostalfeld = ICf	Feld zwischen CA'' und CP'
Postcostalfeld = PCf	Feld zwischen CP' und CP''
Praesubcostalfeld = PrScf	Feld zwischen CP und ScA, oder C und Sc
Subcostalfeld = Scf	Feld zwischen ScA und ScP
Antesubcostalfeld = AScf	Feld zwischen ScA' und ScA''
Intersubcostalfeld = IScf	Feld zwischen ScA'' und ScP'
Postsubcostalfeld = PScf	Feld zwischen ScP' und ScP''
Praeradialfeld = PrRf	Feld zwischen ScP und RA, oder Sc und R
Radialfeld = Rf	Feld zwischen RA und RP
Anteradialfeld = ARf	Feld zwischen RA' und RA''
Interradialfeld = IRf	Feld zwischen RA'' und RP'
Postradialfeld = PRf	Feld zwischen RP' und RP''
Praemedialfeld = PrMf	Feld zwischen RP und MA, oder R und M
Medialfeld = Mf	Feld zwischen MA und MP
Antemedialfeld = AMf	Feld zwischen MA' und MA''
Intermedialfeld = IMf	Feld zwischen MA'' und MP'
Postmedialfeld = PMf	Feld zwischen MP' und MP''
Praecubitalfeld = PrCuf	Feld zwischen MP und CuA, oder M und Cu
Cubitalfeld = Cuf	Feld zwischen CuA und CuP
Antecubitalfeld = ACuf	Feld zwischen CuA' und CuA''
Intercubitalfeld = ICuf	Feld zwischen CuA'' und CuP'
Postcubitalfeld = PCuf	Feld zwischen CuP' und CuP''
Praeanalfeld = PrAf	Feld zwischen CuP und AA, oder Cu und A
Analfeld = Af	Feld zwischen AA und AP
Antanalfeld = AAf	Feld zwischen AA' und AA''
Interanalfeld = I Af	Feld zwischen AA'' und AP'
Postanalfeld = PAf	Feld zwischen AP' und AP''
Praejugalfeld = PrJf	Feld zwischen AP und JA, oder A und J
Jugalfeld = Jf	Feld zwischen JA und JP
Antejugalfeld = AJf	Feld zwischen JA' und JA''
Interjugalfeld = IJf	Feld zwischen JA'' und JP'
Postjugalfeld = PJf	Feld zwischen JP' und JP''
Subjugalfeld = SJf	Feld zwischen JP und Flügelhinterrand
Flügelfeldterminologie nach ZESSIN (1987) modifiziert durch BECHLY (diese Arbeit)	Aderterminologie nach KUKALOVA-PECK (1983) modifiziert durch BECHLY (diese Arbeit)

**Tabelle 2.)** Synoptische "Übersetzungstabelle" der unterschiedlichen Terminologien des Libellenflügelgeäders.

1	A Strukturen des Libellenflügelgeäders (engl. Termini)	B Strukturen des Libellenflügelgeäders (dtsh. Termini)
2	costal triangle (of Odonata*)	Costal-Dreieck (der Odonata*)
3	serration of the costal margin	(doppelreihige) Zähnelung des Flügelvorderrandes
4	costal margin (from wing base to node)	Costal-Rand (von Flügelbasis bis Nodus)
5	costal margin (from node to wingtip)	Costal-Rand (von Nodus bis Flügelapex)
6	free Subcosta post. (unfused till node)	freie Subcosta post. (unverschmolzen bis Nodus)
7	Radius ant. (from radial stem to wingtip)	Radius ant. (vom Radialstamm bis zum Flügelapex)
8	Radius post. (from wing base to arculus)	Radius post. (von Flügelbasis bis Arculus)
9	Radius post. (from arculus to midfork)	Radius post. (von Arculus bis Mittelgabel)
10	Radius post. (from basal to distal radial fork)	Radius post. (von basaler bis distaler Radialgabel)
11	Radialis post. (anterior branch of distal radial fork)	Radius post. (anteriörer Ast der distalen Radialgabel)
12	intercalated vein Interradialsector 1	Interkalarader Interradialsektor 1
13	Radius post. (posterior branch of distal radial fork)	Radius post. (posteriörer Ast der distalen Radialgabel)
14	intercalated vein Interradialsector 2	Interkalarader Interradialsektor 2
15	intercalated vein Radial-Supplement	Interkalarader Radial-Supplement
16	Radius post. (posterior branch of basal radial fork / midfork)	Radius post. (posteriörer Ast der basalen Radialgabel)
17	double radial stem	doppelter Radialstamm von Flügelbasis bis Arculus
18	Arculus ant.	anteriörer Abschnitt des Arculus
19	Media ant. (from arculus to end of discoidal cell)	Media ant. (Arculus bis Ende der Diskoidalzelle)
20	Media ant. (discoidal cell / trigonal cell to hind margin)	Media ant. (Diskoidalzelle bzw. Trigonalzelle bis Flügelrand)
21	intercalated vein Median-Supplement	Interkalarader Median-Supplement
22	Media post. (only free distal of discoidal node)	Media post. (nur distal des Diskoidalnodus frei)
23	(convex) median stem	(konvexer) Stamm der Media
24	(concave) cubital stem	(konkaver) Stamm des Cubitus
25	mediocubital stem (from wing base to CuP-crossing)	Mediocubitalstamm (von Basis bis CuP-Kreuzung)
26	mediocubital stem (from CuP-crossing to discoidal node)	Mediocubitalstamm (von CuP-Kreuzung bis Diskoidalnodus)
27	unfused, distal CuP (only in basal Odonatoptera)	freier, distaler CuP (nur bei basalen Odonatoptera)
28	vestige of CuP (CuP-crossing; = "anal crossing" sensu Fraser)	Rudiment des CuP (CuP-Kreuzung)
29	convex veins of cubitoanal space	konvexe Längsadern des Cubitoanalraumes
30	Jugalis ant.	Jugalis ant.
31	Jugalis post.	Jugalis post.
32	anal vein (from wingbase to CuP-crossing)	Analader (von der Flügelbasis bis zur CuP-Kreuzung)
33	Cubitus ant. (from discoidal node to hindmargin)	Cubitus ant. (vom Diskoidalnodus zum Flügelhinterrand)
34	Cubitus ant. (distal side of anal loop in Anisoptera)	Cubitus ant. (distale Seite der Analschleife der Anisoptera)
35	intercalated vein Cubital-Supplement - (midrib of italian loop)	Interkalarader Cubital-Supplement - (Mittelrippe des I-al)
36	anal vein (from CuP-crossing to subdiscoidal vein)	Analader (zwischen CuP-Kreuzung und Subdiskoidalader)
37	sec. branch of anal vein (between CuP-crossing and sdv)	sek. Analaderzweig (zw. CuP-Kreuzung und Subdiskoidalader)
38	distal side of anal triangle (sec. branch of Analis ant.)	Distalseite des Analdreiecks (sek. Ast der Analis ant.)
39	basal side of anal triangle	Basalseite des Analdreiecks
40	basal oblique vein (between radial- and mediocubital stem)	Basale Schrägader (zw. Radial- u. Mediocubitalstamm)
41	antenodal crossveins	Antenodalqueradern
42	two primary antenodal brackets	zwei primäre Antenodalverspannungen
43	ordinary antenodals (1. or costal series / row)	normale Antenodalia (1. oder costale Serie / Reihe)
44	ordinary antenodals (2. or subcostal series / row)	normale Antenodalia (2. oder subcostale Serie / Reihe)
45	postnodal and postsubnodal crossveins	Postnodalqueradern und Postsubnodalqueradern
46	postnodals	Postnodalqueradern
47	postsubnodals	Postsubnodalqueradern
48	node (s.l.)	Nodus (s.l.)
49	node (s.str.) (= nodal crossvein) / nodal bracket	Nodus (s.str.) (= Nodalquerader) / Nodalverspannung
50	subnode (= subnodal crossvein) / subnodal bracket	Subnodus (= subnodale Schrägader) / Subnodalverspannung
51	bridge crossvein (below subnode, between. RP and IR2)	Brückenquerader (unter Subnodus, zwischen RP und IR2)
52	"bridge"	"Brücke"
53	lestine oblique vein (between RP2 and IR2)	Lestiden-Schrägader (zwischen RP2 und IR2)
54	libellulid brace vein (= libellulid oblique vein)	Libelluliden-Schrägader
55	ephemerid subcostal brace	Subcostal-Verstrebung der Ephemeroptera
56	basal bracket (costal part)	Basalverspannung (costaler Anteil; = ant. Subcostalstützader)
57	basal bracket (subcostal part)	Basalverspannung (subcost. Anteil; = post. Subcostalstützader)
58	anal brace (sensu Kukalova-Peck)	(subbasale) Cubito-Anal-Anastomose
59	subdiscoidal vein (= "discal brace" sensu Carle)	Subdiskoidalader
60	pterostigmal brace (vein) / stigmal bracket	Stigmastützader / Stigmalverstrebung / Stigmalverspannung
61	sectors of arculus	Sektoren des Arculus
62	arculus / arcular bracket	Arculus / Arcularverspannung
63	anterior / superior part of arculus	anteriörer / superiorer Abschnitt des Arculus
64	posterior / inferior part of arculus (= basal discoidal crossvein)	post. / infer. Abschnitt des Arculus (= basale Diskoidalquerader)
65	distal discoidal vein	distale Diskoidalader
66	discoidal node discoidal bracket	Diskoidalnodus / Diskoidalverspannung
67	discoidal cell	Diskoidalzelle
68	quadrilateral cell (=quadrangle of Zygoptera)	Quadrilateralzelle (Flügelviereck der Zygoptera)
69	subdiscoidal cell (= subquadrilateral cell of Zygoptera)	Subdiskoidalzelle (= Subquadrilateralzelle bei Zygoptera)
70	hypertrigonal cell (of Anisoptera)	Hypertrigonalzelle (nur bei Anisoptera)
71	trigonal cell (triangle of Anisoptera)	Trigonalzelle (Flügeldreieck der Anisoptera)
72	subtrigonal cell (in forewing of Anisoptera)	Subtrigonalzelle (in Vfl. der Anisoptera)
73	Strukturen des Libellenflügelgeäders (engl. Termini)	Strukturen des Libellenflügelgeäders (dtsh. Termini)
74		
75		

	A	B
76	<b>Strukturen des Libellenflügelgeäders (engl. Termini)</b>	<b>Strukturen des Libellenflügelgeäders (dtsh. Termini)</b>
77	basal side of trigonal cell (= basal trigonal vein)	Basalseite der Trigonalzelle (= basale Trigonalader)
78	distal side of trigonal cell (= distal discoidal vein)	Distalseite der Trigonalzelle (= distale Trigonalader)
79	upper side of trigonal cell (= costal trigonal crossvein)	Oberseite der Trigonalzelle (= costale Trigonalquerader)
80	intercalated vein Trigonal-Supplement -	Interkalarader Trigonal-Supplement -
81	pseudo-subcosta	Pseudo-Subcosta
82	gaff (in hindwing of Anisoptera and some Calopterygoidea)	Gaff (nur im Hfl. der Anisoptera und bei einigen Calopterygoidea)
83	antefurcal crossveins (= antefurcals)	Antefurcalqueradern (= Antefurcalia)
84	postcubital crossvein (sensu Fraser)	postcubitale Querader (sensu Fraser)
85	cubito-anal crossveins (excl. CuP-crossing)	Cubito-Anal-Queradern (außer CuP-Kreuzung)
86	anal loop (part of anal field) / italian loop (in Libelluloidea)	Analschleife (Teil des Analfeldes) / Libelluliden-Analschleife
87	sole (of italian loop)	Sohle der Libelluliden-Analschleife
88	heel (of italian loop)	Ferse der Libelluliden-Analschleife
89	anal triangle (= anal triangular space)	Analdreieck (= analer Triangularraum)
90	anal angle	Analwinkel / Analecke (= Tornus)
91	paranal cells	Paranalzellen
92	basal fork of RP (= midfork)	basale Gabelung des RP (= basale Radialgabel, Mittelgabel)
93	pterostigma	Pterostigma (= Flügelmal)
94	microtrichs	Microtrichia (Aculeae)
95	macrotrichs (= true hairs) on wing veins	Macrotrichia (Setae) der Flügeladern
96	spines on wing veins	Dornen der Flügeladern
97	corrugation: convex vein / concave vein	Korrugation (= Knitterstruktur): konvexe Ader / konkave Ader
98	true / primary longitudinal vein	echte / primäre Längsadern
99	intercalated / secondary longitudinal vein	sekundäre / interkalare Längsadern (Schaltadern)
100	crossveins	Queradern
101	junctions (of wing veins)	Aderjunktionen (Aderknoten; Aderverbindungen)
102	sectors	Sektoren
103	supplements	Supplemente
104	"bridges"	"Brückenadern"
105	oblique veins	Schrägadern
106	brace veins / braces / brackets	Stütadern / Verstreben / Verspannungen
107	"transverse veins"	"Transversaladern"
108	cells	Zellen
109	wing fields	Flügelfelder
110	wing spaces / interspaces	Flügelräume
111	wing	Flügel (= Ala)
112	forewing (left, right)	Vorderflügel (links, rechts) = Ala anterior (sin., dex.)
113	hindwing (left, right)	Hinterflügel (links, rechts) = Ala posterior (sin., dex.)
114	upper / dorsal side (of wing)	Flügeloberseite / Dorsalseite
115	lower / ventral side (of wing)	Flügelunterseite / Ventralseite
116	petiole (in Zygoptera)	Flügelstiel = Petiolus (bei Zygoptera)
117	wing base	Flügelbasis
118	wing tip	Flügelspitze (= Apex)
119	front margin (= costal margin)	Flügelvorderrand (= Costalrand)
120	hind margin	Flügelhinterrand (Termen & Dorsum)
121	anal margin	Analrand (= Dorsum)
122	axillar region	Axillarregion
123	Remigium (s.l.) (= costal region & discoidal region)	Remigium (s.l.) (= Costalregion & Diskoidalregion)
124	anal region (anal fan)	Analregion (Analfächer = Vannus)
125	jugal region	Jugalregion (= Jugum, Neala)
126	costal space (= basal subcostal field)	Costalraum (= basales Subcostalfeld)
127	subcostal space (basal preradial field)	Subcostalraum (= basales Praeradialfeld)
128	basal space (= basal cell, median cell)	Basalraum / Basalzelle (= Medianzelle)
129	cubital space (= cubital cell)	Cubitalraum / Cubitalzelle
130	antenodal space	Antenodalraum
131	postnodal space (= dist. preradial field) and postsubnodal space	Postnodalraum (= dist. Praeradialfeld) und Postsubnodalraum
132	first antenodal space (from base to ax1)	erster Antenodalraum (von Basis bis ax1)
133	second antenodal space (from ax1 to ax2)	zweiter Antenodalraum (von ax1 bis ax2)
134	third antenodal space (from ax2 to node)	dritter Antenodalraum (von ax2 bis zum Nodus)
135	radial space	Radialraum
136	basal radial field (= bas. radial space) / distal radial field	basales Radialfeld (= bas. Radialraum) / distales Radialfeld
137	distal preradial field: substigmatal and poststigmatal wingspace	dist. Praeradialfeld: substigmataler & poststigmataler Flügelraum
138	subnodal space	Subnodalraum
139	bridge space	Brückenraum
140	arcular space	Arcularraum
141	postdiscoidal / posttrigonal space (= dist. median field)	Postdiskoidalraum bzw. Posttrigonalraum (= dist. Medialfeld)
142	pseudodiscoidal space	Pseudodiskoidalraum
143	cubito-anal space	Cubito-Anal-Raum
144	anal space (in hw. of Anisoptera, basal of AA2b, or AA1b)	Analraum (im Hfl. der Anisoptera, basal der AA2b, bzw. AA1b)
145	membranule	Membranula (= Flügelhäutchen)
146	auricles	Aurikel (= Ohrchen)
147	<b>Strukturen des Libellenflügelgeäders (engl. Termini)</b>	<b>Strukturen des Libellenflügelgeäders (dtsh. Termini)</b>
148		
149		
150		



	C	D
1	<b>Bechly, 1994</b>	<b>Carle, 1982a, 1982b</b>
2	ct (sklerot. bas. PrScf & Cf)	precostal area
3	CA + & ScA' +	
4	basaler Costalrand = (CA & CP & ScA') +	CA + (verschmolzen mit Flügelvorderrand)
5	distaler Costalrand = (CA & ScA' & ScP) -	(CA & CP) - (verschmolzen mit Flügelvorderrand)
6	ScP -	CP -
7	RA +	RA +
8	RP -	(R&M)
9	RP -	(RP&M)
10	RP' -	RP1&2 -
11	RP1 -	RP1 -
12	IR1 +	(Interkalarader)
13	RP2 -	RP2 -
14	IR2 + (bei Aeshnidae mit sek. Ast IR2b +)	MA +
15	Rspl -	(Interkalarader)
16	RP" -	MP -
17	(RA&RP) + (kein Media-Stamm beteiligt !)	(R&M) +
18	(RP&MA) +	(RP&M&CuA) +
19	MA +	CuA +
20	MA + (= MAa +)	CuA +
21	Mspl - (bei Protanisoptera: IMA -)	(Interkalarader)
22	MP - (auch bei Zygoptera dist. nicht mit CuA verschmolzen)	CuP -
23	M +	basal remanant of CuA +
24	Cu -	
25	(M&Cu) -	CuP -
26	(MP&CuA) -	CuP -
27	CuP -	AP -
28	cu-c = CuP - (Rudiment dist. verschmolzen mit CuA & AA')	anal crossing = ac
29	"Cubito-Anal-Sektoren" (= (AA'&CuP&CuA) +)	A1-3 +
30	JA + (fehlt den Odonata* apomorph)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	JP - (fehlt den Odonata* apomorph)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	A + & AA + & AA' + & Cubito-Anal-Anastomose	A1-3 + (anal stem; verschmolzen mit Flügelhinterrand)
33	CuA + (CuA' +) (auch bei Zygoptera)	A1 +
34	CuA" + (= al-sole)	A2 +
35	Cuspl - (Mittlerippe der Libelluliden-Analschleife)	
36	(AA1&CuP) +	
37	AA1b +	A3 +
38	AA2b + (konvexe Adern basal der AA2 sind sekundär)	Anal brace
39	(AP&AA") + (sekundär konvex)	
40	cv (einfache Querader ?)	
41	ax	antenodals = an
42	ax1 & ax2	costal braces = cb1 and cb2
43	c-ax	
44	s-ax	
45	px	postnodals = pn
46	pnx	
47	psx	
48	n (gebildet von CP und ScP, sowie ncv und sncv)	nodus = N
49	ncv / nbr	
50	sncv / snbr	subnodus
51	bcv	
52	IR2+ (Abschnitt basal der Schrägader ocv)	
53	ocv (akzessorische Lestiden-Schrägader: ocv2 und ocv3)	o
54	lbv	
55	(plesiomorph fehlende Verstärkung der ScA")	
56	bsbr (= ScA")	
57	bsbr	
58	Cubito-Anal-Anastomose (AA1 zum Knick des CuP)	
59	sdv = CuA + (in part.)	posterior discal brace (bildet den "discal node")
60	ptbv / ptbr	
61	Arculussektoren (= RP und MA)	
62	arc / arcbr	arculus = Arc
63	arc. ant. (= RP&MA)	arculus (interpretiert als "isolated oblique portion of CuA")
64	arc. post. (= bdcv)	arculus = CuA in part. ("quadrangle closed basally")
65	ddv (event. Ast der Media MAb +)	anterior discal brace (bildet "discal node") = discoidal crossvein
66	dn (ddv/MA? & sdv/CuA) / dcbr	discal node = DN (gebildet von ant. und post. "discal brace")
67	dc	
68	dc	quadrangle = q
69	sdv	sq
70	htc	spt
71	tc	triangle = t
72	stc	subtriangle = s
73	<b>Bechly, 1994</b>	<b>Carle, 1982a, 1982b</b>
74	(basierend auf Riek & Kukalova-Peck, 1984)	(ergänzt durch Carle & Wighton, 1990)
75		

	C	D
76	Bechly, 1994	Carle, 1982a, 1982b
77	(MP&CuA) -	
78	ddv (event. Ast der Media MAb +)	
79	tcv (nicht MP1 - oder MPa - !)	cv
80	Tspl -	
81	ps-ScP	
82	CuA +	
83	afcv	
84	pcv	
85	cu-a-cv	
86	al / l-al (akzessorische Analschleifen: al2 und al3)	al
87	sl (= CuA" +)	
88	hl	
89	ats	
90	aa (angenzend die Tornuszelle = toc)	
91	pac	
92	mf	mf (distal pleat)
93	pt	pterostigma = Pt
94	Microtrichien (fehlen allen Libellenflügeln)	
95	Macrotrichien	
96	Dornen (Sc-Dornen, Se-Dornen, L-Dornen)	
97	+ / -	
98	primäre Längsadern	
99	Interkalaradern	
100	cv's	
101	Junktionen	
102	Sektoren	
103	Supplemente	
104	(als normale, basale Längsaderabschnitte interpretiert)	
105	Schrägadern	
106	Stützadern / Verstreubungen / Verspannungen	
107	"tvv"	
108	...c	
109	...f (siehe Tabelle)	
110	...s	
111	w.	
112	fw. (l.fw., r.fw.)	
113	hw. (l.hw., r.hw.)	
114	ups	
115	uns	
116	pet	
117	base	
118	apex	
119	cm	
120	hm	
121	am (verschmolzen mit AP)	
122	axr	
123	Costalregion und Diskoidalregion plesiomorph vorhanden	
124	Analregion reduziert, Vannus fehlt plesiomorph	
125	Neala reduziert (= Flügelhäutchen = mb ???)	
126	cs (= bScf)	
127	scs (= bPrRf)	
128	bs	
129	cus	
130	ans	
131	pns / psns	
132	ans1	
133	ans2	
134	ans3	
135	rs	
136	bRf / dRf	
137	sss / pss (= dPrRf)	
138	sns	
139	bds	
140	ars	
141	pds (= dMf)	df
142	psds	
143	cuas	
144	als	
145	mb (= rudimentäre oder atavistische Neala ???)	
146	or	
147	Bechly, 1994	Carle, 1982a, 1982b
148	(basierend auf Riek & Kukalova-Peck, 1984)	(ergänzt durch Carle & Wighton, 1990)
149		
150		

	E	F
1	<b>Carpenter, 1992</b>	<b>Comstock-Needham, 1998</b>
2	precostal area (Precosta)	Costa
3	(Precosta)	Costa
4	C +	C +
5	(C & SC) -	C (& Sc -)
6	SC -	Sc -
7	R +	R1 + (= R +)
8	RS1-4 -	Mediana (M1-3) - (bis zur Mittelgabel Mf)
9	RS1-4 -	Mediana (M1-3) - (bis zur Mittelgabel Mf)
10	(RS1&2) -	(M1-2) -
11	RS1 -	M1 - (beim Nodus vom Rs überkreuzt)
12	IRS1 +	postnodal / apical sector M1A + (plus "apical planate" Appl.)
13	RS2 -	M2 - (Abschnitt zw. sn/o1 und o3 interpret. als o2 = Rs&M2)
14	IRS2 +	radial sector = Rs + (exkl. "bridge") (bei Aeshnidae mit: Rs-fork)
15	RSPL -	radial planate = Rpl - (= Rspl -)
16	(RS3&4) -	M3 -
17	(R&M) +	(R&M) +
18	(RS&M) +	M + (=M1-4 +)
19	MA + (MP - fehlt)	M4 +
20	MA + (MP - fehlt)	M4 +
21	Intercalar (CUA + fehlt)	median planate = Mpl - (= Mspl -)
22	CUP -	basal der sdv: Cu -, distal der sdv: Cu1 -
23	basal remanent of CUA +	(interpretiert als verschobene und sklerotisierte Anal-Trachee)
24		
25	CUP -	Cu -
26	CUP -	Cu -
27		
28		cubito-anal-crossvein = Cuq (anal crossing = Ac)
29	1A +	(Cu2&A1-3) +
30	(Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	(Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	1A +	A + ("secondary recurrent analis" nach Tillyard; Ab nach Munz)
33	1A +	Cu2+
34		A1 + (Aderabschnitt basal der Gabelung als "gaff" bezeichnet)
35		bisector of anal loop (concave)
36		A + (= A* nach Ris; A' nach Munz)
37		A2 +
38		A3 +
39		
40		
41	antenodals	antenodals = An = Anq
42	primary antenodals	primary antenodals
43	secondary antenodals	secondary antenodals (costal series)
44	secondary antenodals	secondary antenodals (subcostal series)
45	postnodals	postnodals = Pn = Pnq
46		postnodals (costal series)
47		postnodals (radial series)
48	nodus	nodus = nod = Nod = n = N (gebildet von Sc)
49	nodal crossvein	
50	subnodal crossvein	Subnodus = Sn = sn (interpret. als basaler Abschnitt "o1" des Rs)
51		bridge crossveins = Bq = bcv = b
52		bridge = B = br = brv (bei Zygoptera: lestine long bridge = br)
53		oblique vein = o = ob = obv (interpret. als Abschnitt "o3" des Rs)
54		
55		
56		
57		
58		A + (1A +)
59		(interpretiert als Abschnitt des Cu2)
60	pterostigmal brace vein	brace vein of stigma = b = bvn = Ptq
61		sectors of the arculus = k
62	arculus	arculus = ar = arc
63	arculus (RS & MA)	arculus = arc (= M +)
64	arculus (crossvein = cv)	arculus = arc (crossvein = cv)
65	discoidal vein	
66		medio anal link = MA
67		
68		quadrilateral / quadrangle = q = Q
69	subquadrilateral cell	subquadrangle = Sq = sq
70	supratriangle (anterior discoidal cell)	supertriangle / supratriangle = spt = s
71	triangle (posterior discoidal cell)	triangle = T = t = tri
72		subtriangle = s = t' = str
73	<b>Carpenter, 1992</b>	<b>Comstock-Needham, 1998</b>
74	(basierend auf Fraser, 1957)	(Needham, 1903-1951; Munz, 1919; Schmidt, 1929; Needham & Westfall, 1955; Borror et al., 1976)
75		



	E	F
76	Carpenter, 1992	Comstock-Needham, 1898
77		inner side of triangle = (Cu) - (in part.)
78	discoidal vein	outer side of triangle = cv
79		front side of triangle = cv
80		
81		
82		gaff = g (= A1&Cu2)
83		intermedian cross-veins = mq
84		
85		cubito-anal-crossveins = Cuq
86	anal loop	anal loop = al = alp = L
87		sole of al = sl
88		heel of al = hl = h
89		anal / basal triangle = ta (Abschnitt z des "anal space")
90		anal angle = Aa (Ort der "tornal cell" = to)
91		paranal cells = n, o, p, l
92		middle fork = Mf
93	pterostigma	pterostigma / stigma = St = st = pt
94		
95		
96		
97		
98		
99		
100		crossveins = cv = x
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		
109		
110		
111		
112		
113		
114		
115		
116		
117		
118		
119		Costa = C
120		
121		
122		
123		
124		
125		
126		part of antenodal space = c
127		part of antenodal space = sc
128		midbasal interspace = m (basal space = Bs)
129		cubito-anal interspace = cu
130		antenodal interspace
131		postnodal interspace
132		first antenodal space
133		second antenodal space
134		third antenodal space
135		
136		basal radial space = BRS / ?
137		
138		
139		
140		intermedian interspace
141		df, tr = trigonal interspace (Anisoptera) / d1, d2, d3 (Zygoptera)
142		
143		
144		anal interspace / field = z, y, x (cells behind al)
145		mb = m = Me
146		
147	Carpenter, 1992	Comstock-Needham, 1898
148	(basierend auf Fraser, 1957)	(Needham, 1903-1951; Munz, 1919; Schmidt, 1929;
149		Needham & Westfall, 1955; Borror et al., 1976)
150		

	G	H
1	Conci & Nielsen, 1956	Forbes, 1943
2		
3		
4	Costa = C +	C +
5		
6	Subcosta = Sc -	Sc -
7	Radiale prima = R1 + (Radio)	R1 +
8	Rs - (R2-5) - (Radio)	Rs -
9	Settore radiale = Rs - (R2-5) -	Rs -
10		(R2&3) -
11	Radiale seconda = R2 -	R2 -
12	intercalare della R2 = IR2 +	(Interkalarader)
13	Radiale terza = R3 -	R3 -
14	IR3 + (bei Aeshnidae mit BIR3 = RBIR3 +)	(R4&5) -
15	Radiale supplementare = Rspl -	(Interkalarader)
16	Radiale quarta + quinta = (R4&5) -	M -
17	Radio + Media = (R&M) +	(R&(Rs&M&Cu)) +
18	arculo = Arc	(Rs&M&Cu)) +
19	Media = M +	Cu1 +
20	M +	Cu1 +
21	Mspl -	(Interkalarader)
22	Cubitale = Cu -	Plical = P 1 -
23		1P1
24		2P1
25	Cu -	Plical = P 1 -
26	Cu -	Plical = P 1 -
27		
28	venature oblique cubito anali = oCu	
29	Anale = A +	Axillaries
30	?	( Ax4&5 + fehlt)
31	?	( Ax4&5 + fehlt)
32	A + (Anale secondaria ricorrente)	Axillary = Ax +
33	A+	1. Axillary = 1Ax + (inkl. 1 Axa +)
34	A+	1Axa +
35		
36	A +	
37	A +	3Ax1 +
38	A +	
39		
40		
41	antenodali = an	
42	antenodali primarie = an	
43	an	
44	an	
45	postnodali = pn	
46		
47		
48	nodulo = N	
49	venatura trasversa del nodulo = n	
50	venatura trasversa subnodale = sn	
51		
52		
53	venatura obliqua tra R3 ed IR3 = o	
54		
55		
56		
57		
58		
59		
60	venatura obliqua (trasversa) del pterostigma = oPt	
61	settori dell'arculo	
62	arculo = Arc	
63		
64		
65		
66		
67	cellula discoidale = D	
68	D (quadrilatero)	
69	cellula subdiscoidale = sD	
70	supertriangolo / ipertrigone = iT	
71	D (triangolo)	
72	subtriangolo / subtrigone = sT	
73	Conci & Nielsen, 1956	Forbes, 1943
74		
75		

	G	H
76	Conci & Nielsen, 1956	Forbes, 1943
77		
78		
79		
80		
81		
82		
83		
84		
85		
86	anello anale = Aa	
87		
88		
89	triangolo anale = At	
90	angolo anale	
91		
92		
93	pterostigma = Pt	
94		
95		
96	denticolate / setole	
97	+ / -	
98	venature longitudinali	
99	venature longitudinali intercalari	
100	venature trasversali	
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108	cellula	
109	campo	
110	campo	
111	membrana delle ali	
112	ala anteriore	
113	ala posteriore	
114		
115		
116		
117	base dell'ala	
118	apice dell'ala	
119	marginale anteriore dell'ala	
120		
121		
122		
123		
124		
125		
126		
127		
128		
129		
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		
140		
141	campo discoidale (bei Zygoptera: Zellen d1, d2 und d3)	
142		
143		
144		
145	membranula = Me	
146	orecchiette	
147	Conci & Nielsen, 1956	Forbes, 1943
148		
149		
150		



	I	J
1	Hamilton, 1972b	Kirby, 1889
2	Costa	Costa
3	Costa	Costa
4	C +	Costa
5		Costa
6	Sc -	internodal radius
7	R +	principal radius or subcostal nervure
8	Sector & Media = S&M -	upper sector of arculus
9	Sector & Media = S&M -	upper sector of arculus
10	Sector = S -	
11	Sector ant. = SA - (S1&2)	subcostal radius
12	(Interkalarader)	
13	Sector post. = SP - (S3&4)	nodal sector
14	MA + (M1&2)	subnodal sector
15	(Interkalarader)	
16	MP - (M3&4)	upper sector of arculus
17	(R&(S&M&Cu)) +	principal radius or subcostal nervure
18	(S&M&Cu) +	arculus
19	Cu + (1&2)	lower sector of arculus
20	Cu + (1&2)	lower sector of arculus
21	(Interkalarader)	
22	Plical & Empusal = P&E -	upper sector of triangle
23	P - (irrig als konkav interpretiert)	
24	Empusal = E -	
25	Plical & Empusal = P - & E -	upper sector of triangle
26	Plical & Empusal = P - & E -	upper sector of triangle
27		
28		cross nervure in lower basal cell
29	A + (1-3)	subbasal sectors
30	("jugal barr" fehlt)	?
31	("jugal barr" fehlt)	?
32	A + (1-3)	
33	A + (1-3)	lower sector of triangle
34		subbasal sector
35		subbasal sector
36		
37		subbasal sector
38		
39		
40		
41		antenodals
42		
43		
44		
45		postnodals
46		
47		
48	nodus	nodus
49		
50	subnodus	nodal cross nervure
51		
52		
53		
54		
55		
56		
57		
58		
59		
60		
61		
62	arculus	arculus
63	arculus	
64	arculus	
65		
66		
67		
68		
69		
70		supratrangular space
71	triangle	triangle
72		subtriangular space
73	Hamilton, 1972b	Kirby, 1889
74		
75		

	I	J
76	Hamilton, 1972b	Kirby, 1889
77		
78	(interpretiert als Sklerotisierung einer Flügelfalte)	
79	(interpretiert als Sklerotisierung einer Flügelfalte)	
80		
81		
82		
83		
84		
85		cross nervules in lower basal cell
86		
87		
88		
89		
90		
91		
92		
93	pterostigma	pterostigma
94		
95		
96		
97		
98		
99		
100		
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		
109		
110		
111		
112		
113		
114		
115		
116		
117		
118		
119		
120		
121		
122		
123		
124		
125		
126		
127		
128		upper basal cell
129		lower basal cell
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		
140		
141		posttriangular cells
142		
143		
144		
145		membranule
146		
147	Hamilton, 1972b	Kirby, 1889
148		
149		
150		

	K	L
1	Lameere, 1922, 1923	Martynov, 1930 (1924)
2	pre-costal-space	
3		
4	Costa = C +	C +
5		
6	Subcosta = Sc -	Sc -
7	Radius = R +	R +
8	Subradius = (SR1-4) -	Rs -
9	Subradius = (SR1-4) -	Rs -
10	Subradius = (SR1&2) -	(R1&3) -
11	Subradius = SR1 -	Rs1 -
12	(Interkalarader)	sector + (libelluline planate = Rs2 ?)
13	Subradius = SR2 -	Rs3 -
14	Subradius = SR3 + (bei Anisoptera: Secant S -)	Rs4 +
15	(Interkalarader)	sector -
16	Subradius = SR4 -	Rs5 -
17	(R&(SR&M)) +	(R&(Rs&M)) +
18	(SR&M) +	(Rs&M) +
19	Media = M + (Submedia = SM - fehlt)	M + (MP - fehlt, bzw. ist homolog dem "anisopt. planate" Msp1)
20	Media = M + (Submedia = SM - fehlt)	M + (MP - fehlt, bzw. ist homolog dem "anisopt. planate" Msp1)
21	Intercalar (Cubitus = Cu + fehlt)	sector - (CuA fehlt; CuA = anisopt. planate)
22	Subcubitus = Scu - (nur distal der sdv unverschmolzen mit P +)	CuP -
23	base of Scu - (irrig als konkav interpretiert)	basal remanant of CuA +
24	base of P +	base of CuP -
25	(Scu&P) - (verschmolzen bis zur sdv)	CuP -
26	(Scu&P) - (verschmolzen bis zur sdv)	CuP -
27		
28		
29	(P&U) +	A1 +
30	(Subpenultim. = SP - und Subultim. = SU - fehlen)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	(Subpenultim. = SP - und Subultim. = SU - fehlen)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	Ultimate = U + (frei bis zur sdv)	A1 +
33	Penultimate = P + (frei distal der sdv)	A1 +
34	Ultimate = U+ (frei postero-distal der sdv)	
35		
36		
37		
38		
39		
40		
41		
42		
43		
44		
45		
46		
47		
48		
49		
50		
51		
52		
53		
54		
55		
56		
57		
58		
59		
60		
61		
62		
63		
64		
65		
66		
67		
68		
69		
70		
71		
72		
73	Lameere, 1922, 1923	Martynov, 1930 (1924)
74		
75		



	K	L
76	Lameere, 1922, 1923	Martynov, 1930 (1924)
77		
78		
79		
80		remanant of Cu1
81		
82		
83		
84		
85		
86		
87		
88		
89		
90		
91		
92		
93		
94		
95		
96		
97		
98		
99		
100		
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		
109		
110		
111		
112		
113		
114		
115		
116		
117		
118		
119		
120		
121		
122		
123		
124		
125		
126		
127		
128		
129		
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		
140		
141		
142		
143		
144		
145		
146		
147	Lameere, 1922, 1923	Martynov, 1930 (1924)
148		
149		
150		

	M	N
1	Nel et al., 1993	Redtenbacher, 1886
2		Präcostalfeld
3		
4	(PC & CA & CP & ScA) + (bord costal)	I + (= Costa)
5	(PC & C & ScA & ScP) - (bord costal)	I (= Costa)
6	ScP -	II - (= Subcosta)
7	RA +	III1 + (= Radius)
8		(III2&IV)&(V&VI) -
9		(III2&IV)&(V&VI) -
10		III2&IV -
11	RP1 -	III2 - (= Radiussektor)
12	IR1 +	III3 +
13	RP2 -	IV - (= Praemedial)
14	IR2 +	V + (= Media)
15	Rspl -	(Schaltader)
16	(RP3&4) -	VI - (= Postmedia)
17	(R&MA) +	
18	(RP&MA) - (arculus)	
19	MA +	VII + (= Cubitus)
20	MA + (= MA1 +; = MAb +)	VII + (= Cubitus)
21	Mspl -	(Schaltader)
22	MP - (bei Zygoptera: MP&CuA)	VIII - (= Analis = A1)
23	MP	
24	Cu -	
25	(MP&Cu) -	VIII - (= Analis = A1)
26	(MP&CuA) -	VIII - (= Analis = A1)
27	CuP -	
28	CuP -	
29	(AA&CuP) + (AA0, AA1)	IX + (= Analis = A2)
30	(Jugalis nicht vorhanden)	?
31	(Jugalis nicht vorhanden)	?
32	(A&AA) +	IX + (= Analis = A2)
33	CuA + (CuA1 +) (bei Zygoptera: AA +)	IX + (= Analis = A2)
34	CuA2 +	
35	Cuspl - (bei Aeschniidae: Aspl1 -)	X - (= Analis = A3)
36	(AA1&CuP) +	
37	AA +	
38	AA+ (= AA2 +)	
39	AP -	
40		
41	anténodales (principales, secondaires)	
42	AX1 & AX2	
43		
44		
45		
46		
47		
48	N (scissure nodale)	Nodus
49	Cr	
50	Sn	
51	Bqs	
52		
53	O (nicht homolog mit RP2b, contra Zessin 1991)	
54		
55		
56		
57		
58	AA +	
59	CuA +	
60	pterostigma embrassé	
61		
62	arculus	
63	(RP&MA) -	
64		
65	MA2 + = MAb +	
66		
67	cellule discoidale, espace discoidal	
68		Flügelviereck = Trapez
69	cellule sous-discoidale	
70	espace hypertrigonal, hypertriangle discoidale	
71	triangle discoidal	Flügeldreieck
72		
73	Nel et al., 1993	Redtenbacher, 1886
74	(basierend auf Riek & Kukulova-Peck, 1984)	
75		

	M	N
76	Nel et al., 1993	Redtenbacher, 1886
77	(MP&CuA) -	VIII. Concavader
78	MA2 + (interprétiert als sekundärer Ast der MA))	Querader (scheinbare Zinke des Cubitus)
79	MP1 - (interprétiert als sekundärer Ast der MP)	schiefe, scheinbar concave Querader
80		
81	pseudo-ScP	
82		
83		
84		
85		
86	boucle anale	
87	CuA2 +	
88		
89		
90	angle anal	
91		
92		
93	pterostigma = Pt	
94		
95	macrotriches = soies	
96	épines	
97	convexes , + / concaves, -	
98	nervures principales	
99	nervures intercalaires	
100	nervules = nervures transverses	
101	noeud	
102		
103		
104		
105	nervures obliques	
106		
107		
108	cellules	
109	espaces, champs	
110	espaces	
111	l'aile	
112	aile antérieure	
113	aile postérieure	
114		
115		
116	pétiole	
117	base	
118		
119		
120		
121	AP	
122		
123		
124		
125		
126		
127		
128	espace médian	
129	espace sous-médian	
130	champ anténodal	
131	champ postnodal	
132		
133		
134		
135	champ radial	
136		
137		
138		
139		
140		
141	champ postdiscoidal	
142	espace "pseudo-discoidal"	
143	champ cubito-anal	
144	champ anal	
145		
146		
147	Nel et al., 1993	Redtenbacher, 1886
148	(basierend auf Riek & Kukalova-Peck, 1984)	
149		
150		



	O	P
1	<b>Riek &amp; Kukalova-Peck, 1984</b>	<b>Ris, 1908-1930 / Bartenev, 1929</b>
2	costal triangle = pre-subcostal area = PSc-area	Costa
3	PCA + & PCP - (serration of costal margin)	Costa
4	(PC & CA & CP & ScA) + (costal margin)	C +
5	(PC & C & ScA & ScP) - (costal margin)	C
6	ScP -	Sc -
7	RA +	R +
8	RP -	Mediana (M1-3) -
9	RP -	Mediana (M1-3) -
10	RP' -	(M1-2) -
11	RP1 -	M1 - (am Nodus vom Rs überkreuzt)
12	IR1 +	M1a +
13	RP2 -	M2 - (Teil zw. sn/o1 und o3 interpret. als o2 = Rs&M2)
14	IR2 +	Radial Sektor = Rs + (exkl. Brücke) (= radical sector)
15	Rspl -	Komplementärader des Radius = Rspl -
16	RP" - (= (RP3&4) -)	M3 -
17	(RA&RP) +	(R&M) +
18	(RP&MA) +	(M1-4) +
19	MA + (= MA1 +)	M4 +
20	MA + (= MA1 +)	M4 +
21	Mspl -	Komplementärader der Mediana = Mspl -
22	MP -	basal der sdv: Cu -, distal der sdv: Cu1 - (Vordersekt. d. Triang.)
23	M +	
24	Cu -	
25	(M&Cu) -	Cu -
26	(M&CuA) -	Cu -
27	CuP -	
28	CuP -	cubitale Querader = Cuq (= Ac)
29	(AA & CuP & CuA) +	(Cu2&A1-3) +
30	JA + (fehlt sekundär; Neala reduziert als Membranula)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	JP - (fehlt sekundär; Neale reduziert als Membranula)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	(A+ & AA +) +	A +
33	CuA + (1-4)	Cu2+ (Hintersektor des Triangulus)
34		A1 +
35		A2 - (Biegung der A2 - = g)
36		A* +
37		A3 +
38		A4 +
39	AP -	
40	cv	
41		antenodale Queradern = Anq
42		
43		
44		
45		postnodale Queradern = Pnq = Pstq
46		
47		
48	nodus = N (CP & ScP)	Nodus = Nod = N (gebildet von der Sc)
49	nodal veinlet = cr	Nodus = Nod (dicke Querader)
50	subnodus = SN (crossvein = cr)	sn = o 1 (interpretiert als basaler Abschnitt des Rs)
51		Brückenquerader = Bq = bcv (suppl. B. = Bqs)
52		Brücke = B = br (Supplementärader)
53		o3 (interpretiert als Abschnitt des Rs)
54		
55	(ephem. subcostal brace = ScA1-4 +; fehlt den Odonata primär)	
56	cv = hm (= ScA3&4, laut Kukalova-Peck, pers. Mitt. 1993)	
57	cv = hm (interpretiert als Querader)	
58	anal brace (kink of CuP)	
59		(interpretiert als basaler Abschnitt des Cu2)
60		
61	sectors of arcus = RP & MA	
62		Arculus = Arc
63	(RP&MA) +	Arculus = Arc (M1-4)
64	cr	Arculus = Arc (Querader = q)
65	cr	
66		
67		
68		
69		
70		Hypertrigonalfeld = ht
71		Flügeldreieck (Triangulus) = t
72		Subtriangulardreieck = ti
73	<b>Riek &amp; Kukalova-Peck, 1984</b>	<b>Ris, 1908-1930 / Bartenev, 1929</b>
74	(Brauckmann & Zessin, 1989; Zessin, 1991;	(basierend auf Comstock & Needham, 1898)
75	Kukalova-Peck, 1985, 1991)	

	O	P
76	Riek & Kukalova-Peck, 1984	Ris, 1908-1930 / Bartenev, 1929
77	MP -	Basalseite (Proximalseite) = (Cu) - (in part.)
78	cr	Distalseite = q (Querader)
79	cr	Vorderseite (Costalseite) = q (Querader)
80		
81		
82		
83		
84		
85		cubitale Querader = Cuq
86		Analschleife (anal loop, boucle anal) = al
87		A1 +
88		
89		
90		Analecke = ane
91		
92		
93	pterostigma = pt	Pterostigma (Stigma) = Pter = st
94		
95		
96		
97		
98		Längsader
99		Komplementärsektoren
100	cr	Querader = q
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		Zellen
109		Felder
110		Felder
111		
112		
113		
114		
115		
116		
117		
118		Apex = ap
119		vorderer Rand = an
120		hinterer Rand = ps
121		innerer Rand = in
122		
123		
124		
125	(Neala fehlt sekundär, bzw. ist reduziert als Membranula)	
126		Costalfeld = c
127		Subcostalfeld = sc
128		Basalfeld = m
129		Cubitalfeld (Medianfeld) = cu
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		
140		
141		Diskoidalfeld = df
142		
143		Analfeld (anf) und Hinterfeld (hf zw. Cu2 u. A1)
144		Analfeld = anf
145	membranule = me	
146		
147	Riek & Kukalova-Peck, 1984	Ris, 1908-1930 / Bartenev, 1929
148	(Brauckmann & Zessin, 1989; Zessin, 1991;	(basierend auf Comstock & Needham, 1898)
149	Kukalova-Peck, 1985, 1991)	
150		

	Q	R
1	Séguy, 1959, 1973	Selys, 1853 - 1883
2	épaississement précostal	area praecostalis
3	épaississement costal	margo praecostalis
4	costale = C +	Costa = nervus costalis (Vorderrandader)
5	(C&Sc) -	Subcosta = nervus subcostalis (Unterrandader)
6	Sc -	Subcosta = nervus subcostalis (Unterrandader)
7	R1 +	Mediana = nervus medianus / medius (Radius principalis)
8	secteur radial Rs - (= (R2-5) -)	Mediana = nervus medianus / medius (Radius principalis)
9	Rs - (= (R2-5) -)	sector arculi superior (sector primus)
10	R - (= (R2&3) -)	sector primus
11	R2 - (bei Zygoptera: R2&3 -)	sector primus (sector principalis)
12	radiale supplémentaire = Rs1 +	sector intercalaris = sector postnodalis, sector ultra-nodalis
13	R3 - (bei Zygoptera: R4 -)	sector nodalis
14	R4 + (bei Zygoptera: MA +)	sector subnodalis
15	radiale supplémentaire = Rs2 -	suppl. sector next below subnodal sector
16	R5 - (bei Zygoptera: MP -)	sector medius
17	(R&M&Cu1) +	median nervure
18	(R&M) +	arculus
19	MA + (bei Zygoptera: CuA +)	sector arculi inferior (Zyg.: sector arculi; Anis.: sector brevis)
20	MA + (bei Zygoptera: CuA +)	sector arculi inferior (Zyg.: sector arculi; Anis.: s.brev. & rad. med.)
21	médiane supplémentaire = Mds -	suppl. sector next below short sector
22	CuP - (= Cu2 -)	basal: n. subm. / distal: sector trianguli superior (s.tr. primus)
23		
24		
25	CuP - (= Cu2 -)	nervus submedianus (Vorderspannader = cubitus anticus)
26	CuP - (= Cu2 -)	nervus submedianus (Vorderspannader = cubitus anticus)
27		
28	nervure transverse anale = nta (interpret. als normale Querader)	basal postcostal crossvein (submedian nervule)
29	A +	
30	("nervures jugales" nicht vorhanden)	?
31	("nervures jugales" nicht vorhanden)	?
32	A +	nervus postcostalis = cubitus posticus (Hinterspannader)
33	A + (= 1A + bzw. 1Aa +)	sector trianguli inferior = sector trianguli secundus = s.tr.2
34	1Ab + = 1A2 + (auch bei Libelluloidea)	
35	anale supplémentaire = As - = iA -	distal subbasal sector
36	A +	nervus postcostalis = cubitus posticus = radius spurius
37	2A +	proximal subbasal sector
38	3A +	
39		
40		
41	anténodales = an (= nodales antérieures)	nervi antecubitales (Antekubitalnerven)
42	an1 & an2	1st and 2d antecubital
43		
44		(bas. d. 1. antecubital von Karsch subcostal crossveins genannt)
45	nodales postérieures = nop	nervi postcubitales
46		
47		
48	nodus = n (gebildet von Sc)	nodus or nodulus
49	nervure nodale = nd	
50	subnodus = subn (= nervure sous-nodale = sbn)	subnodus
51		
52	pont = po	basal portion of subnodal sector
53	nervure oblique = o	
54	diagonale particulière aux libellules = di	
55	transverse basale = tb	
56	transverse basale = tb	
57	transverse basale = tb	
58		
59		portion of inferior sector of triangle ?
60	transverse pterostigmatique = tst	
61	k (= secteurs de l'arcus = sa)	sectores arculi
62	arcus = arc	arculus
63	arc (R&M&Cu)	arculus
64	transverse de l'arcus (= médio-cubitale)	arculus
65	(interprétiert als Querader)	
66		
67	cellule discale: q (Zygoptera), tri (Anisoptera)	discoidal cell (Discoidalzelle)
68	q	quadrilateral or quadrangle
69	cellulu sous-quadrangulaire = sq	sub-quadrangle
70		area supratrigularis, supra-triangle, hyper-trigonal space
71	triangle discoidal = tri	triangulum, trigonulum, cellula cardinalis
72	subtriangle	sub-triang., internal tri. (Nebendreieck), area subtriangularis
73	Séguy, 1959	Selys, 1853 - 1883
74	(Séguy in Grassé, 1973)	(Hagen, 1870; Calvert 1890-1908, etc.)
75		



	Q	R
76	Séguy, 1959, 1973	Selys, 1853 - 1883
77	CuP - (in part.)	sector trianguli superior (in part)
78	hypoténuse = hy	(crossvein)
79		Radius medius (Zweig der n.sub.med., dist. mit s.brev. verschm.)
80		
81		
82		
83	transverses intermédiaires	
84		
85		submedian nervules
86	boucle anal = ba (= triangle anal)	
87		
88		
89	triangle basal = trb	anal triangle (trigonulum basale = Basaldreieck)
90	tornus = to (= angle anal)	anal angle (Basalwinkel)
91		
92		
93	pterostigma = pts (= carpus)	pterostigma (Flügelmal)
94	microtriches	
95	macrotriches	
96	épines	
97	nervure convexe = + / nervure concave = -	
98	nervure longitudinale	
99	nervures intercalaires	sectores intercalati, supplementary sectors (Schaltsectoren)
100	nervures transverses	nervule or crossvein (Querader)
101		
102		
103		
104	ponts	
105		
106		
107		
108	cellules alaires	
109	champs	
110	champs	
111		
112	ailes antérieures	
113	ailes postérieures	
114		
115		
116		petiole (Petiolus)
117	base de l'aile	
118	(angle apical)	apex
119		costa
120	marge postérieure	postcostal border (Postcosta)
121		anal border
122	région axillaire	(Zwischenflügelraum)
123	champ costal et champ discoidal (remigium)	
124	champ anal (vannus)	
125	jugum	
126		costal space (Costalraum, Costalstreifen)
127		subcostal space
128	espace basilaire (espace médian)	basilar or median space (cellula basalis = Basalzelle)
129		median or submedian space
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		
140	(transverses intermédiaires = ti)	
141		antenodal cells, post-triangular cells (area discoidalis)
142		
143		postcostal space
144	champ anal = chan	
145	membranule = me (= région jugale)	membranule (Membranula accessoria)
146	oreillettes abdominales = or	oreillettes, auricles (Oehrchen)
147	Séguy, 1959	Selys, 1853 - 1883
148	(Séguy in Grassé, 1973)	(Hagen, 1870; Calvert 1890-1908, etc.)
149		
150		

	S	T
1	Snodgrass, 1935, 1952	St. Quentin, 1967
2	(Precosta = PC fehlt)	
3	(Precosta = PC fehlt)	
4	C +	C +
5		Sc -
6	Subcosta = Sc - (1&2)	Sc -
7	Radius = R + (R1)	R +
8	Radius sector = Rs - (R2-5)	
9	Radius sector = Rs - (R2-5)	
10	Radius sector = Rs - (R2&3)	
11	Radius sector = Rs - (R2)	oberer Sektor des Arculus = oS -
12	(Interkalarader)	(Schaltader)
13	Radius sector = Rs - (R3)	nodaler Sektor = nS -
14	(Interkalarader)	Brückensektor = Bs +
15	(Interkalarader)	(Schaltader)
16	Radius sector = Rs - (R4&5)	vorderer Sektor = vS -
17	(R1&(Rs&MA) +	
18	(Rs&MA) +	
19	Media a. = MA + (1-2) (M1-4 - fehlt sekundär)	unterer Sektor des Arculus = uS +
20	Media a. = MA + (1-2) (M1-4 - fehlt sekundär)	unterer Sektor des Arculus = uS +
21	Intercalar (Cu + (1-2) fehlt sekundär)	
22	Postcubitus 1&2 = PCu 1&2 -	Cu -
23		
24		
25	Postcubitus 1&2 = PCu 1&2 -	Cu -
26	Postcubitus 1&2 = PCu 1&2 -	Cu -
27		
28	Ac	Cubitoanalquader = Ac
29	Vannal veins = V + (1-3)	A +
30	(Jugalis 1-2 fehlt)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	(Jugalis 1-2 fehlt)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	Vannal vein = V + (1-3) (stem)	A +
33	Vannal vein = V1 + (oder Analis = A + (1))	A +
34		A +
35		
36		
37		A +
38		A +
39		
40		
41		Antenodalquader = An
42		verstärkte An
43		An
44		An
45		
46		
47		
48		Nodus = Nd (gebildet von Sc)
49		
50		
51		
52		
53		
54		
55		
56		
57		
58		
59		
60		
61		
62		Arculus = Arc
63		Arculus = Arc
64		Arculus = Arc
65		
66		
67		q
68		quadrangel / Viereck = q
69		
70		
71		triangel / Dreieck = t
72		
73	Snodgrass, 1935, 1952	St. Quentin, 1967
74		
75		

	S	T
76	Snodgrass, 1935, 1952	St. Quentin, 1967
77		Innenseite
78		Außenseite
79		Oberseite
80		
81		
82		
83		
84		
85		
86		Analschleife
87		
88		
89		
90		Analwinkel
91		
92		
93		Pterostigma = Pt
94		
95	setae	
96	spines	
97	convex veins / concave veins	
98		
99		
100	crossveins	
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		
109		
110		
111	ala	
112		Vfl
113		Hfl
114		
115		
116		
117	wing base	
118		
119		
120		
121		
122	axillary region	
123	remigium = Rm	
124	vannus = Vn (fehlt primär)	
125	jugum, jugal region, neala	
126		
127		
128		Medianraum = M
129		
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139		Brückenraum = Br
140		
141		
142		
143		
144		Analfeld
145		
146		
147	Snodgrass, 1935, 1952	St. Quentin, 1967
148		
149		
150		



	U	V
1	Tillyard, 1914-1917	Tillyard, 1922
2		
3		
4	C +	C +
5	C +	
6	Sc -	Sc -
7	R +	R +
8	(M1-3) -	(M1-3) -
9	(M1-3) -	(M1-3) -
10	(M1-2) -	(M1-2) -
11	M1 - (am Nodus vom Rs überkreuzt)	M1 -
12	postnodal sector M1A +	postnodal sector M1A +
13	M2 -	M2 -
14	Ms + (bei Anisoptera distal der Schrägader: Rs +, ggf. mit Rsb)	Ms +
15	Rspl -	Rspl
16	M3 -	M3 -
17	(R&M) +	(R&M) +
18	(M1-4) +	(M1-3) +
19	M4 +	Cu1 +
20	M4 +	Cu1 +
21	Mspl -	Mspl -
22	basal der sdv: Cu -, distal der sdv: Cu1 -	Cu2 -
23		
24		
25	(Cu&A) -	Cu2 -
26	(Cu&A) -	Cu2 -
27		
28	Ac	Ac
29	(Cu2&A1-3) + (A1 = Cu2b)	1A +
30	(Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
31	(Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
32	secondary, recurrent Analis = A' + ("Anal Prime")	secondary, recurrent Analis = A' +
33	basal der sdv: A1 + (= Ab +) / distal der sdv: Cu2a +	1A +
34	A1+ = Cu2b	
35	Cuspl - (midrib of libellulid italian loop)	Aspl - (midrib of anal loop)
36	A1 + (bei Zygoptera: anal bridge = Ab)	1A + (bei Zygoptera: anal bridge = Ab)
37	A2 +	
38	A3 +	
39		
40		
41	Ax	Ax
42	(strong antenodals)	
43	Ax	
44	Ax'	
45	Px	Px
46		
47		
48	nodus = N	nodus = N
49	nodal cross-vein = nc	
50	Subnodus = sn (interpret. als basaler Abschnitt des Rs)	Subnodus = sn (interpret. als basaler Abschnitt des Ms)
51	bridge crossveins = Bx	
52	bridge = B (bei Zygoptera basal der Schrägader: Ms +)	
53	o (o1 & 2) (interpretiert als Abschnitt des Rs ! / Ms ?)	O (O & O') (interpretiert als Abschnitt des Ms)
54		
55		
56		
57		
58		
59	(interpretiert als Abschnitt des Cu2)	(interpretiert als Querader)
60	brace vein = Bc	brace vein = Bc
61		
62	arcus = arc	arcus = Arc
63	arcus = arc (M1-4)	arcus = Arc (M1-3)
64	arcus = arc (crossvein = cv)	arcus = Arc (crossvein = cv)
65		
66		
67		
68	q	q
69		
70	s = ht	s = ht
71	t	t
72	st = t' = ti	st = t' = ti
73	Tillyard, 1914-1917	Tillyard, 1922
74		
75		

	U	V
76	Tillyard, 1914-1917	Tillyard, 1922
77		
78		
79	(secondary recurrent vein of M4)	
80	trigonal supplement = Ts	
81		
82		
83		
84		
85	cubito-anals = cux	
86	cubito-anal loop = al (bei Libellulidae: italian loop)	al
87		
88		
89	at	
90	Aa	Aa
91		
92		
93	pt	pt
94		
95		
96		
97	convex (vein) / concave (vein)	
98	nervures = veins	
99	nervures = veins	
100	nervules = veinlets = cross-veins	
101		
102	sectors	
103	supplements	
104	bridges	
105	oblique veins	
106	brace veins = braces	
107	transverse veins	
108	cellules = cells	
109	wing-spaces	
110		
111		
112		
113		
114		
115		
116	petiole (bei Zygoptera)	
117	base	
118	apex = Ap	
119	anterior border = Costa = C	
120	posterior border (nicht als echte Flügelader interpretiert)	
121	anal border (bei Anisoptera; nicht als echte Flügelader interpret.)	
122		
123		
124		
125		
126	c	c
127	sc	sc
128	m	m
129	cu	cu
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		
139	b	
140		
141		
142		
143		
144	anal field = a	
145	m = mb	mb
146	oreilletes	
147	Tillyard, 1914-1917	Tillyard, 1922
148		
149		
150		

W	X
1 Tillyard, 1925, 1926	Tillyard & Fraser, 1938-1940; Fraser, 1949, 1957
2 precostal coriaceous area = Pc	precostal area = pca = pa = C
3	
4 C +	C + (= CA +)
5	(C&Sc) - (= (CA&CP) -)
6 Sc -	Sc - (= CP -)
7 R1 +	RA + (basal des Nodus), R1 + (distal des Nodus) (= Ri +; = R +)
8 Rs -	Rs - (= RP -, = (R2-5) -, = (R2-4) -)
9 Rs -	Rs - (= RP -, = (R2-5) -, = (R2-4) -)
10 (R2a&R2b) - (= R2-3 -)	(R2-3) -
11 R2a -	R2 - (= Rii -)
12 IR2a +	IR2 + (IR2a & IR2b)
13 R2b - (= R3 -)	R3 - (= Riii -)
14 IR2b +	IR3 + (bei Aeshnidae mit: Rf = IR3b +)
15 Rspl -	Rspl -
16 R3 - (= R4+5 -)	(R4&5) - (= Riv+v -, = R4 -)
17 (R&M) +	(R&M) +
18 (Rs&M) +	(Rs&M) + (= Arc)
19 MA + (MP - fehlt sekundär)	MA + (= M +) (MP - fehlt sekundär)
20 MA + (MP - fehlt sekundär)	MA + (= M +) (MP - fehlt sekundär)
21 Mspl - (Cu1 + fehlt sekundär)	Mspl - (CuA + fehlt sekundär)
22 Cu2 -	Cu2 - (= CuP -, = Cu -)
23 basal remanant of Cu1	basal remanant of CuA
24	
25 (A&Cu2) -	Cu2 - (= CuP -, = Cu -)
26 (A&Cu2) -	Cu2 - (= CuP -, = Cu -)
27 2A -	
28 anal crossing = Ac (interpretiert als "anal vein")	Ac (interpretiert als cubito-anal-crossvein = Cuq = cu-a)
29 (1A&A') +	A1-2 + (= A1 +, = 1A +, = AA +, = A +)
30 (Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
31 (Jugalis nicht vorhanden)	(Jugalis nicht vorhanden)
32 secondary, recurrent Analis = A' +	A1 + (= 1A +, = AA +, = A +) (anal stem)
33 1A +	A1 + (= 1A +, = AA +, = A +)
34 A' +	A1a +
35 Aspl - (midrib of anal loop)	Aspl - (midrib of anal loop)
36 anal bridge = Ab	A1 + (= 1A +, = AA +, = A +)
37	A2 +
38	A1 + (= 1A +, = AA +, = A +)
39	
40	basal remanant of MP
41 Ax	antenodals = Ans = Ax
42	strong / primary antenodals = pan = pa, Ax1 & Ax2
43	secondary costal antenodals = ca (basal Ax1 = accessory ax)
44	secondary subcostal antenodals = sa (bas. Ax1 = accessory ax)
45 Px	postnodals = Pns = Px
46	
47	
48 nodus = N	nodus = N (gebildet durch die Sc)
49	nodal veinlet = nv
50	subnodus / subnodal veinlet / crossvein = snv = sn
51	bridge crossvein
52	bridge
53 O	(lestine) oblique crossvein = o
54	
55	
56	(bei Protanisopectera: precostal brace oder basal brace vein)
57	(bei Protanisopectera: precostal brace oder basal brace vein)
58	
59 interpretiert als Querader: cu-a bzw. sdv	anal oblique vein (Fraser, 1944)
60	pterostigmal brace vein = br = Br
61	sectors of arculus
62 arc	arculus = arc = Arc
63 arc	anterior arculus = a (Rs&MA)
64 arc	posterior arculus (discoidal crossvein = dv)
65 interpretiert als Querader: m-cu	discoidal crossvein = dv
66	
67 dc	dc = d
68	dc = d (quadrilateral)
69	subquadrangle = sq
70 s = ht	supratriangle / hypertriangle = s = ht
71 t	discoidal triangle = T = t
72 st	subtriangle = sT = st
73 Tillyard, 1925, 1926	Tillyard & Fraser, 1938-1940; Fraser, 1949, 1957
74	(Borror, 1945; Longfield, 1960; Aguesse, 1968;
75	O'Farrel, 1970; Watson & O'Farrel, 1991)



	W	X
76	Tillyard, 1925, 1926	Tillyard & Fraser, 1938-1940; Fraser, 1949, 1957
77		
78		
79		cv
80		
81		
82		
83		
84		postcubital crossvein = pcv
85		cubito-anal-crossveins
86	al	anal loop = Al
87		sole of anal loop = sole
88		heel of anal loop = heel
89		anal triangle = At
90	Aa	anal angle = Aa = aa
91		
92		
93	pt	pterostigma = Pt (= stigma = s)
94		
95		
96		
97		
98		
99		
100		cv
101		
102		
103		
104		
105		
106		
107		
108		
109		
110		
111		
112		
113		
114		
115		
116		
117		
118		
119		
120		
121		
122		
123		
124		
125		
126		costal space
127		subcostal space
128		median / basal space = Bs (= median cell = m)
129		cubital space (= cubital cell = cu)
130		
131		
132		
133		
134		
135		
136		
137		
138		subnodal space
139		
140		
141		discoidal field = df
142		
143		
144		anal field (hindwing) = AF
145	mb	mb = M
146		oreilletes, auricles
147	Tillyard, 1925, 1926	Tillyard & Fraser, 1938-1940; Fraser, 1949, 1957
148		(Borror, 1945; Longfield, 1960; Aguesse, 1968;
149		O'Farrel, 1970; Watson & O'Farrel, 1991)
150		

	Y
1	Zalessky, 1932, 1933, 1944
2	Praecosta = P - = 0 -
3	bord costal
4	costa = C + = I +
5	(C&Sc) -
6	subcosta = Sc - = II -
7	radius = R + = III +
8	mediana anterior = antemediana = Ma - = IV -
9	mediana anterior = antemediana = Ma - = IV -
10	(Ma1&2) -
11	Ma1 -
12	
13	Ma2 -
14	sector radii = Rs + (= antemediana = Am)
15	
16	Ma3 -
17	R&M
18	a & b
19	mediana posterior = mediana = Mp + = V +
20	mediana posterior = mediana = Mp + = V +
21	
22	Cua (bei Anisoptera: nervure intercalée = i)
23	
24	
25	cubitus anterior = Cua = VI - (= antecubitus = Acu)
26	cubitus anterior = Cua = VI - (= antecubitus = Acu)
27	
28	(interpretiert als normale Querader)
29	nervures anales = An
30	?
31	?
32	cubitus posterior = cubitus = Cup + = VII +
33	Cup (bei Anisoptera: Cup2 = d)
34	
35	
36	cubitus posterior = cubitus = Cup + = VII +
37	
38	
39	
40	
41	
42	
43	
44	
45	
46	
47	
48	nodulus = n
49	nv
50	subnodulus = snv
51	
52	(interpretiert als basaler Abschnitt des Rs)
53	(interpretiert als normale Querader)
54	
55	(interpretiert als Praecosta = P)
56	
57	
58	
59	(interpretiert als normale Querader bzw. Teil von i)
60	
61	
62	arculus = a, b, c
63	a & b
64	c
65	(interpretiert als normale Querader)
66	
67	(Flügelviereck und - dreieck nicht als homolog interpretiert)
68	quadriangulum = q
69	v (interpretiert als homolog dem Postrigonalraum)
70	q (interpretiert als homolog dem Quadriangulum)
71	triangulum = t (nicht homolog dem Quadriangulum !)
72	subtriangulum = s (Oberseite = Cup1)
73	Zalessky, 1932, 1933, 1944
74	
75	

	Y
76	Zalessky, 1932, 1933, 1944
77	Cua2
78	(interpretiert als normale Querader)
79	Cua1
80	
81	
82	
83	
84	
85	
86	
87	
88	
89	
90	
91	
92	
93	pterosigma = st
94	
95	
96	
97	+ / -
98	
99	
100	
101	
102	
103	
104	
105	
106	
107	
108	
109	
110	
111	
112	
113	
114	
115	
116	
117	
118	
119	
120	nervure anale = A -
121	
122	
123	
124	
125	
126	
127	
128	
129	
130	
131	
132	
133	
134	
135	
136	
137	
138	
139	
140	
141	champ intercubital = v (nur bei Anisoptera !)
142	
143	
144	
145	
146	
147	Zalessky, 1932, 1933, 1944
148	
149	
150	



Z	
1	<b>Erläuterungen</b>
2	gebild. durch Sklerotis. des basalen Praesubcostal- und Costalfeldes der "Protodonata"
3	zwei parallele Reihe von kurzen Dornen, entlang der Vorderkante des Costalrandes
4	im Querschnitt erkennbar als Verschmelzungsprodukt mehrerer Adern mit dem Costalrand
5	im Querschnitt erkennbar als Verschmelzungsprodukt mehrerer Adern mit dem Costalrand
6	(am Nodus enden die CP und ScA und verschmilzt die ScP mit dem Costalrand)
7	basaler RA (= RA zwischen Arculus und Subnodus), distaler RA (= RA zw. Subnodus u. Apex)
8	bei den frühesten Stammgruppenvertretern waren der RA- und RP-Stamm noch getrennt
9	frei ist der RP nur jenseits des Arculus (= oberer Hauptsektor des Arculus)
10	RP von der basalen Radialgabel (Mittelgabel) bis zum Ursprung des RP2
11	anteriorer (costaler) Ast der zweiten Gabelung des RP
12	stets die längste, konvexe Interkalarader zwischen RP1 und RP2 (IU sensu Trueman, 1993)
13	posteriorer Ast der zweiten Gabelung des RP
14	lange, kräftige, konvexe Interkalarader zwischen RP2 u. RP3&4 (IT sensu Trueman, 1993)
15	konkave Schaltader, proximal der IR2 + (Komplementärsektor des Radius; "radial planate")
16	posteriorer Ast der basalen Gabelung des RP (Mittelgabel)
17	Radialstamm ("double radial stem") gebildet von RA&RP
18	Arculus ant. wird eigentlich nur vom RP gebildet, da die MA vom RP eingefangen wurde
19	unterer "Sektor" des Arculus, welcher die Oberseite der Diskoidalzelle bildet
20	unterer "Sektor" des Arculus, welcher die Oberseite der Diskoidalzelle bildet
21	konkave Schaltader, proximal der MA (Komplementärsektor der Mediana; "median planate")
22	nur frei jenseits des Diskoidalnodus; bildet mit dem CuA die Unterseite der Diskoidalzelle
23	nur bei einigen fossilen Formen frei, sonst verschmolzen mit dem Cubitalstamm
24	nur bei einigen fossilen Formen frei, sonst verschmolzen mit dem Medianstamm
25	verschmolzene Stämme der Media (MA & MP) und des Cubitus (CuA & CuP)
26	verschmolzene MP und CuA.; trennen sich am Diskoidalnodus an der Spitze der dc, bzw. t
27	nur bei "Protodonata", Protanisopectera u. Triadophlebiomorpha (inkl. Triadotypus u. Piroutetia)
28	versorgt durch die "Anatrachee" (= Cubitaltrachee); bei Protanisopect. nicht sicher nachweisbar
29	Gesamtheit der Längsadern im Cubitoanalraum ("Analsektoren")
30	Jugaladern sind bei den "Protodonata" noch vorhanden
31	Jugaladern sind bei den "Protodonata" noch vorhanden
32	Analader von der Flügelbasis bis zur cu-c, also dem Ursprung des CuP-Rudimentes
33	Hauptzweig des CuA +, welcher dem Diskoidalnodus entspringt; davor verschmolzen mit MP
34	distal und unterhalb des Diskoidalnodus; nur bei Anisopectera und vielen "Anisozygoptera"
35	Interkalarader als Mittelrippe der Analschleife im Hfl. der Libelluloidea
36	"cu-c bis sdc" bei Zygopectera auch "anal bridge" genannt (= A* = Ab, sensu Tillyard)
37	vertikale, basale Begrenzung der Analschleife der Anisopectera
38	distale Begrenzung des Analdreiecks im Hfl. männl. Anisopectera, durch vertikalen Analiszweig
39	im Hfl. männlicher Anisopectera (sekundär konvex, da verschmolzen mit AA")
40	nur bei wenigen fossilen Formen vorhanden, z.B. Tarsophlebiopsis
41	Querader zwischen Costalrand und ScP, sowie zwischen ScP und RA, basal des Nodus
42	zwei starke Balken zwischen Costalrand und Radius, gebildet durch vier Antenodalqueradern
43	normale Antenodalquerader zwischen Costalrand und ScP
44	normale Antenodalquerader zwischen ScP und RA
45	Querader zwischen Costalrand und RA, sowie RA und RP, distal des Nodus
46	Querader zwischen Costalrand und RA
47	Querader zwischen RA und RP
48	Einschnitt im Costalrand durch die CP, dort wo die ScP mit dem Costalrand verschmilzt
49	Querader unter dem Nodus, zwischen ScP und RA
50	Querader, unterhalb und in "Verlängerung" der Nodalquerader, zw. RA und RP
51	distale Begrenzung des Subnodalraumes; nicht identisch mit Schrägader ocv
52	irrig als sekundärer Anteil der Interkalarader IR2+, basal der Schrägader ocv, interpretiert
53	rezent gibt es nur bei manchen Petaluridae zwei Schrägadern (ocv1 & ocv2)
54	Schrägader zw. RP1 u. RP2 distal des Nodus; nur bei Macrodiplacidae und Libellulidae
55	eine der augenfälligsten Autapomorphien der Ephemeroptera
56	homolog d. "costal brace" d. Ephem. u. Protanisopect., u. d. ax0 (CHAO) u. hcv (NEWMAN)
57	basale Antenodalquerader ax0 (CHAO, 1951), oder hcv (NEWMAN, 1982)
58	oftmals irrig für eine Autapomorphie der Ephemeroptera gehalten
59	basal abgewinkeltes Stück des freien CuA, der der Spitze der dc entspringt (Diskoidalnodus)
60	schräge Postsubnodalquerader unterhalb des basalen Randes des Pterostigmas
61	basale Abschnitte des RP und der MA, distal des Arculus und basal der Mittelgabel
62	distaler "Verschluß" der Basalzelle, durch RP (anterior) u. eine Querader (posterior)
63	vermutlich nur durch RP allein gebildet
64	Querader, die die Diskoidalzelle basal verschließt (event. atavist. Verbind. von MA u. M +)
65	verschließt die Diskoidalzelle distal (umgebildete Querader oder Ast der Media)
66	verstärkte ddv und sdv/CuA; "medio-anal tiebar" = m-a.t. (WOOTTON, 1991)
67	Flügelviereck der Zygopectera u. "Anisozygopect."; Triangulum u. Hypertriangulum der Anisopectera
68	viereckige Diskoidalzelle der Zygopectera und "Anisozygopectera"
69	zwischen MP&CuA und CuP&AA; basal durch CuP-Kreuzung u. distal durch sdv (CuA) begrenzt
70	superiorer Anteil der Diskoidalzelle bei Anisopectera
71	dreieckiger, inferiorer Anteil der Diskoidalzelle bei Anisopectera
72	Teil der Subdiskoidalzelle, postero-basal des t.; u.a. durch Cubitoanalquerader begrenzt
73	<b>Erläuterungen</b>
74	
75	

Z	
76	<b>Erläuterungen</b>
77	entspricht der Unterseite des Flügelvierecks der Zygoptera und "Anisozygoptera"
78	entstanden durch Vergrößerung und Verstärkung der distalen Diskoidalader
79	Querader, die die Diskoidalz. in Triang. und Hypertriang. teilt ("strut S" sensu Trueman, 1993)
80	Interkalarader im basalen Posttrigonalraum einiger weniger Anisoptera
81	sek., scheinbare "Verlängerung" der ScP distal des Nodus (Querader oder Interkalarader)
82	Abschnitt des CuA zw. Diskoidalnodus und Bifurkation in CuA' u. CuA" bzw. CuAa und CuAb
83	Querader im Flügelraum zwischen den Sektoren des Arculus, basal der Mittelgabel
84	nur bei Protozygoptera und Platystictidae (zumindest bei letzteren event. homolog dem CuP)
85	zusätzliche Querader im Cubitalraum
86	nur im Hfl. der Anisoptera (spez. Aeshnidae und Libelluloidea)
87	al-sole = CuA" + vom CuA bis zum Apex der Analschleife
88	al-heel = die Ecke der Gabelung von CuA
89	nahe dem Flügelhäutchen ("membranule") im Hfl. männlicher Anisoptera
90	scharfkantiger Knick im Flügelhinterrand des Hfl. der männl. Anisopt., korreliert mit Ohrchen
91	Zellreihe direkt unter der Analader, zwischen Basis und Diskoidalnodus
92	primäre Bifurkation des RP in RP' und RP" (T sensu Trueman, 1993)
93	dunkle, sklerotisierte Zelle zw. Costalrand u. RA, lateral begrenzt durch je eine verdickte px
94	Microtrichien der Flügelmembran
95	Macrotrichien der primären Längsadern (echte Haare, mit Nervenversorgung)
96	eine Reihe kurzer oder langer Dornen ist auf allen Adern, einschl. Queradern, vorhanden
97	konvexe Adern verlaufen in den Höhen der Flügelalten, konkave Adern in deren Tiefen
98	Längsadern, welche (zumindest im Grundplan) an der Flügelbasis entspringen
99	entspringen i.d.R. dem Zwischengeäder und sind den primären Längsadern eingeschoben
100	kurze, transversale Adern zwischen den Längsadern
101	Orte von Aderfusionen oder Gabelungen, sowie einfache Kontaktstellen zwischen Adern
102	konvexe Interkalaradern
103	konkave Interkalaradern
104	früher irrig als Pseudo-Ursprünge von Adern, basal einer Schrägader ocv gedeutet
105	früher irrig als Längsaderursprünge gedeutet (basal durch "bridge" ergänzt)
106	relativ kurze, mechanisch wichtige Adern, unterschiedlichsten Ursprunges
107	transversal angeordnete Queraderreihen bei Coenagrionidae etc. (apomorph)
108	von Flügeladern umgebene Region der Flügelmembran, welche primär ungeadert ist
109	Flügelregion zwischen zwei primären Längsadern oder deren Ästen
110	eine Flügelregion, welche stets aus mehreren Flügelabschnitten und Flügelzellen besteht
111	freie Flügelfläche
112	Flügelpaar des Mesothorax
113	Flügelpaar des Metathorax
114	gebildet durch die Oberseite der dorsalen Flügelmembran
115	gebildet durch die Unterseite der ventralen Flügelmembran
116	Flügelstielung durch Verschmelzen der AA mit dem Flügelhinterrand, distal der Flügelbasis
117	Ort des Überganges von Flügelgelenkskleriten in die Flügelfläche
118	am weitesten distal der Basis gelegene Flügelstelle (Flügelspitze)
119	anteriörrer Flügelrand, von der Basis bis zum Apex (verschmolzen mit mehreren Adern)
120	posteriörrer Flügelrand, vom Apex bis zur Basis (Apex bis Analecke = Termen)
121	posteriörrer Flügelrand zw. Basis und Analecke im Hfl. männl. Anisoptera (AP)
122	Region der Flügelgelenksklerite, proximal der Flügelbasis
123	fast die gesamte Fläche des Libellenflügels entspricht dem Remigium der Neoptera
124	der Vannus fehlt plesiomorph, da vermutlich eine Autapomorphie der Polyneoptera
125	sekundär reduziert bei "Palaeoptera" (apomorph fehlend)
126	Subcostalfeld (zwischen ScP und ScA & Costalrand) basal des Nodus
127	Praeradialfeld (zwischen RA und ScP) basal des Nodus
128	Flügelraum zw. Radialstamm und Mediocubitalstamm, basal des Arculus
129	Flügelraum zwischen dem Mediocubitalstamm und Analader, basal des CuP (= cu-c)
130	Flügelraum zwischen Costalrand und RA, basal des Nodus
131	Flügelraum zwischen Costalrand und RA, bzw. RA und RP, distal des Nodus
132	Die Queradern in diesem Flügelraum nannte Fraser "akzessorische Antenodalia" = aa
133	Flügelraum zwischen Costalrand und Radius, distal der ax1 und basal der ax2
134	Flügelraum zwischen Costalrand und Radius, distal der ax2 und basal des Nodus
135	Flügelraum zwischen RA und MA, distal des Arculus
136	Radialfeld (zw. RA u. RP) dist. des Arculus und basal des Subnodus, bzw. dist. des Subnodus
137	Praeradialfeld (zw. RA u. ScP & Costalrand) dist. des Nodus und bas., bzw. dist. des Stigmas
138	Flügelraum zwischen RP und IR2, basal des sn, distal begrenzt durch die bcv
139	Flügelraum zwischen RP und IR2, distal begrenzt durch die ocv
140	Flügelraum zwischen den Arculusektoren (RP und MA), vom Arculus bis zur Mittelgabel
141	Medialfeld (zwischen MA und MP) distal der Diskoidalzelle
142	diskoidalzellenähnliche Subdiskoidalzelle der fossilen Tarsophlebiodea
143	Flügelraum unterhalb von CuA und Analader, distal des CuP (= cu-c)
144	Flügelraum unter der Analader, basal des CuP (= cu-c); nur bei "Protodonata" und Anisoptera
145	chitines Häutchen am Analrand des Flügels der Anisoptera
146	Fortsätze am 2. Abdominalsegment vieler männlicher Anisoptera und Euphaeidae
147	<b>Erläuterungen</b>
148	
149	
150	

**Tabelle 3.)** Übersicht der unterschiedlichen Terminologien und Interpretationen des Flügelgeäders der Archizygoptera † (Protomyrmeleontidae †).

Korrugation der Flügeladern:	+	+ / -	-	+	-
GEINITZ (1887)	?	?	b	c	d0
HANDLIRSCH (1906-1908, 1925)	C +	?	Sc -	R +	M1 -
TILLYARD (1922b, 1925b)	C +	?	Sc -	R1 + (= R +)	M1 -
MARTYNOV (1927)	C +	?	Sc -	?	Rs1 -
TILLYARD & FRASER (1939)	C +	(C & Sc)	Sc -	R1 +	R2 -
BODE (1953)	C +	?	Sc -	R +	Rs1 -
LAURENTIAUX (1953)	C +	?	Sc -	R1 +	R2 -
FRASER (1957)	C +	(C & Sc)	Sc -	R1 +	R2 -
PRITYKINA (1981)	C +	?	Sc -	R1 +	R2 -
ZESSIN (1991)	(Pc & C & ScA)	(Pc & C & Sc)	ScP -	RA +	RP1 -
NEL & HENROTAY (1992)	(PC&CA&CP&ScA) +	(PC&CA&ScA&ScP)	ScP -	RA +	RP1 -
CARPENTER (1992)	C +	(C & Sc)	Sc -	R +	Rs1 -
BECHLY (diese Arbeit)	(CA&CP&ScA) +	(CA&ScA'&ScP)	ScP -	RA +	RP1 -

Korrugation der Flügeladern:	+	-	-	+	-
GEINITZ (1887)	?	d1	d2	?	(d3 & d4)
HANDLIRSCH (1906-1908, 1925)	M2 +	Rs -	M3	?	(M4 & Cu1) -
TILLYARD (1922b, 1925b)	M1a +	M2a -	M2b -	Ms +	M3 -
MARTYNOV (1927)	?	Rs2 -	Rs3 +	Rs4 +	Rs5 -
TILLYARD & FRASER (1939)	IR2 +	R3 -	IR3 +	?	R4&5 -
BODE (1953)	?	Rs2 -	Rs3 +	Rs4 +	Rs5 -
LAURENTIAUX (1953)	IR2 +	R3 -	IR3 +	?	R4&5 -
FRASER (1957)	IR2 +	R3 -	IR3 +	?	R4&5 -
PRITYKINA (1981)	IR2 +	R3 -	R3 -	IR3 +	R4&5 -
ZESSIN (1991)	RI1 +	RP2 -	RP3 -	RI3 +	RP4 -
NEL & HENROTAY (1992)	IR1 +	RP2a -	RP2b -	IR2 +	(RP3 & RP4) -
CARPENTER (1992)	IRs1 +	Rs2 -	Rs3 +	IRs3 +	Rs4 -
BECHLY (diese Arbeit)	IR1 +	RP2a -	RP2b -	IR2 +	(RP"a&b) -

Korrugation der Flügeladern:	+	-	+	+ / -
GEINITZ (1887)	e	f	?	Flügelhinterrand
HANDLIRSCH (1906-1908, 1925)	Cu2 +	A	?	Flügelhinterrand
TILLYARD (1922b, 1925b)	M4 +	Cu -	1A +	Flügelhinterrand
MARTYNOV (1927)	M +	Cu -	?	Flügelhinterrand
TILLYARD & FRASER (1939)	MA +	CuP -	?	Flügelhinterrand
BODE (1953)	M +	Cu -	A +	Flügelhinterrand
LAURENTIAUX (1953)	MA +	CuP -	A1 +	Flügelhinterrand
FRASER (1957)	MA +	CuP -	A1 +	Flügelhinterrand
PRITYKINA (1981)	MA +	CuP -	A1 +	Flügelhinterrand
ZESSIN (1991)	MA +	MP -	CuA +	Flügelhinterrand
NEL & HENROTAY (1992)	MA +	(MP & CuA) -	(AA & CuP) +	(CuP&AA&AP)
CARPENTER (1992)	MA +	CuP -	1A +	Flügelhinterrand
BECHLY (diese Arbeit)	MA +	MP - (bas. M&Cu)	CuA + (bas. CuP&AA)	(Cu & A) & Hinterrand



## 7.2. ABBILDUNGEN:

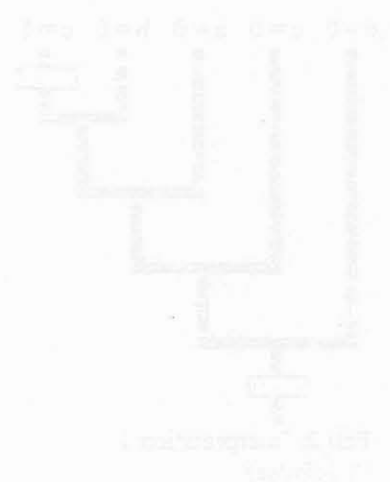
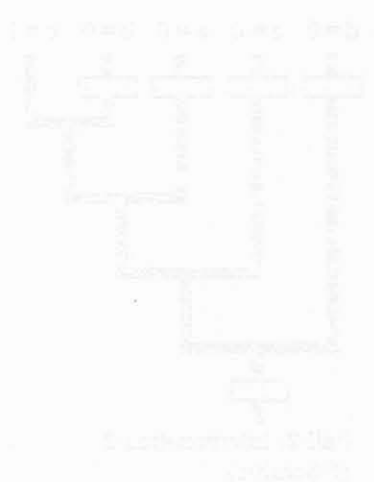
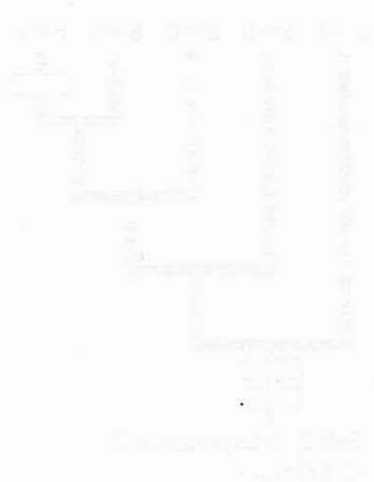
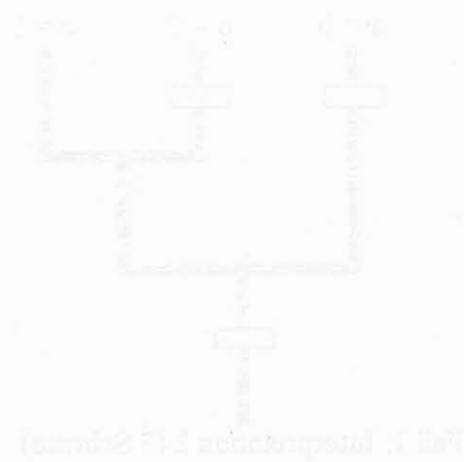
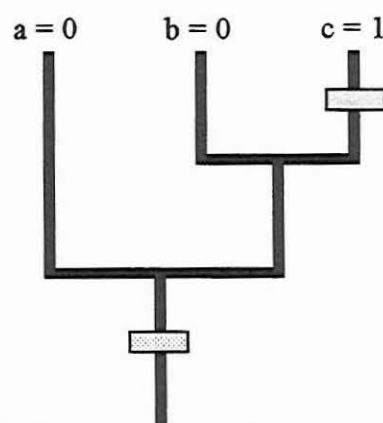


Abb. 1.) Der Außengruppenvergleich als Parsimonie-Entscheidung

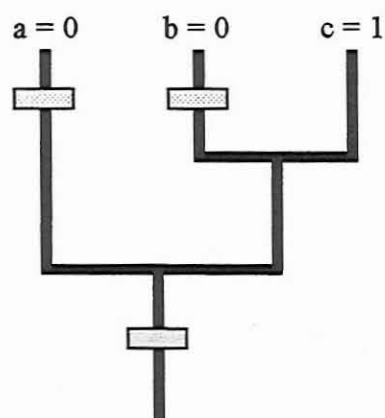
TAXON	MERKMAL x
a (Außengruppe)	0
b (Innengruppe)	0
c (Innengruppe)	1
d (Außengruppe)	0
e (Außengruppe)	0

 = 0

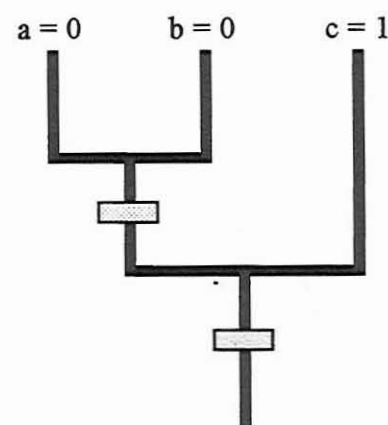
 = 1



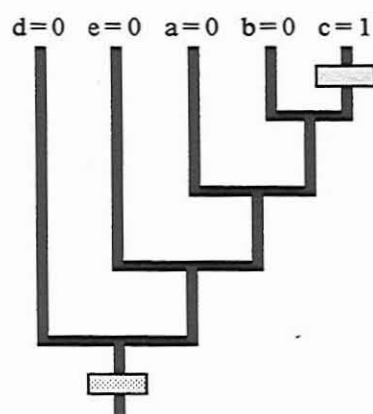
Fall 1: Interpretation 1 (2 Schritte)



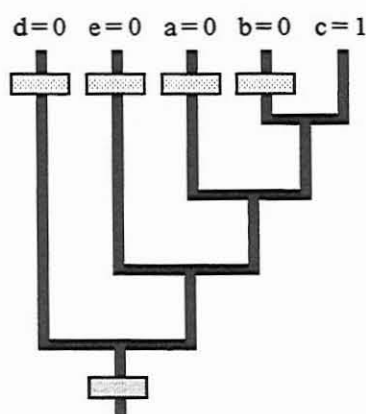
Fall 1: Interpretation 2 (3 Schritte)



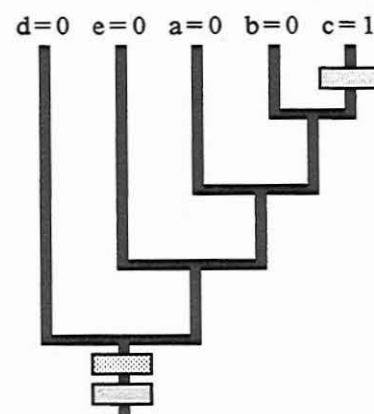
Fall 1: Interpretation 3 (2 Schritte)



Fall 2: Interpretation 1 (2 Schritte)

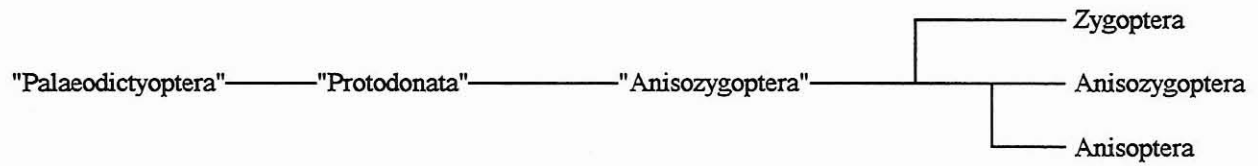


Fall 2: Interpretation 2 (5 Schritte)

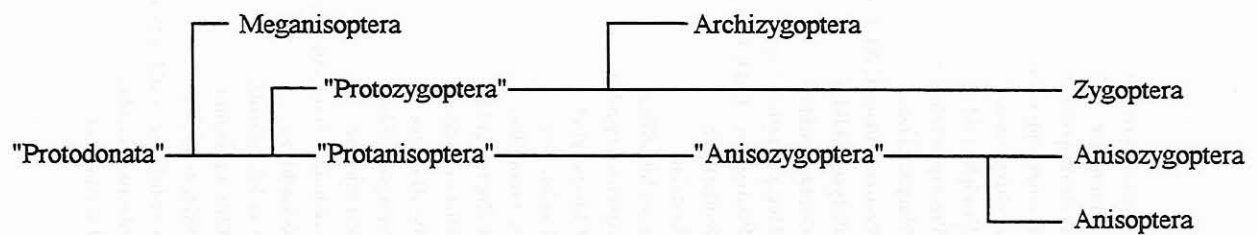


Fall 2: Interpretation 3 (3 Schritte)

**Abb. 2.)** abgeändert nach **ASAHINA (1954)** und **CARLE (1982b)**

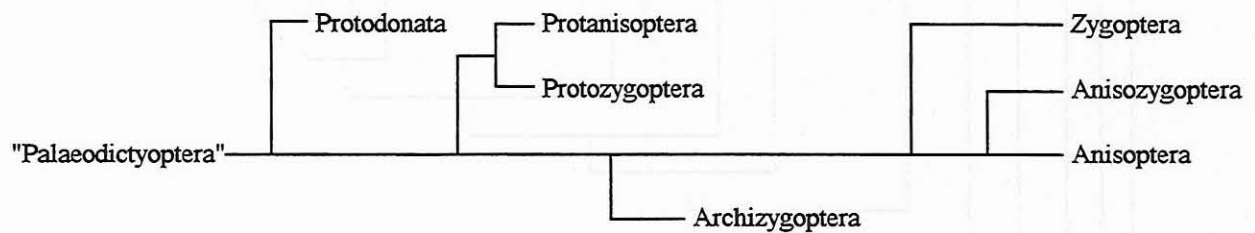


**HANDLIRSCH (1906-1908)**

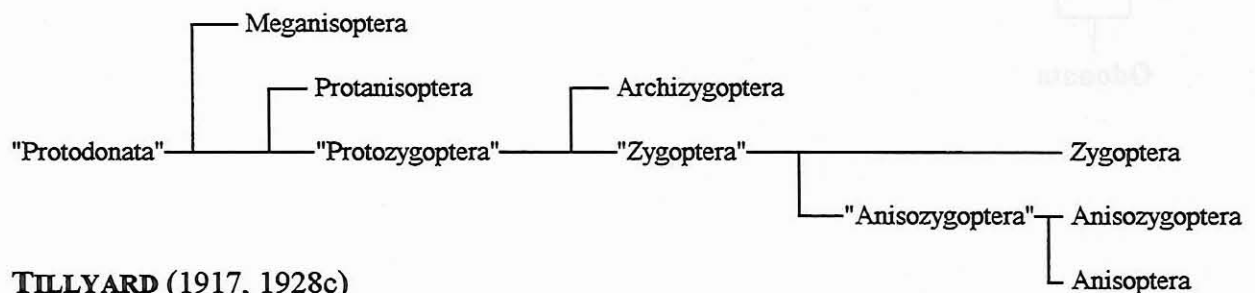


**CARPENTER (1931)**

**TILLYARD (1935, 1938)**



**MARTYNOV (1938)**



**TILLYARD (1917, 1928c)**

**FRASER (1940, 1954, 1957)**



Abb. 3.) abgeändert nach FRASER (1954, 1957)

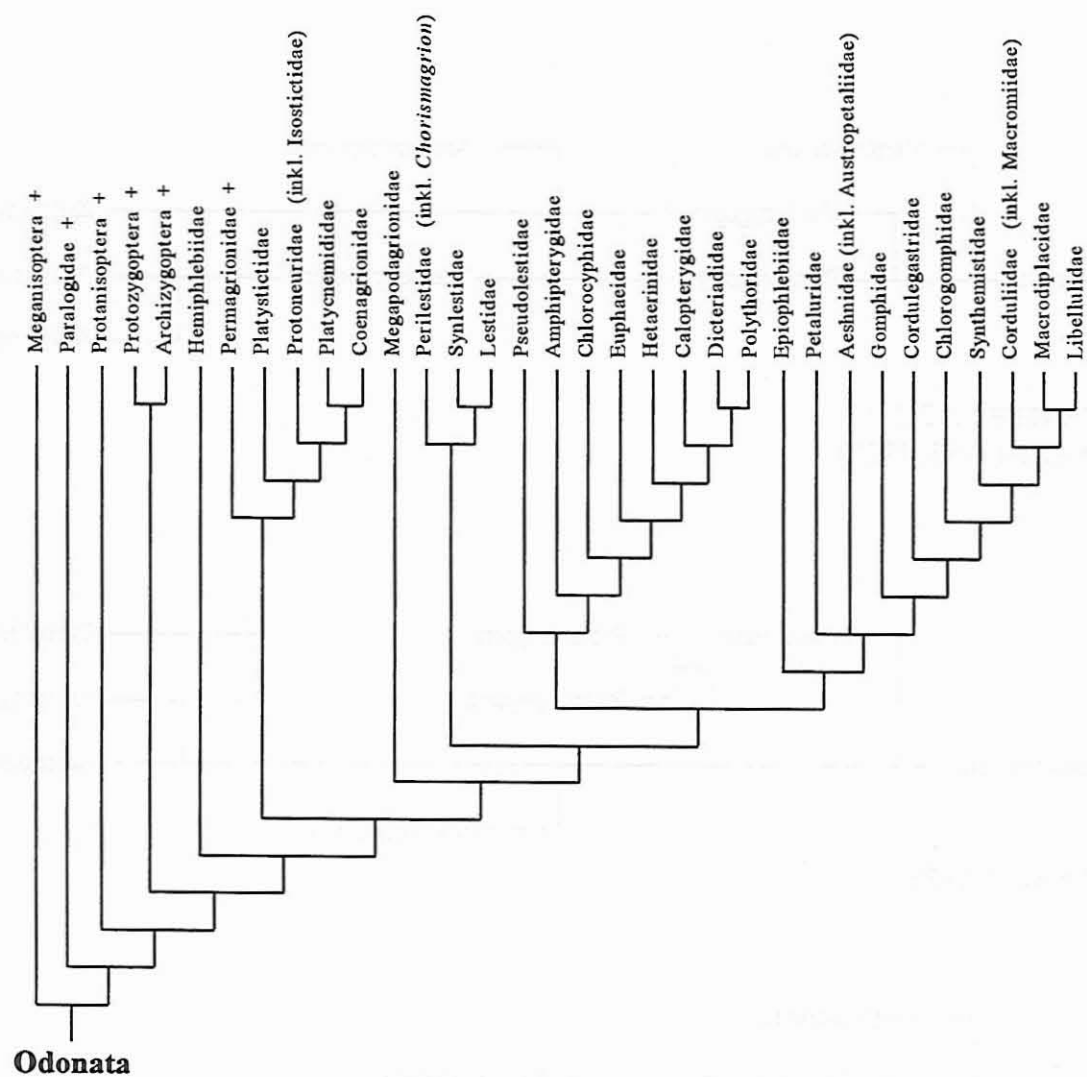


Abb. 4.) abgeändert nach HENNIG (1969, 1981)

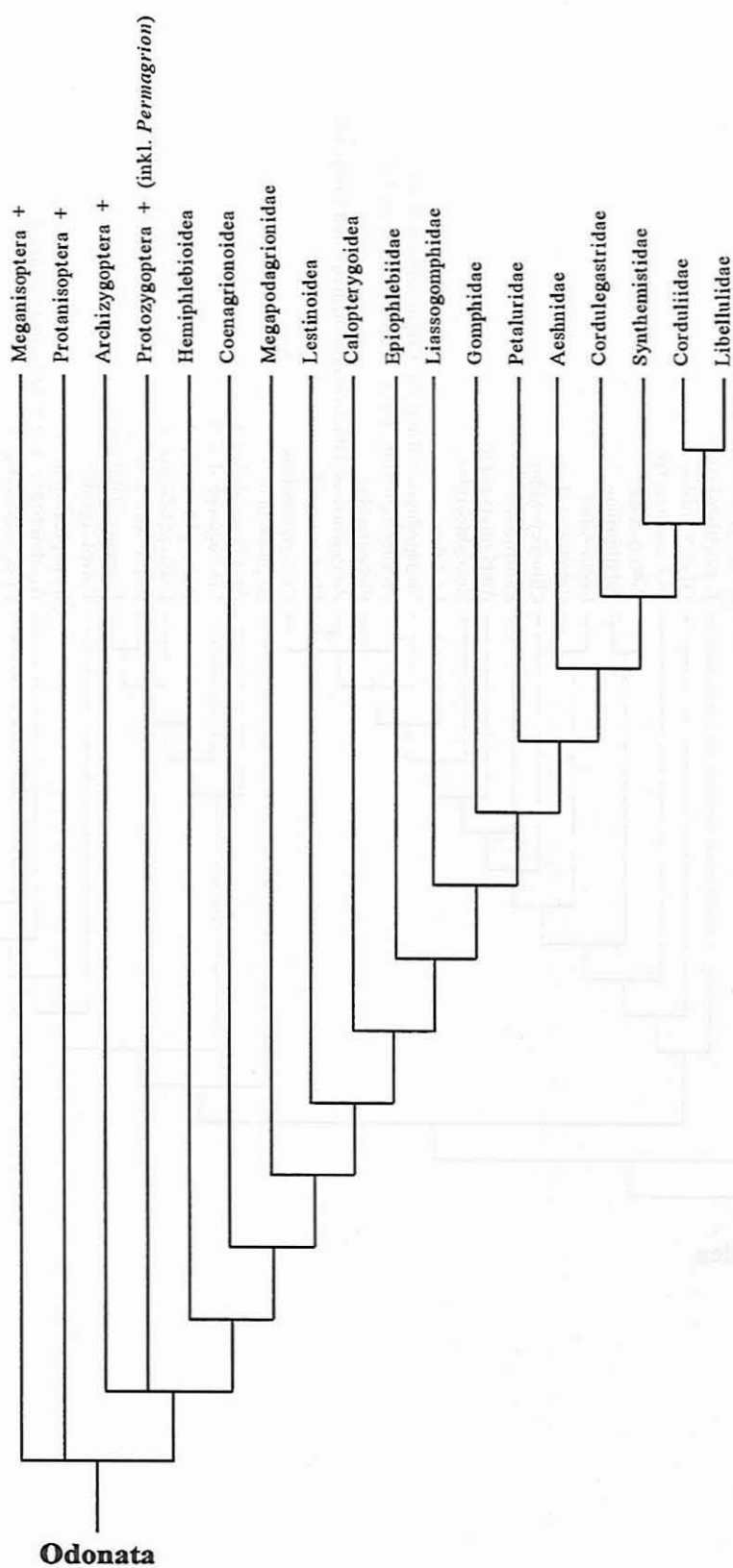


Abb. 5.) abgeändert nach CARLE (1982b); ergänzt nach CARLE & WIGHTON (1990) und CARLE & LOUTON (1994)

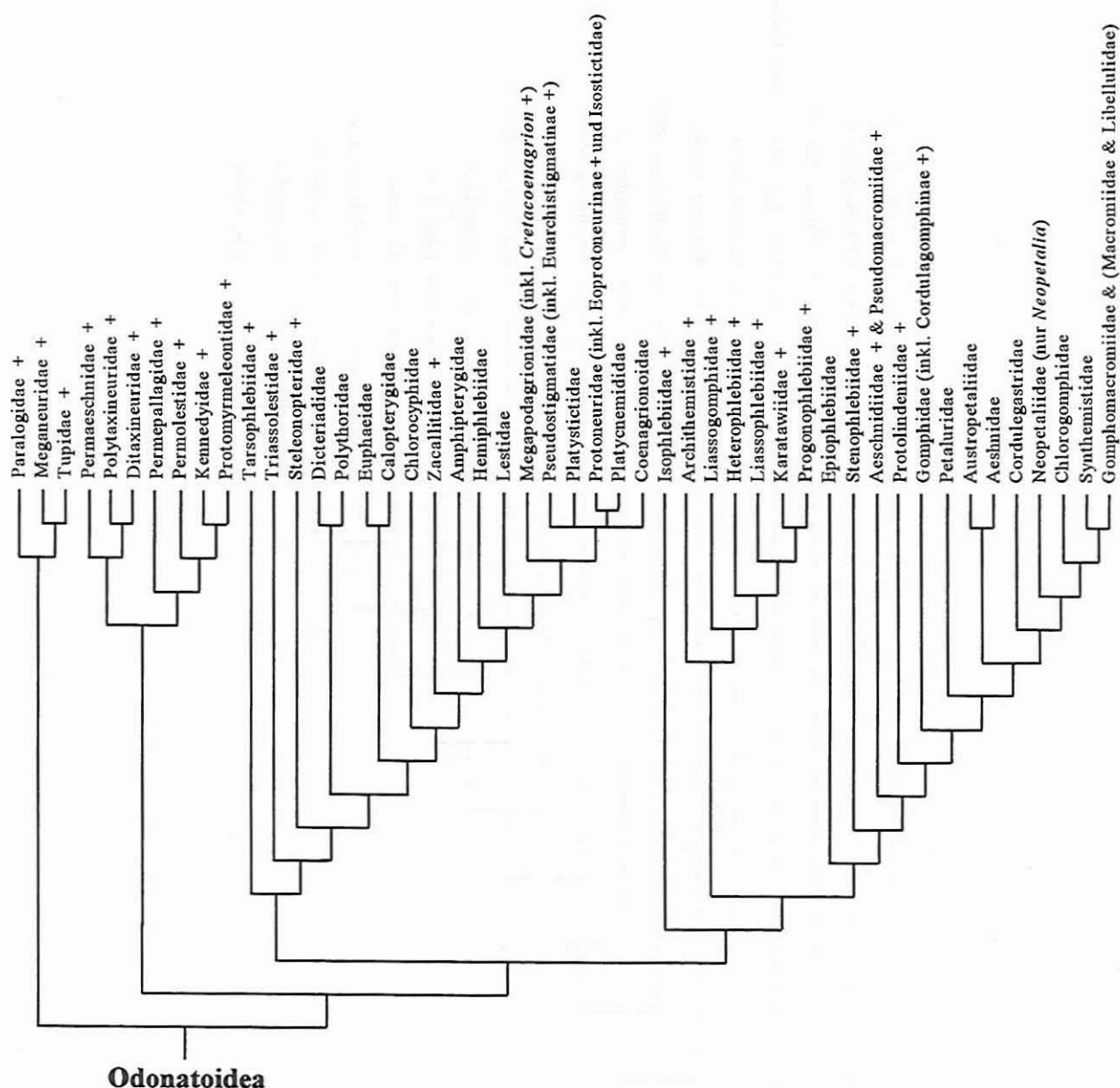




Abb. 6.) abgeändert nach **BRAUCKMANN & ZESSIN (1989)** und **ZESSIN (1991)**

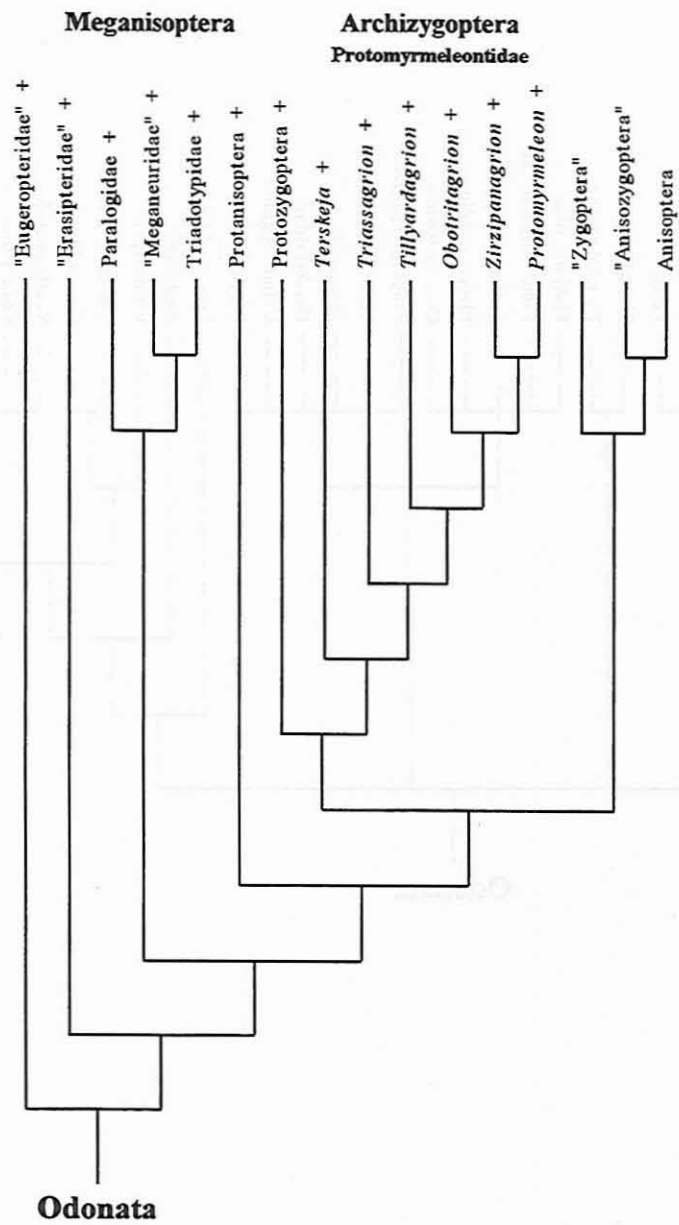


Abb. 7.) abgeändert nach PFAU (1991)

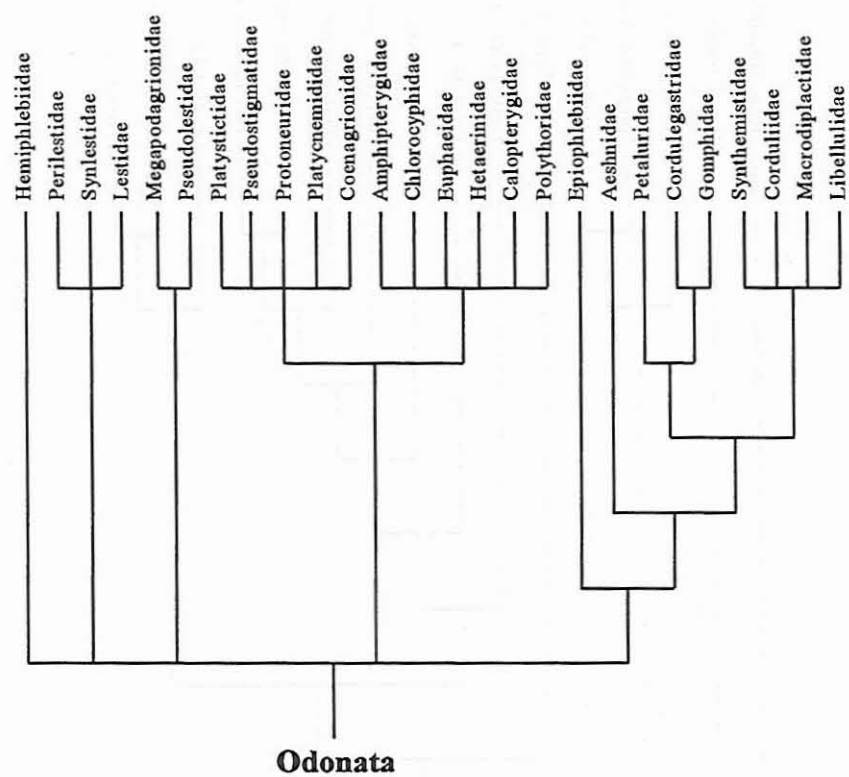


Abb. 8.) abgeändert nach TRUEMAN (1991)

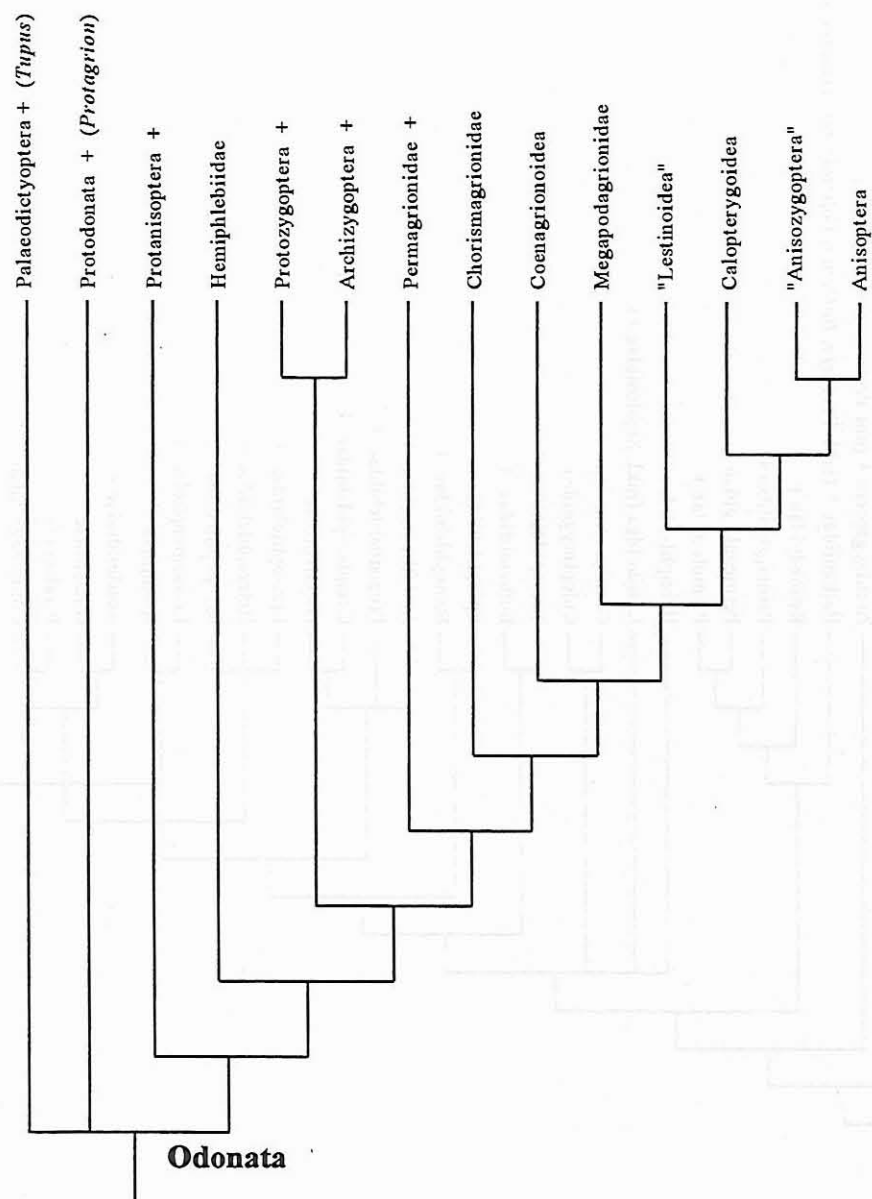
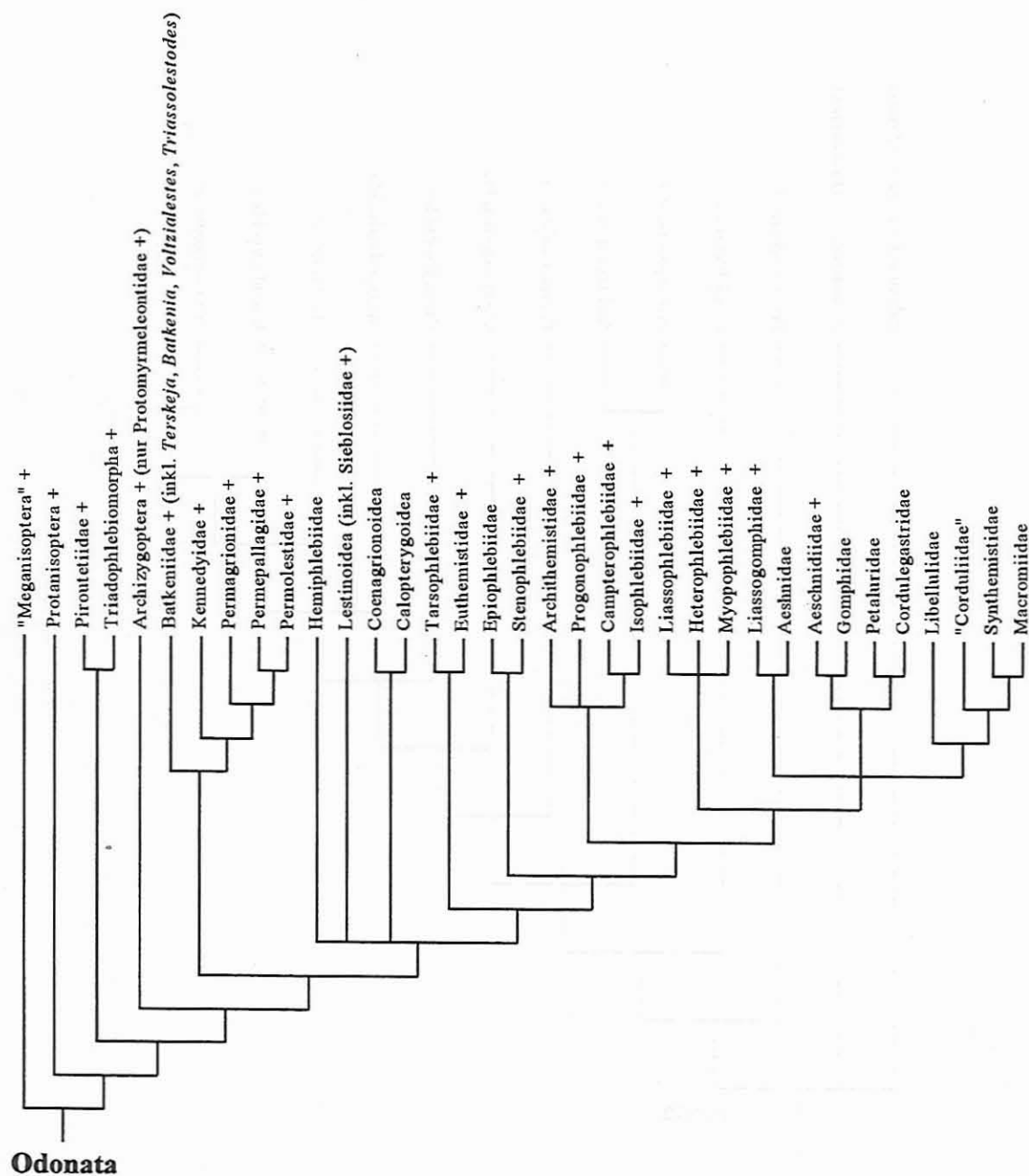




Abb. 9.) abgeändert nach NEL (1989; pers. Mitt. 1994), NEL & ESCUILLÉ (1993), NEL & HENROTAY (1992), NEL et al. (1993), NEL et al. (1994)



Phaeodactylopteroidea +  
Ephemeroptera + (inkl. Bojophlebiidae +)  
Neoptera  
"Eugeropteridae" + (*Eugeropteron* und *Geropteron*)  
"Erasipteridae" + (inkl. *Whalleya*)  
Meganuridae + (exkl. *Paralogus*, *Namurotypus*, *Oligotypus* und *Kargalotypus*)  
Proanisoptera + ("Permaeschnidae" & Ditaeschnidae)  
Triadophlebiomorpha + (inkl. *Triadotypus* und *Piroutetia*)  
"Protozygoptera" + & Archizygoptera +  
Hemiphlebiidae  
Cretacoenagrionidae +  
Chorismagrionidae  
Perilestidae  
Synlestidae (= Chlorolestidae)  
Megalestidae & Lestidae  
"Chlorocyphidae"  
Euphaeidae (= Epallagidae; inkl. *Lilheuphaea* +) & Polythoridae  
Dictyriidae  
Caliphaeinae (Calopterygidae)  
Hetaerinae & Calopteryginae (Calopterygidae)  
Dysagrionidae +  
Thaumatoneuridae (event. inkl. *Euarachistigma* +)  
Diphebiidae (Philoganginae & Diphlebiinae)  
Pseudolestidae (nur *Pseudolestes* und event. *Congingia* +)  
Amphipterygidae (inkl. *Rimnella*)  
Sieblosiidae +  
"Megapodagrionidae" (inkl. *Hypolestes*, *Rhipidolestes* und *Lestoidea*)  
Coryphagrionidae & Pseudostigmatidae  
Platystictidae  
"Platynemididae"  
Protonuridae (inkl. *Eoprotoneura* + und Isostictinae)  
"Coenagrionidae"  
Tarsophlebioidae + (Tarsophlebiidae & Euthemistidae)  
Epiophlebioidae (Epiophlebiidae & Stenophlebiidae +)  
Isophlebioidae + (inkl. Oreopteroidae +)  
Heterophlebioidae + (Lassophlebiidae, Myopophlebiidae und Heterophlebiidae)  
Liassogomphidae +  
Aeschniidae + & Aktastidae +  
Petaluridae (inkl. *Protolindenia wittet* +) *Aeshnidae*  
Austropteriidae (inkl. Cymatophlebiidae +) & Aeshnidae *Aeshnidae*  
Gomphidae (inkl. Sonidae +)  
Cordulegasteridae (inkl. Hemeroscopidae +) *Cordulegasteridae*  
Neopteriidae (nur *Neoptetia*)  
Chlorogomphidae  
Synthemistidae  
Gomphomacromiidae  
Macromiidae (= Epophthalmiidae)  
"Corduliidae"  
Macrodiplacidae (= Urothemistidae) & Libellulidae *Libellulidae*

Abb. 11.) Interpretation nach COMSTOCK & NEEDHAM (1898) (Abkürzungen siehe Tabelle 3.).

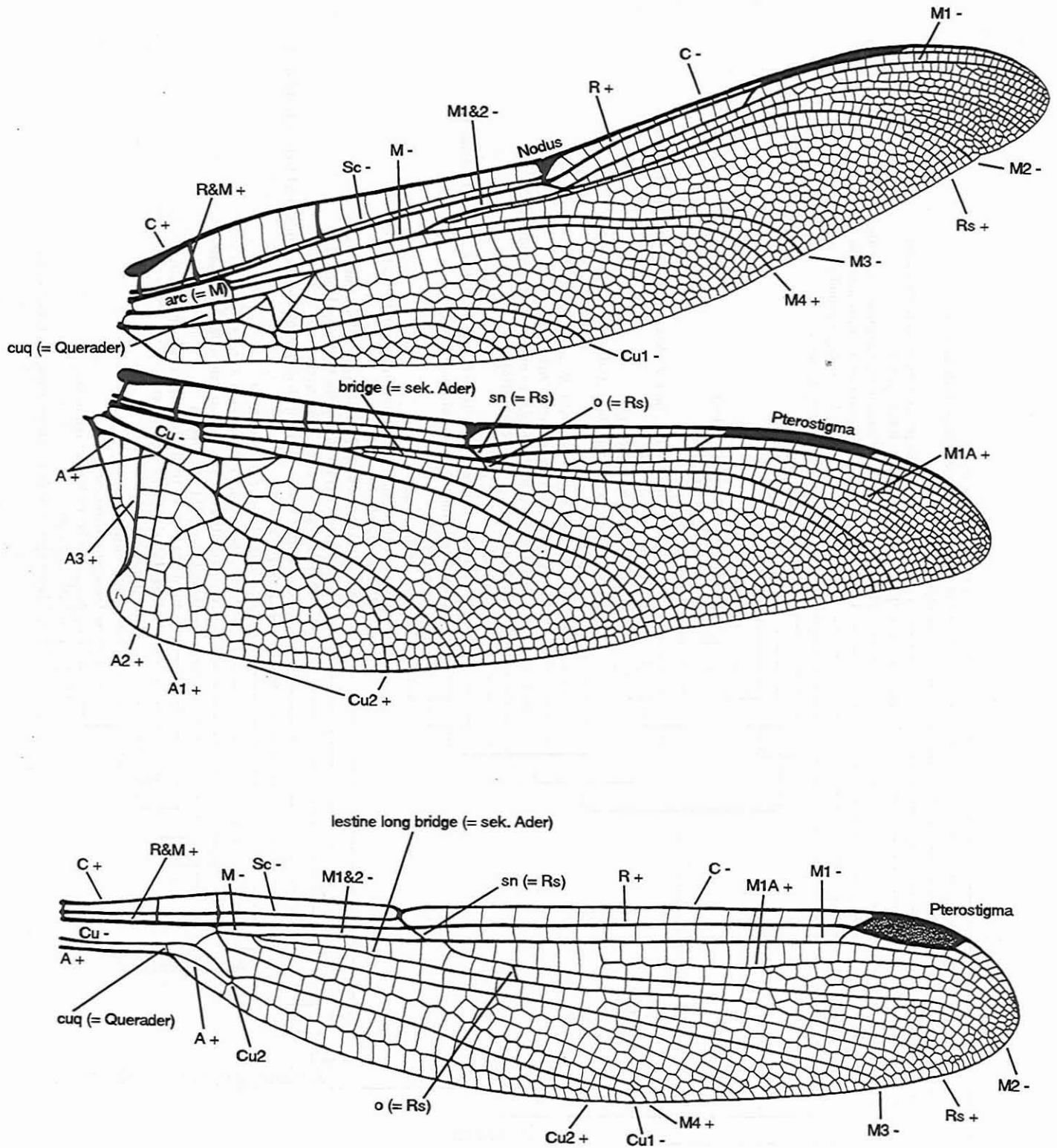




Abb. 12.) Interpretation nach TILLYARD & FRASER (1938-1940) (Abkürzungen siehe Tabelle 3.).

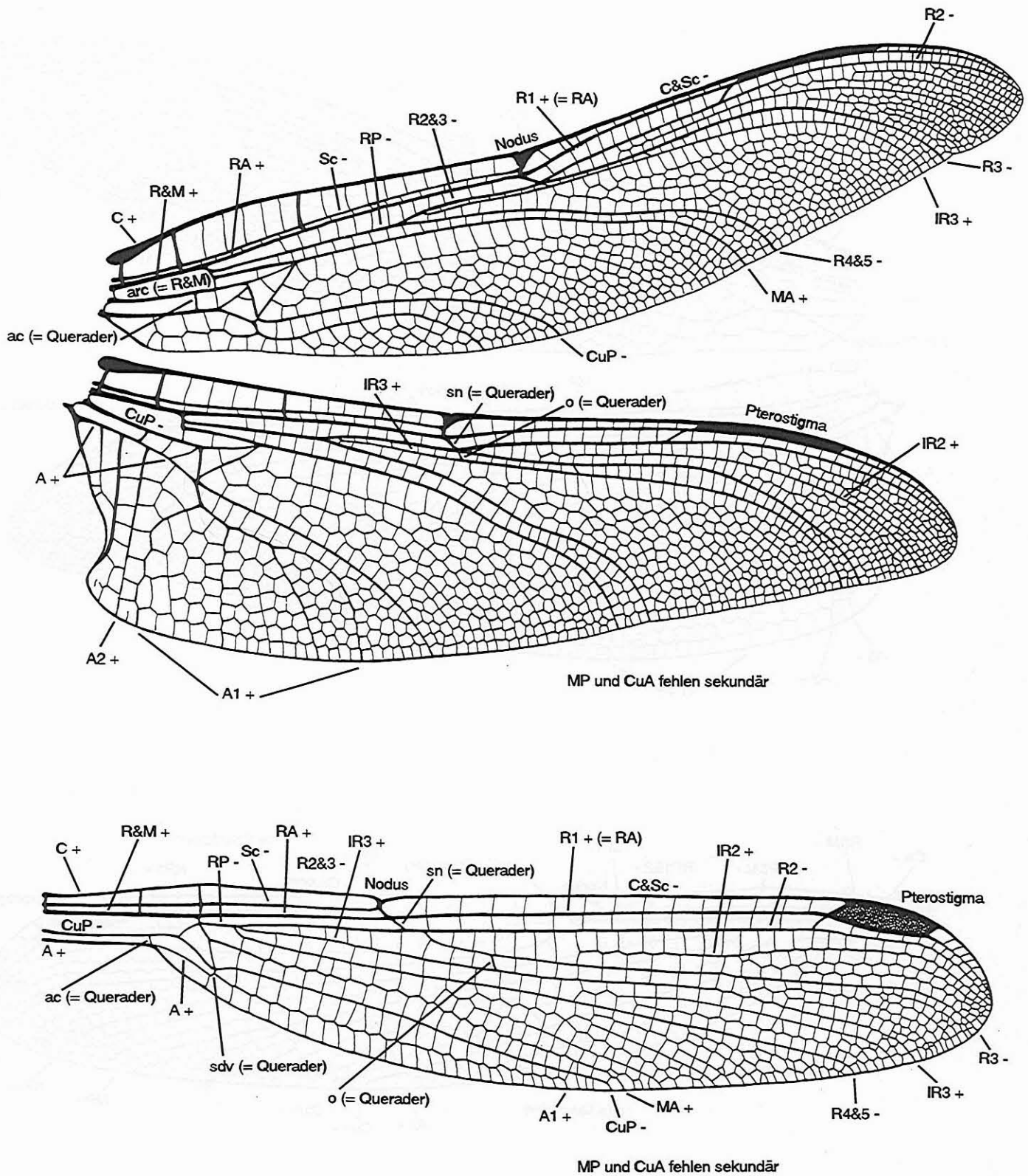
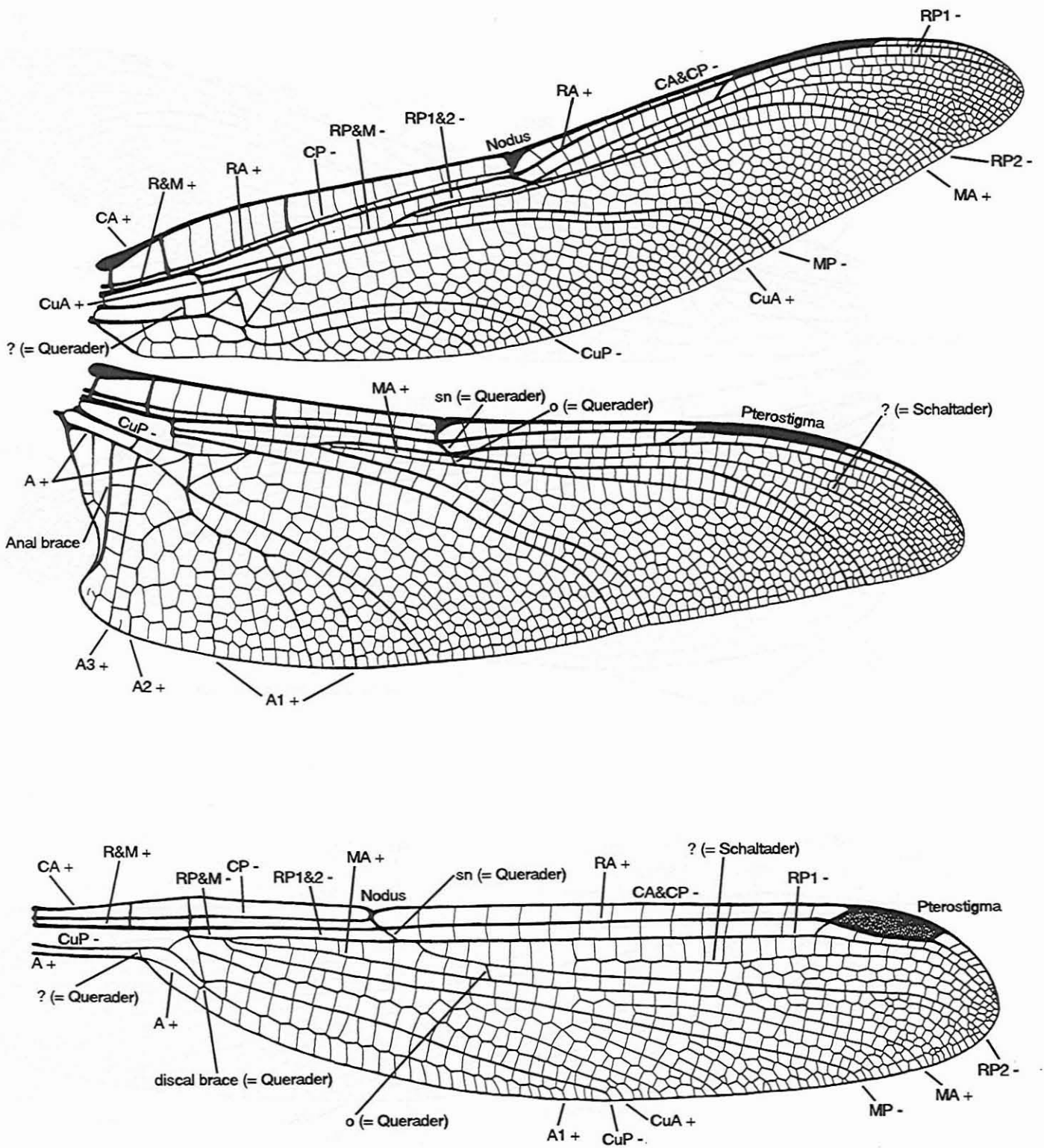


Abb. 13.) Interpretation nach CARLE (1982) (Abkürzungen siehe Tabelle 3.).



c.) *Oxygastra curtisii* (Anisoptera, "Corduliidae"): rechter Hinterflügel (männl.), dorsal,  
Terminologie der Flügelbereiche (Zellen, Felder etc.).

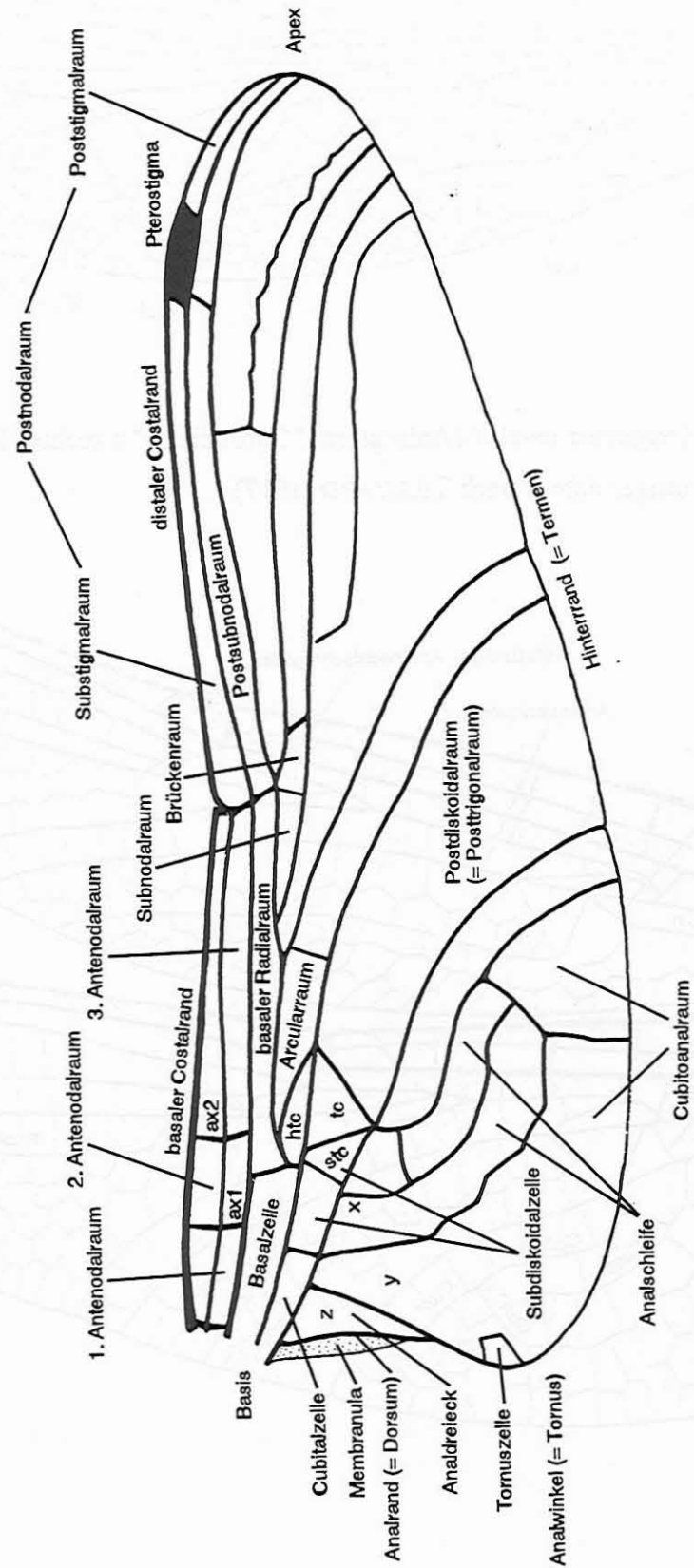




Abb. 15.) *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Vorderflügel (männl.), dorsal.

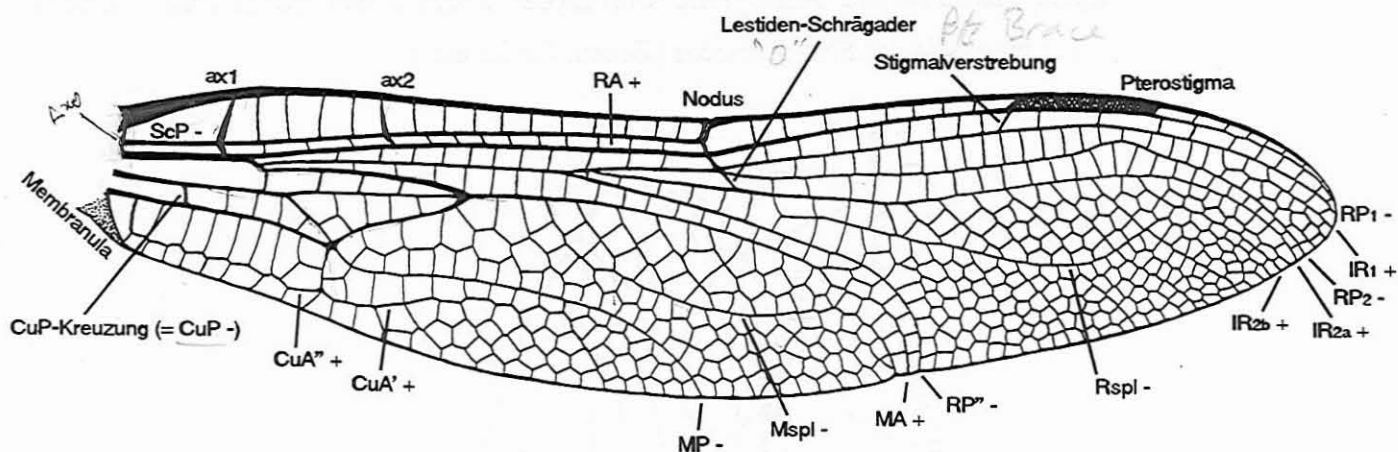
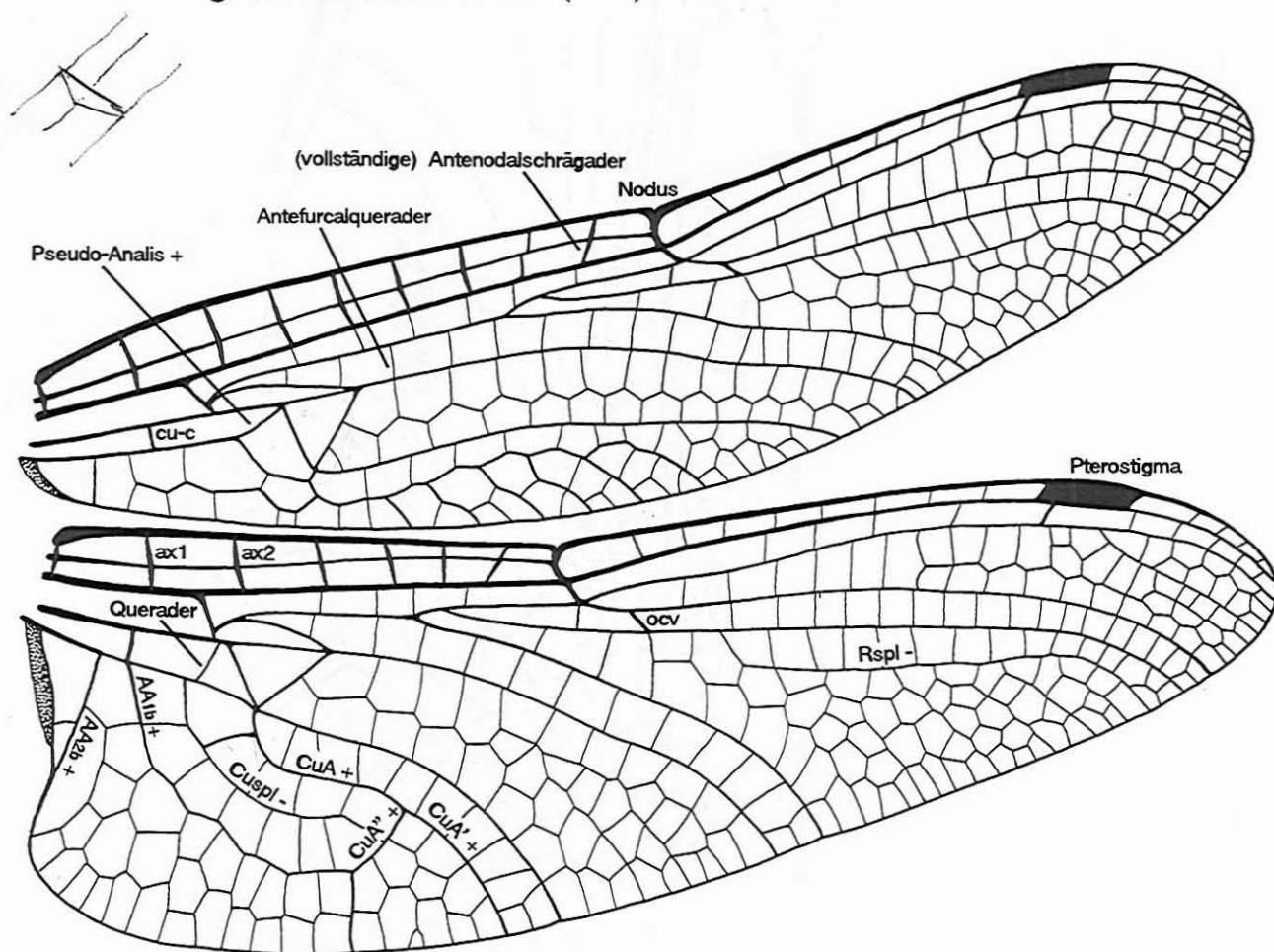
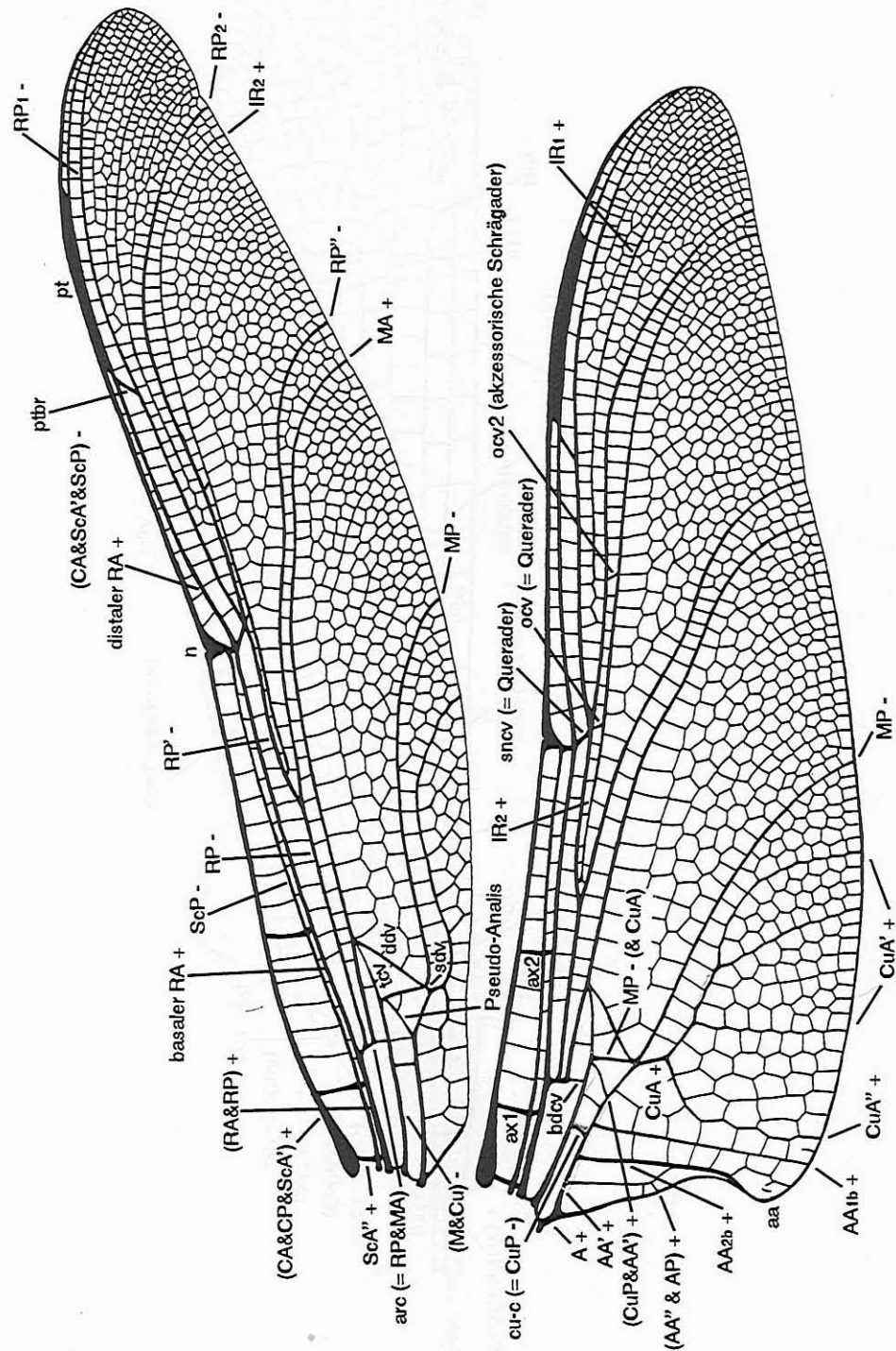


Abb. 16.) *Oxygastra curtisii* (Anisoptera, "Corduliidae"): rechtes Flügelpaar (männl.), dorsal, umgezeichnet nach TILLYARD (1917).



**Abb. 14.)** Interpretation der vorliegenden Arbeit, basierend auf RIEK & KUKALOVA-PECK (1984)  
(Abbkürzungen siehe Tabelle 3.).

a) *Uropetala carovei* (Anisoptera, Petaluridae): rechtes Flügelpaar (männl.), dorsal,  
umgezeichnet nach FRASER (1957: Fig. 49.).



b) *Archilestes grandis* (Zygoptera, Lestidae): rechter Vorderflügel (männl.), dorsal, umgezeichnet nach MUNZ (1919: Fig. 40.).

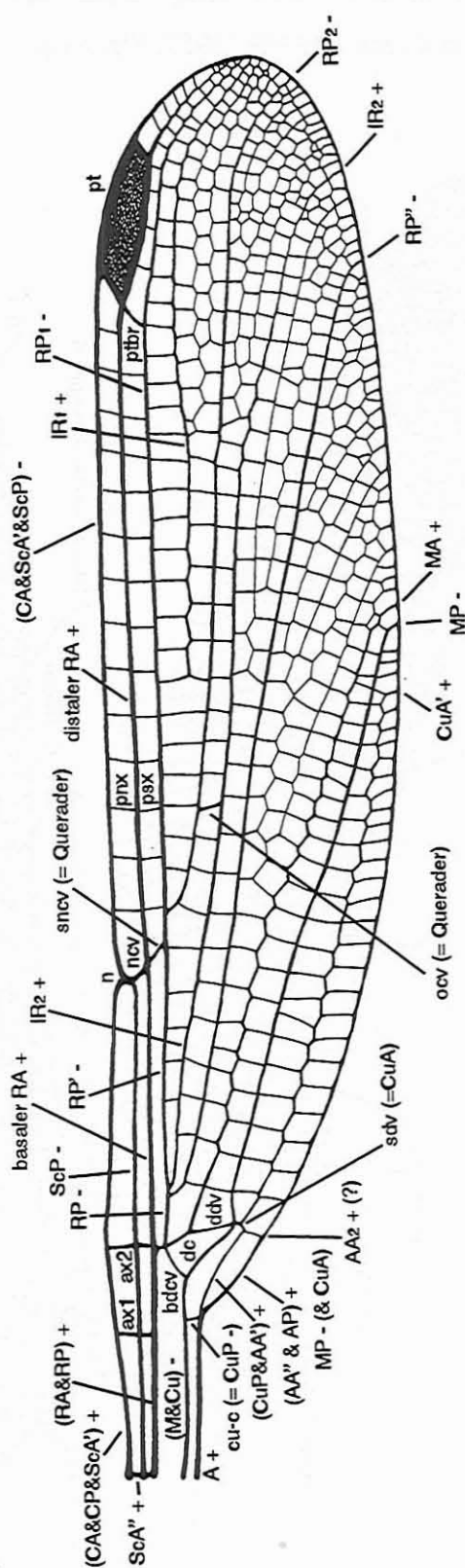
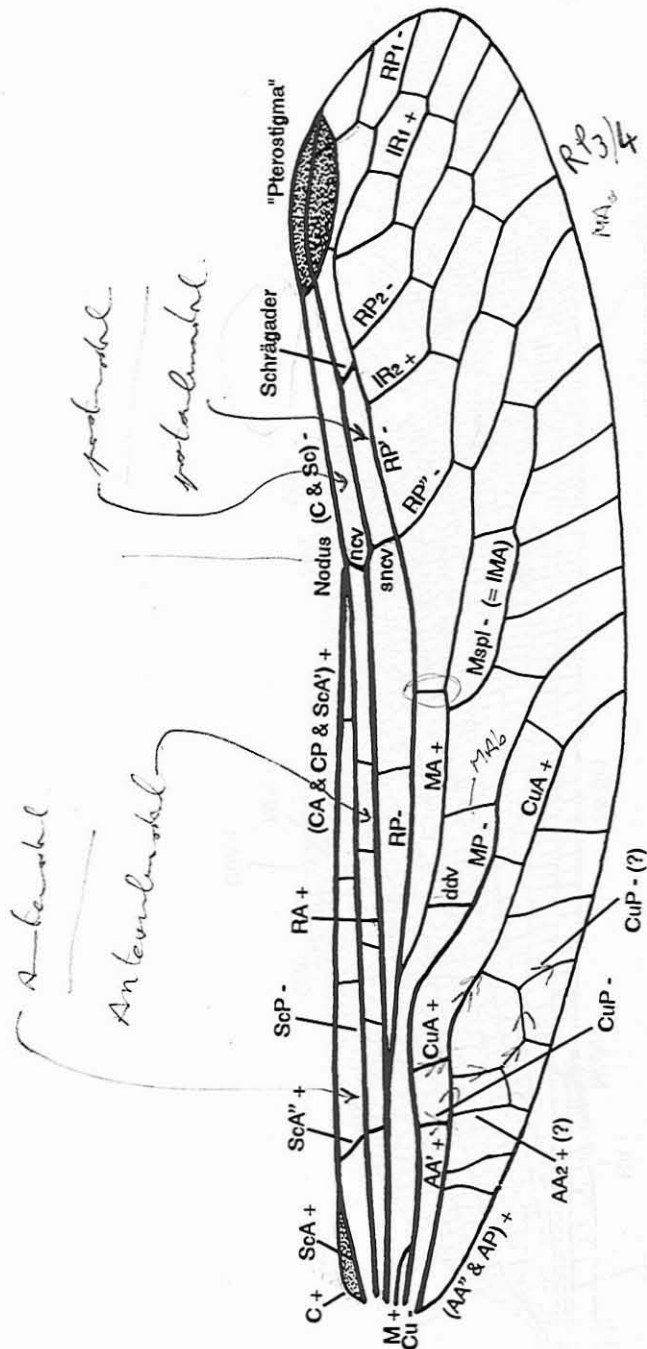


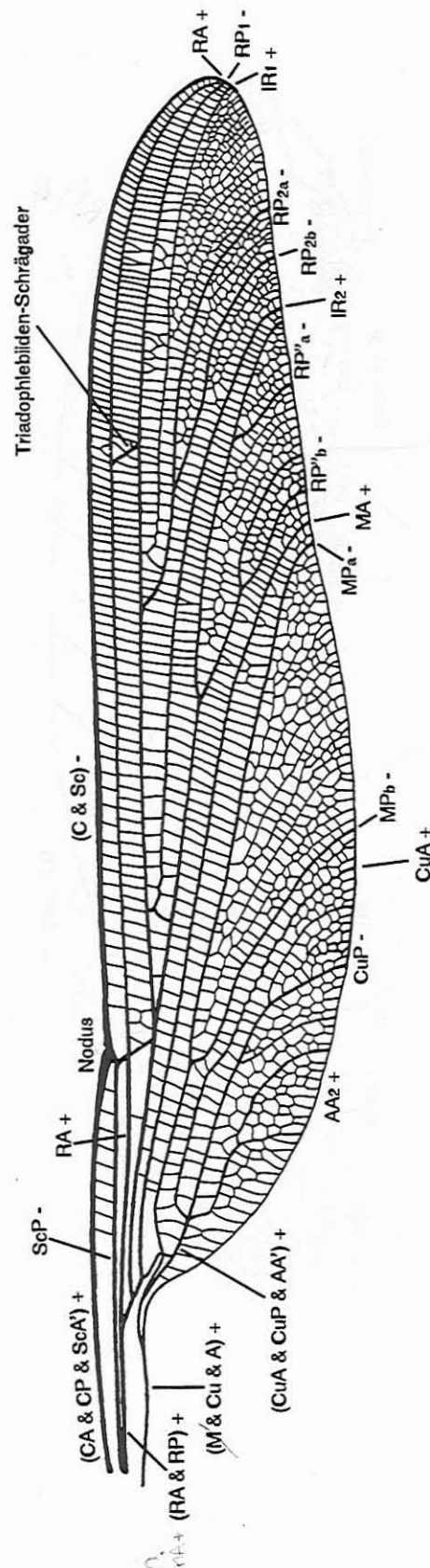


Abb. 17.) *Ditaxineura anomalostigma* † (Protanisoptera, Ditaxineuridae †): Vorderflügel, umgezeichnet aus CARPENTER (1992: Fig. 42. 1a) nach CARPENTER (1931).

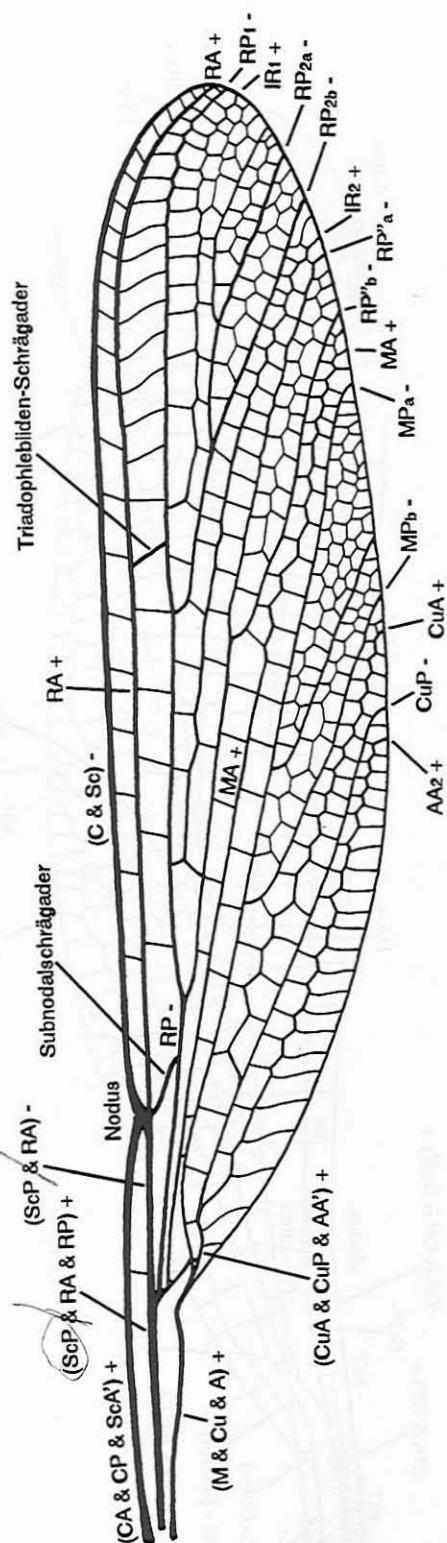


**Abb. 18.)** Das Flügelgeäder der triassischen Triadophlebiomorpha †.

a) *Triadophlebia madygenica* † (Triadophlebiomorpha †, Triadophlebiidae †): Vorderflügel, umgezeichnet nach PRITYKINA (1981: Fig. 2.).



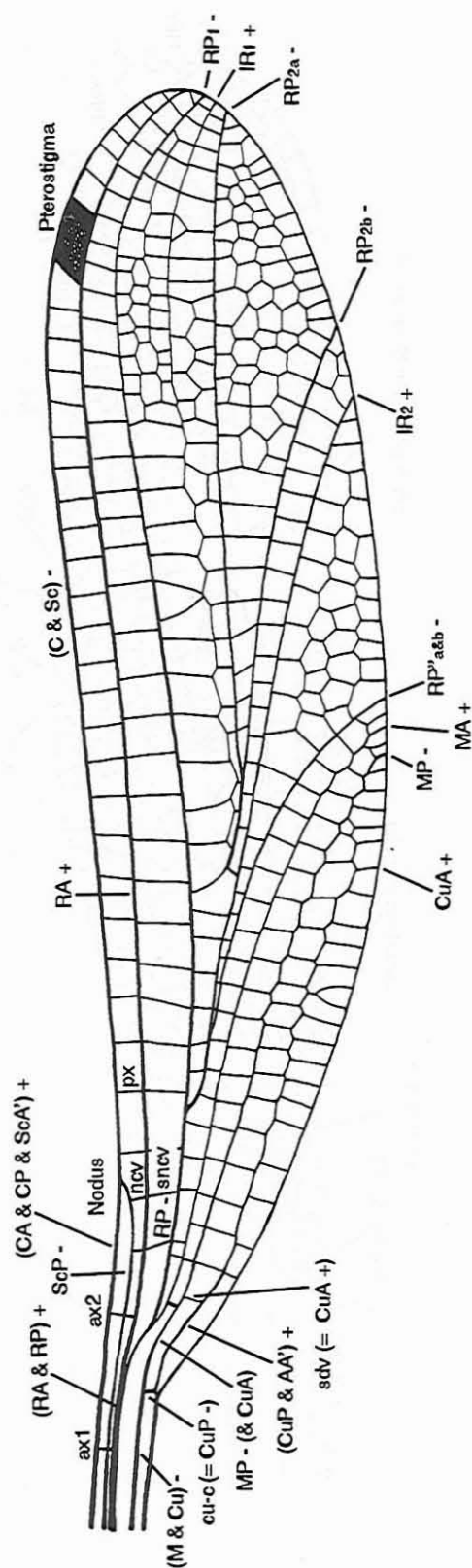
b) *Cladophlebia parvula* † (Triadophlebiomorpha †, Triadophlebiidae †): Vorderflügel?,  
umgezeichnet nach PRITYKINA (1981: Fig. 11.).



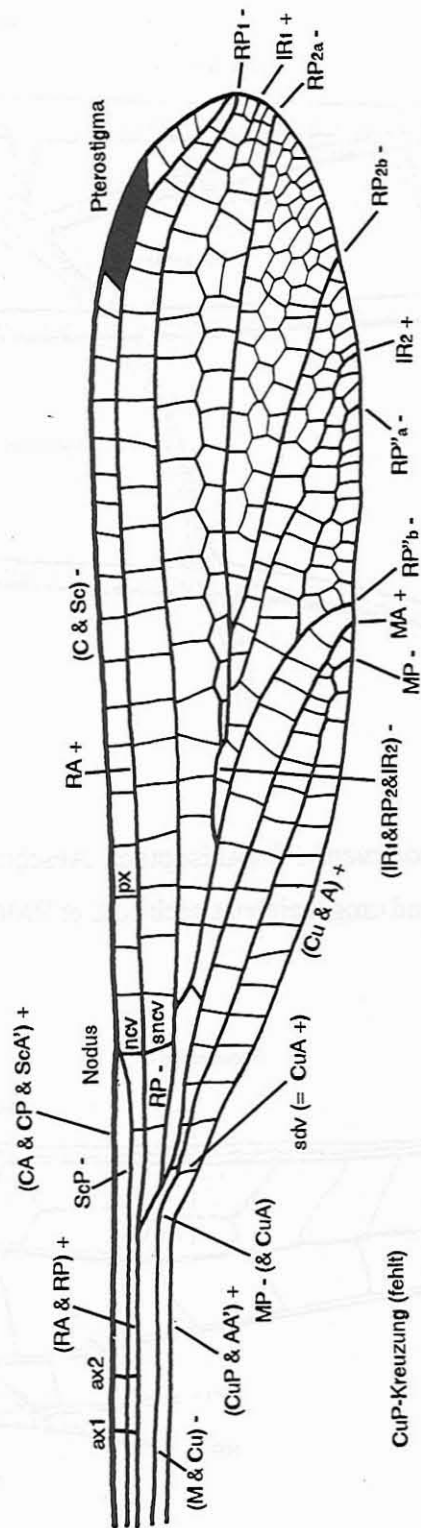


**Abb. 19.)** Das Flügelgeäder der Archizygoptera †.

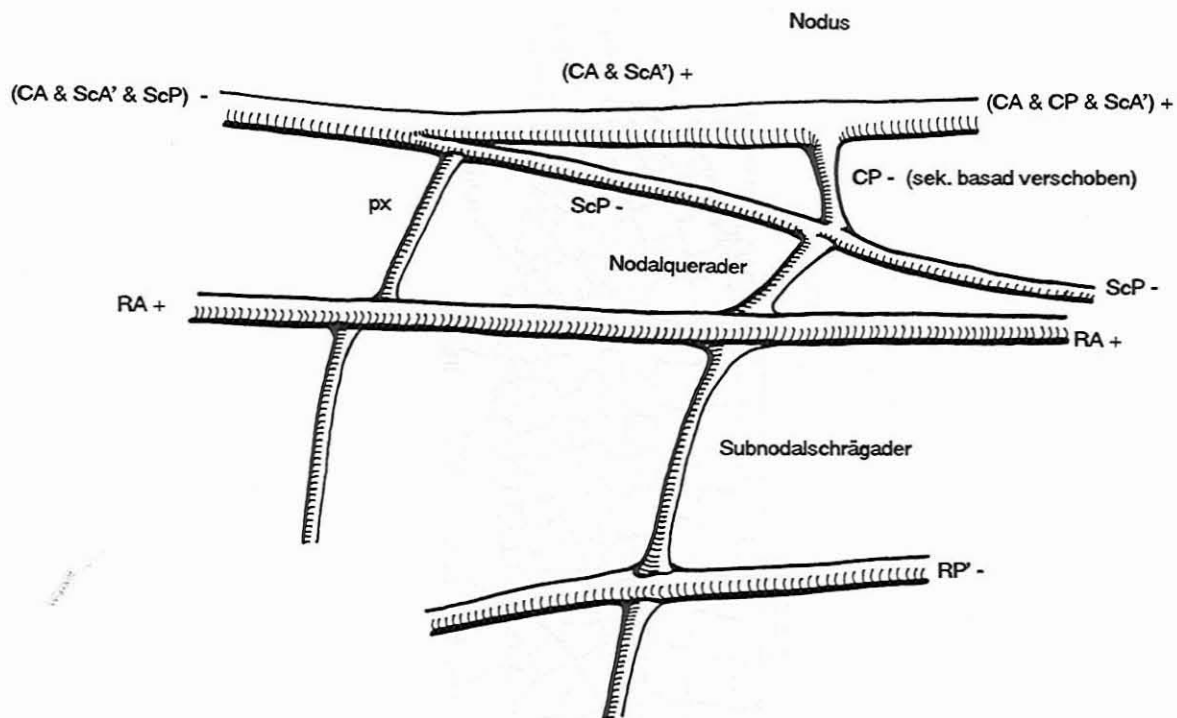
a.) *Triassagrion australiense* † (Archizygoptera †, Protomyrmeleontidae †): umgezeichnet aus CARPENTER (1992: Fig. 43. 2) nach TILLYARD (1922).



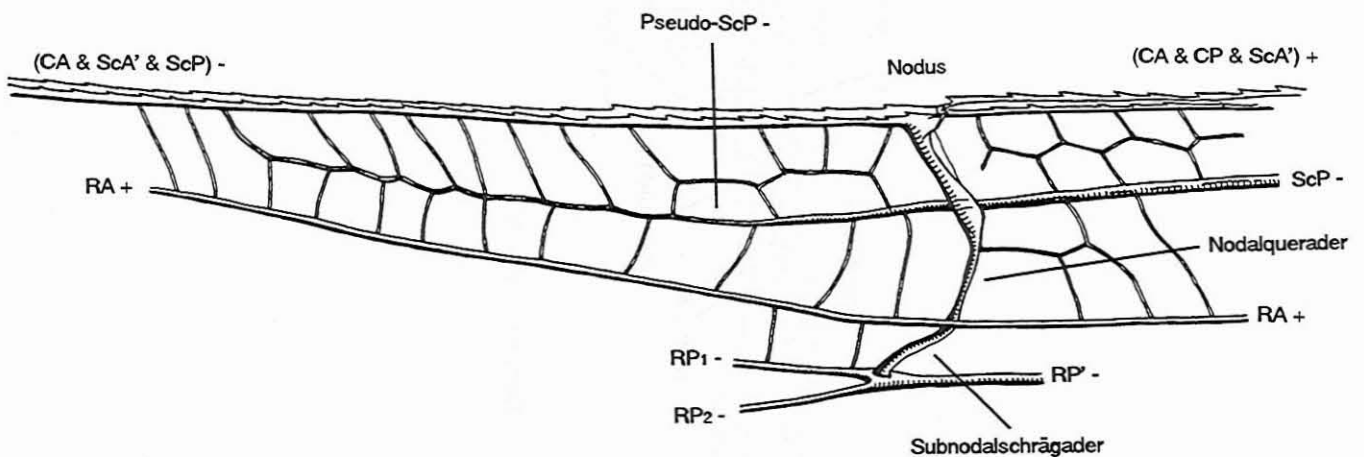
b.) *Protomyrmeleon bascharagensis* † (Archizygoptera †, Protomyrmeleontidae†):  
umgezeichnet nach NEL & HENROTAY (1992: Fig. 1).



**Abb. 20.)** *Parastenolestes oligocenicus* † (Zygoptera, Sieblosiidae †): Nodus, umgezeichnet nach NEL & PAICHELER (1994: Fig. 26.).

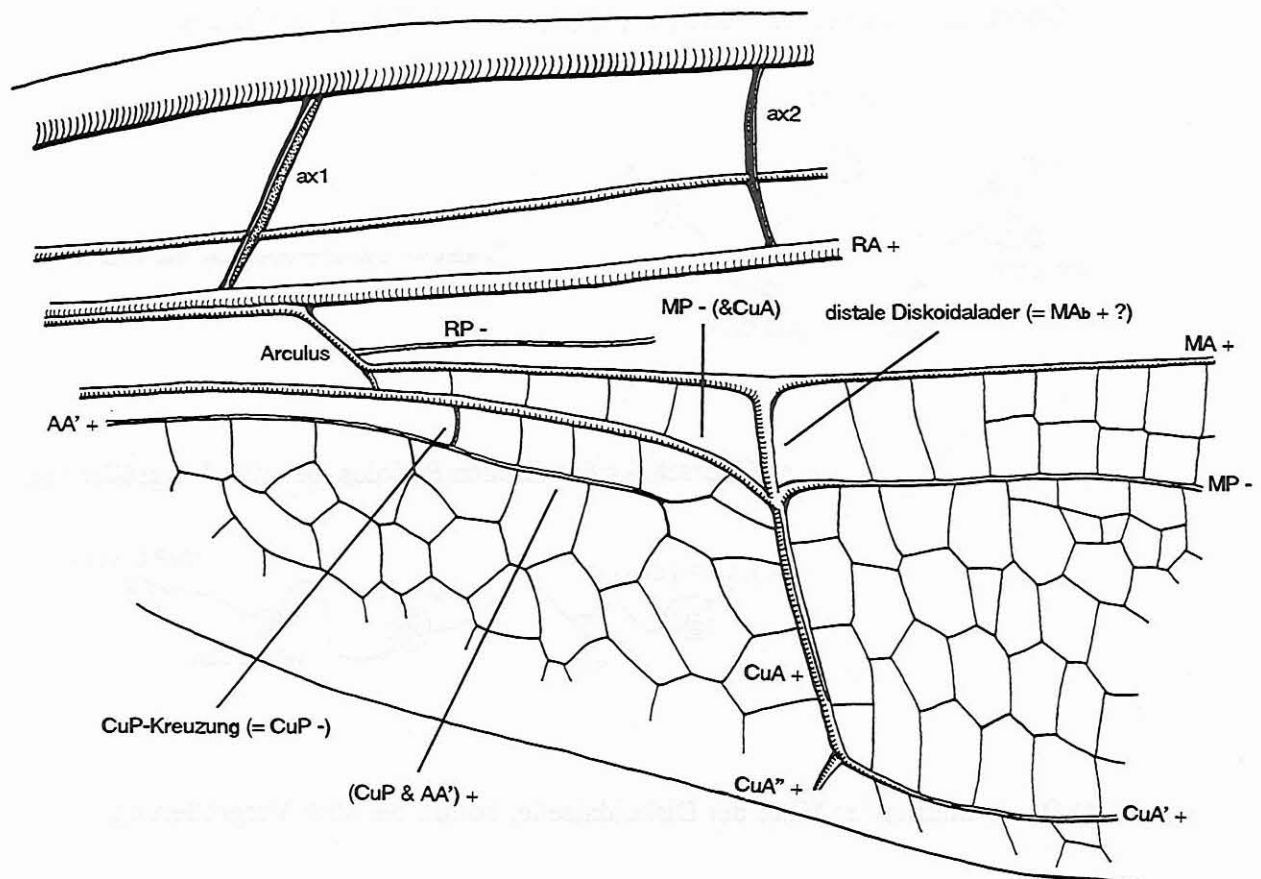


**Abb. 21.)** *Iberoaeschnidium conquensis* † (Anisoptera, Aeschnidiidae †): Hinterflügel, Nodus, dorsal, kombiniert und umgezeichnet nach NEL & PAICHELER (1993: Fig. 4., 5. und 6.).





**Abb. 22.)** *Anisophlebia helle* † ("Anisozygoptera", Isophlebiidae †): Vorderflügel (*contra*: NEL et al., 1993), kombiniert und umgezeichnet nach NEL et al. (1993: Fig. 15. und 212.).



**Abb. 23.)** *Protolindenia wittei* † (Anisoptera, Petaluridae): rechtes Flügelpaar (männl.), dorsal, gezeichnet nach einer Photographie in CARPENTER (1992: Fig. 39.).

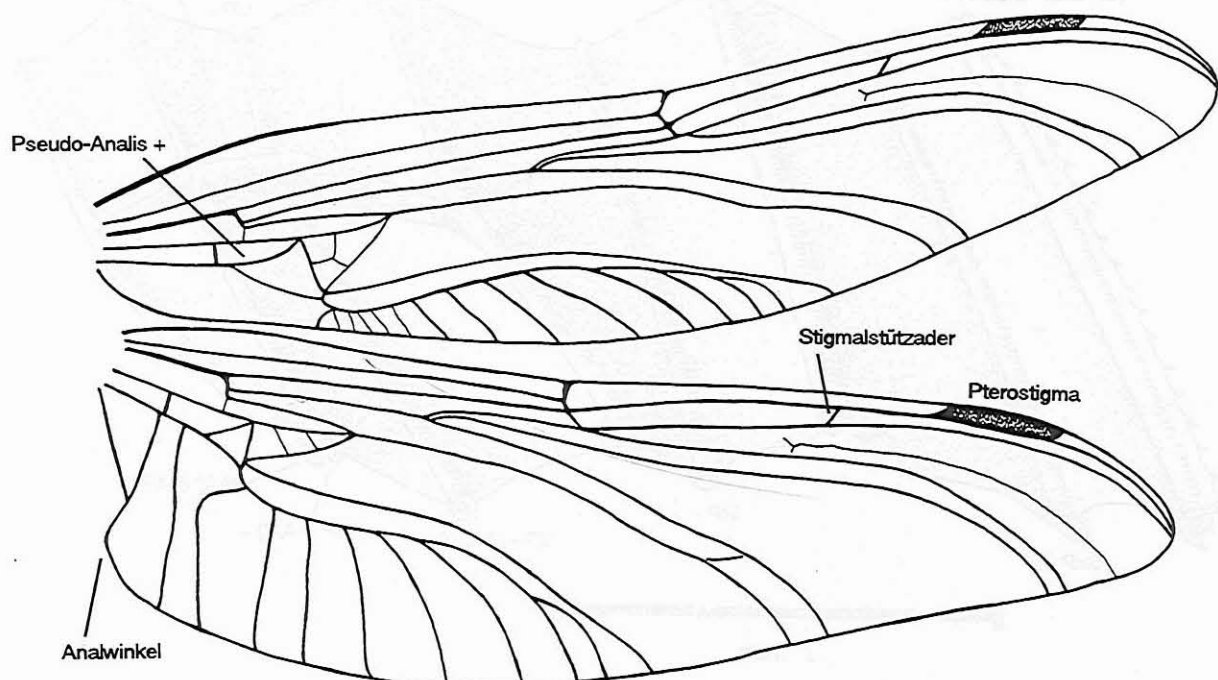
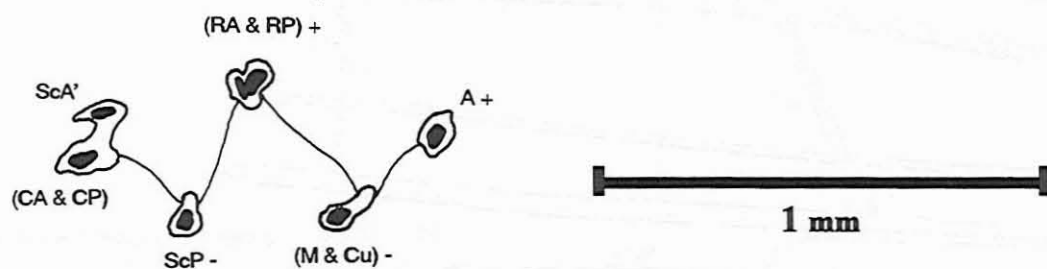
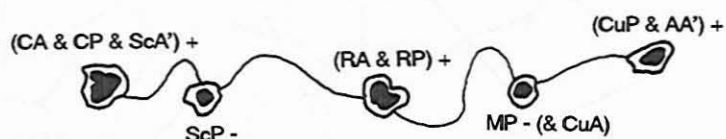


Abb. 24.) *Mecistogaster linearis* (Zygoptera, Pseudostigmatidae): rechter Hinterflügel (weibl.)

a) Querschnitt des Petiolus nahe der Flügelbasis, bei 40 × Vergrößerung.



b) Querschnitt des distalen Petiolus, bei 40 × Vergrößerung.



c) Querschnitt in der Mitte der Diskoidalzelle, dorsal, bei 40 × Vergrößerung.

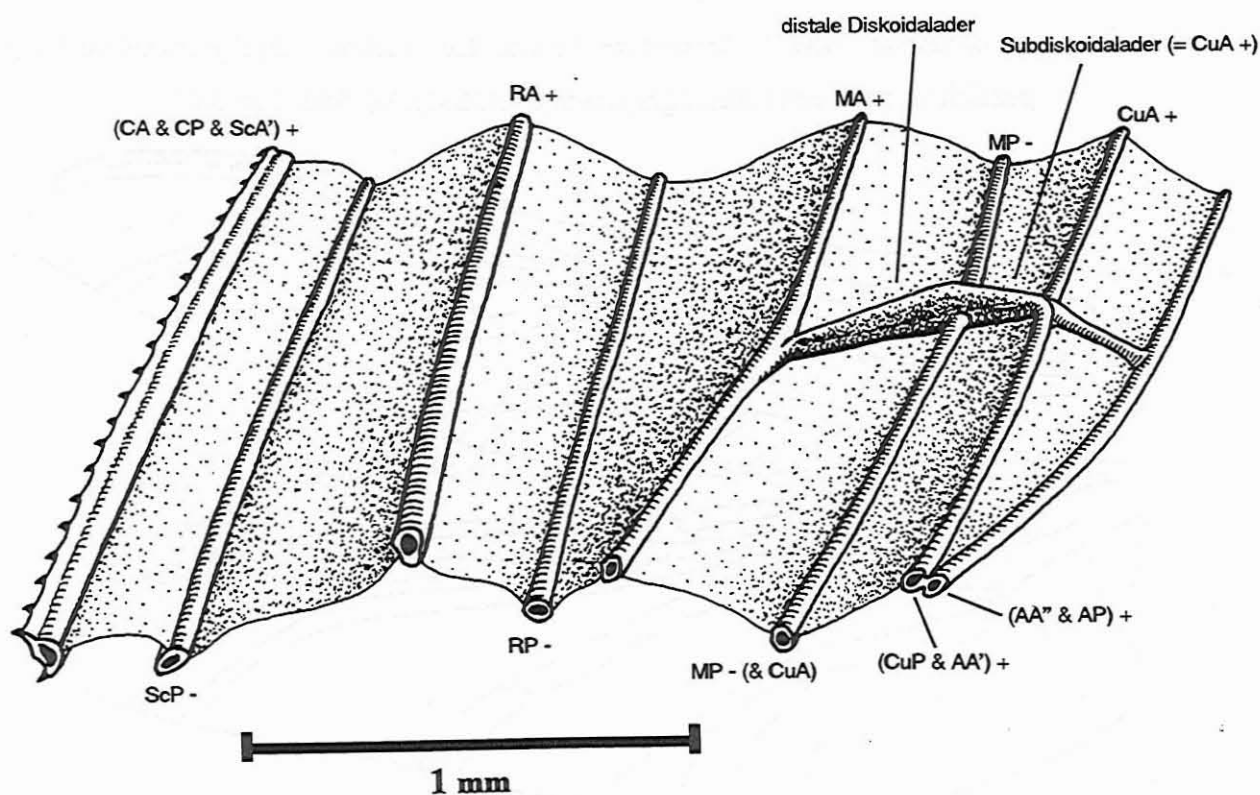


Abb. 25.) *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Hinterflügel (männl.), Querschnitt nahe der Flügelbasis, dorsal, bei 40★ Vergrößerung.

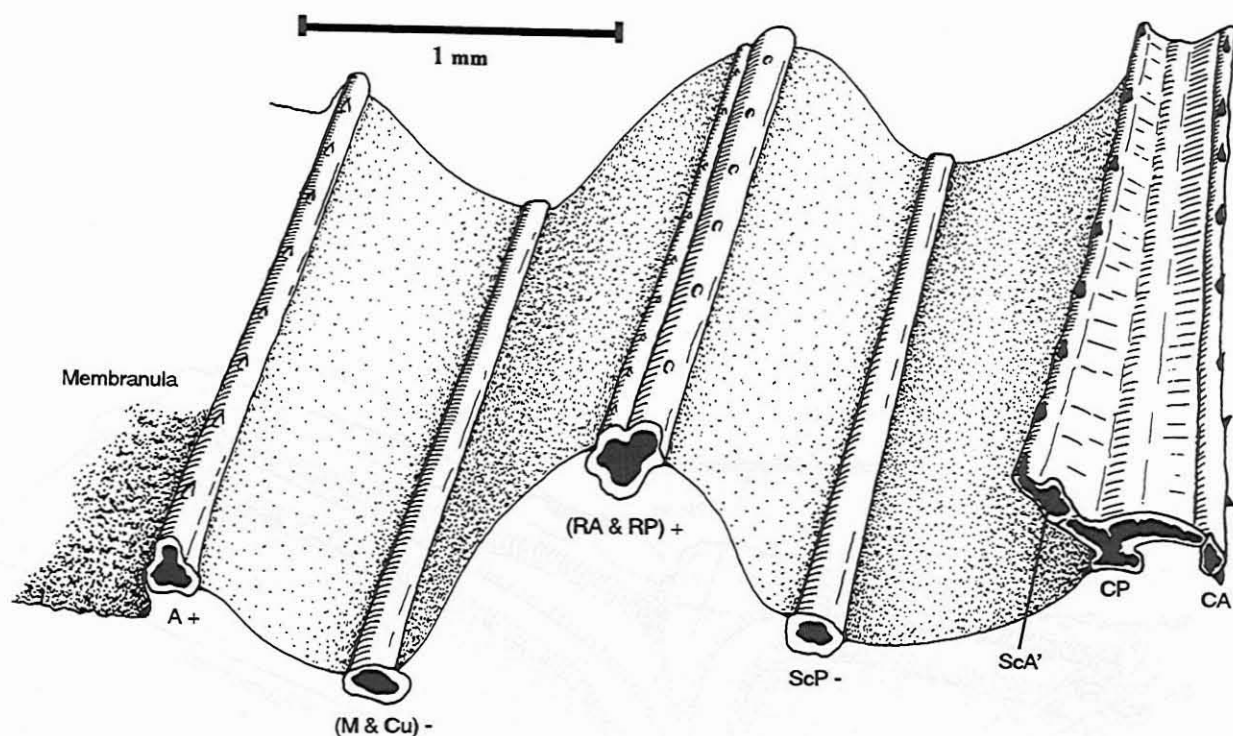


Abb. 26.) *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Hinterflügel (männl.), Querschnitt der Apikalregion, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

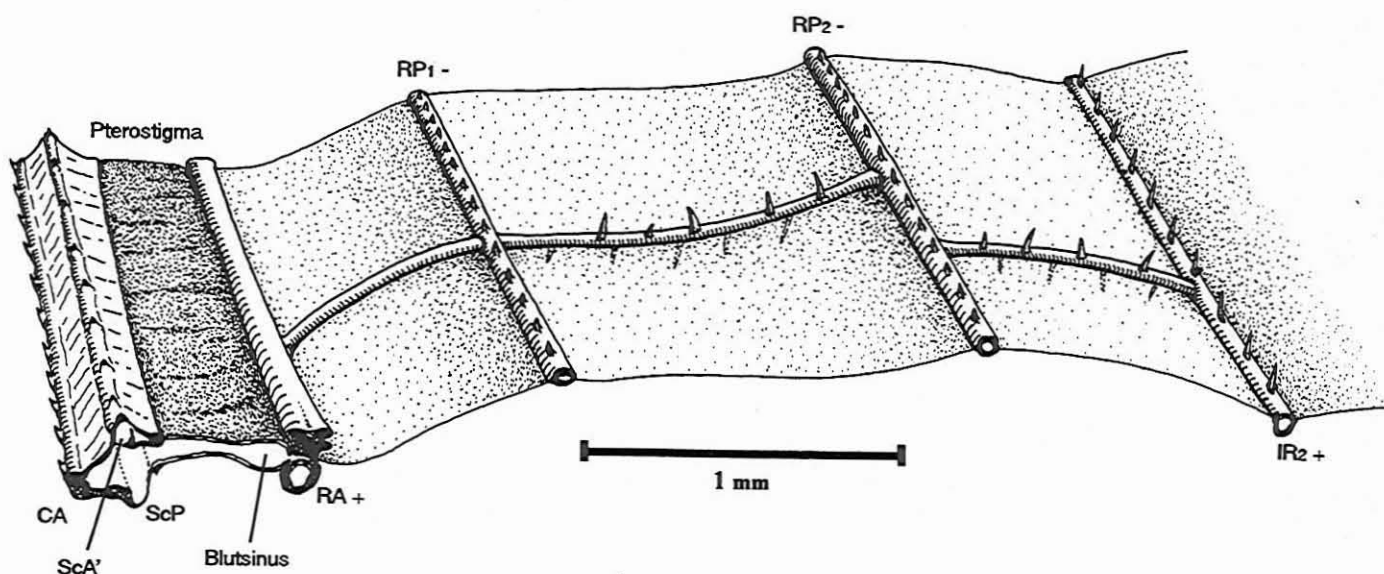




Abb. 27.) *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Hinterflügel (männl.), Nodus, ventral, Quer- und Längsschnitt, bei 40 × Vergrößerung.

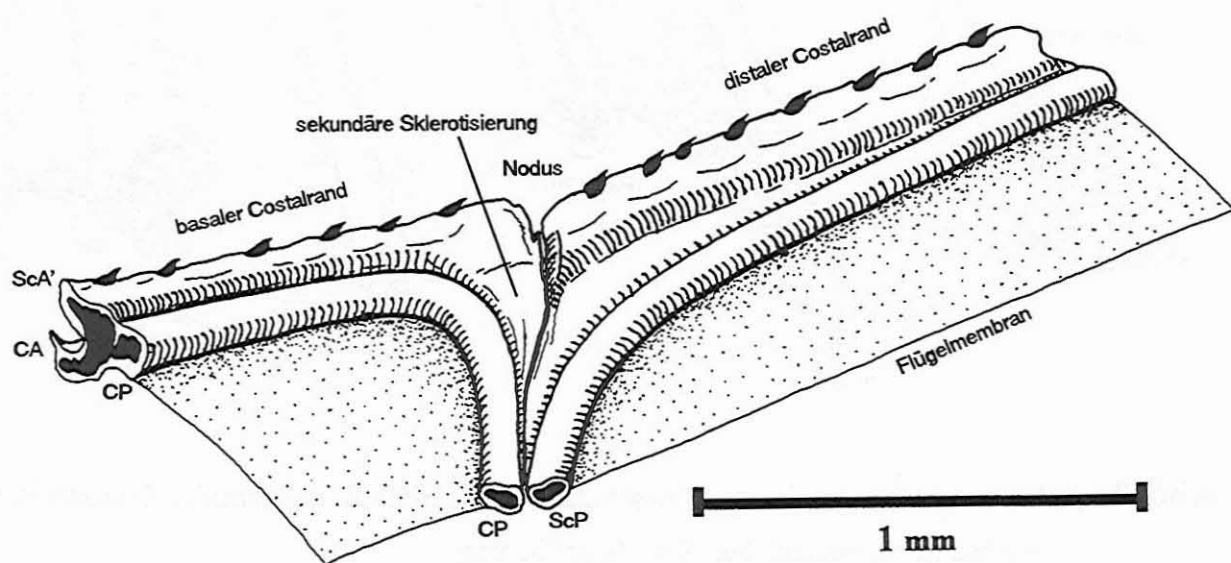


Abb. 28.) *Mecistogaster linearis* (Zygoptera, Pseudostigmatidae): rechter Hinterflügel (weibl.), basale Flügelhälfte, dorsal, bei 20 × Vergrößerung.

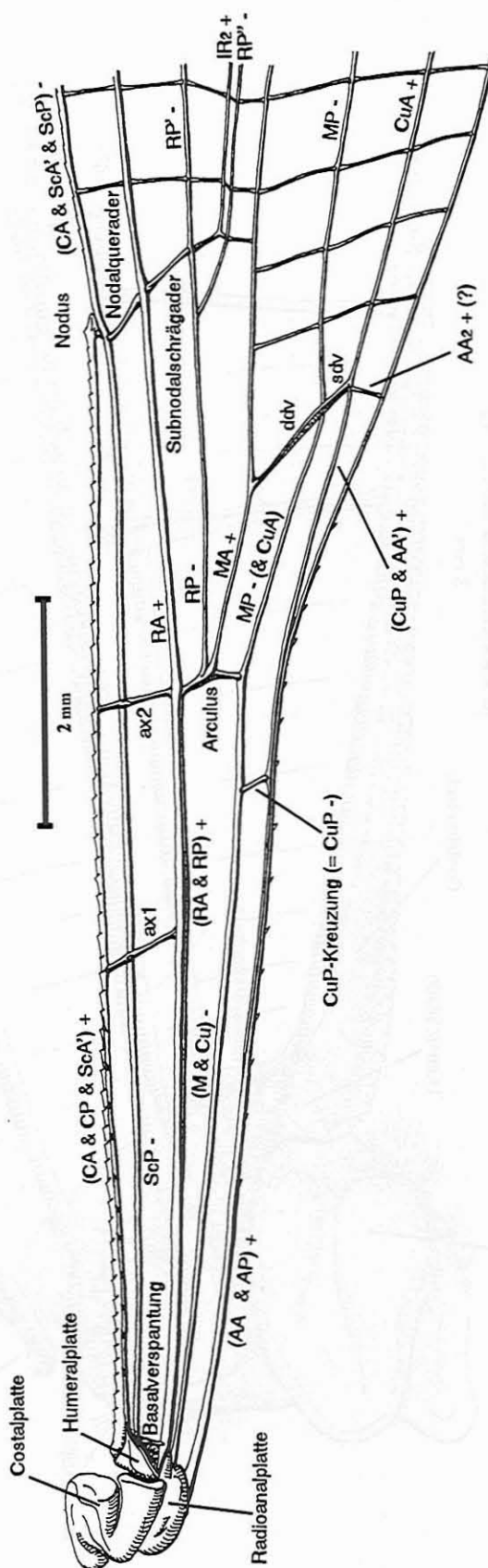
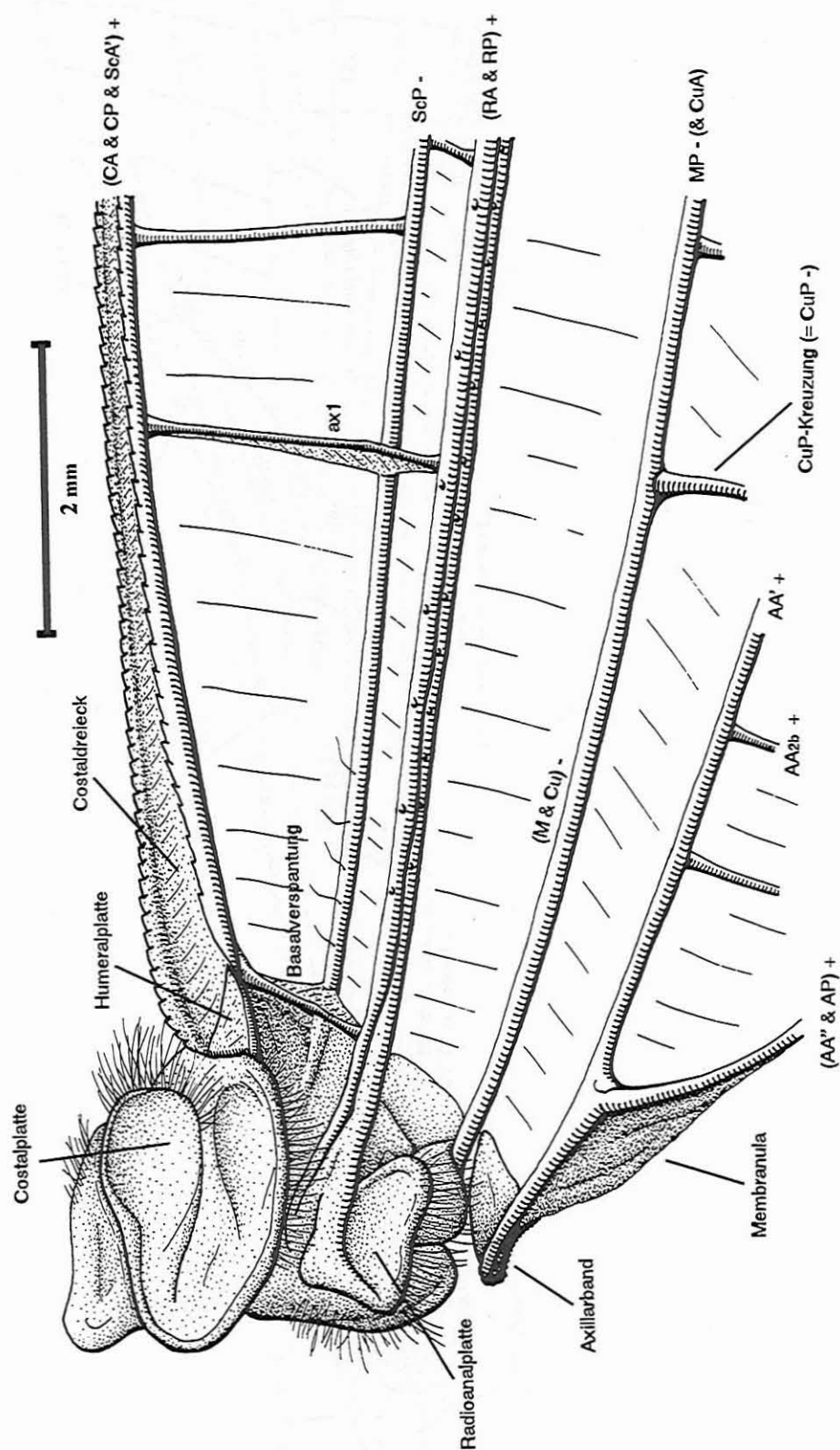
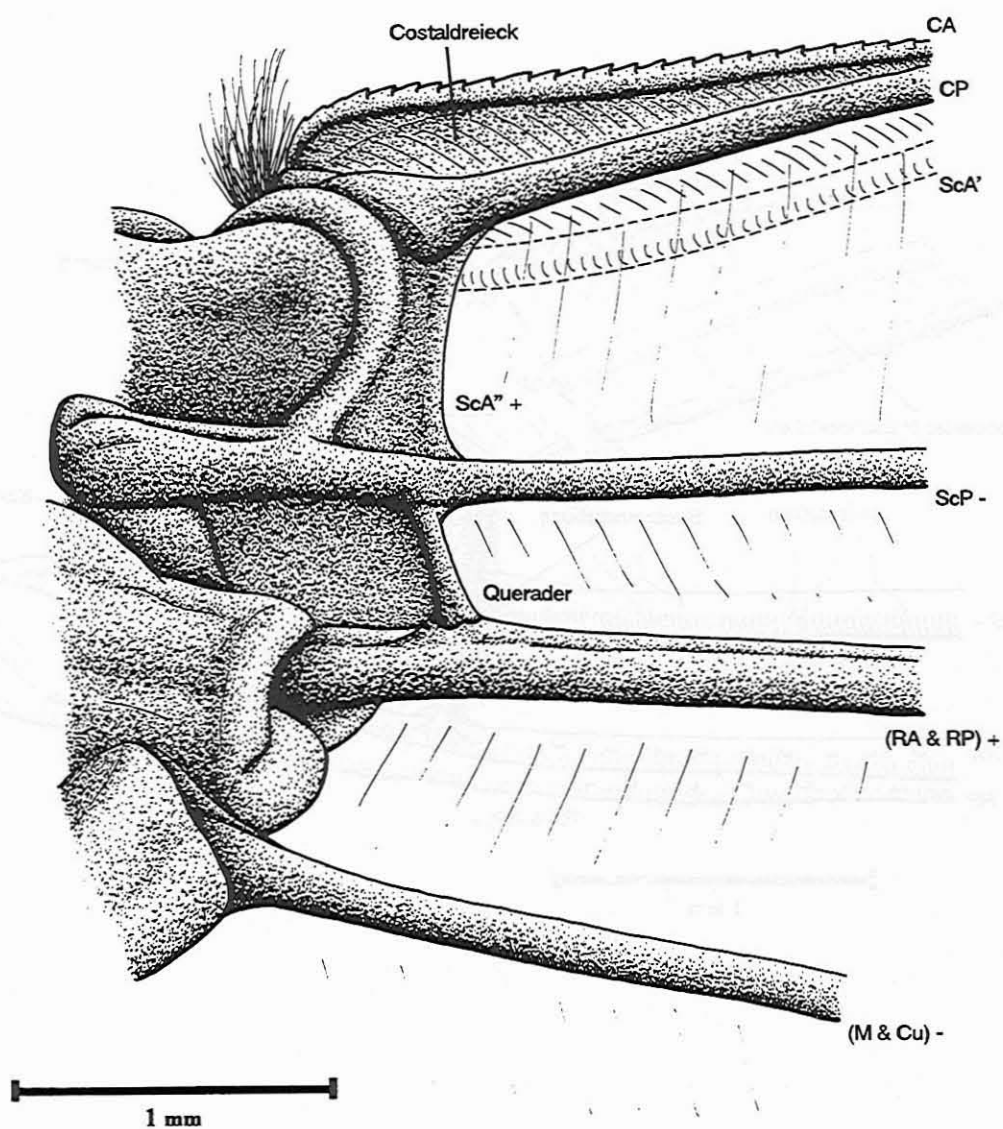


Abb. 29.) *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Vorderflügel (männl.), Flügelbasis, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.





**Abb. 30.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Hinterflügel (männl.), Flügelbasis, ventral, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 31.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Vorderflügel (männl.), anteriore Flügelbasis mit abpräparierten Gelenkskleriten und quergeschnittenem Costalrand, dorsal, bei 40× Vergrößerung.

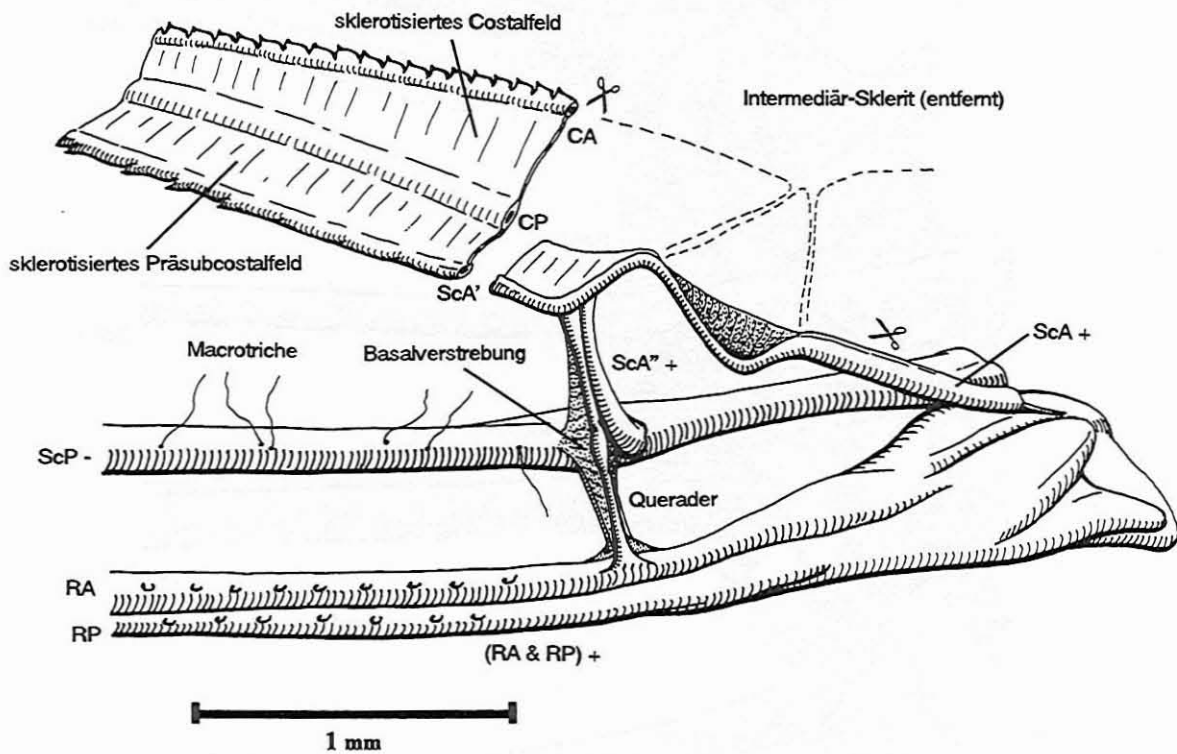
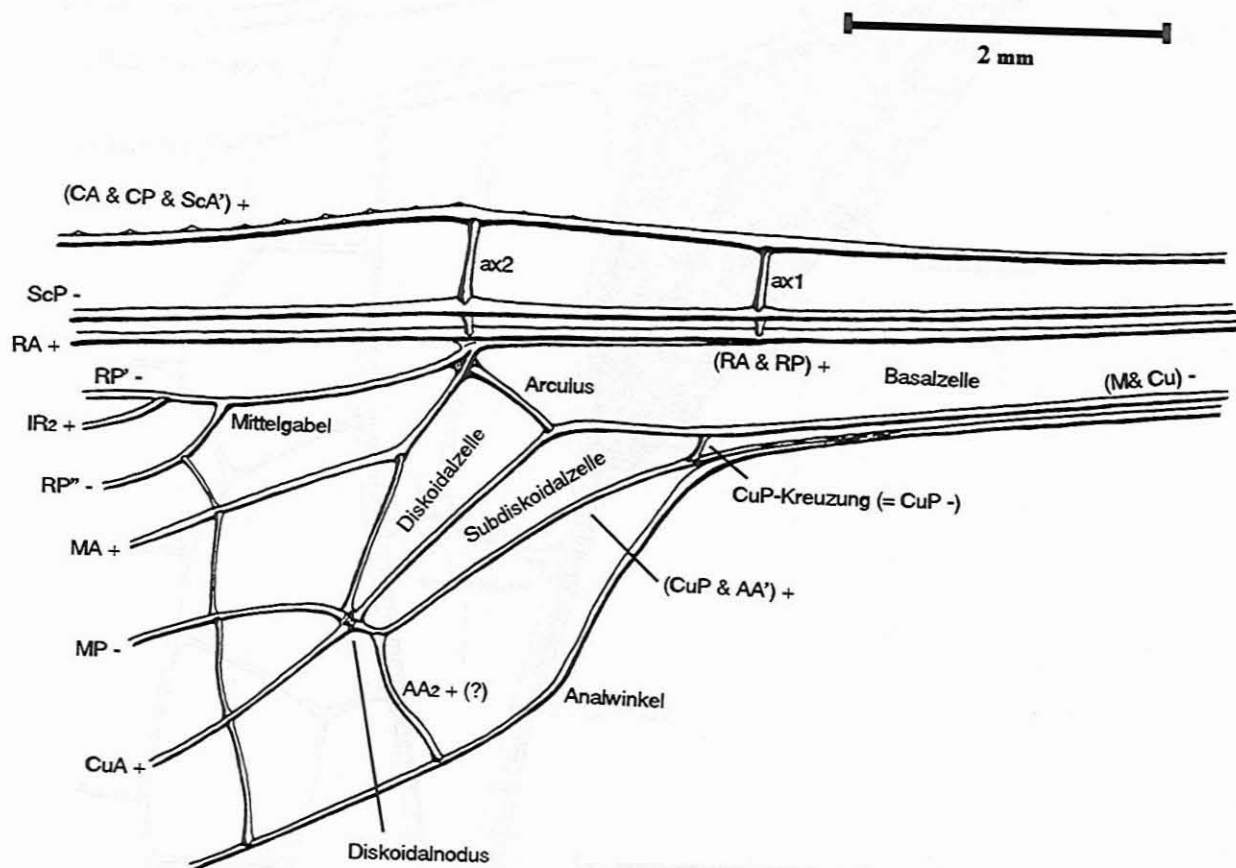
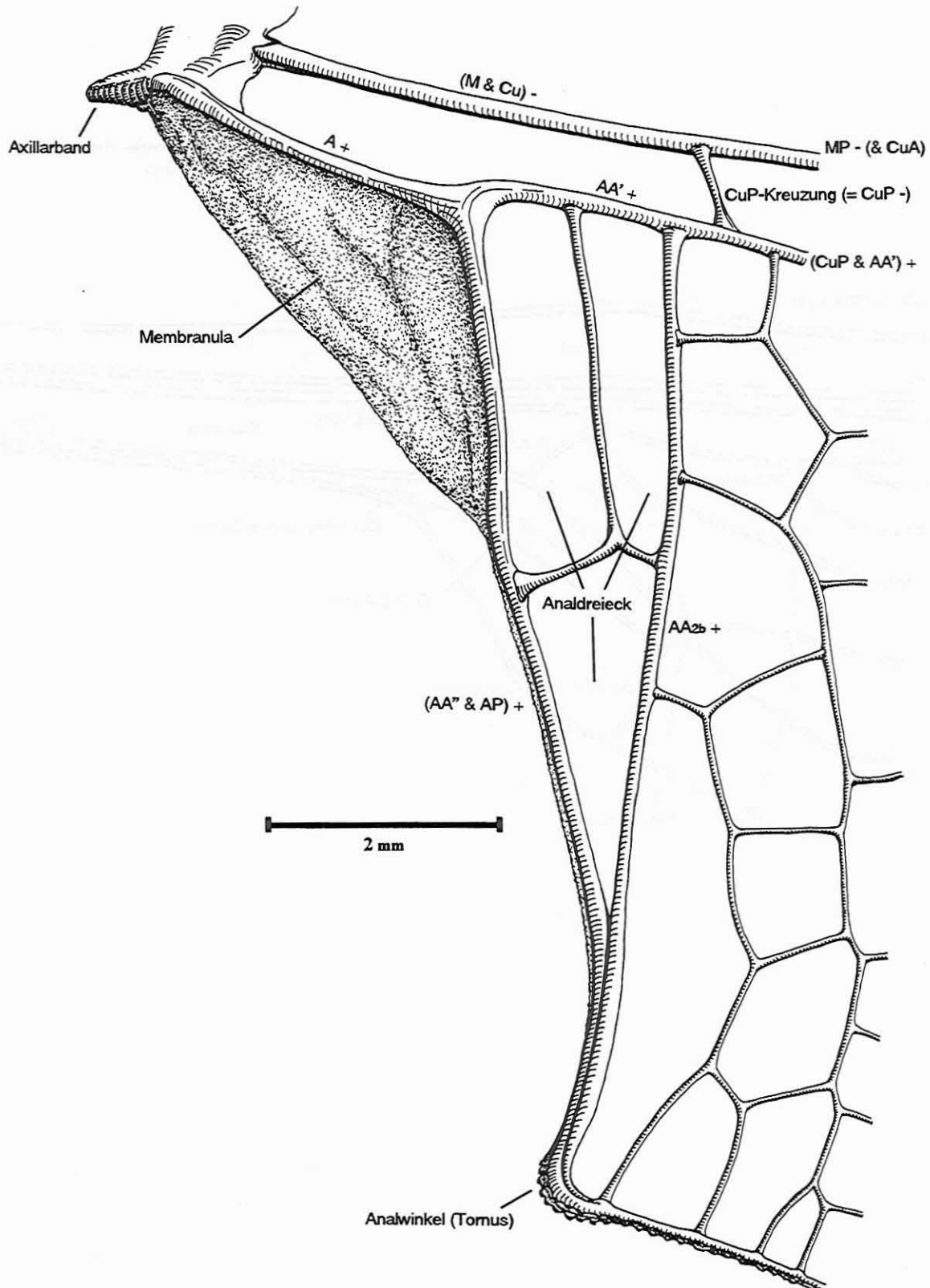


Abb. 32.) *Archilestes latialatus* (Zygoptera, Lestidae): rechter Hinterflügel (männl.), basale Flügelregion, ventral, bei 20× Vergrößerung.





**Abb. 33.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Hinterflügel (männl.), posteriore Flügelbasis mit Analregion, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.



**Abb. 34.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion mit Trigonalzelle und Analschleife, dorsal, bei 20 × Vergrößerung.

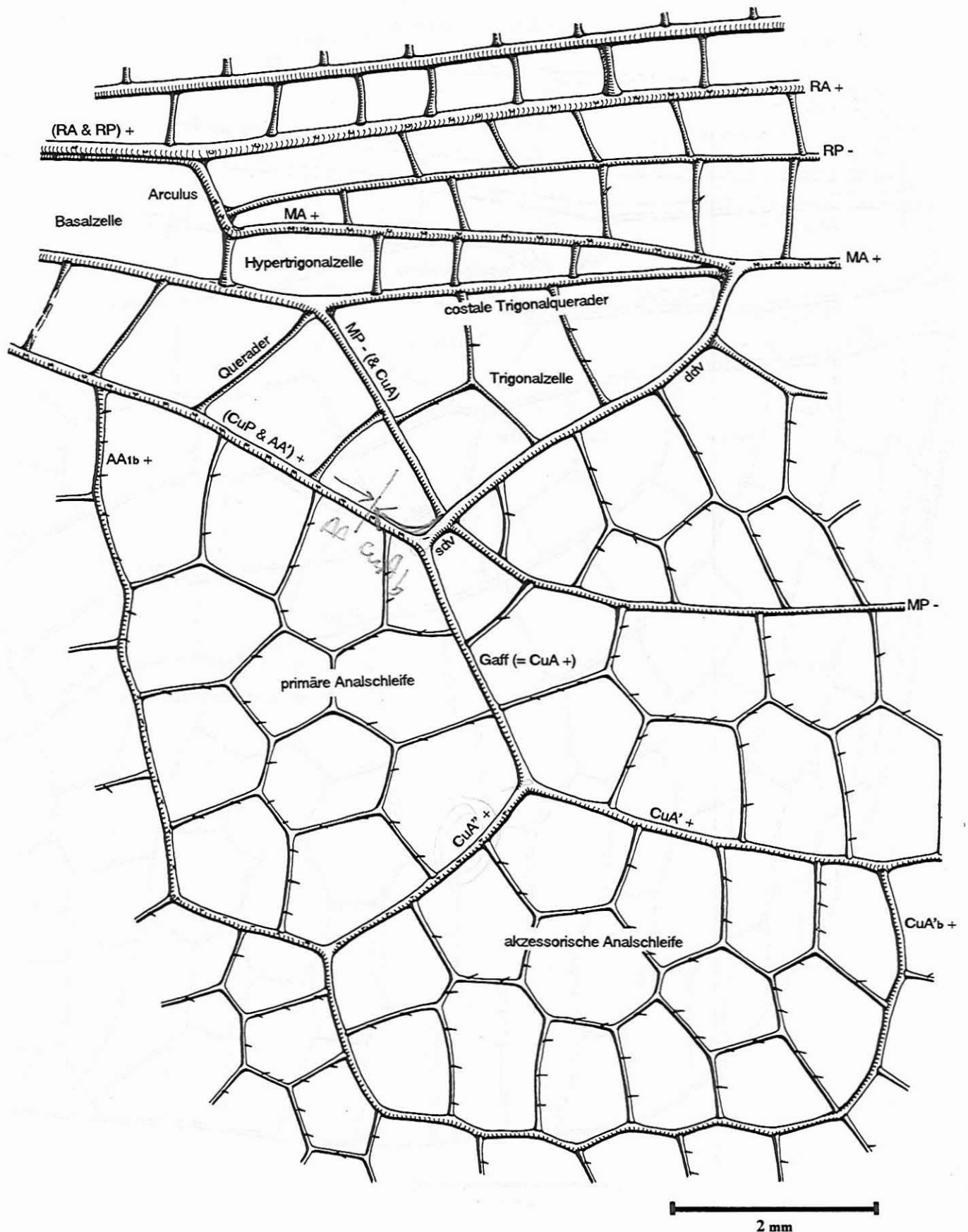


Abb. 35.) *Orthetrum brunneum* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Hinterflügel (männl.), basale Flügelregion mit Cubito-Anal-Raum, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.

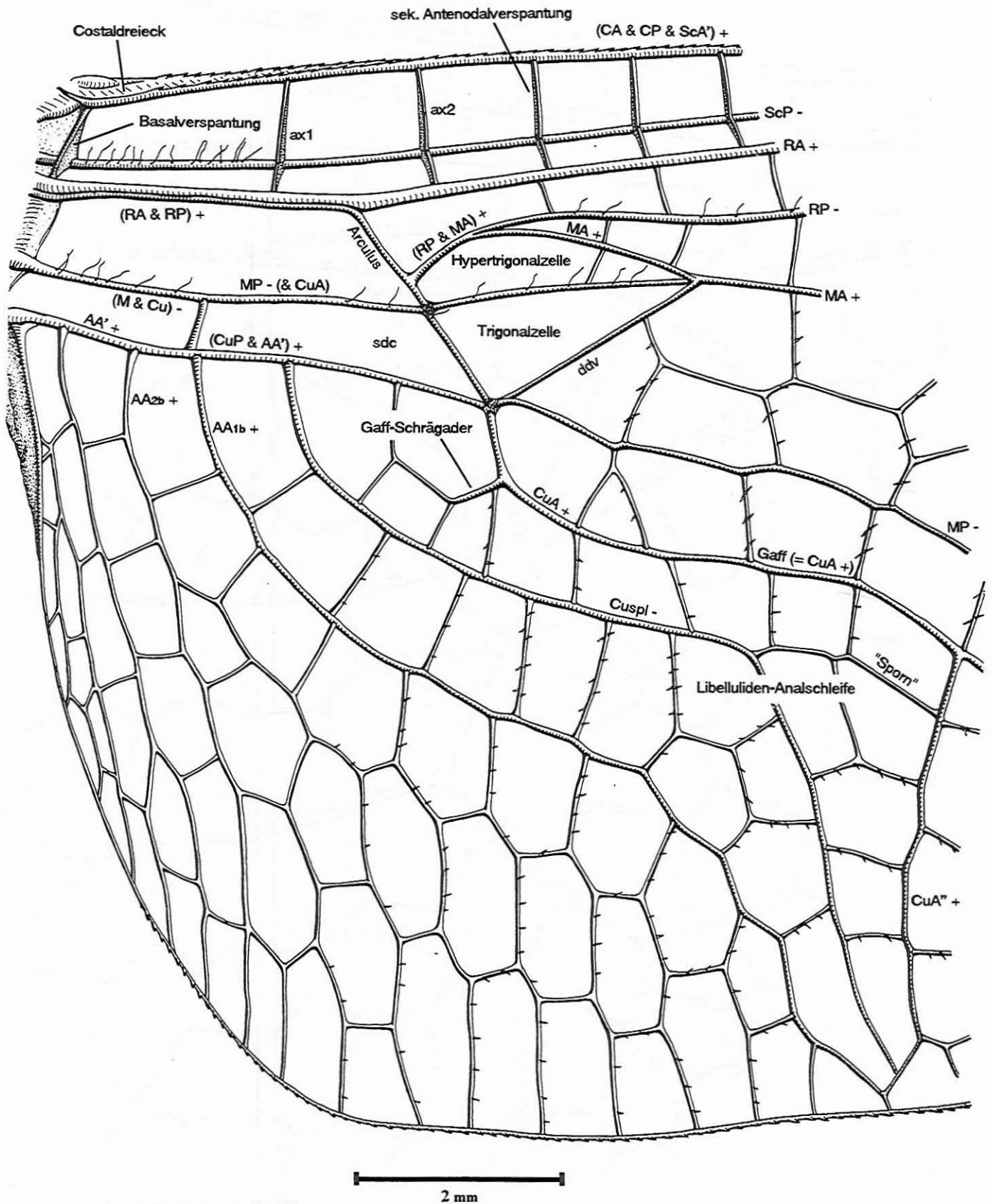




Abb. 36.) *Euthore plagiata* (Zygoptera, Polythoridae): rechter Vorderflügel (weibl.), basale Flügelregion mit Diskoidalzelle, dorsal, bei 20× Vergrößerung.

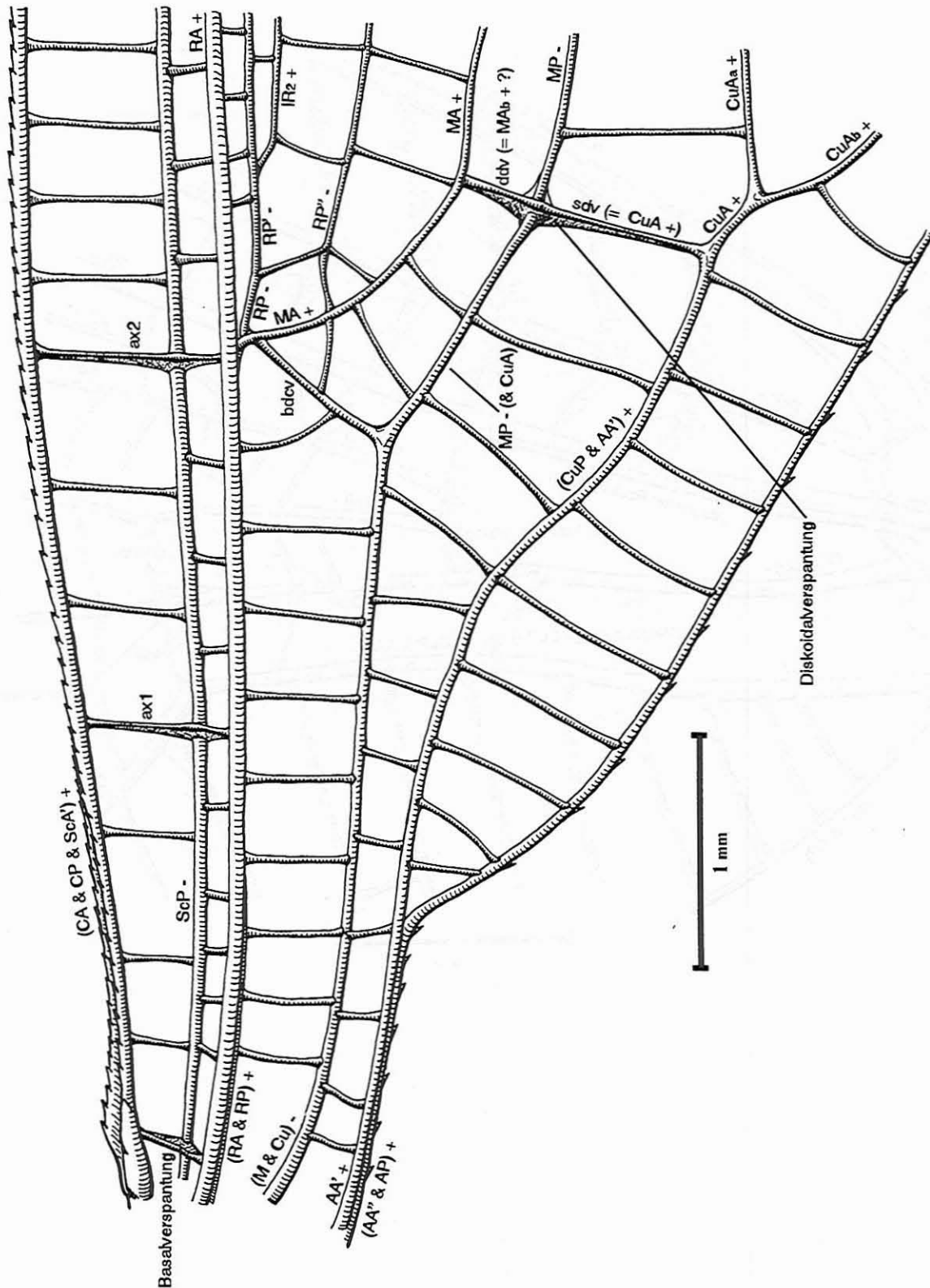
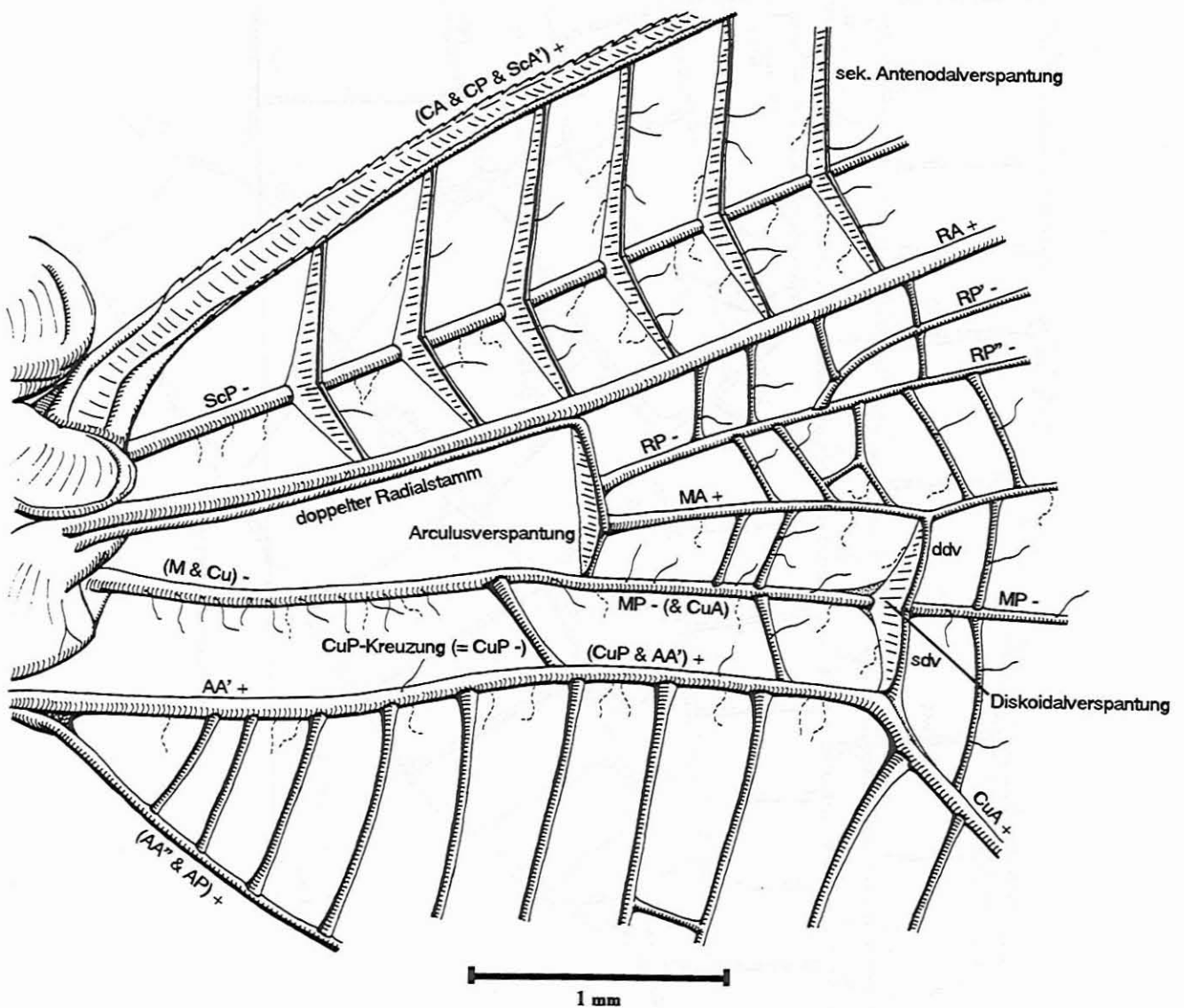
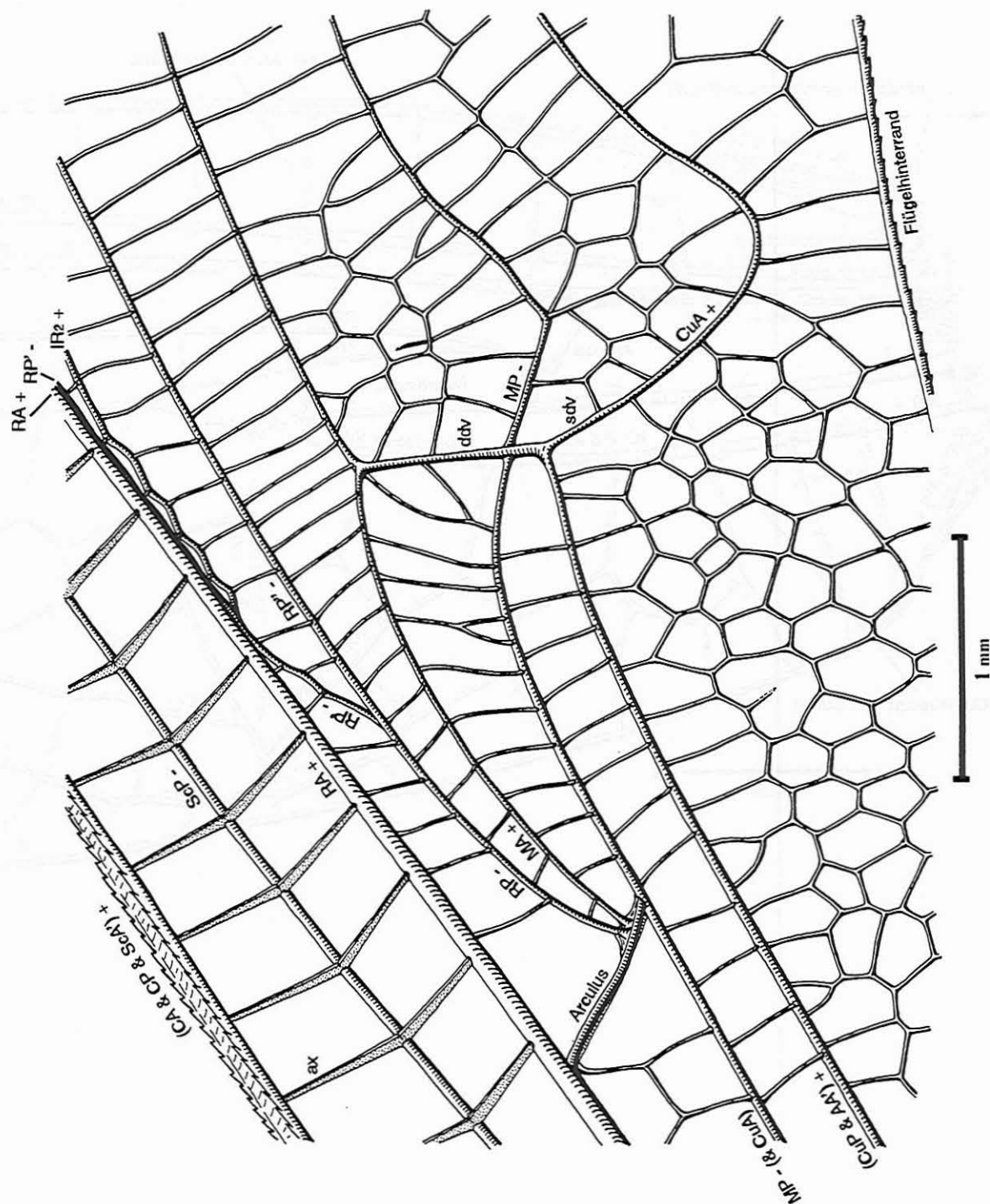


Abb. 37.) *Euphaea guerini* (Zygoptera, Euphaeidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion, dorsal, bei 40× Vergrößerung.



**Abb. 38.)** *Hetaerina caja dominula* (Zygoptera, Calopterygidae): rechter Vorderflügel (männl.), basaler Flügelbereich mit Diskoidalzelle, dorsal, bei 40 × Vergrößerung.





**Abb. 39.)** *Orthetrum brunneum* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion, dorsal, bei 20 × Vergrößerung.

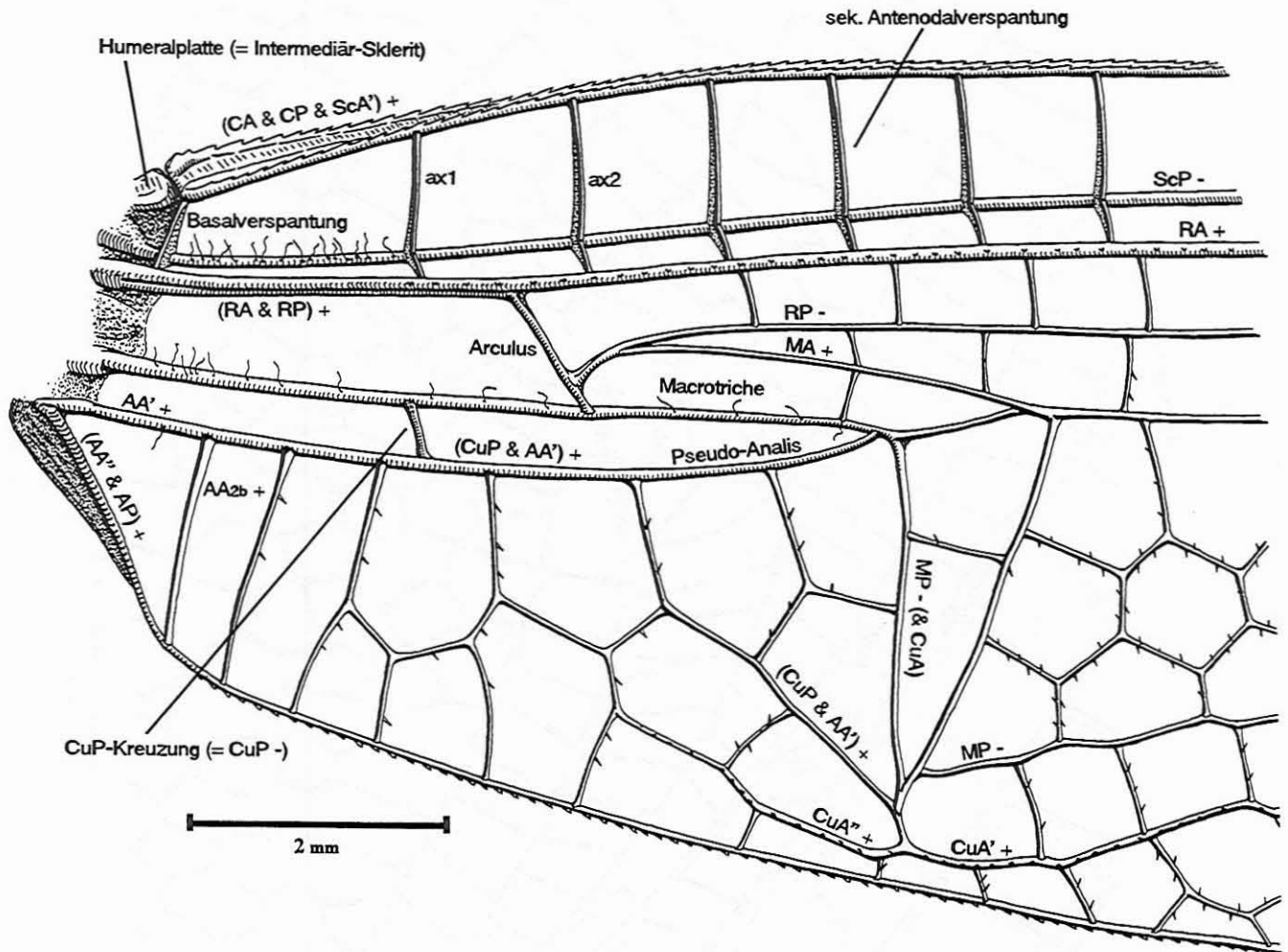


Abb. 40.) *Zenithoptera fasciata* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelhälfte, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.

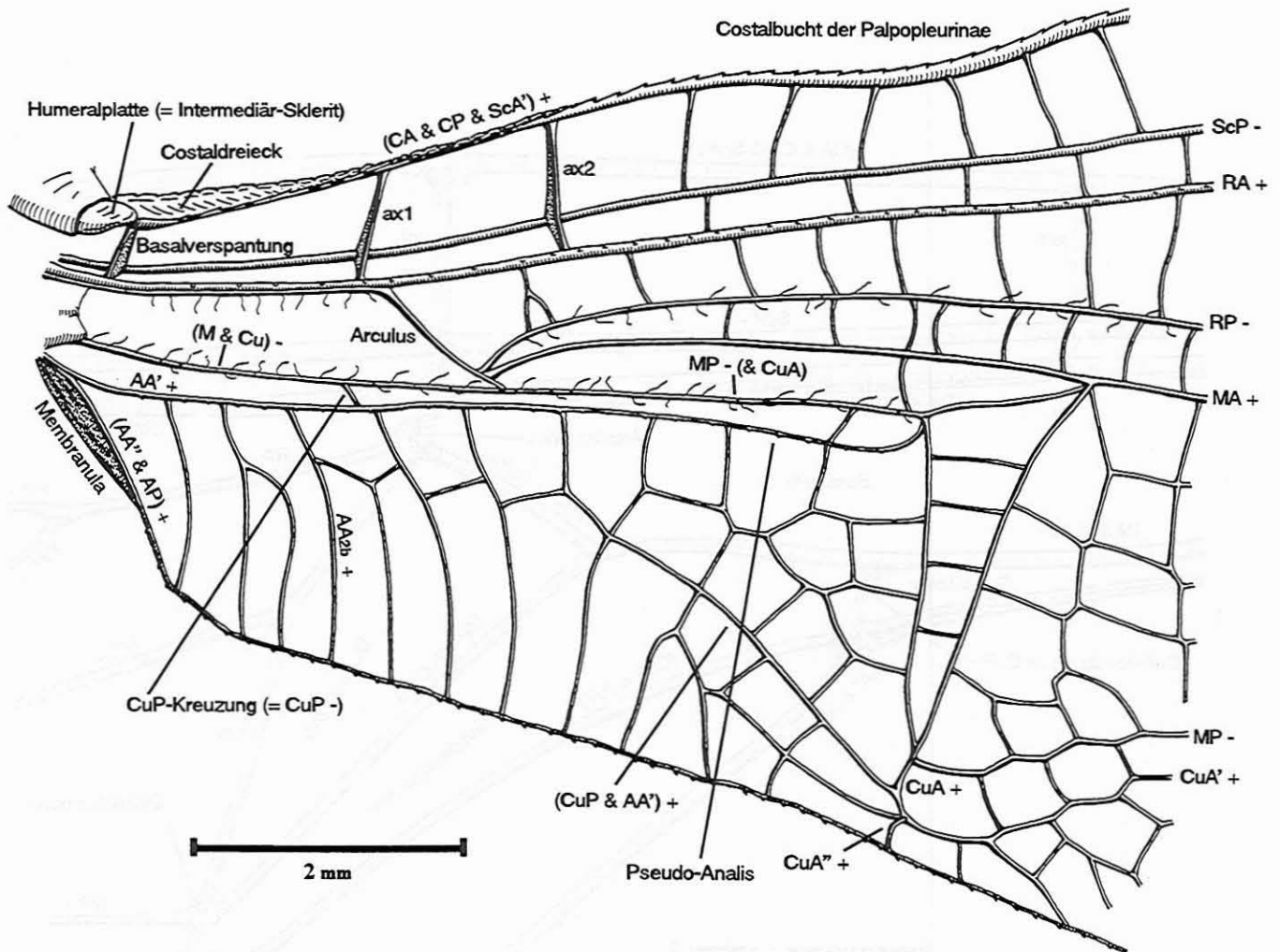
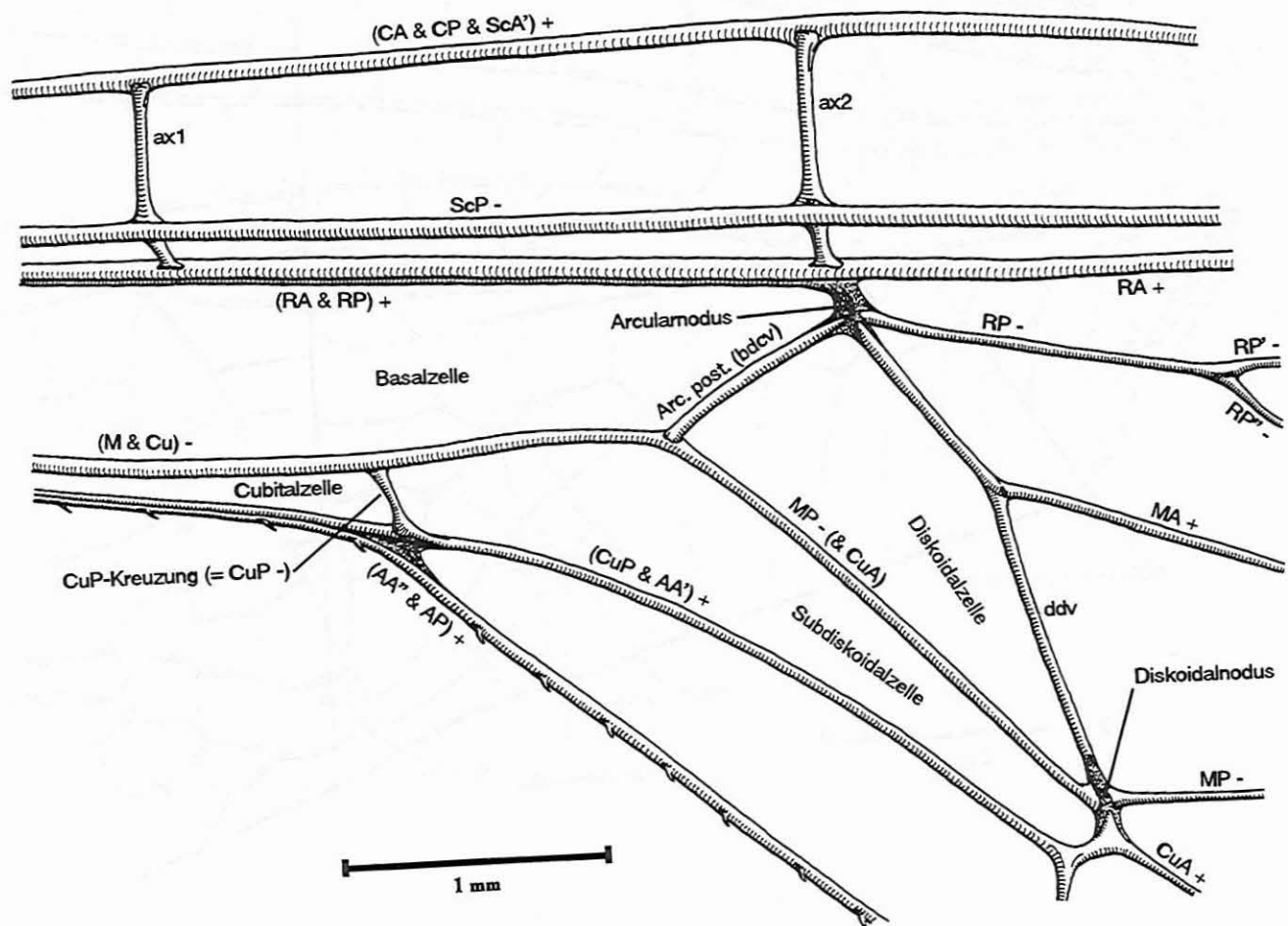
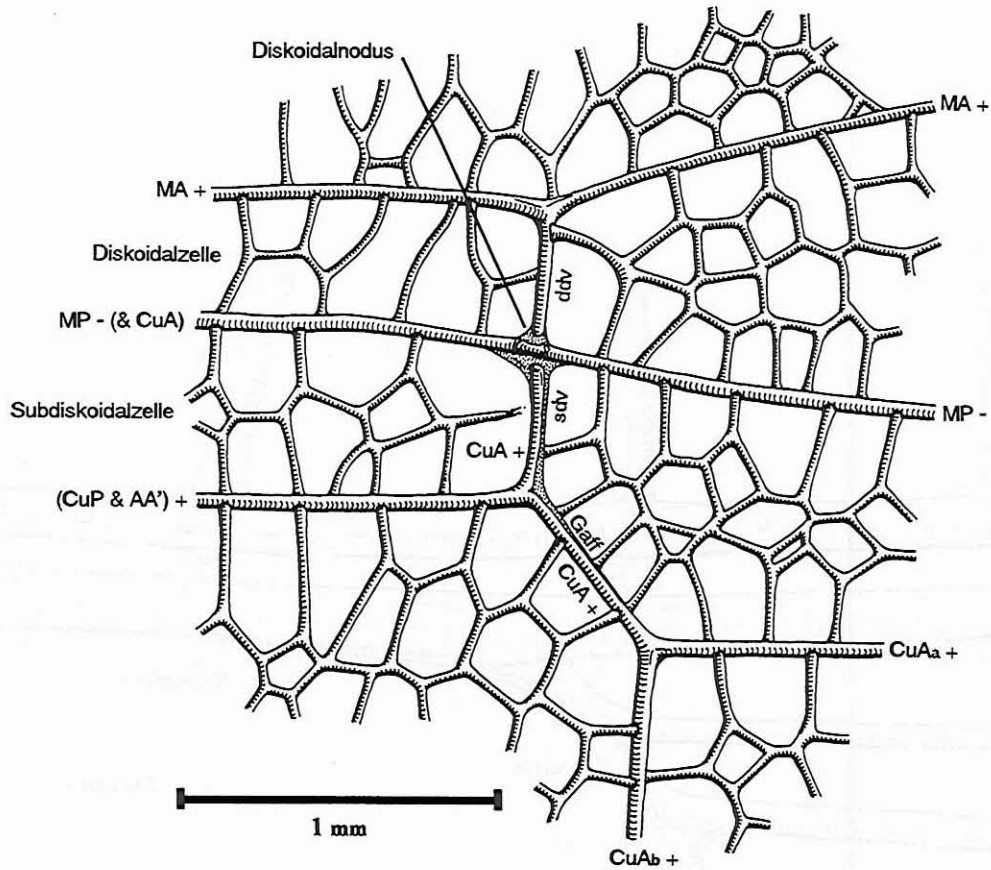


Abb. 41.) *Archilestes grandis* (Zygoptera, Lestidae): linker Hinterflügel (weibl.), basale Flügelregion, ventral, bei 40 × Vergrößerung.

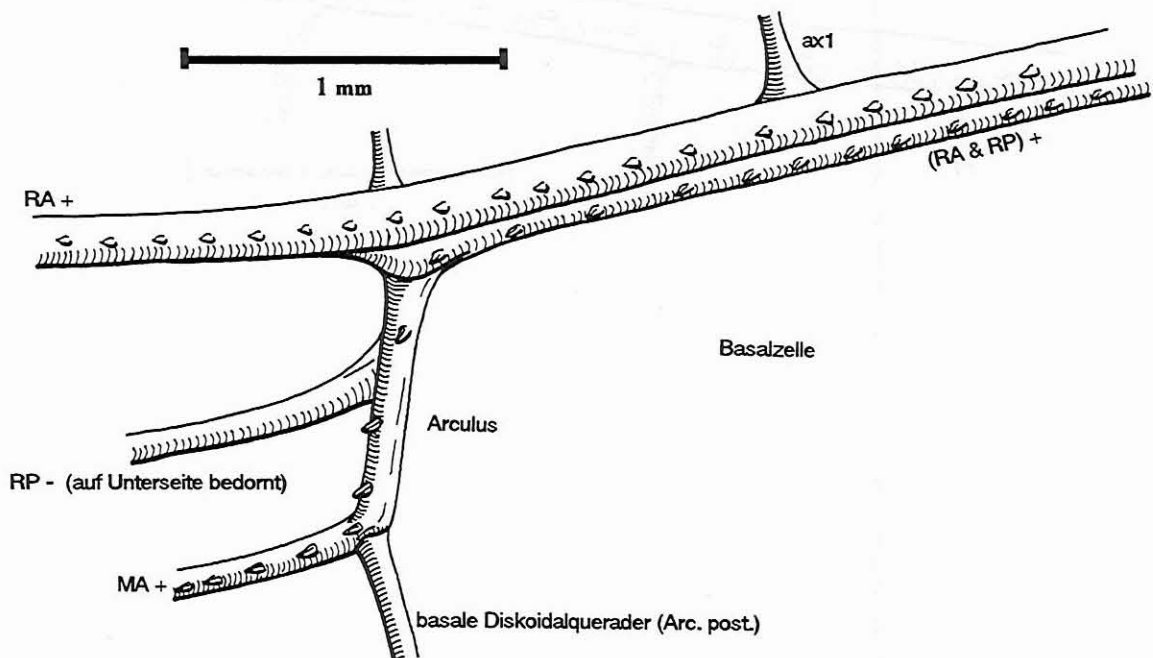




**Abb. 42.)** *Calopteryx xanthostoma* (Zygoptera, Calopterygidae): linker Hinterflügel (männl.), distales Ende der Diskoidalzelle, ventral, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 43.)** *Tachopteryx thoreyi* (Anisoptera, Petaluridae): linker Vorderflügel (weibl.), basale Flügelregion mit Arculus, dorsal, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 44.)** *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Vorderflügel (weibl.), basale Flügelregion mit Arculus, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

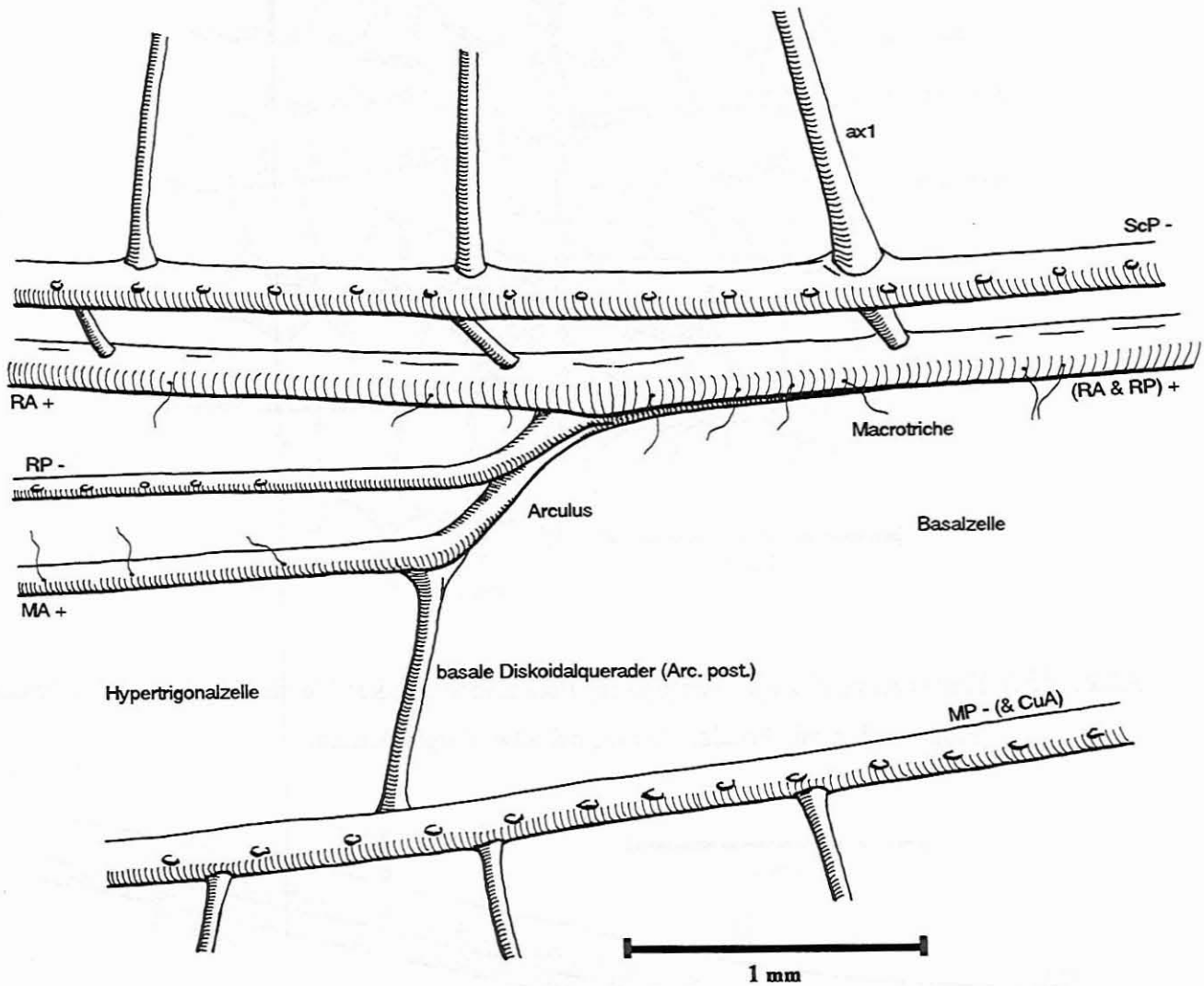


Abb. 45.) *Orthetrum cancellatum* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Hinterflügel (weibl.), basale Gabelung des RP, dorsal, bei 40× Vergrößerung.

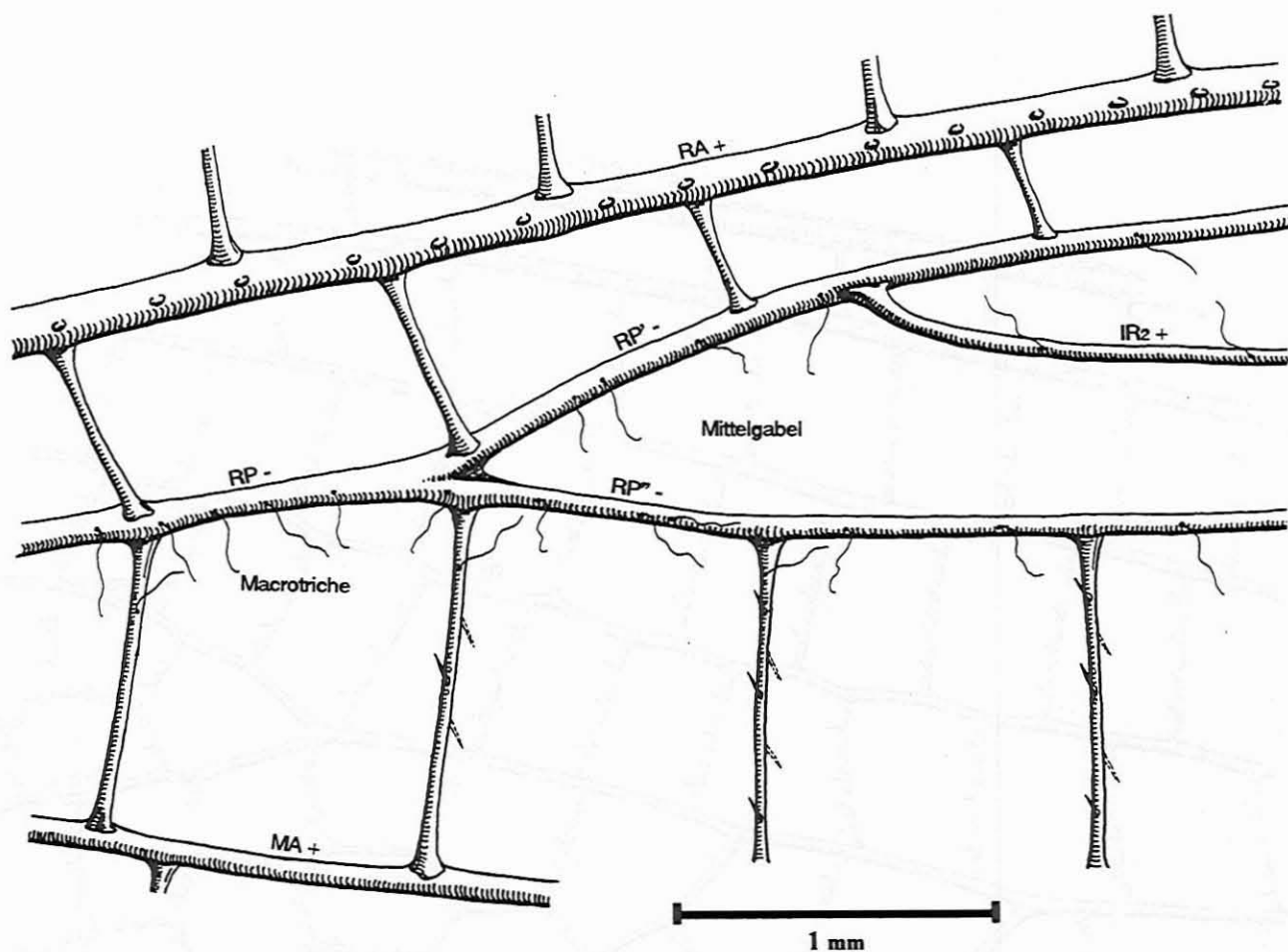
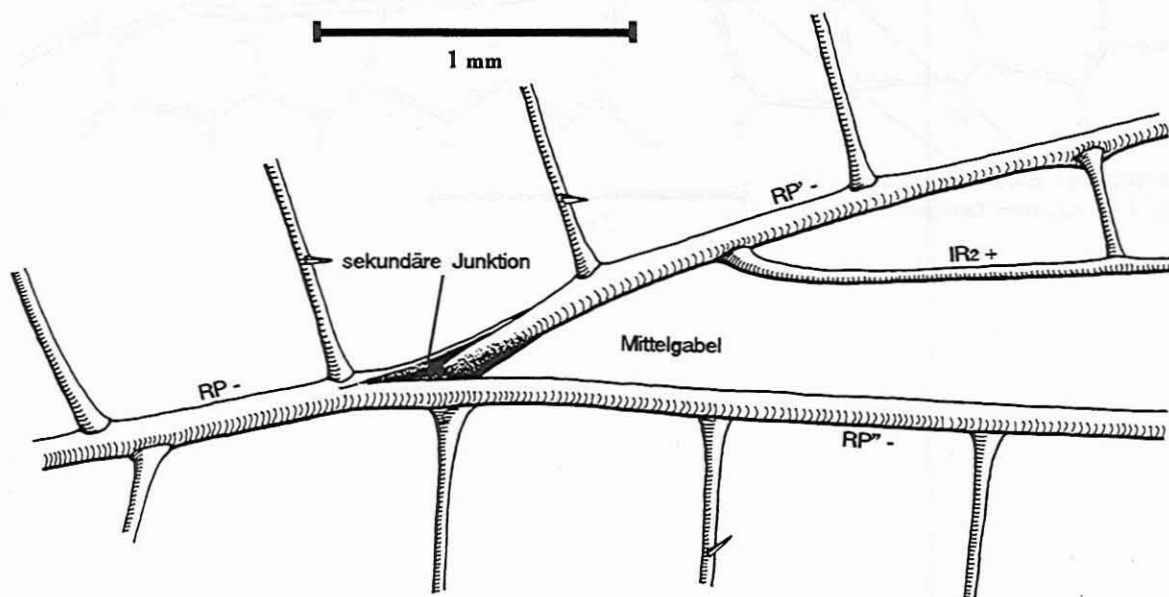
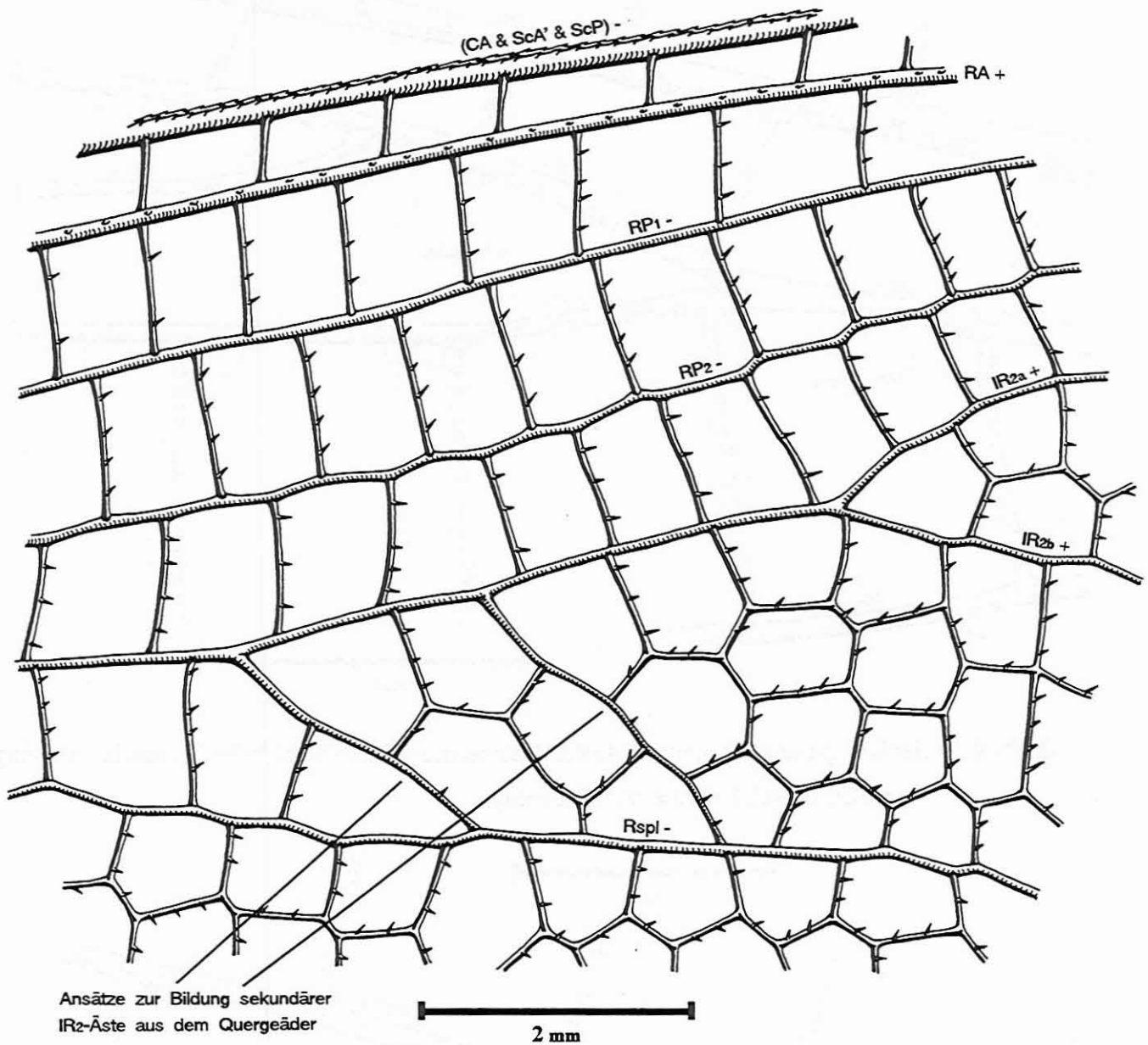


Abb. 46.) *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Hinterflügel (männl.), basale Gabelung des RP, dorsal, bei 40× Vergrößerung.





**Abb. 47.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Vorderflügel (männl.), distaler Flügelbereich mit sek. Gabelung des IR2, dorsal, bei 20 × Vergrößerung.



**Abb. 48.)** *Perilestes kahli* (Zygoptera, Perilestidae): linker Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion mit Nodus, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

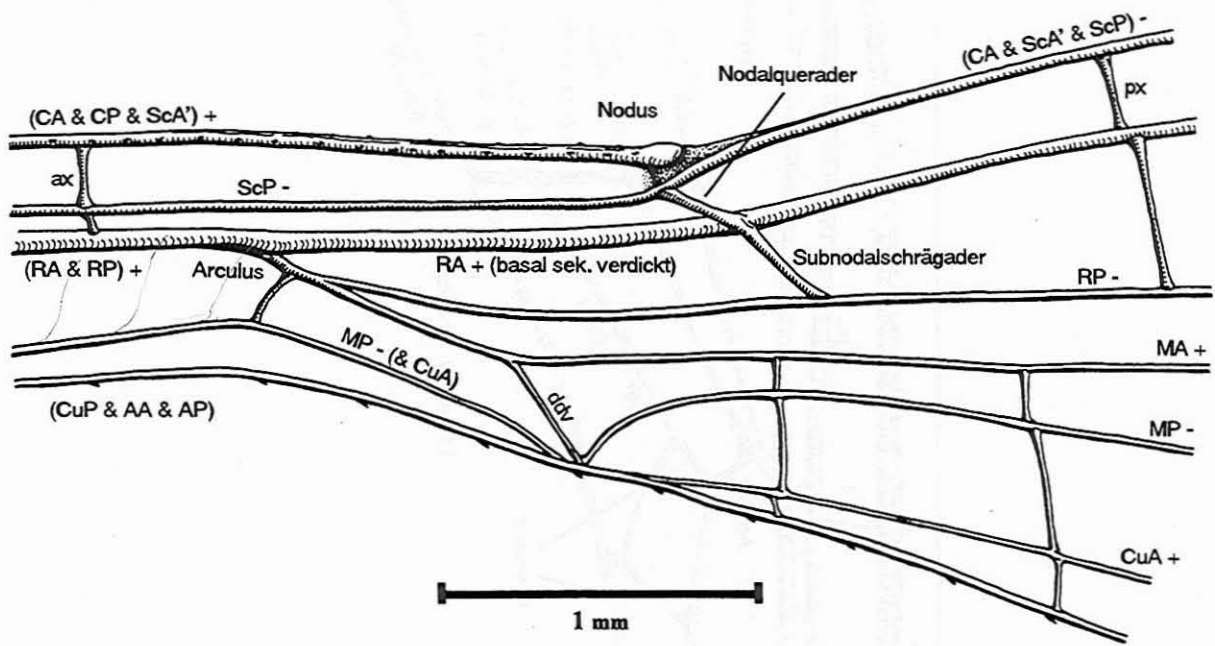


Abb. 49.) *Palaemnema clementina* (Zygoptera, Platystictidae): linker Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion mit Nodus, ventral, bei 20★ Vergrößerung.

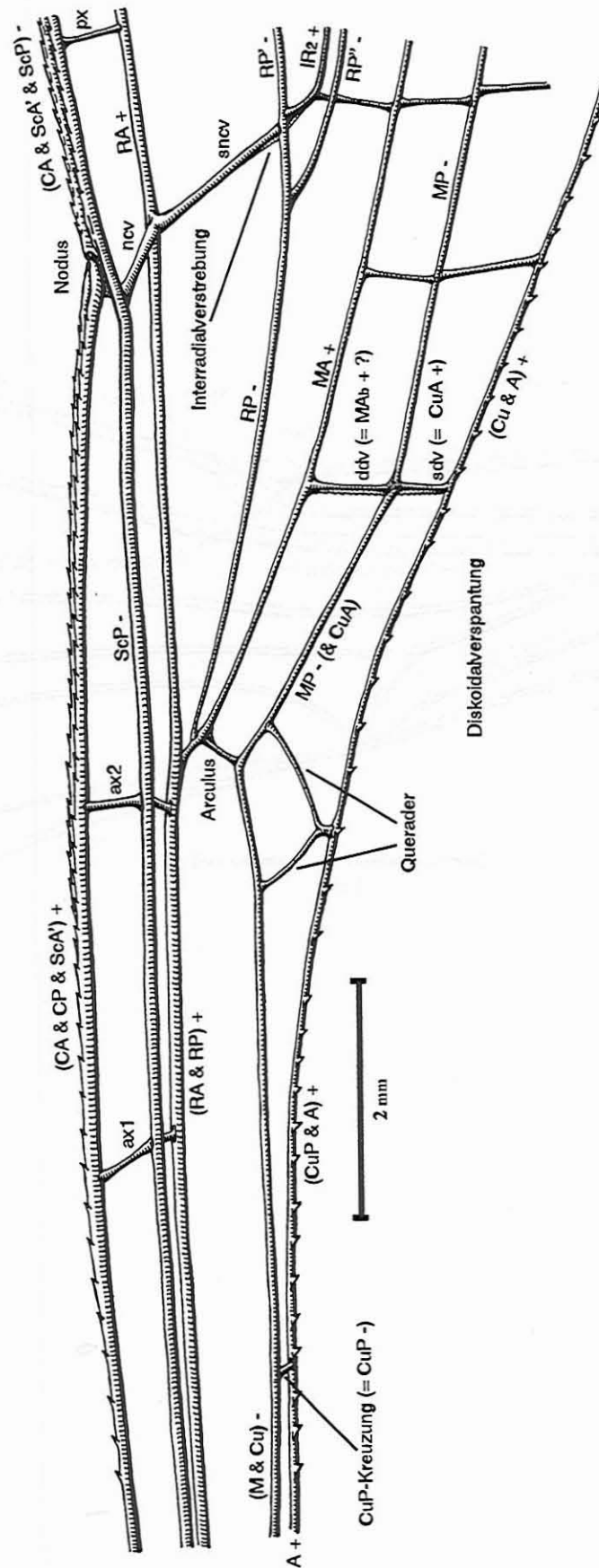




Abb. 50.) *Amphipteryx agrioides* (Zygoptera, Amphipterygidae): linker Hinterflügel (männl.), Nodus, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

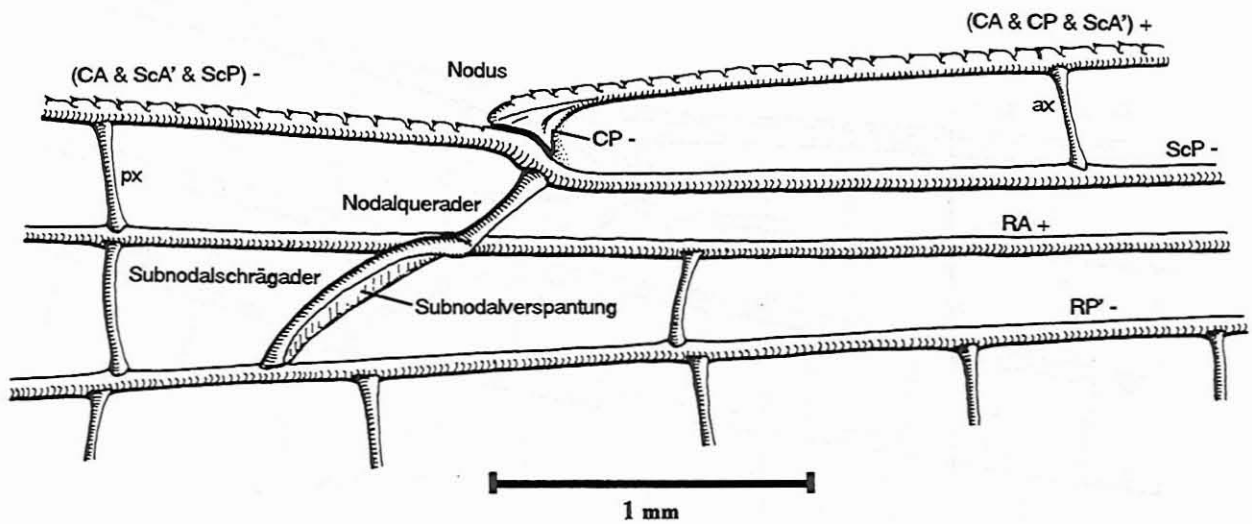
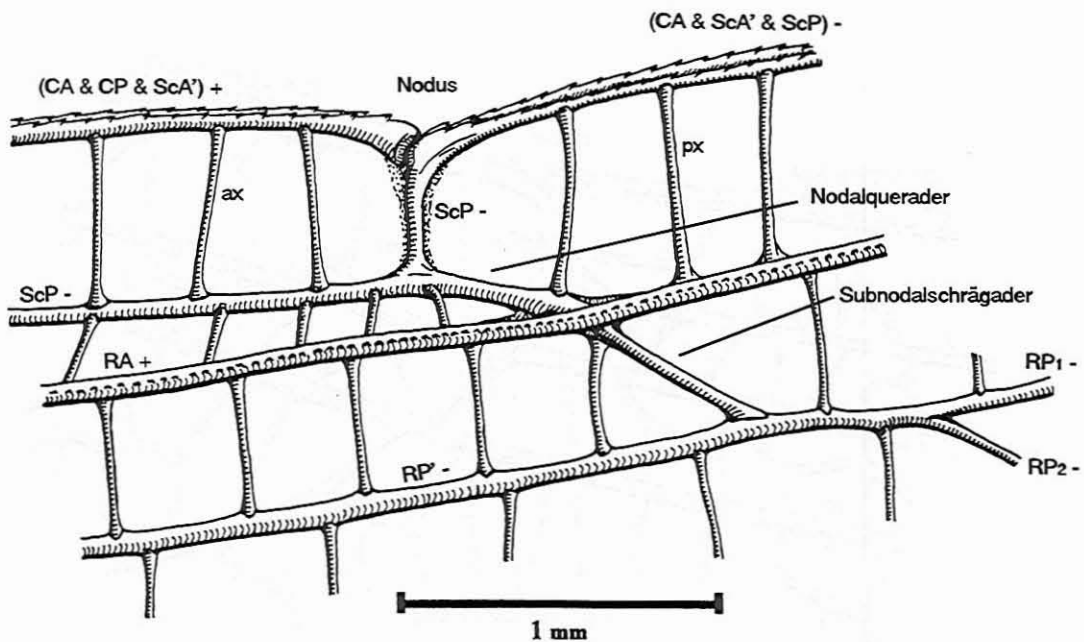
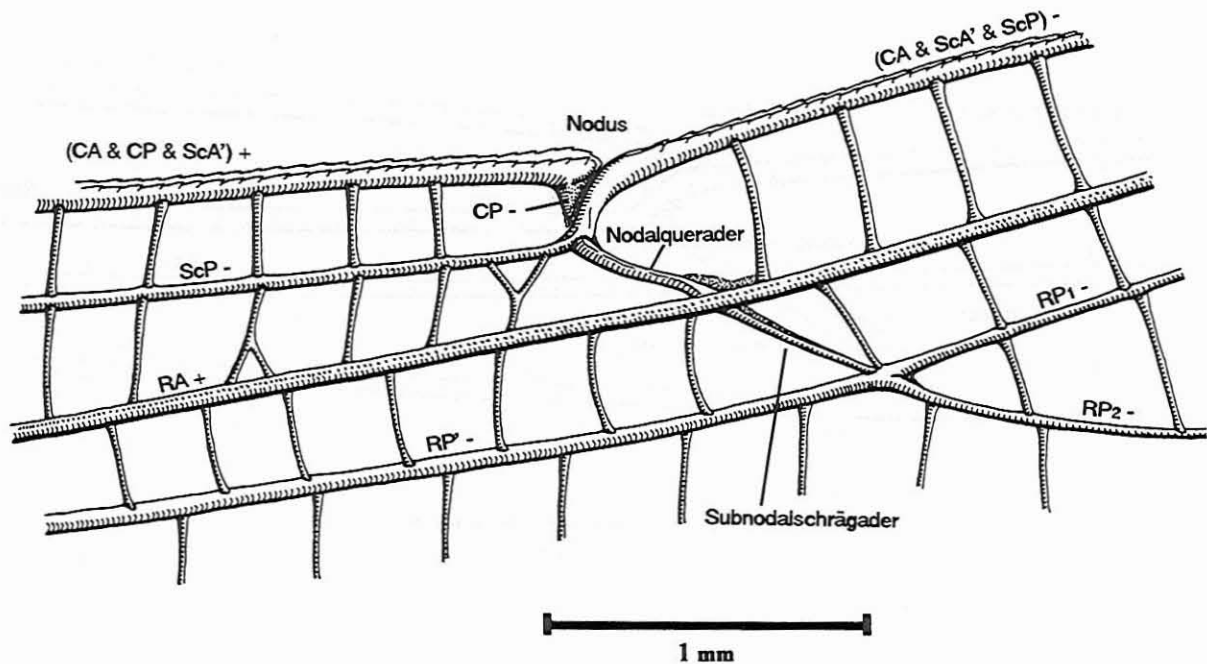


Abb. 51.) *Euthore plagiata* (Zygoptera, Polythoridae): rechter Vorderflügel (männl.), Nodus, dorsal, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 52.)** *Hetaerina caja dominula* (Zygoptera, Calopterygidae): rechter Vorderflügel (männl.),  
Nodus, dorsal, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 53.)** *Calopteryx xanthostoma* (Zygoptera, Calopterygidae): linker Hinterflügel (männl.),  
Nodus, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

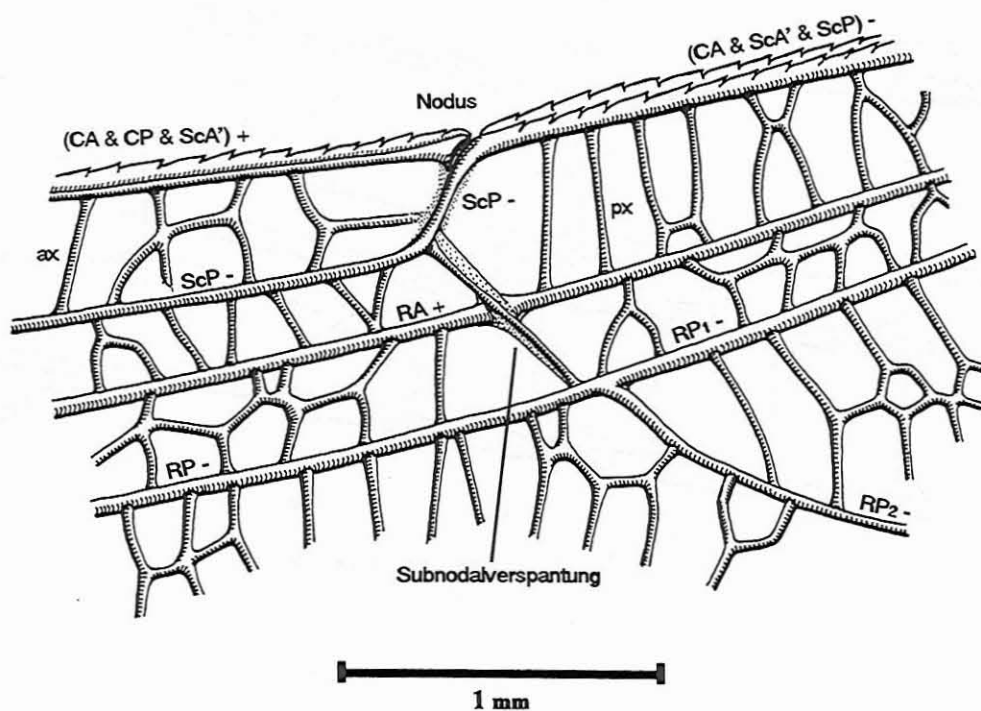


Abb. 54.) *Phenes raptor* (Anisoptera, Petaluridae): linker Hinterflügel (männl.), Nodus, ventral,  
bei 40★ Vergrößerung

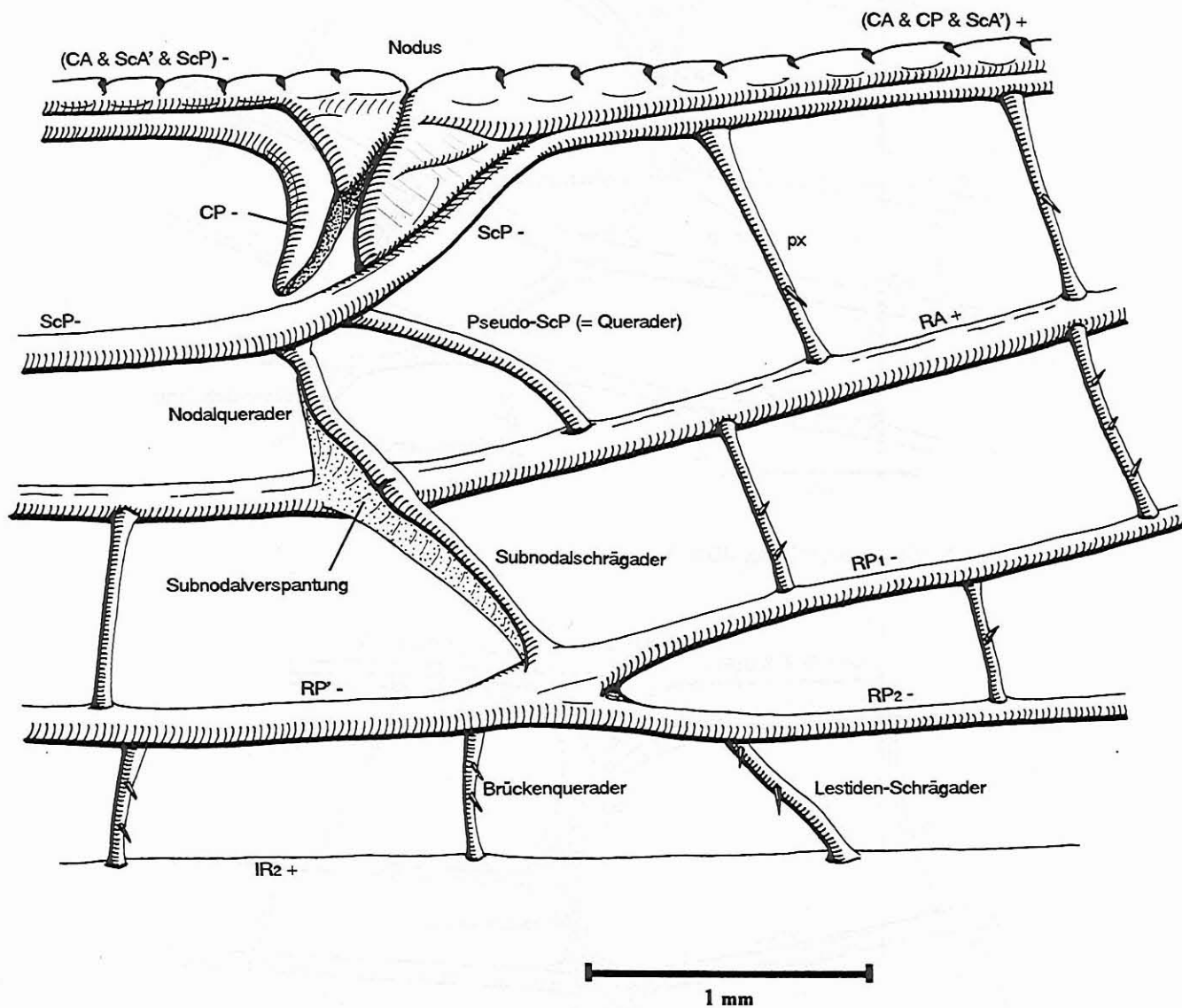
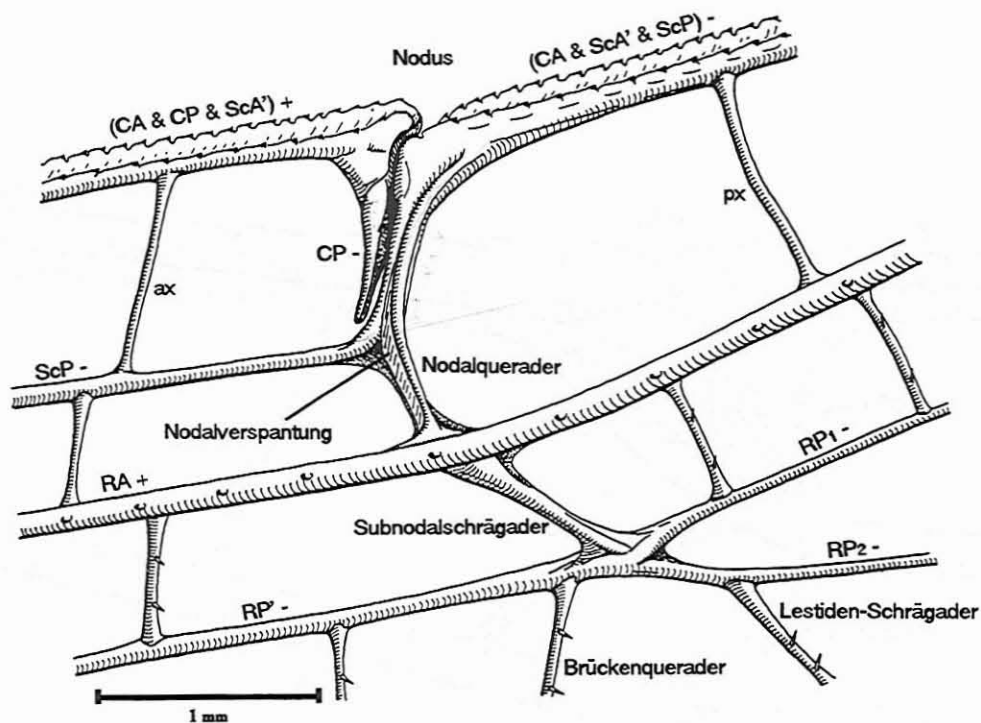


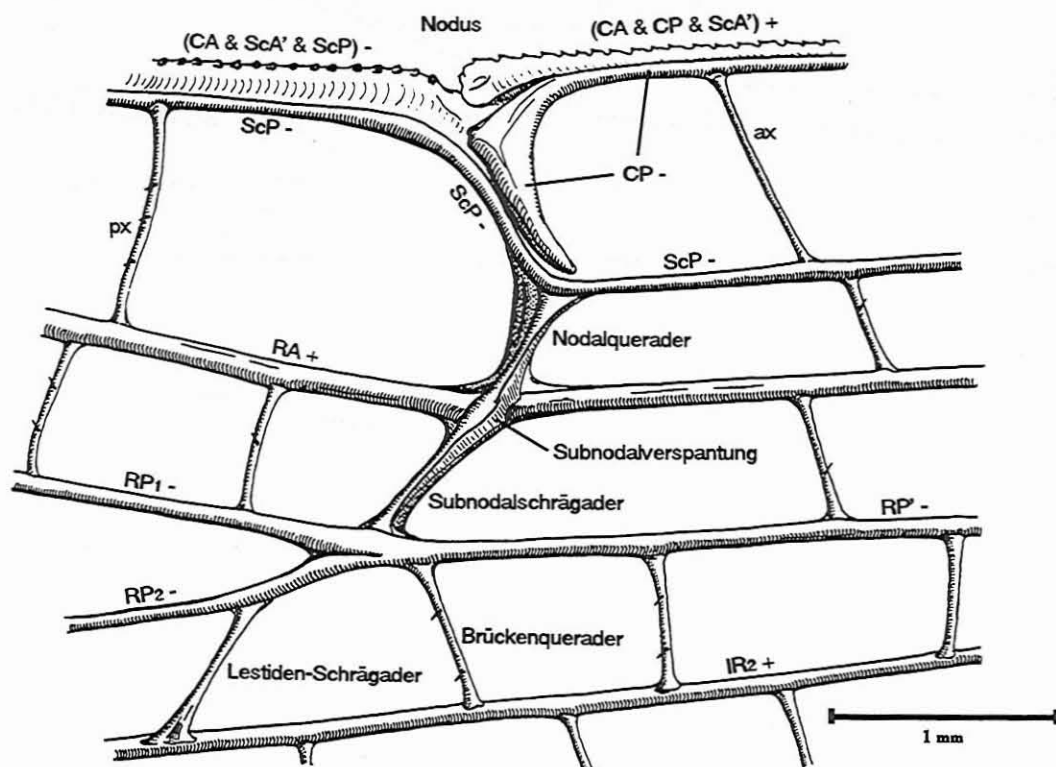


Abb. 55.) *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): rechter Vorderflügel (männl.)

a) Nodus, dorsal, bei 40★ Vergrößerung.



b) Nodus, ventral, bei 40★ Vergrößerung.



**Abb. 56.)** *Hagenius brevistylus* (Anisoptera, Gomphidae): rechter Vorderflügel (weibl.), Nodus, ventral, bei 40★ Vergrößerung

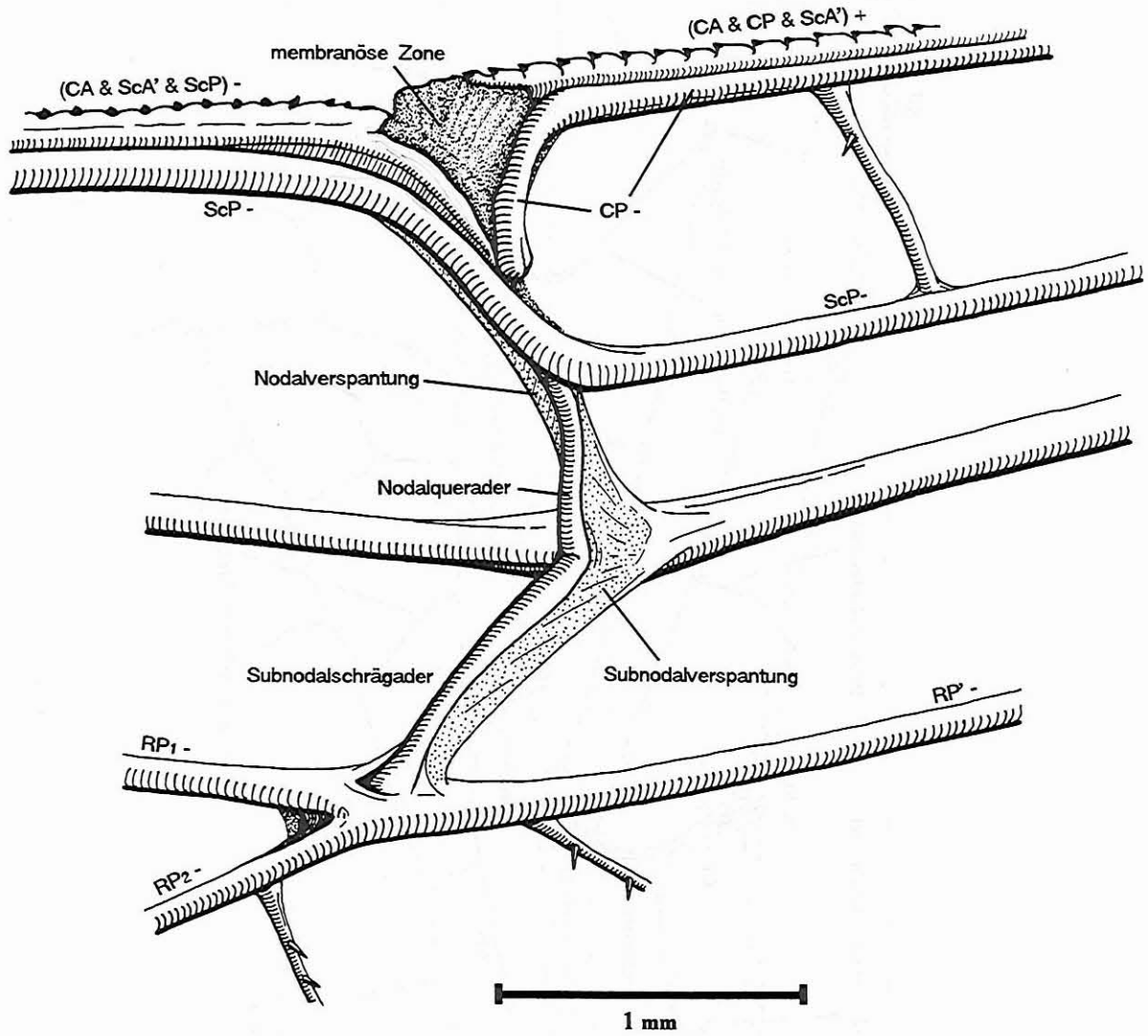
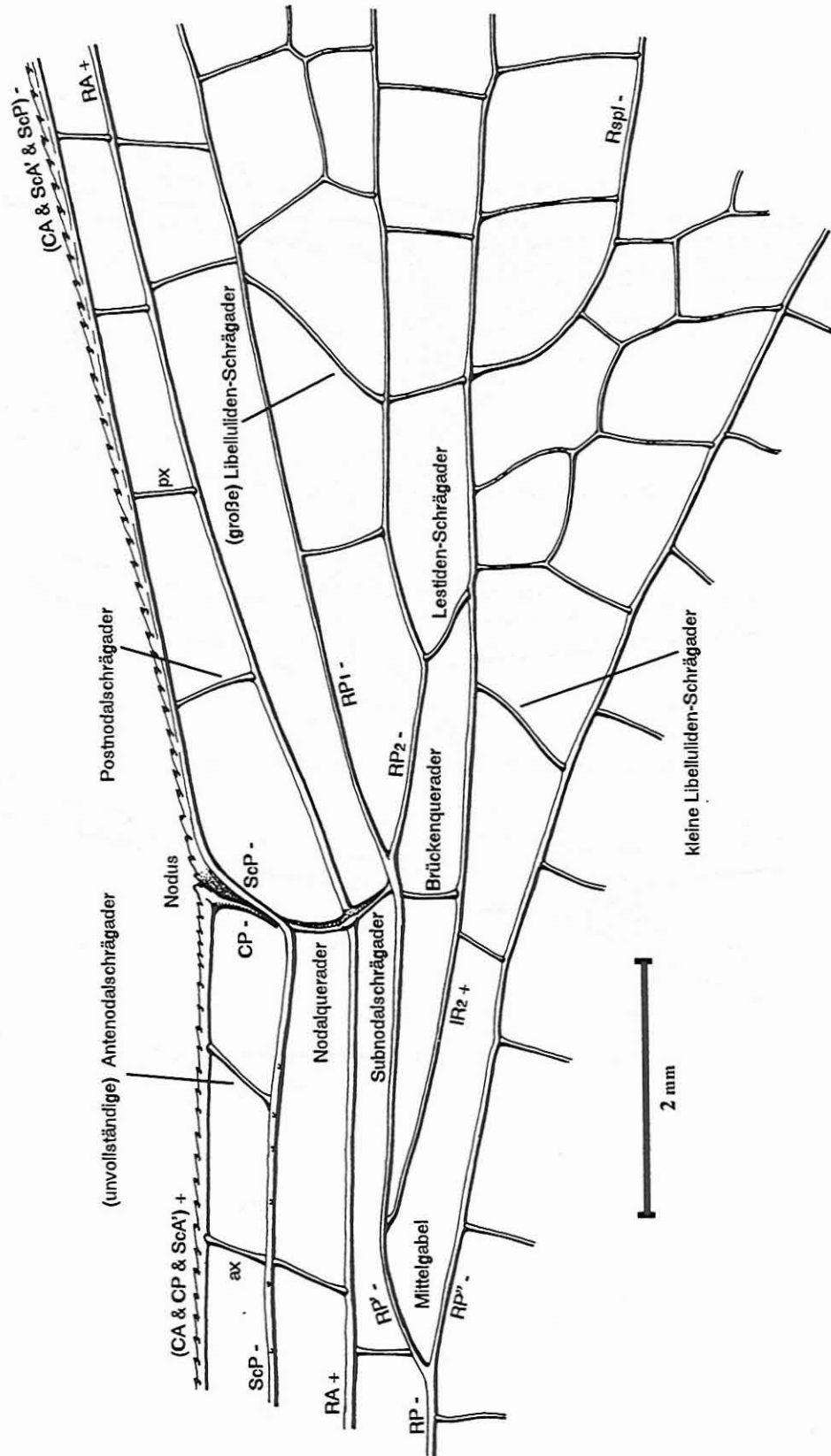


Abb. 57.) *Sympetrum fonscolombii* (Libellulidae): rechter Vorderflügel (weibl.), medianer Flügelbereich mit Nodus, ventral, bei 20★ Vergrößerung.





**Abb. 58.)** *Archilestes grandis* (Zygoptera, Lestidae): linker Hinterflügel (weibl.), medianer Flügelbereich mit Nodus, ventral, bei 20★ Vergrößerung.

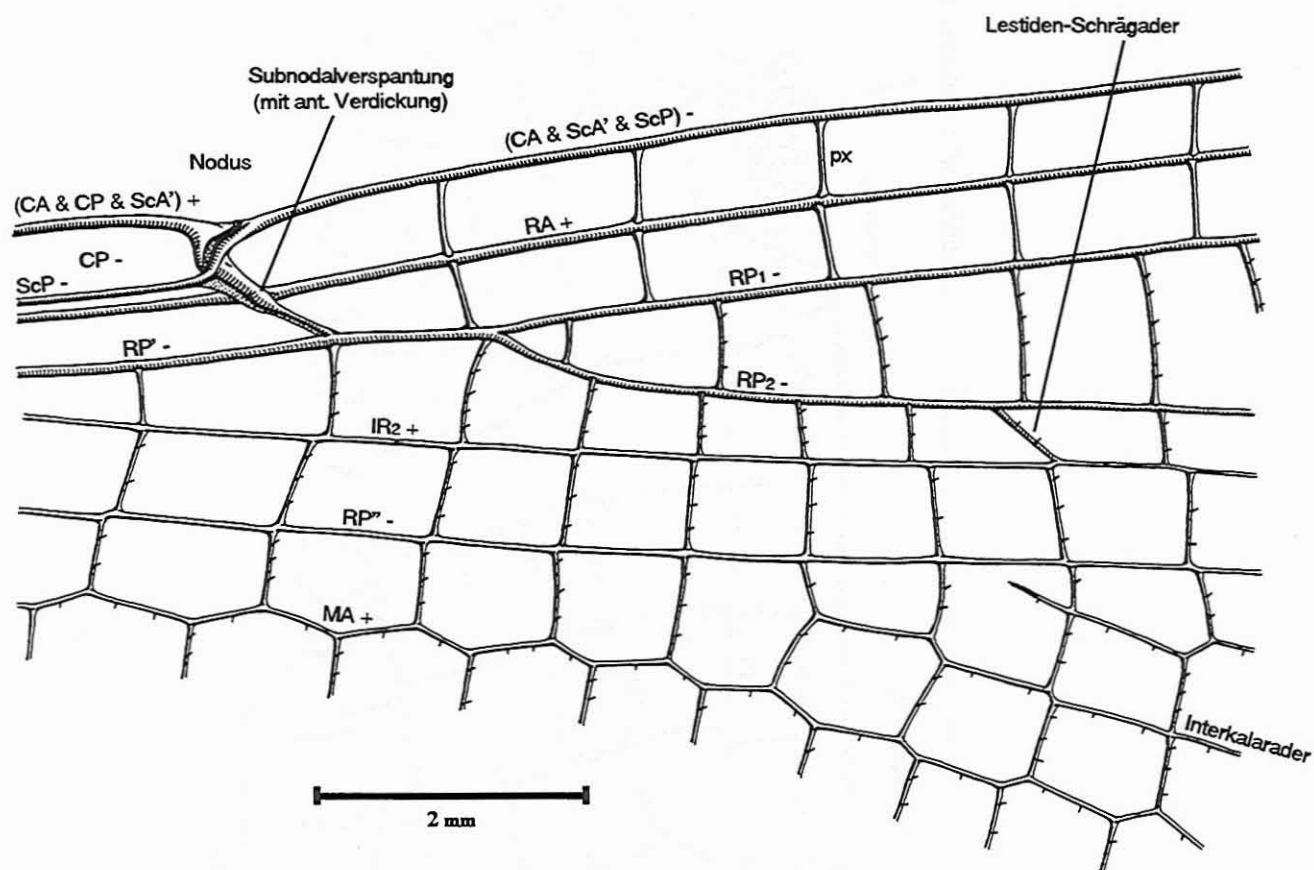


Abb. 59.) *Perilestes kahli* (Zygoptera, Perilestidae): linker Vorderflügel (männl.), distale Flügelhälfte, ventral, bei 20★ Vergrößerung.

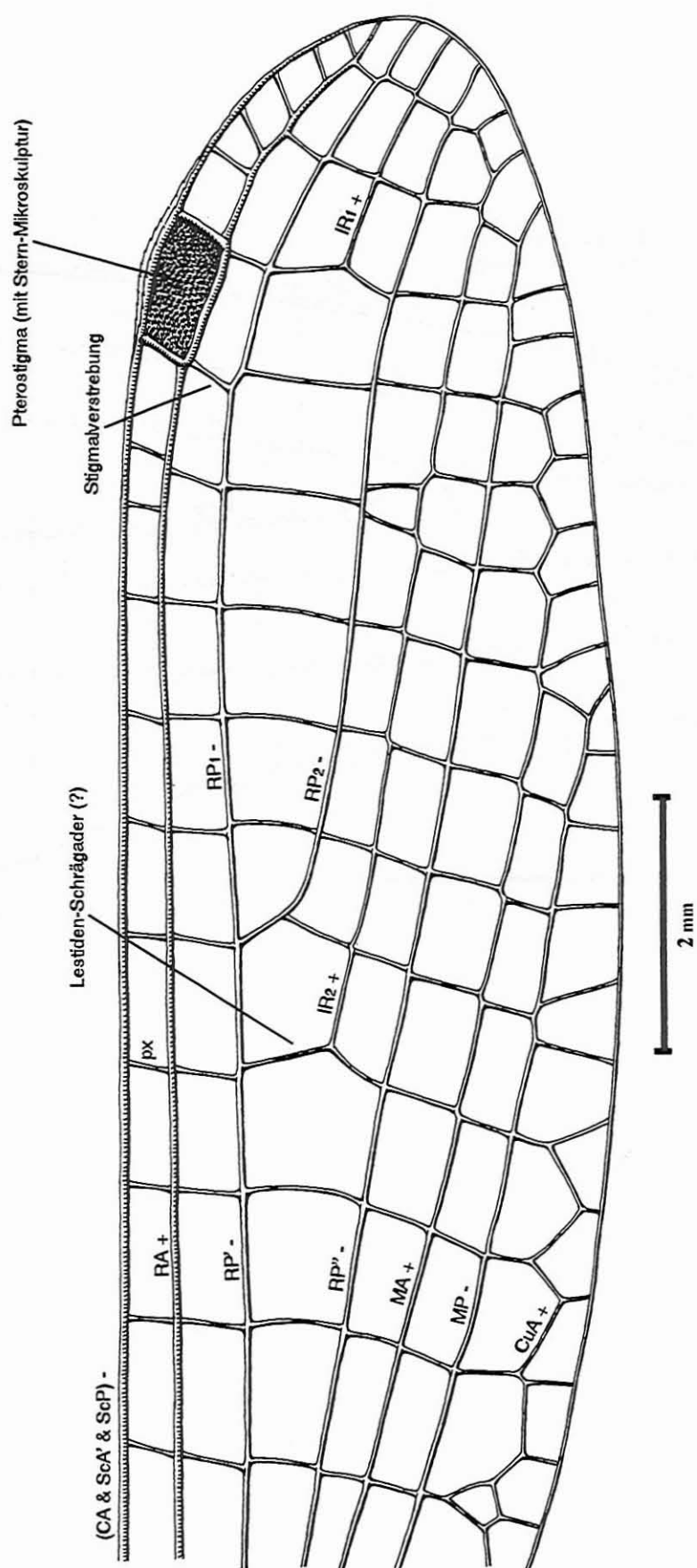


Abb. 60.) *Amphipteryx agrioides* (Zygoptera, Amphipterygidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

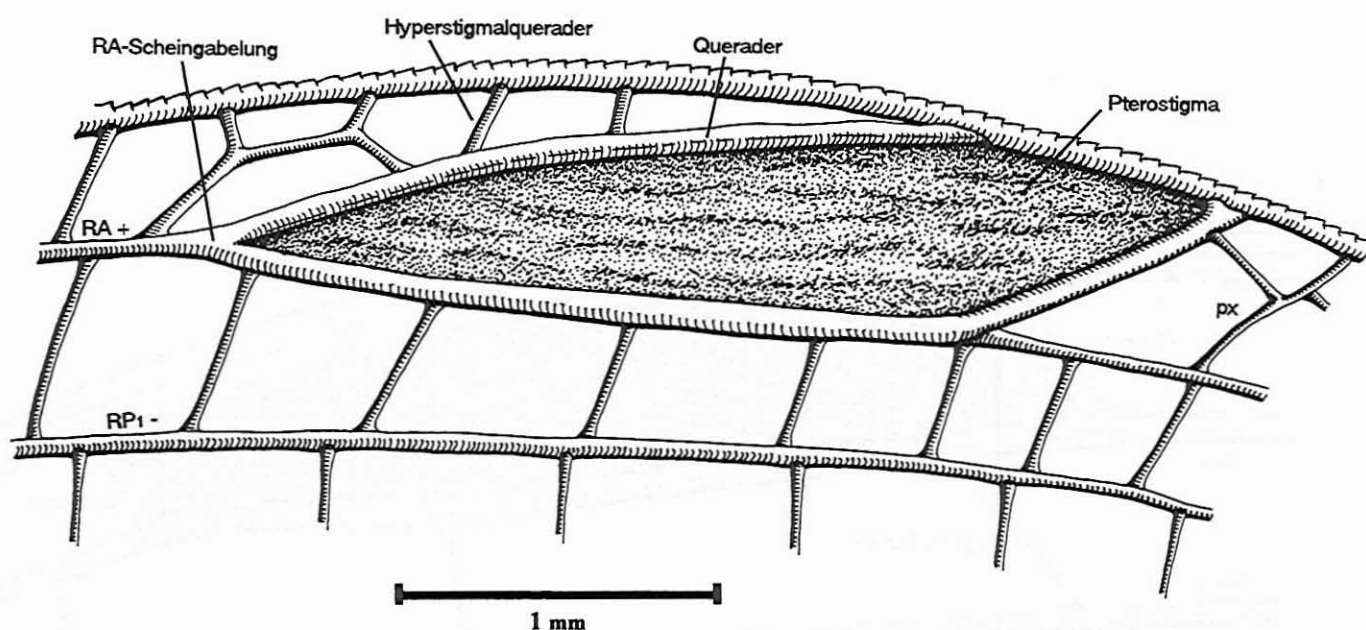


Abb. 61.) *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.

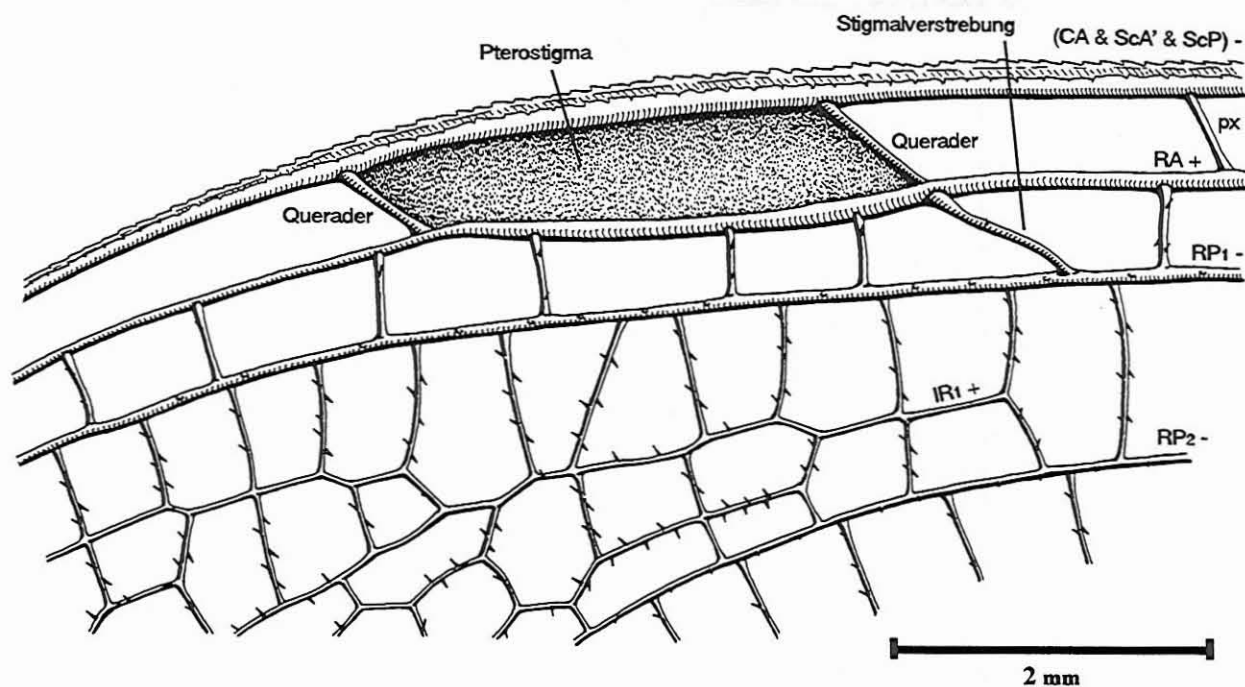
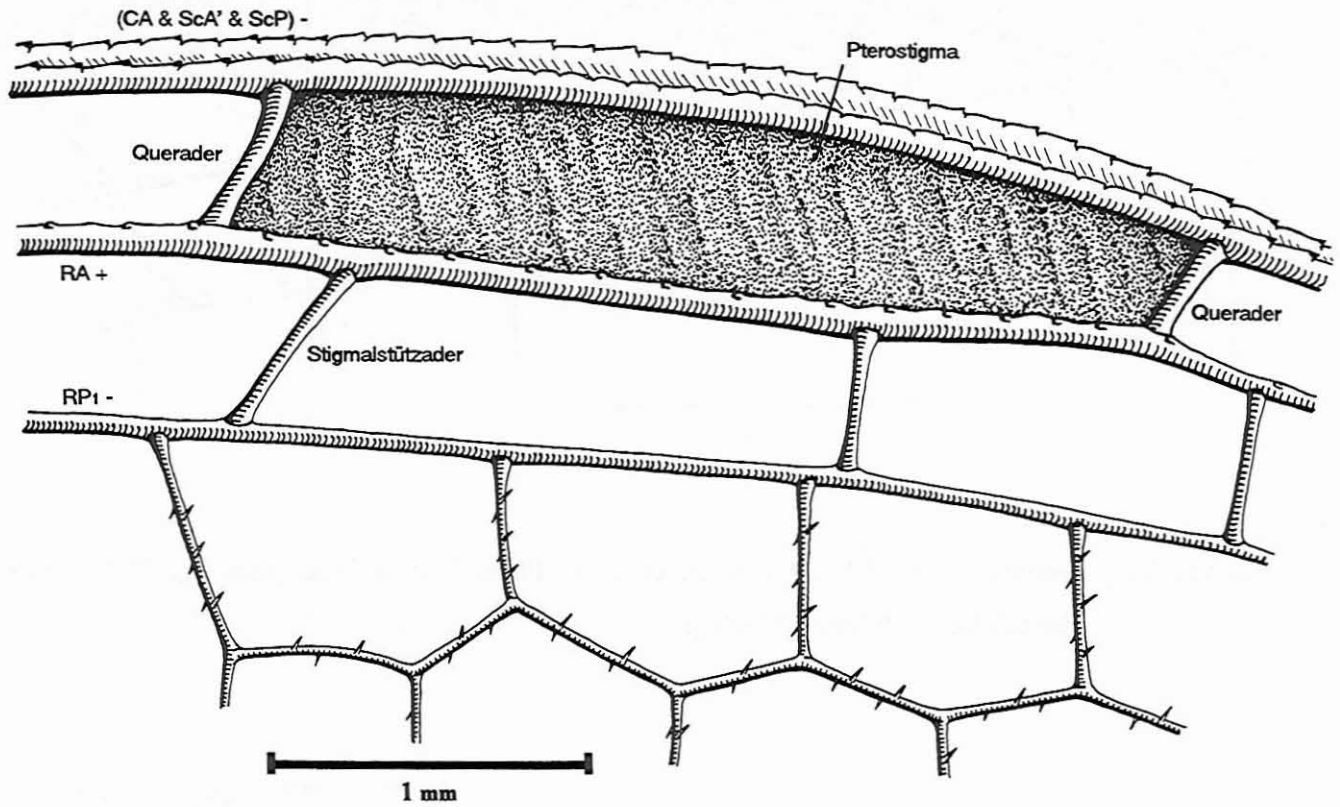
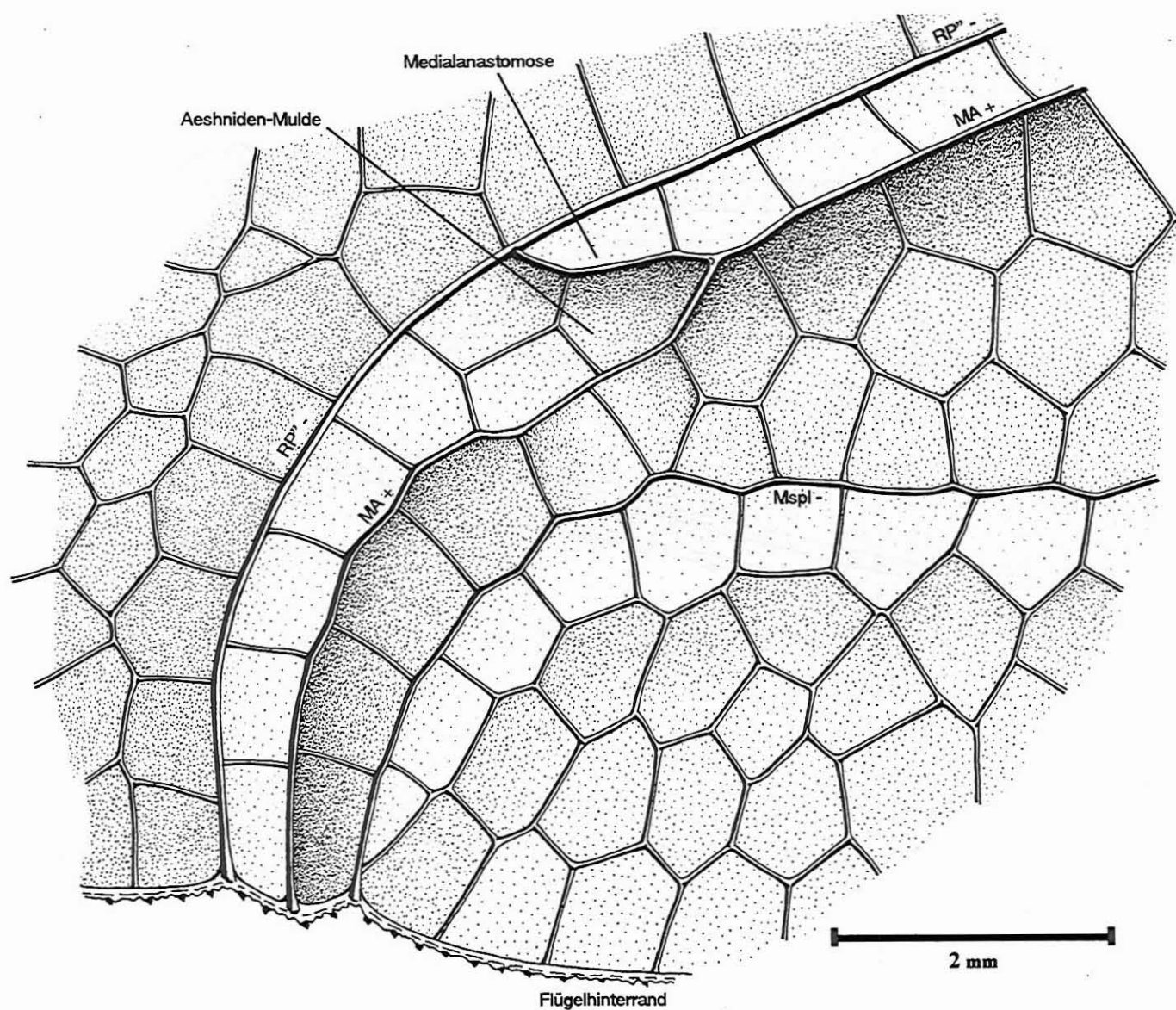




Abb. 62.) *Orthetrum cancellatum* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Hinterflügel (weibl.), Pterostigma, dorsal, bei 40 × Vergrößerung.



**Abb. 63.)** *Anax imperator* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Vorderflügel (männl.), Medial-Anastomose, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.



**Abb. 64.)** *Heliocharis amazona* (Zygoptera, Dictyriidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion, ventral, bei 40★ Vergrößerung.

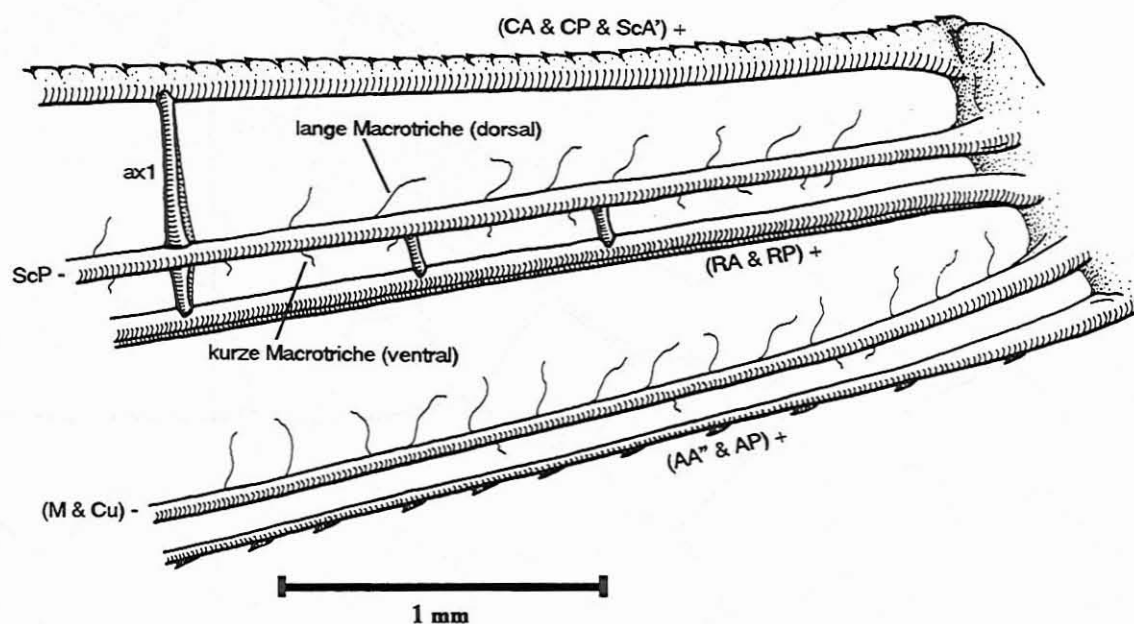
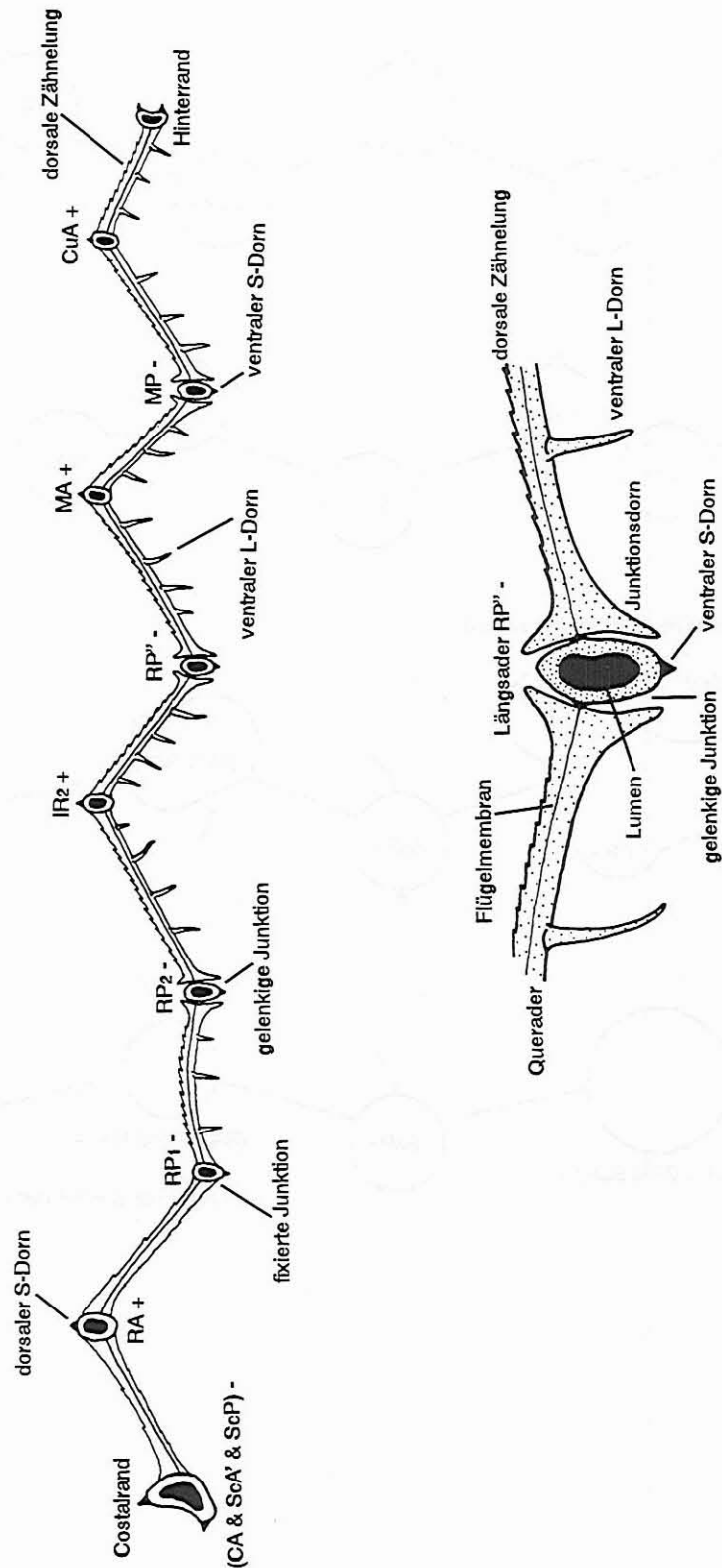


Abb. 65.) *Oxystigma williamsoni* (Zygoptera, "Megapodagrionidae"): rechter Vorderflügel (männl.), Querschnitt der distalen Flügelregion, bei 40★ Vergrößerung; mit Detail-Querschnitt des distalen RP"-, bei 120★ Vergrößerung..





**Abb. 66.) a) Schematisches Szenario der Evolution des Costalrandes der Pterygota:**

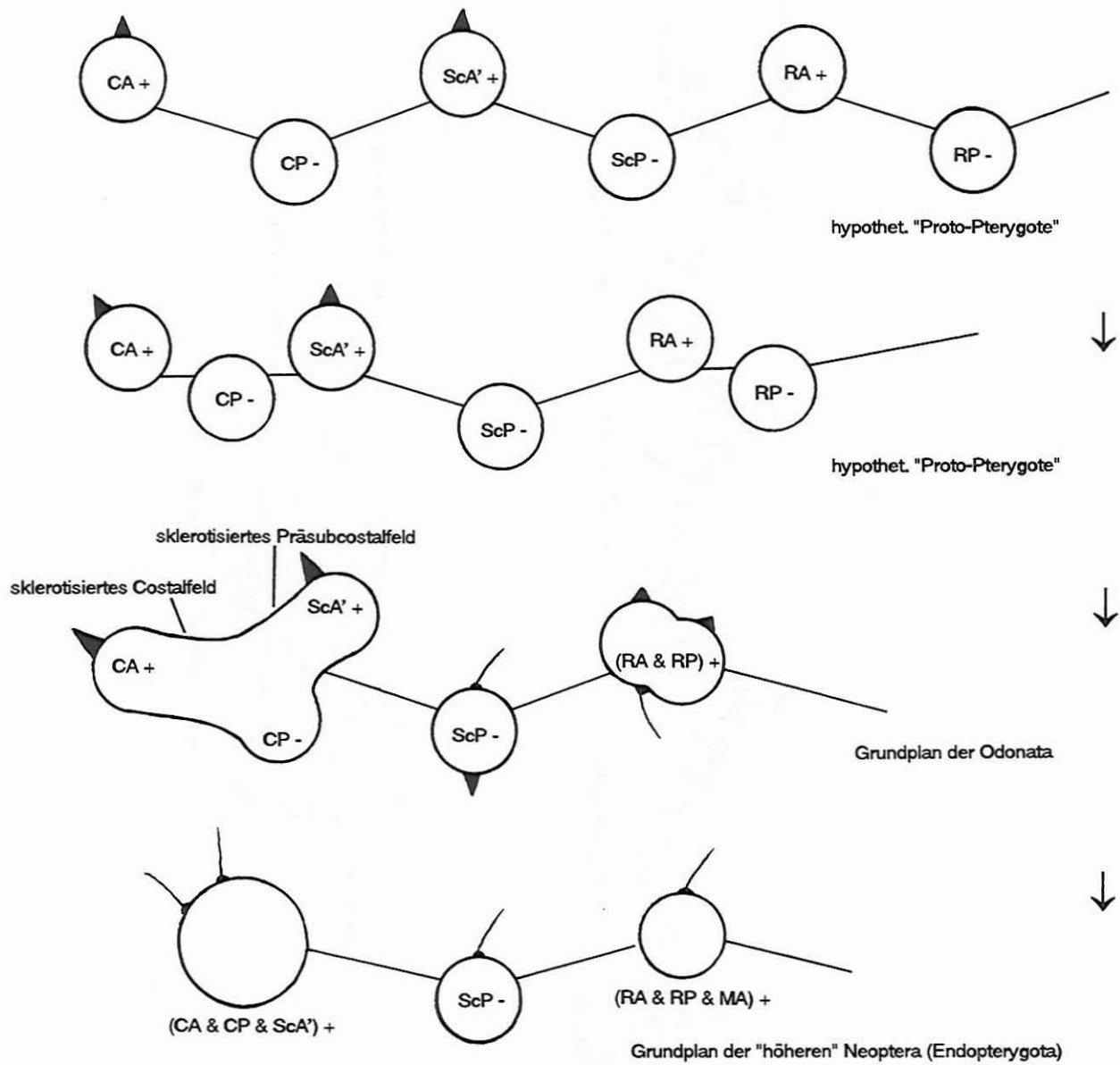


Abb. 66.) b) Schematisches Szenario der Evolution des Arculus der Odonatoptera:

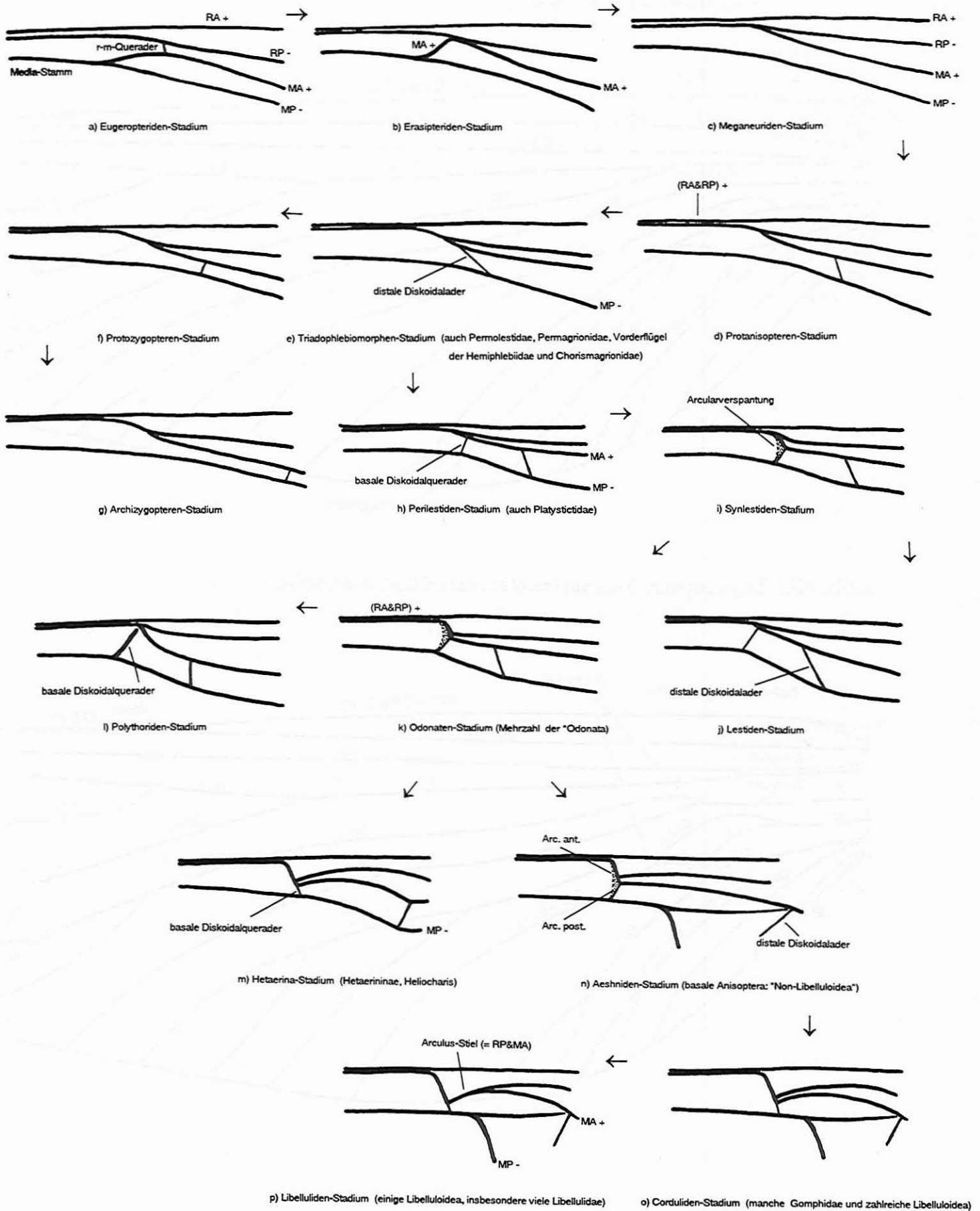


Abb. 67.) *Bojophlebia prokopi* † (Ephemeroptera ?, Bojophlebiidae †): rechter Vorderflügel  
(schematisch wie Abb.68.-71.).

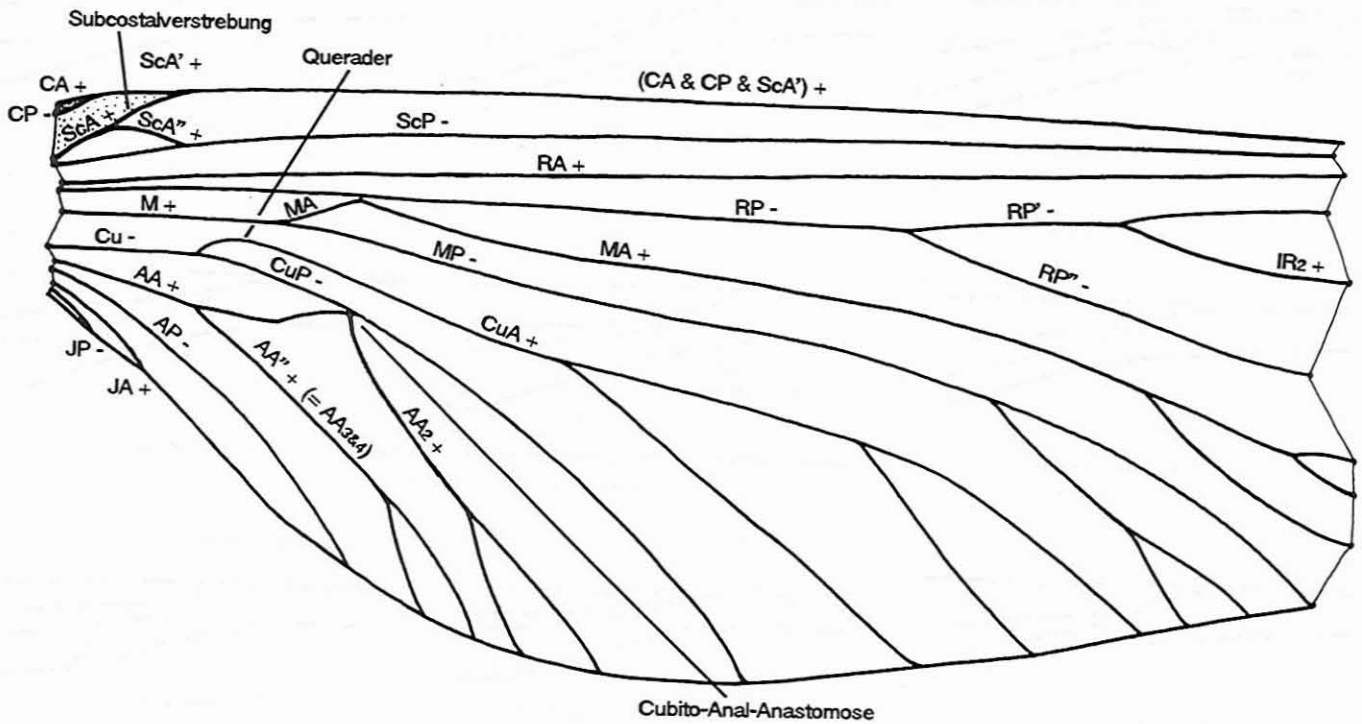


Abb. 68.) Eupropterum-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

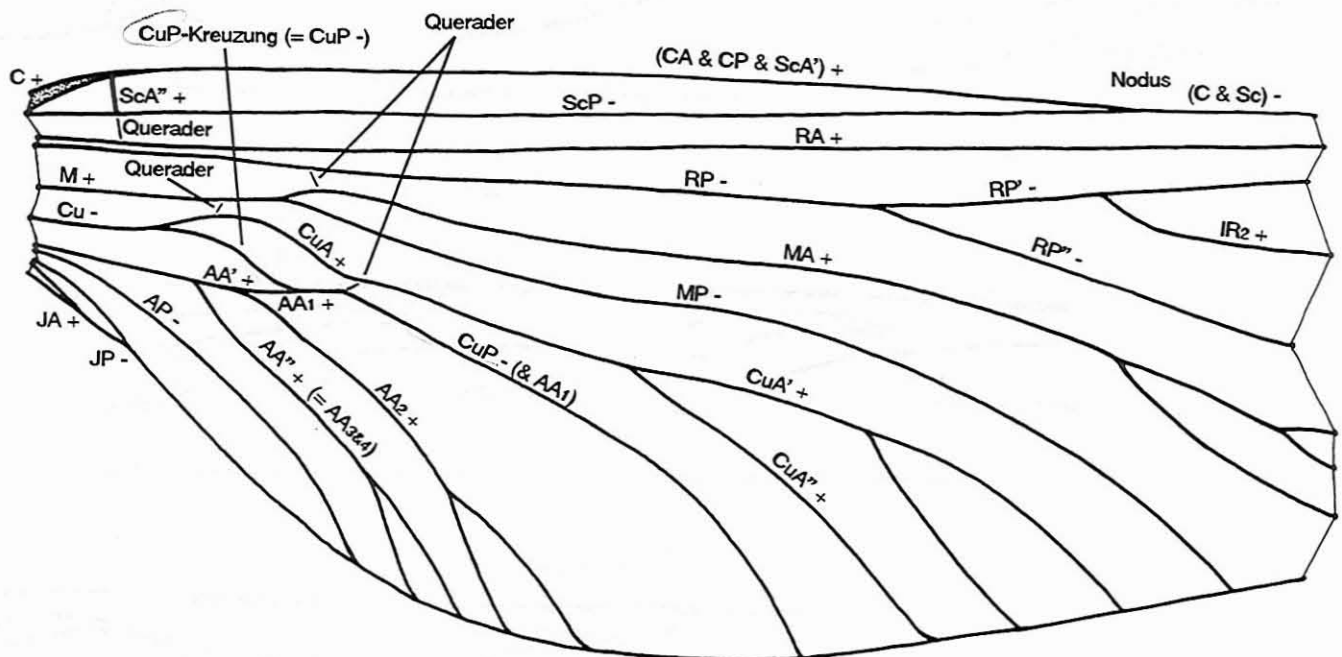


Abb. 69.) Geropteron-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

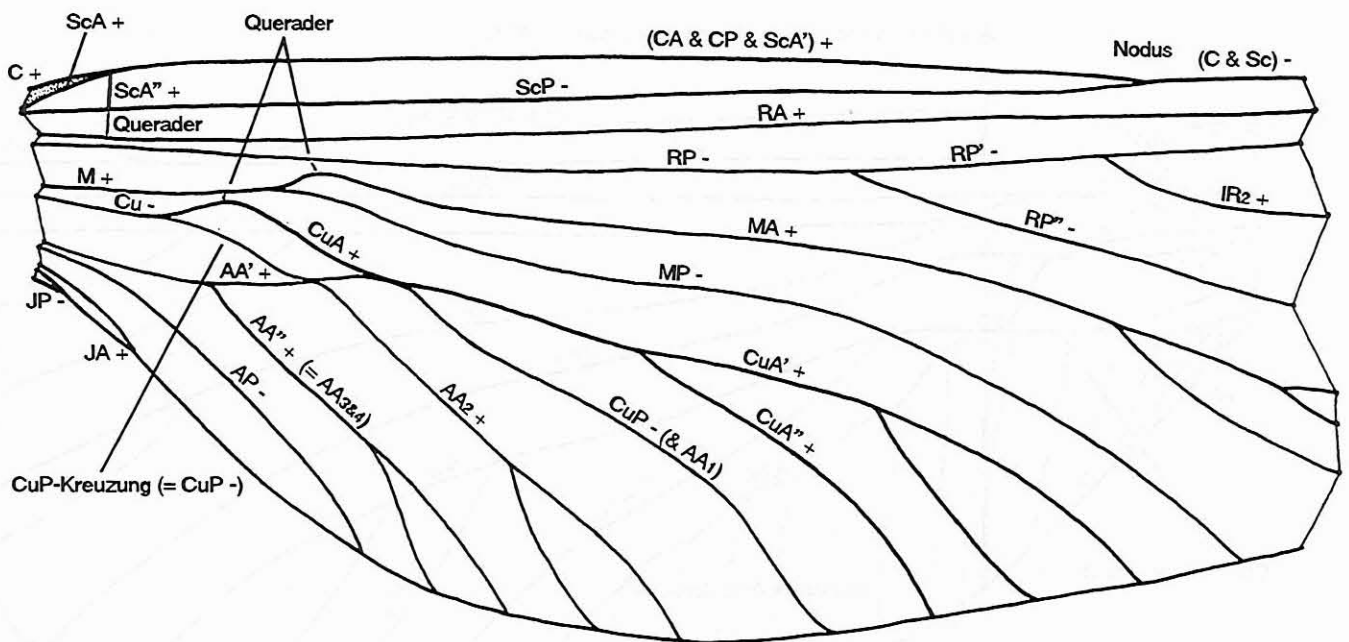
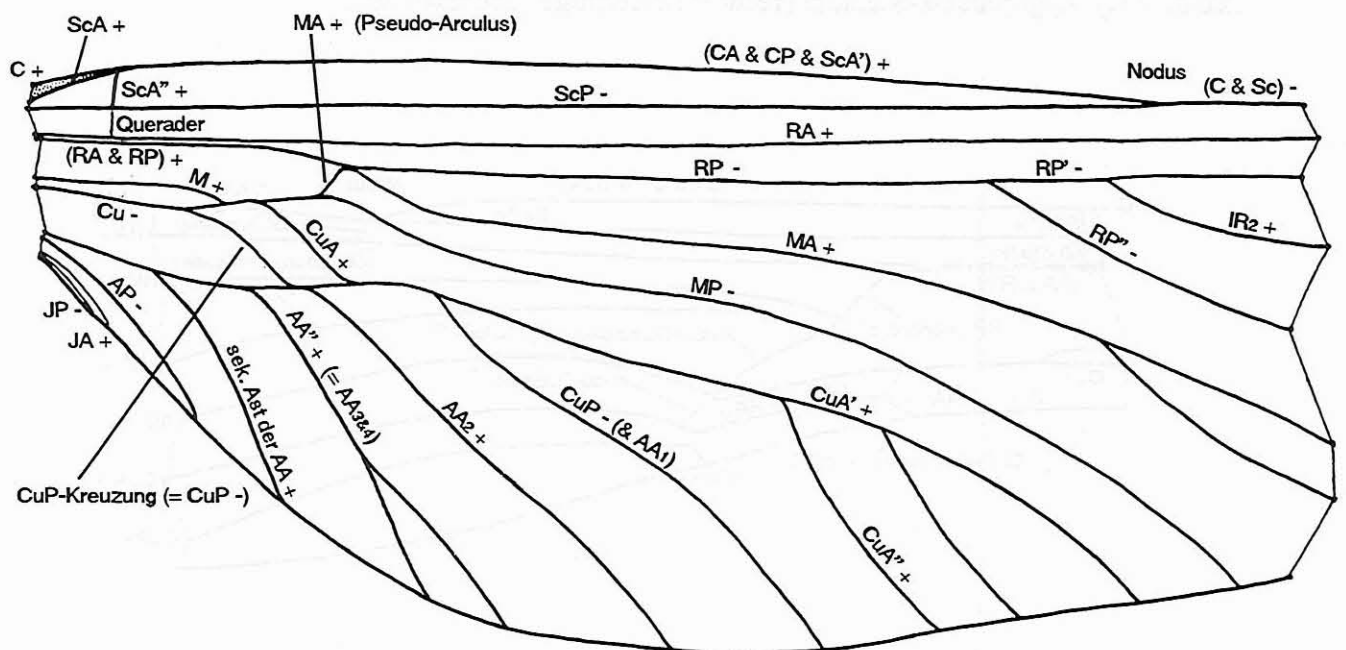
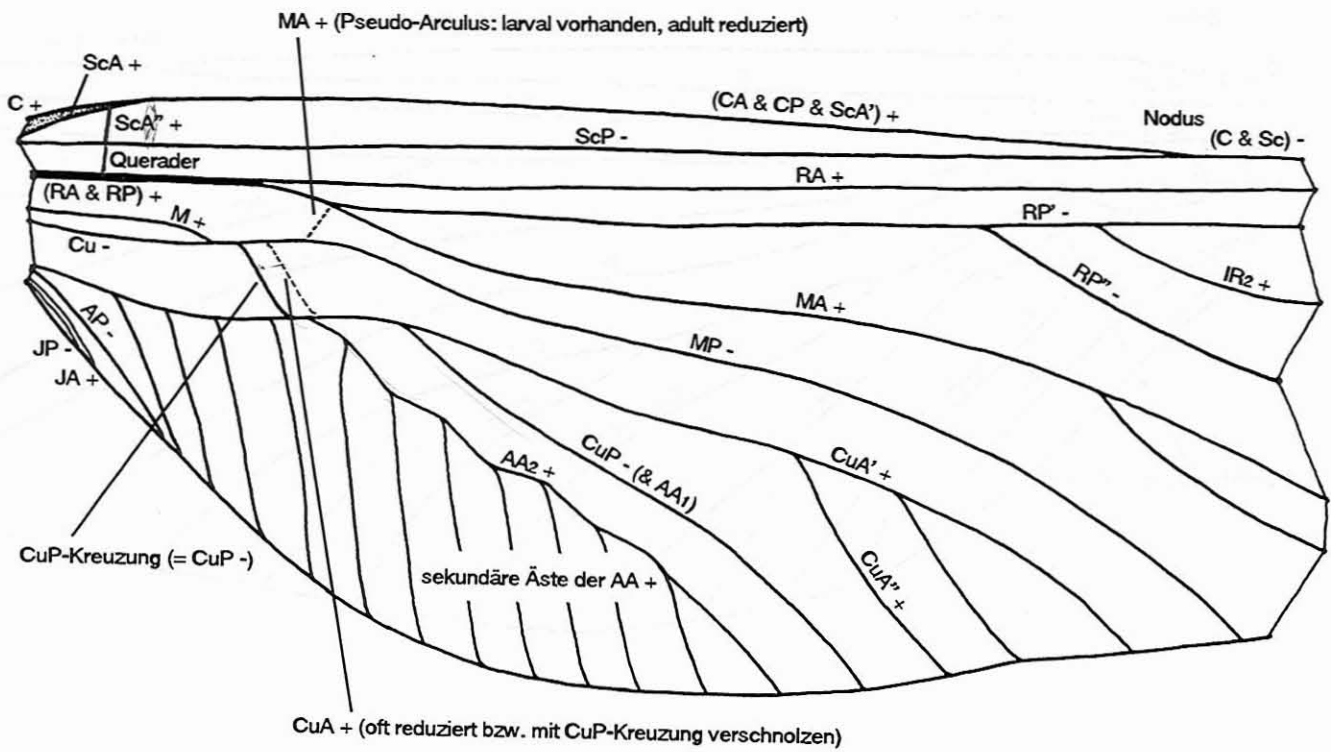


Abb. 70.) Erasipteron-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

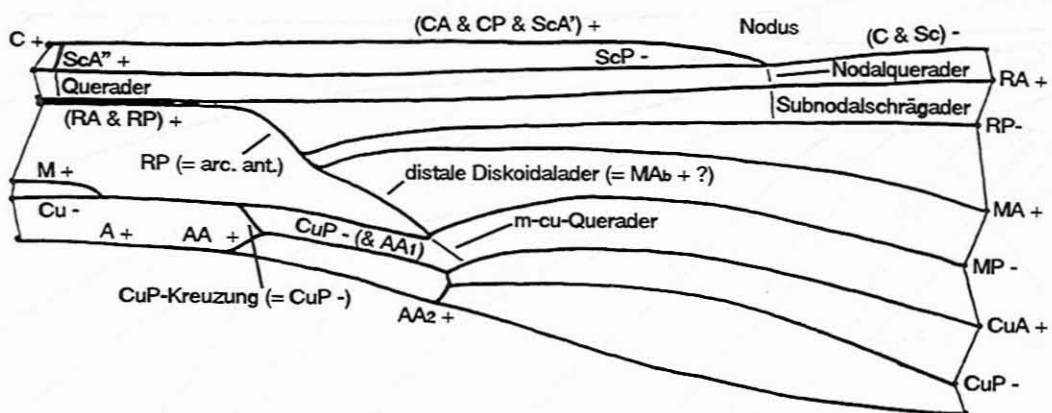




**Abb. 71.)** Meganeura-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):



**Abb. 72.)** Zygophlebia-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):



**Abb. 74.) Triadophlebia-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):**

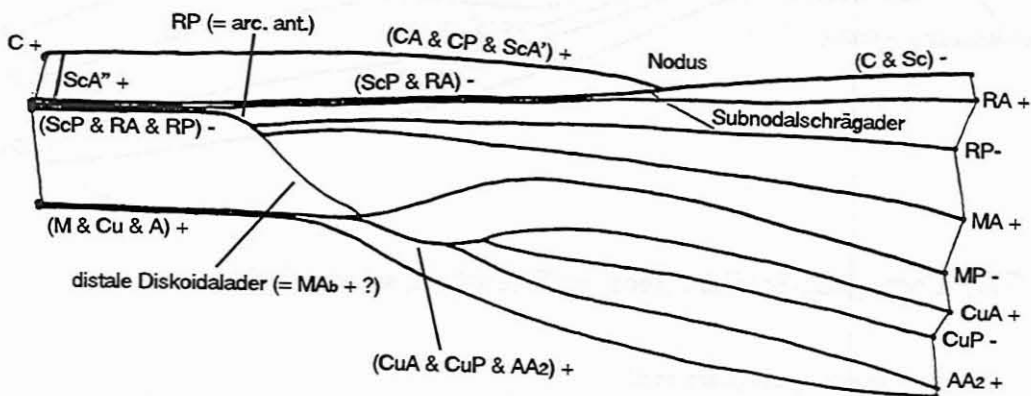


Abb. 75.) Kennedya-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

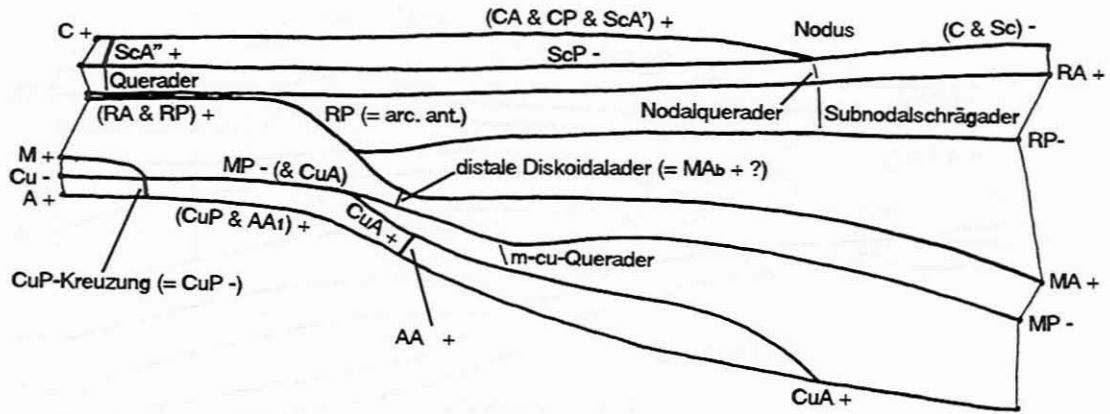


Abb. 76.) Permagnion-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

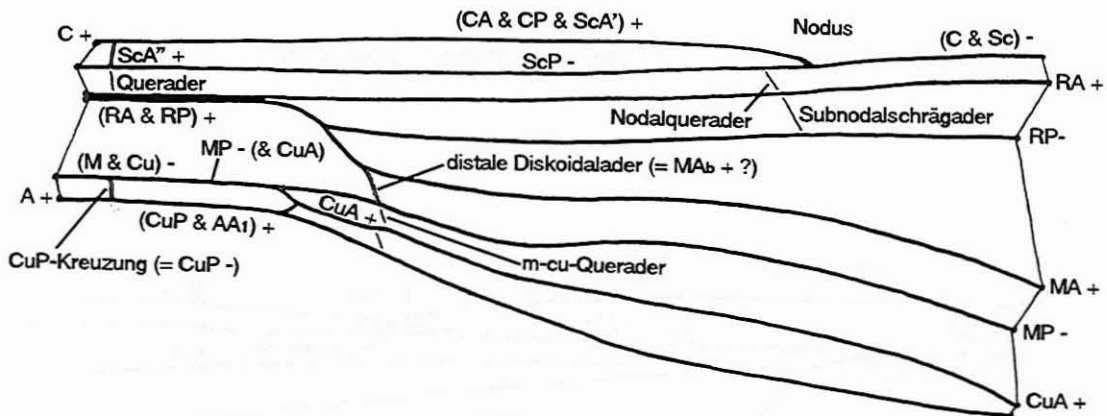
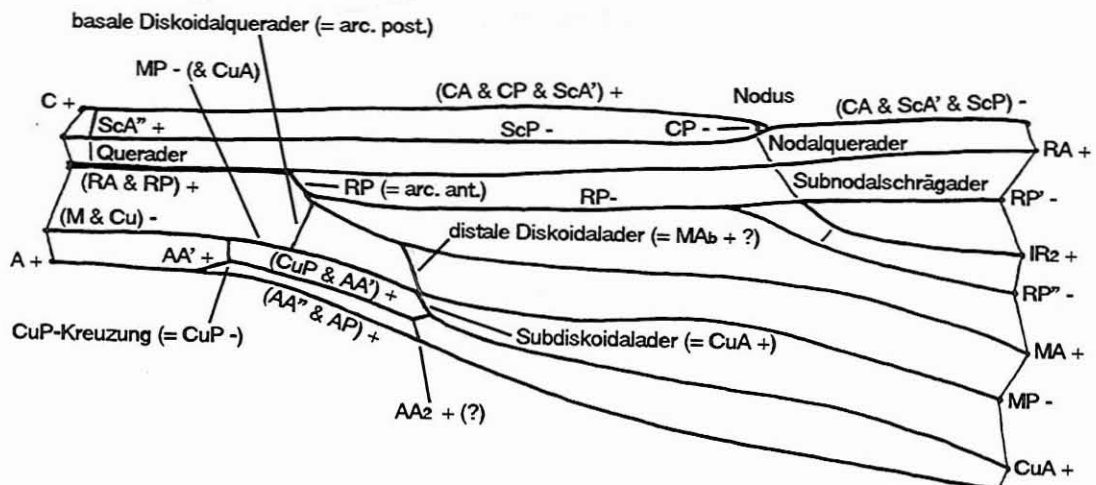
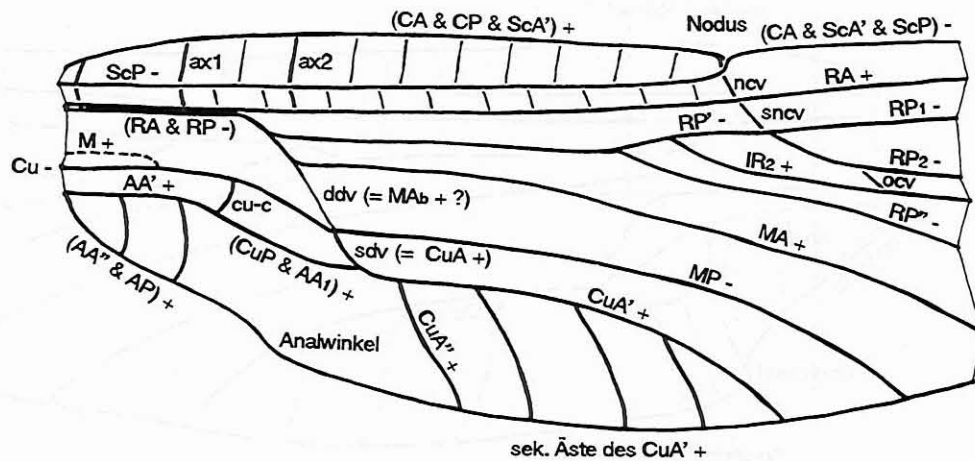


Abb. 77.) Coenagrion-Stadium (rechter Hinterflügel, schematisch):

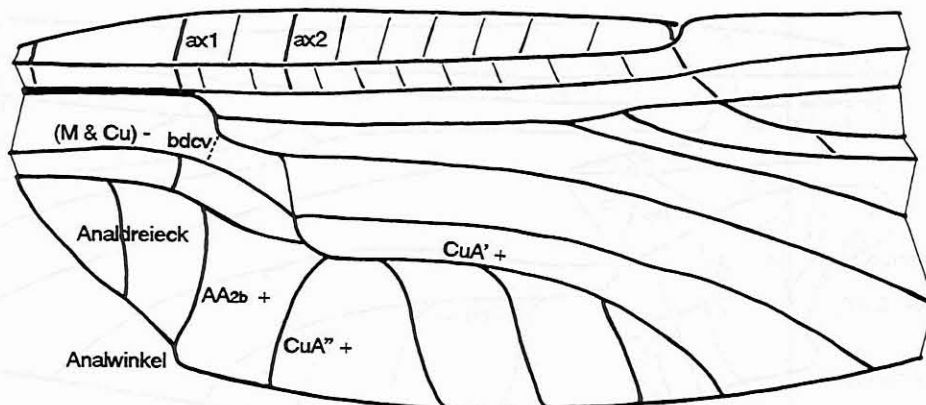


**Abb. 78.)** Szenario der Evolution des Flügelgeäders der Anisoptera (rechter Hinterflügel, basale Flügelhälfte, schematisch).

**a) Tarsophlebia-Stadium (Grundplan der "Anisozygoptera" & Anisoptera)**

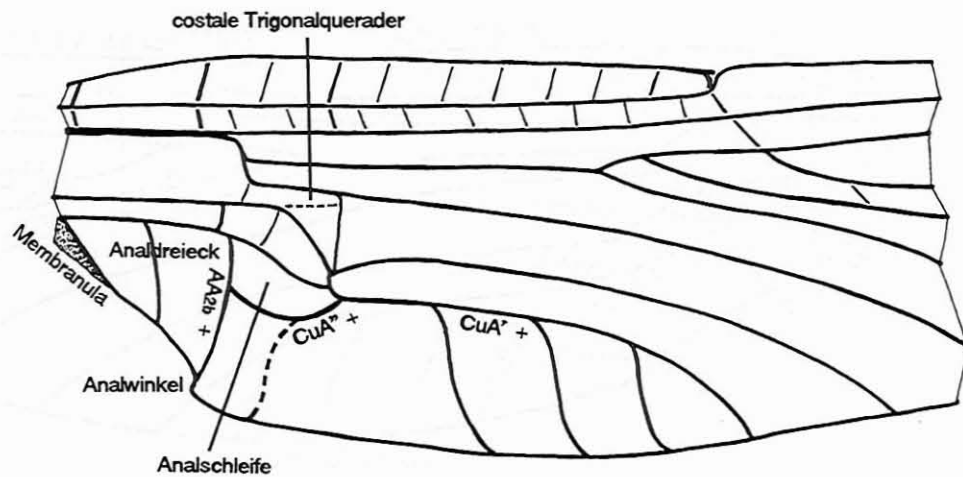


**b) Isophlebia-Stadium (hierzu zählen auch die Epiophlebiidae)**





c) Heterophlebia-Stadium (horizontaler CuA'' ist eine Autapomorphie)



d) Gomphus-Stadium (Grundplan der rezenten Anisoptera)

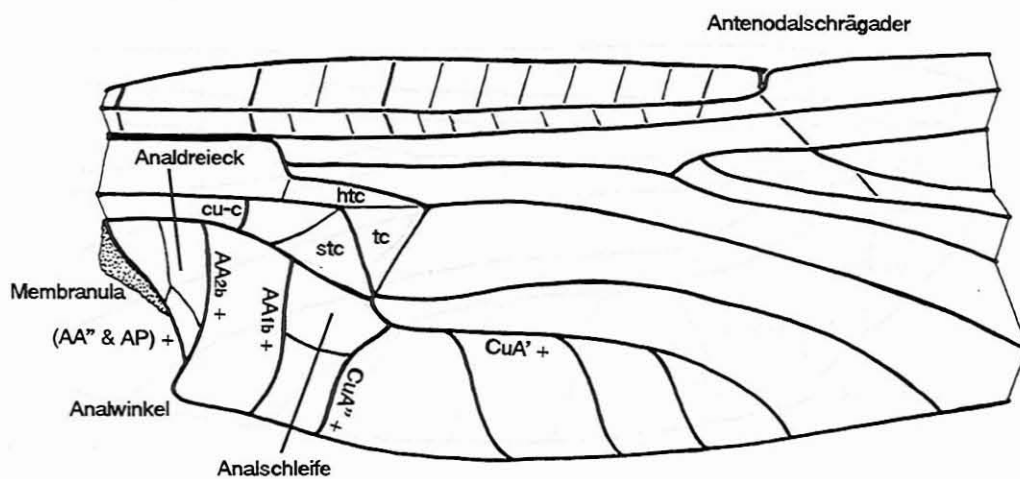
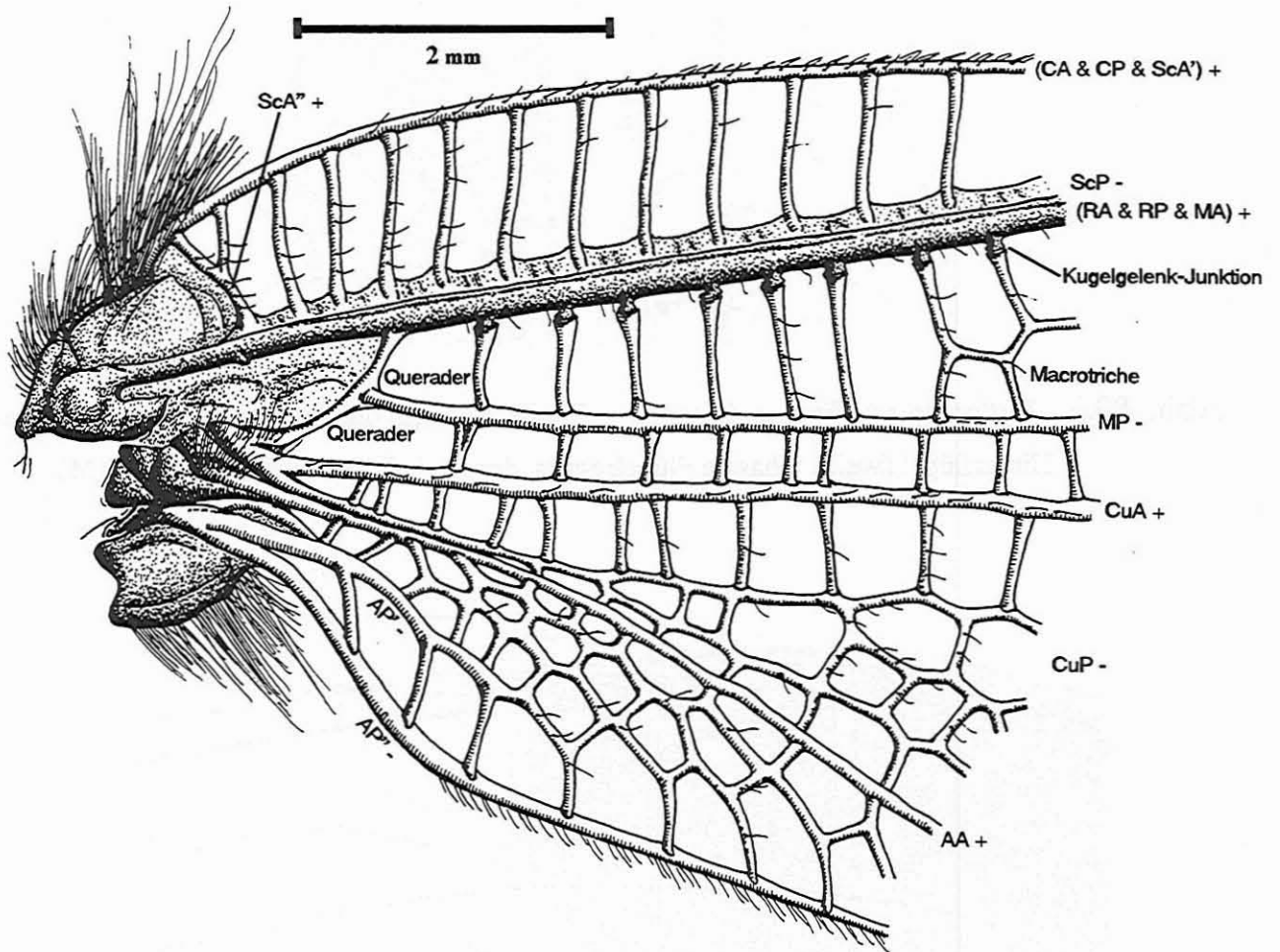
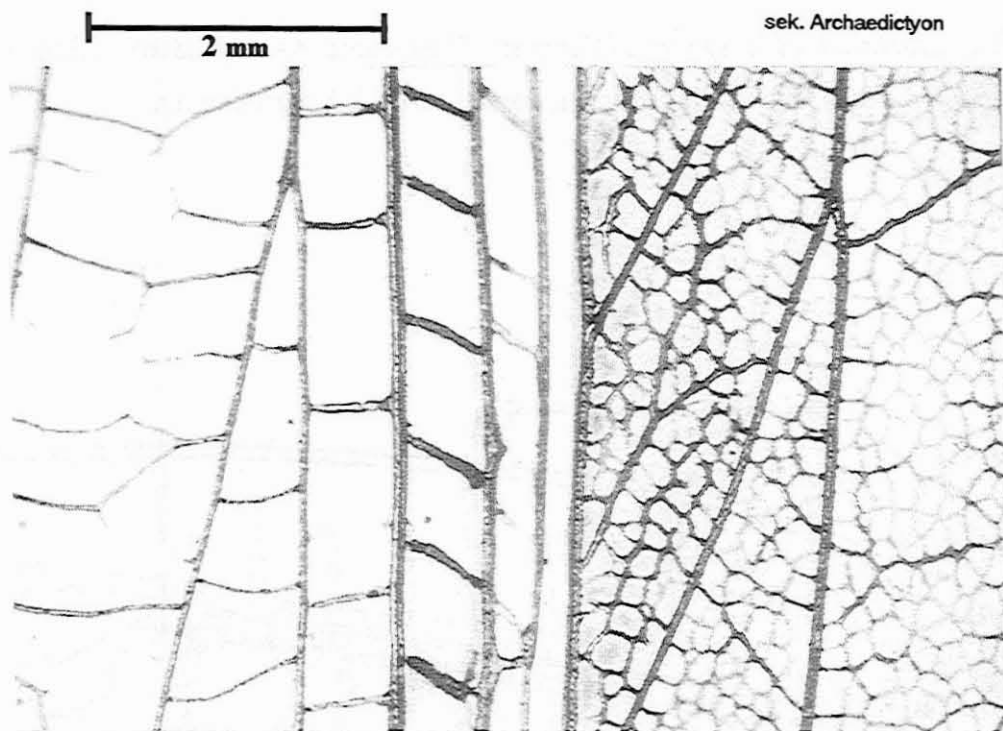
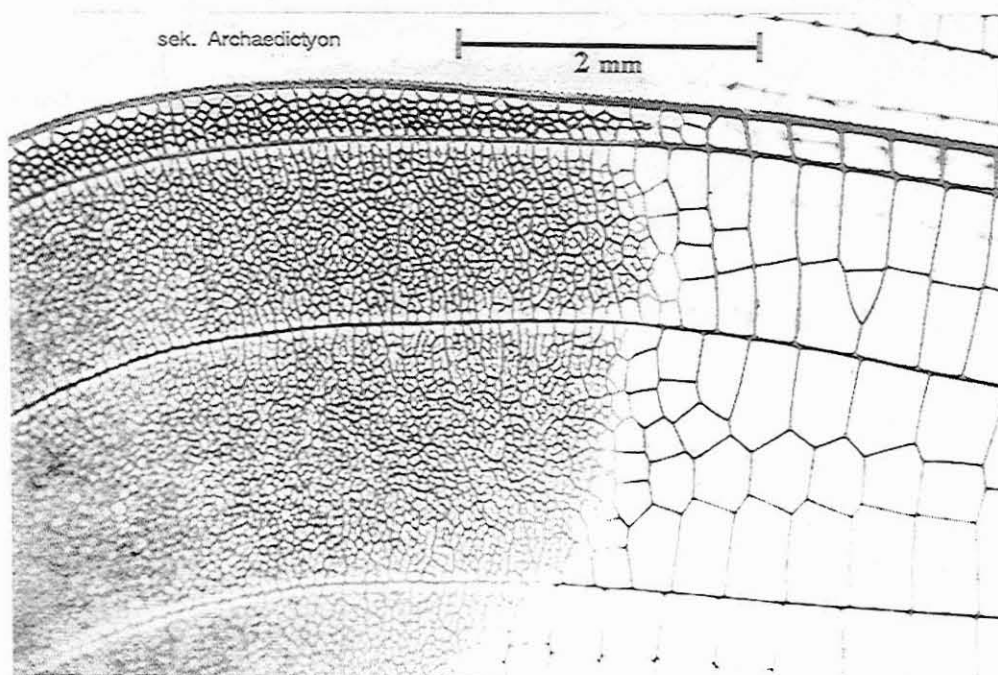


Abb. 79.) *Libelluloides longicornis* (Neoptera, Planipennia, Ascalaphidae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion, dorsal, bei 20★ Vergrößerung.

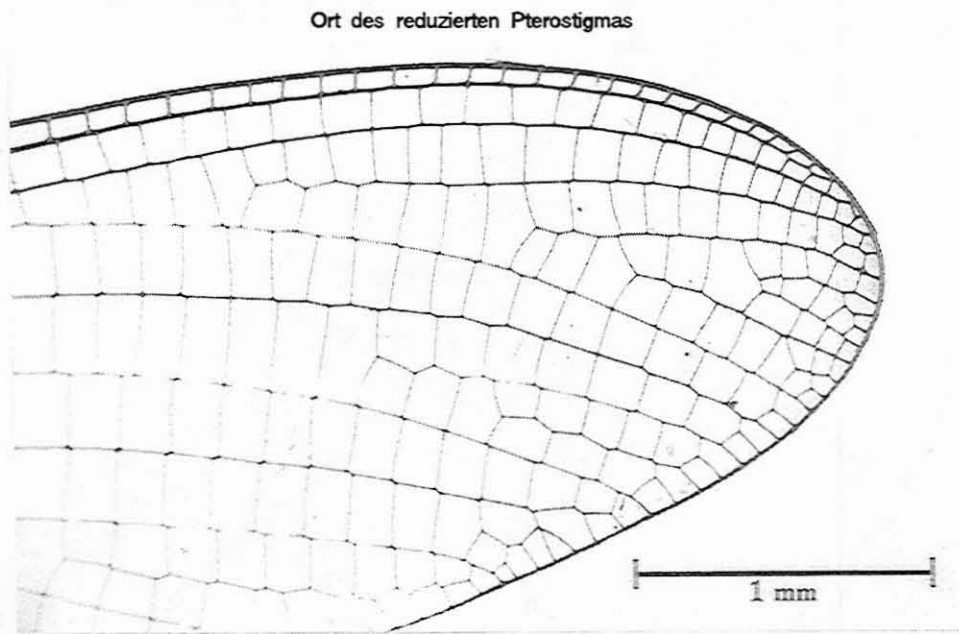




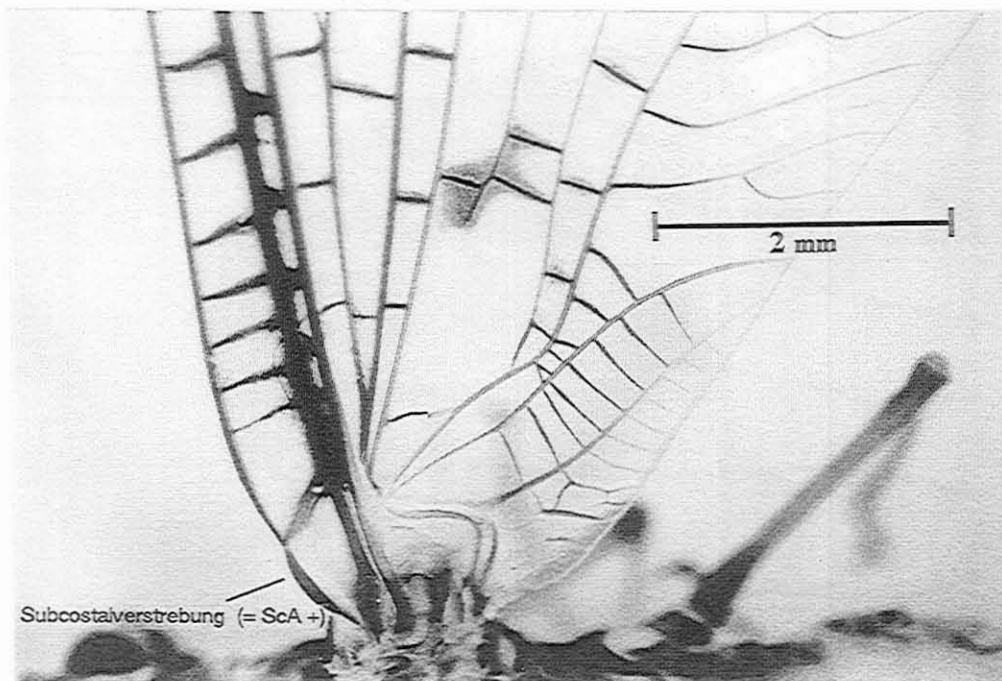
**Abb. 80.)** *Tettigonia viridissima* (Neoptera, Ensifera, Tettigoniidae): rechter Vorder- und Hinterflügel (weibl.), basale Flügelregion, dorsal, bei 20★ Vergrößerung (LM).



**Abb. 81.)** *Microstigma rotundatum* (Zygoptera, Pseudostigmatidae): rechter Vorderflügel (männl.), sekundäres Archaedictyon des Flügelapex, ventral, bei 20★ Vergrößerung (LM).



**Abb. 82.)** *Hetaerina caja dominula* (Zygoptera, Calopterygidae): rechter Vorderflügel (männl.), Flügelapex, ventral, bei 40★ Vergrößerung (LM).



**Abb. 83.)** *Ephemera danica* (Ephemeroptera, Ephemeridae): rechter Vorderflügel (männl.), basale Flügelregion, dorsal, bei 20★ Vergrößerung (LM).



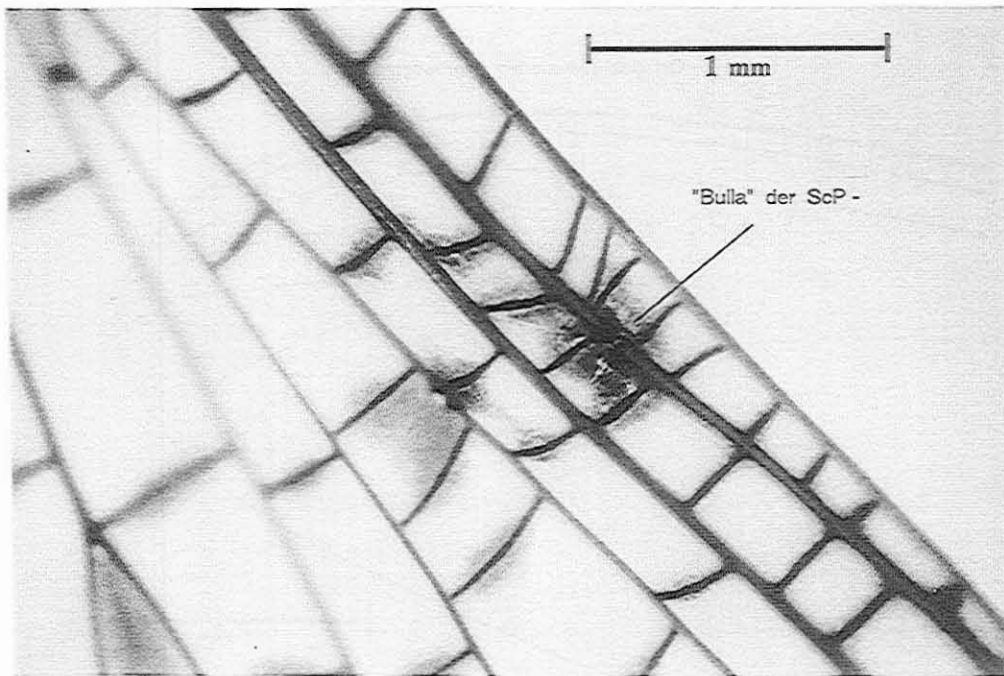


Abb. 84.) *Ephemera danica* (Ephemeroptera, Ephemeridae): rechter Vorderflügel (männl.), mediane Costalregion, dorsal, bei 40 × Vergrößerung (LM).

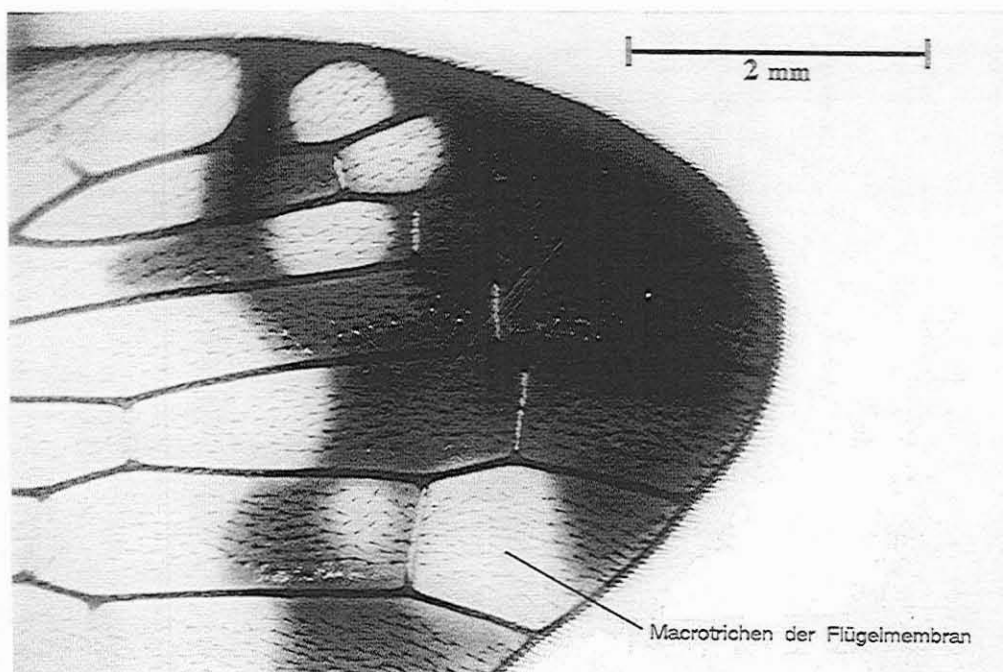
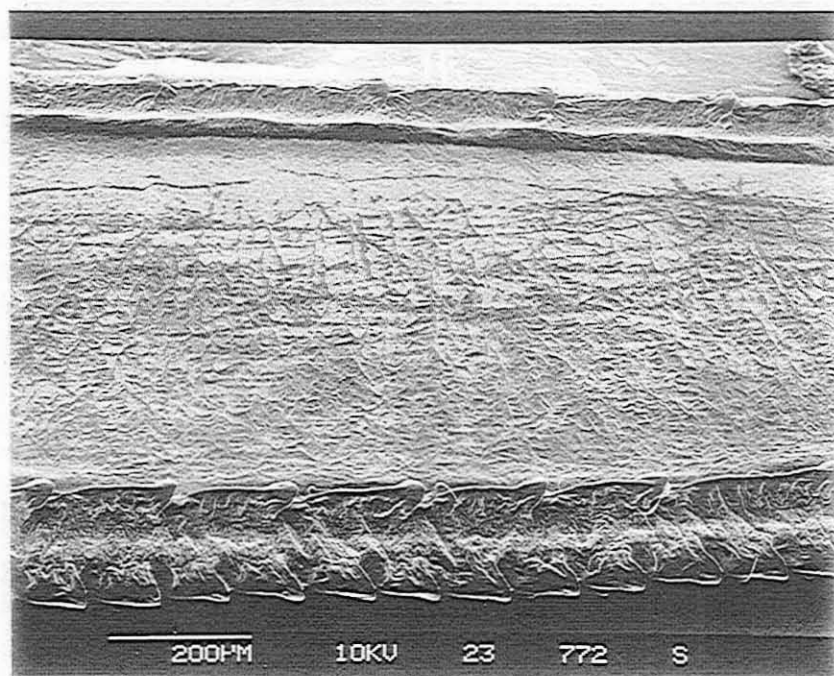
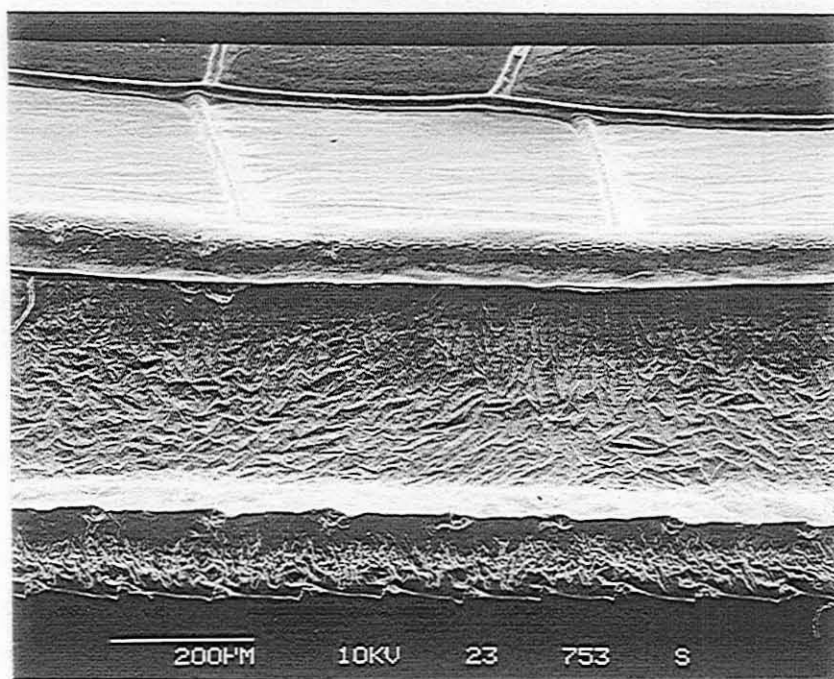


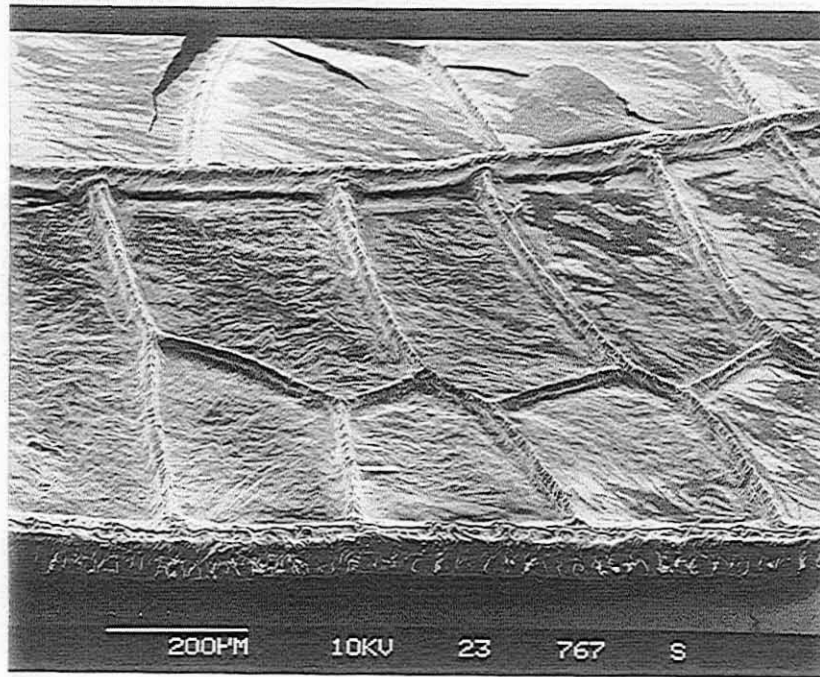
Abb. 85.) *Panorpa meridionalis* (Mecoptera, Panorpidae): rechter Hinterflügel (männl.), Macrotrichen der Adern und Flügelmembran, dorsal, bei 20 × Vergrößerung (LM).



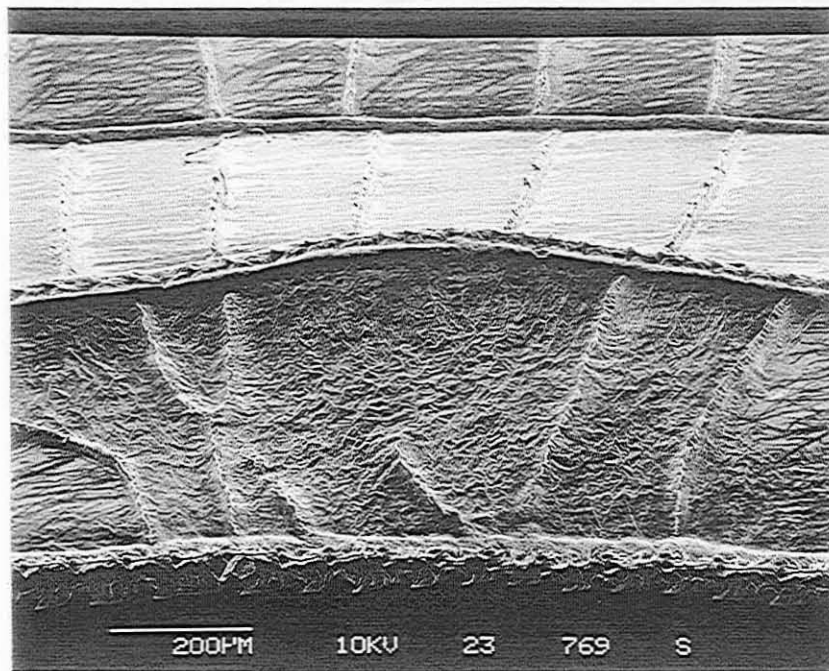
**Abb. 88.)** *Aeshna cyanea* (Anisoptera, Aeshnidae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



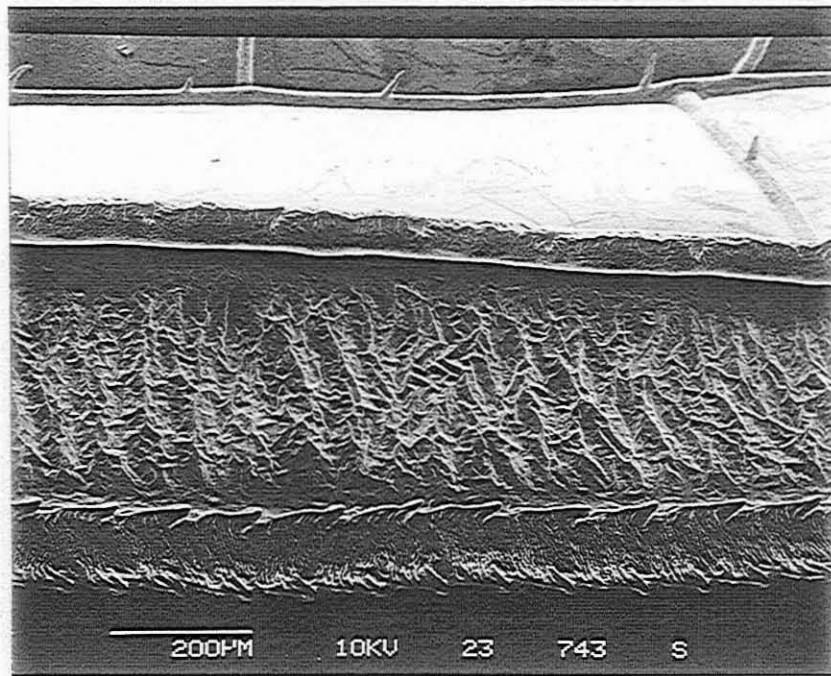
**Abb. 89.)** *Phyllogomphoides undulatus* (Anisoptera, Gomphidae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



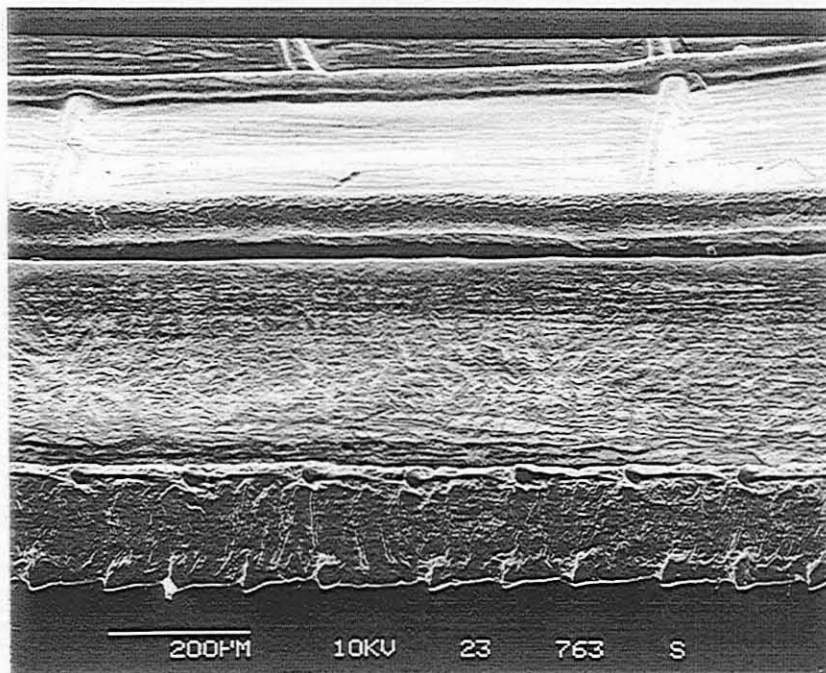
**Abb. 86.)** *Mecistogaster linearis* (Zygoptera, Pseudostigmatidae): linker Vorderflügel (männl.), Pseudoptero stigma, dorsal, bei 100× Vergrößerung (REM).



**Abb. 87.)** *Calopteryx virgo meridionalis* (Zygoptera, Calopterygidae): rechter Hinterflügel (weibl.), Pseudoptero stigma, dorsal, bei 100× Vergrößerung (REM).

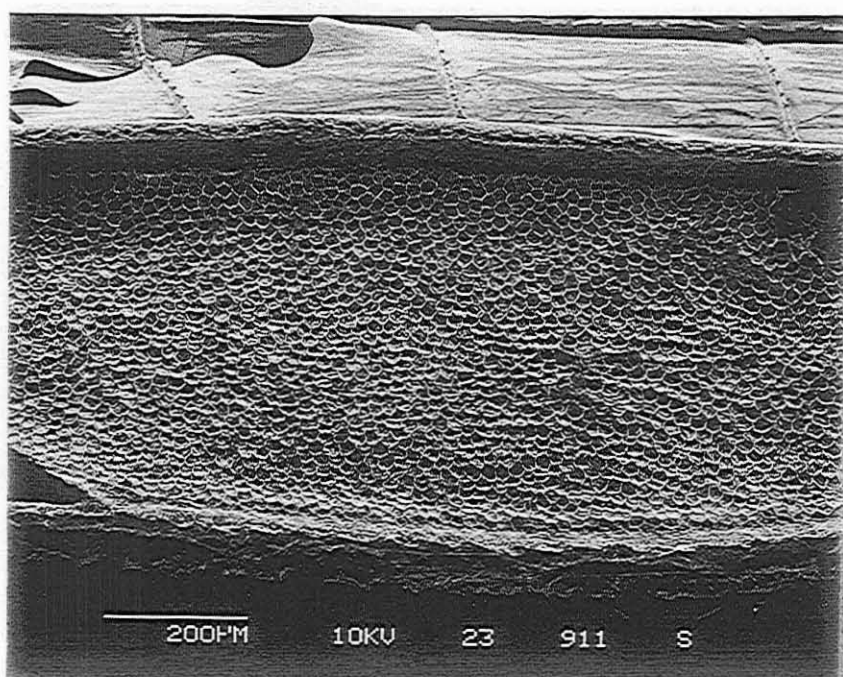


**Abb. 90.)** *Oxygastra curtisi* (Anisoptera, "Corduliidae"): linker Vorderflügel (weibl.), Pterostigma, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).

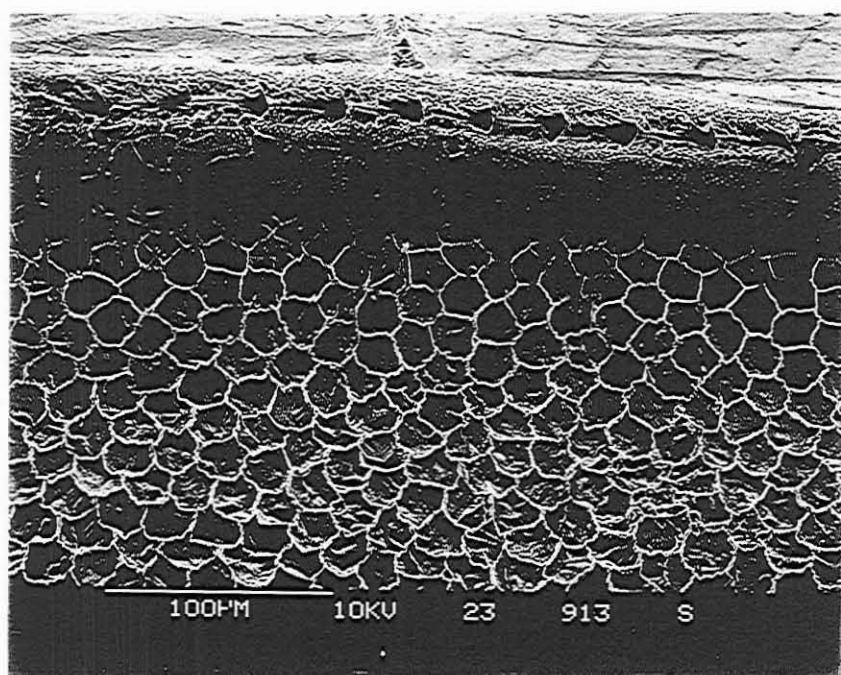


**Abb. 91.)** *Libellula depressa* (Anisoptera, Libellulidae): rechter Vorderflügel (männl.), Pterostigma, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).

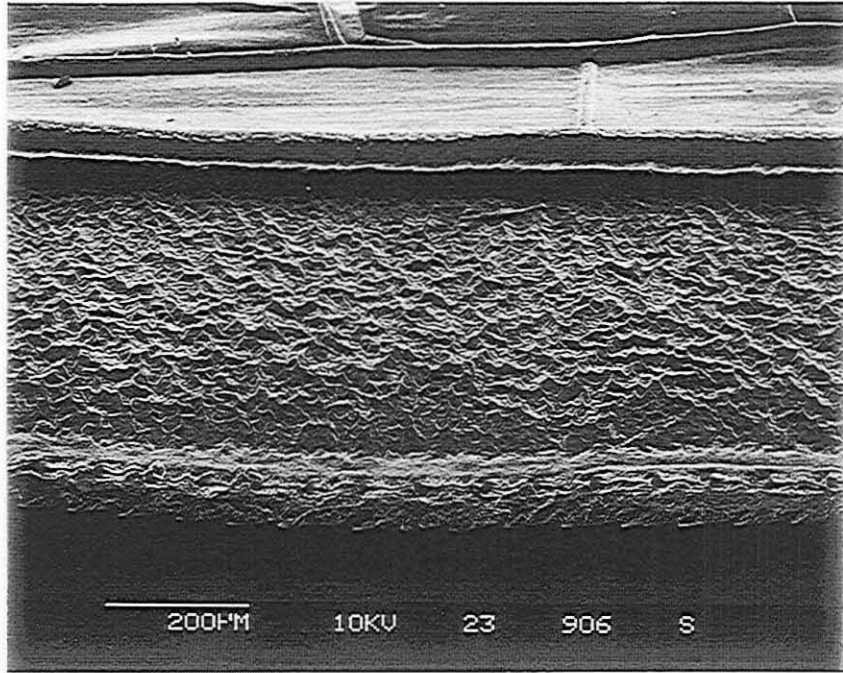




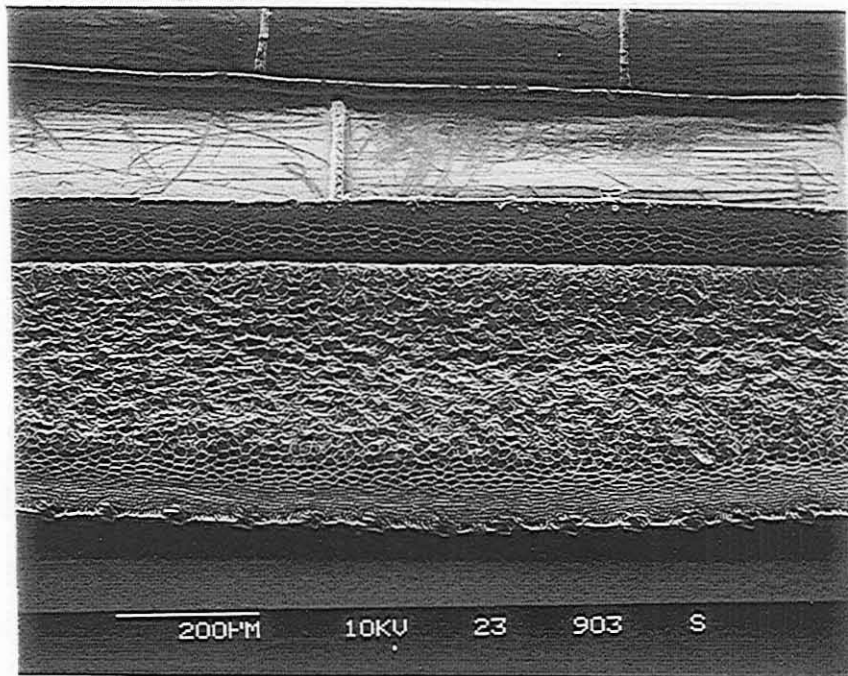
**Abb. 92.)** *Euthore fasciata* (Zygoptera, Polythoridae): linker Vorderflügel (weibl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



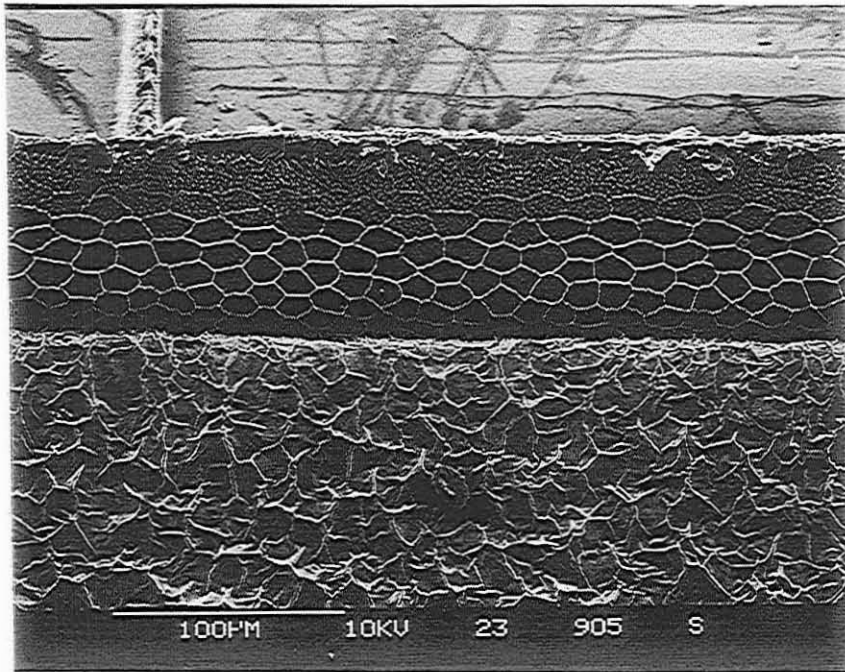
**Abb. 93.)** *Euthore fasciata* (Zygoptera, Polythoridae): linker Vorderflügel (weibl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 1.500★ Vergrößerung (REM).



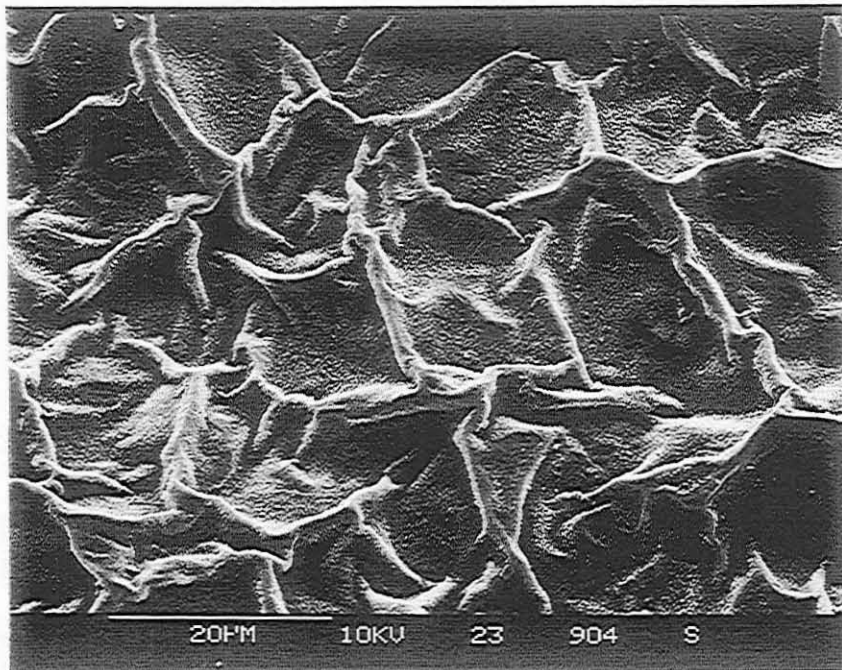
**Abb. 94.)** *Heliiocharis amazona* (Zygoptera, Dictyodidae): rechter Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 100× Vergrößerung (REM).



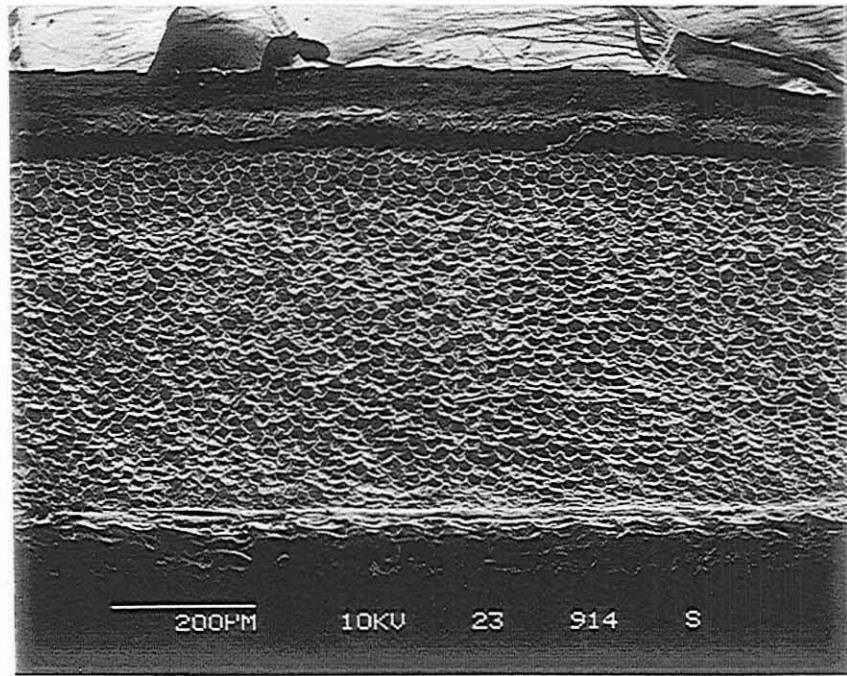
**Abb. 95.)** *Rimaniella arcana* (Zygoptera, Amphipterygidae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Wabenstruktur (teils obliteriert), dorsal, bei 100× Vergrößerung (REM).



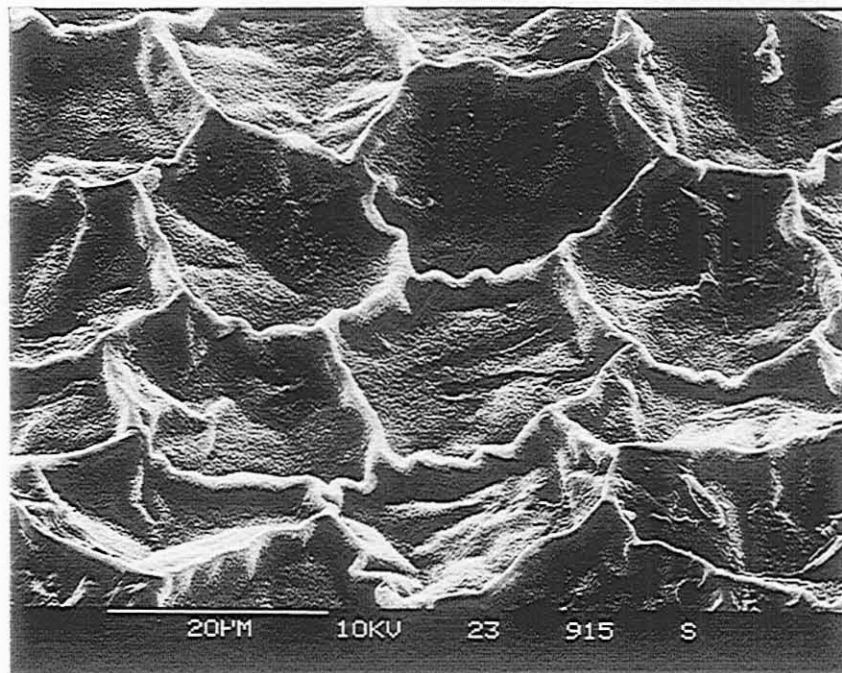
**Abb. 96.)** *Rimanella arcana* (Zygoptera, Amphipterygidae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Wabenstruktur (teils oblitteriert), dorsal, bei 300 × Vergrößerung (REM).



**Abb. 97.)** *Rimanella arcana* (Zygoptera, Amphipterygidae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Wabenstruktur (teils oblitteriert), dorsal, bei 1.500 × Vergrößerung (REM).

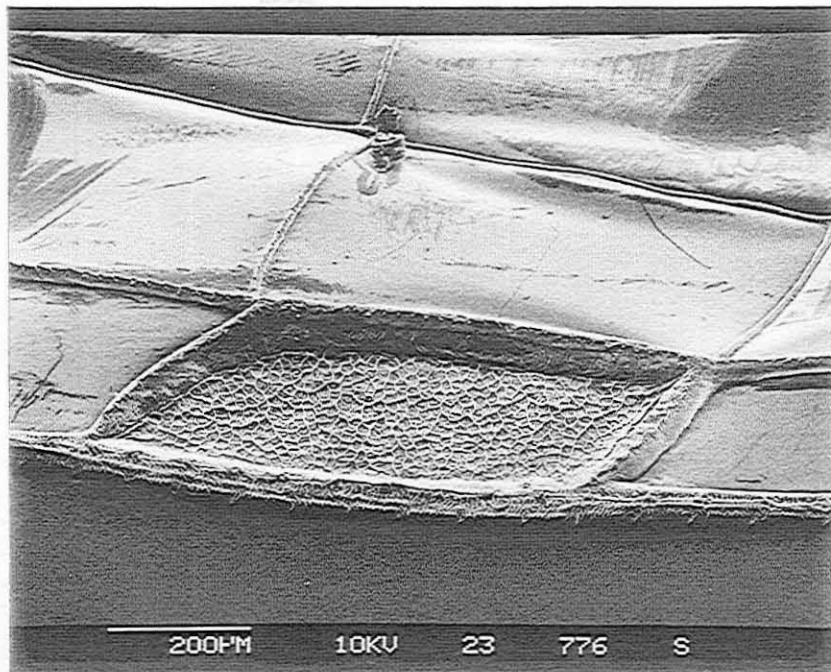


**Abb. 98.)** *Philogenia cassandra* (Zygoptera, Megapodagrionidae): linker Hinterflügel (weibl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 100× Vergrößerung (REM).

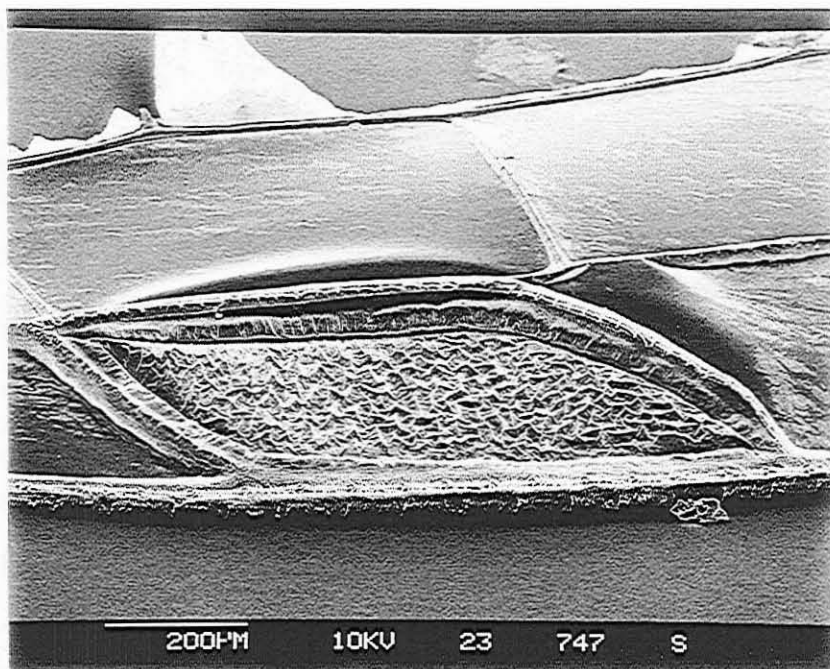


**Abb. 99.)** *Philogenia cassandra* (Zygoptera, Megapodagrionidae): linker Hinterflügel (weibl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 1.500× Vergrößerung (REM).

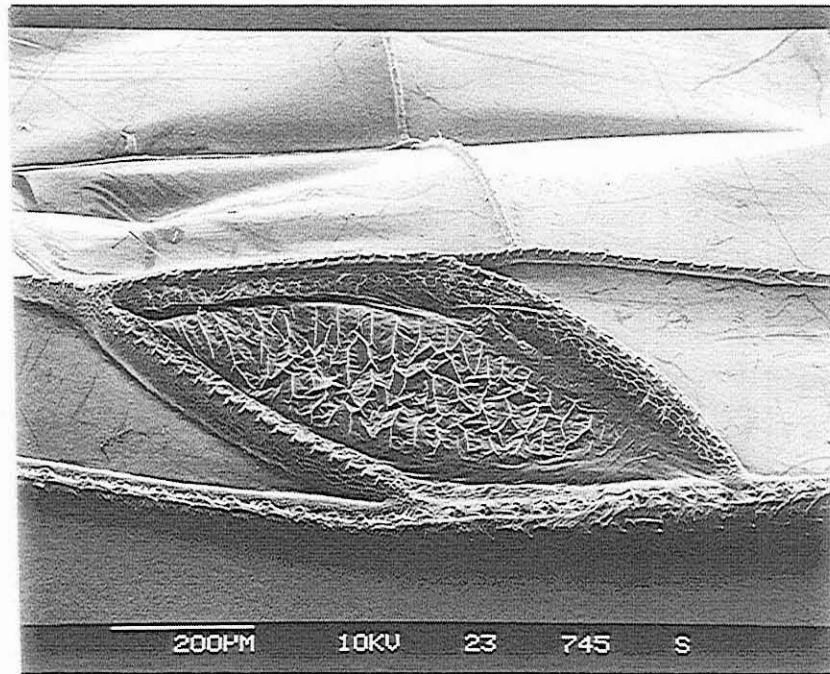




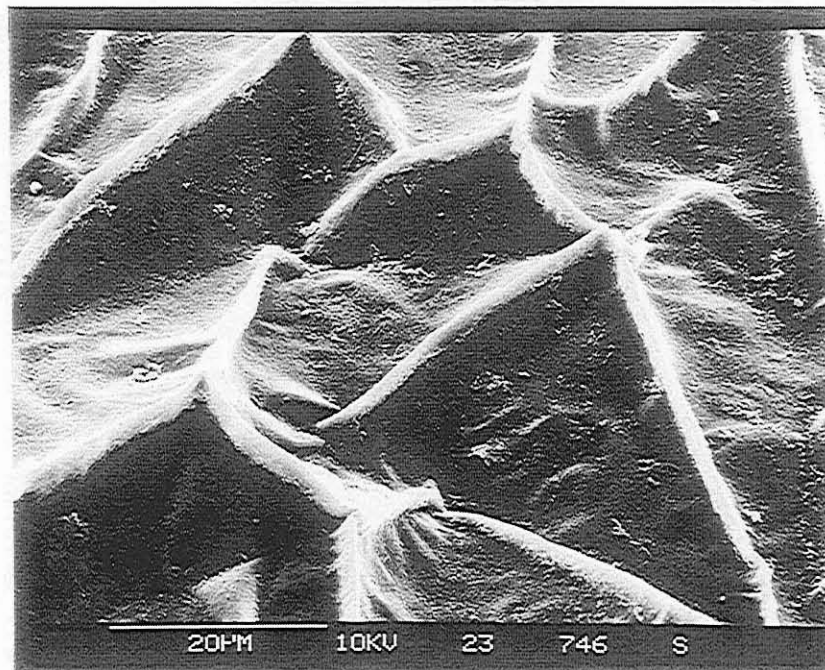
**Abb. 100.)** *Platycnemis acutipennis* (Zygoptera, Platycnemididae): rechter Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Wabenstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 101.)** *Neoneura myrthea* (Zygoptera, Protoneuridae): linker Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Faltengebirgsstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 102.)** *Ischnura elegans* (Zygoptera, Coenagrionidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Faltengebirgsstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 103.)** *Ischnura elegans* (Zygoptera, Coenagrionidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Faltengebirgsstruktur, dorsal, bei 1.500★ Vergrößerung (REM).

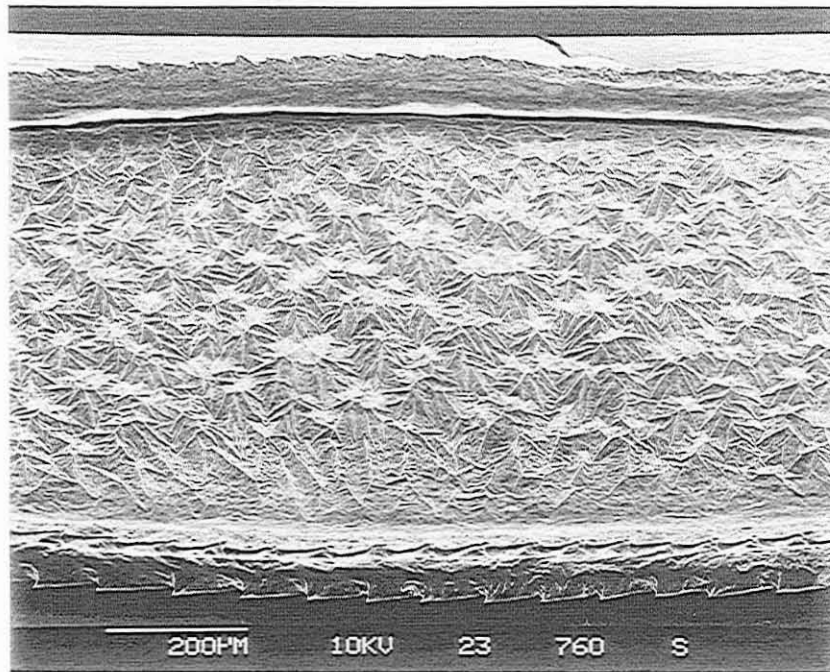


Abb. 104.) *Chlorolestes tessellata* (Zygoptera, Synlestidae): rechter Hinterflügel (männl.), Pterostigma mit Sternstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).

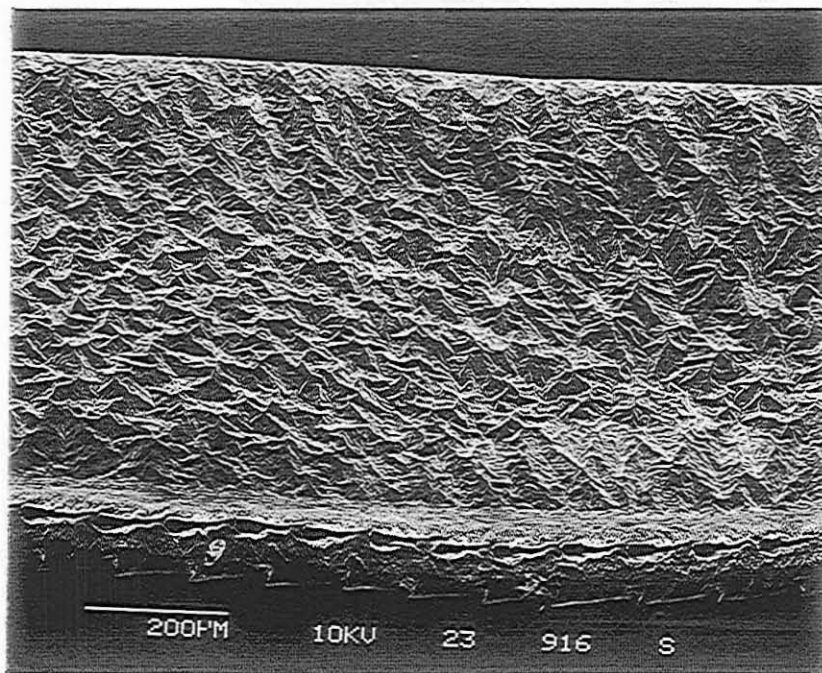
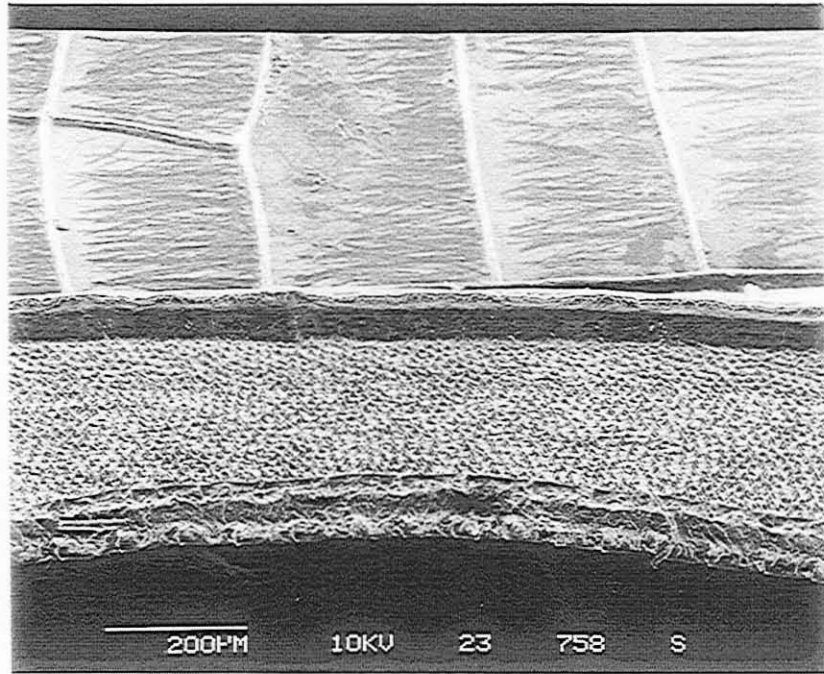
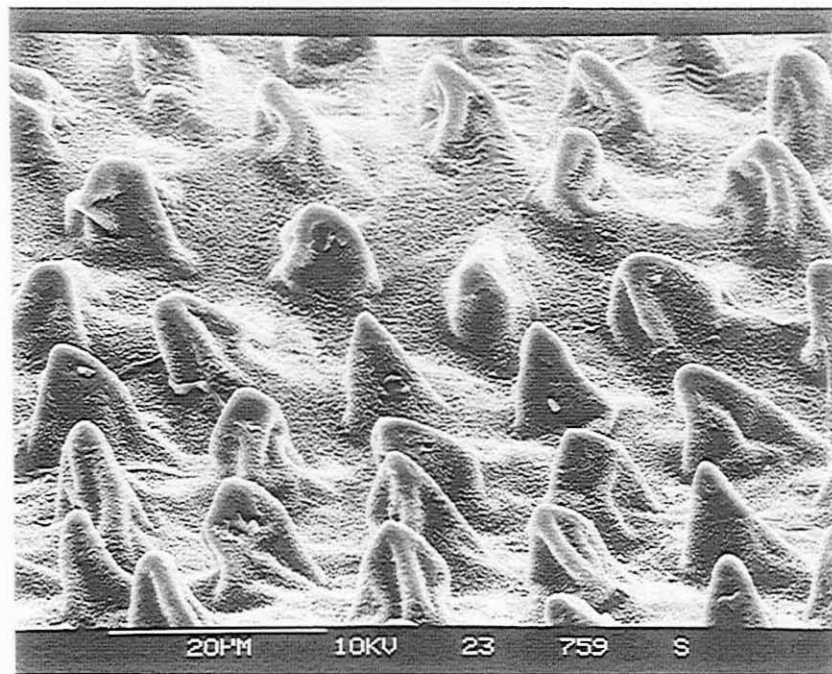


Abb. 105.) *Archilestes grandis* (Zygoptera, Lestidae): rechter Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit obliterierter Sternstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).

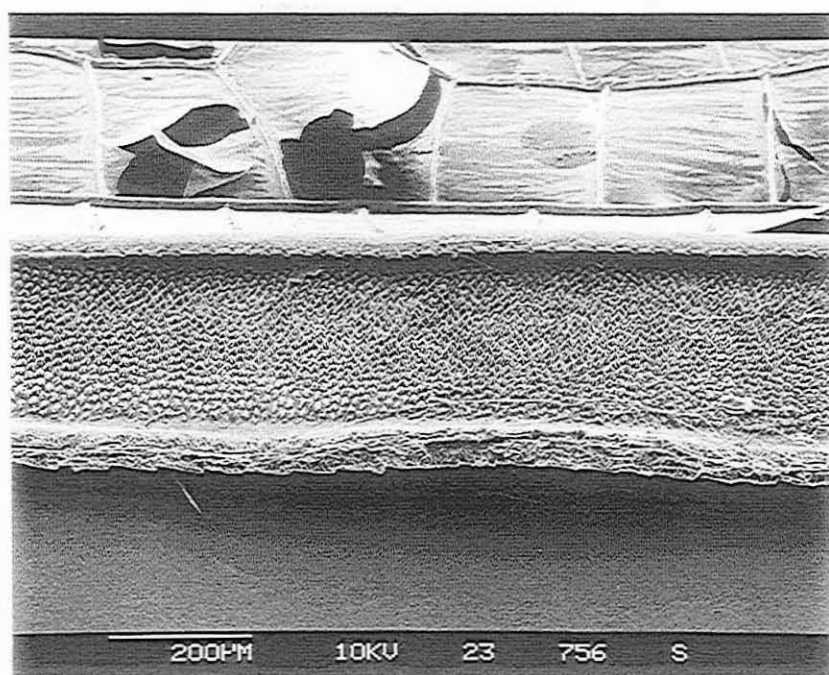


**Abb. 106.)** *Euphaea guerini* (Zygoptera, Euphaeidae): rechter Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).

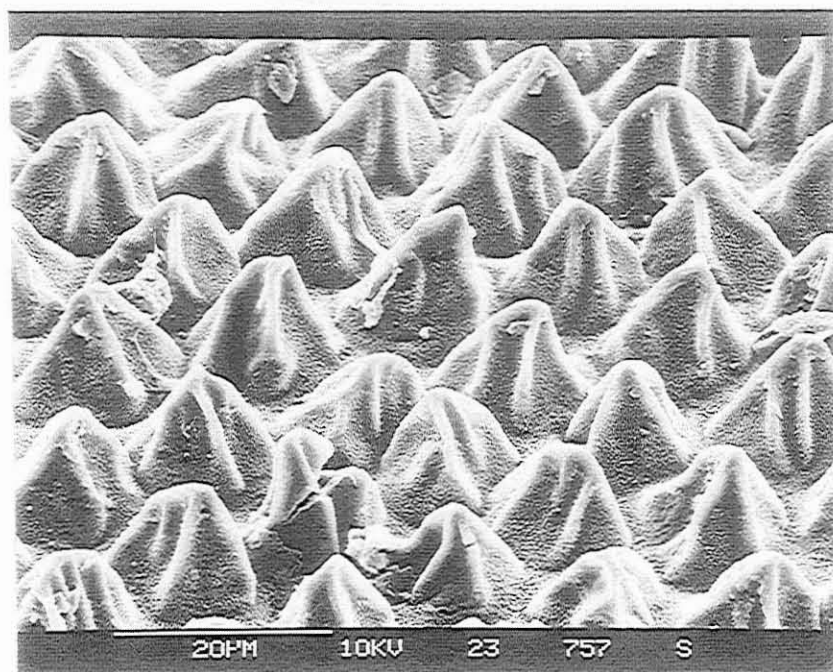


**Abb. 107.)** *Euphaea guerini* (Zygoptera, Euphaeidae): rechter Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 1.500★ Vergrößerung (REM).

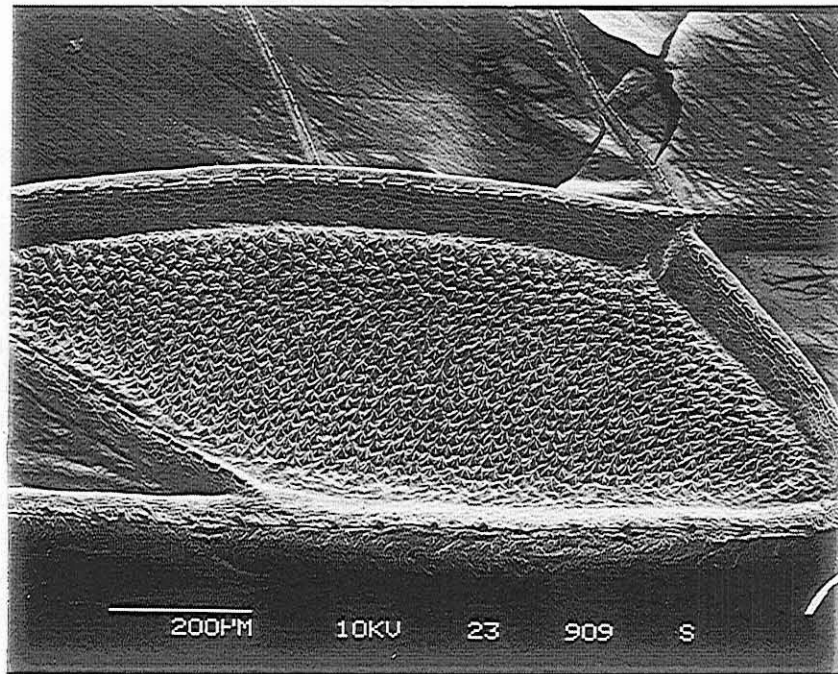




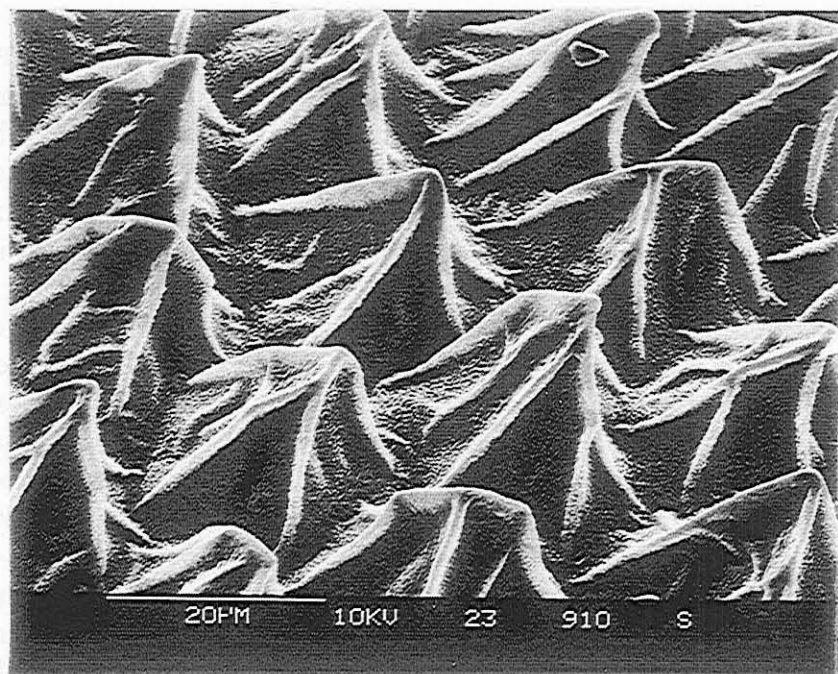
**Abb. 108.)** *Rhinocypha (Aristocypha) fenestrella* (Zygoptera, Chlorocyphidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 100 ★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 109.)** *Rhinocypha (Aristocypha) fenestrella* (Zygoptera, Chlorocyphidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 1.500 ★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 110.)** *Palaemnema clementina* (Zygoptera, Platystictidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 100★ Vergrößerung (REM).



**Abb. 111.)** *Palaemnema clementina* (Zygoptera, Platystictidae): linker Vorderflügel (männl.), Pterostigma mit Pyramidenstruktur, dorsal, bei 1.500★ Vergrößerung (REM).

## 9. ABSTRACT

Different structures of the dragonfly wing, especially of the wing venation, are described and their phylogenetic and functional-adaptive meaning is discussed. It is emphasized that wing veins are complex three-dimensional organs, which show a variety of specialisations in their surface structure, such as flexible joints, sutures, membranous areas, microsculptures, spines and true hairs. Different kinds of braces, that are important for flightmechanical reasons, are comparatively described for many taxa. The distribution of spines (especially at veinal joints) and hairs is analyzed, a distinct correlation with the corrugation of the respective wing veins is demonstrated and two different types of macrotrichs are discovered. Within the dragonflies with petiolated wings, three types of petiolation are described, that differ significantly in their veinal fusions.

Criteria that have been proposed for the homologisation of wing veins are discussed, the pretracheation-theory is dismissed in favour of the predetermination-theory. Several morphological criteria that have been proposed for the distinction of crossveins and longitudinal veins, especially the presence or absence of macrotrichs, is shown to be unreliable. A critical comparison of the conflicting hypotheses concerning the interpretation of dragonfly wing-venation and the referring terminologies clearly shows that the system of RIEK & KUKALOVA-PECK (1984) has the highest explanatory power and needs only minor modifications. Still unpublished changes in their former interpretation of the basal wing-venation of the "Eugeropteridae" † (KUKALOVA-PECK, pers. comm. 1994) could not be supported with this study.

The hypothesis that the costal margin is formed by the fusion of three longitudinal veins (basally CA&CP&ScA'; distally CA&ScA'&ScP) is confirmed, but the existence of a Precosta (KUKALOVA-PECK, 1983) is considered doubtful, because of lack of conclusive empiric evidence. The same holds for the interpretation of the RP3&4 (here: RP") as fusion of two primary RP-branches. The apparent prolongation of the ScP through the nodus is considered to be a secondary formation by postnodal crossveins in all referring fossil and extant odonates, except the Sieblosiidae †. The discovery of non-aligned antenodal crossveins in the forewing of the neotropical libellulid *Zenithoptera* makes the identification of the two primary antenodal brackets (ax1 and ax2) for the first time possible within the Libellulidae. The apparent Rspl - in cordulegastrids is recognized as a secondary bifurcation of the IR2+. The problem if the distal side of the discoidal cell or the trigonal cell is representing a primary branch of the MA or only a secondarily reinforced crossvein could not been solved, while the costal side of the trigonal cell clearly is formed by a secondary veinlet.

A new interpretation of the complex evolution of the cubito-anal wing-venation, especially the CuA, is presented. The secondarily convex corrugation of the AP (anal margin) is explained with a fusion of the concave AP and the convex AA". The apparent bifurcation of the anal vein (CuP&AA') in the forewing of the Libelluloidea and Petaluridae and both wingpairs of the Aeschniidae † is caused by the formation of a secondary branch out of a cubito-anal-crossvein. The jugal veins are interpreted to be secondarily absent or fused with the hind margin in all \*Odonata. The membranule of the Anisoptera is interpreted as secondarily outgrowth of the articular membrane, not as vestigial jugal field (RIEK & KUKALOVA-PECK, 1984). A possible homolog of the membranule is demonstrated to be present in some broadwinged Zygoptera. The double pleural joint of the wing articulation is interpreted as an autapomorphy of the Odonata (*contra* PFAU, 1991). In the stemline of the Odonata this structure most probably has not been formed by a secondary bifurcation of a single joint, but by the fusion of two pleural ridges (autapomorphy of the Odonatoptera), which each support a separate pleural joint. A new interpretation of the wing-venation of the extant Platystictidae and the fossil Protanisoptera †,



Triadophlebiomorpha† and "Protozygoptera"†, as well as several other fossil taxa, is presented. On the basis of the wing-venational peculiarities of the Aeschnidiidae† a plausible explanation for the extinction of this mesozoic taxon is proposed.

A homology-based terminology of dragonfly wing-venation is introduced as essential base for future phylogenetic analyses, as well as several definitorial improvements and amendments to the general terminology of insect wings.

The wing-venation in the groundplan of the \*Odonata is reconstructed with the methods of Phylogenetic Systematics. This groundplan includes the presence of numerous antenodal crossveins, a median position of the node and a non-petiololed wing with a basally open discoidal cell. Fraser's argumentation with the "anal crossing" and the "primary antenodals" in favour of a zygoteroid ancestor of all extant odonates is refuted and replaced by the hypothesis of an anisozygoteroid ancestor. Graphical szenarios of the evolution of the wing-venation within the Odonatoptera and their subordinated groups, especially the Triadophlebiomorpha† and Anisoptera, are presented.

Since the monophyly of the Odonata and the Anisoptera is beyond doubt and the paraphyly of the "Anisozygotera" could be demonstrated as well as their phylogenetic relationship with the Anisoptera, the phylogenetic position of the Zygotera remains the biggest enigma of dragonfly phylogeny (PFAU, 1991). Furthermore the question, if the Zygotera are representing the monophyletic sistergroup of "Anisozygotera" & Anisoptera or a paraphyletic grade towards the other extant Odonata, is quite important for the reconstruction of the wing-venation in the groundplan of \*Odonata. Concerning this question all formerly proposed arguments in favour of a paraphyly could be refuted within this study. This holds especially for Fraser's argument of an alleged basad-shifting of the first RP-bifurcation (midfork) and the origin of the IR2. Furthermore new hints (19 potential synapomorphies !) are presented in favour of a monophyletic taxon Zygotera, such as: the presence of microsculptures on the pterostigma; the shape and distribution of spines at flexible veinal junctions; the reduction of long dorsal spines on the RP and MP; the presence of short, bristle-like macrotrichs on the ventral side of the ScP and some other concave veins and the dorsal side of several convex veins; the lateral compression of most crossveins; the formation of a distinct discoidal bracket; the obliteration of the posterior part of the basal bracket in the ventral wing-membrane, and the (at least partly) obliteration of the nodal CP-kink.

Independantly from the special issue of dragonfly wing-venation the different hypotheses concerning the evolution of insect wings are compared and a new szenario is proposed, which implies a synthesis of the opposing paranotal- and pleural-theory. Furthermore some theoretical aspects of homology research, functional morphology and evolutionary biology are discussed from the cladistic point of view.