



# Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland).

## Teil 1: Palaeoptera

Carsten Brauckmann & Karl Josef Herd

**Kurzfassung:** In diesem ersten Teil einer Monographie der Insekten (ausschließlich der Blattodea) aus Schichten des Westfalium D vom Piesberg bei Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland) werden die Angehörigen der Palaeoptera beschrieben. Sie verteilen sich auf die Palaeodictyoptera (*Homoioptera kortumi* n. sp., *Breyeria brevis* n. sp., *B. bistrata* Brauckmann, 1995, *B. solida* Brauckmann & Herd, 2000, *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995), Megasecoptera (*Aspidothorax tristrata* n. sp., *A. aestatis* Brauckmann, 1991, *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp.), Diaphanopteroidea (*Piesbergala leipnerae* n. gen. n. sp.) und Odonatoptera (*Erasipterella piesbergensis* Brauckmann, 1983).

**Abstract:** In this first part of a monograph on the hitherto known fossil insects (exclusively Blattoidea) from Westphalian D beds of the Piesberg quarry near Osnabrück (Lower Saxony, Germany) the palaeopteran taxa are described. They are distributed among the Palaeodictyoptera (*Homoioptera kortumi* n. sp., *Breyeria brevis* n. sp., *B. bistrata* Brauckmann, 1995, *B. solida* Brauckmann & Herd, 2000, *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995), Megasecoptera (*Aspidothorax tristrata* n. sp., *A. aestatis* Brauckmann, 1991, *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp.), Diaphanopteroidea (*Piesbergala leipnerae* n. gen. n. sp.), and Odonatoptera (*Erasipterella piesbergensis* Brauckmann, 1983).

**Key words:** fossil insects, Palaeoptera: Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Odonatoptera, Upper Carboniferous, Piesberg, Germany.

### Autoren:

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

## 1 Einleitung

Insekten-Reste sind aus der pflanzenführenden Schichtfolge des oberen Westfalium vom Piesberg nördlich Osnabrück schon seit über 140 Jahren bekannt. Einen ersten Flügel-Fund erwähnt F. A. Roemer (1860: 172) anlässlich der Erfassung der „Pflanzen des productiven Kohlengebirges am südlichen Harzrande und am Piesberge bei Osnabrück“:

„... auch eine der *Blattina euglyptica* Germ. ähnlicher Insectenflügel hat sich hier gefunden“. Das Stück stammt aus dem Hangenden von Flöz Dreibänke; es ist erhalten und in der Originalien-Sammlung im Institut für Geologie und Paläontologie der TU Clausthal hinterlegt. Es handelt sich aber nicht, wie die damalige Bestimmung durch F. A. Roemer vermuten lässt, um einen Schaben-Flügel (Blattodea), sondern um ein wei-

teres Exemplar von *Aspidothorax aestatis* Brauckmann, 1991.

Trotz dieser frühen Nennung eines Insekten-Restes sind erst in jüngerer Zeit einige wenige Flügel detailliert beschrieben worden: *Erasipterella piesbergensis* Brauckmann, 1983 (Odonatoptera: „Erasipteridae“), *Aspidothorax aestatis* Brauckmann, 1991 (Megasecoptera: Aspidothoracidae), *Osnogerarus trecwithiensis* Kukulová-Peck & Brauckmann, 1992 (Hemipteroidea-Komplex: Geraridae), *Breyeria bistrata* Brauckmann, 1995, *B. solida* Brauckmann & Herd, 2000 und *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995 (alle drei Arten Palaeodictyoptera: Breyeriidae).

Zusätzlich wurde während der letzten Jahrzehnte eine größere Anzahl von Blattodea-Resten geborgen (freundliche mündliche Mitteilung der Herren Dr. M. Boersma, Utrecht, Prof. Dr. J.W. Schneider, Freiberg, Dr. St. Schultka, Berlin, und Dr. W. Zessin, Schwerin). Diese sind aber bisher noch nicht publiziert worden. Eine Bearbeitung dieser Gruppe ist von J.W. Schneider vorgesehen. Einen weiteren Insekten-Rest vom Piesberg wird Herr Dr. W. Zessin bearbeiten.

Mit der vorliegenden Studie wird nunmehr der erste Teil einer Monographie aller neuen, während der letzten beiden knapp zwei Jahrzehnte zusammengetragenen Insekten-Funde – außer den Blattodea – vorgelegt. Er behandelt die Palaeoptera. Der zweite, derzeit in Vorbereitung befindliche Teil wird die Neoptera beinhalten.

Obwohl in Zukunft noch weitere Funde – auch von anderen Insekten-Gruppen – zu erwarten sind, zeigt diese Monographie doch deutlich die schon die in früheren Arbeiten (u. a. Brauckmann & Herd 2000: 334) geäußerte Vermutung, dass sich durch weitere gezielte Suche am Piesberg eine wesentlich größere Formenfülle an fossilen Insekten zusammentragen lässt. Dabei war es sicherlich von Be-

deutung, dass seit einiger Zeit auch paläo-ökologische Fragen in diesem Aufschluss detailliert untersucht werden und damit die Fundbedingungen für Insekten und andere non-aquatische Tiergruppen besser fassbar sind. Der Steinbruch am Piesberg erweist sich somit als eine der bedeutendsten Einzelfundstellen für karbonische Insekten in Mitteleuropa nach Hagen-Vorhalle (Nordrhein-Westfalen, Deutschland) und Comentry (Zentral-Frankreich). Mit *Eopanorpe-la ernsti* Wo. Schmidt, 1962 (Neoptera inc. ord.) und *Kelleropteron kaelberbergense* Brauckmann & Hahn, 1980 (wahrscheinlich Hemipteroidea-Stammgruppe) aus dem Westfalium D bei Ibbenbüren sowie *Heterologellus teichmuelleriae* Wo. Schmidt, 1962 (ebenfalls wahrscheinlich Hemipteroidea-Stammgruppe) aus dem Westfalium C der Bohrung Bevergern 1 wurden noch drei weitere fossile Insektenreste aus dem Osnabrücker Bergland beschrieben

Geologie, Stratigraphie und Fossilführung der Vorkommen karbonischer Schichten im Osnabrücker Bergland sind ausführlich behandelt von Josten, Köwing & Rabitz (1984), so dass hier auf nähere Einzelheiten verzichtet werden kann. Es soll lediglich eine kurze Übersicht geliefert werden:

Im Piesberg bei Osnabrück tritt – neben dem Schafberg bei Ibbenbüren – das nördlichste Vorkommen ober-karbonischer Schichten in Norddeutschland zutage (Abb. 1). Der ausgedehnte Steinbruch erschließt heute nach Josten, Köwing & Rabitz (1984) noch eine Schichtfolge von rund 210 m Mächtigkeit, die biostratigraphisch dem Westfalium D zuzuordnen ist. Durch den 1898 eingestellten Untertage-Kohlenbergbau waren früher auch noch ältere Schichten zugänglich, die in das Westfalium C einzu-stufen sind. Gegliedert wird diese überwiegend aus (teilweise konglomeratischen) Sandstein-, Schluffstein- und Tonstein-Abla-

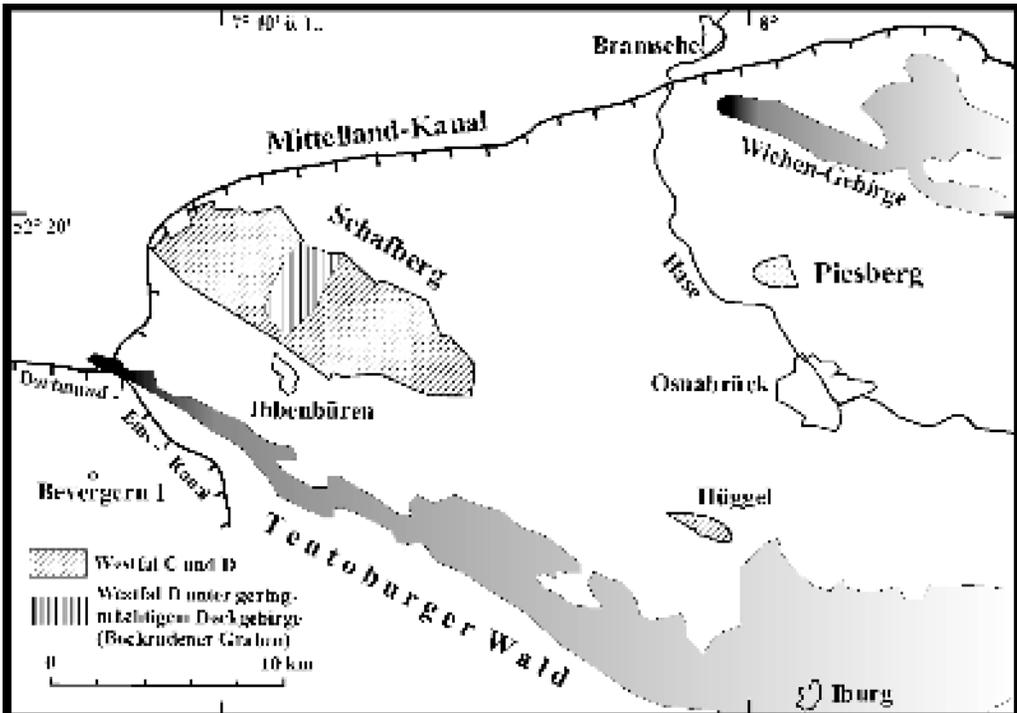


Abb. 1: Die Karbon-Vorkommen im Osnabrücker Bergland und Ansatzpunkt der Tiefbohrung Bevergern 1, die flözführendes Ober-Karbon (Westfalium C) mit einem fossilen Insekten-Rest im Untergrund angetroffen hat. Vereinfacht nach Josten, Köwing & Rabitz (1984).

gerungen bestehende Schichtfolge durch eine Reihe von mehr oder weniger mächtigen Kohle-Flöze, wobei Flöz Zweibänke den Beginn des Westfalium D markiert (Abb. 2). Fundstellen für die Insekten-Reste sind die Tonstein-Lagen im Hangenden der Flöze Zweibänke und Dreibänke.

Bekannt geworden ist das Ober-Karbon im Piesberg insbesondere durch die reichhaltige fossile Flora, die vornehmlich in den Tonstein-Schichten zu finden ist. Detaillierte Floren-Listen für den Aufschluß lieferten in jüngster Zeit Josten, Köwing & Rabitz (1984: 26-32) und Josten & van Amerom (1999). Danach kommen folgende Floren-Elemente (einschließlich der jeweils zugehörigen Organ-Gattungen) vor:

- (1) Sphenophyten (Schachtelhalme) mit den Calamitales: Calamitaceae (Calamiten) und den Sphenophyllales: Sphenophyllaceae (Keilblattgewächse);
  - (2) Lycophyten (Bärlappe) mit den Lepidodendrales: Lepidodendraceae (Schuppen- und Siegelbäume);
  - (3) Pteridophyten (Farnlaubige Pflanzen), darunter echte Farne = Filicophyten und Samenfarne = „Pteridospermae“;
  - (4) *Cordaites* (Coniferen).
- Faunen-Elemente sind in den Schichten des höheren Ober-Karbon im Piesberg recht selten. Immerhin sind – neben den Insekten – in den letzten Jahren einige Besonderheiten bekannt geworden. Zu nennen sind hier recht gut erhaltenen Reste von Xiphosuriden

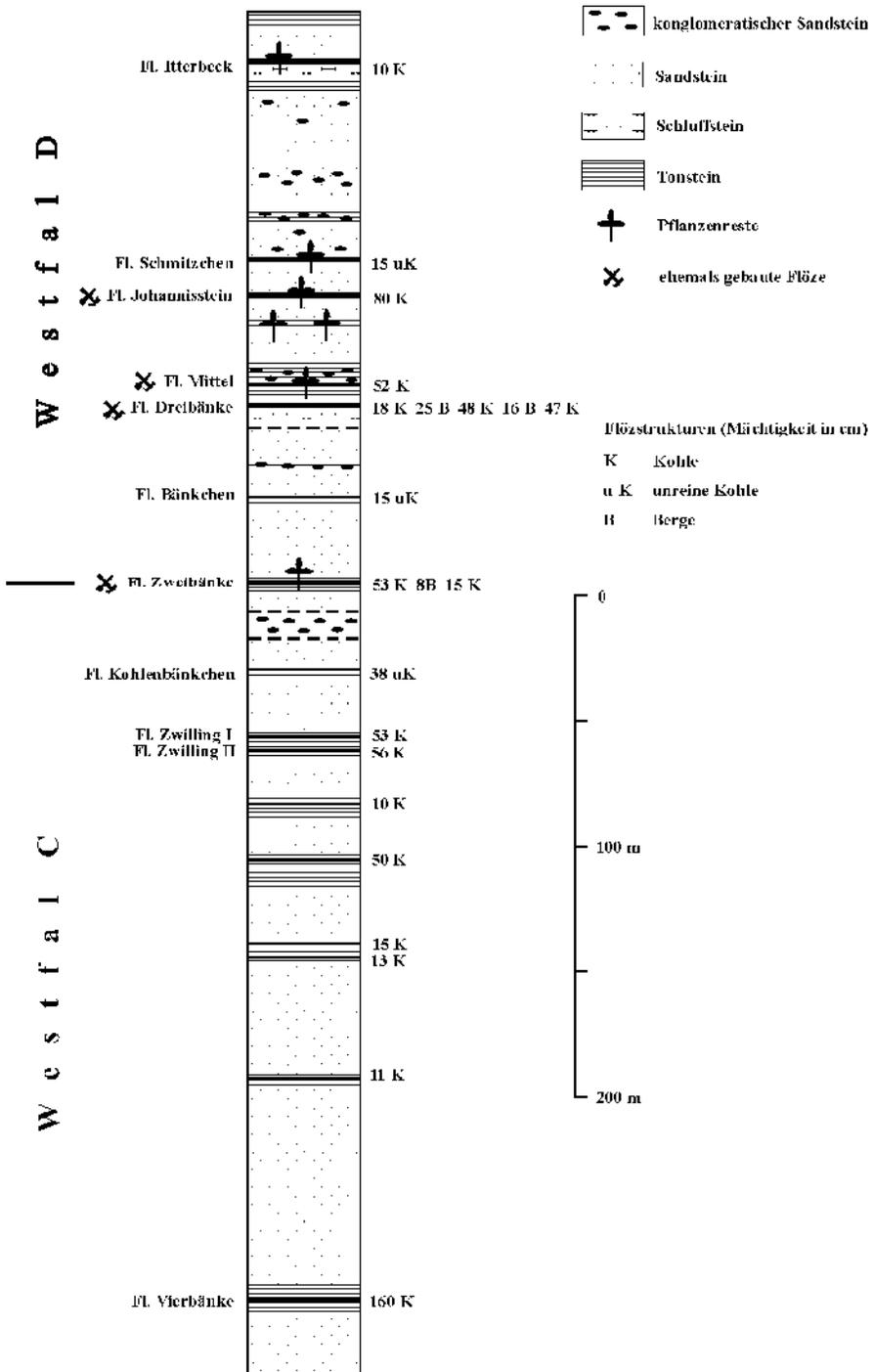


Abb. 2: Schichtenschnitt durch das Ober-Karbon des Piesberges nördlich Osnabrück. Vereinfacht nach Josten, Köwing & Rabitz (1984).

(Schwertschwänze) (Brauckmann 1982; Schultka 2000: *Euproops*), Arachniden (Spinnentiere) (Rössler 1998: *Aphantomartus pustulatus* (Scudder 1884)), „tausendfüßerähnlichen“ Riesen-Arthropoden (Brauckmann et al. 1997: *Arthropleura armata* von Meyer, 1853), Schuppen Fischgestaltiger Wirbeltiere (Palaeonisciden) und Chondrichthyer-Eikapseln (Süßwasser-Haie) (Hartkopf-Fröder, in Vorbereitung: *Palaeoxyris* sp.) sowie ein Vertebraten-Zahn (Schultka 2000). An Mikrofossilien treten gelegentlich „Conchostraca“ („Blattfußkrebse“, „Estherien“; über Flöz Mittel) und Foraminiferen (um Flöz Itterbeck) auf. Des weiteren finden sich selten nonmarine Bivalven (Muscheln: *Anthraconauta*).

Insgesamt sind die Fossilien im Piesberg oft durch einen hellen Gümblit-Belag (eine Varietät vom Hydromuskovit) sehr deutlich und kontrastreich von der umgebenden Matrix abgehoben, was sie optisch sehr attraktiv erscheinen lässt.

## 2 Paläontologischer Teil

Vorbemerkungen: Die Mesothoracal-Flügel entsprechen bei den heutigen Insekten den Vorderflügeln, die Metathoracal-Flügel den Hinterflügeln. Im Gegensatz zu den heute lebenden Formen hatten viele paläozoische Palaeoptera (und einige weitere altertümliche Gruppen) aber zusätzlich auch ein (kurzes) Flügel-Paar am Prothorax, so daß der Begriff Vorderflügel hier irreführend wäre. Als Korrugation wird die Knick-Faltung der Flügel bezeichnet.

Die im Text und in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen zur Aderterminologie bedeuten: C<sup>+</sup> = Costa; ScP<sup>-</sup> = Subcosta posterior; RA<sup>+</sup> = Radius anterior; RP<sup>-</sup> = Radius posterior; MA<sup>+</sup> = Media anterior; MP<sup>-</sup> = Media posterior; CuA<sup>+</sup> = Cubitus anterior;

CuP<sup>-</sup> = Cubitus posterior; AA<sup>+</sup> = Analis anterior; AP<sup>-</sup> = Analis posterior.

### 2.1 Palaeoptera Martynov, 1923

#### 2.1.1 Palaeodictyoptera Goldenberg, 1877

Zur Morphologie und Lebensweise (Brauckmann, Schöllmann & Sippel im Druck): Innerhalb der Palaeodictyoptera ist die Morphologie durch mehrere nahezu vollständig erhaltene Funde sehr gut bekannt, so z.B. von *Homoioptera vorhallensis* Brauckmann & Koch, 1982 aus dem Oberen Namurium B (höheres Marsdenium) von Hagen-Vorhalle (Brauckmann 1991a) und von einigen Arten der Spilapteridae (Brauckmann & Gröning 1998). Angesichts des insgesamt sehr einheitlichen Grund-Bauplans der Palaeodictyoptera (wie ebenso der ihnen nahestehenden Diaphanopterodea und Megasecoptera) ist auch für die übrigen Formen eine ähnliche Gesamt-Gestalt anzunehmen. Entsprechend ist auch eine ähnliche Lebensweise sehr wahrscheinlich.

Die Mundwerkzeuge der Palaeodictyoptera waren zu einem mehr oder weniger langen Saugschnabel umgestaltet, mit dem die Tiere offensichtlich an Pflanzen Säfte, Sporen oder Pollen gesaugt haben (siehe die Rekonstruktion der Spilapteridae-Art *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann & Schneider, 1996 in Brauckmann & Gröning 1998).

Auffällig ist der Besitz eines dritten, am Prothorax ansetzenden Flügel-Paares. Diese Prothoracal-Flügel sind deutlich kleinflächiger als die übrigen Flügel, zeigen aber in einigen Fällen eine analoge Aderung und eine ähnliche Korrugation. Mesothoracal- und Metathoracal-Flügel überlappen einander bei den Homoiopteridae beträchtlich, was in diesem Fall auch für die Flügelstellung am lebenden Tier angenommen werden muß.

Mit den scharfen, zum Teil sägeförmig gestalteten Schneidekanten ihrer Valvulae (Brauckmann 1991a: Abb. 6) haben die Weibchen für die Eier sehr wahrscheinlich schützende Höhlen in Pflanzen eingeschnitten.

Zusammensetzung: Im wesentlichen nach Kukalová-Peck (1991) und Carpenter (1992) umfassen die Palaeodictyoptera etwa 17-21 Familien mit rund 71-86 Gattungen; hinzu kommen weitere 42 Gattungen von unsicherer Familien-Zugehörigkeit. Je nach Auffassung der einzelnen Autoren ändern sich diese ungefähren Zahlen. Die meisten Familien, Gattungen und Arten wurden von Handlirsch (in unterschiedlichen Arbeiten) aufgestellt. Einige weitere Familien wurden früher ebenfalls zu den Palaeodictyoptera gestellt, heute jedoch eher in anderen Ordnungen gruppiert, so z.B. die Syntonopteridae Handlirsch, 1911 (jetzt als mögliche Angehörige der Ephemeroptera (= Eintagsfliegen) gedeutet) und die Permothemistidae Martynov, 1938 (inzwischen gemeinsam mit den Diathemidae Sinitshenkova, 1980 zu einer selbständigen Ordnung Permothemistida Sinitshenkova, 1980 aufgewertet).

#### 2.1.1.1 Homiopteridae Handlirsch, 1906

Typus-Gattung:

*Homiooptera* Brongniart, 1893.

Diagnose:

Siehe Kukalová (1969: 440-442) und Carpenter (1992: 35-36).

##### 2.1.1.1.1 *Homiooptera* Brongniart, 1893

Typus Art:

*Homiooptera woodwardi* Brongniart, 1893.

Diagnose:

Siehe Brauckmann, Koch & Kemper (1985: 25); Ergänzung: Brauckmann (1991a: 194).

Arten und ihre Verbreitung:

- (1) *H. woodwardi* Brongniart, 1893, Stephanium, Commenry (Departement Allier, Zentral-Frankreich);
- (2) *H. gigantea* Agnus, 1902, Stephanium, Commenry (Departement Allier, Zentral-Frankreich);
- (3) *H. kortumi* n. sp., Westfalium D, Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland).
- (4) *H. latipennis* (Handlirsch, 1904), tieferes Westfalium C (Assise de Flénu), Zeche Belle-et-Bonne, Grube Avaleresse bei Frameries (Hainaut, Belgien) (Zuordnung zu *Homiooptera* durch Kukalová 1969 und Kukalová-Peck & Richardson 1983);
- (5) *H. vorhallensis* Brauckmann & Koch, 1982, oberes Namurium B (höheres Marsdenium, Zone R2c1), Hagen-Vorhalle (Ruhrgebiet, Deutschland);

##### 2.1.1.1.1 *Homiooptera kortumi* n. sp.

Abb. 3-7; Taf. 1, Fig. 1-4

Derivatio nominis:

Die neue Art ist benannt nach dem Finder des Holotypus, Herrn Günter Kortum, Amateur-Paläontologe aus Köln. Herr Kortum ist aufgrund seiner langjährigen Kontaktpflege zur Rand Africaans University, Johannesburg, South Africa, sowie seiner großzügigen Unterstützung des dortigen Universitätsmuseums mit zahlreichen Fossildubletten europäischer Fundorte ehrenhalber zum „Fossil Collector for the Museum Collections of the Rand Africaans University“ ernannt worden.

Holotypus:

Der in Abb. 3 und Taf. 1, Fig. 1 dargestellte rechte Flügel; Positiv-Platte aufbewahrt unter der Katalog-Nr. Pal 148 im Museum am Schölerberg, Osnabrück (leg. G. Kortum), Negativ-Platte aufbewahrt in der Sammlung des Finders.

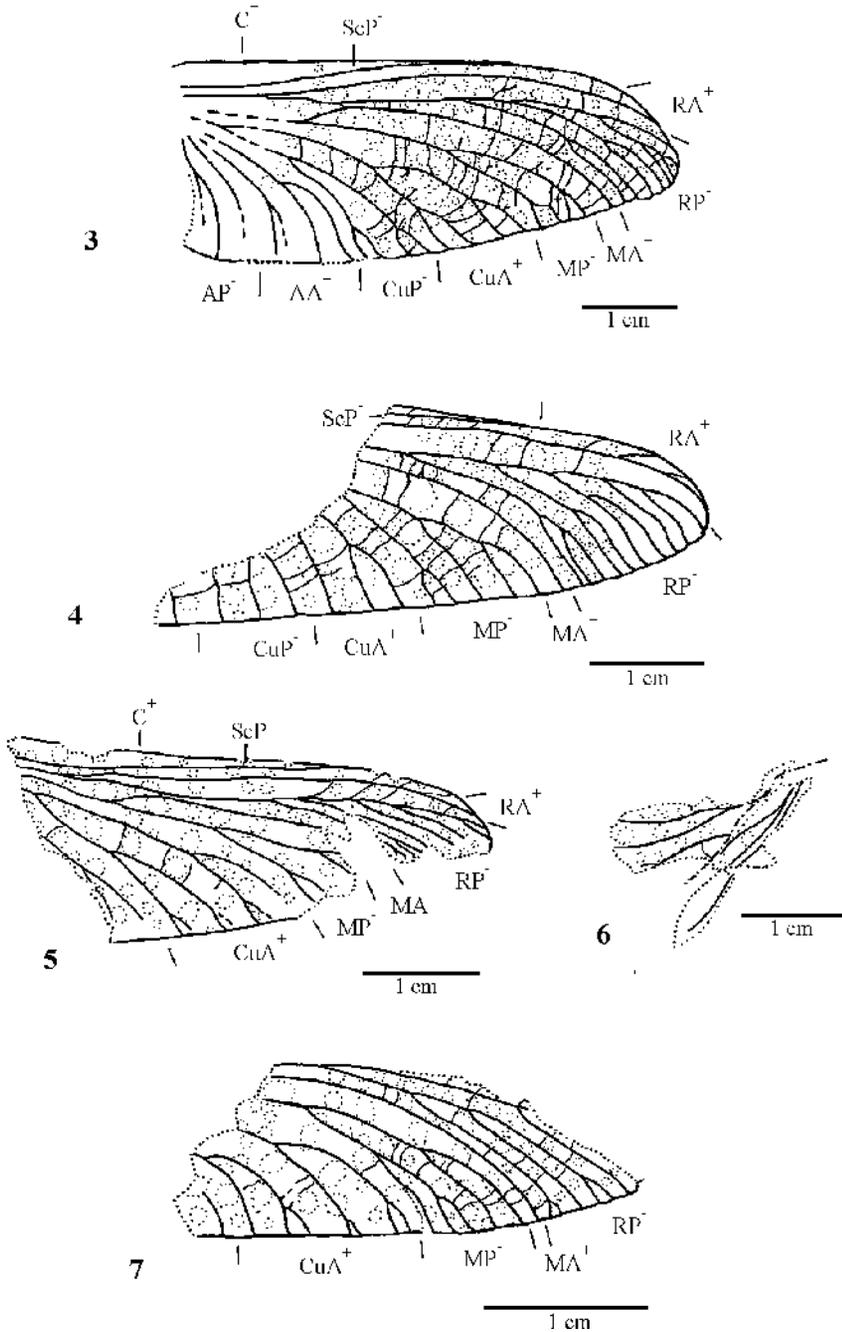


Abb. 3-7: *Homioptera kortumi* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 3. Holotypus, rechter Metathoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte). – 4. Paratypus 1, rechter Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte). – 5. Paratypus 2, linker Flügel (Positiv-Platte). – 6. Flügel-Bruchstücke (auf Positiv-Platte von Paratypus 2). – 7. Paratypus 3, rechter Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

**Locus typicus:**

Steinbruch am Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

**Stratum typicum:**

Hangendes von Flöz Zweibänke, unterstes Westfalium D (Ober-Karbon).

**Paratypen:**

(1) Das unvollständig erhaltene Exemplar (Abb. 4; Taf. 1, Fig. 2) aus dem Hangenden von Flöz Dreibänke/Westfalium D vom locus typicus, aufbewahrt unter Nr. F4 in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen, Herrn Michael Sowiak (Osnabrück), (2) das Exemplar (Abb. 5; Taf. 1, Fig. 3) und (3) das Flügel-Fragment (Abb. 7; Taf. 1, Fig. 4) aus dem Hangenden von Flöz Zweibänke/unterstes Westfalium D von derselben Lokalität, beide aufbewahrt in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen Herrn Clemens Kohler (Göttingen).

**Diagnose:**

Eine Art der Gattung *Homoioptera* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination: ScP<sup>-</sup> mäßig lang (Autapomorphie); RP<sup>-</sup> kleinflächig, eng gefächert und mit ca. 8 bis 10 terminalen Zweigen; Ursprung von RP<sup>-</sup> deutlich proximal zu dem von MA<sup>+</sup> und distal zu dem von CuA<sup>+</sup>; MA<sup>+</sup> unverzweigt, proximal stark dem RP<sup>-</sup> genähert und mit diesem über eine Stützzader rp-ma verbunden (Autapomorphie); MP<sup>-</sup> mit 4 bis 5 terminalen Seitenästen; CuA<sup>+</sup> ähnlich wie CuP<sup>-</sup> mit 3 bis 4 terminalen Zweigen; CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> mit nahezu parallelem Aderverlauf; Aufspaltungsmuster der Analis ohne die randlichen kurzen Seitenäste; Hauptadern proximal nur wenig sigmoidal schwingend; dunkle Flecken rundlich, Flecken-Verteilung in typischer Weise ungeordnet.

**Holotypus**

Abb. 3; Taf. 1, Fig. 1

**Erhaltung:**

Aufgrund der deutlich erkennbaren Korrugation in der oberen Flügelhälfte handelt es sich um einen rechten Flügel. Die gerade Ausrichtung des Vorderrandes und die steil auf den Hinterrand treffenden Adern der nicht deutlich verschmälerten Analis-Area lassen einen rechten Metathoracal-Flügel vermuten. Diese Vermutung wird gestützt durch ähnliche morphologische Unterschiede zwischen Vorder- und Hinter-Flügel bei der Typus-Art.

Es konnte Positiv- wie Negativ-Platte geborgen werden. Die bessere Erhaltung und die vollständiger Aderung zeigt die Positiv-Platte. Vorderrand, Apex und der Hinterrand-Abschnitt von Apex bis CuP<sup>-</sup>-Area sind komplett erhalten, der hintere Analis-Bereich sowie die eigentliche Basis der Hauptadern weisen Lücken auf. So sind die terminalen Äste sowie der Ursprung von AA<sup>+</sup> und AP<sup>-</sup> und der proximale Hinterrand nur teilweise überliefert. Der Flügel ist an einigen Stellen von Abdrücken kleinster Pflanzenreste überdeckt bzw. unterlagert, was allerdings auf die gute Erhaltung der Aderung keinen Einfluss hat. Lediglich die Queraderung ist dadurch und auch sonst nur schwierig zu erkennen. Ein kleiner Riss durchzieht quer den basalen Abschnitt (vom Beginn des Vorderrandes entlang den Ästen der Analis). Auffällig sind dunkle runde Flecken unterschiedlicher Größe, die über den gesamten Flügel unregelmäßig verteilt zu sein scheinen, im basalen Abschnitt jedoch schlecht erhalten sind.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 54; Gesamtlänge (geschätzt) = maximal 60; Breite = 22.

**Beschreibung:**

Gleichmäßig breiter, langgestreckt wirkender rechter Flügel (vermutlich Metathoracal-Flü-



Tafel 1

Insekten-Reste aus dem Westfalium D, Piesberg nördlich Osnabrück.

Fig. 1: *Homoioptera kortumi* n. sp., Holotypus, rechter Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 1,1.

Fig. 2: *Homoioptera kortumi* n. sp., Paratypus 1, rechter Flügel (Positiv-Platte), x 1,2.

Fig. 3: *Homoioptera kortumi* n. sp., Paratypus 2, linker Flügel (Positiv-Platte), x 1,4.

Fig. 4: *Homoioptera kortumi* n. sp., Paratypus 3, rechter Flügel (Positiv-Platte), x 1,8.

gel), Verhältnis Länge : Breite = ca. 2,7 : 1; größte Breite im Bereich der Analis-Area; Vorderrand nahezu gerade ausgerichtet; Apex breit gerundet, deutlich asymmetrisch nach hinten gerichtet; mit dem nur schwach konvex gebogenen Hinterrand einen Winkel von ca. 65°-70° bildend, wobei die sich ergebende Ecke gleichmäßig abgerundet ist; Hinterrand-Biegung im Bereich von CuP<sup>-</sup>; Hinterrand beim Auftreffen der Seitenadern stellenweise leicht eingekerbt; Flügel-Umriss ohne konkave Abschnitte (schwach konkaver Abschnitt am proximalen Vorderrand durch leichte postmortale Beschädigung an dieser Stelle vorgetäuscht); Aderung einschließlich der Hauptadern relativ fein und weitmaschig, besonders in der vorderen Flügelhälfte recht offen wirkend, da die Gabelungen von MP<sup>-</sup>, CuA<sup>+</sup>, CuP<sup>-</sup> und der Seitenzweige von RP<sup>-</sup> erst in der hinteren Flügelhälfte einsetzen; alle Verzweigungen bifurcat (nicht pectinat);

C<sup>+</sup> über eine weite Strecke gerade verlaufend; Costal-Area nahe der Basis relativ breit; ScP<sup>-</sup> und RA<sup>+</sup> bei kurzer Distanz zueinander nahezu parallel; ScP<sup>-</sup> mäßig lang, etwa nach 2/3 der Flügel-Länge in C<sup>+</sup> mündend;

RA<sup>+</sup> unverzweigt und bis kurz vor den Apex reichend; Interradial-Area breit; Ursprung von RP<sup>-</sup> nahe der Basis, etwa nach 1/5 der Flügel-Länge; Verlauf von RP<sup>-</sup> subparallel zum Vorderrand; Hauptader von RP<sup>-</sup>

kurz vor dem Apex in den Vorderrand einmündend und mit spät einsetzenden 3 Seitenästen, diese wiederum randlich gegabelt; distaler Seitenast dreifach aufgespalten, RP<sup>-</sup> somit mit insgesamt 8 terminalen Zweigen; alle Seitenäste von RP<sup>-</sup> schwach konvex gebogen, ähnlich wie der Bereich unmittelbar vor dem Apex und wie dieser im gleichen Winkel zum Hinterrand ausgerichtet; RP<sup>-</sup>-Area (Postradial-Feld) kleinflächig und enggefächert;

MA<sup>+</sup>-Ursprung distal vom RP<sup>-</sup>-Ursprung gelegen; MA<sup>+</sup> unverzweigt und direkt nach seinem Ursprung so stark konvex in Richtung Vorderrand gebogen, dass es zu einer Beinahe-Berührung mit RP<sup>-</sup> und zur Ausbildung einer sehr kurzen Stützwader rp-ma oder zumindest zu einer merklichen Verdickung zwischen beiden Adersträngen kommt; MA<sup>+</sup> weiter distal der Biegung des apex-nahen Vorderrandes bzw. der RP<sup>-</sup>-Seitenäste angepaßt; Intermedial-Area etwa so breit wie Interradial-Area; MP<sup>-</sup> mit weit distaler Verzweigung; beide Äste relativ nahe dem Hinterrand erneut, aber weit gegabelt; Abschnitt MA<sup>+</sup> + MP<sup>-</sup> am Hinterrand ebenso breit wie die RP<sup>-</sup>-Area; M<sup>+</sup> + RP<sup>-</sup> das distale Drittel des Hinterrandes bildend;

Ursprung von CuA<sup>+</sup> nahe der Basis, proximal zum Ursprung von RP<sup>-</sup> und MA<sup>+</sup>; Verzweigung von CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> ebenfalls weit distal, mit morphologisch und zahlenmäßig gleichem Aufspaltungs-Modus wie MP<sup>-</sup>, d. h. jeweils mit 4 kurzen terminalen Zweigen; die Enden der terminalen Zweige von CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> nicht geradlinig zum Hinterrand gerichtet, sondern konkav (bezüglich Vorderrand) in Richtung Apex und spitzwinkelig zum Hinterrand ausschwingend; CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> parallel verlaufend; Cubital-Area sehr breit gefächert und großflächig, das mittlere Drittel des Hinterrandes einnehmend;

AA<sup>+</sup> und AP<sup>-</sup> jeweils mit mindestens einer Gabelung; Äste von AA<sup>+</sup> vermutlich mit zu-

sätzlicher enger Aufspaltung; alle Analis-Zweige allerdings ohne die vorher bei MP<sup>-</sup> und Cu beschriebenen kurzen randlichen Gabelungen; distaler Zweig von AA<sup>+</sup> sinusförmig parallel zum proximalen Seitenast von CuP<sup>-</sup> schwingend; Praeanal-Area im hinteren Bereich dadurch sehr eng;

Queraderung, soweit erkennbar, sehr zart und unregelmäßig; Queradern im distalen Flügelbereich gerade, im mittleren Bereich leicht gebogen, meist unverzweigt und nicht anastomosierend.

Flügel-Fläche mit dunklen runden Flecken von unterschiedlicher Größe, ohne strenges Ordnungsprinzip; es deutet sich lediglich eine schwache Größenabstufung vom Apex-Bereich bzw. den Randbezirken hin zur Flügelmitte an, wobei die größeren, meist weniger gerundeten Flecken zur Mitte hin konzentriert sind.

Paratypus 1

Abb. 4; Taf. 1, Fig. 2

Erhaltung:

Aufgrund der gut erkennbaren Korrugation liegt hier ein rechter Flügel vor. Vorder- und Hinterrand sind noch gerader ausgerichtet als die entsprechenden Partien des Holotypus, wodurch der Flügel insgesamt noch schlanker wirkt. Eine derartige Variabilität im Umriss ist für die Homiopteridae hinreichend bekannt (Brauckmann 1991a). Die Entscheidung für einen Mesothoracal- oder Metathoracal-Flügel ist mangels Erhaltung nicht möglich. Es gilt zudem das unterschiedliche Alter beider Flügel zu berücksichtigen, so dass auch phylogenetische Veränderungen die Unterschiede im Umriss beider Flügel beeinflusst haben können.

Dem Flügelfragment, das als Positiv- wie Negativ-Platte geborgen werden konnte, fehlt die Basis mit den Hauptadern-Verzweigungen. Vom Vorderrand ist das distale Drit-

tel bis zum Apex, vom Hinterrand der Abschnitt von  $CuP^-$  bis Apex erhalten. Im apikalen hinteren Bereich wurde der Flügel in Richtung zur Basis gestaucht, so dass die distalen Adern des  $RP^-$ -Fächers nicht mehr ursprünglich ausgerichtet sind. Kleine dünne Pflanzen-Stengel durchziehen an einigen Stellen das Objekt. Die Aderung ist sehr gut zu erkennen; die unregelmäßig angeordneten Quer-Adern sind besser sichtbar als beim Holotypus. Im hinteren Flügelabschnitt zeichnet sich ein dem Holotypus vergleichbares Flecken-Muster ab, was als wichtiges Identitätsmerkmal zu werten ist.

Weitere wichtige diagnostische Merkmale, die eine Zuordnung des Fragmentes zu *H. kortumi* n. sp. absichern, sind der Flügel-Umriss, der Ader-Verzweigungsmodus, die Ader-Biegungen und Abstände zueinander sowie der Verlauf von  $ScP^-$ .

Maße (in mm): erhaltene Länge = 45; erhaltene Breite = 18. Damit offensichtlich länger als der Holotypus.

#### Beschreibung:

Vorderrand ( $C^+$ ) und Hinterrand dieses rechten Flügels mit nahezu linearer Ausrichtung; dadurch gleichmäßig langgestreckt und schlank wirkend; Apex rundlich bis oval, im Vergleich zum Holotypus kaum asymmetrisch nach hinten gerichtet; Aderung relativ fein; Ader-Verzweigungen alle bifurcat;  $ScP^-$  in Höhe der zweiten Verzweigung von  $RP^-$  und etwa nach  $2/3$  der Flügel-Länge in  $C^+$  mündend;  $RA^+$  und  $RP^-$  subparallel zu  $C^+$ ;  $RA^+$  unverzweigt und im Apex endend; Interradial-Area auffällig breit und ohne Queraern;

$RP^-$  mit insgesamt 10 terminalen Ästen, wobei der proximale Seitenast dreifach und beide nachfolgenden Seitenäste einfach aufgespalten;  $RP^-$ -Fächer tiefer einsetzend als beim Holotypus;  $MA^+$  sehr nahe und parallel

zum proximalen Seitenast von  $RP^-$  verlaufend; dadurch Intermedial-Area abschnittsweise selbst breiter als Interradial-Area;  $MP^-$  mit 5 terminalen Zweigen, wobei distaler Ast dreifach gegabelt;  $MP^-$ -Aufgabelung sehr tief positioniert;

$CuA^+$  und  $CuP^-$  mit vermutlich gleichem Aufspaltungsmuster und parallelem Ader-Verlauf; jeweils distaler Ast mit 2 kurzen terminalen Zweigen; Cubital-Area ebenso wie  $MP^-$  sehr breitgefächert;

Queraderung zart und unregelmäßig, meist unverzweigt und gerade; Flügel-Fläche soweit erhalten mit dunklen, teilweise runden Flecken unterschiedlicher Größe; Positionierung der Flecken ähnlich wie bei Holotypus.

#### Paratypus 2

Abb. 5; Taf. 1, Fig. 3

#### Erhaltung:

Neben diesem nur unvollständig erhaltenen linken Flügel befindet sich auf derselben Tonschiefer-Platte ein weiteres Flügel-Fragment. Zwischen diesem vierten Exemplar, dem Paratypus 3, und dem Paratypus 2 beträgt die Schichtdicke etwa 10 mm. Dieser deutliche Abstand sollte eigentlich eine Zugehörigkeit beider Flügel zu einem Individuum ausschließen. Vom Paratypus 2 ist nur die Positiv-Platte in einem auswertbaren Zustand. Die Flügel-Basis, die Analis-Area sowie der distale Hinterrand sind nicht erhalten. Eine Stauchungszone und parallel dazu ein Riss durchziehen quer das letzte Flügel-Viertel. Die Aderung und Korrugation sind markant und gut erkennbar. Lediglich die terminalen Zweige kurz vor dem Hinterrand sind ähnlich wie die wenigen feinen Queraern nur schwach ausgeprägt. Eine optimale Erhaltung zeigt das allen Exemplaren typische Fleckenmuster. Die kleinen runden Flecken sind zweifelsohne Löcher in der Flü-

gel-Membran, da dort die Gesteins-Matrix durchschaut. Die Verteilung der Flecken ist vergleichbar ungeordnet wie beim Holotypus mit einer Konzentration der etwas größeren in Flügel-Mitte, im Bereich der Hauptadern-Gabelungen.

Interessanterweise ragen unterhalb des beschädigten hinteren Apex zwei weitere Flügel-Bruchstücke (Abb. 6) heraus, die aufgrund ihrer Aderung in diesem Falle nicht abgetrennte Teile des hier beschriebenen Flügels sondern Reste eines der drei übrigen Flügel genau dieses einen Individuums darstellen. Eine Zuordnung beider als Metathoracal- bzw. Mesothoracal-Flügelpaar oder als Mesothoracal- und Metathoracal-Flügelpaar ist nicht möglich.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 45; Gesamtlänge (geschätzt) = 50; erhaltene Breite = 18; Gesamtbreite (geschätzt) = 20.

#### Beschreibung:

Relativ schlanker linker Flügel; größte Breite vermutlich im Bereich der Analis-Area; Vorderrand gerade ausgerichtet, sieht man von einer sehr schwachen konkaven Krümmung in der ersten Flügel-Hälfte ab; Apex rundlich bis oval; Hinterrand, soweit erhalten, in Flügel-Mitte linear; alle Hauptadern kräftig ausgebildet und meist bifurkat verzweigend; Costal-Area in Basisnähe breit; ScP<sup>-</sup> und R/RA<sup>+</sup> parallel angeordnet und beide mit leichter konkaver Biegung in Höhe des RP<sup>-</sup>-Ursprungs; ScP<sup>-</sup> noch deutlich vor Apex in C<sup>+</sup> einmündend; RA<sup>+</sup> unverzweigt und im Apex endend; Interradial-Area relativ breit; R-Gabelung im ersten Flügel-Drittel, proximal zur M-Gabelung, aber distal zur Cu-Auftrennung (die bei diesem Exemplar gut sichtbar erhalten); RP<sup>-</sup> subparallel zu RA<sup>+</sup> schwingend und im Apex endend; RP<sup>-</sup> mit 5 Seitenästen ebenso wie RP<sup>-</sup> des zweiten Exemplares stärker verzweigt als beim Holotypus; Zahl

terminaler Zweige unbestimmbar; RP<sup>-</sup>-Fächer langgestreckt und eng;

MA<sup>+</sup> zunächst zum Vorderrand ausgerichtet und dann nach starker konvexer Biegung subparallel und nahe zum ersten Seitenast von RP<sup>-</sup> zum Hinterrand schwingend; MA<sup>+</sup> am Scheitelpunkt ihrer Biegung beinahe RP<sup>-</sup> berührend; extrem kurze Stützader rp-ma (bzw. Knotenpunkt) ausbildend; Intermedial-Area vergleichbar breit wie Interradial-Area;

MP<sup>-</sup>-Aufspaltung tief und merklich proximal zur ersten RP<sup>-</sup>-Verästelung; beide Seitenäste von MP<sup>-</sup> erneut gegabelt; CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> mit nahezu parallelem Aderverlauf und gleichem Aufspaltungsmuster; CuP<sup>-</sup> mit vier terminalen Zweigen; distaler Ast von AA<sup>+</sup> mindestens einfach gegabelt;

gerade einfache Queradern nur in geringer Anzahl überliefert und in Subcostal- und Interradial-Area eher diagonal zwischen den Hauptadern verlaufend; Flecken-Streumuster sehr exakt ausgeprägt; Flecken rund, klein und ungeordnet; die etwas größeren in Flügel-Mitte positioniert.

#### Paratypus 3

Abb. 7; Taf. 1, Fig. 4

#### Erhaltung:

Von dem nur bruchstückhaft erhaltenen rechten Flügel sind sowohl Positiv- wie Negativ-Platte vorhanden. Es fehlt die Basis mit den Hauptader-Stämmen, der Vorderrand mit Subcosta und Radius, der Apex und die Analis-Area. Vom Hinterrand sind etwa zwei Drittel existent. Am proximalen Seitenast von MP<sup>-</sup> ist der Flügel vom Hinterrand her eingegrissen. Ansonsten erscheint das Flügel-Fragment in Fortsetzung des Risses kräftig gestaucht und geknittert; die Aderung samt Queradern sind allerdings noch gut zu erkennen. Besonders auffällig sind kleine runde dunkle Flecken unterschiedlicher Größe, die als ungeordnetes Muster das gesamte Frag-

ment überziehen. Bemerkenswert sind auch zahlreiche faden- und büschelförmige Substrukturen auf der Flügel-Oberfläche. Das Fleckenmuster, der Aderverzweigungsmodus sowie die Art der Aderbiegungen charakterisieren dieses Exemplar ebenfalls als zu *H. kortumi* n. sp. gehörig.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 31; erhaltene Breite = 10.

**Beschreibung:**

Hinterrand ähnlich gerade ausgerichtet wie der des zweiten Exemplares; erster Seitenast von  $RP^-$  mehrfach verzweigt, mit insgesamt 5 terminalen Zweigen;  $MA^+$  ungegabelt und relativ eng und parallel zum proximalen Seitenast von  $RP^-$  verlaufend;  $MP^-$  mehrfach verzweigt, wobei proximaler Ast mit 3 und distaler Ast mit 2 terminalen Zweigen;  $CuA^+$ -Aufspaltung analog zu der von  $CuP^-$  mit erneuter terminaler kurzer Gabelung des jeweiligen distalen, stärker konvex gebogenen Astes; Cubital-Area sehr breitgefächert;

Queraderung zart und unregelmäßig, unverzweigt und gerade; Flügel-Membran mit dunklen runden Flecken (Löchern) unterschiedlicher Größe; Verteilung der Flecken ähnlich wie bei Holotypus und den beiden anderen Exemplaren.

**Beziehungen:**

Drei kennzeichnende Merkmale der Gattung *Homoioptera* sind bei *H. kortumi* n. sp. nicht sonderlich ausgeprägt bzw. aufgrund des proximal unvollständigen Erhaltungszustandes der Flügel nicht nachweisbar: Erhaltungsbedingt unklar ist, ob (1) C und Sc basal jeweils in einen Vorder- und einen Hinterast gegabelt (Kukalová-Peck & Richardson 1983) und (2) die Hauptadern im proximalen Drittel konvex gebogen sind. Diese sigmoidale Biegung wird bei den vergleichbaren Ar-

ten durch einen ausgeprägten konkaven Abschnitt der M-Hauptader zusätzlich betont. Bei der vorliegenden Art ist eine schwache konkave Biegung von  $ScP^-$  und  $R^+$  bzw.  $RA^+$  in Höhe der R-Gabelung vielleicht ein Hinweis für ein mögliches sigmoidales Schwingen der Hauptadern; so deutlich, wie es von den übrigen *Homoioptera*-Arten bekannt ist, dürfte es bei *H. kortumi* n. sp. nicht ausgeprägt sein. Das dritte Merkmal, ein sklerotisierter Streifen (knötchenartige Verdickungen) unterhalb und entlang der Costa, der besonders deutlich in den größeren Spezies der Homiopteridae anzutreffen ist, scheint definitiv zu fehlen.

*Homoioptera kortumi* n. sp. steht in enger Beziehung zur Typus-Art *H. woodwardi*. Eine weitgehende Übereinstimmung besteht in der Ader-Orientierung und dem Verzweigungs-Modus (Tab. 1). Für die Metathoracal-Flügel von *H. woodwardi* werden diese Gemeinsamkeiten noch ergänzt durch (1) die in ähnlicher Weise ungeordnete Verteilung der – gegenüber *H. kortumi* n. sp. allerdings kleineren – runden Flecken auf der Flügel-Fläche, (2) einen ähnlich geraden Vorderrand und (3) das nicht sonderlich ausgeprägte sigmoidale Schwingen der Hauptadern. Darüber hinaus nähern sich  $RP^-$  und  $MA^+$  auch bei *H. woodwardi* beträchtlich; der Schritt zur Ausbildung einer kurzen Stützader  $rp-ma$  ist bei dieser Art somit nicht weit. Trotzdem ist eine Abgrenzung der neuen Art *H. kortumi* n. sp. durch folgende diagnostischen Merkmale zweifelsfrei möglich:

- (1) die kleineren Flügel-Dimensionen (Flügel-Länge von *H. woodwardi* = 74 mm, Breite = 27–31 mm);
- (2) den nicht auf der Flügel-Achse orientierten, sondern stark zum Hinterrand verschobenen Apex;
- (3) die merklich kürzere und nicht bis zum Apex reichende  $ScP^-$ ;
- (4) den längeren Postradial-Fächer;

Tab. 1: Aufspaltungsmuster der Hauptadern bei *Homoioptera*-Arten – Anzahl terminaler Zweige (VF = Vorder-Flügel; HF = Hinter-Flügel; (..) = Anzahl extrem kurzer randlicher Zweige)

|                          | AP  | AA  | CuP | CuA | MP  | MA    | RP      |
|--------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-------|---------|
| <i>H. woodwardi</i>      |     |     |     |     |     |       |         |
| linker VF                | 6   | 4   | 3   | 4   | 5   | 1+(1) | 7+(2)   |
| linker HF                | 6   | 3   | 2   | 2+? | 3+? | 1+(?) | 5+?     |
| rechter VF               | 5+? | 4   | 3   | 3   | 4   | 1     | 7+?     |
| rechter HF               | 6   | 2   | 2   | 4   | 4   | 1     | 5+?     |
| <i>H. woodwardi</i>      |     |     |     |     |     |       |         |
| Mittelwert               | 6   | 3-4 | 2-3 | 3-4 | 4   | 1     | 7       |
| <i>H. gigantea</i>       |     |     |     |     |     |       |         |
|                          | 5+? | 4   | 4   | 7   | 5   | 1     | 9       |
| <i>H. kortumi</i> n. sp. |     |     |     |     |     |       |         |
| Holotypus                | 3+? | 3+? | 4   | 4   | 4   | 1     | 8       |
| Paratypus 1              | ?   | ?   | 3   | 3   | 5   | 1     | 10      |
| Paratypus 2              | ?   | 2+? | 4   | 3+? | 4+? | 1     | 9+?     |
| Paratypus 3              | ?   | ?   | 3   | 3   | 5   | 1     | 6+(1)+? |

- (5) die breitere Cubital-Area, das aus den weiter proximal einsetzenden Gabelungen von CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> resultiert;
- (6) die auffällig engere Praeanal-Area;
- (7) die wenig verzweigte und weitmaschigere Queraderung;
- (8) die gegenüber *H. woodwardi* gröberen runden Flecken auf der Flügel-Fläche.

*H. gigantea* ist leicht unterscheidbar durch die bedeutend größeren Ausmaße (Meso-thoracal-Flügel-Länge = 187 mm) und den schlankeren, distal falcaten Flügel-Umriss mit deutlich zugespitztem Apex. Die übrigen Differenzierungen bei *H. gigantea* sind ein distal zur Flügel-Mitte plazierter MA<sup>+</sup>-Ursprung, eine – wohl auch größenbedingte – weiter distal gelegene und stärkere Verzweigung von MP<sup>-</sup> und CuA<sup>+</sup> (Tab. 1) sowie eine abweichende Fleckung. Diese setzt sich aus irregulär gruppierten kleinen Punkten und vier Querbändern mit größeren Flecken zusammen.

Die nur aus einem Flügel-Fragment bekannte Art *H. latipennis* besitzt deutlich kleinere Ausmaße (geschätzte Flügel-Länge = ca. 33 mm) und weicht durch folgende Merkmale deutlich ab: RP<sup>-</sup>-Ursprung distal zu

MA<sup>+</sup>-Ursprung; MA<sup>+</sup> nähert sich kaum RP<sup>-</sup>; RP<sup>-</sup> eher ärmer und MP<sup>-</sup> eher reicher verzweigt als bei *H. kortumi* n. sp. Ader-Biegungen und Anordnung der Queradern sind allerdings sehr ähnlich.

Die stratigraphisch ältere *H. vorhallensis* aus dem Namurium B weist morphologisch markante Unterschiede in der Aderung auf. Diese Art ist mittlerweile in 6 Exemplaren bekannt (Koch, Brauckmann & Gröning, 2000) und die am besten bekannte Spezies der Homiopteridae überhaupt.

Am auffälligsten bei *H. vorhallensis* sind intensiv und eng verzweigte Seitenadern, die jeweils zwischen 7-14 Terminal-Zweigen für RP<sup>-</sup>, MP<sup>-</sup>, CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> aufweisen können. Im Gegensatz zu *H. kortumi* n. sp. und *H. gigantea* enden auch die Analis-Seitenadern von *H. vorhallensis* mit zahlreichen kurzen randlichen Ästen.

Diese reichere Ader-Verzweigung von *H. vorhallensis* im Vergleich zu den stratigraphisch jüngeren Arten kann als reduktive Entwicklung innerhalb der Gattung gewertet werden. Da *H. kortumi* n. sp. als chronologisches Bindeglied zwischen der wesentlich älteren *H. vorhallensis* und den etwas jüngeren *H. woodwardi* und *H. gigantea* jedoch

nicht den erwarteten mittleren Verzweigungsgrad aufweist, sondern den ärmeren der beiden jüngeren Arten, wird die Annahme einer eher buschartigen Evolution innerhalb dieser Gattung (Brauckmann 1991: 75) gestützt. Dies setzt ein Überleben zahlreicher Mutanten unter den damaligen Lebensbedingungen voraus.

*H. kortumi* n. sp. ähnelt im gesamten Flügel-Umriss überraschend der gleichaltrigen und verwandten *Thesoneura americana* Carpenter, 1944 (Homiopteridae) aus dem Westfalium D von Illinois (USA), der ebenfalls  $CP^-$  und  $ScA^+$  sowie die typische basale sigmoidale Schwingung der Hauptadern fehlen. Allerdings sind die Flügel-Ausmaße (Flügel-Länge = 102 mm) und der Charakter des Ader-Verlaufs und der Verzweigung gänzlich verschieden; insbesondere der pectinate Verzweigungsmodus von  $CuA^+$  mit einer größeren Zahl nach vorne gerichteter Seitenäste hebt sich deutlich von dem von *H. kortumi* n. sp. ab. Hieraus resultiert die extrem breite  $CuA^+$ -Area von *Th. americana*.

Wichtigste Autapomorphien von *H. kortumi* n. sp. sind: (1) die gegenüber den übrigen Arten der Gattung verkürzte  $ScP^-$  und (2) die starke Annäherung von  $RP^-$  und  $MA^+$  im proximalen Abschnitt mit der Ausbildung einer Stützzader  $rp-ma$ , beides progressive Entwicklungen. Das weniger deutliche sigmoidale Schwingen der Hauptadern im proximalen Drittel dürfte eher als plesiomorph zu werten sein. Dieses Merkmal ist bei vielen ursprünglichen Palaeodictyoptera vorhanden.

#### Variabilität:

Wie der Vergleich des Aufspaltungsmuster von  $RP^-$  bis  $AP^-$  aller vier Exemplare untereinander zeigt (siehe Tab. 1), ergeben sich Unterschiede in der Anzahl terminaler Zweige. Beim Holotypus sind  $RP^-$  und  $MP^-$  weniger verzweigt,  $CuA^+$  und  $CuP^-$  jedoch um einen kurzen Zweig mehr. Der jeweilige differen-

zierte Verzweigungsmodus der Seitenäste von  $RP^-$  unterstreicht zusätzlich die breite Variabilität von *H. kortumi* n. sp. in der Flügel-Aderung. Beachtenswert sind besonders die Größenunterschiede der einzelnen Flügel. Der Paratypus 3 ist in seinen Dimensionen vergleichbar zum Paratypus 2; beide sind aber merklich kleiner als der Holotypus und der Paratypus 1. Ein Vergleich mit der noch kleinwüchsigeren *H. latipennis* drängt sich zwar für die Paratypen 2 und 3 von *H. kortumi* n. sp. auf; dieser zeigt aber, dass die oben aufgeführten Merkmalsunterschiede zwischen beiden Arten natürlich auch für die beiden vorliegenden kleineren Exemplare von *H. kortumi* gelten, so eine zur  $MP^-$ -Auftrennung deutlich distal und nach hinten verschobene  $RP^-$ -Aufspaltung. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt und in Ermangelung weiteren Flügel-Materials ist deshalb eine Einbeziehung dieser etwas kleineren Varianten zur neuen Art gerechtfertigt. Gestützt wird diese Aussage durch ähnlich auffällige Größenunterschiede einzelner Exemplare innerhalb der Art *H. vorhallensis* (Brauckmann 1991a: Abb. 11-14).

Zur Farb-Verteilung auf fossilen Flügeln: Auf den Flügeln zahlreicher fossiler Insekten-Arten sind Reste der ursprünglichen Farb-Verteilung erhalten. Ihre Anordnung ist art-spezifisch und kann leicht für die Bestimmung und Diagnose der einzelnen Arten herangezogen werden. Gewöhnlich sind die Farbflecken bei paläozoischen Formen gegenüber der Umgebung heller. Präparations-Versuche zeigen, dass die Trennung der Gesteins-Matrix im Bereich der schwarzen (inkohlierten) Flügel-Membran relativ leicht erfolgt. An den Flecken jedoch lässt sich keine klare Trennfläche erkennen; hier besteht die Gefahr, durch die Flügelfläche hindurch zu präparieren. Die Flügel-Membran ist in diesen Regionen offensichtlich bei der Fossilisierung zerstört. Es ist anzunehmen, dass

dies auf im Flügel enthaltene Pigmente zurückzuführen ist. Daher dürften die (zumeist) helleren Flecken am lebenden Tier die Farbtupfer gewesen sein, wohingegen die schwarz (inkohlt) überlieferten Partien ursprünglich wahrscheinlich durchscheinend waren. Diese Annahme wird nachdrücklich unterstützt durch die Farbverteilung an vergleichbaren rezenten Insekten.

Dass bei *H. woodwardi* scheinbar helle, bei *H. kortumi* n. sp. hingegen dunkle Flecken vorliegen, liegt an der unterschiedlichen Erhaltung: *H. woodwardi* liegt vor als inkohlter Rest; die inkohlte (schwarze) Flügel-Membran ist an den Flecken zerstört, und die hellere Gesteins-Matrix bildet zur schwarzen Membran einen deutlichen Kontrast. Am Piesberg ist aber die Membran mit dem hellen (gelblich-ockerfarbenen) Mineral Gümbelet überdeckt; wo im Bereich der Flecken die dunklere Gesteins-Matrix durchschaut, erscheinen nunmehr dunkle Flecken gegenüber der Umgebung.

#### 2.1.1.2 Breyeriidae Handlirsch, 1906

Typus-Gattung:

*Breyeria* de Borre, 1875.

Diagnose:

Siehe Kukalová (1969: 464) und Carpenter (1992: 35).

#### 2.1.1.2.1 *Breyeria* de Borre, 1875

Typus-Art:

*Pachytylopsis borinensis* de Borre, 1875, Westfalium C, Jemappes (Belgien).

Diagnose (nach Carpenter 1992: 35):

Vorderflügel: ScP<sup>-</sup> in RA<sup>+</sup> einmündend; Zweige von M und Cu kräftig konvex gegen den Hinterrand gebogen.

Verbreitung:

Namurium C bis Stephanium (Ober-Karbon); Europa (Verbreitungsschwerpunkt), Nord- und Süd-Amerika, Sibirien.

Arten und ihre Verbreitung:

Eine umfassende Darstellung der zahlreichen Arten geben Brauckmann (1991b: 107-108) sowie Brauckmann & Herd (2000: 336). Von der Typuslokalität der vorliegenden neuen Art sind bereits bekannt:

*B. bistrata* Brauckmann, 1995 und *B. solida* Brauckmann & Herd, 2000, beide aus dem Hangenden von Flöz Zweibänke, unterstes Westfalium D (Ober-Karbon).

#### 2.1.1.2.1.1 *Breyeria brevis* n. sp.

Abb. 8-10; Taf. 2, Fig. 1-3

Derivatio nominis:

lat. brevis, -is, e (Adjektiv) = kurz, klein; nach der Dimension des Flügels im Größenvergleich zu anderen Arten.

Holotypus:

Der in Abb. 8 und Taf. 2, Fig. 1 dargestellte linke Flügel, aufbewahrt unter Nr. F6 in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen, Herrn Michael Sowiak (Osnabrück).

Locus typicus:

Steinbruch am Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:

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

Paratypen:

(1) Das in Abb. 9; Taf. 2, Fig. 2 dargestellte Flügel-Fragment eines zweiten Exemplares vom Locus typicus, jedoch aus dem Hangenden von Flöz Zweibänke, unterstes Westfalium D (Ober-Karbon), aufbewahrt in

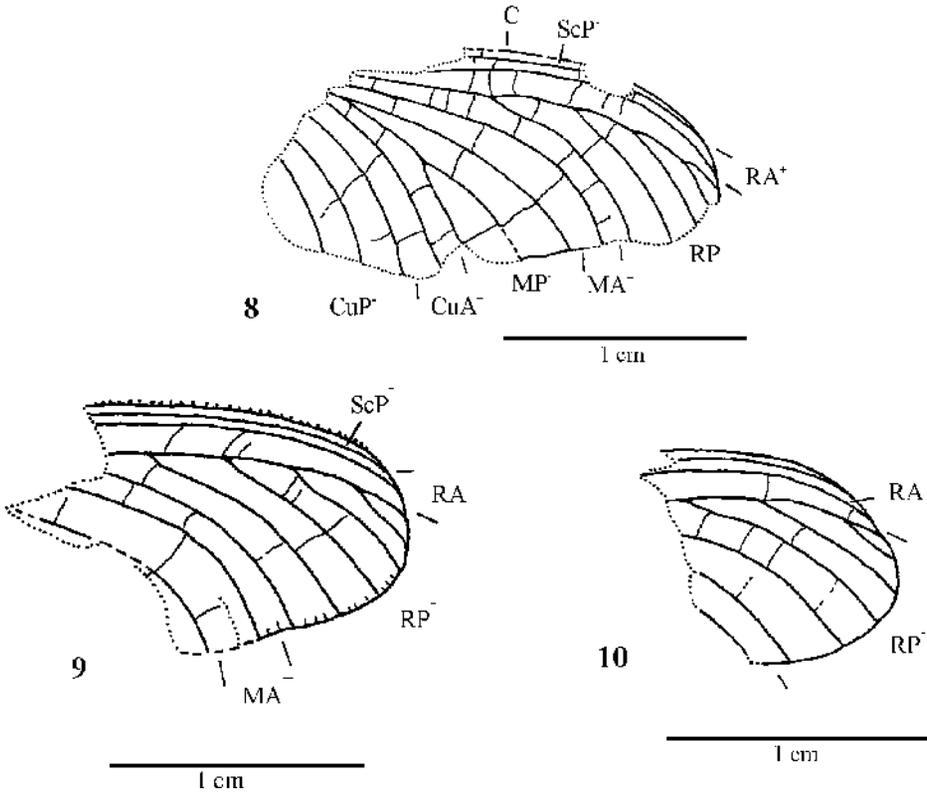


Abb. 8-10: *Breyeria brevis* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 8. Holotypus, linker Flügel (Positiv-Platte). – 9. Paratypus 1, linker Flügel (Positiv-Platte). – 10. Paratypus 2, rechter Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen Herrn Fritz Wagner (Wallenhorst), sowie (2) ein weiteres Fragment (Abb. 10; Taf. 2, Fig. 3) aus dem Hangenden von Flöz Dreibänke der gleichen Lokalität, aufbewahrt im Museum am Schölerberg, Osnabrück (Katalog Nr. Pal 153), leg. Dr. Stefan Antons (Leverkusen).

**Diagnose:**

Eine relativ kleine Art der Gattung *Breyeria* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination: Flügel-Vorderrand deutlich konvex gebogen und leicht gezähnt; ScP<sup>-</sup> sehr lang und in C<sup>+</sup> endend (autapomorph);

Breite der Interradial-Area vergleichbar extrem (autapomorph); RP<sup>-</sup> mit insgesamt 5 bis 6 terminalen unverzweigten Ästen; proximaler Seitenast von MP<sup>-</sup> zusätzlich gegabelt; CuP<sup>-</sup> mit mindestens 3 Ästen; helles, schräg transversales Streifenmuster.

**Holotypus**

Abb. 8; Taf. 2, Fig. 1

**Erhaltung:**

Das Flügel-Fragment wurde nur als Positiv-Platte geborgen. Die deutliche Korrugation bestätigt das Vorliegen eines linken Flügels. Der unvollständige Erhaltungszustand läßt

keine Zuordnung als Mesothoracal- oder Metathoracal-Flügel zu. Es fehlen die Basis mit den Hauptaderstämmen, die Anal-Area sowie Teile des hinteren Apex. Der Vorder- rand ist nur apikal komplett und der Hinter- rand weitestgehend nur lückenhaft vorhan- den. Kleine Pflanzenreste, vornehmlich Stiel- Fragmente, umsäumen den Flügel, der im- merhin so vollständig erhalten ist, dass wich- tige diagnostische Merkmale erkennbar sind. Denn die Aderung einschließlich der Queradern ist sehr gut ausgeprägt. Ein ge- flecktes, transversal ausgerichtetes Streifen- muster ist schwach angedeutet.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 20; Ge- samtlänge (geschätzt) = 28; erhaltene Breite = 8; Gesamtbreite (geschätzt) = 11.

#### Beschreibung:

Nur mäßig großer Flügel mit plumpem Um- riss; Verhältnis Länge : Breite (geschätzt) = 2,8 : 1; Vorderrand distal mit deutlich konve- xer Biegung; Apex breit gerundet, vermutlich gleichmäßig oval; Hinterrand andeutungs- weise mit der für *Breyeria* typischen seichten konkaven Krümmung in Apex-Nähe;

ScP<sup>-</sup> sehr lang, im nahen Apex-Bereich in C<sup>+</sup> einmündend; RA<sup>+</sup> subparallel zu C<sup>+</sup> und ScP<sup>-</sup> ausgerichtet, ungegabelt und im vorder- en Apex endend; RP<sup>-</sup>-Ursprung in erster Flügel-Hälfte; erste Auftrennung von RP<sup>-</sup> et- wa zu Beginn des distalen Drittels; insgesamt mit 4 unverzweigten, merklich zum Hinter- rand gebogenen Seitenästen, die alle mit markantem bifurkaten Ursprung; RP<sup>-</sup> im Apex endend; Interradial-Area extrem breit ausgebildet;

MA<sup>+</sup> ungegabelt und nahe und parallel zum proximalen Ast von RP<sup>-</sup> orientiert; mit kräftiger konvexer Biegung im hinteren Ab- schnitt; MP<sup>-</sup>-Auftrennung etwa zu Beginn des mittleren Drittels; proximaler Ast erneut gegabelt; somit MP<sup>-</sup> mit 3 terminalen Ästen;

M-Fächer ähnlich breit wie RP<sup>-</sup>-Fächer; CuA<sup>+</sup> einfach; mindestens drei Seitenäste von CuP<sup>-</sup> parallel zu CuA<sup>+</sup>; Queradern weni- ger zahlreich, meist gerade und unverzweigt, unregelmäßig, zum Teil auch in Reihe ange- ordnet; hohe Queradern-Dichte nur in Prae- medial-Area;

Flügel-Oberfläche stellenweise mit faden- und büschelförmiger Feinstruktur; helles, teilweise durch Aufreihung von runden Flek- ken gebildetes Streifenmuster, das schräg transversal die Membran durchzieht.

#### Paratypus 1

Abb. 9; Taf. 2, Fig. 2

#### Erhaltung:

Die kräftige Korrugation des Flügel-Frag- ments, von dem nur etwa das distale Drittel erhalten ist, belegt einen linken Flügel. Es konnte nur die Positiv-Platte geborgen wer- den. Die ungestörte Aderung ist ausgezeich- net erkennbar, ein Fleckenmuster allerdings nicht. Der Vorderrand ist schwach gezähnt, der Hinterrand scheinbar leicht ausgefranst.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 15; erhalte- ne Breite = 9,5.

#### Beschreibung:

Vorderrand konvex gebogen; Apex oval bis rund; Hinterrand im Bereich von MA<sup>+</sup> mit seichtem konkaven Knick; ScP<sup>-</sup> und RA<sup>+</sup> eng parallel zu C<sup>+</sup> verlaufend und beide bis zum vorderen Apex reichend; ScP<sup>-</sup> in C<sup>+</sup> einmün- dend; Interradial-Area auffällig breit; RP<sup>-</sup> mit insgesamt 6 unverzweigten terminalen Ästen; MA<sup>+</sup> einfach und nahe an proximalem Ast von RP<sup>-</sup>, im hinteren Abschnitt mit deutlich konvexer Biegung zum Hinterrand hin; Quer- adern wenig, ähnlich wie bei Holotypus ange- ordnet und ausgerichtet; feine haarige Substruktur auf der Membran-Oberfläche erkennbar.

Paratypus 2

Abb. 10; Taf. 2, Fig. 3

Erhaltung:

Es konnte sowohl Positiv- wie Negativ-Platte des kleinen Flügel-Bruchstücks geborgen werden. Überliefert ist lediglich das distale Drittel, das aufgrund der Korrugation einen rechten Flügel belegt. Die Aderung ist markant; die Queradern sind kaum erkenntlich. Auffällig sind büschelförmige Substrukturen auf der Flügel-Membran, wie z. B. eine knötchenförmige Leiste unterhalb von  $RP^-$  zwischen vorletztem und letztem Seitenast, von der dünne Fäden nach hinten weggehen.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 9; erhaltene Breite = 7.

Beschreibung:

Apex rundoval; Aderverzweigungsmodus analog zu dem des Holotypus bzw. des Paratypus 1, d. h.  $ScP^-$  und  $RA^+$  eng parallel zu  $C^+$  verlaufend und beide bis zum vorderen Apex reichend;  $ScP^-$  in  $C^+$  einmündend; Interradial-Area auffällig breit;  $RP^-$  mit insgesamt 6 unverzweigten terminalen Ästen; Queradern gerade und unverzweigt, mit weiten Abständen zueinander; büschelförmige bzw. haarige Strukturen auf Membran nachweisbar.

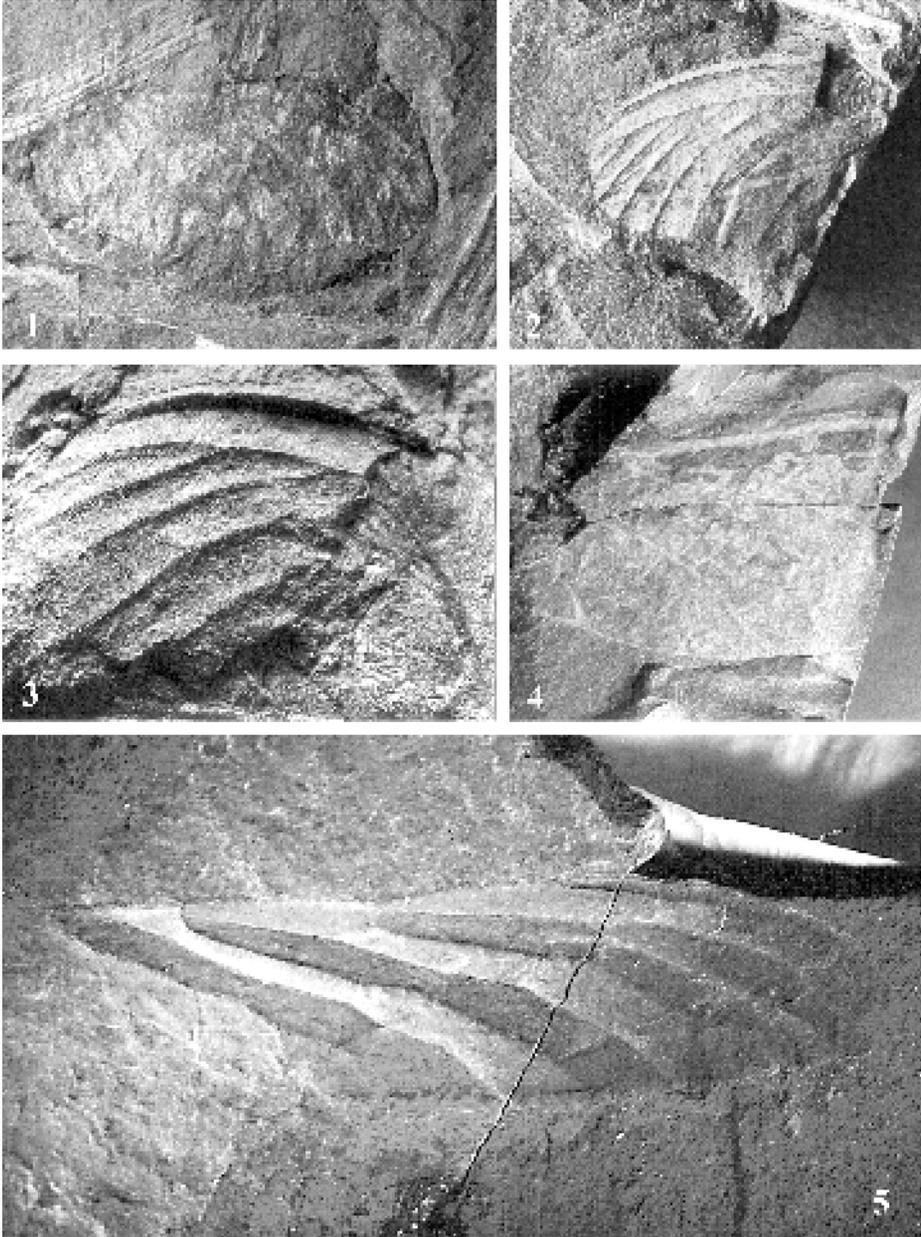
Beziehungen:

Der vordere Bereich der Flügel-Aderung mit den parallel und eng an  $C^+$  anliegenden  $ScP^-$  und  $RA^+$  sowie die bis nahe zum Apex reichende, in  $C^+$  endende  $ScP^-$  erwecken zunächst den Anschein eines megasecopteroiden Charakters (siehe und vergleiche *Pyebrodia martinsnetoi* n. sp., Abb. 17-19; Taf. 3, Fig. 1-3). Flügel-Umriss, eine in Hinterrand-Nähe starke gekrümmte  $MA^+$  sowie mehrfach verzweigte  $MP^-$  und  $CuP^-$  weisen aber eindeutig auf eine Zuordnung zu *Breyeria* hin.

Auffälligstes Unterscheidungsmerkmal zu allen anderen Arten ist die Größe des Flügels, denn mit etwa 30 mm Flügellänge ist *B. brevis* n. sp. die mit Abstand kleinste Art. Untypisch und eigentlich nicht gattungsspezifisch ist im Prinzip auch der in  $C^+$  endende Verlauf der  $ScP^-$ . Lediglich *B. harlemensis* Brauckmann & Gröning, 1996 aus dem Westfalium A von Süd-Limburg, Niederlande, sowie gegebenenfalls *B. limburgica* Laurentiaux, 1950 aus dem Oberen Westfalium A der Grube Julia E in Heerlen, Süd-Limburg, Niederlande, besitzen eine derartig lange, im Apex-Bereich einmündende  $ScP^-$ . Für die Breyeriidae-Gattungen *Hasala* Brauckmann, 1995, *Stobbsia* Handlirsch, 1908 und *Megaptiloides* Handlirsch, 1906 ist diese Eigenart nicht ungewöhnlich.

Von den ortsverwandten und stratigraphisch gleichaltrigen *B. bistrata* und *B. solida* unterscheidet sich *B. brevis* n. sp. zusätzlich durch einen engen und wenig verzweigten  $RP^-$ -Fächer.

Im morphologischen Vergleich am nächsten kommt *B. brevis* n. sp. den nur als Apex-Fragment erhaltenen *B. constantini* Keller, 1935 aus dem Oberen Westfalium A der Zeche Konstantin der Große bei Bochum, Ruhrgebiet, Deutschland, und *B. delruei* (Laurentiaux, 1950) aus dem Westfalium B von Valenciennes, Nord-Frankreich. Flügel-Umriss, Aderbiegungen, Queraderung und der kurze enge  $RP^-$ -Fächer sind relativ ähnlich. Merkmalsunterschiede zeigen sich allerdings bei den stratigraphisch älteren Arten in der Einmündung von  $ScP^-$  sowie der Gabelung des proximalen Astes von  $RP^-$ . *B. delruei* ist zudem von deutlich größerer Flügel-Dimension.



## Tafel 2

Insekten-Reste aus dem Westfalium D, Piesberg nördlich Osnabrück.

Fig. 1: *Breyeria brevis* n. sp., Holotypus, linker Flügel (Positiv-Platte), x 2,9.

Fig. 2: *Breyeria brevis* n. sp., Paratypus 1, linker Flügel (Positiv-Platte), x 2,9.

Fig. 3: *Breyeria brevis* n. sp., Paratypus 2, rechter Flügel (Positiv-Platte), x 6,1.

Fig. 4: *Aspidothorax tristrata* n. sp., Holotypus, linker Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 2,1.

Fig. 5: *Aspidothorax aestatis* Brauckmann, 1991, Exemplar zu Roemer (1860: 172), Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 4,1.

2.1.1.2.1.2 *Breyeria bistrata* Brauckmann, 1995

Abb. 11

- \* 1995 *Breyeria bistrata* Brauckmann: 159-162; Abb. 1a-c.
- 1996 *Breyeria bistrata*. – Brauckmann & Gröning: 75.
- 2000 *Breyeria bistrata*. – Brauckmann & Herd: 334, 340.

Kennzeichen:

Flügel-Vorderrand annähernd gerade; ScP<sup>-</sup> etwa ein 1/4 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in RA<sup>+</sup> einmündend; RP<sup>-</sup> -Aufteilung breit-dreieckig fächerförmig; RP<sup>-</sup> mit 6 Zweigen, proximaler Zweig mit 3 terminalen Ästen; 2 jeweils gegabelte MP<sup>-</sup> -Äste; A-Äste marginal mehr oder weniger deutlich konkav gegen den Hinterrand schwingend.

Vorkommen:

Bisher nur aus dem tiefsten Westfalium D (dicht über Flöz Zweibänke; Ober-Karbon) vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

2.1.1.2.1.3 *Breyeria solida* Brauckmann & Herd, 2000

Abb. 12

- \* 2000 *Breyeria solida* Brauckmann & Herd: 333-344; Abb. 1-2.

Kennzeichen:

Flügel-Vorderrand deutlich konvex gebogen; Aderung einschließlich der Queradern auffällig kräftig; ScP<sup>-</sup> etwa 1/4 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in RA<sup>+</sup> einmündend; RP<sup>-</sup>-Aufteilung lang-dreieckig fächerförmig; RP<sup>-</sup> mit insgesamt 7 Seiten-Ästen, proximaler Ast nahe des Ursprungs gegabelt; Gesamtzahl der terminalen Äste somit 9; MA<sup>+</sup> sehr nahe dem Flügel-Hinterrand gegabelt; distaler MP<sup>-</sup>-Ast einfach, proximaler Ast von MP<sup>-</sup> gegabelt.

Vorkommen:

Bisher nur aus dem tiefsten Westfalium D (dicht über Flöz Zweibänke; Ober-Karbon) vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

2.1.1.2.2 *Hasala* Brauckmann, 1995

Typus-Art:

*Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995; Flöz Zweibänke, unterstes Westfalium D (Ober-Karbon), Piesberg nördlich Osnabrück (Deutschland)

Kennzeichen:

ScP<sup>-</sup> sehr lang, bis nahe an den Apex reichend und in den Vorderrand einmündend; RP<sup>-</sup> pectinat, mit 7 Seitenzweigen, proximaler davon gegabelt; Stützzader rp-ma vorhanden; MP<sup>-</sup> gegabelt, proximaler Ast davon nochmals gegabelt; Adern marginal wenig gebogen; sekundäre Korrugation deutlich ausgebildet.

Verbreitung:

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

2.1.1.2.2.1 *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995 (Abb. 13)

- \* 1995 *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann: 162-164; Abb. 2a-b.
- 1996 *Hasala inferiorsaxonica*. – Brauckmann & Gröning: 74.
- 2000 *Hasala inferiorsaxonica*. – Brauckmann & Herd: 334, 340

Kennzeichen:

Die vorerst einzige Art von *Hasala* (siehe unter Gattung).

Vorkommen:

Bisher nur aus dem tiefsten Westfalium D (dicht über Flöz Zweibänke; Ober-Karbon) vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

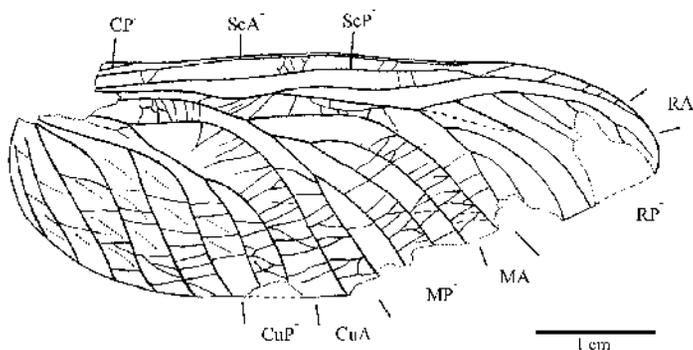


Abb. 11: *Breyeria bistrata* Brauckmann, 1995; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte). Nach Brauckmann (1995).

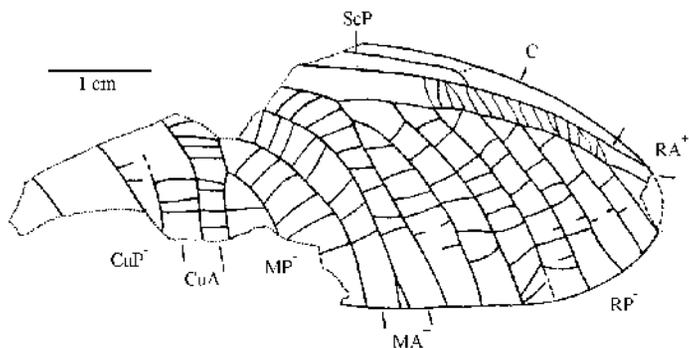


Abb. 12: *Breyeria solida* Brauckmann & Herd, 2000; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Flügel (Positiv-Platte). Nach Brauckmann & Herd (2000).

2.1.2 Megasecoptera Brongniart, 1885

Zur Morphologie und systematischen Position: In ihrer Gesamt-Morphologie ähneln die Megasecoptera weitgehend den Palaeodictyoptera. Bis in die jüngste Zeit werden sie jedoch nicht einheitlich behandelt. Zumeist werden sie inzwischen als selbständige Ordnung angesehen. Manche Autoren jedoch (so Hennig 1981) ziehen es vor, sie als „Seitenzweig“ der Palaeodictyoptera aufzufassen, mit denen sie wesentliche Merkmale (z.B. ähnlich gestaltete saugende Mundwerkzeuge und Genitalia sowie Ähnlichkeit im Flügelbau) gemeinsam haben. Die Übereinstimmungen sind dadurch noch größer gewor-

den, dass inzwischen diejenigen Formen mit zurücklegbaren Flügeln aus den Megasecoptera entfernt worden sind und nunmehr als selbständige Ordnung Diaphanopteroidea Handlirsch, 1919 betrachtet werden.

Dennoch zeigen die Megasecoptera auch einige auffällige Besonderheiten im Flügelbau, die als Apomorphien gewertet werden können und durch die sie sich deutlich von den Palaeodictyoptera abheben. Zu nennen sind hier u.a. die anders gestaltete Flügel-Anheftung (Kukalová-Peck 1974: Abb. 10), die kurze, oft „blind“ endende ScP-, der stark dem Vorderrand genäherte RA+, die entfernten, aber regelmäßig angeordneten Queradern sowie die deutlich verschmälerte bis

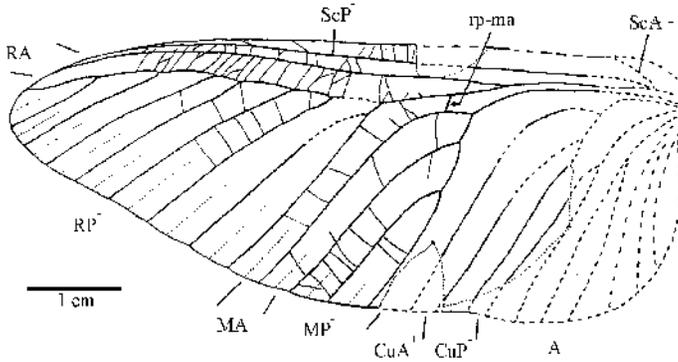


Abb. 13: *Hasala inferiorsaxonica* Brauckmann, 1995; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, rechter Flügel (Negativ-Platte). Nach Brauckmann (1995).

blattstielähnlich ausgebildete Flügel-Basis. Darüber hinaus fehlen ihnen – soweit bisher bekannt – die Vorderbrust-Flügelchen. Auch sind sie nach bisheriger Kenntnis kleinwüchsiger als die Palaeodictyoptera.

Zur Zeit gibt es noch keine detaillierte Untersuchung über die Phylogenie der Megasecoptera, die endgültig Klarheit über deren Beziehungen und systematische Stellung liefern könnte. Bis zu einer Klärung dieser Frage werden sie hier – in Übereinstimmung mit Kukulová-Peck (1991) und Carpenter (1992) – weiterhin als selbständige Ordnung neben den Palaeodictyoptera angesehen.

Bei weitgehender Übereinstimmung der Gesamt-Morphologie mit den Palaeodictyoptera dürften die Megasecoptera auch eine ähnliche Lebensweise gehabt haben.

Zusammensetzung: Nach Abtrennung der Diaphanopteroidea sind von den Megasecoptera derzeit etwa 21 Familien mit rund 43 Gattungen und insgesamt etwa 65 Arten bekannt. Überliefert sind sie vom Unteren Ober-Karbon (Namurium B) bis ins Ober-Perm in Europa, Nord-Amerika, Asien, Süd-Afrika und – sofern zugehörig – Tasmanien.

### 2.1.2.1 Aspidothoracidae Handlirsch, 1919

Typus-Gattung (und einzige bislang bekannte Gattung):

*Aspidothorax* Brongniart, 1893.

Diagnose:

Siehe Carpenter (1951: 337) und (1992: 46).

#### 2.1.2.1.1 *Aspidothorax* Brongniart, 1893

Typus Art:

*Aspidothorax triangularis* Brongniart, 1893, Stephanium, Commeny (Departement Allier, Zentral-Frankreich).

Diagnose (nach Brauckmann 1991c: 30; Ergänzungen nach Carpenter 1992: 46):

Flügel: Vorder- und Hinterflügel mit ähnlicher Aderung; ScP<sup>-</sup> weit vom Apex entfernt endend; ScP<sup>-</sup> und RA<sup>+</sup> sehr dicht beieinander und submarginal; Ursprung von RP<sup>-</sup> leicht basad der Flügel-Mitte, mit 3 bis 5 terminalen Zweigen; M-Stamm basal sehr nahe an R, aber nicht damit verschmolzen; MA<sup>+</sup> und RP<sup>-</sup> subparallel, einander nicht berührend; MA<sup>+</sup> und CuA<sup>+</sup> unverzweigt; MP<sup>-</sup> gegabelt; Cu-Stamm sehr nahe an M, jedoch ebenfalls nicht damit verschmolzen; CuA<sup>+</sup> subparallel

zu  $MP^-$ ; nur eine Anal-Ader ( $AA^+$ ), diese mit Seitenzweigen; Queradern zahlreich, relativ gleichmäßig über die Flügel-Fläche verteilt. – Körper: Prothorax mit auffälligem, verdicktem Notum, dieses wesentlich breiter als lang und seitlich mit kräftigen Dornen versehen; Prothoracal- und Mesothoracal-Beine schlank; Abdomen mäßig groß, mit langen Cerci.

Arten und ihre Verbreitung:

- (1) *A. triangularis* Brongniart, 1894, Stephanium B, Commeny (Departement Allier, Zentral-Frankreich),
- (2) *A. aestatis* Brauckmann, 1991, Westfalium D (Ober-Karbon), Piesberg bei Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland).
- (3) *A. tristrata* n. sp., Westfalium D (Ober-Karbon), Piesberg bei Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland).

2.1.2.1.1 *Aspidothorax tristrata* n. sp.

Abb. 14; Taf. 2, Fig. 4

Derivatio nominis:

lat. tres, tria, trium = drei; lat. stratum = Schicht, Bank, Lager; nach der Fundschicht im Bereich von Flöz Dreibänke (unveränderliche Apposition).

Holotypus (und bisher einziges Exemplar): Der in Abb. 14 und Taf. 2, Fig. 4 dargestellte linke Flügel, aufbewahrt unter Nr. F3 in der

Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen, Herrn Michael Sowiak (Osnabrück).

Locus typicus:

Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:

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

Diagnose:

Eine recht große Art der Gattung *Aspidothorax* mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination: Vorderrand mit streckenweise schwach konkaver Ausrichtung;  $RP^-$ -Ursprung nur wenig distal zu  $MA^+$ -Ursprung und auf Höhe des marginalen Abschnitts der Postcubital-Area; erste Abzweigung von  $RP^-$  relativ früh (tief) einsetzend, etwa in Höhe der Einmündung von  $CuA^+$  in den Hinterrand;  $MP^-$  mit drei terminalen Zweigen;  $CuP^-$  vermutlich gegabelt; Queradern teilweise mit bogigem Verlauf, aber nur vereinzelt mit jochartigem Charakter.

Erhaltung:

Die deutlich erkennbare Korrugation weist das vorliegende Fragment als linken Flügel aus. Die gerade Ausrichtung des Vorderran-

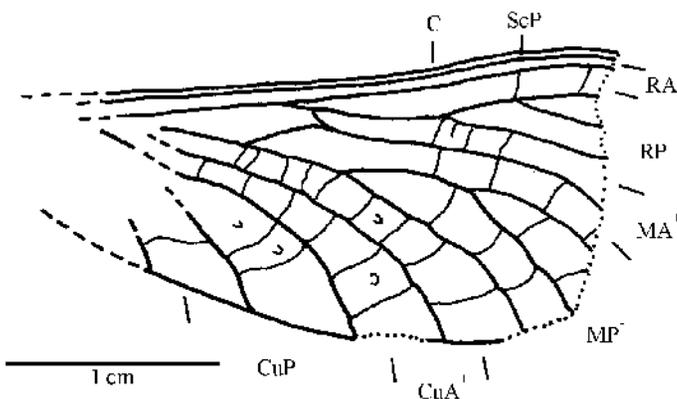


Abb. 14: *Aspidothorax tristrata* n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Metathoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

des – verbunden mit einer schwach konkaven Krümmung – lassen einen Metathoracal-Flügel vermuten. In der Familie der großwüchsigen Mischopteridae (Megasecoptera) ist dieses leicht sinusförmige Schwingen des Vorderrandes ein typisches Merkmal für die Hinterflügel der adulten Exemplare (Shear & Kukalová-Peck 1990: 1823; Carpenter, 1951). Es liegen Positiv- wie Negativ-Platte des Flügel-Fragments vor. Erhalten ist lediglich der mittlere Teil des Flügels, wobei auf der Negativ-Platte zusätzlich noch ein Teil des proximalen Abschnitts des Vorderlands zu erkennen ist. Neben dem Basis-Bereich fehlen die Cu-Verzweigung und der Analis-Bereich, sowie gänzlich das apicale Flügel-Viertel mit RP<sup>-</sup>-Fächer und ScP<sup>-</sup>-, RA<sup>+</sup>- bzw. MA<sup>+</sup>-Einmündung.

Die Aderung ist einschließlich der Queradern sehr markant und kräftig und – soweit erhalten – auch ungestört. In zwei bis drei Ader-Zellen sind kleine runde Verdickungen angedeutet (Nygmeta), wie sie auch für *A. aestatis* beschrieben sind. Ein Fleckenmuster ist nicht erkennbar.

Maße (in mm): Erhaltene Länge = 26; Gesamtlänge (geschätzt) = 38; Breite = 13.

Beschreibung:

Mäßig schlank wirkender linker Flügel (vermutlich Metathoracal-Flügel); sich zur Basis hin verschmälernd; maximale Breite wahrscheinlich zu Beginn des distalen Drittels; geschätztes Verhältnis Länge : Breite = 3 : 1; Vorderrand gerade ausgerichtet und mit schwach konkaver Krümmung in Flügel-Mitte; Aderung einschließlich der Queradern kräftig, auffällig und weitmaschig, große Zellen bildend;

C<sup>+</sup> streckenweise mit zusätzlichem sklerotisiertem Randstreifen (knötchenartige Verdickungen) ScP<sup>-</sup> sehr eng an C<sup>+</sup> anliegend; RA<sup>+</sup> ebenfalls sehr dicht und parallel zu C<sup>+</sup>; Fläche zwischen C<sup>+</sup> und RA<sup>+</sup> weniger als 5%

der maximalen Flügel-Breite einnehmend; RA<sup>+</sup>- ebenso wie RP<sup>-</sup>-Endung ungewiß; RP<sup>-</sup>- Ursprung etwa in Höhe des marginalen Abschnitts der Postcubital-Area, wenig distal zum MA<sup>+</sup>-Ursprung; Seitenäste von RP<sup>-</sup> relativ früh in Höhe der CuA<sup>+</sup>-Endung einsetzend; RP<sup>-</sup> mit mindestens 2 Seitenästen; Stützzader rp-ma relativ kurz und dicht distal des RP<sup>-</sup>-Ursprungs; MA<sup>+</sup> zunächst konvex in Richtung Vorderrand schwingend, ab dem Knotenpunkt mit rp-ma seicht sinusförmig in Richtung Hinterrand ausgerichtet, MA<sup>+</sup> sicherlich ungegabelt; MP<sup>-</sup>-Verzweigung relativ tief; distaler Ast erneut verzweigt und MP<sup>-</sup> somit mit mindestens 3 terminalen Zweigen; alle Seitenäste von MP<sup>-</sup> ebenso wie CuA<sup>+</sup> und CuP<sup>-</sup> bemerkenswert stark konvex zum Hinterrand hin gebogen;

CuA<sup>+</sup> unverzweigt; CuP<sup>-</sup> sicherlich mit 2 Ästen; Praecubital-, Intercubital- und Postcubital-Area jeweils nach hinten zu deutlich verbreitert, insgesamt fächerförmig; alle drei Flächen mehr als die Hälfte des Hinterrands einnehmend;

Queradern zahlreich und regelmäßig verteilt; Praecubital-Area mit etwa 8 Queradern, die zum Hinterrand hin immer länger werden; ab einer gewissen Länge Queradern mit bogigem Verlauf, d. h. nur in der hinteren Flügel-Hälfte anzutreffen; Queradern selten mit jochartigem Charakter; kleine kreisrunde Verdickungen in wenigen der Ader-Zellen der hinteren Flügelhälfte erkennbar.

Beziehungen:

Obwohl aufgrund des unvollständigen Erhaltungszustandes des Flügels einige Merkmale wie Apex-Umriss, Hauptader-Stämme und CuA<sup>+</sup> – MP<sup>-</sup>-Annäherung nicht eindeutig nachweisbar sind, ist eine Zuordnung des neuen Flügels zu *Aspidothorax* vertretbar. Gemeinsame Merkmale sind:

- (1) der sich zur Basis hin verschmälernde Flügel-Umriss;

- (2) der enge parallele Verlauf von C<sup>+</sup>, ScP<sup>-</sup> und RA<sup>+</sup>;
- (3) die Position der Ursprünge von RP<sup>-</sup>, MA<sup>+</sup> und CuA<sup>+</sup>;
- (4) die Stützader zwischen MA<sup>+</sup> und RP<sup>-</sup> bzw. R;
- (5) die generelle Ader-Morphologie mit weitmaschiger, zellenartiger Struktur;
- (6) der typische Ader-Verzweigungsmodus;
- (7) die Verteilung und Anzahl der Queradern.

Weitgehende Übereinstimmung besteht mit dem jüngeren *A. triangularis*, von dem sowohl der Vorder- und Hinterflügel wie auch der Thorax bekannt sind. Wesentliche Merkmalsunterschiede, die eine Abgrenzung von *A. tristrata* n. sp. als eigene Art zulassen, sind

- (8) die größeren Flügeldimensionen (Flügel-Länge von *A. triangularis* = 31 mm, Breite = 8-9 mm)
- (9) der schwach sinusförmige Verlauf des Vorderrandes;
- (10) die etwas stärker zum Hinterrand gebogenen und breiter gefächerten MP<sup>-</sup>, CuA<sup>+</sup> und CuP;
- (11) die früher einsetzende Verzweigung von RP<sup>-</sup>;
- (12) die zum Teil bogig verlaufenden Queradern.

Die höhere Anzahl der Seitenäste von MP<sup>-</sup> sowie der weniger parallele Verlauf der Hauptadern im hinteren Flügel-Abschnitt bei *A. tristrata* n. sp. scheint im Größenwachstum begründet zu sein. Unter Berücksichtigung der reduktiven Entwicklung des Verzweigungsmodus und der progressiveren Tendenz der Merkmale (8), (9), (10) und (11) bei *A. triangularis* ist ein Ahn/Deszendenz-Verhältnis zwischen beiden Arten denkbar.

Auffälliger aber sind die Merkmalsunterschiede der neuen Art zum älteren und kleineren *A. aestatis*, dessen Flügel-Dimensionen denen von *A. triangularis* ähnlich sind.

- Demnach unterscheidet sich *A. tristrata* n. sp. von *A. aestatis* durch
- (13) den Flügel-Umriss;
  - (14) den nicht-undulaten Hinterrand;
  - (15) die in Seitenäste aufspaltenden MP<sup>-</sup> und CuP<sup>-</sup>;
  - (16) die Art der Verknüpfung der Stützader (r-mp bei *A. aestatis*);
- sowie Merkmal (7)

Gemeinsam haben beide lediglich die unter (1) bis (5) und (12) genannten Merkmale.

Es wäre zu überprüfen, ob *A. aestatis* aufgrund der ausgeprägten Merkmalsunterschiede zur Typus-Art und der neuen Art *A. tristrata* n. sp. nicht eine eigene Gattung innerhalb der Aspidothoracidae darstellt.

Als Autapomorphie von *A. tristrata* n. sp. kann lediglich die größere Flügel-Dimension gewertet werden. Alle anderen Unterscheidungen sind eher als plesiomorph anzusehen.

#### 2.1.2.1.1.2 *Aspidothorax aestatis* Brauckmann, 1991

Abb. 15-16; Taf. 2, Fig. 5

1860 „der *Blattina euglyptica* Germ. ähnlicher Insectenflügel“. – Roemer: 172 (ursprünglich etikettiert als *Blattina euglyptica?* Germ.).

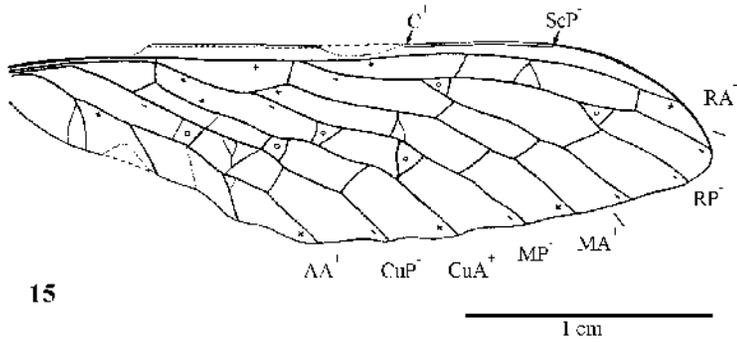
\* 1991 *Aspidothorax aestatis* Brauckmann: 30-32; Abb. 3-4.

1995 *Aspidothorax aestatis*. – Brauckmann: 157.

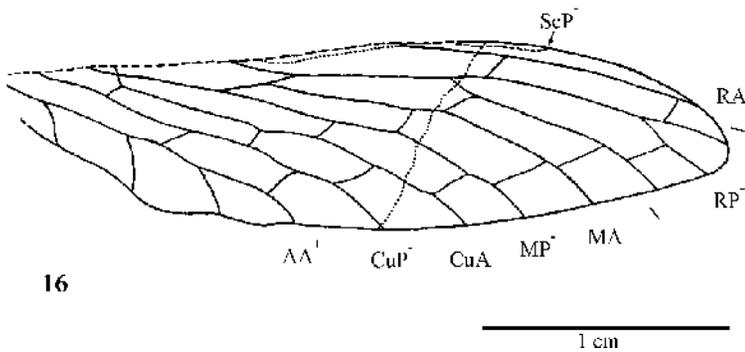
2000 *Aspidothorax aestatis*. – Brauckmann & Herd: 334.

Kennzeichen:

Apex gerundet, nicht durch einen Knick markiert; Hinterrand schwach undulat; Praeradi-al-Area relativ breit; ScP<sup>-</sup> sehr nahe dem Vorderrand gelegen, in diesen einmündend,



15



16

Abb. 15-16: *Aspidothorax aestatis* Brauckmann, 1991; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 15. Holotypus, rechter Mesothoracal-Flügel. Nach Brauckmann (1991). – 16. Original zu Roemer (1860: 172); Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte).

nicht blind endend;  $MP^-$  und  $CuP^-$  ungeteilt; Zwischenaderung aus relativ wenigen, unregelmäßig angeordneten Queradern bestehend; diese meist etwas bogig verlaufend und die Hauptadern jochartig zusammenziehend.

Weiteres Material:

Das Exemplar IGP In 182 (Abb. 16; Taf. 2, Fig. 5), Beleg zu Roemer (1860: 172), Westfalium D (Hangendes von Flöz Dreibänke fide Roemer 1860: 172), Piesberg nördlich Osnabrück.

Erhaltung von Exemplar IGP In 182:

Der Flügel ist bis auf den leicht beschädigten Basal-Bereich und einen verklebten Bruch

etwa in der Flügel-Mitte fast vollständig erhalten und zeigt deutlich die Korrugation. Die Gumbelit-Bedeckung einiger Abschnitte wie beim Holotypus fehlt bei diesem Exemplar.

Maße von Exemplar IGP In 182 (in mm): erhalten Länge = 30; Breite = 7.6.

Beschreibung von Exemplar IGP In 182 („Clausthaler Exemplar“):

Das Stück stimmt in allen wesentlichen Merkmalen (Größe, Aderung etc.) mit dem Holotypus überein, so dass sich eine detaillierte Beschreibung erübrigt. Lediglich der basale Flügel-Bereich ist etwas stärker ausgedehnt. Dies zeigt, dass es sich um einen

rechten Metathoracal-Flügel (Hinterflügel) handelt, während der Holotypus nunmehr offensichtlich ein Mesothoracal-Flügel (Vorderflügel) ist. Abweichend vom Holotypus ist die nicht rückwärts gerichtete und proximal der Abzweigung des  $RP^-$ , sondern nach vorn gerichtete und deutlich distal der Abzweigung des  $RP^-$  einmündende proximale Querader  $MA^+-R$ . Dies Merkmal wird hier als unter Variabilität fallend gewertet. Das Fehlen von *Nygmata* gegenüber dem Holotypus lässt sich leicht durch die etwas stärkere Anwitterung des Clausthaler Exemplars erklären.

#### Vorkommen:

Bisher nur aus dem Westfalium D (dicht über Flöz Zweibänke sowie Hangendes von Flöz Dreibänke; Ober-Karbon) vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

#### 2.1.2.2 Brodiidae Handlirsch, 1906

##### Typus-Gattung:

*Brodia* Scudder, 1881.

##### Zugehörige Gattungen:

Neben der Typus-Gattung nur *Eubrodia* Carpenter, 1967 und *Pyebrodia* n. gen., alle drei jeweils nur durch eine Art belegt.

##### Verbreitung:

Westfalium bis Stephanium (Ober-Karbon), Nordamerika und Europa

##### Diagnose (nach Carpenter 1967: 66 und 1992: 51):

Flügel petiolat; Flügelrand gezackt, besonders auffällig der Vorderrand;  $ScP^-$  basal nahe zu R und über die gesamte Länge parallel zu R bzw.  $RA^+$ ;  $ScP^-$  sich in der zweiten Flügelhälfte  $C^+$  stark annähernd, aber ihre eigene Identität bis in Apex-Nähe erhaltend;  $RA^+$  unverzweigt und mit schwacher Biegung sich distal von  $C^+$  entfernend;

$RP^-$ -Ursprung Ende der ersten Flügelhälfte;  $RP^-$  mit 3 bis 4 Seitenästen, die ungegabelt; M-Stamm unabhängig von R-Stamm;  $MA^+$  ungegabelt und zunächst etwas in Richtung  $RP^-$  schwingend, aber nicht mit diesem verschmelzend;  $MP^-$  kurz hinter dem Ursprung von  $RP^-$  sich auftrennend; gewöhnlich nur mit 2 terminalen Zweigen;

$CuA^+$  unverzweigt; eine Analis-Ader ( $A1$ ) und nur wenige deutliche Queradern vorhanden; in einigen Spezies ein feines Archaedictyon in Teilen des Flügels möglich; Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterflügel nicht bekannt; Körperstrukturen lediglich von einer Nympe andeutungsweise bekannt.

#### 2.1.2.2.1 *Pyebrodia* n. gen.

##### Typus Art (und bisher einzige bekannte Art):

*Pyebrodia martinsnetoi* n. sp.

##### Derivatio nominis:

Benannt nach dem Dorf Pye am westlichen Fuße des Piesberges, der Typuslokalität

##### Verbreitung:

Westfalium D (Ober-Karbon), Europa

##### Diagnose:

Eine Gattung der Brodiidae mit folgender kennzeichnender Merkmalskombination: Flügel mittelmäßig groß, mit maximaler Breite in Flügelmitte; Apex oval bis spitzoval, asymmetrisch nach hinten verschoben; Hinterrand in Apex-Nähe mit markanter konkaver Biegung (Autapomorphie);  $ScP^-$  recht lang, eng an  $C^+$  orientiert; R- und M-Auftrennung auf etwa gleicher Höhe am Ende der ersten Flügelhälfte und distal zur  $Cu$ -Aufspaltung;  $RA^+$ ,  $MA^+$  und  $CuA^+$  ungegabelt;  $MA^+$  sich nicht  $RP^-$  annähernd; alle 4 – 5 Seitenäste von  $RP^-$  sowie die beiden von  $MP^-$

unverzweigt; alle zum Hinterrand schwingenden Adern parallel ausgerichtet, lediglich durch sich leicht spreizende MP<sup>-</sup>-Äste unterbrochen; Anzahl kurzer gerader Queradern gering; ohne Archaedictyon; dunkles Bändermuster auffällig sichelförmig.

Beziehungen:

*Pyebrodia* n. gen. weist mit dem Flügel-Umriss, der distal eng an C<sup>+</sup> liegenden ScP<sup>-</sup> und der geordneten subparallelen Ader-Ausrichtung eindeutig megasecopteroide Merkmale auf. Der Flügel-Umriß ist den falcaten Formen der Mischopteridae Handlirsch, 1906 (ebenfalls Megasecoptera) vergleichbar. Mit der Typus-Gattung *Brodia* hat sie die folgenden Eigenschaften gemeinsam:

- (1) die ungegabelten RA<sup>+</sup>, MA<sup>+</sup> und CuA<sup>+</sup> sowie die einfach und tief verzweigte MP<sup>-</sup>;
- (2) die Positionen der Aufspaltungen von R, M und Cu zueinander;
- (3) das Nichtfusionieren von MA<sup>+</sup> mit RP<sup>-</sup>;
- (4) die geringe Anzahl an schwachen Queradern;
- (5) das Fehlen eines Archaedictyons;
- (6) das Vorliegen eines auffälligen, bänderförmigen Fleckenmusters.

Die Typus-Art *Brodia priscotinecta* Scudder, 1881 (bei Carpenter 1992: 52 fälschlich „*priscocincta*“ geschrieben; Scudder 1881: 293 u. 295 schreibt ausdrücklich und mit sprachlicher Herleitung „*priscotinecta*“) ist mit insgesamt 15 einzelnen Flügel-Fragmenten belegt, die alle aus dem Westfalium (Ober-Karbon) von Coseley, Tipton, Sedgely oder Dudley / Staffordshire (Großbritannien) stammen. Einige Exemplare zeigen eine deutlich petiolate Flügel-Basis. Aus unerklärlichen Gründen ist allerdings bei keinem der Fragmente der Apex erhalten. Ungeöhnlich sind neben einem gezackten Vorder- und Hinterrand feine bis hauchdünne, senkrecht zu den Hauptadern verlaufende

Äderchen auf den hellen Flächen der Flügel-Membran, was dem Ganzen ein gerunzeltes bzw. geknittertes Aussehen verleiht. Eine vergleichbare sekundäre Strukturierung der Membran ist auch flächenweise bei *Pyebrodia* n. gen. zu erkennen.

Die Aufstellung einer neuen Gattung *Pyebrodia* n. gen. ist allerdings durch folgende Unterscheidungsmerkmale gerechtfertigt:

- (7) die kleineren Flügel-Dimensionen (*B. priscotinecta* mit maximaler Länge = 58 mm, maximaler Breite = 15 mm)
- (8) der distal stark konkav gebogene Hinterrand bzw. falcate Apex
- (9) die größere Anzahl von RP<sup>-</sup>-Seitenästen
- (10) die ausbleibende Annäherung von MA<sup>+</sup> an RP<sup>-</sup>

Diese Merkmale (7) bis (10) lassen auch eine eindeutige Abgrenzung zu *Eubrodia* (ebenfalls Brodiidae) zu. *Eubrodia dabasinskasi* Carpenter, 1967 aus dem Mittleren Pennsylvanum (Ober-Karbon) von Zeche Nr. 11 der Peabody Coal Company (Sektion 4, 3 Meilen S` Braidwood / Illinois, USA) ist mit ca. 48 mm Flügel-Länge und 15 mm Flügel-Breite merklich größer. Die maximale Breite befindet sich etwa zu Beginn des letzten Flügel-Drittels. Zusätzlich weicht deren Umriss durch einen massig runden Apex sowie einen distal nur konvex gekrümmten Hinterrand von dem von *Pyebrodia* n. gen. ab. Neben kurzen terminalen Verzweigungen für CuP<sup>-</sup> und den distalen Ast von MP<sup>-</sup> sowie einem mehr proximal zum RP<sup>-</sup>-Ursprung positionierten MA<sup>+</sup>-Ursprung ist bei *Eubrodia* als weiteres Unterscheidungskriterium ein Archaedictyon nachweisbar.

Ein Vergleich mit den möglicherweise verwandten und vermutlich größeren *Palaeopalara gracilis* Handlirsch, 1904 und *Anthraco-palara falcipennis* Handlirsch, 1904 (beide Megasecoptera) aus dem Ober-Karbon von

Belgien scheitert an dem schlechten Erhaltungszustand dieser Flügel-Fragmente.

2.1.2.2.1.1. *Pyebrodia martinsnetoi* n. sp.  
Abb. 17-19; Taf. 3, Fig. 1-3

Derivatio nominis:

Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. Rafael Gioia Martins-Neto (Ribeirão Preto – SP, Brasilien) der wesentliche Beiträge zu den fossilen Insekten-Faunen Südamerikas geliefert hat.

Holotypus:

Der in Abb. 17 und Taf. 3, Fig. 1 dargestellte linke Flügel (Katalog Nr. Pal. 151), aufbewahrt im Museum am Schölerberg, Osnabrück (leg. K.J. Herd).

Locus typicus:

Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland

Stratum typicum:

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

Paratypen:

(1) das in Abb. 18 und Taf. 3, Fig. 2 sowie (2) das in Abb. 19 und Taf. 3, Fig. 3 dargestellte Flügel-Fragment aus dem Hangenden von Flöz Dreibänke der Typuslokalität, aufbewahrt unter Nr. F2 (1) und Nr. F5 (2) in der Sammlung des Finders und Amateur-Paläontologen Michael Sowiak (Osnabrück).

Diagnose:

Siehe Gattung.

Holotypus

Abb. 17; Taf. 3, Fig. 1

Erhaltung:

Wie die Korrugation des Objekts auf der Positiv-Platte zeigt, handelt es sich um einen

linken Flügel. Eine Bestimmung als Mesothoracal- oder Metathoracal-Flügel ist schwierig, da entsprechendes Vergleichsmaterial bei den Brodiidae fehlt. Vergleicht man aber die Apex-Formen von Holotypus und Paratypus 1 (Abb. 18, Taf. 3 Fig. 2) mit denen bekannter Flügel-Paare aus anderen Familien der Megasecoptera, ist auch damit eine Zuordnung des Holotypus als Metathoracal-Flügel sehr fraglich. Nicht erhalten sind die Basis und der Analis-Bereich; vom Hinterrand existiert nur das distale Drittel. Auf der Negativ-Platte ist nur ein kleines Fragment vorhanden, bestehend aus distaler Vorderrand-Hälfte und Apex. Die Aderung ist ungestört und bis ins kleinste Detail zu erkennen. Die Anzahl an zarten Queradern ist gering. Vorder- und Hinterrand weisen keine Zähnung auf. Auffällig ist ein dunkles sichel- und bänderförmiges Fleckenmuster, das sich ähnlich wie die Finger einer gespreizten Hand vom zentralen Hinterrand aus nach vorne und Richtung Apex erstreckt. Zwei dunkle runde Flecken sind im distalen Bereich noch zusätzlich vorhanden. Eine sehr ähnliche dunkle Flügel-Zeichnung mit verzweigten Bändern findet sich bei *Homaloneura dabasinskasi* Carpenter, 1964 (Palaeodictyoptera: Spilapteridae; Carpenter 1992: 41) sowie annäherungsweise und kopfstehend bei *Cauloptera colorata* Kukulová-Peck, 1975 (Megasecoptera: Caulopteridae).

An einigen Stellen der hellen Flügel-Membran ist eine ungeordnete faden- und büschelförmige Sekundärstruktur auszumachen.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 25; Gesamtlänge (geschätzt) = 30; erhaltene Breite = 9; Gesamtbreite (geschätzt) = 11.

Beschreibung:

Mäßig schlanker linker Flügel (vermutlich Metathoracal-Flügel); maximale Breite wahrscheinlich in Flügel-Mitte; geschätztes Ver-

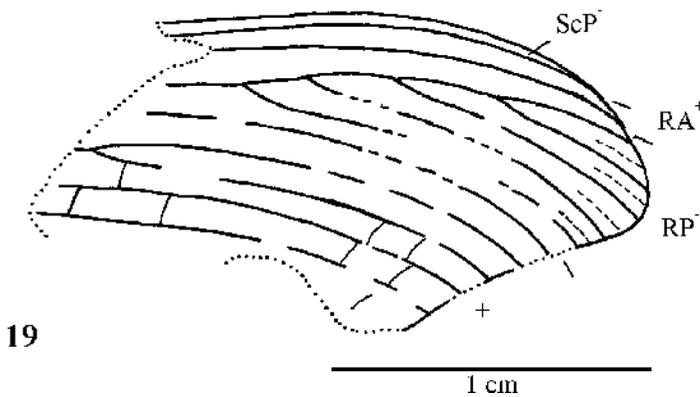
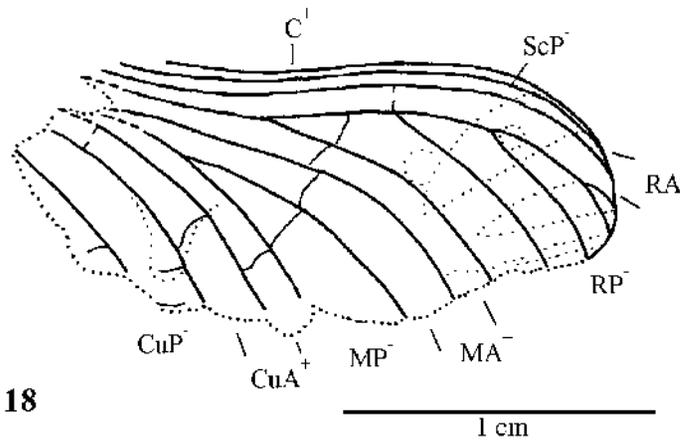
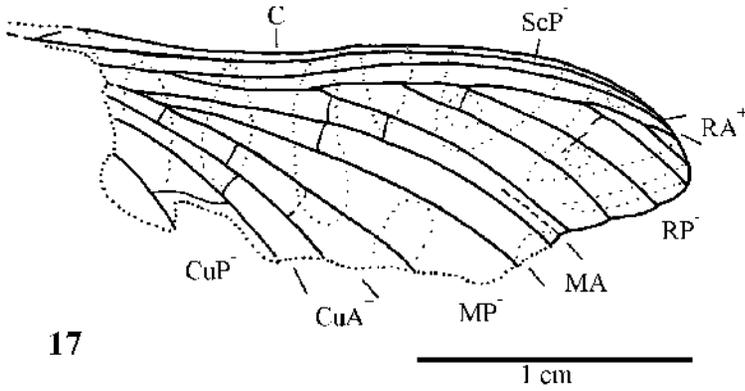


Abb. 17-19: *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland). – 17. Holotypus, linker Flügel, (Positiv-Platte). – 18. Paratypus 1, linker Flügel, (Positiv-Platte). – 19. Paratypus 2, linker Flügel, (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

hältnis Länge : Breite = 3 : 1; Vorderrand relativ gerade und mit schwacher konkaver Biegung etwa in Flügel-Mitte; Apex spitzoval und deutlich asymmetrisch nach hinten verschoben; Hinterrand mit markanter konkaver Krümmung in Höhe der MA<sup>+</sup>-Endung; Apex insgesamt somit beinahe falcat;

ScP<sup>-</sup> sehr lang und an C<sup>+</sup> in vorderem Apex endend; ScP<sup>-</sup> proximal zunächst parallel und mit etwas Abstand zu C<sup>+</sup> verlaufend, ab etwa Flügelmitte aber sehr eng (megasecopteroid) an C<sup>+</sup> orientiert; RA<sup>+</sup> unverzweigt und parallel in kurzem Abstand zu ScP<sup>-</sup> ausgerichtet; RA<sup>+</sup> bis nahezu zum zentralen Apex reichend; Interradial-Area breiter als Praeradial-Area; RP<sup>-</sup>-Ursprung etwa nach erstem Flügel-Drittel in gleicher Höhe wie MA<sup>+</sup>-Ursprung; RP<sup>-</sup> dem Verlauf von RA<sup>+</sup> folgend und im Apex endend; RP<sup>-</sup> mit 5 unverzweigten Seitenästen; Auftrennung des ersten Astes anfangs zweiter Flügel-Hälfte; RP<sup>-</sup>-Äste alle parallel zueinander und konvex zum Hinterrand gebogen;

in Praemedial-Area (Feld zwischen RP<sup>-</sup> und MA<sup>+</sup>) kurze Falte mit konvexer Prägung vom Hinterrand ausgehend (kann aber auch nur ein zufälliger Abdruck eines pflanzlichen Restes (Fadens) sein oder eher durch eine Stauchung verursacht worden sein);

MA<sup>+</sup> unverzweigt und parallel zu den Seitenästen von RP<sup>-</sup> ausgerichtet; sich nicht RP<sup>-</sup> nähernd; MP<sup>-</sup> mit zwei unverzweigten Ästen, die kurz hinter dem MA<sup>+</sup>-Ursprung und somit recht tief auftrennen und dann leicht auseinander spreizen; CuA<sup>+</sup> ungegabelt und etwa mit gleichen Abstand zum proximalen Ast von MP<sup>-</sup> wie die Adern im hinteren apikalen Bereich zueinander; Auftrennung von Cu deutlich proximal zu denen von R und M; CuP<sup>-</sup> mit mindestens zwei Seitenästen; Analis-Bereich nicht bekannt; vermutlich petiolaete äußere Form in Basis-Nähe;

geringe Anzahl gerader bzw. leicht gebogener Queradern zwischen den Seitenästen;

sichelförmige dunkle Bänder den Apex sowie den vorderen Flügel-Bereich überziehend; zwei runde dunkle Flecken unterschiedlicher Größe im RP<sup>-</sup>-Feld.

Paratypus 1

Abb. 18; Taf. 3, Fig. 2

Erhaltung:

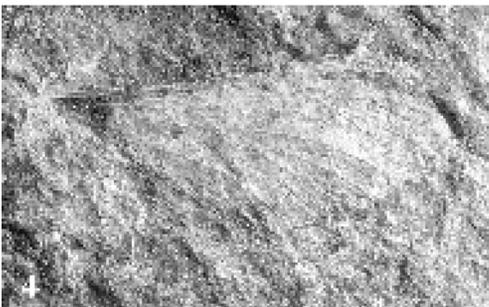
Das Flügel-Fragment wurde nur als Positiv-Platte geborgen und kann durch eine ausgeprägte Korrugation als linker Flügel gedeutet werden. Es ist möglich, dass hier ein Mesothoracal-Flügel vorliegt, wie ein Vergleich mit dem Holotypus zeigt (siehe dort). Erhalten ist nur die distale Flügelhälfte, wobei die Hinterrand-Hälfte zusätzlich Lücken aufweist. Die Aderung ist kräftig, die wenigen Queradern sind schwach ausgebildet. Das Fragment besitzt andeutungsweise ein ähnliches Fleckenmuster wie der Holotypus. Auch hier sind in einigen der hellen Felder, der eigentlichen Membran, unregelmäßige faserartige Strukturen zu erkennen. Der Flügelrand ist durchweg glatt und nicht gezackt.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 19; erhaltene Breite = 8,5

Beschreibung:

Linker Flügel mit ovalem Apex, der asymmetrisch nach hinten verschoben; Vorderrand in Höhe der ersten RP<sup>-</sup>-Gabelung mit schwacher konkaver Krümmung; Hinterrand in Apex-Nähe mit deutlichem konkaven Kurvenverlauf; ScP<sup>-</sup> sehr lang und eng an C<sup>+</sup> anliegend, nahezu im Apex endend; RA<sup>+</sup> unverzweigt und parallel in kurzem Abstand zu ScP<sup>-</sup> und C<sup>+</sup> ausgerichtet; RA<sup>+</sup> bis zum Apex reichend; Interradial-Area breiter als Praeradial-Area;

RP<sup>-</sup> parallel zu RA<sup>+</sup> und im Apex endend; RP<sup>-</sup> mit 4 Seitenästen; Auftrennung des ersten Astes bifurkat und erst in zweiter Flügel-



Tafel 3

Insekten-Reste aus dem Westfalium D, Piesberg nördlich Osnabrück.

Fig. 1: *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp., Holotypus, linker Flügel (Positiv-Platte), x 2,3.

Fig. 2: *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp., Paratypus 1, linker Flügel (Positiv-Platte), x 2,7.

Fig. 3: *Pyebrodia martinsnetoi* n. gen. n. sp., Paratypus 2, linker Flügel (Positiv-Platte), x 3,0.

Fig. 4: *Piesbergala leipnerae* n. gen. n. sp., Holotypus, linker Metathoracal-Flügel (Positiv-Platte), x 3,2.

hälfte; alle Seitenäste unverzweigt und mit schwacher konvexer Biegung zum Hinter- rand; MA<sup>+</sup> ungegabelt und relativ nahe und parallel zu RP<sup>-</sup> beziehungsweise dessen pro- ximalem Seitenast orientiert; MP<sup>-</sup> etwa in Flügelmitte aufspaltend, proximal zur ersten RP<sup>-</sup>-Aufspaltung; Seitenäste von MP<sup>-</sup> ver- mutlich unverzweigt und relativ breiten Fä- cher (Postmedial-Area) bildend; CuA<sup>+</sup> unge- gabelt und analog zu MA<sup>+</sup> in kurzem Abstand und parallel zu MP<sup>-</sup> beziehungsweise deren proximalem Seitenast schwingend; wenige gerade bzw. leicht gebogene Queradern in Flügelmitte;

dunkles Fleckenmuster im Bereich des Apex sowie von MP<sup>-</sup> und CuA<sup>+</sup>, streifenfö- rmig gespreizt und quer zur Richtung der Adern; Flügelmembran in den hellen Feldern stellenweise mit einer ungeordneten faseri- gen bis fadenförmigen Substruktur.

Vergleich:

Flügel-Umriss, Aderverzweigungsmodus, Aderausrichtung sowie das typische Flek- kenmuster belegen, dass es sich bei diesem Fragment um ein zweites Exemplar von *Pyebrodia martinsnetoi* n. sp. handelt. Kleine Ab- weichungen zum Holotypus in der äußeren Form des Apex, der Breite der Interradial- Area, der Anzahl der RP<sup>-</sup>-Seitenäste oder der Position der MP<sup>-</sup>-Aufspaltung können mit der

Variabilität innerhalb der Art und/oder durch die unterschiedliche Zuordnung zu einem Mesothoracal- (Paratypus 1) und einem Metathoracal-Flügels (Holotypus) erklärt werden.

#### Paratypus 2

Abb. 19; Taf. 3, Fig. 3

#### Erhaltung:

Das kleine Flügel-Bruchstück ist als Positiv- und Negativ-Platte erhalten. Die markante Korrugation, speziell im vorderen Bereich, belegt einen linken Flügel. Lediglich ein Teil des distalen Vorderrandes sowie der Apex sind existent. Recht lückenhaft ist die Aderung von  $MA^+$  sowie die des  $RP^-$ -Fächers vorhanden. Die konvex gefaltete  $CuA^+$  ist jedoch gut erkennbar. Wenige feine gerade Queradern sind zwischen den Seitenadern positioniert. Ein dunkles Streifenmuster ist schwach im Apex-Bereich angedeutet.

Maße (in mm): erhaltene Länge = 19; erhaltene Breite = 10.

#### Beschreibung:

Flügel-Umriss vermutlich relativ breit; Apex oval gerundet, asymmetrisch nach hinten gerichtet; Vorderrand leicht gebogen;  $ScP^-$  sehr lang; eng und parallel zu  $C^+$  orientiert;  $ScP^-$  im vorderen Apex endend;

$RA^+$  unverzweigt, subparallel zu  $ScP^-$  und  $C^+$  ausgerichtet und mit Endung im apikalen Bereich; Interradial-Area etwas breiter als Praeradial-Area;

$RP^-$  mit 4 unverzweigten Seitenästen; alle in gleichmäßigem Abstand zueinander parallel und mit leichter Biegung zum Hinterrand schwingend;  $MA^+$  ungegabelt und analog ausgerichtet wie die Seitenäste von  $RP^-$  und  $MP^-$  sowie die Hauptader  $CuA^+$ ;  $CuA^+$  unverzweigt;  $CuP^-$  und Analis-Bereich nicht erhalten; Queradern kurz und gerade und nur spärlich vorhanden.

#### Vergleich:

Alle zum Hinterrand gerichteten Adern verlaufen stärker parallel und enger zueinander als beim Holotypus und dem Paratypus 1.  $RA^+$  und  $RP^-$  sind distal weniger gebogen und enden dementsprechend weiter vorne im Apex. Diese Unterschiede erscheinen uns – bis zur Kenntnis weiteren Materials – zunächst als durch die unterschiedliche Erhaltung oder Variabilität erklärbar.

#### 2.1.3 Diaphanopteroidea Handlirsch, 1919

Zur Morphologie und systematischen Position: Die mäßig großen bis kleinwüchsigen Diaphanopteroidea sind wegen des Besitzes kleiner, noch nicht völlig reduzierter Bein-Reste an den Hinterleibs-Segmenten und der sehr urtümlichen Flügel-Artikulation („ultraprimitive wing articulation“, Kukalová-Peck & Brauckmann 1990) die ursprünglichste Ordnung der Pterygota. In ihrer Gesamt-Gestalt ähneln sie stark den Megasecoptera, mit denen sie auch von vielen früheren Autoren vereinigt worden waren. Wie diese haben sie einen kleinen Kopf mit kurzem Saug-Schnabel und noch beinartig aussehenden Kiefertastern (= Maxillipalpen) sowie sehr lange Schwanz-Fäden, und die Weibchen tragen ein deutlich entwickeltes, gekieltes und mit scharfen Säge-Kanten versehenes Lege-Organ. Vorderbrust-Flügelchen sind wie bei den ebenfalls nahestehenden Palaeodictyoptera vorhanden, aber nur sehr klein und gelegentlich stark sklerotisiert, was als abgeleitet gewertet werden kann.

Das wichtigste Unterscheidungs-Merkmal der Diaphanopteroidea gegenüber den Palaeodictyoptera und Megasecoptera ist ihre Fähigkeit, die Flügel während der Ruhe nach hinten über dem Hinterleib flach zusammenlegen zu können. Dies geschieht allerdings über einen sehr einfachen Umleg-

Mechanismus (in Form eines Artikulations-Bandes von nicht miteinander verschmolzenen Skleriten zwischen Flügel-Basis und Brust-Ring) und unterscheidet sich dadurch deutlich von den wesentlich weiter abgeleiteten Typen der Neoptera. Die Fähigkeit beider Gruppen, die Flügel zurückzulegen, lässt sich somit als konvergent ansehen.

Bei weitgehender Übereinstimmung der Gesamt-Morphologie mit den Palaeodictyoptera und Megasecoptera dürften die Diaphanopteroidea auch eine ähnliche Lebensweise gehabt haben. Allerdings erlaubt die Fähigkeit, die Flügel in der Ruhe flach über dem Hinterleib zusammenlegen zu können, auch in dichtere Gebüsche einzudringen. Dass die Diaphanopteroidea sich weitgehend von Pflanzen-Säften und Sporen ernährt haben, belegt die erhaltene Darm-Füllung einer hierher gehöriger Nympe aus dem Ober-Karbon (Westfalium D) von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (Kukalová-Peck 1991: 157, Abb. 6.10G).

Zusammensetzung: Nach Abtrennung der Megasecoptera sind von den Diaphanopteroidea derzeit etwa 10 Familien mit mindestens 15-22 Gattungen und insgesamt etwa 45 Arten bekannt. Überliefert sind sie vom Unteren Ober-Karbon (Oberes Namurium B) bis Perm in Europa, Asien, Nord-Amerika, S-Amerika und S-Afrika.

### 2.1.3.1 Parabrodiidae Carpenter, 1933

Typus-Gattung:

*Parabrodia* Carpenter, 1933

Zugehörige Gattungen:

Neben der Typus-Gattung nur *Piesbergala* n. gen., beide jeweils nur mit einer Art belegt.

Diagnose:

Ergänzung zu Carpenter 1933b: 365, 1992: 58 (Zuordnung zu den Diaphanopteroidea

von Carpenter 1992: 58 jedoch noch für unsicher gehalten):

ScP<sup>-</sup>-Ader in Costa einmündend; MA<sup>+</sup> über relativ lange Strecke mit RP<sup>-</sup> verschmelzend; RP<sup>-</sup> mit nur einer oder zwei Gabelungen; MP<sup>-</sup> relativ tief aufspaltend.

#### 2.1.3.1.1 *Piesbergala* n. gen.

Typus-Art:

*Piesbergala leipnerae* n. sp.

Derivatio nominis:

Benannt nach der Typuslokalität und lat. ala, -ae = Flügel

Verbreitung:

Westfalium D (Ober-Karbon), Europa

Diagnose:

Eine Gattung der Parabrodiidae mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination: C<sup>+</sup>, ScP<sup>-</sup>, RA<sup>+</sup> und RP<sup>-</sup> nahezu gerade und parallel ausgerichtet, nur apical leicht gebogen; ScP<sup>-</sup> kurz vor Apex in C<sup>+</sup> mündend; RP<sup>-</sup> und MA<sup>+</sup>-Ursprung etwa auf gleicher Höhe; MA<sup>+</sup> über kurze Strecke mit RP<sup>-</sup> verschmelzend; MA<sup>+</sup> und CuA<sup>+</sup> unverzweigt; RP<sup>-</sup> und MP<sup>-</sup> je mit 3 terminalen Zweigen; erster Seitenast von RP<sup>-</sup> weit distal einsetzend; MA<sup>+</sup> und alle Äste von RP<sup>-</sup> und MP<sup>-</sup> mit leicht bogenförmigem Verlauf; CuP<sup>-</sup> vermutlich zweifach gegabelt.

Beziehungen:

Zwei wesentliche Merkmale sind *Piesbergala* n. gen. und *Parabrodia* (mit dem ebenfalls nur unvollständig erhaltenen Flügel von *Parabrodia carbonaria* Carpenter, 1933 aus dem oberen Mittel-Pennsylvanium (Ober-Karbon), 6 Meilen NW Garnett, Kansas (USA)) gemeinsam:

- (1) die in C<sup>+</sup> endende ScP<sup>-</sup> sowie
- (2) die Koaleszenz von MA<sup>+</sup> und RP<sup>-</sup>.

Damit unterscheiden sie sich von allen anderen Familien der Diaphanopteroidea, wie den Diaphanopteridae, Prochoropteridae und allen permischen Familien. Diese weisen zwar ebenfalls alle eine partielle Verschmelzung bzw. Berührung von  $MA^+$  und  $RP^-$  auf, aber ihre  $ScP^-$  mündet in  $RA^+$  ein. Lediglich bei den Namurodiaphidae mündet die  $ScP^-$  in gleichermaßen ursprünglicher Weise in den Vorderrand ein (Kukulová-Peck & Brauckmann 1990). Deren  $RP^-$  und  $MA^+$  sind allerdings bei jeweils separatem Verlauf nur über eine kurze Stützzader verknüpft.

Über weitere diagnostische Merkmale, wie die Ausrichtung und das Zusammengehen der Hauptader-Stämme im basalen Bereich, kann aus Erhaltungsgründen kein Vergleich angestellt werden. Eigentlich wäre auch die karbonische Art *Rhaphidiopsis diversipenna* Scudder, 1893 (Diaphanopteroidea: Rhaphidiopsidae; Carpenter 1933a) aufgrund der Merkmale (1) und (2) zu dieser Entwicklungsreihe der Parabrodiidae zu zählen. Er besitzt jedoch ansonsten eine vollkommen abweichende Aderung mit irregulärer Aderzellen-Struktur.

Weitere Gemeinsamkeiten zwischen *Piesbergala* n. gen. und *Parabrodia* sind

- (3) der gerade Verlauf des Vorderrandes,
- (4) die unverzweigten  $MA^+$  und  $CuA^+$ ,
- (5) die tiefgegabelte  $MP^-$ -Ader und
- (6) die extrem geringe Anzahl von Queradern.

Dennoch unterscheidet sich *Parabrodia* nicht nur in der Flügel-Länge (erhaltene Länge = 27 mm; geschätzte Länge = 31 mm; Breite = 7 mm) sondern auch mit folgenden Merkmalen erheblich von der neuen Art:

- (7) der Flügel-Umriss mit dem spitzovalen Apex und dem weniger gebogenen Hinterrand,
- (8) die relativ kurze  $ScP^-$
- (9) der stärker apical abknickende und im Apex endende  $RA^+$ ,

- (10) die längere Fusionsstrecke zwischen  $MA^+$  und  $RP^-$ ,
- (11) der im Vergleich zum  $RP^-$ -Ursprung mehr proximal positionierte  $MA^+$ -Ursprung
- (12) die nur einfache Gabelung von  $RP^-$  und  $MP^-$ ,
- (13) die zum Hinterrand eher gerade ausgerichteten Hauptadern und Seitenäste.

Aufschlussreich ist auch ein Vergleich mit der älteren *Namurodiapha* Kukulová-Peck & Brauckmann, 1990 (Namurodiaphidae). Die Typus-Art *Namurodiapha sippelorum* Kukulová-Peck & Brauckmann, 1990 aus dem Oberen Namurium B (höheres Marsdenium, Zone R2c1) von Hagen-Vorhalle (Ruhrgebiet, Deutschland) weist eine äußerst ähnliche Flügelform und eine vergleichbare Ader-Ausrichtung wie *Piesbergala* n. gen. auf. In Unkenntnis von zusätzlichen diagnostischen Merkmalen (wie z.B. ein partielle  $CuA^+$  –  $MP^-$ -Fusion) für die neue Gattung sind bei *Namurodiapha* die Flügel-Dimension, die bereits angesprochene Stützzader  $rp$ - $ma$ , der reichere Verzweigungsgrad von  $RP^-$ ,  $MP^-$  bzw.  $CuP^-$  sowie die Vielzahl an Queradern klar unterscheidbar. Diese primitiveren Merkmale sowie die Unterscheidungsmerkmale (10) und (12) zwischen *Piesbergala* n. gen. und *Parabrodia* lassen eine Entwicklungs-Richtung etwa *Namurodiapha* > *Piesbergala* n. gen. > *Parabrodia* erahnen, wobei allen die in  $C^+$  endende  $ScP^-$  gemeinsam ist.

Auch die jüngeren permischen *Uralia*-Arten (Diaphanopteroidea: Parelmoidea; Kukulová-Peck 1985: Abb.33A; Kukulová-Peck & Sinichenkova 1992) sind bei der Diskussion über die Beziehungen von *Piesbergala* n. gen. zu berücksichtigen. *Uralia maculata* Kukulová-Peck & Sinichenkova, 1992, die als vollständiges Insekt erhalten ist, ist zwar deutlich kleiner, besitzt aber einen ähnlichen Flügel-Umriss. Gemeinsam hat *Uralia* mit

*Piesbergala* n. gen. die Flügel-Merkmale (2), (4), (6), ähnlich zum Apex und Hinterrand schwingende und orientierte Haupt- und Seitenadern, den  $RP^-$  mit mehreren einfachen Seitenästen sowie eng parallel ausgerichtete  $CuA^+$  und  $CuP^-$ . Progressiver entwickelt ist bei *Uralia* sowie allen Parelmoidea der Verlauf von  $ScP^-$  mit der Endung in  $RA^+$  sowie die Ausbildung zahlreicher kurzer Seitenzweige, die von  $ScP^-$  und dem distalen  $RA^+$  in Reihe zum Vorderrand verlaufen und der Costal-Area eine Schraffur verleihen.

Dem  $ScP^-$ -Ende wurde bislang bei der Charakterisierung und der Diagnose aller Familien der Diaphanopteroidea nur wenig Beachtung geschenkt. Dieses wesentliche Unterscheidungsmerkmal kann sicherlich, wie gezeigt, zur Taxonomie innerhalb der Ordnung einen Beitrag leisten.

Für das Aufstellen der neuen Gattung *Piesbergala* n. gen. und die spezifische Abgrenzung zu *Parabrodia* sprechen neben der unterschiedlichen Flügel-Länge die doch markanten Unterscheidungsmerkmale (8), (9), (11) und (13). Als Autapomorphien sind zu werten die lange  $ScP^-$  und die ähnliche Position der R- und M-Verzweigungen. Das bisher noch nicht angesprochene, bei *Piesbergala* n. gen. vorhandene, aber bei *Parabrodia* wegen des Erhaltungszustandes nicht eindeutig erkennbare Merkmal, nämlich die für Diaphanopteroidea typische enge Annäherung der Hauptader-Stämme am Basis-nahen Vorderrand, ermöglicht nun eine sichere Einbeziehung der beiden Gattungen und damit auch der Familie Parabrodiidae in die Ordnung Diaphanopteroidea.

#### 2.1.3.1.1.1 *Piesbergala leipnerae* n.sp.

Abb. 20; Taf. 3, Fig. 4

Derivatio nominis:

Benannt nach der Finderin, Frau Angelika Leipner, Präparatorin am Museum am

Schölerberg, Osnabrück. Frau Leipner hat die Autoren über neue Arthropodenfunde vom Piesberg informiert sowie zahlreiche Flügel-Neufunde einheimischer Sammler zusammengesammelt, präpariert bzw. fotografiert und den Autoren in dankenswerter Weise überlassen.

Holotypus (und einziges bisher bekanntes Exemplar):

Der in Abb. 20 und Taf. 3, Fig. 4 dargestellte linke Flügel (Katalog Nr. Pal 93), aufbewahrt im Museum am Schölerberg, Osnabrück (leg. A. Leipner).

Locus typicus:

Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück, Niedersachsen, Deutschland.

Stratum typicum:

Hangendes von Flöz Dreibanke, Westfalium D (Ober-Karbon).

Diagnose:

Siehe Gattung.

Erhaltung:

Von dem vorliegenden isolierten Flügel-Fragment konnte Positiv- wie Negativ-Platte geborgen werden. Die bessere Erhaltung zeigt die Positiv-Platte. Wie aus der Korrugation erkennbar ist, handelt es sich um einen linken Flügel. Der nahezu gerade Verlauf des Vorderrandes, die relativ kräftige Biegung des Hinterrands in Flügel-Mitte sowie die nahezu vollständige Abwesenheit von Queradern sind Hinweise auf einen Metathoracal-Flügel (Kukalová-Peck & Brauckmann, 1990). Der Flügel ist soweit erhalten, dass einige der wichtigsten diagnostischen Merkmale erkennbar sind. Proximal fehlt im vorderen Bereich lediglich die eigentliche Basis mit den Hauptader-Stämmen, im hinteren Bereich die komplette Anal-Area. Es fehlt

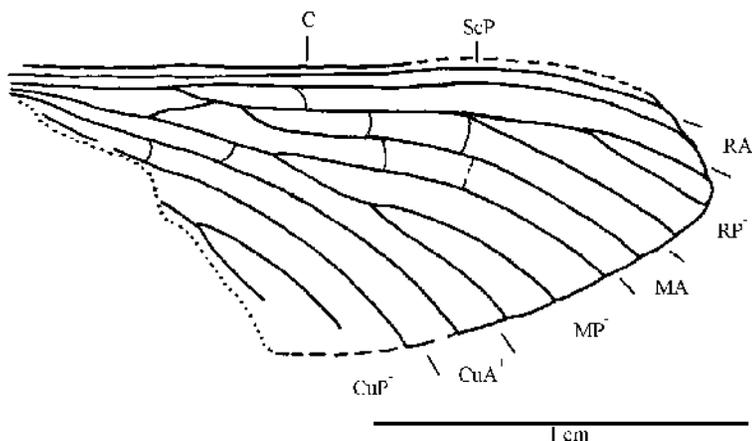


Abb. 20: *Piesbergala leipnerae* n. gen. n. sp.; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus, linker Metathoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte).

auch der schmale distale Abschnitt der Costal-Area. Die Aderung wirkt insgesamt recht zart. Der Flügel ist umgeben und durchzogen von zahlreichen diversen kleinen Pflanzenresten, die jedoch die Aderung nicht beeinflussen oder unterdrücken. Auffällig ist eine fadenförmige und flechtenartige sekundäre Oberflächen-Struktur, die den gesamten Flügel überzieht.

Maße (in mm): Erhaltene Länge = 19; Gesamtlänge (geschätzt) = 23; Breite = 8.

#### Beschreibung:

Mäßig schlanker bis plumper linker Flügel (vermutlich Metathoracal-Flügel); maximale Breite wenig distal von Flügel-Mitte; Verhältnis Länge : Breite (geschätzt) = 2,5 : 1; Vorderrand nahezu gerade; Apex gerundet, gleichmäßig oval, nur wenig asymmetrisch nach hinten gerichtet; Hinterrand, soweit erhalten, mit deutlich konvexer Biegung;

Hauptadern im Basisbereich alle auffällig eng am Vorderrand konzentriert; ScP<sup>-</sup> und RA<sup>+</sup> subparallel zu C<sup>+</sup>; ScP<sup>-</sup> relativ lang und analog zu RA<sup>+</sup> kurz vor Apex in C<sup>+</sup> einmün-

dend; RA<sup>+</sup> unverzweigt; RP<sup>-</sup> zu Beginn des mittleren Flügel-Drittels etwa in Höhe des MA<sup>+</sup>-Ursprungs einsetzend; RP<sup>-</sup>-Hauptast weitgehend parallel zu RA<sup>+</sup> und direkt im Apex endend; RP<sup>-</sup> mit 2 relativ spät einsetzenden kurzen Seitenästen; RP<sup>-</sup>-Aufteilung enggefächert;

MA<sup>+</sup> ungegabelt, über kurze Strecke mit RP<sup>-</sup> coaleszierend; danach sinusförmig so in Richtung Hinterrand ausgerichtet, dass dadurch formal die Fläche zwischen RP<sup>-</sup> und MP<sup>-</sup> in zwei gleiche Hälften geteilt wird; MP<sup>-</sup> ähnlich wie MA<sup>+</sup> gebogen; erste Gabelung von MP<sup>-</sup> sehr tief; proximaler Seitenast von MP<sup>-</sup> erneut verzweigt und somit MP<sup>-</sup> wie RP<sup>-</sup> mit 3 terminalen Zweigen; CuA<sup>+</sup> unverzweigt und ohne erkennbare Stützader zu MP<sup>-</sup>; CuP<sup>-</sup> recht nahe und subparallel zu CuA<sup>+</sup>; CuP<sup>-</sup> vermutlich mit mindestens 3 terminalen Zweigen;

wenige feine Queradern nur in vorderer Flügel-Hälfte vorhanden.

2.1.4 Odonoptera Martynov, 1932 (= Geroptera Brodsky, 1994 + Neodonoptera Bechly, 1996 (inclusive „Eomeganisoptera“

Rohdendorf, 1962, Meganisoptera Martynov, 1932 und Odonata Fabricius, 1793 s.str.), Libellen): Neodonatoptera Bechly, 1996 (inclusive „Eomeganisoptera“ Rohdendorf, 1962, Meganisoptera Martynov, 1932 und Odonata Fabricius, 1793 s.str.): Neodonatoptera Bechly, 1996 (inclusive „Eomeganisoptera“ Rohdendorf, 1962, Meganisoptera Martynov, 1932 und Odonata Fabricius, 1793 s.str.): „Eomeganisoptera“ Rohdendorf, 1962 (einzige zu den „Eomeganisoptera“ gehörige Familie: „Erasipteridae“ Carpenter, 1939).

**Bemerkungen:**

Eine detaillierte, nach Methoden der Phylogenetischen Systematik erstellte Untergliederung der Odonatoptera mit mehreren Zwischen-Gruppen liefern unter anderem Bechly et al. (2001: 220, Fig. 15; 225-226).

Bechly et al. (2001) stellen auch weitere neue Erkenntnisse zur Morphologie und zum Kopulations-Verhalten der ältesten bisher bekannten Libellen (aus dem tieferen Ober-Karbon von Hagen-Vorhalle und aus Argentinien) vor. Hierzu gehört unter anderem der Nachweis kleiner Vorderbrust-Flügelchen an den beiden Vorhaller Arten *Erasipteroides valentini* (Brauckmann in Brauckmann et al., 1985) und *Namurotypus sippeli* Brauckmann & Zessin, 1989, nachdem dieses Merkmal zuvor schon von Wootton et al. (1998) und Wootton & Kukulová-Peck (2000) an einem fast vollständig erhaltenen, noch nicht näher beschriebenen und auch noch nicht benannten Angehörigen der Egeropteridae (Geroptera) aus dem tieferen Ober-Karbon von Malanzán, Provinz Córdoba/Argentinien erkannt worden war.

**Zeitliche Verbreitung:**

Sicher belegt seit dem tieferen Ober-Karbon (Namurium).

2.1.4.1 „Erasipteridae“ Carpenter 1939

2.1.4.1.1 *Erasipterella* Brauckmann, 1983

Typus-Art (und derzeit einzig bekannte Art): *Erasipterella piesbergensis* Brauckmann, 1983, Hangendes von Flöz Dreibänke, Westfalium D (Ober-Karbon), Piesberg nördlich Osnabrück (Deutschland).

Kennzeichen (nach Brauckmann & Zessin 1989: 203):

Kleinwüchsige Erasipteridae von ca. 30 mm Flügel-Länge; Praecostal-Area kurz (transversal); basale M kurz (transversal); distale AA völlig zur Aderzellen-Begrenzung aufgelöst.

**Verbreitung:**

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

2.1.4.1.1.1 *Erasipterella piesbergensis*

Brauckmann, 1983

Abb. 21a-b

\* 1983 *Erasipterella piesbergensis*  
Brauckmann: 9-13; Abb. 1-2.

1984 *Erasipterella piesbergensis*. –  
Riek & Kukulová-Peck: 1152.

1985 *Erasipterella piesbergensis*. –  
Brauckmann, Koch & Kemper:  
54, 57, Abb. 39.

1989 *Erasipterella piesbergensis*. –  
Brauckmann & Zessin: 199-203;  
Abb. 11a-b.

1991b *Erasipterella piesbergensis*. –  
Brauckmann: 169-172; Abb.  
59a-b.

1991c *Erasipterella piesbergensis*. –  
Brauckmann: 25.

1992 *Erasipterella piesbergensis*. –  
Carpenter: 90.

- 1995 *Erasipteron piesbergensis*. – Brauckmann: 157.
- 2000 *Erasipterella piesbergensis*. – Brauckmann & Herd: 333-334.

Kennzeichen:  
Siehe Gattung.

Bemerkungen:  
Die von Brauckmann (1983: Abb. 5) in enger Anlehnung an die Darstellung einer vergleichbaren Art in Rohdendorf & Rasnitsyn (1980: Abb. 68) erstellte Rekonstruktion von *Erasipterella piesbergensis* trifft nach neueren Befunden an anderen karbonischen Libellen-Arten nicht in allen Merkmalen zu.

Da Libellen ihre Flügel alternativ zueinander bewegen können, dürfen Vorder- und Hinterflügel einander nicht überlappen. Dass dies auch für die altertümlichen Formen gilt,

haben unter anderem die nahezu vollständig erhaltenen Funde aus dem tieferen Ober-Karbon (Namurium B) von Hagen-Vorhalle gezeigt (Brauckmann & Zessin 1989). In dieses Bild fügt sich auch der Umriss der Flügel von *Erasipterella piesbergensis* sehr gut ein (Vorderflügel mit proximal fast geradlinig verlaufenden Hinterrand).

Des weiteren dürfte nach den Befunden an den Vorhaller Libellen-Arten (Bechly et al. 2001) das Hinterleibs-Ende anders ausgesehen haben, indem sehr wahrscheinlich keine drei fächerartigen Anhänge vorhanden gewesen sind.

Vorkommen:  
Bisher nur aus dem tiefsten Westfalium D (dicht über Flöz Zweibänke; Ober-Karbon) vom Piesberg bei Osnabrück bekannt.

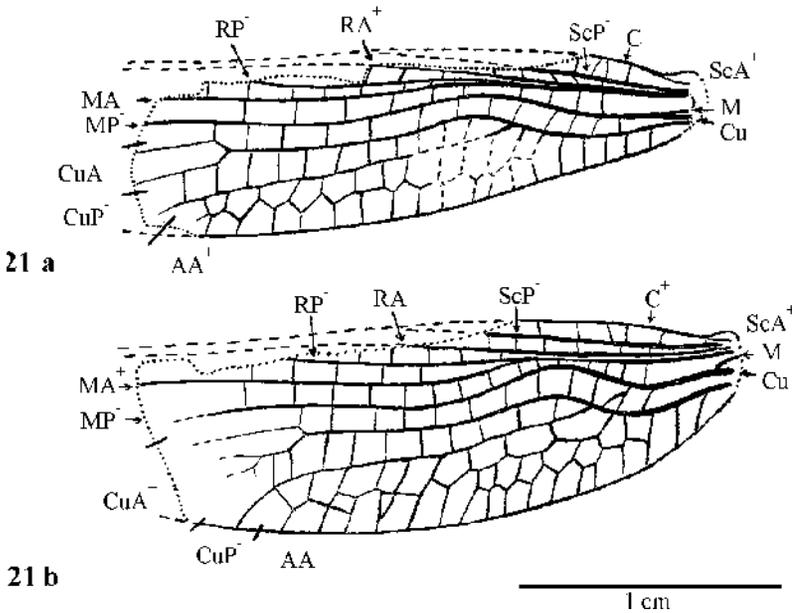


Abb. 21a-b: *Erasipterella piesbergensis* Brauckmann, 1983; Westfalium D; Steinbruch im Piesberg nördlich Osnabrück (Niedersachsen, Deutschland); Holotypus. – a. Linker Mesothoracal-Flügel. – b. Linker Metathoracal-Flügel (Kombination aus Positiv- und Negativ-Platte). Nach Brauckmann & Zessin (1989).

### 3 Dank

Danken möchten wir insbesondere denjenigen Personen, die das Material geborgen und zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt haben: Frau Angelika Leipner (Osnabrück) sowie den Herren Dr. Stefan Antons (Leverkusen), Manfred Droege (Detmold), Dieter Härtl (Osnabrück), Clemens Kohler (Göttingen), Günter Kortum (Köln), Georg Sommer (Gotha), Michael Sowiak (Osnabrück) und Fritz Wagner (Wallenhorst). Herrn Dr. Horst Klassen (Wallenhorst) verdanken wir die Vermittlung der früheren, hier noch einmal mit berücksichtigten Insektenfunde, die in vorangehenden Arbeiten publiziert wurden. Die Photos wurden von den Herren Günter Kortum (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1) und Heiko Hornig (Göttingen) (Taf. 1, Fig. 3-4) sowie von Frau Eva Puppel (Clausthal-Zellerfeld; Taf. 2, Fig. 5) und Frau Angelika Leipner (alle übrigen photographischen Fig.) angefertigt. Herr Dipl.-Geol. Torsten Wappler und Frau Dr. Elke Gröning (beide Clausthal-Zellerfeld) unternahmen die elektronische Umsetzung der Zeichnungen und Photos.

### Literatur

Berücksichtigt sind nur Quellen und im Text aufgeführte weiterführende Literatur. Die genauen Zitate zu Autorennamen von im Text erwähnten Taxa (wie beispielsweise „Odonata Fabricius, 1793“) sind leicht umfangreichen Literaturlisten (so in: Carpenter 1992; Kukulová-Peck 1991; Rasnitsyn & Quicke 2002; Rohdendorf & Rasnitsyn 1980) zu entnehmen.

Bechly, G., Brauckmann, C., Zessin, W. & Gröning, E. (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). – J. zool. Syst. Evol. Res. 39: 209-226.

- Brauckmann, C. (1982): Der Schwertschwanz *Euproops* (Xiphosurida, Limulina, Euproopacea) aus dem Ober-Karbon des Piesberges bei Osnabrück. – Osnabrücker naturwiss. Mitt. 9: 17-26.
- Brauckmann, C. (1983): Ein Insektenrest (Odonata, Meganisoptera) aus dem Ober-Karbon des Piesberges bei Osnabrück. – Osnabrücker naturwiss. Mitt. 10: 7-14.
- Brauckmann, C. (1991a): Morphologie und Variabilität von *Homoioptera vorhallensis* (Insecta: Palaeodictyoptera; Ober-Karbon). – Geologica et Palaeontologica 25: 193-213.
- Brauckmann, C. (1991b): Arachniden und Insekten aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (Ober-Karbon; West-Deutschland). – Veröff. Fuhlrott-Museum 1: 1-275.
- Brauckmann, C. (1991c): Ein neuer Insekten-Rest (Megasecoptera) aus dem Ober-Karbon von Osnabrück. – Osnabrücker naturwiss. Mitt. 17: 25-32.
- Brauckmann, C. (1995): Neue Insektenfunde (Palaeodictyoptera: Breyeriidae) aus dem Ober-Karbon von Osnabrück (Deutschland). – Osnabrücker naturwiss. Mitt. 20/21: 157-165.
- Brauckmann, C. & Gröning, E., (1996): Ein neuer ober-karbonischer Insekten-Flügel aus Süd-Limburg (Palaeodictyoptera: Breyeriidae, Westfalium, Niederlande). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1996 (2): 72-82.
- Brauckmann, C. & Gröning, E. (1998): A new species of *Homaloneura* (Palaeodictyoptera: Spilapteridae) from the Namurian (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany). – Entomologia Generalis 23 (1/2): 77-84.
- Brauckmann, C., Gröning, E. & Thiele-Bourcier, M. (1997): Kopf- und Schwanz-Region von *Arthropleura armata* Jordan, 1854 (Arthropoda; Ober-Karbon). – Geologica et Palaeontologica 31: 179-192.
- Brauckmann, C. & Herd, K.J. (2000): Eine weitere neue Breyeriiden-Art (Insecta: Palaeodictyoptera) aus dem Ober-Karbon von Osnabrück (Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 2000 (6): 333-344.
- Brauckmann, C., Koch, L. & Kemper, M. (1985): Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Geol. Paläont. Westfalen 3: 1-131.

- Brauckmann, C., Schöllmann, L. & Sippel, W. (im Druck): Die fossilen Insekten, Spinnentiere und Eurypteriden von Hagen-Vorhalle. – Geol. Paläont. Westfalen 59: 5-89.
- Brauckmann, C. & Zessin, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera. – Dt. ent. Z., n. F. 36(1-3): 177-215.
- Carpenter, F.M. (1933a): The Lower Permian insects of Kansas. 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plecoptera and a new collection of Prodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera. – Proc. amer. Acad. Arts Sci. 1933 (11): 411-503.
- Carpenter, F.M. (1933b): A New Megasecopter from the Carboniferous of Kansas – Univ. Kansas Sci. Bull. 21 (10): 365-367.
- Carpenter, F.M. (1951): Studies on Carboniferous Insects from Commentry, France: part II. The Megasecoptera. – J. Paleont. 25 (3): 336-355.
- Carpenter, F.M. (1967): Studies on North American Carboniferous Insects. 5. Palaeodictyoptera and Megasecoptera from Illinois and Tennessee, with a discussion of the order Sypbropteroidea. – Psyche 74: 58-84.
- Carpenter, F.M. (1992): Superclass Hexapoda. – In: Kaesler, R.L. (Hrsg.): Treatise on invertebrate paleontology, Part R, Arthropoda 4 (3-4). XXII u. 655 S. – The Geological Society of America, Inc., The University of Kansas Press: Boulder/Colorado (2 Teilbände).
- Hennig, W. (1981): Insect Phylogeny. 514 S. – John Wiley & Sons: Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- Josten, K. H. & van Amerom, H.W.J. (1999): Die Pflanzenfossilien im Westfal D, Stefan und Rotliegend Norddeutschlands. – Fortschr. Geol. Rheinld. Westf. 39: 1-168; Krefeld.
- Josten, K.-H., Köwing, K., & Rabitz, A. (1984): Oberkarbon. – In: Klassen, H. (Hrsg.): Geologie des Osnabrücker Berglandes: 7-77.
- Koch, L., Brauckmann, C. & Gröning, E. (2000): Fossile Insekten aus Vorhalle: Ein weiterer Fund von *Homoioptera vorhallensis*. – Hagen-Jb. 2000: 235-239.
- Kukalová, J. (1969): Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commentry, France Part II. – Psyche 76 (4): 439-486.
- Kukalová-Peck, J. (1974): Pteralia of the Paleozoic insect orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopteroidea (Paleoptera). – Psyche 81: 416-430.
- Kukalová-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. 65: 2327-2345.
- Kukalová-Peck, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. – In: CSIRO & Naumann, I. D. (Hrsg.): The insects of Australia. A textbook for students and research workers. (2. Auflage) 1. 141-179. – Melbourne University Press: Melbourne.
- Kukalová-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.
- Kukalová-Peck, J. & Richardson, E.S., jr. (1983): New Homoiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. – Can. J. Zool. 61 (7): 1670-1687.
- Kukalová-Peck, J. & Sinichenkova (Sinitschenkova), N.D. (1992): The wing venation and systematics of Lower Permian Diaphanopteroidea from the Ural Mountains, Russia (Insecta: Paleoptera). – Canadian J. Zool. 70: 229-235.
- Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (Hrsg.) (2002): History of insects. XII u. 517 S. – Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, Boston, London.
- Riek, E.F. & Kukalová-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. – Canadian J. Zool. 62 (6): 1150-1166.
- Roemer, F.A. (1860): Beiträge zur Kenntniss des nordwestlichen Harzgebirges. Vierte Abtheilung. – Palaeontographica, 9 (1): 157-202.
- Rohdendorf, B.B. & Rasnitsyn, A.P. (Hrsg.) (1980): Istoricheskoe razvitie klassa nasekomykh. – Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR 175: 1-269.

- Rössler, R. (1998): Arachniden-Neufunde im mitteleuropäischen Unterkarbon bis Perm – Beitrag zur Revision der Familie Aphantomartidae Petrunkevitch 1945 (Arachnida, Trigonotarbida). – *Paläont. Z.* 72 (1/2): 67-88.
- Schultka, S. (2000): Zur Palökologie der Euproopiden im Nordwestdeutschen Oberkarbon. – *Mitt. Mus. Naturkd. Berlin, geowiss. Reihe* 3: 87-98.
- Scudder, S.H. (1881): Two New British Carboniferous Insects, with remarks on those already known. – *Geol. Mag.* 8: 293-300.
- Shear, W.A. & Kukulová-Peck, J. (1990): The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. – *Can. J. Zool.* 68: 1807-1834.
- Wootton, R.J. & Kukulová-Peck, J. (2000): Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). – *Biol. Rev.* 75: 129-167.
- Wootton, R.J., Kukulová-Peck, J., Newman, D.J.S. & Múzon, J. (1998): Smart engineering in the Mid-Carboniferous: How well could Palaeozoic dragonflies fly? – *Science* 282: 749-751.