

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 73 (2000)

**Heft:** 3-4

**Artikel:** Erasipteron larischi Pruvost, 1933, Eugeropteron lunatum Riek, 1984 und die Evolution der Verstellpropeller-Flügel der Libellen

**Autor:** Pfau, Hans Klaus

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-402780>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 23.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## *Erasipteron larisci* PRUVOST, 1933, *Eugeropteron lunatum* RIEK, 1984 und die Evolution der Verstellpropeller-Flügel der Libellen

HANS KLAUS PFAU<sup>1</sup>

*Erasipteron larisci* PRUVOST, 1933, *Eugeropteron lunatum* RIEK, 1984 and the evolution of variable-pitch propeller wings in dragonflies. – The functional morphology of the dragonfly wing base is shortly described using a mechanical model (details see PFAU, 1986). Special attention has been put on the mechanism of supinatory twisting of the wing in the range of upstroke pitch (Aufschlagsdrehbereich). In this range the fulcroalar muscle, a pronator which reduces the wing twist, is most essential for enhancement of forward thrust.

The wings of *Erasipteron larisci* PRUVOST, 1933 and *Eugeropteron lunatum* RIEK, 1984, which have been classified amongst the oldest representatives in the stem group of Odonata, are “reanimated” by postulation of various functional wing characters (mainly joints between veins) concerning wing twisting. These fossil wings are interpreted as early steps of an evolutionary sequence, which led from *Erasipteron* to *Eugeropteron* (in contrast to the sequence proposed by RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984, based on morphological considerations). In this sequence the efficiency of wing twisting in the range of upstroke pitch (Aufschlagsdrehbereich) is enhanced. This is due mainly to evolution of the mid and posterior arculus, since frontal veins of the wing were integrated into the twisting part of the wing (Cubitalsektor), enlarging it considerably by adding their distal surface parts.

As a next step, the formation of a further (frontal) part of the arculus, the anterior arculus, integrated a very large part of the wing (including the wings tip!) into the cubital sector. This was followed by the evolution of the nodus, a most essential joint of the “variable-pitch propeller wing” of dragonflies. The further functional development of the nodus and the improvement of co-operation of arculus and nodus presumably then happened in a petiolate zygopteroid wing with a proximally situated nodus. It is postulated that this was the wing-type of the common ancestor of all extant Odonata (i.e. of the stem species of \*Odonata). The Protanisoptera, possessing a primitive “distal” nodus and a very oblique (“soft”) anterior and mid arculus are considered as a “transition stage” on the way to the Protozygoptera and the \*Odonata. The complicated mechanical interaction between the wing base, arculus, and nodus has been tested in different constellations using working models.

Within the \*Odonata the wings again broadened and the nodus was shifted distally resulting in a functional bisection of the wing into a proximal bearing-surface part (“airfoil”) and a distal twisting part. It is possible that this evolution, which led to Anisozygoptera+Anisoptera, included groups of Zygoptera (“Lestine Complex”, “Calopterygoidea”), supporting the hypothesis of paraphyly of Zygoptera (FRASER, 1957). Convergence, however, could not be excluded.

At the base of the Anisozygoptera+Anisoptera – and again at the base of Anisoptera – the wing also broadened in its proximal part (mainly the hind wings). This evolution proceeded with parallel changes in the flight apparatus as a whole: alteration of the basic (i.e. thorax-integrated) angle of wing stroke-plane, simplification and strengthening of the flight motor (the latter mainly in the metathorax).

Keywords: Odonata, functional morphology, fossil wings, reconstruction of evolution

### EINLEITUNG

Der Flug der Insekten ist ein höchst beeindruckendes Ergebnis der organismischen Evolution. Eine Insektengruppe, die Libellen, setzt ihre vier Flügel in einer nur bei ihnen verwirklichten Weise ein, die als indirekt-direkter Mechanismus oder tergaler Plattenmechanismus bezeichnet wurde (TPM; PFAU, 1986, 1991). Diese

<sup>1</sup> D-65326 Aarbergen, Rathenaustr. 14

Gruppe sticht durch die Evolution grosser luft-räuberischer Vertreter mit pfeilschnellem Flug und der Fähigkeit zu unglaublich erscheinenden Flugmanövern (RÜPPELL, 1989, sowie zahlreiche Filme des Autors) hervor. Wie funktionieren die Flugapparate der Libellen und wie entstanden sie? Beide Fragen sind eng miteinander verbunden.

Als fossile Belege der Evolution der Libellen liegen überwiegend (mehr oder weniger fragmentarische) Abdrücke der Flügel vor, die, je weiter man in der Zeitgeschichte zurückgeht, immer seltener werden. Für ihre Interpretation ist zunächst die Beantwortung der Frage von grosser Bedeutung, ob die betreffenden Belege überhaupt in die direkte Vorfahrenlinie der Odonaten einzuordnen sind, also sozusagen «missing links» darstellen, oder ob sie nicht eher Stammgruppen-Seitenästen angehören, oder der Stammgruppe der Schwestergruppe der Odonata (wahrscheinlich Ephemeroptera), oder sogar der Stammgruppe beider Gruppen. Da die Beurteilung dieser Fragen sehr von der Sicherheit der Kenntnis der phylogenetischen Beziehungen der rezenten Arten abhängt, deren konstitutive Gruppenmerkmale meist Körpermerkmale sind, die nicht fossil repräsentiert sind, steht die Einordnung fossiler Flügel vor grossen Schwierigkeiten, so dass Vorsicht angesagt ist (zu den Schwierigkeiten der Paläoentomologie vgl. HENNIG, 1969). Als bisher kaum beschrittener Weg aus diesem Engpass bietet sich an, zu versuchen, die Geädermerkmale der fossilen Flügel (die oft einzige Grundlage für paläo-evolutionsbiologische Aussagen darstellen) ausgehend von rezenten Flugapparaten und Flügeln funktional besser einzuschätzen. Damit würden zumindest grobe Rückschlüsse auf die Flugapparate und Flugfähigkeiten der fossilen Arten möglich. Unter Zugrundelegung eigener funktionsmorphologischer Untersuchungen zur Mechanik des Thorax und der Flügelbasis rezenter Libellen (PFAU, 1986, 1991) erschienen Versuche in dieser Richtung erfolgversprechend.

Die Paläontologie verzeichnete in jüngerer Zeit mit der Beschreibung und Interpretation sehr alter odonatoider Flügel einen besonders beachtenswerten Erfolg (RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984): die Analyse der Flügel von *Eugeropteron lunatum* RIEK, 1984 (und *Geropteron arcuatum* RIEK, 1984, der sich nur geringfügig unterscheidet) führte zu einer veränderten Homologisierung des Flügelgeäders der Libellen. V.a. wurde der Vergleich mit dem Flügel von *Erasipteron larischii* PRUVOST, 1933, der bisher als ältester Flügel aus der Stammgruppe der Odonata angesehen wurde (vgl. z.B. HENNIG, 1969), interessant; dabei stützten sich RIEK & KUKALOVÁ-PECK auf eine genauere Neubeschreibung des Flügelgeäders von *Erasipteron larischii* durch KUKALOVÁ (1964). Diese Flügel wurden jedoch (naturgegeben) bisher nur weitgehend morphologisch untersucht und aufgrund von morphologischen Befunden stammesgeschichtlich interpretiert.

In der vorliegenden Arbeit sollen zunächst einige der an rezenten Libellen gewonnenen Erkenntnisse zur Funktionsweise von Flugapparat, Flügelbasis und Flügel (PFAU, 1986, 1991) sehr komprimiert, und vor allem im Hinblick auf die hier die Hauptrolle spielende Verwindungsfähigkeit des Flügels, dargestellt werden. Sie sollen dazu benutzt werden, die Flügel von *Eugeropteron lunatum* und *Erasipteron larischii* auf Hinweise auf bestimmte flugnotwendige Funktionen zu untersuchen, kurz gesagt: es soll hier versucht werden, diesen höchst bemerkenswerten Fossil-dokumenten unter dem Blickwinkel der Funktionsmorphologie etwas Leben einzuhauchen. Darauf folgende Abschnitte beschäftigen sich mit modell- und evolutionstheoretischen Erwägungen zum Zusammenspiel besonders wichtiger Flügelstrukturen (Arculus, Nodus) und mit der Ableitung der verschiedenen «modernen» Flügel der Odonata. Aufgrund der gewonnenen Einsichten wird eine Rekonstruk-

tion der grundlegenden Abwandlungen des Odonatenflügels (und Flugapparates) im Evolutionsablauf vorgenommen, wobei auch verschiedene weitere fossile Flügel funktionell neu interpretiert und «eingeordnet» werden sollen. In diesem Zusammenhang muss die Frage der Monophylie oder Paraphylie der Zygopteren erneut diskutiert werden.

#### MATERIAL UND METHODE

Eine wesentliche Grundlage dieser Arbeit ist ein von den Ergebnissen einer vergleichenden Untersuchung der funktionellen Anatomie der rezenten Libellenflugapparate (PFAU, 1986) ausgehendes Funktionsmodell der Anisopteren-Vorderflügelbasis, das hier mit Hilfe von (retuschierten) Fotos vorgestellt wird. Es wird versucht, von der Basis des Flügels aus schrittweise weiter in den Flügel hineinzugehen und die mit der Muskelausstattung und Mechanik des Thorax und Flügelgelenkbereichs korrelierten Merkmale der Flügelspreite (Gelenke, Aderverläufe...) funktionell besser einzuschätzen. Davon ausgehend werden neue Bewertungen von fossilen Flügeln erwartet.

Im Fortschreiten der Arbeit wurde ständig versucht, wichtige Grundaussagen auch experimentell zu prüfen: Mit Hilfe eines Modellbaukastens (PFAU & KOCH, 1994), bestehend aus MÄRKLIN-Teilen sowie speziell angefertigten, damit kombinierbaren Gelenkstücken (Scharnier- und Kugelgelenken), konnten Teilespekte der Flügelverwindung geprüft und präzisiert werden. Sicher ist das zunächst nur ein erster Schritt, denn die grosse Unbekannte ist nach wie vor die Physik des Fluges, z.B. die Wirkung der anströmenden Luft auf den Flügel und die tatsächliche Verformung der Flügel, oder die wechselseitige aerodynamische Beeinflussung der Flügelpaare. Verschiedene Annahmen bleiben also zwangsläufig hypothetisch, so lange, bis an fliegenden Tieren gewonnene Ergebnisse verbesserte Modellkonstruktionen ermöglichen.

Da sich gezeigt hat, dass es selbst mit Hilfe eines stark vergrösserten und vereinfachten Funktionsmodells der Flügelbasis, wie dem vorliegenden, sehr schwierig ist, die in räumlich komplexer Weise ablaufenden Mechanismen zu erklären, soll hier nicht versucht werden, dieses Modell vollständig zu beschreiben. Es wird aber in naher Zukunft versucht werden, die wesentlichen Aussagen dieses Funktionsmodells über computer-animierte Filmsequenzen zugänglicher zu machen; dabei sollen auch die neu gewonnenen Erkenntnisse zur Mechanik der Flügelspreite berücksichtigt werden.

#### ABKÜRZUNGEN

□1–5	Haupt-«Transmissionspunkte» für pronatorische und supinatorische Kräfte im Aufschlagsdrehbereich
*[Gruppe]	monophyletische Gruppe, die alle Nachkommen der letzten gemeinsamen Stammart aller rezenten Arten umfasst (vgl. HENNIG, 1969, p. 34)
AA	Analis anterior
A	proximale hintere Zelle des CuS (Analzelle)
arc	Arculus
B	proximale vordere Zelle des CuS
C	Zelle proximal des Arculus, zwischen CoS und CuS
Co	Costa
CP	Costalplatte (Abb. 1, 2)
CuA	Cubitus anterior
CuP	Cubitus posterior
CuS	Cubitalsektor = im Aufschlagsdrehbereich (hauptsächlich) verwundeter Flügelteil
cus 1–4	Transmissionszellen des CuS

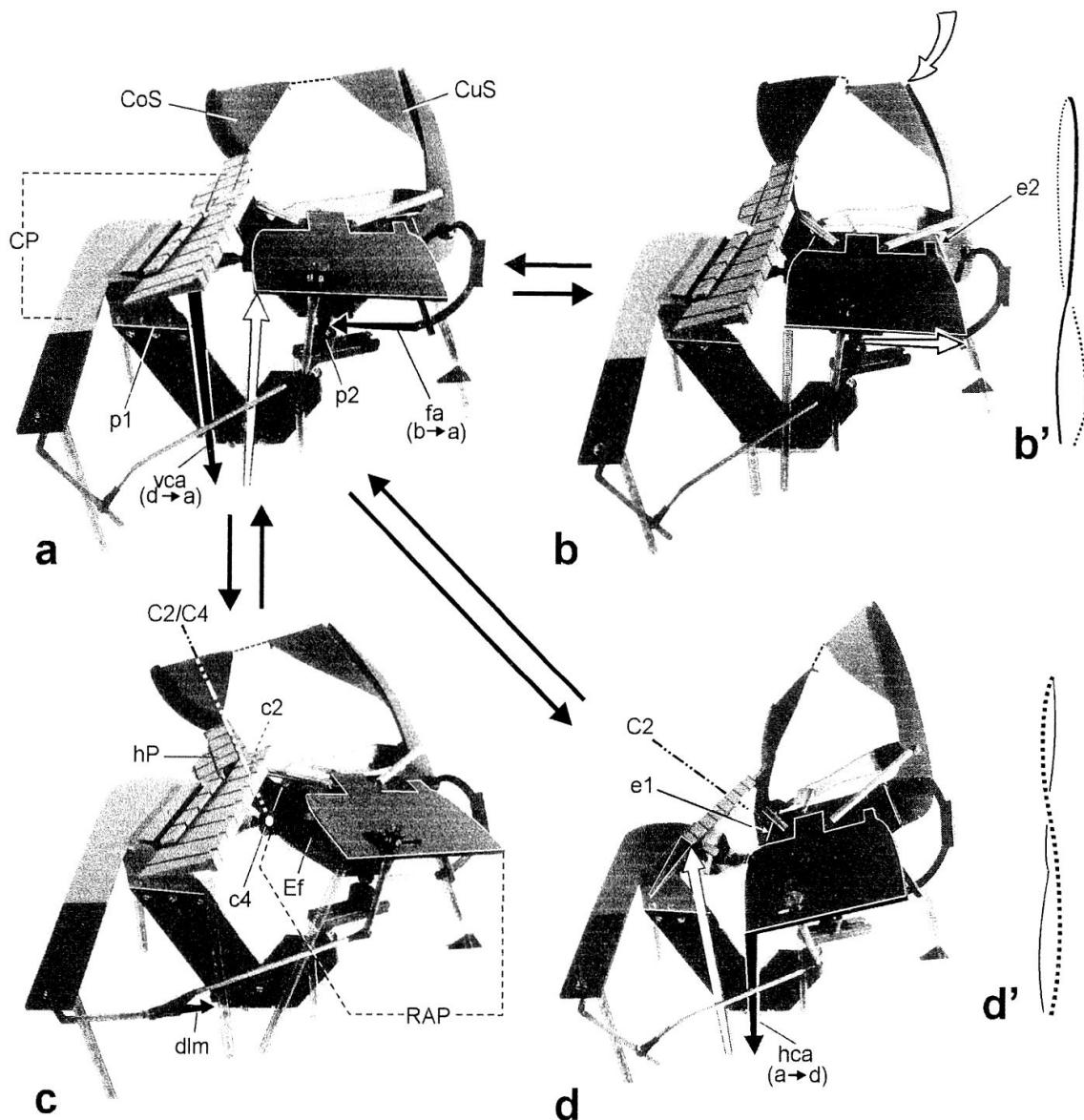


Abb. 1. Mechanisches Modell (aus PVC) der Basis des rechten Vorderflügels einer Anisoptere, von medial-dorsal betrachtet. Nur die Sklerite sind wiedergegeben, so dass der Blick auf die Flügelunterseite und das Pleurum frei ist. Muskeln als Stahlspiralfedern eingebaut. Zu den Einzelheiten (a-d) s. Text; zu den im Modell enthaltenen Teilen zur Verdeutlichung der Beanspruchung verschiedener Mechanorezeptoren bei Flügelverwindung im Aufschlagsdrehbereich bzw. Abschlagsdrehbereich s. PFAU, 1986 sowie 1991 (Fig. 3).

c2 Scharniergegenkeln zwischen Humeralplatte (hP) und restlicher Costalplatte (CP); C2 Drehachse durch das Scharniergegenkeln c2; c4 Gelenk zwischen Epifulcrum (Ef) und ventraler Costalplatte; C2/C4 durch c2 und c4 verlaufende Scharniergegenkeln-Drehachse für die Vor-Zurückschwingbewegung des Flügels; CoS Costalsektor; CuS Cubitalsektor = im Aufschlagsdrehbereich (hauptsächlich) verwundener Flügelteil; dlm dorsaler Längsmuskel; e1, e2 vorderes und hinteres Scharniergegenkeln des Epifulcrum; fa Fulcro-alarmuskel; hca hinterer Coxoalarmuskel; p1, p2 vorderes und hinteres Pleurum-Flügelgelenk (das Scharniergegenkeln bildend, das die Grundsagabebene festlegt); RAP Radioanalplatte; vca vorderer Coxoalarmuskel.

b' Blick von oben auf die Vorderkante eines durch Anströmung der Flügeloberseite supinatorisch verwundeten, aufschlagenden rechten Vorderflügels (vgl. b) von *Calopteryx splendens*; nach einem Foto von G. RÜPPELL.

d' Blick von oben auf die Hinterkante eines durch Anströmung der Flügelunterseite pronatorisch verwundeten, abschlagenden rechten Vorderflügels (vgl. d). Hypothetisch. Der Flügel ist gegenüber b', infolge der Kippung der Radioanalplatte als Ganzes, perspektivisch verschmäler.

MA	Media anterior
MP	Media posterior
N	Nodus
pCuS	proximaler CuS (Abb. 4)
RA	Radius anterior
RAP	Radioanalplatte (Abb. 1, 2)
RP	Radius posterior
ScP	Subcosta posterior

## RESULTATE

*1 Die Mechanismen der Flügelbasis der Libellen (Abb. 1, 2)*

Costalplatte (CP) und Radioanalplatte (RAP) des Flügels einer Libelle werden beim Flügelschlag in zwei pleuralen Lagerstellen (p1 und p2; Abb. 1a, Abb. 2) bewegt. Die Gelenke p1 und p2 definieren eine Scharnier-Drehachse des Flügelauf- und -abschlags. Durch die Stellung der Gelenke zueinander (und entsprechend der Schräglage der meso- und metathorakalen Segmente und ihrer Muskeln) wird eine Grundschatzbahnebene des Flügels bestimmt. Bei Zygopteren liegt p1 z.B. deutlich dorsal von p2, wodurch die Grundschatzbahnebene mehr horizontal verläuft. Beim Modell wurde die Grundschatzbahnebene fast senkrecht gewählt und stimmt daher eher mit den Verhältnissen bei Anisopteren überein (die Abb. 2 wurde in dieser Hinsicht noch stärker abstrahiert und entspricht, mit senkrechter Grundschatzbahnebene, nicht der Realität).

Bei einem einzigen Flügelschlag zeigt die Vorderflügelbasis einer Anisoptere vier ganz unterschiedliche Konstellationen der Teile; diese sind v.a. durch die Längsachsendrehungen (Pronation, Supination) des Flügels bedingt. Die Abb. 1 gibt die wesentlichen Unterschiede dieser vier Konstellationen am Funktionsmodell wieder, wobei der Flügel allerdings (um perspektivische Verzerrungen zu vermeiden) in Schlagmittelstellung festgehalten wurde, so dass die Schlagachse also inaktiv blieb. Abschlagend durchwandert die Flügelbasis nacheinander die Konstellationen a-d(-a-c)-a, aufschlagend folgen a-b-a. Die Abfolge a-c am Abschlagsende ist fakultativ; sie bedeutet ein Nach-vorn-Schwingen des (Anisopterenvorder-)Flügels, das nicht unbedingt bei jedem Schlag eingesetzt wird, jedoch anscheinend für bestimmte Flugaktionen wichtig ist (vgl. PFAU, 1986, p. 100). An beiden Schlagwendepunkten muss stets eine Konstellation a durchlaufen werden, da die beiden mechanisch unterschiedlichen Längsachsen-Drehbereiche des Flügels – für den Aufschlag a-b-a (Aufschlagsdrehbereich), für den Abschlag a-d-a (Abschlagsdrehbereich) – hier aneinandergrenzen. Weiche Anschlagbildungen trennen die beiden Drehbereiche mechanisch. Das heisst: erst wenn z.B. am Abschlagsende eine Konstellation a erreicht wird und der Flügel sich an seinem (supinatorischen) Abschlagsdrehbereichs-Anschlag befindet, kann der Flügel überhaupt im anderen Drehbereich, dem Aufschlagsdrehbereich, supinatorisch nach b weitergedreht werden, und sich damit beim Aufschlag den neuen Anströmverhältnissen anpassen.

Das Flügel-Vorschwingen a-c (und Zurückschwingen nach a) kann wie gesagt beim Anisopteren-Vorderflügel am Ende des Abschlags hinzukommen, muss es aber nicht. Es muss jedenfalls ebenfalls vom Zustand a ausgehen, da nur in dieser Konstellation eine für die Bewegung bestimmende Drehachse C2/C4 überhaupt gebildet und «nutzbar» ist – kurz vorher, beim noch mehr oder weniger proniert abschlagenden Flügel (d) – zielt die durch ein Scharniergelenk c2 der Flügeloberseite verlaufende Drehachse C2 an einem Gelenk c4 der Flügelunterseite

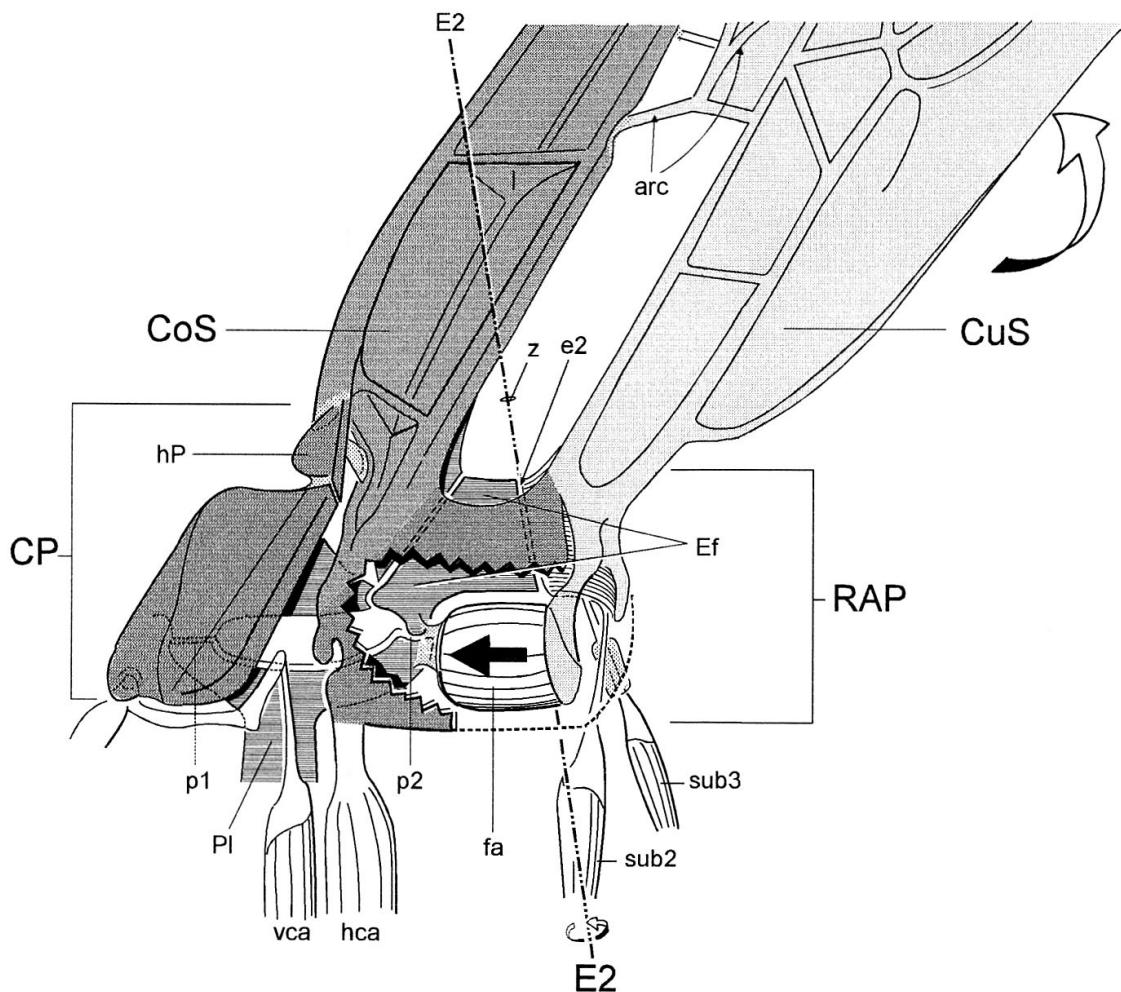


Abb. 2. Blick von medial-dorsal auf rechtes Vorderflügelgelenk und Flügelbasis einer Anisoptere. Die Membran zwischen den Hartteilen wurde entfernt, auch die Kutikula im Flügelgebiet proximal des Arculus (arc), so dass wichtige Teile des Pleurum (PI) und der CP- und RAP-Unterseite zu erkennen sind (einige Membranstellen von Gelenken sowie Sehnen und Resilin wurden punktiert gekennzeichnet). Costalsektor (CoS) und Cubitalsektor (CuS) gehen morphologisch in die Radioanalplatte (RAP) über, funktionell sind sie abgrenzbar (zur genauen Abgrenzung von Costalplatte und Radioanalplatte vgl. PFAU, 1986, p. 41f.). Der Fulcroalarmuskel (fa) ist stark kontrahiert, die Flügelfläche befindet sich daher unverwunden an der Grenze der beiden Drehbereiche Aufschlagsdrehbereich und Abschlagsdrehbereich (Arculus und Nodus befinden sich an ihrem pronatorischen Aufschlagsdrehbereichs-Anschlag); vgl. auch Abb. 1 b  $\Rightarrow$  a und Text.

E2 Achse durch das hintere Scharniergegen e2 des Epifulcrum (Ef); sub 2, sub 3 Subalarmuskel 2 und 3; z Stelle, an der die Achse E2 den Flügel «durchsticht» (die Achse E2, die von hinten-innen-unten nach vorn-aussen-oben läuft, überstreicht vorn den CoS flach). Sonstige Abkürzungen s. Abb. 1.

(in c gekennzeichnet) dagegen vorbei, so dass die Bewegung «gesperrt» ist. Das Vor-Zurückschwingsystem des Flugapparates ist bei den Zygopteren (im Meso- und Metathorax) ursprünglicher erhalten und wird in beiden Segmenten zur Veränderung der Flügelschlagbahn eingesetzt (vgl. 3.3.2).

Auffällig ist, dass bei Pronation im Abschlagsdrehbereich (a-d; verursacht z.B. durch Kontraktion des Muskels hca oder passiv durch Luftkräfte beim Abschlag) nicht nur der Flügel als Ganzes zusammen mit der RAP proniert wird, sondern dass es gleichzeitig zu einer Relativbewegung eines vorderen Flügelteils (des Costalsektors CoS) gegenüber einem hinteren Teil (Cubitalsektor CuS) und dadurch zu einer Flügelverwindung (Abb. 1d') kommt. Dabei spielt ein vorderes

Gelenk e1 (Abb. 1d) eines Sklerits der RAP-Unterseite (Epifulcrum Ef, Abb. 1c, Abb. 2) eine wichtige Rolle. Der Verwindungsanteil der Pronation im Abschlagsdrehbereich äussert sich distal im Modell (in dem nur ein proximaler Stummel der Flügelspreite wiedergegeben ist) an einem zwischen den beiden Flügelteilen CoS und CuS eingebauten Bändchen (gestrichelt in Abb. 1 hervorgehoben): die distale Schnittlinie durch CoS und CuS bekommt eine Stufe, da sich der CoS nach kaudal-ventral relativ zum CuS bewegt hat; das Bändchen wurde dadurch schräg-gestellt und verdeutlicht im Modell also die Relativbewegung des CoS gegenüber dem CuS (vgl. Abb. 1d mit a). Daraus resultiert insgesamt eine pronatorische Verwindung des Flügels (d'). Dieser Verwindungs-Anteil des Abschlagsdrehbereichs ist klein. Wie die Verwindung im distalen Flügel genau abläuft, ist noch weitgehend unklar, d.h., die ihr zugeordneten Funktionsmerkmale innerhalb der Flügelspreite sind weitgehend unbekannt (vgl. dazu auch PFAU, 1986, p. 49f.).

Uns interessiert hier v.a. der Aufschlagsdrehbereich (a-b-a), der eine Bewegung des CuS relativ zum CoS darstellt, die nicht von einer Gesamtkippung der RAP als Ganzes begleitet wird (die RAP befindet sich an ihrem supinatorischen Abschlagsdrehbereichs-Anschlag und bleibt in der Aufschlagsphase dort; s. oben). Die Supination im Aufschlagsdrehbereich führt ebenfalls zu einer Verwindung der Flügelfläche, stellt aber, da RAP+Flügel nicht als Ganzes mitgedreht werden, eine reine Verwindung dar. Der CoS ist dabei das Verwindungs-Widerlager. Die bestimmende Achse des Aufschlagsdrehbereichs ist E2, die durch ein kaudales Scharniergelenk e2 des Epifulcrum der Flügelunterseite läuft (s. Abb. 1b, 2). Das Epifulcrum, das proximal an der Bildung des hinteren Flügelschlag-Gelenks p2 beteiligt ist, artikuliert also sowohl mit dem Pleurum als auch mit dem CoS und dem CuS (der grossen, mehrfachen funktionellen Bedeutung des Epifulcrum entspricht die besondere Stabilität dieses Sklerits; vgl. PFAU, 1986, Abb. 10).

Das wesentliche, «bestimmende» proximale Gelenk des CuS für die Verwindungsbewegung im Aufschlagsdrehbereich ist also das Scharniergelenk e2. Insgesamt ist der CuS jedoch proximal weit komplexer in die kaudale RAP «eingelenkt»: die Bewegungen des CuS werden im dorsal-kaudalen Bereich der RAP durch hebelartige Skleritverstärkungen innerhalb der RAP, die in weicheren, gelenkartigen Zonen Bewegungsspielraum erhalten, fortgesetzt (vgl. PFAU, 1986, Abb. 1a, 15). Die Supination im Aufschlagsdrehbereich (s. Pfeil distal am CuS in Abb. 1b) führt aufgrund dieser mechanischen Weiterleitung der Kräfte proximal zu einer Dehnung des Fulcroalarmuskels fa (gerader proximaler Pfeil in Abb. 1b). Dass der CuS dabei weiter distal v.a. unter den CoS bewegt wird, sieht man beim Modell wieder an dem distalen Bändchen zwischen den beiden Spreitenteilen, das in diesem Fall gestaucht wird. Dieses Bändchen liegt ungefähr an der Stelle des Arculus (arc, Abb. 2), ist jedoch im Gegensatz zum Arculus natürlich mechanisch unwirksam, so dass das Modell sich so verhält, als wäre der Flügel zwischen CoS und CuS in der Längsrichtung durchschnitten.

Kontrahiert sich der Fulcroalarmuskel (Abb. 1 b-a, Abb. 2), wird der Flügel im Aufschlagsdrehbereich proniert, maximal wieder bis zu einem Anschlag (dem pronatorischen Aufschlagsdrehbereichsanschlag). Mit dieser Verkleinerung des geometrischen Anstellwinkels (= geringere Supination des Flügels) wird der Winkel unter dem die anströmende Luft die Oberseite des Flügels beim Aufschlag trifft (aerodynamischer Anstellwinkel) vergrössert und damit die erzeugte Luftkraft-resultierende grösser; v.a. bei einem fast vertikal aufschlagenden Flügel bedeutet das, dass die erzeugte Gesamt-Vortriebskraft gesteigert wird (vgl. z.B. PFAU, 1986, Abb. 26b).

Beim Aufschlag sorgt v.a. die anströmende Luft für eine passive Supination des Flügels; dabei kann der Flügel ganz extrem verwunden werden, so dass er einem technischen Propeller stark ähnelt (Abb. 1b'). Diese propellerartige Verwindung des Flügels hat grundsätzlich wohl eine sehr ähnliche Bedeutung wie beim technischen Propeller: da die Geschwindigkeit des Flügels von proximal nach distal zunimmt, ist es günstig, wenn der geometrische Anstellwinkel des Flügelquerschnitts distalwärts ebenfalls zunimmt, um den sinnvollen Bereich aerodynamischer Anstellwinkel nicht zu verlassen. Wird das erreicht, erzeugt der Flügel von proximal nach distal stark anwachsend Luftkräfte: beim technischen Propeller wachsen die erzeugten Luftkräfte etwa im Quadrat der Anströmgeschwindigkeit an (DUBS, 1979).

Der den Flügel im Aufschlagsdrehbereich pronierende Fulcroalarmuskel ebnet das Verwindungsprofil des aufschlagenden Flügels bei seiner Kontraktion dagegen mehr oder weniger ein; der Flügel wird dadurch zu einem «Verstell-Propeller». Es ist zu erwarten, dass die erzeugten Luftkräfte im distalen Teil des Flügels jetzt besonders hohe Werte erreichen.

Wird (in der Evolution) eine gesteigerte Verwindungsfähigkeit des Flügels entwickelt – in Kombination mit einer Verstärkung des Fulcroalarmuskels -, so kann man erwarten, dass schnellere Flügelschläge durchgeführt werden können oder auch, dass gleichschnelle Schläge mit einem längeren (oder tieferen) Flügel möglich werden, und dass der Bereich erzeugbarer aerodynamischer Kräfte (und damit die Fluggeschwindigkeit, Manövriertfähigkeit) vergrössert wird.

Für die herausragende Bedeutung des Aufschlags (und damit des Aufschlagsdrehbereichs) sprechen auch Befunde von RÜPPELL (1989); RÜPPELL's Fig. 7 steht in guter Übereinstimmung mit formalen Schemata der Luftkrafterzeugung (vgl. z.B. PFAU, 1986, Abb. 26), die die unterschiedliche Vor- und Auftriebserzeugung in den beiden Schlagphasen verdeutlichen.

Hier sei noch ein anderer, relativ schwacher Muskel des Aufschlagsdrehbereichs kurz erwähnt. Es ist der 3. (wohl tonische) Subalarmuskel (sub3, Abb. 2), der zu Beginn des Aufschlags wie eine kleine Zugfeder belastet wird und so die supinatorische Verwindung des Aufschlags einleitet. Die Zugfeder-Belastung des Muskels wird durch Resilin in der dorsalen Sehne «gepuffert»; im Resilin wird elastische Kraft gespeichert, die dann dem nächsten Abschlag zugute kommt. Der ausserdem eingezeichnete 2. Subalarmuskel (sub2) ist dagegen ein phasischer Abschlagsmuskel mit Supinationswirkung im Abschlagsdrehbereich. Zu den weiteren Muskeln des Abschlagsdrehbereichs, hca und vca, s. auch Abb. 1a, d sowie PFAU, 1986.

Damit wurden einige Ergebnisse einer vergleichenden funktionsmorphologischen Untersuchung der Flügelbasisregion der Odonata (die zu Ergebnissen führte, die von denen älterer Bearbeiter grundlegend abweichen!) in groben Zügen, und vor allem im Hinblick auf die im folgenden wichtige Flügelverwindung im Aufschlagsdrehbereich und ihre Einstellung durch den Fulcroalarmuskel, dargestellt. Das erarbeitete Funktionsmodell (Abb. 1) hatte bereits ziemlich weit proximal, vor allem aus bautechnischen Gründen, beendet werden müssen – CoS und CuS liegen im Modell daher nur stark gekürzt und zu schmalen Stangenelementen vereinfacht vor. Es muss aber jetzt versucht werden, die Flügelbasis mit den distalen Strukturen der Flügelspreite durch Zusatzmodelle zu verbinden, d.h., die Untersuchungen auf die Flügelspreite auszudehnen.

Diese Betrachtung der Flügelspreite und des Geäders der Libellen im Hinblick auf funktionelle Anpassungen an von der Basis aus wirkende Muskelkräfte, bzw. von distal auf die Spreite einwirkende aerodynamische Kräfte, stellt sich jedoch als

schwierig heraus. Der Libellenflügel erscheint mechanisch «undefiniert»; es sind keine auffälligen Merkmale vorhanden, deren funktionelle Bedeutung sofort augenfällig ist. Betrachtet man den Libellenflügel etwa hinsichtlich seiner Verwindungsmechanik im Aufschlagsdrehbereich, die hier im Vordergrund stehen soll, so zeigen sich keine von der Flügelbasis ausgehenden, in den Flügel hinein ohne weiteres verfolgbaren mechanischen Elemente («Gestänge»), die die Verwindung «transportieren», wie etwa beim Bienen- und Dipterenflügel (PFAU, 1986, Abb.22), Heuschreckenvorderflügel (PFAU, 1977) oder Käferflügel (PFAU & HONOMICHL, 1979). Die drastische supinatorische Verwindbarkeit des Libellenflügels im Aufschlagsdrehbereich (Abb. 1b') ist dennoch ein besonders hervorstechender Zug, wie zahlreiche veröffentlichte Schnappschüsse (s. z.B. Fig. 67 in WATSON *et al.*, 1991; Plate B.6 in CORBET, 1999 etc.) und Filme zeigen. Neben dem oben erwähnten Gelenk e2 der RAP-Unterseite (genauer: des Epifulcrum) spielen dabei offensichtlich innerhalb des Flügels das Arculus- und das Nodus-Gelenk eine besondere Rolle (vgl. PFAU, 1986, p. 53ff.). Es liegt nahe, die wechselseitige mechanische Beeinflussung dieser Haupt-Gelenke des Aufschlagsdrehbereichs im weiteren in den Vordergrund zu stellen.

Die starke Verwindbarkeit der rezenten Libellenflügel musste mit Sicherheit im Verlauf einer Evolution von primitiven zu perfekteren Flügeln sukzessiv entwickelt werden. Es soll in den folgenden Kapiteln daher versucht werden, diesen Weg mit Hilfe fossiler Flügel Schritt für Schritt zu rekonstruieren. Zunächst sollen die ältesten Flügel aus dem Stammgruppenbereich der Odonaten im Hinblick auf eine mögliche Verwindungsfähigkeit untersucht werden. Es wird sich zeigen, dass bereits diese ältesten Flügel Merkmale der Form und des Geäders aufweisen, die mit grosser Sicherheit annehmen lassen, dass mit ihnen durchaus passabel geflogen wurde, dass also auch eine gewisse Drehbarkeit der Flügel um die Längsachse verwirklicht gewesen sein musste. Unterstellt man, dass die Zuordnung zur Stammgruppe der Odonata korrekt ist, kann man versuchen, bei den rezenten Odonaten vorhandene Funktionsmerkmale auf diese Flügel zu übertragen.

Zwangsläufig ist der Weg, fossile Flügel gewissermassen künstlich zum Leben zu erwecken, hypothetisch, da die Basis an härteren Voraussetzungen naturgegeben nur schmal ist. Aber indem wir ihn verfolgen, kommen möglicherweise Gesichtspunkte ins Spiel, die weiterführen. Und schliesslich: evolutionstheoretische Ableitungen der Libellenflügel bleiben ohne funktionelle Gesichtspunkte morphologische Denkspiele – ohne Leserichtungskriterien, ohne Möglichkeiten des Verständnisses des Selektionswertes von Veränderungen, der Einschätzung der konstruktiven Kompromiss situation und der Konvergenzwahrscheinlichkeit. Um den Unterschied zwischen morphologischem und funktionsmorphologischem Denkan-satz zu demonstrieren, sollen beide im nächsten Abschnitt nebeneinander gestellt werden; wie sich zeigen wird, führen sie zur Rekonstruktion sehr unterschiedlicher Evolutionsabläufe.

## 2 *Erasipteron larisci* und *Eugeropteron lunatum*

### 2.1 Morphologische Reihe (Interpretation RIEK & KUKALOVÁ-PECK's; Abb. 3c ⇒ a)

RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) betrachten *Eugeropteron* als ursprünglich, *Erasipteron* als abgeleitet. Ein Indiz dafür wird darin gesehen, dass die Längsader CuA und CuP bei *Eugeropteron* direkt mit einer bestimmten Geäderzelle

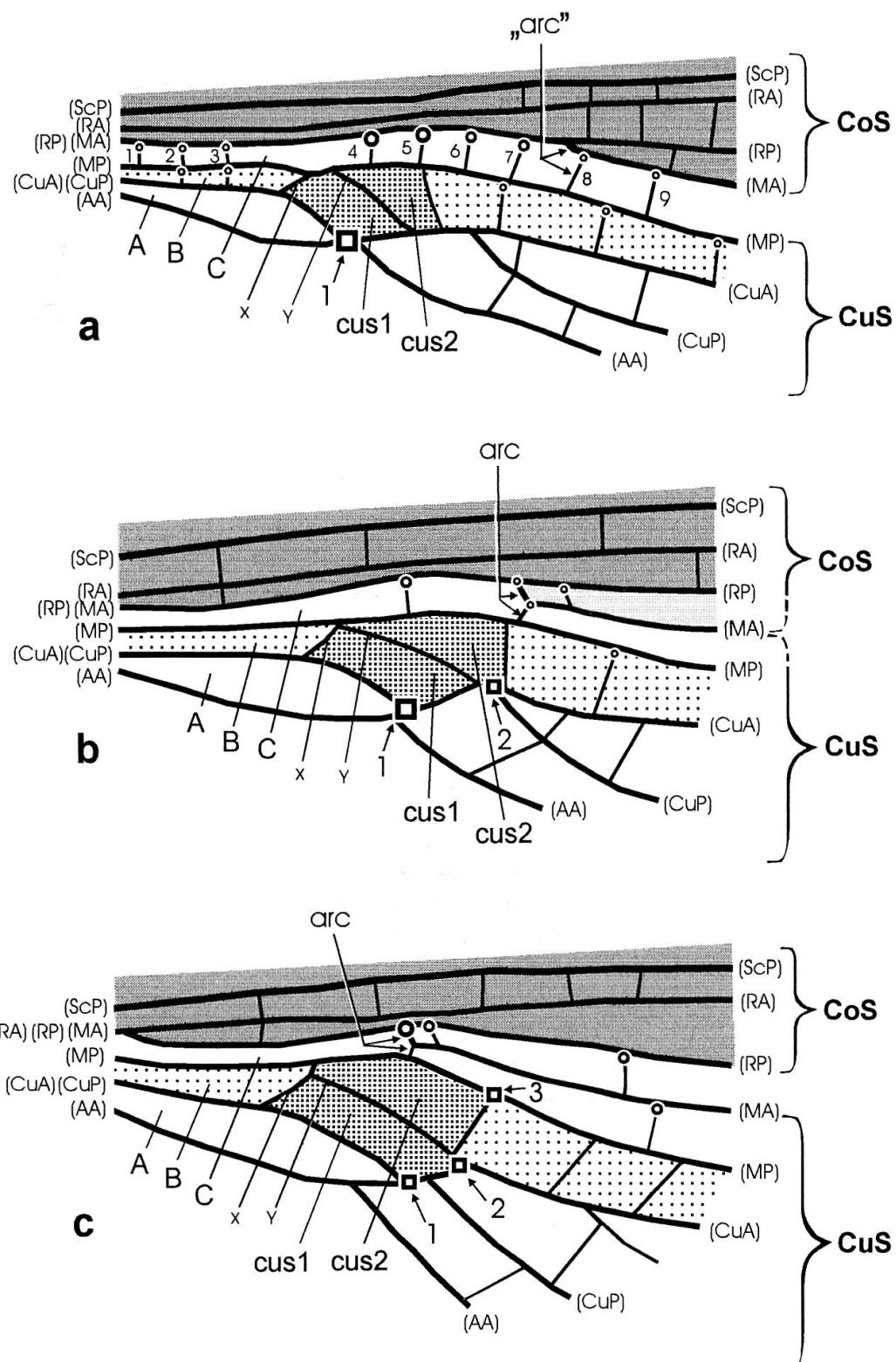
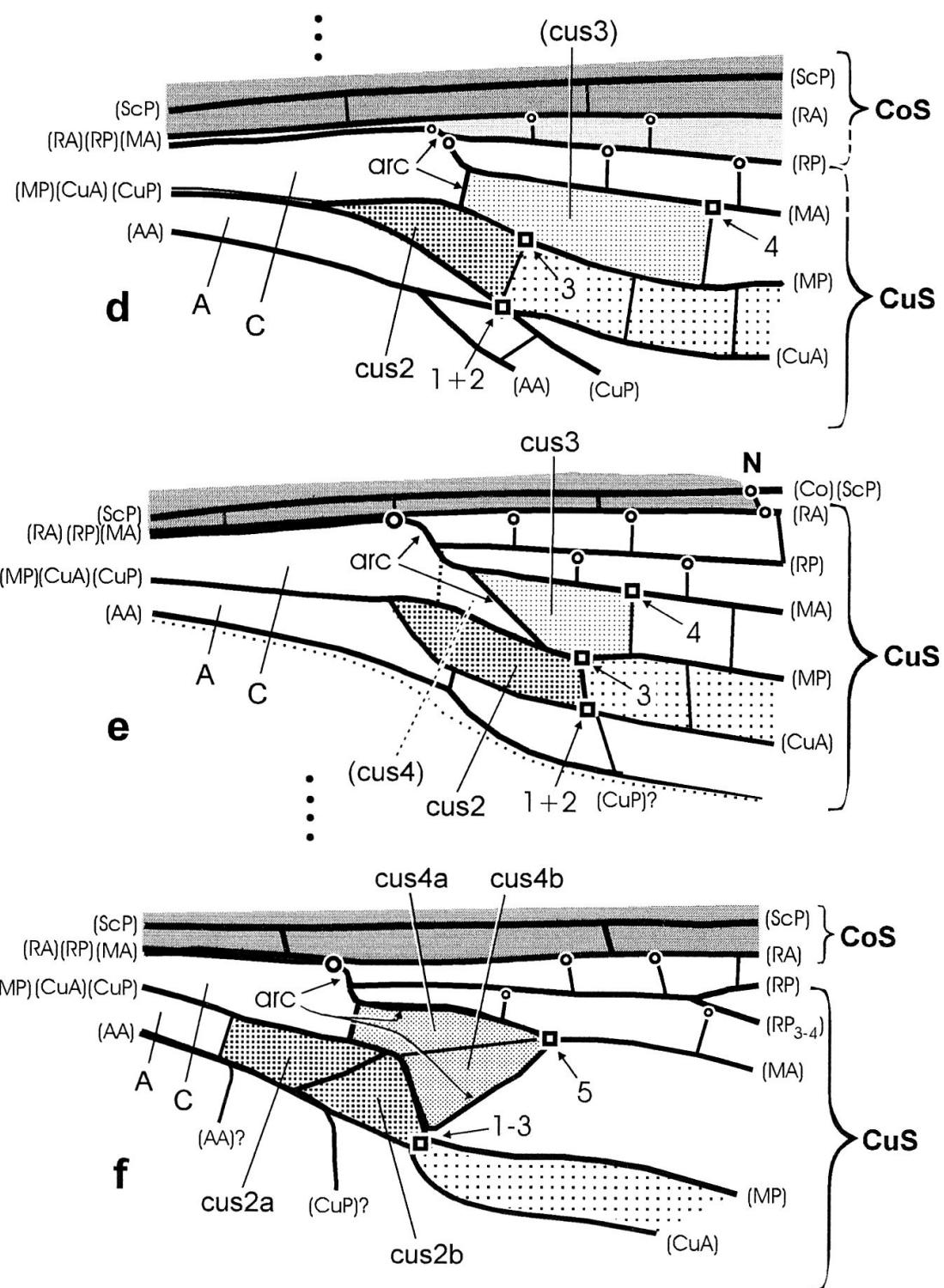


Abb. 3. Proximaler Flügelbereich. a *Erasipteron larisci*; b hypothetisches Übergangsstadium; c *Eugeopteron lunatum*; d, e hypothetische Übergangsstadien zu (typischen) Zygopterenflügeln; f *Austrogomphus* sp. (Anisoptera). Vorderer und hinterer Kantenbereich der Flügel nicht dargestellt, nur in e ist der Flügelhinterrand (punktiert) enthalten. Die proximale Abschlussader der Diskoidalzelle ist in e gestrichelt angedeutet. MP-CuA-Feld sowie proximale Zelle B zur schnelleren Orientierung (weit) punktiert; der CoS wurde dunkel hervorgehoben. .... zwischen den Abb. weist auf grössere Evolutions-Distanzen hin (vgl. Abb. 5 und Text).



d und e veranschaulichen im vorderen und hinteren Bereich unterschiedliche (d.h. in der Geschichte der Flügel nicht zeitgleich evolvierte) Abwandlungen, die Protonisoptera wurden übersprungen (vgl. Text). a, c und f wurden nach Abbildungen von RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) angefertigt; deren Längsaderterminologie wurde weitgehend (bis auf Abänderungen im proximalen Bereich) übernommen. Gelenke der Queradern sind durch  $\circ$  gekennzeichnet; kleinere  $\circ$  kennzeichnen funktionell weniger bedeutende Gelenke (z.T. sind dies orientäre bzw. rudimentäre Gelenke). x proximale Randader der Zelle cus1, y distale bzw. vordere Randader der Zelle cus1; weitere Abkürzungen s. S. 225, 227.

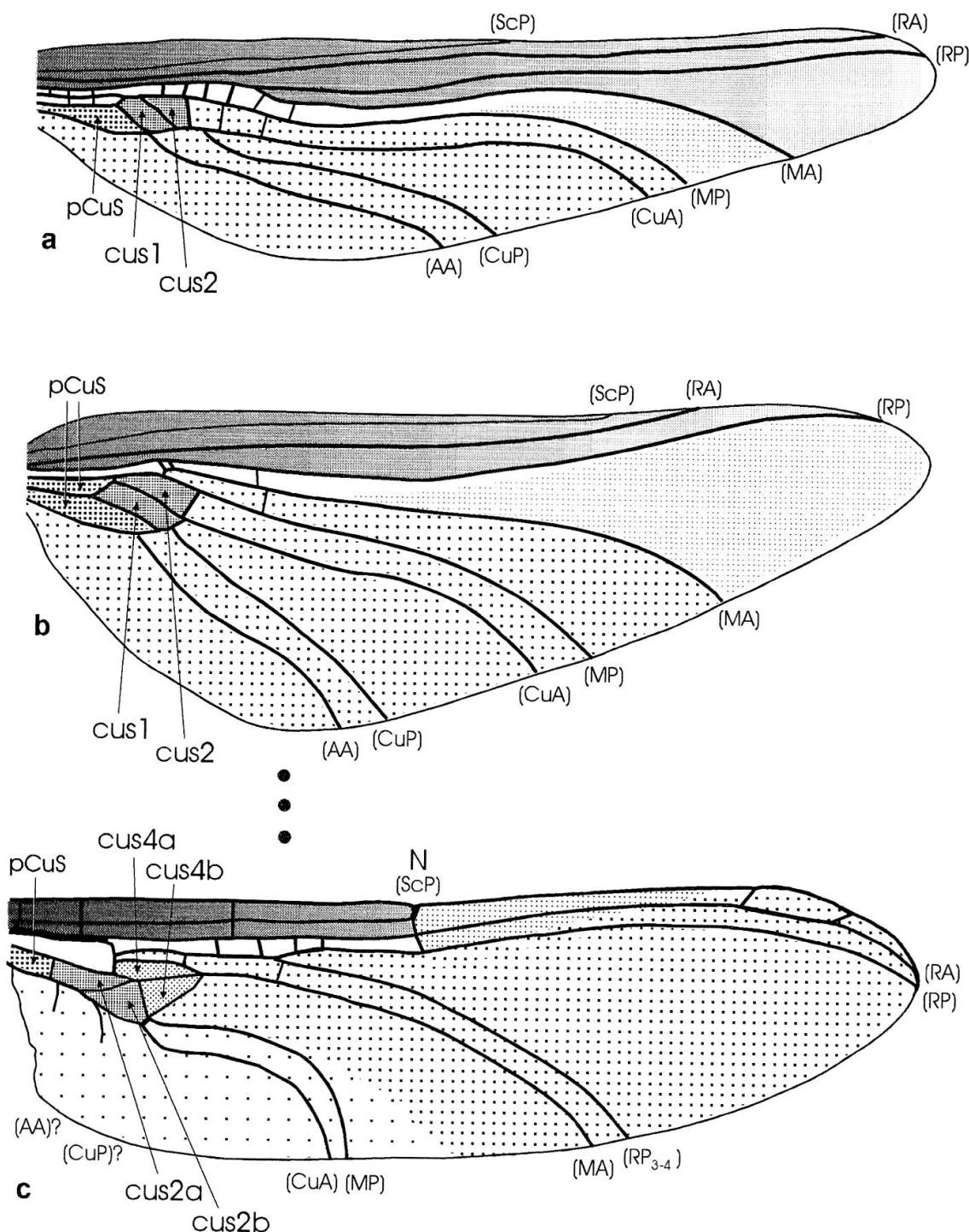


Abb. 4. Funktionelle Gliederung des Flügels. a *Erasipteron larisci*; b *Eugeropteron lunatum*; c *Austragomphus* sp. (Anisoptera). Flüelform und -aderung entsprechend den Abbildungen bei RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984 (s. dazu auch Abb. 3). Costalsektor dunkel, Cubitalsektor punktiert (distale Übergangszonen feiner punktiert), proximaler Cubitalsektor (pCuS) und Transmissionszellen (cus) hervorgehoben; weitere Abkürzungen s. S. 225, 227.

(die cus 1 in Abb. 3c entspricht) verbunden sind, bei *Erasipteron* dagegen distal von dieser Zelle eine kurze Verschmelzungsstrecke bilden, bevor sie sich distalwärts voneinander trennen (Abb. 3a).

Nach RIEK & KUKALOVÁ-PECK trennen sich die Adern CuA und CuP auch in ihrem Verlauf nach proximal: Die Ader CuA läuft auf der Vorderseite der Zelle cus1 zur Flügelbasis, die Ader CuP auf der Hinterseite, wobei die Distalseite von cus1, die über einen Knick in die Kaudalseite übergeht, als «kink» bezeichnet wird. CuA vereinige sich dann über einen Querader-ähnlichen Abschnitt (hier «x») nach hinten laufend proximal erneut mit dem CuP. Die Zelle cus1 wird also durch ein stelenweises Auseinanderweichen zweier Längsader gebildet. Bei den rezenten Odonaten werde dieselbe Zelle (hier allerdings «cus2a», Abb. 3f) in immer noch derselben Weise «umrundet». Dies kommt nach RIEK & KUKALOVÁ-PECK folgendermassen zustande: Die Analzelle (hier «A») wird auf dem Weg zu den rezenten Odonaten nach proximal zurückgezogen und nach vorn verlagert; sie gelangt so an einen Ort proximal von der CuA-CuP-«Aufblähung», wobei – bei der dabei stattfindenden Verschmelzung von CuA+CuP mit der MP – eine hier mit «B» gekennzeichnete Zelle vollständig reduziert wird. Nach diesen Veränderungen läuft der CuP nach RIEK & KUKALOVÁ-PECK auf der Hinterseite der in Abb. 3f cus2a benannten Zelle als «kink» nach proximal, knickt dann über eine quer verlaufende Ader, die damit der (ehemalig langen) Kaudalseite der Zelle cus1 in Abb. 3c entspräche, nach vorn ab und trifft an der proximalen-vorderen Ecke von cus2a wieder mit dem CuA zusammen. Der CuA umläuft cus2a dagegen anscheinend über deren Distal- und Vorderseite. Vor der Analzelle A wird ein basaler Aderstamm MA+MP+CuA+CuP gebildet (für die MA wurde ebenfalls ein komplexer Verlauf und ein proximales Eingehen in diesen Vierfach-Aderstamm postuliert).

Da das Merkmal «kink» des CuP sich von *Eugeropteron* (in Abb. 3c die Stelle 1) bis hin zu den rezenten Odonaten (kaudale Seite von cus2a in Abb. 3f) wiederfinden lasse, wird es als wesentliche Autapomorphie einer Gruppe Odonatoidea (hier Odonata i.w.S., d.h. incl. Stammgruppe) angesehen.

Nach Auffinden eines kompletten Längsadersatzes bei *Eugeropteron* und *Erasipteron* durch KUKALOVÁ (1964) und RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) war es prinzipiell fraglich geworden, ob derartig primitive Flügel überhaupt einer Pterygoten- teilgruppe zuordenbar sind. Sie könnten ja jetzt genausogut z.B. in den Stammgruppenbereich der Pterygota gehören. Mit ihrer Ableitung haben RIEK & KUKALOVÁ-PECK das Problem der Zugehörigkeit von *Eugeropteron* und *Erasipteron* zur Linie der Odonata in gewisser Weise sehr elegant zu lösen versucht. Ihre Hypothese belegte eine Leserichtung *Eugeropteron* ⇒ *Erasipteron* jedoch nicht zwingend. Zwischen den beiden Gattungen und den \*Odonata liegt ausserdem eine beträchtliche Kluft; Möglichkeiten für ganz andere Überleitungen (ohne Persistenz des «kinks»?) erscheinen dringend überprüfenswert. Nicht zuletzt enthält die Ableitung RIEK & KUKALOVÁ-PECK's auch «Merkwürdigkeiten»: so musste die von CuA und CuP umrundete Zelle (cus1) bei *Eugeropteron* distal zum Teil durch den «kink» (= CuP- Abschnitt), zum Teil durch eine Querader («cr» in Fig. 1 bei RIEK & KUKALOVÁ- PECK, 1984) geschlossen werden, wobei die Querader «cr» bei *Erasipteron* dann anscheinend als sekundär in der distalen Verschmelzungsstrecke von CuA-CuP auf- gegangen betrachtet wird.

## 2.2 Funktionsmorphologische Reihe (Abb. 3a ⇒ c)

2.2.1 *Erasipteron larisci* (Abb. 3a, 4a). – Hier wird der Gesichtspunkt der Flügelverwindbarkeit im Aufschlagsdrehbereich in den Vordergrund gestellt. Bei *Erasipteron* (anscheinend einem Vorderflügel) zeigen sich auf den ersten Blick kaum Anzeichen, die für die Möglichkeit einer supinatorischen Verwindung und

pronatorischen Verwindungseinstellung in einem Aufschlagsdrehbereich sprechen. Dagegen liegen bei *Eugeropteron* deutliche Anzeichen dafür vor. *Erasipteron* wäre demnach in dieser Hinsicht als ursprünglicher einzuschätzen als *Eugeropteron*, allerdings so ursprünglich, dass man fast von einer nur schwer zu überbrückenden Kluft zwischen den beiden Arten sprechen kann.

Dieser Eindruck ändert sich, wenn man die Zellen cus1 und cus2 (in Abb. 3 eng punktiert) an der Basis des MP-CuA-Feldes (weit punktiert, ebenso wie die proximale Zelle B) näher betrachtet. Sie machen den Eindruck spezialisierter Zellen, da sie besonders breit sind und durch schräge, quere Adern begrenzt werden. Die beiden Zellen sind bei *Erasipteron* (Abb. 3a) «in Serie» angeordnet. Diese Konstellation kann damit als der Beginn eines «Überschichtungsprozesses» zweier Zellen angesehen werden, der bei *Eugeropteron* (Abb. 3c) abgeschlossen ist. Nach zusätzlicher Annahme von gelenkartigen Biegezonen am Vorderrand verschiedener Queradern wird der Flügel von *Erasipteron* sogar supinatorisch verwindbar: ein relativ schmaler CuS wird gegenüber einem relativ breiten CoS abgrenzbar. Besonders interessant ist, dass die im MA-MP-Feld vorhandenen Queradern (1–9) zwischen der Querader 3 und 4 einen grösseren Zwischenraum aufweisen. Postuliert man eine proximale, bestimmende Drehachse E2 des CuS wie bei den \*Odonaten (s. Abschnitt 1), und nimmt man an, dass sie bei *Erasipteron* schräg durch diesen Queraderzwischenraum hindurch verlief, so würde eine supinatorische Verwindung proximal der Zellen cus1+cus2 zu einer «Entfaltung» führen (die Felder B und C zwischen RP+MA und CuA+CuP «spannen sich aus»), distal der Zellen dagegen zu einer «Faltung» (der CuS, mit der Ader MP als Vorderrand, bewegt sich gegenüber dem CoS nach unten-vorn). Ausserdem findet proximal wohl eine parallelogrammartige Verzerrung der beiden Felder B und C statt (Distalkomponente der Verwindung aufgrund der E2-Ausrichtung; s. 3.1). Bei einer pronatorischen Gegenbewegung im Aufschlagsdrehbereich (Kontraktion des Fulcroalarmuskels) würde proximal von cus1+cus2 dagegen komprimiert (gefaltet), distal ausgespannt (entfaltet).

Für die Übertragungskette der Kräfte von distal nach proximal (passive Verwindung) und proximal nach distal (aktive Verwindungseinstellung) müssen, auch um die folgende Beschreibung zu vereinfachen, verschiedene Definitionen vorgenommen werden: die proximale Verbindung des CuS zur RAP wird hier als proximaler CuS (pCuS, vgl. Abb. 4) bezeichnet (in Abb. 3a, 4a entspricht der pCuS weitgehend der breit an cus1 angreifenden Analzelle A, in Abb. 3c, 4b dagegen den Zellen A und B); distal folgende wesentliche Zellen der mechanischen Übertragung werden «Transmissionszellen» des CuS (z.B. cus1, cus2) genannt; besonders wichtige Punkte der Krafttransmission werden mit □(1–n) gekennzeichnet.

Der kaudale Transmissionspunkt von cus1, □1, befindet sich bei *Erasipteron* etwa auf der Höhe der Queradern 4 und 5. Die postulierten vorderen Gelenke dieser Queradern zur MA wurden in Abb. 3a deshalb als vermutliche Hauptgelenke einer «multiplen» Aufhängung des CuS besonders hervorgehoben; sie bilden – in direkter Verbindung zum Transmissionszellenkomplex cus1+cus2 stehend – einen (unscharfen) «Verwindungs-Knotenpunkt» des Flügels (s. oben und 3.1). Die Differenzierung der Zellen cus1+cus2 (durch Verbreiterung, Schrägstellung von Adern) hat wohl eine mehrfache Bedeutung: Der Transmissionspunkt □1 wird auf der Höhe des Verwindungs-Knotenpunktes in der Querausdehnung des Flügels von den Gelenken der Queradern 4 und 5 weit entfernt; die Transmissionszellen cus1 und cus2 selbst werden relativ unverformbar (bei senkrechter Ausrichtung der quer verlaufenden Adern zu den Längsadern wäre eine parallelogrammartige Verzerrung der Region kaum vermeidbar, was die Kraftübertragung vermutlich zu «weich» machen würde).

Ein Arculus ist bei *Erasipteron* nicht auszumachen; er «schlummert» noch an der Stelle der Querader 8 («arc»), wo sich die MA, ganz normal spitzwinklig abgehend, von dem RP trennt – noch weit entfernt von den Transmissionszellen. Es erscheint dennoch möglich, dass die MA bereits auf diesem Stadium an ihrem Ursprungspunkt eine gelenkartige Zwischenzone zum RP besass, so dass ein Arculus bereits bei *Erasipteron* ansatzweise funktionsfähig war. Der CuS erstreckt sich also nach vorn zumindest bis zur MP-Ader, bezog aber u.U. bereits die MA ansatzweise ein; die Spitzenregion des Flügels wurde zwar wahrscheinlich von den Verwindungsbewegungen indirekt mitbetroffen, gehört aber im Grunde weitgehend noch zum CoS (Abb. 4a). Ein Nodus fehlt bei *Erasipteron*.

2.2.2 *Eugeropteron lunatum* (Abb. 3 c, 4b). – Bei *Eugeropteron* ist neben dem Hinterflügel ein kleiner Teil des Vorderflügels erhalten; der Vorderflügel ist offensichtlich beträchtlich schmäler als der Hinterflügel. Im bis auf die Flügel spitze erhaltenen Hinterflügel fehlt ebenfalls ein Nodusgelenk. Dieser Flügel macht, wie bereits erwähnt – wenn man den Verwindungsaspekt vor Augen hat –, einen erheblich weiterentwickelten Eindruck. Hier fällt es überhaupt leichter, Gelenke wahrscheinlich zu machen. Man kann kaum daran zweifeln, dass der hier sichtbare Arculus (genauer der mittlere und hintere Arculus), funktionsfähig war, d.h. vorn ein Gelenk besass. Der vordere Abschnitt des Arculus (= der mittlere Arculus-Abschnitt des bei Odonaten fertig entwickelten Arculus) wird durch die kaudalwärts vom RP wegschwingende Basis der MA gebildet. Er wird bei *Eugeropteron* durch eine nach proximal zugewanderte Querader des RP-MA-Feldes unterstützt.

Da die MA jetzt an der Verwindung (stärker) beteiligt ist, vergrösserte sich der CuS auf Kosten des CoS. (CoS und CuS sind also nicht als morphologische, sondern als funktionelle Einheiten des Flügels zu betrachten; vgl. PFAU, 1986.) Im Zusammenhang damit wurden wahrscheinlich auch die ersten Queradern des RP-MA-Feldes distal vom Arculus vorn gelenkig. Die Abb. 4b zeigt, dass distal im Flügel der relativ grosse Spreitenanteil zwischen MA und MP jetzt unmittelbar zum CuS gehört; davor liegende Bereiche sind natürlich ebenfalls stärker einbezogen als vorher, wenn auch (noch) nicht direkt.

Abb. 3b, ein hypothetisches Zwischenstadium zwischen *Erasipteron* und *Eugeropteron*, soll v.a. die «Überschichtung» der Zellen cus 1 und cus 2 und die Herausbildung eines funktionsfähigen Arculus bei *Eugeropteron* verständlicher machen. In der Abwandlungsreihe a ⇒ c wurden die beiden proximalen «Queradern» des Transmissionszellenkomplexes cus1+cus2 mit «x» und «y» besonders gekennzeichnet. Bei der Verlagerung von cus2 nach proximal vor die Zelle cus1 wurde das Gebiet der Transmissionszellen insgesamt verbreitert; die MP macht jetzt an dieser Stelle aber auch eine stärkere Schwingung nach vorn, wobei ihr vorderster Punkt fast genau an der Stelle liegt, wo der Arculus aufsitzt. Als Folge der Zellenüberschichtung und der MP-Schwingung werden weitere Transmissionspunkte an der distalen Seite von cus2 geschaffen (□2, □3). Der RP macht die Schwingung der MP mit und schafft, bzw. erhält, den Bewegungsspielraum für den Arculus.

Wäre es nicht besser gewesen, cus1 + cus2 nur kaudalwärts zu verbreitern und den Arculus nach kaudal zu verlängern? Vielleicht war der Arculus dafür noch nicht stabil genug. Dafür spricht auch die Schwingung des RP auf der Höhe des Arculus nach vorn und der proximal insgesamt «elastisch-aufgehängt» wirkende RP, der wohl einen Bewegungsspielraum gegenüber dem RA besass und somit die Belastung des Arculus verringerte.

Es ist durchaus vorstellbar, dass der RP – aufgrund seiner Schwingung und aufgrund der Kürze des Arculus – auch distal vom Arculus bereits geringfügig gegenüber dem RA biegbare war und damit in die Verwindungsbewegungen einbezogen wurde; dafür spricht auch, dass das RA-RP-Feld distal vom Arculus auf weiter Strecke queraderfrei ist. Diese mögliche Beweglichkeit des RP zusammen mit dem CuS, die die weitere Evolution des CuS «vorzeichnet» (s. Abschnitt 3), wäre dann zwar noch relativ «undefiniert» abgelaufen, hätte aber das Problem, das sich bei der supinatorischen Verwindung des Flügels daraus ergab, dass die MA konvex, die RP dagegen konkav ist, verringert.

Die wesentlichen Veränderungen gegenüber *Erasipteron* seien noch einmal kurz zusammengefasst: Ein Arculus ist, der Transmissionszelle cus2 aufsitzend, präsent. Durch seine Bildung wird das Aderfeld MA-MP (und damit ein grosser Flächenteil der Spreite) in den Verwindungsflügel (CuS) einbezogen. Der Abstand zwischen dem punktuellen, d.h. jetzt besser definierten Verwindungsknotenpunkt Arculusgelenk und dem kaudalen Transmissionspunkt □1 wurde durch die Verbreiterung der Transmissionszellenregion («Überschichtung» von cus1 und cus2) vergrössert. Durch die zusätzlichen Transmissionspunkte □2 und □3 wird sowohl der CuS-Vergrösserung als auch dem engeren Anschluss der Adern CuA und CuP an den Transmissionszellenkomplex (s. dazu weiter unten) Rechnung getragen.

Betrachten wir die Vergrösserung des Abstandes zwischen Arculusgelenk und □1 in der Flügelquerausrichtung etwas genauer: Die Vergrösserung dieser Distanz bedeutet (bei Annahme einer schräg verlaufenden proximalen CuS-Drehachse E2; s. Abschnitte 1 und 3.1), dass □1 bei Supination und Pronation im Aufschlagsdrehbereich einen grösseren Kreisbogen als bisher beschreibt. Damit wird auch die Nach-distal-Komponente der Bewegung von □1 bei Supination (vgl. 3.1) vergrössert. In einem Flügel sonst gleicher Geometrie würde die Verwindbarkeit durch diese Veränderungen gesteigert; sie bliebe einstellbar, wenn gleichzeitig auch der Fulcroalarmuskel entsprechend verstärkt würde. In dem (gegenüber *Erasipteron*) relativ breiteren Flügel von *Eugeropteron* wurde die Verwindbarkeit wohl darüberhinausgehend verbessert. Dafür spricht v.a. die Neubildung des Arculus und die Einbeziehung der MA. Auch hier muss jedoch vorausgesetzt werden, dass der Flügel von der Basis aus mittels eines verstärkten Fulcroalarmuskels «beherrschbar» blieb.

Beim Übergang von *Erasipteron* zu *Eugeropteron* behält die Region der Transmissionszellen ihren flächigen (aerodynamisch gesehen: «tragenden») Charakter bei, wobei die Ausrichtung der Adern darauf hinweist, dass sich der Zellenkomplex cus1+cus2 auch bei *Eugeropteron* nicht parallelogrammartig verformen lässt. Auffallend ist, dass die beiden Zellen auch in der Flügellängsrichtung vergrössert wurden (vgl. 3a → b → c); sie kamen dem («schlummernden») Arculus («arc» in Abb. 3a) gewissermassen entgegen. Welche der Queradern 4–8 im MA-MP-Feld für die Formierung des hinteren Arculus schliesslich genutzt wurde, bleibt fraglich. Es erscheint durchaus möglich, dass der Ursprung der MA den Transmissionszellen entgegenkam, und dass die Querader 4 benutzt wurde, wahrscheinlicher ist aber, dass die Querader 8 einbezogen wurde (s. auch 2.2.1, wo eine mögliche frühe funktionelle Einbeziehung des «arc» diskutiert wird), so dass Querader 8 + MA-Basis (= «arc») insgesamt zu den Transmissionszellen hin verschoben worden wären. Proximal des Arculus (im Feld C; ausserdem in B) wurden die Queradern reduziert, was der Beweglichkeit des CuS (jetzt incl. MA!) wohl zugute kam. Die Analzelle A erscheint in Flügellängsrichtung relativ zu den Transmissionszellen nach distal verlängert, der kaudale Transmissionspunkt □1 kam so auf die Höhe des «herangerückten» Arculus zu liegen.

Betrachtet man die Adern CuA und CuP, so sind diese gegenüber *Erasipteron* direkter mit dem Transmissionszellenkomplex und dem pCuS (der jetzt aus zwei queraderfreien Zellen, A und B, besteht) verbunden: CuA entspringt jetzt da, wo die Ader «y» distal endet, CuP geht distal von der Zelle cus1 aus. Die beiden Adern bilden also distal von den Transmissionszellen keinen gemeinsamen Stamm mehr wie noch bei *Erasipteron*. Diese Annäherung an die Transmissionszellen ist als Verbesserung der Ankopplung der zugeordneten distalen Spreitenbereiche (die vor allem zwischen CuA und CuP beträchtlich sind; vgl. Abb. 4b) zu interpretieren und gibt der (gegenüber RIEK & KUKALOVÁ-PECK umgekehrten) Leserichtung der Evolution im Rahmen der «Effektivierung des CuS» eine funktionelle Stützung.

## 2.3 Ist es legitim, bei fossilen Flügeln Gelenke zu postulieren?

Fossile Flügel zeigen wohl nur in seltenen Fällen Stellen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als Gelenke zu erkennen sind. Selbst an rezenten Tieren ist dies manchmal nicht leicht; an den Queradern weisen z.B. nur kurze, wenig hellere Bezirke auf Gelenke hin. Am leichtesten sind Gelenke an Alkoholmaterial und natürlich an frischtoten Tieren durch Bewegungsexperimente aufzufinden, aber selbst da geben sich (z.B. im Flügelbasisbereich) für das funktionelle Verständnis wesentliche Gelenke oft nicht auf Anhieb zu erkennen, da die notwendigen Manipulationen sehr genau so durchgeführt werden müssen, wie es den Gelenkachsen und den tatsächlich wirksamen Kraftrichtungen entspricht. Besonders wichtige Gelenke für die Verstellungen des Libellenflügels im Abschlagsdrehbereich und Aufschlagsdrehbereich werden z.B. nur dann verständlich, wenn man Gelenke der Flügeloberseite in ihrer Zusammenarbeit mit Gelenken der Unterseite betrachtet (s. dazu PFAU, 1986, und die Kritik an Rekonstruktionen von Ur-Flügel»gelenken» ohne funktionsmorphologische Grundlage – l.c. p. 107ff.).

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, die Funktionsweise von Strukturen und Gelenken der Flügel rezentner Libellen auf fossile Flügel zu übertragen und zu testen. Mussten aber, wie z.B. bei *Erasipteron* (Abb. 3a), gleich so viele Gelenke postuliert werden? Die Annahme einer funktionellen Teilung des Flügels in CoS und CuS führt (bei bestimmten Grundannahmen, z.B. der Existenz einer proximalen Drehachse E2 des CuS) gewissermassen automatisch zur Annahme zahlreicher Gelenke. Wäre z.B. nur eine der proximalen Queradern des Feldes C, oder nur eine der beiden dahinterliegenden Queradern des Feldes B, bei *Erasipteron* flächenstabilisierend starr eingefügt, würde eine Weiterleitung der distalen passiv supinierenden Kräfte zur Flügelgelenkregion und damit eine Einstellung der Verwindung behindert. Bei den ersten Flügelschlägen würde eine solche Querader brechen. Nimmt man aber das Vorliegen eines bereits flugtechnisch einsatzfähigen Flügels an, und geht man von einer grundsätzlichen Ähnlichkeit der proximalen CuS-Eingelenkung in einer RAP wie bei rezenten Libellenflügeln aus, so müssen Gelenke postuliert werden. Dass es im Ablauf der Evolution wahrscheinlich kein grosses Problem war, an bestimmten Stellen Gelenke zu entwickeln (oder qualitativ zu verändern, d.h. leichtgängiger zu machen oder auch wieder zu versteifen), zeigt das Beispiel der rezenten Anisoptere *Boyeria irene* (FONSCOLOMBE, 1838), bei der im Feld C der Flügelbasisregion mehrere Queradern zu finden sind. Diese Aeshnide traf ich in Nordspanien selbst bei weit fortgeschritten Dämmerung noch jagend an (vgl. auch MILLER & MILLER, 1985), so dass ein Zusammenhang mit der Lebensweise möglich erscheint (das Flügelgeäder dämmerungsfliegender Libellen ist aus noch nicht näher untersuchten Gründen oft besonders engzellig). Die Queradern im

Feld C weisen bei *Boyeria* alle am vorderen Ende ein Gelenk auf! Demnach kann eine auf den ersten Blick überraschende Veränderung in einem funktionell sensiblen Gebiet – unter Berücksichtigung der basalen, d.h. qualitativ höherrangigen Funktionen der Flügelverwindung und Verwindungseinstellung – durchaus stattfinden. (Auch bei einigen anderen Libellen – *Caliaeschna microstigma* (SCHNEIDER, 1845), verschiedenen Calopterygiden, Polythoriden etc. – finden sich im Feld C Queradern.)

### 3 Die Ableitung der Flügel der \*Odonata

#### 3.1 Modell-theoretische Erwägungen

Die Frage des mechanischen Zusammenspiels der wichtigsten Strukturen und Gelenke des Flügels kann hier nur gestreift werden. Sie verdient in Zukunft besondere Beachtung und den Einsatz moderner Untersuchungstechniken, etwa der Computersimulation. Im Zuge einer zunächst groben Voruntersuchung wurden verschiedene Modelle mit unterschiedlichen Konstellationen der wesentlichen Funktionsteile miteinander verglichen. Diese Modelle enthielten (von proximal nach distal aufgezählt): 1) die «bestimmende» RAP-Achse E2 (vgl. Abschnitt 1, Abb. 2), 2) den pCuS+cus2 (Abb. 4c), 3) den Arculus mit seinem vorderen Gelenk (Abb. 2), 4) eine (hier besonders vereinfachte) Arculus-Nodus-Verbindung und 5) das Nodus-Gelenk (N, Abb. 4c). Das vordere Gelenk des Arculus und das Nodus-Gelenk wurden durch (nahezu ideale) Kugelgelenke nachgebildet, was zwar nicht der Realität entspricht, die Problematik des Zusammenspiels der Teile aber dennoch offenzulegen vermag. Natürlich wurden überflüssige, oder andere Funktionen gar gefährdende Freiheitsgrade der Bewegung im Ablauf der Evolution durch Selektion eliminiert; beim Modell spielt dieser Gesichtspunkt dagegen keine Rolle. Bei Vorliegen von Kugelgelenken werden automatisch die den Kräften entsprechenden Bewegungen «gewählt», von welchen wir zunächst einmal voraussetzen müssen, dass sie weitgehend dem gangbaren Weg der Evolution entsprachen. Stärker eingeschränkte Gelenke, z.B. reine Scharniergelenke, sind ausserdem bei Insekten eher die Ausnahme, da die elastische Verformbarkeit der Kutikula meistens Spielräume zulässt.

Betrachten wir zunächst ein E2-Arculus-System ohne Nodus. Grundsätzlich verursacht die proximale RAP/CuS-Scharnierachse E2, die am Arculus-Gelenk deutlich vorbeizieilt (s. Abb. 2), eine Verspannung des Systems: der Kreisbogen eines am distalen Ende des pCuS+cus2 liegenden Punktes (etwa □1–3 in Abb. 3f) kann weder einem Kreisbogen um das Arculus-Gelenk noch einem Kreisbogen entsprechend der Scharnierachse E2 voll entsprechen. Die Verspannungen führen zwangsläufig zu Verformungen, wobei v.a. die am leichtesten verformbaren Teile betroffen sind.

Ist der Arculus als Aufhängung oder Abstützung zu betrachten? Sowohl als auch. Während einer Supinationsbewegungsphase im Aufschlagsdrehbereich fungiert er anscheinend als Abstützung (Druckbelastung seines vorderen Gelenks), bei der Gegenbewegung (Pronation im Aufschlagsdrehbereich) wird das vordere Gelenk dagegen entlastet oder sogar zugbeansprucht.

Warum aber überhaupt eine schräg stehende Achse E2, die doch anscheinend nur Probleme bringt? Es scheint auf die Bewegungskomponente der Transmissionspunkte □ «nach distal» bei Supination («nach proximal» bei Pronation) anzukommen; diese Komponente wird umso deutlicher, je grösser der Abstand zwischen den Transmissionspunkten und dem Arculusgelenk ist. Bei einer aktiven Supination im Aufschlagsdrehbereich wird der CuS also nicht einfach um ein Scharnier nach

unten «geklappt» (wie es bei einer genauer in Flügellängsrichtung stehenden proximalen Gelenkachse E2 der Fall wäre), sondern es wird gleichzeitig auch eine Schub-Komponente, in den Flügel hinein, erzeugt. Eine distale passiv-supinierende Kraft dreht den CuS daher nicht nur supinatorisch, sondern zieht ihn auch distalwärts. Da der einzige Pronator des Aufschlagsdrehbereichs, der Fulcroalarmuskel, bei der Einstellung des geometrischen (und aerodynamischen) Anstellwinkels von proximal aus ebenfalls am pCuS zieht (Komponente «nach proximal», s. oben), wird der pCuS bei der Kräfte-Konstellation, die hier als besonders wesentlich erachtet wird, von beiden Seiten her unter Zugspannung gestellt.

Der Einbau des 2. «Verwindungs-Knotenpunktes» Nodus, der letzte Schritt bei der fortschreitenden evolutiven Einbeziehung von Flügelspreitenteilen in den CuS (s. die folgenden Abschnitte), führt im Modell zu beträchtlichen weiteren Ver- spannungen. Das ganze System wird «schwergängiger» – vor allem bei weit distaler Nodusposition! Dies ist wohl dadurch bedingt, dass nun eine zweite Scharnier- achse gebildet ist, die durch Arculus- und Nodusgelenk verläuft; diese weicht bei einem weiter distal liegenden Nodus in ihrer Ausrichtung stärker von E2 ab als bei einem weiter proximal liegenden Nodus.

Von den Erfahrungen am Modell ausgehend, könnte man die Entwicklung eines Nodusgelenks insgesamt als wenig erfolgversprechend ansehen. Die Evolution des Nodus steht jedoch keineswegs nur unter einem negativen Vorzeichen. Selbst ein geringer Nodus-Gelenkspielraum bewirkt sofort, dass der CoS bei Flügelverwindung weniger stark mitverformt wird als vorher, d.h., dass jetzt ein bes- seres Widerlager für den CuS gebildet ist. Die CuS-Bewegungen laufen jetzt defi- nierter ab. Ein anderer Gesichtspunkt ist die Steigerung der aerodynamischen Leis- tungsfähigkeit des Flügels, da mit zunehmender Einbeziehung des Flügel spitzen- bereichs (incl. Vorderrand) zunehmend die Vorteile eines Propellers ins Spiel kom- men (vgl. Abschnitt 1).

Interessanterweise ist am Modell zu beobachten, dass der Arculus bei Hin- zufügung des Nodusgelenks von der Haupt-Zug- bzw. Druck-Beanspruchung (s. oben) automatisch entlastet erscheint; die Hauptbeanspruchung wird an den Nodus «weitergereicht». Nach der Einfügung des Nodus bekommt der Arculus zunehmend eine Funktion als Kraft-Umlenker: er lenkt z.B. die den Flügel passiv supinatorisch verwindenden Kräfte zur Stelle des aktiven Zugriffs (Fulcroalarmuskel fa, Abb. 2) hin. Im Hinblick auf eine möglichst verlustfreie Kraftumlenkung zur RAP hin be- steht jedoch zwischen dem Nodus (v.a. dem distal liegenden Nodus) und dem Arcu- lus anscheinend ein Konflikt, da die Drehbewegungen im Aufschlagsdrehbereich, wie oben beschrieben, bei Einfügung eines Nodus insgesamt schwergängiger werden.

Baut man im Modell eine weniger steife Verbindung zwischen Arculus und Nodus ein (also z.B. ein elastisch stärker verformbares Element) – was im Grunde dem später eine Rolle spielenden «weichen Arculus» entspricht – werden die Supi- nations-Pronationsbewegungen wieder leichtgängiger. Das Nodusgelenk wird jetzt weniger stark beansprucht.

Da es also schwer vorstellbar ist, dass ein «harter» Arculus (wenig schräg- gestellt, mit proximal geschlossener Diskoidalzelle; vgl. Abschnitte 3.3.1, 3.3.3, 3.3.5) am Anfang der Entwicklung eines kombinierten Systems Arculus-Nodus stand, kann man folgern, dass es am einfachsten gewesen wäre, die Arculusfunk- tion mit der Nodusevolution einhergehend weitgehend wieder zu reduzieren. Das würde jedoch in einem breiten Flügel einen beträchtlichen Funktionssprung bedeu- ten, da die grosse Distanz zwischen □1 und Nodus voll funktionsbestimmend würde.

Anscheinend haben daher erst die bereits schmäler-flüglichen Protanisoptera diesen Weg beschritten, waren aber nicht in der Lage, sich (unter Beibehaltung eines «distalen» Nodus; s. dazu auch oben) weiterzuentwickeln (vgl. Abschnitt 4).

Aus den bisherigen Befunden kann man ableiten, dass ein «weicher Arculus» (= stärker schräg gestellter Arculus + offene Diskoidalzelle; vgl. die Abschnitte 3.2.1 und 3.3.1), mit einem proximalen Nodus in einem schmalen Flügel kombiniert, besonders leicht im Aufschlagsdrehbereich verwindbar ist. Ein solcher Flügel ist jedoch kaum auf höhere aerodynamische Belastungen (starke passive Verwindungen als Folge besonders schneller Flügelaufschläge) eingerichtet; bei Kontraktion des Fulcroalarmuskels wird ausserdem ein Teil der Muskelkraft nur zur «Zurücknahme» der Aderverformungen aufgewandt und kommt so nicht der Verwindungseinstellung zugute.

Fand das Arculus-Nodus-System also evtl. in einem schmalen Flügel mit proximalem Nodus besonders günstige Bedingungen für eine Weiterentwicklung – hin zu einem erneut härteren Arculus und effizienteren Arculus-Nodus-Zusammenspiel? Diese Frage kann mit Hilfe von Modellen nicht weiterverfolgt werden. Für die Rekonstruktion des tatsächlichen Ablaufs der Evolution sind weitere Anhaltspunkte vonnöten, v.a. Anhaltspunkte der fossilen Dokumentation und der Konstruktion und Funktion der Flügel und Flugapparate der rezenten Gruppen.

### 3.2 Primitive zygopteroide Flügel

Zunächst soll geprüft werden, ob die Flügel von *Eugeropteron* sich prinzipiell funktionsmorphologisch zu moderneren Odonatenflügeln, etwa den Flügeln der fossilen Protozygoptera (die bereits weitgehend zygopteroide Flügel besass), weiterentwickeln lassen.

Die Effektivierung der Verwindbarkeit der Flügel spielte sich bis *Eugeropteron* (Abb. 4b) in breiten (gegenüber *Erasipteron* sogar noch verbreiterten) Flügeln, mit noch vollständigem Längsadersatz, ab. Sie ist auf einem Stadium angelangt, wo die Einbeziehung eines Nodus-Gelenks am Vorderrand des Flügels in den Verwindungsmechanismus nur noch wenige Entwicklungsschritte entfernt zu sein scheint: nur noch wenige Flügelfelder müssen aus dem CoS «entliehen» werden, das vorderste Flügelrandfeld könnte durch Rückzug der ScP zum Nodus-Gelenkpunkt dabei sogar einfach «umgangen» werden – ein Rest-Widerlager für den CuS musste ja sowieso übrigbleiben.

Die Einbeziehung des Nodus in den CuS stellt jedoch, v.a. in einem breiten Flügel, ein beträchtliches Problem dar (vgl. 3.1). Vielleicht tritt der Nodus aus diesem Grund in der Fossilgeschichte der Odonaten erstmals bei den bereits relativ schmalflüglichen Protanisoptera auf. Dieses Stadium, auf das im Abschnitt 4 noch näher eingegangen werden soll, wurde dann vermutlich sogar relativ schnell durchlaufen, da die Entwicklung eines effizienteren Zusammenspiels von Arculus und Nodus – unter Beibehaltung der primär grossen Distanz der beiden Strukturen – nur sehr begrenzt möglich war. Wir folgen hier jedoch nicht dem vermutlichen Evolutionsweg (Abb. 5), sondern wollen direkt von *Eugeropteron* ausgehend versuchen, die Ableitung zygopteroider Flügel durchzuführen. Dieser Weg geht von der später noch zu begründenden Annahme aus, dass der gemeinsame Vorfahr der \*Odonata einen zygopteroiden Flugapparat und «typisch-zygopteroide» Flügel (mit Petiolus), sehr ähnlich denen der paläozoischen Protozygoptera, besass. Die im Abschnitt 3.1 aufgegriffene Frage der Effektivierung des Arculus-Nodus-Zusammenspiels soll später weiterverfolgt werden.

Vergleicht man einen basal und distal noch breiten Flügel, ähnlich dem von *Eugeropteron*, und zyopteroide Flügel, so offenbaren sich beträchtliche Unterschiede, und es bieten sich auch unterschiedliche Lösungswege an, die grosse Kluft zwischen den beiden Flügeltypen zu überbrücken. Ich nehme hier hypothetische Zwischenstadien wie in Abb. 3d und e an, um eine der möglich erscheinenden Transformationen zu illustrieren. Im kaudalen Basisbereich des Flügels erschien eine Reduktion der Zelle *cus1* deshalb wahrscheinlich, weil sie (im Gegensatz zu einer Reduktion von *cus2*) zwanglos durchgeführt werden kann: *cus1* verschwindet dann im Zusammenhang mit der Reduktion der (proximal anschliessenden) Zelle B, *cus2* persistiert dagegen unter Beibehaltung der funktionellen Beziehungen zum distal anschliessenden MP-CuA-Feld und v.a. zum Arculus. Die in Abb. 3d und e dargestellten hypothetischen Flügel sind allerdings Chimären, da im frontalen und kaudalen Bereich der Flügelbasis unterschiedliche Veränderungen dargestellt sind, die in der Geschichte der Flügel nicht zeitgleich evoluiert wurden. So kam es z.B. wahrscheinlich zeitlich vor den Protozyoptera, in noch *Eugeropteron*-ähnlicheren, jedoch bereits (protanisopteroid) verschmälerten Flügeln, zur Herausbildung des vorderen Arculus (s. oben und Abschnitt 4). Die hier dargestellten «Übergangsformen» sollen also nur prinzipielle Gesichtspunkte der Flügelveränderungen illustrieren und werden dementsprechend für den vorderen und hinteren Flügelbereich getrennt durchgeführt.

**3.2.1 Vorderer Bereich der Cubitalsektorbasis (Co+Sc-MP, Abb. 3d, e).** – Im vorderen Bereich wird der RP schrittweise in den CuS einbezogen und setzt damit die im Abschnitt 2.2 beschriebene Tendenz der CuS-Erweiterung auf Kosten des CoS fort. Der RP beginnt exakt an der Stelle des Arculus von dem RA nach kaudal abzubiegen und macht so einen ersten Schritt zur Bildung des vorderen Arculus (Abb. 3d). Der Vorgang der RP-Einbeziehung in den CuS entspricht weitgehend dem der MA-Einbeziehung (vgl. 2.2.2) und ist in Abb. 3d und e durch Bildung eines neuen Gelenks an der Basis des vorderen Arculus und Änderung von verschiedenen Gelenkstellen und Gelenkqualitäten im Arculus und in zugeordneten Flügelfeldern schematisiert. Damit sind drei Bestandteile des Arculus vorhanden: vorderer, mittlerer und hinterer Arculus. Distal ist der grosse Flügelbereich zwischen RP und MA (vgl. Abb. 4b, c), in Abb. 3d zunächst noch unvollkommen, dem CuS hinzugefügt.

In Abb. 3e ist der vordere Arculus verlängert, und es wurde ausserdem ange deutet, dass ein Nodusgelenk (N) bereits in der Nähe des Arculus funktionsfähig vorliegt. Trotz dieser Nähe des Nodus (die sekundär ist; vgl. Abschnitt 4) wurde der Arculus als insgesamt stärker schräggestellt postuliert; das kaudale Ende des ebenfalls verlängerten hinteren Arculus ist auf der Zelle *cus2* nach distal gewandert, so dass es distal von der Schwingung der MP auf die MP trifft. Schrägstellung des Arculus und Verlängerung und Wanderung des hinteren Arculus demonstrieren die Protozyoptera *Kennedyia* und *Permoleses*; *Permagrion* weist dagegen bereits modernere Züge auf und wurde von FRASER daher sogar zu den Coenagrioidea gestellt (vgl. FRASER, 1957, Fig. 7, 13, 15). Die starke Schrägstellung des Arculus bei *Kennedyia* und *Permoleses* deutet darauf hin, dass seine ehemalige Funktion als Verwindungsknotenpunkt (s. *Eugeropteron*) weitgehend verloren gegangen ist, der Arculus ist «weich» geworden (s. 3.1). Nimmt man an, dass die Protanisoptera, mit weit distal liegendem Nodus, ein Stadium vor den Protozyoptera bildeten (vgl. Abschnitt 4), zeigen die Protozyoptera, dass das Arculus-Nodus-Zusammenspiel, selbst bei inzwischen weit nach proximal gerücktem Nodus und petiolisiertem,

schmalem Flügel, immer noch auf einem relativ primitiven Level abgelaufen sein muss.

Möglich ist, dass auf diesem Stadium «primitiver Zygopteren» eine weitere Transmissionszellen-Generation (cus3) im MA-MP-Feld eine Rolle spielte und die Distanz zum Nodus «überbrücken» half.

Der proximale Aderstamm RP+MA legte sich im Ablauf der Evolution von Abb. 3c nach e immer enger an den RA-Aderstamm an, wodurch die Widerlagerfunktion für den Arculus verbessert wurde. Interessant ist, dass bei den Protozygoptera noch Teile dieses Evolutionsprozesses erkennbar sind. *Kennedy* (FRASER, 1957, Fig. 8) zeigt, dass der RP+MA-Aderstamm anscheinend anfangs auf ganzer Länge noch nicht vollständig mit dem RA verschmolzen war, woraus man schließen kann, dass das vordere Arculus-Gelenk auf diesem Stadium erst eine geringe Funktion als Verwindungsknotenpunkt besass, und dass die völlige Verschmelzung der Adern erst später – im Zusammenhang mit einem veränderten Arculus und verbesserten Arculus-Nodus-Zusammenspiel – zustande kam bzw. notwendig wurde.

Die ersten Schritte in Richtung «besseres Arculus-Nodus-Zusammenspiel» wurden also anscheinend bereits innerhalb der Protozygoptera gemacht. *Permagrion* repräsentiert, wie gesagt, sogar ein besonders weit entwickeltes Stadium. Hier ist zum Beispiel die Schrägstellung des (insgesamt wieder kürzeren) Arculus wohl sekundär verringert. Eine Diskoidalzelle (cus4) ist jedoch noch nicht gebildet, was mit einem zu dieser Zeit wohl noch nicht sehr leistungsfähigen Flugapparat, d.h. der fehlenden Notwendigkeit für einen noch härteren Arculus, und einem dementsprechend nicht besonders kräftigen Fulcroalarmuskel, zusammenhängen könnte.

**3.2.2 Hinterer Bereich der Cubitalsektorbasis (MP-AA; Abb. 3d, e).** – Im kaudalen Bereich der CuS-Basis wurde möglicherweise die Analzelle A auf Kosten des Feldes B und der Zelle cus1 nach vorn ausgedehnt (vgl. Abb. 3d mit Abb. 3c). Ihr Kaudalrand wanderte im Zuge dieser basalen Verschmälerung des Flügels mit, so dass die Zelle A etwa gleich breit blieb. Die Zelle cus1 wird im Verlauf dieses Prozesses ganz reduziert; der «kink» RIEK & KUKALOVÁ-PECK´s geht dabei verloren. Proximal der verbliebenen Zelle cus2 reichte in den verschmälerten Flügeln anscheinend eine einzige Zelle des pCuS (die Analzelle A) aus, die Kraftüberleitung zwischen CuS und RAP zu bewerkstelligen.

Bei dieser proximalen Verschmälerung des Flügels wurde also erneut ein Feld des Flügels reduziert und die Anzahl der proximalen Längsaderstämme verringert (s. auch die in 3.2.1 beschriebene RA-RP+MA-Fusion in Etappen). Derartige Flächenreduktionen und Aderfusionen erscheinen wegen der Erhaltung der Korrugation (Wellblechprofil) grundsätzlich problematisch, ein Gesichtspunkt, der bei vielen bisherigen Bemühungen zur Homologisierung der proximalen Adern im Libellenflügel eine grösere Rolle gespielt hat. Hier liegt jedoch wieder ein morphologisches Konzept vor. Es ist eher unwahrscheinlich, dass Längsader-Verschmelzungen einerseits, und die Notwendigkeit bestimmte Längsader relativ zu anderen zu bewegen andererseits, die regelmässige Korrugation der Längsader der Flügelbasis lange ungestört liessen. Da die Evolution des CuS wohl ohne ein (zeitweises?) Abgehen vom strengen +/- -Wechsel der Adern im Basisbereich des Flügels gar nicht möglich war, wird dieser Gesichtspunkt bei der hier vertretenen Homologisierung der proximalen Aderstämme nicht vorrangig beachtet. In der fotografischen Abbildung von *Eugeropteron* (RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984, Fig. 13–15) erscheint die Korrugation im proximalen Gebiet zwischen RA und CuP tatsächlich weitgehend eingeebnet.

Die Zelle *cus2* änderte Form und Lage im Zusammenhang mit der Einbeziehung des Nodus in den CuS (Abb. 3d  $\Rightarrow$  e): ihr distales Ende (hier mit zwei wesentlichen Transmissionspunkten  $\square 1+2$  und  $\square 3$  versehen) näherte sich dem Nodus, der Nodus näherte sich seinerseits dem Arculus und der Zelle *cus2*. Im Prinzip ist dieser Vorgang dem in Abschnitt 2.2.2 beschriebenen Vorgang der *cus1+cus2*-Zellenverlängerung und Arculuswanderung (Abb. 3a–c) sehr ähnlich. Da der Arculus bereits früh, wahrscheinlich schon an der Basis der Protonisoptera (vgl. Abschnitt 4), «weich» wurde, und der (weiter vorn im Flügel liegende) Nodus parallel dazu funktionell immer wichtiger wurde, handelt es sich bei dieser Entwicklung im Prinzip um eine Distanzvergrößerung zwischen Verwindungsknotenpunkt und kaudalen Transmissionspunkten in der Querausdehnung des Flügels «nach vorn» (bei *Eugeropteron* wurde der Abstand dagegen auch «nach hinten» vergrößert).

### 3.3 Die Herausbildung der rezenten Flügel

*3.3.1 Vorbemerkungen zum Nodusgelenk und zur Diskoidalzelle.* – Die vorliegende Untersuchung konzentriert sich auf die besonders markante Verwindbarkeit der Libellenflügel im Aufschlagsdrehbereich. Die bisher beschriebenen Flügel vermutlicher Vorfahren aus dem Stammgruppenbereich der Odonaten (vgl. ausserdem Abschnitt 4) zeigen Stationen dieser Entwicklung, z.B. die schrittweise Herausbildung des (drei-teiligen) Arculus und die damit verbundene zunehmende Einbeziehung distaler Flügelbereiche in den CuS. Die vergrößerte CuS-Fläche musste auf allen Etappen dieser Entwicklung von der Basis aus (gegen die passiv verwindenden Luftkräfte) mehr oder weniger gut plan gezogen werden können. Da wesentliche Bestandteile dieses Mechanismus (die Transmissionszellen, der Arculus, die RAP, der Fulcroalarmuskel) proximal, weit weg vom Ort des aerodynamischen Hauptgeschehens, der Spitzenregion des Flügels, liegen, erscheinen die Möglichkeiten der aktiven «Beherrschung» der Verwindung in den Anfangsphasen der Entwicklung (breitere Flügel, ohne Nodus) stark begrenzt. Mit der Bildung des Nodus wird die Flügelfläche unter Einbeziehung des Spitzenbereichs (!) dann sogar nahezu insgesamt verwindbar; da der Flügel jedoch inzwischen schmäler geworden war, erscheinen die Chancen, die Verwindung von proximal aus einzustellen, nicht verschlechtert.

Das Nodusgelenk der rezenten Libellen ist morphologisch und funktionell komplex: in seiner kritischen Lage am Vorderrand des Flügels darf es einerseits keine Schwächen für grundlegende Flugfunktionen darstellen, andererseits ist es in seinem Gelenkspielraum auf die Bewegungen im Aufschlagsdrehbereich hin spezialisiert und auch an der Anschlagbildung zwischen den beiden Drehbereichen beteiligt (im Aufschlagsdrehbereich verharrt das Nodusgelenk an einem Anschlag; vgl. PFAU, 1986, p.54 sowie Abschnitt 1). Die Flügelverwindung wird beim Hinzukommen des Nodusgelenks zum Arculusgelenk, bereits ansatzweise beim «weichen» Arculus, dadurch definierter, dass die beiden Gelenke zur Bildung einer Längs-Scharnierachse innerhalb des Flügels führen. Je ähnlicher diese neue Drehachse der proximalen RAP-Achse E2 ist, umso leichter dürfte es gewesen sein, die Flügelverwindung von der Basis aus zu beeinflussen (vgl. 3.1). Nach der Herausbildung eines definierteren Verwindungsgeschehens können die Teile des Mechanismus innerhalb der RAP, die die letzte Strecke der Übertragung der Kräfte zum Fulcroalarmuskel bewerkstelligen (s. PFAU, 1986: p.54, Abb. 1a, Abb. 15), entsprechend der neuen (festen!) Achse «feinjustiert» werden; das betrifft auch die genaue Ausrichtung der Achse E2.

Leider lässt der Nodus fossiler Flügel kaum Rückschlüsse auf seinen evolutiven Entwicklungsstand zu. Dennoch muss angenommen werden, dass er allmählich weiterentwickelt und perfektioniert wurde, d.h. auch auf einen (im Hinblick auf die Powermuskeln und den Fulcroalarmuskel) allmählich verstärkten Flugapparat, und auf die den Flügel im Aufschlagsdrehbereich dann stärker verwindenden Kräfte, besser abgestimmt wurde. Damit zusammenhängend konnte der protozygopteroid-«weiche» Arculus anscheinend wieder stabiler werden. Die erneut stärkere Einbeziehung des Arculus in das Verwindungsgeschehen, mit dem Ziel, eine effektivere (härtere, verlustfreiere) Verwindungseinstellung zu erreichen, und die Evolution eines perfekteren Zusammenspiels zwischen Arculus und Nodus, scheinen v.a. innerhalb der \*Odonata stattgefunden zu haben (und haben dazu geführt, dass es möglich wurde, den Aufschlagsdrehbereich für besonders steile und schnelle Aufschläge zu nutzen; vgl. 3.3.2–3.3.5). Durch die Evolution (oder das Zuwandern) einer Querader (gestrichelt in Abb. 3 e) wurde das vom Arculus und der MP umgrenzte Flügelgebiet proximal geschlossen, der Arculus wurde selbst zum Teil einer Transmissionszelle, der sog. «Diskoidalzelle» (cus4). Die Existenz der Diskoidalzelle weist mit dem in ihr enthaltenen verlängerten und schräggestellten mittleren Arculus demnach noch auf eine vorausgegangene «weiche Phase» hin (s. auch Abb. 3f, in der die bereits stärker abgewandelte Diskoidalzelle des Anisopteren-Hinterflügels dargestellt ist; vgl. dazu auch Abschnitt 3.3.4 und 3.3.5).

*3.3.2 Die sich aus dem Vergleich der rezenten Flugapparate ergebende Leserichtung.* – Es wurde hier davon ausgegangen, dass vor der Evolution der verbreiterten anisozygopteroid-anisopteroiden Flügel mit distalem Nodus ein zygopteroid-petiolisiertes Stadium mit proximalem Nodus durchlaufen wurde (vgl. 3.1, 3.2). Darin stimmt die vorliegende Ableitung prinzipiell mit FRASER (1957) überein (vgl. auch 3.3.5), der den Flügel der \*Odonaten (ohne Kenntnis von *Eugeropteron*, und ohne Kenntnis der veränderten Interpretation von *Erasipteron* durch KUKALOVÁ, 1964) durch Reduktion anderer Adern (und mit Hilfe anderer Indizien) als primär petiolisiert voraussetzt. Für diese Hypothese spricht auch die Existenz der paläozischen, bereits ausserordentlich zygopterähnlichen Protozygoptera (vgl. dazu HENNIG, 1969, der sich auf FRASER's Ergebnisse stützt). Die gestielten Flügel der Protozygoptera ähneln so stark rezenten «typischen» Zygopterenflügeln, dass es schwer fällt, sie als einen konvergent-zygopteroiden Seitenzweig anzusehen (vgl. dazu auch 3.3.5). Aus diesen Gründen wird hier als weniger wahrscheinlich erachtet, dass die Stammart der \*Odonata mit basal und distal breiteren («calopterygoiden») Flügeln mit distalem Nodus flog (eine Auffassung, die z.B. von CARLE, 1982 vertreten wird).

Die Protozygoptera besaßen damit wahrscheinlich auch einen bereits ähnlichen Flugapparat wie die rezenten Zygoptera. Ein stützendes Argument für den hier postulierten Beginn der \*Odonata mit «typisch-zygopteroiden» Flügeln an einem zygopteroiden Flugapparat ergibt sich aus der Rekonstruktion der Abfolge der Abwandlungen des Flugapparates innerhalb der rezenten Odonaten:

Die Zygopteren zeigen einen stark schräg gestellten Pterothorax, dessen Grundschatzbahn ebene (vgl. Abschnitt 1) entsprechend flach («horizontal») ist. In beiden Flugsegmenten liegen Stellmuskeln für die Veränderung dieser Schlagbahnebene vor (vgl. PFAU, 1986, p. 60ff.). Dem relativ grossen Bereich möglicher Schlagbahnen entspricht die Leichtgängigkeit der Längsachsendifrehungen (in beiden Drehbereichen) sowie der grosse Aufschlagsdrehbereich der basal gestielten und distal schmalen Flügel, deren Nodus weit proximal liegt (zu den als sekundär abgewan-

delt anzusehenden »calopterygoiden« Flügeln vgl. 3.3.3 und 3.3.5). Die Schmalheit der Flügel (wenig «tragende» Fläche) wird anscheinend durch die horizontale Grundschatzbahnebene ausgeglichen. Das bedeutet aber gleichzeitig, dass die für einen schnelleren Vorwärtsflug notwendige Veränderung der Ausrichtung der erzeugten Luftkraftresultierenden durch steilere Flügelschlagbahnen wohl nur in einem der beiden Flugsegmente stattfinden darf; das andere muss dagegen den jetzt insgesamt verringerten Auftrieb wettmachen. Die Fähigkeiten zu schnellem Vorwärtsflug erscheinen von vornherein limitiert, und es kann dabei sowieso nur auf die (im Vergleich zu den Auf-Abschlags-Powermuskeln) relativ schwachen Stellmuskeln des Vor-Zurückschwingsystems zurückgegriffen werden. Die (typischen) Zygoptera sind aufgrund ihrer Flugmuskulatur, und des grösseren Spielraums bestimmter Bewegungen der Flügelbasissklerite, vielseitige Flieger («precision-maneuvre fliers»; PFAU, 1986, 1991), ohne die Möglichkeit, besonders schnelle, raumgreifende Flugaktionen durchzuführen.

Der Pterothorax der Anisoptera zeigt weniger schräg gestellte Segmente, die Grundschatzbahnebene verläuft entsprechend steiler, vertikaler. Die Muskulatur für Schlagbahnen-Änderungen ist weitgehend reduziert, die Thoraxmechanik zeigt dementsprechende sekundäre Vereinfachungen (zu Einzelheiten dieser v.a. den Metathorax betreffenden Abwandlungen s. PFAU, 1986, p. 62). Interessant ist dabei v.a. die Verschmelzung zweier Sklerite der Flügelbasis (PFAU, 1986, Abb. 1a: «vTS», «hTS»), die ventral die Seitenwand des Apodems der Dorsoventralmuskeln (= Aufschlags-Powermuskeln!) bilden, im Hinterflügel. Bei Zygopteren liegen (im primitiven Fall) in beiden Segmenten pro Flügel jeweils zwei Basissklerite vor, die, in Entsprechung zur grösseren Beweglichkeit der Flügel (s. oben), mit einem Zwi-schengelenk versehen sind. Man kann wahrscheinlich machen, dass der Zustand beim Anisopteren-Metathorax als abgeleitet anzusehen ist und in einem Zusammenhang mit der Reduktion des Schlagbahnen-Spielraums der Anisopteren-hinterflügel und der Spezialisierung des Metathorax zu einem weitgehend reinen Segment für stereotypen, reissenden Vorwärtsflug steht: beim Anisopterenhinterflügel kommt es auf eine besonders gute Kraftübertragung der Aufschlags-Powermuskeln auf CP und RAP an.

Für diese Leserichtung sprechen die Verhältnisse bei *Epiophlebia* SELYS, 1889, der einzigen rezenten Gattung der Anisozygoptera. Bei *Epiophlebia* ist die Grundschatzbahnebene bereits anisopteroid (zum schnellen Schwirrflug von *E. superstes* vgl. ASAHINA, 1950; RÜPPELL & HILFERT, 1993), die Zygopteren-Muskulatur für Schlagbahnenveränderung, sowie die für deren Wirkung notwendige stärkere Flügelbeweglichkeit, ist aber noch weitgehend vorhanden. Die lateralen Basissklerite des Dorsoventralmuskelapodems sind im Metathorax teilweise verschmolzen, befinden sich also auf einem intermediären Stadium. *Epiophlebia* könnte demnach auf dem Weg zur Anisopteren-Heteronomie der Pterothoraxsegmente ein Übergangsstadium darstellen. Würde man die Zygopteren als abgeleitet ansehen, müsste man ihre Thoraxsegmente+Flügel als sekundär-homonom ansehen; die Entwicklung ginge dann von einem anisopteroid-heteronomen Zustand aus. Es ist jedoch wahrscheinlicher, dass der Ablauf der Evolution von in Bezug auf Flügel und Muskelausstattung homonomen, sehr schräg gestellten Segmenten ausging (die allerdings hinsichtlich bestimmter Muskelfunktionen nicht homonom waren; vgl. dazu PFAU, 1986 p.61f.; 1991, p.116ff.), und dass die Heteronomie und Funktionsvereinfachung bei den Anisozygoptera und Anisoptera sekundär ist und mit einer proximalen Verbreiterung der Flügel, v.a. der Hinterflügel (bei *Epiophlebia* schon ansatzweise vorhanden!), sowie einer Verstellung der Grundschatzbahnebene

einherging (zur möglicherweise vorausgehenden Nodusverlegung nach distal vgl. 3.3.3 und 3.3.5).

3.3.3 «*Calopterygoide*» Flügel und *Hemiphlebia*. – Die breitflüglicheren Zygopterengruppen, die von FRASER (1957) an die Basis der Anisozygoptera+Anisoptera gestellt werden, müssen in diesem Zusammenhang näher untersucht werden. Sie sollen hier vereinfachend als «*Calopterygoidea*» («calopterygoide Zygoptera») apostrophiert werden. In ihren Flügeln liegt der Nodus weiter von der Basis entfernt, z.T. anisopteroid in der Flügelmitte.

RÜPPELL (1989) hat gezeigt, dass die Gattung *Calopteryx* zu sehr raumgreifenden Flügelschlägen befähigt ist. Wahrscheinlich sind dafür besonders schnelle und steile Aufschläge entscheidend verantwortlich, die den Körper geradezu vorwärts »katapultieren« («ballistic» flight, vgl. RÜPPELL, 1989). Danach verharrt der Flügel relativ lange aufgeschlagen.

Wenn auch zur Zeit weder die Monophylie noch Paraphylie der Zygopteren klar begründet werden kann (vgl. 3.3.5 und Diskussion), so könnten calopterygoide Formen demnach wenigstens als Modell für den sicher schrittweise abgelaufenen Übergang von typisch-zygopteroiden zu anisozygopteroiden und anisopteroiden Formen (letztere mit einer im Flugapparat «fixierten» steileren Grundschatzbahn) dienen, da sie (zumindest zeitweise, z.B. bei Fluchtflügen) mit ihren breiteren Flügeln mit «distalem» Nodus zu einem schnellen Vorwärtsflug fähig sind. Dieser wird mit einem noch zygopteroiden Flugapparat durchgeführt, d.h. mit «horizontaler» Grundschatzbahnebene und muskulär veränderter Schlagbahn. Auch andere breiterflügliche «*Calopterygoidea*» (= «*Agrioidea*») FRASER's zeigen nach eigenen Beobachtungen im Freiland ähnliche Fähigkeiten zu schnellem und raumgreifendem Flug.

Es muss betont werden, dass die Anzeichen hier für eine innerhalb der «Zygoptera» als abgeleitet zu interpretierende Situation sprechen, und nicht für eine bereits beim Urahnen der \*Odonata vorhandene Primitivsituation (s. dazu auch 3.3.5).

Es lohnt sich anscheinend aerodynamisch, den Flügel distal breiter zu machen, auch wenn der CuS in seiner Gesamtfläche bei gleichzeitiger Nodusverlegung nach distal insgesamt nur wenig anwächst. Die größere Flügelbreite bringt wohl deshalb eine beträchtliche Luftkraftvergrößerung mit sich, weil die erzeugten Luftkräfte beim Propeller distal sehr stark anwachsen (s. auch Abschnitt 1). Auch proximal des Nodus wurde der calopterygoide Flügel verbreitert. Hier bewirkt die vergrößerte Fläche wohl (ganz ähnlich wie im Abschnitt 3.3.4 für die Anisozygoptera+Anisoptera ausgeführt) eine Zunahme des Anteils an erzeugter Auftriebskraft, wodurch im Prinzip erst die Möglichkeit für synchrone Schläge beider Flügelpaare zur schnelleren Vorwärtsbewegung geschaffen wird (vgl. 3.3.2 zu den Limitierungen des typisch-zygopteroiden Apparates).

Obwohl vorerst unklar ist, ob die Verlegung des Nodus nach weiter distal, von der typisch-zygopteroiden proximalen Lage ausgehend, mehrfach konvergent ablieft oder nicht, kann doch postuliert werden, dass das Arculus-Nodus-Zusammenspiel dabei eine besonders wichtige Rolle gespielt haben muss (vgl. 3.1). Bei dieser Entwicklung könnte es sogar zu (zeitweisen) regressiven Veränderungen im Arculusbereich gekommen sein. Zum Beispiel könnte es notwendig gewesen sein, die Diskoidalzelle *cus4* durch Reduktion ihrer akzessorischen Abschlussader (die nicht dem hinteren Arculus entspricht; vgl. 3.3.1) sekundär zu öffnen und dann erneut wieder zu schließen.

Diese Behauptung soll am Beispiel von *Hemiphlebia* erläutert werden. Die einzige rezente Art *Hemiphlebia mirabilis* SELYS, 1869 ist eine winzige Zygoptere, die

im Vorderflügel eine offene Diskoidalzelle besitzt und deshalb als besonders primitiv eingeschätzt wurde. Dies ist jedoch eher ein sekundärer Zustand (vgl. auch TRUEMAN, 1999, der ein Exemplar mit im Vorderflügel geschlossener Diskoidalzelle fand). Betrachtet man die Flügel dieser Art näher, fällt auf, dass auch hier der Nodus relativ weit zur Flügelmitte hin verschoben ist, und dass der Vorderflügel ab dem Nodus geringfügig breiter und länger ist als der Hinterflügel (vgl. auch WATSON *et al.*, 1991, Fig. 46). Erzeugt dieser Flügel bei bestimmten Flugaktionen evtl. einen größeren aerodynamischen Anteil als der Hinterflügel, und ist eine geschlossene Diskoidalzelle bei der höheren aerodynamischen Belastung (und bei relativ weit distal liegendem Nodus!) jetzt eher von Nachteil, so dass die passive Verwindbarkeit des Flügels erleichtert werden musste? Im Gegensatz zu den «Calopterygoidea» zweigt die Ader RP<sub>3-4</sub> bei *Hemiphlebia* noch (primitiv) auf der Höhe des Nodus ab, so dass hier anscheinend eine der calopterygoiden Nodusverlegung konvergente Situation vorliegt. Die Diskoidalzellenregion ist aber evolutiv noch labil. Eine ähnlich labile Situation liegt möglicherweise auch bei *Epiophlebia* vor, da die proximale Querader von *cus4* bei *Epiophlebia superstes* noch sehr dünn ist und sogar (s. ASAHINA, 1957) partiell reduziert sein kann.

Die Diskoidalzelle war bei den paläozoischen Vorläufern der \*Odonata mit grosser Wahrscheinlichkeit offen. In diesem Fall aber primär, da bestimmte Merkmale der Flügel (vgl. Protozygoptera, Abschnitt 3.2.1) darauf hindeuten, dass das Zusammenspiel von Arculus und (proximalem!) Nodus noch nicht sehr weit entwickelt war (die Leistungsfähigkeit der Flugapparate war wohl dementsprechend gering, so dass anzunehmen ist, dass die evolutiven Möglichkeiten, die sich aus dem hinzugekommenen Nodus ergaben, erst im Zusammenhang mit weiteren Neuentwicklungen «ausgelotet» werden konnten). Obwohl sich eine «geschlossene Diskoidalzelle» als ein Merkmal ergibt, das zur Definition des gemeinsamen Vorfahren der \*Odonata wenig geeignet ist (s. oben), bleibt wohl vorerst nichts anderes übrig, als (in prinzipieller Übereinstimmung mit HENNIG, 1969, p. 140 und Abb. 34) sämtliche paläozoische Odonata aufgrund des Fehlens der Diskoidalzelle als ursprünglich einzuschätzen, und die Protozygoptera als den \*Odonata besonders nahestehende Stammgruppenvertreter einzuordnen. Sie könnten zwar aufgrund der hier vorgestellten neuen Befunde durchaus bereits innerhalb der \*Odonata oder sogar einer «Zygoptera»-Teilgruppe stehen (v.a. *Permagrion*), doch ist ein Nachweis dafür (im strengen Sinne – bei Unkenntnis der Morphologie der ganzen Tiere) kaum möglich. Die tatsächliche Stammart der \*Odonata ist vorerst erdgeschichtlich nicht genau einzuordnen.

Nach obigen Erörterungen ist es selbst bei fossilen Flügeln eindeutiger \*Odonata prinzipiell schwierig, zu entscheiden, ob eine Diskoidalzelle primitiv-offen oder sekundär wieder offen ist, da es möglich ist, dass offene Diskoidalzellen («weichere» Arculi) neuen Entwicklungen (Flügelverbreiterungen und -verlängerungen, Nodusverlegungen, Änderungen der Grundschatzbahnebene oder des Flügelantriebs) jeweils vorausgingen. Ausserdem können Diskoidalzellen auch dadurch sekundär «weich» werden, dass sich vorderer Arculus und proximale Abschlussader insgesamt schräg stellen (vgl. *Xanthohypsa tillyardi* PRITYKINA, 1970, Fig. 1), so dass es in einzelnen Fällen nicht leicht ist, festzustellen, ob eine Zelle *cus4* vorhanden ist oder nicht. Geschlossene, typische Diskoidalzellen können andererseits als ein Indiz für ein optimiertes Arculus-Nodus-Zusammenspiel (in beiden Richtungen: proximad, für die passiven Verwindungs Kräfte, distad für die Fulcroalarmuskelkräfte) angesehen werden.

Einzelne Funde von Flügeln der fossilen «Anisozygoptera», die z.T. eher bereits zur Stammgruppe der Anisoptera zu rechnen sind (zur Umgrenzung der Sta-

diengruppe «Anisozygoptera» vgl. Abb. 5), zeigen interessanterweise, dass der (besonders verbreiterte) Hinterflügel bei der Entwicklung der Diskoidalzelle »vorauselt«: während die Diskoidalzelle im Vorderflügel noch offen ist, ist sie im Hinterflügel bereits geschlossen (vgl. z.B. PRITYKINA, 1968, Fig. 11; 1970, Fig. 6).

*3.3.4 Anisozygopteroide und anisopteroide Flügel (Abb. 3f, 4c).* – Zentrale Merkmale des anisozygopteroid-anisopteroiden Flugapparates sind 1) der zur Senkrechten hin «gekippte» Pterothorax und die dadurch steilere Grundschatzbahnebene und 2) die verbreiterten Flügel, wobei die Hinterflügel, v.a. basal, stärker verbreitert sind. Dieser Flugapparat wird als Ergebnis einer fortgeschrittenen Evolution in Richtung Vortriebsflug betrachtet (vgl. PFAU, 1986, 1991 und Abschnitt 3.3.2). Die aerodynamische Bedeutung der distalen (= ungefähr flügelmittigen) Lage des Nodus wird z.T. in ihrem Zusammenhang mit der Flügelverbreiterung verständlich (vgl. Abschnitt 3.3.3 für die Calopterygoidea); mit der Verstellung der Grundschatzbahnebene kommen aber neue Gesichtspunkte hinzu.

Eine verbreiterte Flügelfläche würde, bei proximaler Noduslage, bei besonders schnellen Flügelschlägen den passiv-verwindenden Kräften wohl eine zu grosse Fläche aussetzen. Da es v.a. der distale Flügelbereich ist, der mit seiner bei steilen, schnellen Aufschlägen besonders hohen Geschwindigkeit aerodynamisch wirksam ist, wird der proximale Flügel mit der Nodusverlegung gewissermassen automatisch in einer neuen Funktion genutzt (vgl. «Calopterygoidea»). Indem der Flügel – von einem Zustand ähnlich dem der «Calopterygoidea» ausgehend – noch stärker verbreitert wurde (auch proximal!), konnte die Grundschatzbahnebene anscheinend schadlos mehr und mehr zur Vertikalen hin verstellt werden: Die breitere, aufgrund ihres kleineren geometrischen Anstellwinkels beim Aufschlag einen grösseren Auftriebsanteil erzeugende Flügelbasis fängt die durch die Schatzbahnebenenverstellung «verschobene» Kraftzeugung des distalen Flügels (in Richtung mehr Vortrieb und weniger Auftrieb) auf. Interessant ist aber v.a. die unterschiedliche Spezialisierung von Vorder- und Hinterflügel. Da nur der Hinterflügel Platz für eine störungsfreie Bewegung besitzt, kann nur er basal besonders stark verbreitert werden. Er wird bei den Anisoptera ausserdem im Hinblick auf die Schatzbahn und damit die Vortriebserzeugung stärker festgelegt als der Vorderflügel und kann dies durch seine zusätzliche Basisverbreiterung ausgleichen. Die Anisopteren können es sich sogar leisten, Vorder- und Hinterflügel bei reissendem Flug gleichschnell und synchron zu schlagen (RÜPPELL, 1989).

Besonders bemerkenswert ist, dass der Nodus im basal besonders verbreiterten Hinterflügel weiter proximal liegt als im Vorderflügel. Genauer gesagt: der Flügel spitzenbereich ist dort grösser als im Vorderflügel. Der Flügel spitzenbereich des Hinterflügels ist ausserdem grösser als der Basisbereich des Hinterflügels. Der Basisbereich erscheint im Hinterflügel daher «komprimiert», so dass einerseits Arculus und Nodus der RAP genähert liegen, andererseits der Abstand zwischen Nodus und cus4-Zellen besonders klein ist (dies trifft auch bereits für *Epiophlebia* zu). Dass der Hinterflügel im basalen «tragenden» Teil relativ kurz ist, macht er durch seine besonders grosse Basisbreite wett; andererseits entspricht der relativ grosse Spitzenteil der hinsichtlich Vortriebserzeugung einseitigeren Spezialisierung des Metathorax (s. auch Abschnitt 3.3.2).

Die Tatsache, dass in manchen «anisozygopteroiden» fossilen Vorderflügeln (deren Zuordnung allerdings, ohne konstitutive Gruppenmerkmale, meistens problematisch ist) – z.B. bei *Heterophlebia* (vgl. FRASER, 1957, Fig. 42), geringer auch bei der rezenten Gattung *Epiophlebia* – der Nodus anisopteroid weiter distal liegt

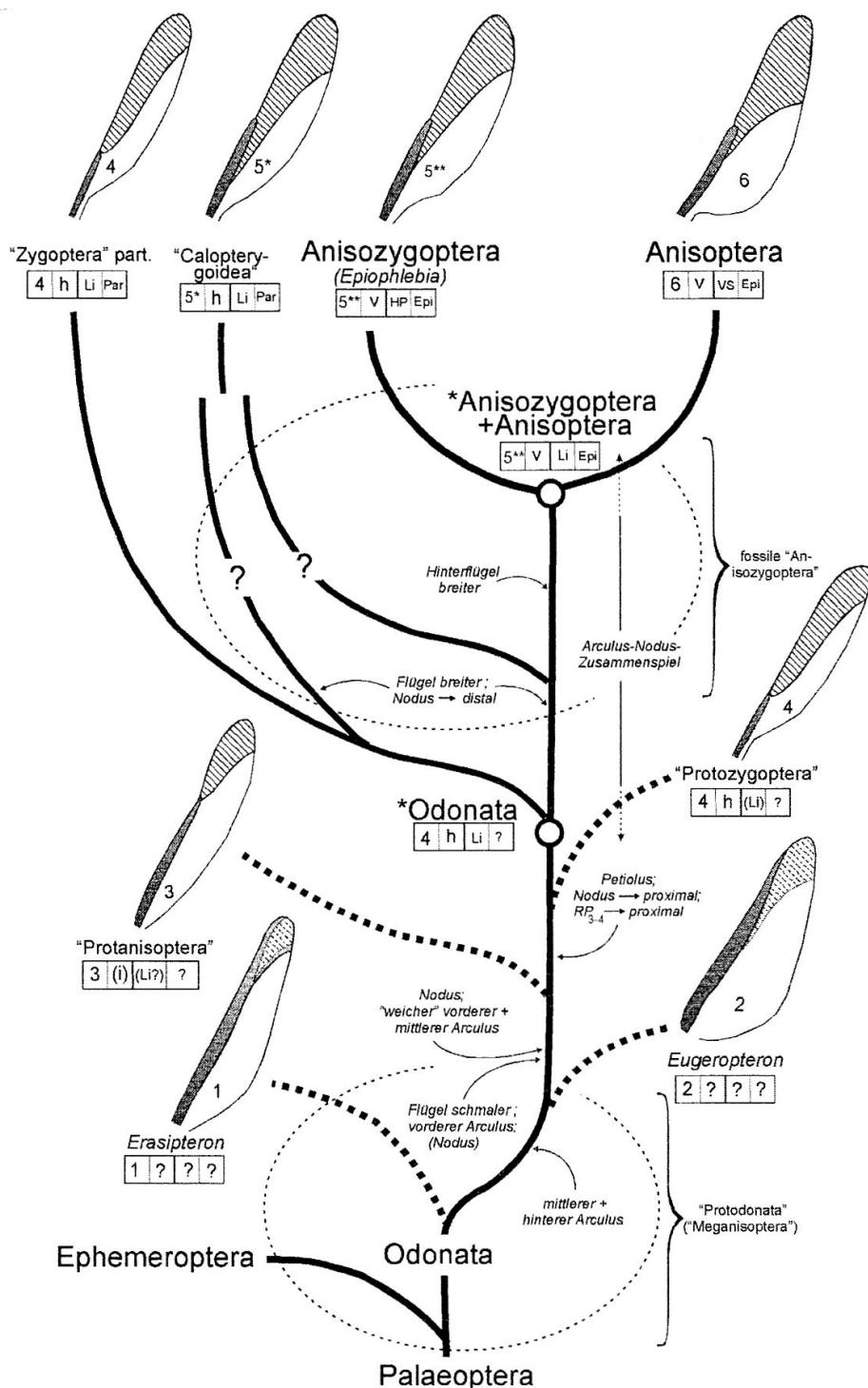


Abb. 5. Flügelevolution. In den Flügeln wurde der Costalsektor dunkel, der Cubitalsektor (incl. Übergangszone) heller (z.T. schraffiert) gekennzeichnet. Die von RP<sub>3-4</sub> abgegrenzte Flügelregion wurde schraffiert (sie ist proximal, da der Arculus nicht eingezeichnet ist, vereinfacht); dieser Bereich wurde bei *Erasipteron* und *Eugeropteron* (Arten ohne Nodus!) gestrichelt, da er noch nicht in den Cubitalsektor einbezogen ist. Die Evolution weiterer Merkmale wurde in den Kästchen angedeutet: Epi Epioproct (steht für 3-teilige Abdominalzange der Männchen); h mehr «horizontale» Grundschatzbahn-ebene; HP Hamuli posteriori (als Sperma-übertragende Strukturen); i intermediäre Grundschatzbahn-ebene; Li Ligula (als Sperma-übertragende Struktur); Par Paraprocte (steht für Beteiligung der Paraprocte an der Abdominalzange der Männchen); v mehr «vertikale» Grundschatzbahn-ebene; VS Vesica spermatis (als Sperma-übertragende Struktur). Die mögliche mehrfache Paraphylie der «Zygoptera» wurde nicht berücksichtigt.

als im Hinterflügel, und dass ausserdem der hintere Arculus nach kaudal stärker verlängert, der mittlere Arculus dagegen geringer nach distal verlängert ist als im Hinterflügel, spricht für einen bereits bei diesen Arten vorhandenen grösseren Unterschied zwischen den beiden Flügelpaaren hinsichtlich ihrer Vortriebsleistung.

Verglichen mit den Zygopteren (und auch *Epiophlebia*) ist der Gesamt-Verstellbereich der Anisopterenflügel um die Längsachse entsprechend dem kleineren Schlagbahnenbereich eingeschränkt. Dies steht im Gegensatz zu eigenen ersten Einschätzungen (vgl. PFAU, 1986, p. 110). Anisopteren können (und müssen) die Flügel nicht mehr in extremer flachen Schlagbahnen bewegen. Dies betrifft v.a. die Hinterflügel, da die Vorderflügel immer noch die Möglichkeit besitzen, am Abschlagsende nach vorn geschwungen zu werden (vgl. Abschnitt 1). Die konstant steiler aufschlagenden Anisopterenflügel werden bei schnellem Flügelschlag und schnell vorwärtsfliegendem Tier von einem in mehrfacher Hinsicht grösseren Luft-Anströmvektor getroffen, so dass, Anströmung der Flügeloberseite vorausgesetzt, die passiv-verwindende Wirkung der Luft als beträchtlich stärker einzuschätzen ist als bei einer langsamer vorwärtsfliegenden Zygoptere. Zu Geädermerkmalen, die diesen neuen Bedingungen angepasst sind, s. den folgenden Abschnitt.

3.3.5 *FRASER's Hypothese der Paraphylie der Zygoptera* (Abb. 5). – In vorhergehenden Kapiteln wurde begründet, dass die Verschiebung des Nodus nach distal innerhalb der \*Odonata wohl von einem typisch-zygopteroiden Flügel ausging. Sie erscheint als ein Rückschritt, da die Verwindbarkeit des Flügels wieder verschlechtert wird (s. 3.1), die erreichte aerodynamische Zweiteilung des Flügels ist jedoch flugökologisch anscheinend von grosser Bedeutung. Der Nachteil des distalen Nodus konnte entweder weitgehend ausgeglichen werden (Calopterygoidea; s. unten), oder es kam auf einen grossen Drehspielraum und ein leichtes Flügellängsachsen-«handling» sowieso nicht mehr an (Anisozygoptera und v.a. Anisoptera).

Betrachtet man die Längsader RP<sub>3-4</sub>, die zur kaudal-proximalen Abgrenzung der Spitzenregion des Flügels herangezogen werden kann, auf ihren verschiedenen Etappen der Evolution (Abb. 5), so zeigt sich, dass der Ursprung dieser Ader auf dem Entwicklungsweg von *Erasipteron* zu den \*Odonata-nahen Protozygoptera nach weit proximal verlegt wurde. Die Ader RP<sub>3-4</sub> folgte, zeitlich wohl «nachhinkend» (s. *Kennedy*, FRASER, 1957, Fig. 7, wo RP<sub>3-4</sub> = R<sub>4+5</sub> noch deutlich distal des Nodus abzweigt), von den Protanisoptera an dem Nodus bei seiner Wanderung nach proximal nach (s. auch Abschnitt 4). Bei einem Teil der «Zygoptera», sowie bei den Anisozygoptera+Anisoptera, hat RP<sub>3-4</sub> den Nodus «überholt» und entspringt proximal von ihm.

FRASER umschreibt diese Merkmalsübereinstimmung verschiedener Zygopterenteilgruppen («Lestine Complex», «Agrioidea» = «Calopterygoidea») und der Gruppe Anisozygoptera+Anisoptera mit «IR<sub>3</sub> and R<sub>4+5</sub> recessed to proximal of nodus»; nach der hier übernommenen Nomenklatur RIEK & KUKALOVÁ-PECK's entsprechen IR<sub>2</sub> und RP<sub>3-4</sub> diesen Adern, im weiteren soll jedoch nur RP<sub>3-4</sub> eine Rolle spielen. Dabei zeigt der «Lestine Complex» FRASER's, dass der RP<sub>3-4</sub>-Ursprung gegenüber einem noch proximal befindlichen Nodus (über den Nodus hinaus) nach proximal verlegt wurde, während bei den Calopterygoidea und Anisozygoptera+Anisoptera der Nodus (anschliessend?) nach distal gewandert ist, wobei sich der RP<sub>3-4</sub>-Ursprung verschieden weit distal befinden kann (bei den Anisoptera weiter distal als bei *Epiophlebia*; Abb. 3f, 4c, 5). Da damit bei den «Zygoptera» (abgeleitete!) Merkmalsstufen rezent repräsentiert sind, wie sie auf dem Weg zu den Anisozygoptera+Anisoptera möglicherweise durchlaufen wurden, muss versucht wer-

den, zu klären, ob sie nicht doch FRASER bestätigende Synapomorphien darstellen. (Zur Frage der Paraphylie oder Monophylie der Zygoptera s. auch Diskussion.)

Auffällig ist, dass FRASER's Merkmal bei den Teilgruppen der Zygoptera vorhanden ist, bei welchen die Flügel insgesamt stärker von typisch-zygopteroiden Flügeln abweichen: sie weisen eine dichtere Aderung auf und sind (v.a. im distalen Bereich) breiter. Die verschiedenen Konstellationen (Nodus proximal und RP<sub>3-4</sub> noch weiter proximal; Nodus distal und RP<sub>3-4</sub> mehr oder weniger weit proximal) sind allerdings funktionell unterschiedlich zu interpretieren: Während bei einer Verlegung von RP<sub>3-4</sub> gegenüber einem proximalen Nodus nach weiter proximal v.a. dafür gesorgt wird, dass die Einstellung der Verwindung eines verbreiterten Flügelspitzenteils möglich bleibt (bzw. sogar erleichtert wird), könnte die Noduswanderung nach distal bei den Calopterygoidea eher als eine (im Hinblick auf die Herausbildung der Anisozygoptera+Anisoptera präadaptive, d.h. beginnende?) aerodynamische Zweiteilung des Flügels angesehen werden. Diese unterschiedliche funktionelle Bedeutung der «Verlegung von RP<sub>3-4</sub> nach proximal» und der «Wanderung des Nodus nach distal» muss jedoch nicht unbedingt bedeuten, dass der «Lestine Complex» eine grundsätzlich andere Entwicklungsrichtung repräsentiert (vgl. dagegen BECHLY, 1995, S.191f., der aufgrund der Einschätzung des distalen Nodus als Symplesiomorphie der \*Odonata, und der Annahme einer funktionellen Unabhängigkeit der Merkmale, FRASER für widerlegt betrachtet). Das heisst, eine funktionsmorphologische Reihe «typische Zygoptera» ⇒ Anisoptera könnte durchaus mit Flügeln ähnlich denen des «Lestine Complex» begonnen haben.

Es ist interessant, den Flügel und seine Hauptlängsadern einmal von distal aus, aus der Richtung der den Flügel im Aufschlagsdrehbereich passiv verwindenden aerodynamischen Kräfte, vergleichend zu betrachten. Dabei fällt auf, dass ein Trend existiert, der von «typischen Zygopteren» über Vertreter des «Lestine Complex», der Calopterygoidea und der Anisozygoptera bis hin zu den Anisoptera führt. In dieser Reihe werden die distalen Aderendpunkte kaudaler Längsadern zunehmend nach proximal verlegt; dies ist z.B. für RP<sub>3-4</sub> in der Abb. 5 zu sehen. Denkt man sich auf der Höhe des Nodus eine Linie quer durch den Flügel, als (etwas willkürliche) Trennlinie zwischen einem distalen Verwindungsteil und einem proximalen, geringer mitverwundenen Flügelbasisteil, so ergibt sich, dass der typisch-zygopteroide Flügel im Aufschlagsdrehbereich weitgehend als Ganzes supinatorisch gedreht wird, da fast alle Längsadern distal von der Linie am Flügelrand enden. In der Reihe «typische Zygoptera» ⇒ »Lestine Complex» ⇒ »Calopterygoidea» ⇒ Anisozygoptera ⇒ Anisoptera wird die kaudale Flügelbasisregion zunehmend weniger mitverwunden, da sich die kaudalen Längsadern mehr und mehr aus der den passiven Verwindungskräften stärker ausgesetzten distalen Flügelzone Richtung Flügelbasis zurückziehen, während die vorderen Längsadern gleichzeitig zunehmend die Bildung des Verwindungsteils übernehmen. Vor allem die Anisopteren-Hinterflügelbasis ist nicht nur besonders stark verbreitert, sie wird auch – infolge des am weitesten vorangeschrittenen Rückzugs von kaudalen Längsadern aus der Flügelspitzenregion – besonders wenig von der passiven Flügelverwindung mitbetroffen.

Bei den calopterygoiden Flügeln mit distalem Nodus kann man aus diesem Grund bereits von einer Differenzierung des Gesamtflügels in einen distalen verwindenden und proximalen «tragenden» Teil sprechen (vgl. auch Abb. 1b'): die kaudalen Längsadern gehören deutlich weniger zum Verwindungsflügel als bei den übrigen Zygopteren. Die (relativ kleine) Transmissionszelle cus4 («Diskoidalzelle») liegt jedoch sowohl in der Flügelquer- als auch -längsausrichtung vom Nodus weit entfernt, so dass zwar ein relativ weiter Verstellbereich (begünstigt durch die weit

proximal beginnende RP<sub>3-4</sub>-Ader) vorliegt, aber nur eine relativ «weiche» Verwindungseinstellung durch den Fulcroalarmuskel zu erwarten ist. Bei der Herausbildung anisopteroider Flügel wurde nicht nur der «tragende» Flügelbasisteil noch stärker verbreitert, sondern ausserdem ein an der distalen Vorderkante der Diskoidalzelle liegender Transmissionspunkt □5 durch die Entwicklung einer verlängerten (2-teiligen) cus4-Zelle dem Nodus nach distal und vorn genähert (vgl. Abb. 3f, 4c). Diese Entwicklung betraf v.a. den Hinterflügel (vgl. 3.3.4; die Form der cus4-Zelle weist dagegen im Vorderflügel bei Anisopteren z.T. stärkere sekundäre Abwandlungen auf). Da die im Verwindungsgeschehen offenbar besonders wichtige Längsader RP<sub>3-4</sub> gegenüber den Calopterygoidea (weniger auch gegenüber den Anisozygoptera) weiter distal abzweigt (möglicherweise sekundär dorthin verlegt wurde, um den «tragenden» proximalen Flügelteil zusätzlich zu vergrössern!?), bleibt die Verwindung im Anisopterenflügel stärker auf die Spitzenregion des Flügels beschränkt, die Übertragung der verwindenden und einstellenden Kräfte erscheint zwischen Arculus und Nodus ausserdem «härter» (direkter, verlustfreier).

Die Anisozygoptere *Epiophlebia* fügt sich nicht nur hinsichtlich der Ader RP<sub>3-4</sub> in die Reihe «typische Zygoptera» ⇒ Anisoptera ein, sondern spielt aufgrund weiterer überleitender Merkmale bei der Prüfung der FRASER'schen Hypothese eine besondere Rolle. Die Flügel der fossilen «Anisozygoptera» (deren phylogenetische Position jedoch meist nicht sicher bestimmbar ist; vgl. Abb. 5) haben den Blick anscheinend dafür etwas verstellt, dass die einzige rezente Gattung *Epiophlebia* noch weitgehend «calopterygoide» Flügel besitzt, diese andererseits aber bereits auf anisopteroide Verstellter Grundschatzbahnebene schlägt («v», Abb. 5). *Epiophlebia*-Männchen besitzen ausserdem eine anisopteroide männliche dreiteilige Abdominalzange («Epi», Abb. 5); ASAHIKA (1954) weist darauf hin, dass die Muskulatur der Abdominalzange bei *Epiophlebia* Übergangsmerkmale zwischen einem zygoteroiden und einem anisopteroiden Zustand aufweist. Allein die Autapomorphie «Hamuli posteriores = sekundäres männliches Begattungsorgan» («HP», Abb. 5) kennzeichnet *Epiophlebia* als Vertreter eines eigenen, von anderen Gruppen prinzipiell unterschiedlichen Evolutionsweges, als eine «Grossgruppe» der Libellen (die Ableitung des anisozygopteroideen sekundären Kopulationsapparates aus einem zygoteroideen Apparat wird bei PFAU 1971 und 1991 beschrieben). In unserem Zusammenhang ist wichtig, dass *Epiophlebia* nicht nur im Flugapparat eine Übergangsstufe repräsentiert (s. Abschnitt 3.3.2), sondern auch in den Flügeln: diese sind immer noch etwas gestielt; die Lage des RP<sub>3-4</sub>-Ursprungs ist «intermediär», d.h. weder (extrem) proximal, wie bei manchen Calopterygoidea, noch anisopteroide; der Hinterflügel ist proximal bereits (geringfügig) anisopteroide verbreitert und zeigt auch die anisopteroide Hinterflügel-Position des Nodus (vgl. Abschnitt 3.3.4). Die distale Position des Nodus in den calopterygoid-anisopteroideen «Mischflügeln» von *Epiophlebia* weist darauf hin, dass die Nodusverlegung zeitlich vor einigen spezifisch-anisopteroideen Veränderungen des Flugapparates sowie bestimmten Flügeldifferenzierungen (etwa der Diskoidalzellendifferenzierung) stattgefunden haben muss.

In der noch zygoteroideen Kompromissituation des Flugapparates der Calopterygoidea (vgl. Abschnitt 3.3.2) waren dagegen die Möglichkeiten, einen schnellen Vorwärtsflug zu evoluiieren, eventuell «ausgereizt»: eine Verlagerung des distalen RP<sub>3-4</sub>-Endes nach weiter proximal würde z.B. den «tragenden» Flügelbasisteil negativ betreffen, da er verkleinert würde (die verstärkte distale Verwindungsbeteiligung des RP<sub>3-4</sub>-Feldes würde «stumpfwinkliger» zur Flügelbasis weitergetragen, das Feld also auch proximal, auf Kosten der nicht-verwundenen Flügelbasis, vergrössert). Eine über den calopterygoiden Zustand hinausgehende weitere Verbreiterung des

Flügels, bei gleichzeitiger Vergrösserung auch des basalen tragenden Teils, war möglicherweise erst zusammen mit den anisozygopteroid-anisopteroiden Veränderungen des Flugapparates funktionell sinnvoll (zumindest war der Weg der Anisozygoptera+Anisoptera anderen eventuellen Lösungswegen der «Zyoptera» anscheinend überlegen).

Berücksichtigt man die Protozygoptera als besonders \*Odonata-nahe Stammgruppenvertreter, und die funktionsmorphologischen Argumente, die gegen einen primär distalen Nodus sprechen, so muss eingeräumt werden, dass FRASER's Grundaussagen bis jetzt nicht falsifiziert werden können. Falls sie zuträfen, müssten sie lediglich umformuliert und präzisiert werden. Nach wie vor muss jedoch nach stützenden Autapomorphien für die eine oder andere Denkmöglichkeit gesucht werden. Man sollte auch bedenken, dass die Ablehnung der Hypothesen FRASER's (typisch-zygopteroide Flügel an der Basis der \*Odonata, Paraphylie der Zyoptera) bisher unter weitgehender Vernachlässigung funktioneller Gesichtspunkte des Flugs geschah. FRASER's Auffassung wurde wohl auch deshalb abgelehnt, weil von den «hochspezialisiert» erscheinenden typisch-zygopteroiden Flügeln keine Weiterentwicklungen erwartet wurden. Gerade das führte aber sogar dazu, dass von diesen «hochspezialisierten» Flügeln dann angenommen werden musste, dass sie mehrfach (z.T. sogar vielfach!) konvergent entstanden seien. Vertreter der Auffassung, dass der gemeinsame Vorfahr der \*Odonata mit calopterygoid-anisozygopteroiden Flügeln flog, schätzen den Nodus offensichtlich als funktionell wenig wichtig ein. Betrachtet man den Nodus aber nur als (primär flügelmittig liegenden) Endpunkt der ScP-Ader, kann man über morphologische Reihen natürlich leicht verschiedene «protodonatoide», basal relativ breite Flügel (mit distalem «Nodus») bis hin zu den \*Odonata weiterführen, was zu ganz unterschiedlichen systematischen Anordnungen («Fossilsystemen») führen muss. Gibt man dem Nodus dagegen, wie hier, eine herausragende funktionelle Bedeutung, bleibt – wenn man FRASER's Auffassung, dass an der Basis der \*Odonata schmale Flügel mit Petiolus vorhanden waren, nicht folgen will – eigentlich nur noch die Möglichkeit, den Vorfahren der \*Odonata als weitgehend protanisopteroid zu betrachten (s. dazu aber das folgende Kapitel).

#### 4 Die Flügel der Protanisoptera (Abb. 5, 6)

Unter dem Blickwinkel der dargelegten Arculus- und Nodusevolution betrachtet, zeigen die Protanisoptera besonders interessante Flügel: vorderer und mittlerer Arculus münden extrem spitzwinklig in den RA, der Nodus liegt distal der Flügelmitte (Abb. 5; zur Struktur des Nodus vgl. FRASER, 1957, Fig. 5(4)). RA und RP+MA sind proximal anscheinend auf ganzer Länge noch nicht vollständig miteinander verschmolzen. Das weist darauf hin, dass diesen Flügeln jedenfalls keine Flügel mit einem viel «härteren» Arculus vorausgegangen sein dürften (vgl. auch Kennedy, Abschn. 3.2.1). Wegen sekundärer Queradern in der Analzelle A sind die Transmissionszellen nicht leicht auszumachen; sie liegen aber «typisch», d.h. auf der Höhe der Nach-vorn-Schwingung der MP. In Entsprechung zum sehr schrägen Arculusverlauf, der Verlängerung des vorderen und mittleren Arculus und der distalen Noduslage sind die Transmissionszellen relativ weit nach distal verlagert. Die Ader RP<sub>3-4</sub>, die hier als kaudale Begrenzung eines Flügelspitzenbereichs herangezogen wird (s. 3.3.5 und Abb. 5), geht von der Höhe des Nodus ab! Insgesamt ist dies eine ganz einmalige Kombination von Merkmalen.

Verfolgt man die Frage, an welcher Stelle des Flügel-Vorderrandes der Nodus «zum Durchbruch» kam, und geht dabei von *Eugeropteron*-ähnlichen Formen aus,

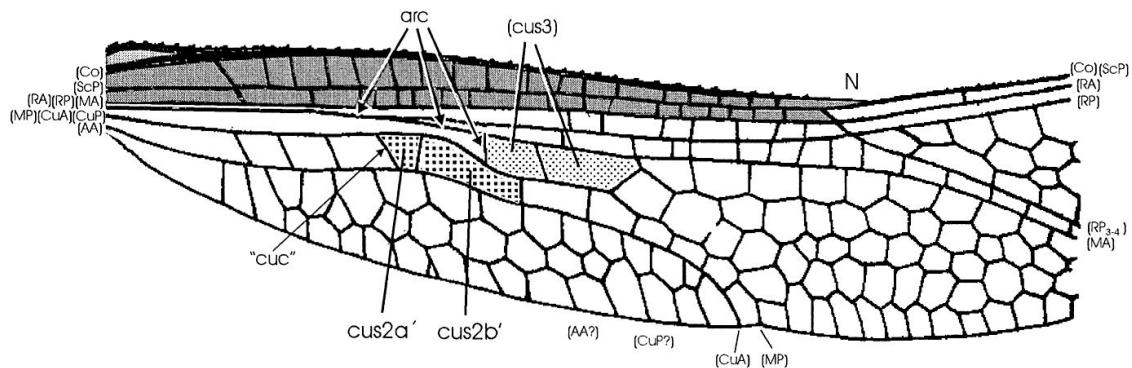


Abb. 6. *Polytaxineura stanleyi* TILL. (Protanisoptera). Nach FRASER, 1957, Fig. 11(1); Aderterminologie verändert nach RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984. Costalsektor dunkel gekennzeichnet; «cuc» «cubital crossing» (= anal crossing FRASER's). Weitere Abk. s. S. 225, 227.

so ist eine Position wenig distal der Flügelmitte wahrscheinlich. Der distale Nodus und die distal abzweigende RP<sub>3-4</sub>-Ader der Protanisoptera stellen demnach eine sehr ursprüngliche Konstellation dar (zum extrem «weichen» Arculus s. weiter unten).

Man könnte die Möglichkeit in Erwägung ziehen, dass die Protanisoptera den Protozygoptera als eine alternative Gruppe von Fliegern gegenüberzustellen sind – d.h., schneller Vorwärtsflug mit schnellem Flügelschlag und distalem Verwindungsknotenpunkt bei den Protanisoptera, kleinräumiger «Manövrierflug» mit geringer aerodynamischer «Nach-vorn»-Komponente bei den Protozygoptera –, und annehmen, dass diese Entwicklung von intermediären Fliegern ausging (für die Anisozygoptera+Anisoptera und Zygoptera besteht grundsätzlich dieselbe Denkmöglichkeit, siehe dazu aber 3.3). Über den sehr «weichen» Arculus der Protanisoptera ist jedoch nur eine schwache Einwirkung auf den distalen CuS zu erwarten, so dass die Protanisoptera wohl eher relativ langsam flatternde Insekten waren. Die Arculus-Nodus-Situation ist also nicht als anisopteroid-hochentwickelt, sondern sogar als eine besonders ursprüngliche, der Evolution zygoteroider Flügel vorausgehende Situation einzuschätzen (s. dazu auch weiter unten).

Wahrscheinlich stellte die Herausbildung des vorderen Arculus – d.h. das «Freiwerden» des RP und die Einbeziehung eines grossen distalen Flügelbereichs in den CuS – ein grösseres Problem dar als etwa die Bildung des mittleren Arculus (= Einbeziehung der MA; Abschnitt 2.2.2), da die zusätzlich zu bewältigende Flügelfläche (auch im Hinblick auf ihre Masse) bedeutend grösser ist und weiter distal liegt. Außerdem war dies von allen bisherigen Schritten deshalb der einschneidendste, weil er die Bildung des Nodus nach sich zog. Man könnte sogar annehmen, dass die Einbeziehung des ganzen distalen Flügels von der Bildung einer Verwindung erleichternden Nodus-Gelenkes geradezu abhing. Der Nodus wäre dann in einem engen Zusammenhang mit der Herausbildung des vorderen Arculus entstanden. Anscheinend ging dieser wichtige Schritt der Flügelevolution der Odonata von einem distalen Nodus aus (s. oben), so dass vorderer und mittlerer Arculus bereits in der Anfangsphase der Entwicklung distal verschoben und schräggestellt werden mussten. Das Protanisoptera-Stadium wäre demnach hinter der Abb. 3d, die das Freiwerden des vorderen Arculus incl. RP prinzipiell verdeutlichen sollte, zwischen Abb. 3d und Abb. 3e, einzuordnen. (In Abb. 3d und e wurden im vorderen und hinteren Bereich der Flügelbasis unterschiedliche Evolutionsschritte der Einfachheit halber an ähnlichen, bereits fast «typisch-zygoteroiden» Flügeln verdeutlicht.)

Im Grunde stellt sich die Bildung des Nodus nicht unähnlich der Bildung des Arculus (Abb. 3a–c) dar, nur mit dem Unterschied, dass dieser «2. Arculus» des Flügels aufgrund der bereits fortgeschrittenen Ausdehnung des CuS nach vorn am Vorderrand des Flügels zu liegen kam. Auch dieses Gelenk musste auf einen «Queraderpfeiler» gestützt (bzw. an ihm aufgehängt) werden (Subnodalqueradern). Die Funktion des neuen, wichtigen Flügelgelenks war ebenfalls davon abhängig, dass die Transmissionszellen nicht zu weit entfernt lagen: die (verbliebene) Zelle *cus2* (in Abb. 6 als sekundär zweigeteilt angesehen) und der Nodus tendierten bereits früh dazu, sich einander zu nähern.

Obwohl ein distaler Nodus auch Nachteile mit sich bringt (s. 3.1), musste er schon im relativ primitiven Flügel der Protanisoptera einen Vorteil bedeutet haben, da der aerodynamisch wesentliche Flügelspitzenbereich jetzt direkt zum CuS gehört: damit wird erstmals der ganze Spitzenbereich des Flügels (flächenmäßig zwar noch relativ klein) beim Aufschlag zumindest passiv propellerartig verwunden, wobei diese Verwindung am Vorderrand, an der Stelle des Nodus, «umschlägt». Interessant ist, dass der Nodus, infolge einer Einbuchtung des Flügelvorderrandes nach kaudal (vgl. Abb. 5, 6), bei den Protanisoptera nach hinten verlegt ist. Der Flügelspitzenbereich ragt also jenseits des Nodus vor die supinatorisch-pronatorische Flügellängs-Drehachse, so dass die vordere Spitzenregion bei einer supinatorischen Verwindung nach dorsal – über die Ebene des Flügels hinaus – gedreht werden sein musste.

CARPENTER (1931) nahm an, dass Zygopteren und Anisopteren in unabhängigen Linien weit zurückreichen, und dass die paläozoischen Protanisoptera die Vorläufer der Anisoptera seien. Diese Hypothese ist keineswegs so abwegig, v.a. wenn man die Flügel der Anisoptera über eine morphologische Reihe ableitet. Im Grunde müssen im distalen Flügel Ursprung und Ende der Längsader RP<sub>3–4</sub> ja nur noch nach proximal verlegt werden, wodurch ein vergrößerter Flügelspitzenbereich enger an den Arculus angebunden würde. Aus funktionsmorphologischen Gründen kann aber dieser Entwicklung deswegen nur eine geringe Chance eingeräumt werden, weil durch sie der distale Verwindungsteil des Flügels, auf den die Luftkräfte am stärksten einwirken, automatisch stark vergrößert würde (RP<sub>3–4</sub> gehört ja nach der Bildung des vorderen Arculus zum CuS), während der Nodus weit entfernt vom (extrem «weichen»!) Arculus liegenbliebe. Theoretisch könnten Arculus und Transmissionszellen mit der RP<sub>3–4</sub>-Verlegung einhergehend natürlich ebenfalls verändert worden sein, sie müssten aber im Grunde, wegen des vermutlich starken Anwachens der aerodynamischen Flächenbelastung, immer zwei Evolutionsschritte durchführen, wenn RP<sub>3–4</sub> nur einen macht. Eine derartige Entwicklung steht zumindest unter einer ungünstigeren Perspektive als eine Ableitung in Richtung protozygopteroider Flügel (s. unten). Da ausserdem in der fossilen Überlieferung keine Hinweise für eine Weiterführung protanisopteroider Flügel in Richtung Anisoptera existieren, und *Epiophlebia* nach wie vor das beste Argument für eine Zwischen schaltung zygopteroider Formen auf dem Weg zu den Anisoptera ist, wurde die Denkmöglichkeit der Evolution der Anisoptera aus den Protanisoptera hier ausgeschlossen.

Dagegen erscheinen die Voraussetzungen für eine Entwicklung protanisopteroider Flügel in Richtung protozygopteroider Flügel erheblich günstiger. Wandert nämlich der Nodus weiter nach proximal, kann die jetzt vergrößerte Verwindungs fläche des Flügelspitzenzenteils wohl auf allen Stufen der Wanderung gut «beherrscht» werden, da der Nodus dem Arculus und der Flügelbasis ja genähert wird und die einstellende Wirkung des Fulcroalarmuskels also in positiver Entsprechung mit

verändert wird. Die bereits bei den Protanisoptera fast gleichgrossen Vorder- und Hinterflügel stellen somit eher die Vorläuferflügel der Zygoptera dar, als die Vorläuferflügel der Anisoptera. Möglicherweise ging diese unter positiven Vorzeichen stehende Evolution von protanisopteroiden zu protozygopteroiden Flügeln besonders schnell vonstatten, was die fehlenden fossilen Übergangsstadien erklären könnte.

Im Abschnitt 3.1 wurde vermerkt, dass die Nodusentstehung im Flügel gravierende Auswirkungen auf den Arculusbereich gehabt haben muss, und dass der Abstand zwischen dem (den) kaudalen Transmissionspunkt(en) und dem Verwindungs-Knotenpunkt (jetzt Nodus) nicht schlagartig gross werden durfte (was bei einem völligen Funktionsverlust des Arculus in einem breiten Flügel der Fall gewesen wäre). Dies könnte als ein Argument für eine funktionelle Korrelation von Flügelverschmälerung im Basisbereich (einhergehend mit *cus1*-Reduktion) und Nodusentstehung betrachtet werden, da durch die basale Verschmälerung der Abstand zwischen Transmissionspunkt(en) und Nodus verkleinert wird. Damit wäre die basale Flügelverschmälerung der Protanisoptera als erster Schritt in eine Richtung, die mit gestielten Flügeln zu einem Extrem führte, zu verstehen. Flügelbasisverschmälerungen bei den Protodonata (Meganisoptera; vgl. z.B. RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984, Fig. 5) – Flügel ohne Arculus, Nodus und Transmissionszellen (!) – wären als Konvergenzen zu interpretieren (in Abb. 5 der vorliegenden Arbeit wurde die Stadiengruppe der «Protodonata» gestrichelt umgrenzt).

Die Flügel der Protanisoptera weisen darauf hin, dass die Vertreter dieser Gruppe wohl noch keine rasanten Vorwärtsflieger waren; sie stellten aber frühe Odonata dar, deren schmale Flügel schon eine insgesamt verbesserte, die Flügelspitze einbeziehende Längsachsenbeweglichkeit besassen. Dies könnte auf einen vergrösserten Schlagbahnenbereich hindeuten. Dafür, dass bei den Protanisoptera die Grundschatzbahnebene bereits zygopteroide-«horizontal» («h» in Abb. 5) gestellt war, gibt es jedoch keine Anhaltspunkte. Da zygopteroide Flügel hinsichtlich der Längsachsenbeweglichkeit sicher erheblich weiter entwickelt sind, wurde die Grundschatzbahnebene der Protanisoptera im Schema der Abb. 5 als intermediär («i») eingeschätzt; extremer horizontal gestellte Thoraxsegmente wurden wohl erst später, nahe der Basis der \*Odonata, evoluiert.

##### *5 Gehören *Erasipteron larischi* und *Eugeropteron lunatum* in die Stammgruppe der Odonata?*

Je weiter man in die Vergangenheit zurückgeht, destodürftiger wird die Überlieferung. Wenige konstitutive Gruppenmerkmale bleiben in Glücksfällen erhalten. HENNIG, der die Schwierigkeiten der Paläontologie kannte, ging bei der Beurteilung der frühen «Gruppen» der Odonata entsprechend vorsichtig vor (HENNIG, 1969, Abb. 34) und verengte seinen Zugang nicht voreilig durch Versuche, ein dichotomes System der Odonata incl. fossile Stammgruppenvertreter aufzustellen. Der Weg, den Paläontologen häufig gehen, nämlich die typenbestimmenden Merkmale einfach mit den erhaltungsfähigen Merkmalen gleichzusetzen, verschiebt die Probleme nur, löst sie aber nicht (HENNIG, 1969, p. 32).

Da die bisherigen als synapomorph bewerteten Flügelmerkmale der odonatoiden Gruppen sich anscheinend nicht als Synapomorphien sichern lassen – das Fehlen der Adern MP und CuA nach den Befunden an *Erasipteron* und *Eugeropteron* (KUKALOVÁ, 1964; RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984), der «kink» des CuP nach der vorliegenden Untersuchung – bleiben im Grunde höchstens die hier beschriebenen Merkmale der Flügelverwindbarkeit, die Transmissionszelle(n) (*cus1* und

cus2 sowie (*Erasipteron* jedoch nur mit Einschränkungen) der Arculus. Die anscheinend bei *Eugeropteron* vorhandene doppelte basale Gelenklagerung der Flügels (d.h. das Vorhandensein zweier Flügelbasis»platten», CP und RAP) wird manchmal als Synapomorphie der Odonatengruppen angesehen, ist aber eher eine Plesiomorphie (vgl. die Rekonstruktion des Urflugapparates der Pterygota bei PFAU, 1986, p. 78ff., 104ff.).

Anders herum betrachtet: würde man die Transmissionszellen und den Arculus als Konvergenzen von nicht zu den \*Odonata führenden Arten erachten, wären *Erasipteron* und *Eugeropteron* auch keineswegs mehr als Stammgruppenvertreter der Odonata zu begründen (vorausgesetzt man dreht die Leserichtung nicht erneut um, wozu aber kein Grund zu ersehen ist).

Eine Bestimmung des stammesgeschichtlichen Standortes der hochinteressanten fossilen Flügel von *Erasipteron* und *Eugeropteron* wird allerdings wahrscheinlich nie sicher möglich sein, da die wichtige Frage nach der Beschaffenheit der konstitutiven Merkmale dieser Insekten aus naheliegenden Gründen nicht lösbar ist.

Aufgrund der Verteilung des Merkmals «Arculus» könnte man versucht sein, innerhalb der Odonata die Erasipteridae CARPENTER einer die Eugeropteridae RIEK und restliche Odonatengruppen enthaltenden monophyletischen Gruppe der «Arculusbesitzer» gegenüberzustellen. Aber genau das soll hier vermieden werden – in Übereinstimmung mit HENNIG (1969, p. 29–35), der bei Anwachsen einer Namensflut, die von nur unsicher begründbaren Gruppen ausgeht, unabsehbare nomenklatorische Komplikationen befürchtet. Leider sind Entwicklungen dieser Art – z.T. ausgehend von der computergestützten «Phylogenetik» – in vollem Gange.

## DISKUSSION

Vor allem der Anisopteren-Metathorax, mit seinen fast ausschliesslich auf den Flügelschlag konzentrierten Flugmuskeln, macht den Eindruck eines dem Vorwärtsflug verschriebenen Motors, der die wie Verstellpropeller arbeitenden Hinterflügel monoton antreibt. Die Evolution dieses hochspezialisierten Flugapparat-Typs verlief anscheinend nicht stets additiv, in einer Richtung, sondern benutzte Umwege (s. Abb. 5). Dass die Flügelverwindung bei der erhöhten Flügelschlagfrequenz und -geschwindigkeit der Anisoptera von der Flügelbasis aus ausreichend einstellbar blieb, wäre demnach nicht als Selbstverständlichkeit anzusehen, sondern auch als (glückliches) Ergebnis einer Umwegevolution. Erst relativ spät wurde eine funktionelle Zweiteilung des Flügels (gemeint ist dabei: in einen distalen Antriebsteil und einen proximalen «tragenden» Teil, nicht die Teilung in CoS und CuS) evoluiert, wobei diese Phasen der Entwicklung (Verbreiterung der Flügel, Verlegung des Nodus nach distal, Verstellung der Grundschlagbahnebene und erneute proximale und distale Flügelverbreiterung) wahrscheinlich wieder als additive Evolution abliefen, d.h.: in einem längeren Evolutionsprozess wurden die Merkmale schrittweise weiterentwickelt, so als wäre ein Evolutions-«Ziel» vorgegeben. Nachträglich besehen, und bei Berücksichtigung der vorhandenen Unterschiede der beiden Pterothoraxsegmente, scheint bei den Anisoptera ein Kompromiss vorzuliegen, der an verschiedenen Stellen Grenzen aufweist. Die Evolution übergrosser, auf den Fang von Grossinsekten spezialisierter Anisoptera war z.B. wahrscheinlich aufgrund derartiger Grenzen nicht möglich (vgl. PAULSON, 1999, der diesen interessanten Aspekt aufgreift). Derartige Fragen müssten jedoch jetzt – auch aus dem Blickwinkel des Physikers (Aerodynamikers) – erst noch genauer verfolgt werden.

RIEK & KUKALOVÁ-PECK sehen die Evolution des Odonatenflügels unter einem anderen Hauptaspekt, dem der Möglichkeit zum Segelflug. Die Fähigkeit zu segeln

ist sicher ein den verbreiterten Flügeln der Anisozygoptera und Anisoptera zugeordneter Nebenerwerb. Sie war jedoch wohl nicht der «Evolutions-Zugmotor». Zum Segeln genügen breite Flügel, mit kleinem Verstellbereich um die Längsachse, wie sie *Eugeropteron* bereits besass. Die Evolution des CuS, und später (nach einer Periode schmaler Flügel) die erneute Verbreiterung der Flügel, «zielte» aber hauptsächlich auf die Effektivierung des aktiven Vorwärts-Schwirrflugs, die (zumindest bei den \*Odonata) im Zusammenhang mit dem Beutefang und der Flucht stand. Wer je in tropischen Zonen, an einem heissen Tag, versucht hat, «Segel»libellen zu fangen, kann schwerlich daran zweifeln. Die Fähigkeit, plötzlich auf rasanten Flug «umzuschalten», zeichnet diese Libellen besonders aus. Auch in der Sitzposition der Libelluliden ist der erste Aufschlag (!) durch weites Vorziehen (und oft auch Verwinden) der Flügel bereits «vorbereitet» (vgl. z.B. WATSON *et al.*, 1991, Fig. 88, 89, 94), so dass ein katapultartiger Start möglich ist.

In dieser Arbeit konnten keine neuen stammesgeschichtlichen Dichotomien klar begründet werden. Auf die umfangreiche phylogenetische Literatur wurde daher nicht näher eingegangen. Natürlich wird es interessant sein, auch andere odonatoide Flügel stärker in einen funktionell orientierten Vergleich einzubeziehen, doch sind klare stammesgeschichtliche Zuordnungen, wie im Falle von *Erasipteron*, *Eugeropteron* und den Protozygoptera- und Protanisoptera-Arten, auch hier nicht zu erwarten. Für fossile Flügel der sog. «Anisozygoptera» ist es ohne weitere konstitutive Gruppenmerkmale z.B. kaum möglich, zu entscheiden, ob sie zur Stammgruppe der Anisozygoptera (*Epiophlebia*!) oder anderer Gruppen (vgl. Abb. 5) gehören. Gerade bei ihnen zeigen sich z.T. ausserdem aberrante Merkmale (z.B. die Bogenbildung des pCuS+cus2 nach kaudal und die Verbreiterung des MP-CuA-Feldes bei *Pternopteron mirabile* PRITYKINA, 1970), die auf von rezenten Gruppen abweichende Evolutionswege hinweisen. Phylogenetische Folgerungen die gesamten Odonata (incl. Stammgruppe) betreffend, erscheinen, bei hauptsächlicher Einbeziehung der Flügel (v.a. für dieses Organ liegen saubere, nicht stärker verformte fossile Dokumente vor), zwar verlockend, sind aber ohne zuordenbare weitere Körpermerkmale, und ohne eine verbesserte funktionelle Einschätzung der Geädermerkmale, riskant. Weitere Untersuchungen der rezenten Gruppen sind unbedingt vorrangig (vgl. dazu HENNIG, 1969, z.B. die Einleitung).

Besonders hinderlich ist auch, dass eine klare Entscheidung, ob die Zygoptera nun mono- oder paraphyletisch sind, zur Zeit noch nicht möglich ist. Bei Berücksichtigung funktioneller Gesichtspunkte der Flügel und Flugapparate spricht manches dafür, dass verschiedene Einschätzungen FRASER's (1957) im Prinzip richtig sein könnten, «trotz» der Widersprüchlichkeiten seiner Argumentation, die einer modernen «HENNIG'schen Phylogenetik» nicht entspricht. Neuerdings werden die Zygoptera allerdings von verschiedenen Autoren wieder als «sicher» monophyletisch angesehen (z.B. BECHLY, 1995, LOHMANN, 1996). Die dazu aufgeführten Autapomorphien geben jedoch keineswegs eine hohe Sicherheit. BECHLY (1995, p. 198 ff.) führt z.B. 19 verschiedene Merkmale (bzw. Merkmalskomplexe) auf. Unter ihnen werden unter den Punkten 2, 4, 5, 8–13 und 15–18 zwar mögliche, jedoch keineswegs sichere Autapomorphien aufgeführt; die weiteren Merkmale sind sehr fraglich bzw. stellen eher Plesiomorphien dar (1, 3, 6, 7, 14, 19 – zu *Hemiphlebia* s. auch 3.3.3). In den Punkten 16 und 17 wird PFAU (1971, 1991) zu den Strukturen Processus furculiformis und Lamina batilliformis nach Mitteilung des Referenten G. BECHLY nur als «Fremddatenquelle» zitiert (wobei jedoch nicht auf den korrekten Inhalt meiner Arbeiten bezogenenommen wird) und im übrigen eine eigene Einschätzung vorgetragen (der Autor geht in dieser Hinsicht jedoch uneinheitlich vor

und gibt auch andere Ergebnisse von mir verkürzt bis zumindest missverständlich wieder). Vor allem aber erscheinen verschiedene der basalen Annahmen BECHLY's (1995) wenig gut begründet, etwa die Noduseinschätzung (l.c. p. 137), oder das Szenario des Arculus-Entstehens und -Vergehens aufgrund der Leserichtung RIEK & KUKALOVÁ-PECK's (l.c. Abb. 66b und zugehöriger Text).

Für eine grundsätzlich bessere Einschätzung der Leistungsfähigkeit der rezenten Flugapparate werden weitere vergleichende Untersuchungen der Flugverhaltensweisen mit Hilfe von Hochfrequenzkameras (s. RÜPPELL, 1989) sicher besonders wertvoll sein. Es müssen jetzt jedoch auch andere Richtungen dringend verfolgt werden, z.B. die Aufklärung der physikalischen Parameter der Flügel und des Flugs. Die funktionellen Korrelationen zwischen verschieden ausgeprägten Untersystemen (RP<sub>3-4</sub>, Nodus, Arculus, RAP, thorakaler Apparat) und eventuell zugeordnete Unterschiede in den Flugfähigkeiten müssten jetzt verstärkt Gegenstand von Untersuchungen werden, um die Wahrscheinlichkeit für das Vorliegen homologer, alternativer oder konvergenter Entwicklungen besser einschätzen zu können. Inzwischen ist es evtl. möglich, Computersimulationen zur besseren Beurteilung der funktionellen Bedeutung bestimmter Geädermerkmale durchzuführen, was die Limitierungen des Baus mechanischer Modelle (geringe Flexibilität, Zeitaufwand) beseitigen würde. Dringend erforderlich wäre auch eine Vermessung aerodynamischer Polaren (vgl. DUBS, 1979) an verschiedenen geformten (verschieden breiten!), verwindbaren Flügelmodellen bei unterschiedlicher Anströmung und unter gleichzeitiger Berücksichtigung des passiv-supinatorischen Drehmoments.

Sehr spannend erscheint mir, die hier verfolgte Evolution des «reissenden Vorwärts-Schwirrflugs» der Anisopteren im Hinblick auf ihre Wechselbeziehung zu anderen Organsystemen näher zu untersuchen, etwa dem sekundären Kopulationsapparat (s. dazu auch PFAU, 1971, p. 342ff.) oder der abdominalen Haltezange der Männchen. Ist es u.U. möglich, zu rekonstruieren, wie die 3-teilige Abdominalzange der Männchen der Anisozygoptera+Anisoptera evoluiert wurde? Erbrachte die Zange der Anisozygoptera+Anisoptera eine der Zygopterenzange überlegene Verankerung, so wären mit ihrer Bildung z.B. auch schnellere Fluchtfüge der Männchen zusammen mit dem Weibchen möglich als bei zygopteroïden Formen, was als ein hochwertiger Selektionsvorteil anzusehen wäre.

#### DANK

Für die gute Zusammenarbeit bei der Herstellung des Funktionsmodells des Anisopterenvorderflügels danke ich der Werkstatt des Zoologischen Instituts der Universität Mainz, insbesondere Herrn P. REICHERT, für wertvolle Textprüfungen und stetige Unterstützung meiner Frau, Dr. B. PFAU, sowie Dr. W. SCHNEIDER (Darmstadt). Für überdenkenswerte Einwände danke ich ausserdem dem Referenten Dr. G. BECHLY.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Funktionsweise der Basis des Libellenflügels, insbesondere die supinatorische Verwindung des Flügels durch Luftkräfte im Aufschlagsdrehbereich (supinatorische Bewegung des Cubitalsektors CuS gegenüber dem Costalsektor CoS) und die Einstellung dieser Verwindung durch den Fulcroalarmuskel (pronatorische Bewegung des CuS gegenüber dem CoS), wird mit Hilfe eines Funktionsmodells kurz dargestellt (ausführlicher s. PFAU, 1986). Die aerodynamische Bedeutung des Aufschlagsdrehbereichs wird hervorgehoben, der Flügel mit einem technischen Verstellpropeller parallelisiert.

Die Flügel der als älteste Stammgruppenvertreter der Odonaten betrachteten Arten *Erasipteron larischii* PRUVOST, 1933 und *Eugeropteron lunatum* RIEK, 1984 werden im Hinblick auf eine mögliche Verwindungsfähigkeit untersucht. *Erasipteron* ergibt sich als ursprünglich, *Eugeropteron* als abgeleitet. Nach Umkehr der Leserichtung gegenüber RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) lassen sich die fossilen Flügel als frühe Stufen einer Evolutionsreihe interpretieren, in der die Leistungsfähigkeit des Verwindungsflügels (CuS) im Aufschlagsdrehbereich gesteigert wird.

Mit der Herausbildung des kompletten Arculus (hinterer, mittlerer und vorderer Arculus) wurden auf dem Weg zu den \*Odonata zunehmend vorn im Flügel liegende Längsadern und ihre distalen Spreiten-Anteile in den CuS einbezogen. Spezialisierte Transmissionszellen in der CuS-Basis (die der Übertragung der passiv-supinierenden Kräfte nach proximal und der aktiv-pronierenden Kräfte nach distal im Aufschlagsdrehbereich dienen) folgten der Vergrösserung des CuS durch «Überschichtung» (*Erasipteron* ⇒ *Eugeropteron*) und sorgten für eine verbesserte Einstellung der Verwindung breiterer Flügel. Die weitere Evolution der Transmissionszellen des CuS ging mit einer Verschmälerung der Flügel von kaudal her und mit der Herausbildung des Nodus einher. Die Diskoidalzelle, die die jüngste Transmissionszellen-Generation repräsentiert, wurde innerhalb der \*Odonata wahrscheinlich mehrfach konvergent geöffnet bzw. (mit Hilfe einer akzessorischen Querader) wieder geschlossen.

Die neue Leserichtung der Abfolge bestimmter Merkmalsentwicklungen bei den besonders alten Stammgruppenvertretern der Odonata *Erasipteron* und *Eugeropteron*, und die damit verbundene veränderte Rekonstruktion der Merkmalsabwandlungen im kaudalen Basisbereich des Flügels, bedeuten, dass der proximale «kink» der CuP (RIEK & KUKALOVÁ-PECK, 1984) nicht mehr als Autapomorphie der Odonata (incl. Stammgruppenvertreter) angesehen werden kann. Dagegen lassen sich jetzt im Funktionszusammenhang «Flügelverwindung» neue Merkmale finden, die für die Einordnung von *Erasipteron* und *Eugeropteron* in die Stammgruppe der Odonata sprechen könnten: 1) das Vorhandensein einer ersten Transmissionszellen-Generation des CuS und 2) die Herausbildung eines (hinteren und mittleren) Arculus bei *Eugeropteron*, der sich von einer Ader-Konstellation bei *Erasipteron* ableiten lässt (und dessen Entwicklung zur Einbeziehung eines grösseren Flügelspreitenteils in den CuS führte). Nimmt man an, dass bestimmte Queradern bereits bei *Erasipteron* und *Eugeropteron* Gelenke besassen, lässt sich die Evolution des CuS über hypothetische Zwischenstadien bis hin zu den rezenten Odonatenflügeln ohne Funktionssprünge rekonstruieren.

Nach Einbeziehung eines im Zusammenhang mit der Bildung des vorderen Arculus stehenden besonders grossen Spreitenteils in den CuS, kam es zur Nodus-Evolution, die als der wichtigste Schritt auf dem Weg zum «Verstellpropeller-Flügel» der Libellen anzusehen ist. Die funktionelle Verfeinerung des Nodus, und die Verbesserung des Zusammenspiels zwischen Arculus und Nodus, war wahrscheinlich erst in einem sekundär basal verschmälerten («gestielten»), typisch-zygopteroiden Flügel mit proximalem Nodus, wie er hier für den gemeinsamen Vorfahren der \*Odonata angenommen wird, möglich – nicht jedoch in den Flügeln der Protanisoptera, die als ein «Durchgangsstadium» auf dem Weg zu den \*Odonata-nahen Protozygoptera angesehen werden.

Innerhalb der \*Odonata wird der Nodus sekundär wieder nach weiter distal verlagert. Durch diese Verlegung des Nodus, die im Zusammenhang mit einer Verbreiterung des Flügels steht, wird eine funktionelle Zweiteilung des Flügels in einen basalen, tragenden und distalen, verwindenden Teil erreicht. Möglicherweise sind einige rezente «Zyoptera»-Gruppen («Lestine Complex», «Calopterygoidea») Abkömmlinge von Arten, die in einer zu den Anisozygoptera+Anisoptera führenden Entwicklungsreihe stehen (FRASER's Hypothese der Paraphylie der Zyoptera). Konvergenz kann jedoch bis jetzt nicht ausgeschlossen werden.

An der Basis der Anisozygoptera+Anisoptera, und weitergehend an der Basis der Anisoptera, wurden die Flügel (v.a. die Hinterflügel) auch proximal stärker verbreitert. Parallel dazu wurde der Flugapparat als Ganzes verändert: Veränderung der Segmentstellung, und damit Verstellung der ursprünglich zygopteroid-«horizontalen» Grundschatzbahnebene zur Vertikalen hin, sowie Vereinfachung und Verstärkung des Flugmotors. Beim Anisopterenthorax (v.a. dem Metathorax) wurde die Fähigkeit zum schnellen Vorwärtsflug damit gewissermassen im Flugapparat fest «installiert», d.h. er wird nicht mehr (wie bei Zyopteren) über Schlagbahn-verändernde Stellmuskeln durchgeführt. Auch für diese Evolution wird angenommen, dass parallel stattfindende Anpassungen des Arculus-Nodus-Zusammenspiels von besonderer Bedeutung waren.

Die funktionsmorphologische Untersuchung des Libellenflügels wurde zunächst auf die im Aufschlagsdrehbereich funktionell besonders relevanten Strukturen beschränkt. Sie zeigt – v.a. bei Berücksichtigung der Funktionsweise der rezenten Flugapparate als Ganzes – funktionelle Zwänge und Limitierungen, die bestimmte «Trends» und Entwicklungsrichtungen wahrscheinlicher machen als andere. Die (hypothetische) Anwendung verschiedener an rezenten Flügeln gewonnener Erkenntnisse auf fossile Flügel erscheint notwendig und sinnvoll, da diese bisher v.a. morphologisch interpretiert wurden; es zeigt sich, dass morphologische Reihen ohne funktionelle Bewertung fast beliebig möglich sind, und (v.a. angesichts der Schwierigkeit der Trennung echter monophyletischer fossiler Gruppen von Stadiengruppen) nur sehr unsichere Aussagen zur Evolution gestatten.

## LITERATUR

- ASAHINA, S. 1950. *On the life-history of Epiophlebia superstes (Odonata, Anisozygoptera)*. Proc. VIII. Intern. Congr. Entom. Stockholm, pp. 337–341.

- ASAHINA, S. 1954. A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* (Odonata, Anisozygoptera). Japan. Soc. Promotion Sci., Tokyo, 70 plates + 153 pp.
- ASAHINA, S. 1957. Evolutional sequence as shown in the structure of the discoidal cell of the wings of *Epiophlebia superstes* SELYS (Odonata, Anisozygoptera). *Entomol. mon. Mag.* 93: 101–102.
- BECHLY, G. 1995. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der \*Odonata. *Petalura special volume 1*: 1–341.
- CARLE, F.L. 1982. The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: A continuing debate. *Soc. int. Odonatol. rapid Communs* 4: 1–66.
- CARPENTER, F. 1931. The lower Permian insects of Kansas. 2. The orders Plaeodictyoptera, Proto-donata and Odonata. *Amer. J. Sci.* (5) 21: 97–139.
- CORBET, P.S. 1999. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Martins, Great Horkesley, Colchester, Essex, 829pp.
- DUBS, F. 1979. *Aerodynamik der reinen Unterschallströmung*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Stuttgart, 323 pp.
- FRASER, F.C. 1957. A reclassification of the order Odonata. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 133 pp.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana-Chicago-London, 263 pp.
- HENNIG, W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Frankfurt/M., 436 pp.
- KUKALOVÁ, J. 1964. To the morphology of the oldest known dragonfly *Erasipteron larischi* PRUVOST, 1933. *Vestn. Ustred. Ustava Geol.* 39: 463–464.
- LOHMANN, H. 1996. Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). *Entomol. Z.* 106 (6): 209–252.
- MILLER, A.K. & MILLER, P.L. 1985. Simultaneous occurrence of crepuscular feeding and sexual activity in *Boyeria irene* (FONSC.) in southern France (Odonata, Aeshnidae). *Entomol. mon. Mag.* 121: 123–124.
- PAULSON, D. 1999. Dragonfly questions out of Africa. *W.D.A's Agrion* 3 (1): 14–15.
- PFAU, H.K. 1971. Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. *Z. Morph. Tiere* 70: 281–371.
- PFAU, H.K. 1977. Zur Morphologie und Funktion des Vorderflügels und Vorderflügelgelenks von *Locusta migratoria* L. *Fortschr. Zool.* 24(2/3): 341–345.
- PFAU, H.K. 1986. Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugapparates der Libellen (Insecta, Odonata). *Tijdschr. Entomol.* 129(3): 35–123.
- PFAU, H.K. 1991. Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. *Adv. Odonatol.* 5: 109–141.
- PFAU, H.K. & HONOMICHL, K. 1979. Die campaniformen Sensillen des Flügels von *Cetonia aurata* L. und *Geotrupes silvaticus* PANZ. (Insecta, Coleoptera) in ihrer Beziehung zur Flügelmechanik und Flugfunktion. *Zool. Jb. Anat.* 102: 583–613.
- PFAU, H.K. & KOCH, U.T. 1994. The functional morphology of singing in the cricket. *J. exp. Biol.* 195: 147–167.
- PRITYKINA, L.N. 1968. Strekozy Karatau (Odonata). In: ROHDENDORF, B.B. (ed.), *Yurskie nasekomye Karatau*, pp. 26–55. Nauka, Moscow. (russ.)
- PRITYKINA, L.N. 1970. Strekozy semejstwa Liassophlebiidae is Triasa i Jura Srednej Azii. *Paleontol. J.* 1: 104–117. (russ.)
- 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. *Can. J. Zool.* 62: 1150–1166.
- RÜPPELL, G. 1989. Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of Odonata. *J. exp. Biol.* 144: 13–42.
- RÜPPELL, G. & HILFERT, D. 1993. The flight of the relict dragonfly *Epiophlebia superstes* (SELYS) in comparison with that of the modern Odonata (Anisozygoptera: Epiophlebiidae). *Odonatologica* 22(3): 295–309.
- TRUEMAN, J.W.H. 1999. The enigmatic Australian endemic species *Hemiphlebia mirabilis* SELYS (Zygoptera: Hemiphlebioidea): four short observations and a new record. *Int. J. Odonatol.* 2 (1): 115–121.
- WATSON, J.A.L., THEISCHINGER, G. & ABBEY, H.M. 1991. *The Australian Dragonflies. A Guide to the Identification, Distributions and Habitats of Australian Odonata*. CSIRO, Canberra and Melbourne, 278 pp.

(erhalten am 26. Oktober 1999; nach Revision angenommen am 25. Mai 2000)