

Geologie und Paläontologie in Westfalen

Heft 3



CARSTEN BRAUCKMANN, LUTZ KOCH & MICHAEL KEMPER



Spinnentiere (Arachnida) und Insekten
aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon)
von Hagen - Vorhalle (West-Deutschland).

Landschaftsverband Westfalen - Lippe

Hinweise für Autoren

In der Schriftenreihe **Geologie und Paläontologie in Westfalen** werden geowissenschaftliche Beiträge veröffentlicht, die den Raum Westfalen betreffen.

Druckfertige Manuskripte sind an die Schriftleitung zu schicken.

Aufbau des Manuskriptes

1. Titel kurz und bezeichnend.
2. Klare Gliederung.
3. Zusammenfassung in Deutsch am Anfang der Arbeit.

Äußere Form

4. Manuskriptblätter einseitig und weitzeilig beschreiben; Maschinenschrift, Verbesserungen in Druckschrift.
5. Unter der Überschrift: Name des Autors (ausgeschrieben), Anzahl der Abbildungen, Tabellen und Tafeln; Anschrift des Autors auf der 1. Seite unten.
6. Literaturzitate im Text werden wie folgt ausgeführt: (AUTOR, Erscheinungsjahr: evtl. Seite) oder AUTOR (Erscheinungsjahr: evtl. Seite). Angeführte Schriften werden am Schluß der Arbeit geschlossen als Literaturverzeichnis nach den Autoren alphabetisch geordnet. Das Literaturverzeichnis ist nach folgendem Muster anzuordnen:
SIEGFRIED, P. (1959): Das Mammut von Ahlen (*Mammonteus primigenius* BLUMENB.). – Paläont. Z. 30, 3: 172 – 184, 3 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
WEGNER, T. (1926): Geologie Westfalens und der angrenzenden Gebiete. 2. Aufl. – 500 S., 1 Taf., 244 Abb.; Paderborn (Schöningh).
7. Schrifttypen im Text:
doppelt unterstrichen = **Fettdruck**.
einfach unterstrichen oder gesperrt = Sperrung.
Gattungs- und Artnamen unterschängeln = *Kursivdruck*.
Autorennamen durch GROSSBUCHSTABEN wiedergeben.

Abbildungsvorlagen

8. In den Text eingefügte Bilddarstellungen sind Abbildungen (Abb. 2). Auf den Tafeln stehen Figuren (Taf. 3, Fig.2) oder Profile (Taf. 5, Profil 2).
9. Strichzeichnungen können auf Transparentpapier oder Photohochglanzpapier vorgelegt werden. Photographien müssen auf Hochglanzpapier abgezogen sein.

Korrekturen

10. Korrekturfahnen werden den Autoren einmalig zugestellt.
Korrekturen gegen das Manuskript gehen auf Rechnung des Autors.

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren allein verantwortlich.

Schriftleitung: Dr. Alfred Hendricks
Westfälisches Museum für Naturkunde
Sentruper Straße 285
4400 Münster

Geologie und Paläontologie in Westfalen

Heft 3

Herausgeber:
Westfälisches Museum für Archäologie
– Amt für Bodendenkmalpflege –
und
Westfälisches Museum für Naturkunde

**Spinnentiere (Arachnida) und Insekten
aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon)
von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).**

CARSTEN BRAUCKMANN, LUTZ KOCH & MICHAEL KEMPER

Geol. Paläont. Westf.	3	132 S.	57 Abb. 23 Taf.	Münster Januar 1985
--------------------------	----------	--------	--------------------	------------------------

ISSN 0176-148X
ISBN 3-924590-06-0

© 1985 Landschaftsverband Westfalen-Lippe

Alle Rechte vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form ohne schriftliche Genehmigung des LWL reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Geol. Paläont. Westf.	3	132 S.	57 Abb. 23 Taf.	Münster Januar 1985
--------------------------	---	--------	--------------------	------------------------

Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland)

CARSTEN BRAUCKMANN, LUTZ KOCH & MICHAEL KEMPER*

Kurzfassung: Die 2 Arachniden- und 12 Insekten-Arten (siehe „Inhaltsverzeichnis“ und „Zusammenfassung“) aus den Vorhalle-Schichten (oberes Namurium B; R2c der Goniatiten-Abfolge) von Hagen-Vorhalle (Ruhr-Gebiet, West-Deutschland) werden abgebildet und ausführlich beschrieben. Ihre Beziehungen zu verwandten Formen werden erörtert, desgleichen ihr vermutlicher ursprünglicher Lebensraum und die Lebensweise. Die Begleit-Fauna wird kommentiert und die paläogeographische Situation kurz umrissen.

Abstract: The 2 arachnid and 12 insect species (see „contents“ and „summary“) from the Vorhalle beds (uppermost Namurian B; R2c of the goniatite succession) of Hagen-Vorhalle (Ruhr area, West Germany) are figured and described in detail. Their relationships are treated as well as their presumable habitat and mode of life. Comments are made upon the additional fauna and flora, and the paleogeographical situation is briefly discussed.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	8
2. Zur Erforschungsgeschichte der Fundstelle	9
3. Stratigraphie und Fundumstände	9
4. Anmerkungen zur Fauna und Flora der Fundschichten in der Grube der Vorhaller Klinkerwerke	11
5. Palökologie und Paläogeographie	12
6. Paläontologischer Teil	13
6.1 Abkürzungs-Erläuterungen	13
6.2 Klasse Arachnida LAMARCK 1801	13
6.2.1. Ordnung Trigonotarvida PETRUNKEVITCH 1949	14
6.2.1.1. Familie Eophrynidae KARSCH 1882	14
6.2.1.1.1. <i>Eophrynus</i> H. WOODWARD 1871	14
6.2.1.1.1.1. <i>Eophrynus udus</i> n. sp.	14
6.2.2. Ordnung Thelyphonida LATREILLE 1804	18
6.2.2.1. Familie Thelyphonidae LUCAS 1835	19
6.2.2.1.1. <i>Prothelyphonus</i> FRITSCH 1904	19
6.2.2.1.1.1. <i>Prothelyphonus naufragus</i> BRAUCKMANN & KOCH 1983	19

* Anschriften der Verfasser: Dr. Carsten Brauckmann, Fuhlrott-Museum, Auer Schulstraße 20, D-5600 Wuppertal 1.
Lutz Koch, Heinrich-Heine-Straße 5, D-5828 Ennepetal.
Michael Kemper, Imkerweg 13, D-5800 Hagen.

	Seite	
6.3.	Klasse Insecta LINNAEUS 1758	24
6.3.1.	Ordnung Palaeodictyoptera GOLDENBERG 1854	24
6.3.1.1.	Familie Homiopteridae HANDLIRSCH 1906	24
6.3.1.1.1.	<i>Homioptera</i> BRONGNIART 1893	25
6.3.1.1.1.1.	<i>Homioptera vorhallensis</i> BRAUCKMANN & KOCH 1982	25
6.3.1.2.	Familie Lithomantidae HANDLIRSCH 1906	33
6.3.1.2.1.	<i>Lithomantis</i> H. WOODWARD 1876	34
6.3.1.2.1.1.	<i>Lithomantis varius</i> n. sp.	34
6.3.1.3.	Familie Graphiptilidae HANDLIRSCH 1906	38
6.3.1.3.1.	<i>Patteiskya</i> DEMOULIN 1958	39
6.3.1.3.1.1.	<i>Patteiskya volmensis</i> (BRAUCKMANN 1984)	40
6.3.1.4.	Familie Breyeriidae HANDLIRSCH 1906	43
6.3.1.4.1.	<i>Jugobreyeria</i> n. g.	44
6.3.1.4.1.1.	<i>Jugobreyeria sippelorum</i> n. g., n. sp.	45
6.3.1.5.	Familie Dictyoneuridae HANDLIRSCH 1906	48
6.3.1.5.1.	<i>Dictyoneura</i> GOLDENBERG 1854	48
6.3.1.5.1.1.	<i>Dictyoneura kemperi</i> BRAUCKMANN & KOCH 1983	48
6.3.1.5.1.2.	Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet	52
6.3.2.	Ordnung Odonata FABRICIUS 1792/Unterordnung Meganisoptera MARTY- NOV 1932	53
6.3.2.1.	Familie Erasipteridae CARPENTER 1939	54
6.3.2.1.1.	<i>Erasipterella</i> BRAUCKMANN 1983	54
6.3.2.1.1.1.	<i>Erasipterella valentini</i> n. sp.	55
6.3.3.	Ordnung Protorthoptera HANDLIRSCH 1904	59
6.3.3.1.	Familie Paoliidae HANDLIRSCH 1906	60
6.3.3.1.1.	<i>Kemperala</i> BRAUCKMANN 1984	61
6.3.3.1.1.1.	<i>Kemperala hagenensis</i> BRAUCKMANN 1984	62
6.3.3.1.2.	<i>Holasicia</i> KUKALOVÁ 1958	64
6.3.3.1.2.1.	<i>Holasicia rasnitsyni</i> BRAUCKMANN 1984	65
6.3.3.1.2.2.	Paoliidae ?, gen. et sp. indet.	68
6.3.3.2.	Familie „Cacurgidae HANDLIRSCH 1911“	69
6.3.3.2.1.	<i>Heterologopsis</i> BRAUCKMANN & KOCH 1982	70
6.3.3.2.1.1.	<i>Heterologopsis ruhrensis</i> BRAUCKMANN & KOCH 1982	71
6.3.3.2.2.	<i>Kochopterion</i> BRAUCKMANN 1984	74
6.3.3.2.2.1.	<i>Kochopterion hoffmannorum</i> BRAUCKMANN 1984	74
7.	Vergleich mit anderen Fundgebieten	76
8.	Zusammenfassung	78
9.	Summary	79
10.	Literatur	80

Vorwort

Die ehemaligen Aufschlüsse im flözleeren Namur von Hagen-Vorhalle gelten als klassische Fundstellen für oberkarbonische Pflanzenfossilien. Die hier geborgenen Funde wurden insbesondere von W. GOTHAN in den Jahren zwischen 1930 und 1940 bearbeitet und trugen entscheidend zur Kenntnis der Namur-Flora bei.

Die insgesamt nur in wenigen Arten vorkommende marine Fauna fand ihre Bearbeitung durch C. HAHNE (1930) und K. PATTEISKY (1959).

Eine neue, 1964 durch die Vorhaller Klinkerwerke in Betrieb genommene Grube ist seit 1982 durch zahlreiche Funde terrestrischer Arthropoden (Insekten, Spinnentiere) zu einer Lokalität von internationalem Rang geworden und steht mittlerweile kaum solchen Fundstellen wie Mazon Creek (U.S.A.) und Commeny (Frankreich) an Bedeutung nach. Zudem ist Vorhalle die reichhaltigste Fundstelle für Insekten aus dem tiefen Oberkarbon überhaupt. Vollständig erhaltene geflügelte Insekten wurden bisher aus diesem Zeitabschnitt nicht geborgen; darüber hinaus gehören die Funde zu den ältesten bisher bekannten geflügelten Insekten der Welt.

Die hier entdeckten Arachniden (Spinnentiere) zählen ebenfalls zu den ältesten derzeit bekannten Vertretern ihres jeweiligen Formenkreises.

Der größte Teil der Vorhaller Arthropodenfunde stellt neue Arten und z.T. auch neue Gattungen dar.

Durch die Entdeckung und Erforschung der Vorhaller Insekten- und Arachnidenfauna fanden die drei Autoren dieser Arbeit zusammen. Ihre unterschiedliche Herkunft zeigt in vorbildlicher Weise das Zusammenwirken von Fachleuten und Laien und macht einmal mehr deutlich, in welcher Weise die Paläontologie auf beide Gruppen angewiesen ist.

Dr. Carsten Brauckmann, Diplom-Geologe, ist stellvertretender Leiter des Fuhlrott-Museums Wuppertal; seine wissenschaftliche Tätigkeit gilt der Erforschung fossiler Arthropoden (Trilobiten, Insekten, Arachniden), welche in zahlreichen wissenschaftlichen Publikationen ihren Niederschlag gefunden hat. Bei ihm lag die Bestimmung, Einordnung und Beschreibung der Funde, er verfaßte den paläontologischen Teil der Arbeit und fertigte die wissenschaftlichen Fossilzeichnungen an.

Lutz Koch, Rektor in Wetter/Ruhr, Autor mehrerer populärwissenschaftlicher Publikationen im Bereich Paläontologie, gilt als Initiator und Koordinator. Ihm ist zu verdanken, daß die Fundstücke der wissenschaftlichen Bearbeitung zugeführt wurden. Er beschäftigt sich seit 1977 mit der Erfassung der Fauna und Flora der Vorhaller Schichten, schrieb die einleitenden Abschnitte dieser Arbeit und fertigte die Fotos für die Bildtafeln an.

Michael Kemper, Schüler am Christian-Rohlf's-Gymnasium in Hagen, leistete die notwendige permanente Prospektionsarbeit im Aufschluß. Er ist der Finder der meisten Vorhaller Insekten. Darüber hinaus führte er wichtige Vorarbeiten zur Bestimmung und Beschreibung der Stücke durch.

Mit der gemeinsamen Arbeit der drei Autoren, deren Ergebnis nunmehr in Bd. 3 der Schriftenreihe **Geologie und Paläontologie in Westfalen** vorliegt, wird ein wertvoller Beitrag zur Erforschung terrestrischer Arthropoden aus dem Oberkarbon geleistet, der aufgrund seiner Anschaulichkeit und wissenschaftlichen Darstellung sowohl in der Fachwelt als auch bei interessierten Laien große Beachtung finden wird.

Dr. Jörg Niemeyer

1. Einleitung

Abgesehen von einigen wenigen Fossil-Lagerstätten mit reichhaltiger Funddichte – z.B. Commeny und Montceau-les-Mines (Frankreich), Mazon Creek (U.S.A.) sowie Saar-Gebiet (West-Deutschland) – sind Reste karbonischer Insekten außergewöhnlich selten. Bis vor wenigen Jahren waren aus dem Ober-Karbon des rheinisch-westfälischen Steinkohlengebietes insgesamt nur 16 isolierte Flügel bekannt. Zusammenfassende Darstellungen über diesen Fundbestand lieferten WO. SCHMIDT (1962) und BRAUCKMANN & HAHN (1980), Ergänzungen stammen von BOERSMA (1969). Noch wesentlich seltener sind Reste von Arachniden (Spinnentiere). Obgleich mittlerweile insgesamt wohl knapp 200 Arten aus dem Paläozoikum bekannt sind und immerhin 13 der 16 von PETRUNKEVITCH 1955 unterschiedenen Arachnida-Ordnungen in diesem Zeitabschnitt auftreten, beruhen unsere Kenntnisse zu meist auf Einzelfunden. Nur wenige Fundstellen und Fossil-Lagerstätten – für das Karbon seien z.B. Nýřany (Böhmen), Süd-Limburg (Niederlande), Lancashire (England) und wiederum Mazon Creek (U.S.A.) genannt – haben wenigstens einige Exemplare geliefert; doch sollte die Berühmtheit des jeweiligen Fundgebietes nicht darüber hinwegtäuschen, daß auch hier die Arachnida völlig untergeordnete Faunen-Komponenten sind. Im rheinisch-westfälischen Ober-Karbon sind Arachnida besonders gering vertreten, wie die Zusammenstellung bei BRAUCKMANN (1984b) zeigt. Ohne die beiden in dieser Arbeit beschriebenen Formen sind nur 3 jeweils monotypische Arten aus diesem Gebiet bekannt.

Die meisten Insekten und Arachniden stammen aus den beiden jüngeren Stufen des Ober-Karbon: aus dem Westfalium und aus dem Stephanium. Aus der ältesten Stufe des Ober-Karbon, dem Namurium, sind terrestrische bzw. subaerische Arthropoden auch weltweit nur sehr spärlich überliefert. Das reichhaltigste Fundgebiet für diesen Zeitabschnitt war bislang das Oberschlesische Kohlenbecken mit etwa 20 Fundstücken aus dem Namurium C von Horní Suchá und Karviná (Mähren, ČSSR) (siehe ŘEHOŘ & ŘEHOŘOVÁ 1972). Alle übrigen Fundstellen des Namurium – Süd-Limburg (Niederlande), Polen, Wuppertal (West-Deutschland) und einige wenige Lokalitäten in den U.S.A. – haben bisher meist nur jeweils ein, bestenfalls zwei isolierte Flügel geliefert. Arachnida fehlen möglicherweise völlig, bzw. die stratigraphischen Datierungen sind im älteren Schrifttum derartig ungenau, daß oftmals keine exakte Beurteilung der Altersstellung dieser Stücke möglich ist.

Bei der insgesamt bisher nur geringen Funddichte ist es umso erfreulicher, daß nunmehr seit dem Frühjahr 1982 aus Gesteinen der Vorhalle-Schichten (oberes Namurium B; Subzone R2c der Goniatischen-Stratigraphie) in der Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (Ruhr-Gebiet, West-Deutschland) eine größere Anzahl von terrestrischen bzw. subaerischen Arthropoden geborgen werden konnte. Es sind dies bis jetzt 2 Arachniden und mehr als 30 Insekten-Reste. Die Arachniden gehören zwei unterschiedlichen Arten an, darunter der älteste bisher bekannte Geißelskorpion. Von den Insekten lassen sich zur Zeit 12 Arten sicher unterscheiden. Ziel der vorliegenden Studie ist es, den derzeit eindeutig faßbaren Arten-Bestand an Arachniden und Insekten ausführlich vorzustellen. Es dürften sich jedoch noch weitere Formen in dem bereits vorliegenden Material verbergen, die wegen der ungenügenden Kenntnis über die Variabilität des jeweiligen Formenkreises noch nicht exakt gefaßt werden können. Diese sind in dieser Publikation nicht berücksichtigt; sie sollen später in einer gesonderten Studie behandelt werden, nachdem die Variabilität der in mehreren Exemplaren vorliegenden Arten untersucht worden ist. Eine solche Untersuchung ist vorgesehen als Gemeinschaftsarbeit eines der Autoren (C.B.) mit W. ZESSIN.

Bei diesem Fundbestand ist die Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle nicht nur die bei weitem reichste Insekten-Lokalität des paralischen Ober-Karbon West-Deutschlands, sondern auch die reichhaltigste in Gesteinen des Namurium weltweit. Die meisten Exemplare sind für Funde aus dem Namurium außergewöhnlich vollständig als mehr oder weniger komplette Tiere erhalten. Unter den ohnehin schon mit zu den ältesten geflügelten Insekten gehörenden Resten von dieser Fundstelle befinden sich die stratigraphisch ältesten annähernd vollständigen Pterygota überhaupt!

An eindeutig – allerdings nur geringfügig – älteren geflügelten Insekten sind bisher nur noch vier weitere Funde bekannt; bei ihnen handelt es sich durchweg um isolierte Flügel: (1) *Ampeliptera limburgica* PRUVOST 1927 (höheres Namurium A; Süd-Limburg, Niederlande); (2) *Stygne roemeri* HANDLIRSCH 1906 (vermutlich tieferes Namurium B; Ober-Schlesien, Polen); (3) *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958 sowie (4) *Schmidtopterion adictyon* BRAUCKMANN & HAHN 1978 (beide Arten: R2b = höheres Namurium B; Schmiedestraße NE Wuppertal, West-Deutschland). Ältere Pterygota sind derzeit nicht eindeutig bekannt, seit die vermeintlichen Funde aus dem Ober-Devon als Abdominal-Anhänge von Angehörigen der Malacostraca (Crustacea) erkannt worden sind. Etwa gleichaltrig mit dem Vorkommen von Hagen-Vorhalle könnten noch *Limburgina antiqua* LAURENTIAUX 1950 (möglicher-

weise höchstes Namurium B; Süd-Limburg, Niederlande) und einige wenige isolierte Flügel von einer geringen Anzahl von Fundpunkten aus dem Pottsvillium der U.S.A. sein. Wahrscheinlicher aber ist es, daß diese Formen geringfügig jünger sind; eine definitive Aussage hierüber läßt sich wegen der noch bestehenden Schwierigkeiten bei der Parallelisierung der nordamerikanischen mit der europäischen Stratigraphie noch nicht machen.

Die zunächst unerwartete, relativ große Funddichte in so kurzer Zeit seit der Entdeckung dieser Arthropoden-Lokalität läßt für die Zukunft weitere interessante Funde – auch von anderen terrestrischen Arthropoden-Gruppen – erwarten, die die bislang nur bruchstückhaften Kenntnisse über die frühe Entwicklung dieser Formen erheblich erweitern helfen könnten.

Die vorliegende Veröffentlichung wurde als Gemeinschaftsarbeit dreier Autoren angefertigt; ihre jeweiligen Anteile sind im Vorwort (siehe dort) umrissen. Unser Dank gilt den Sammlern eines Teiles der hier bearbeiteten Funde, Herrn W. ELZE (Ennepetal), Herrn K.H. HELLWIG (Hagen), Familie HOFFMANN (Hagen) sowie Frau I. SIPPEL und Herrn W. SIPPEL (Ennepetal), die uns ihr wertvolles Material freundlicherweise für die Untersuchung ausgeliehen haben. Herr SIPPEL stellte uns darüber hinaus wichtige Stücke aus der Begleit-Fauna zur Verfügung. Besonderen Dank möchten wir hiermit aber auch für wichtige und weiterführende fachliche Hinweise Frau Dr. J. KUKALOVÁ-PECK (Ottawa), Herrn Prof. Dr. A.P. RASNITSYN (Moskau) und Herrn Dr. W. ZESSIN (Schwerin) aussprechen.

Der Aufschluß wird unter der Kennziffer 4610 EB 1 der Paläontologischen Bodendenkmäler in Westfalen geführt.

2. Zur Erforschungsgeschichte der Fundstelle

Die Profile der Vorhalle-Schichten in den Gruben der Vorhaller Klinkerwerke Schütte & Tücking (vorm. Schlüter) in Hagen sind hinsichtlich ihrer Tektonik und ihres Fossil-Bestandes mehrfach bearbeitet bzw. beschrieben worden.

Eine ausführliche Darstellung der tektonischen und lithologischen Verhältnisse in der 1964 stillgelegten und inzwischen verfüllten Grube gibt R. SCHMIDT (1961), einen geologischen Überblick MEINECKE (1962), eine Beschreibung des tektonischen Aufbaus der neuen, noch im Abbau befindlichen Grube DROZDZEWSKI (1982); auf lithologische und sedimentologische Erscheinungen geht D. RICHTER (1977) ein.

Untersuchungen zum Fossilinhalt beziehen sich zum Teil auf die alte Grube der Vorhaller Klinkerwerke, die ehemalige Ziegelei Raht und den Autobahneinschnitt am Bahnhof Hagen-Vorhalle: Beschreibungen der Flora bei FRANKE (1928), GOTHAN (1931, 1935, 1941 und 1953), FIEBIG & LEGGEWIE (1974), JOSTEN (1983); Angaben zur Fauna sind aufgeführt von HAHNE (1930), PATTEISKY (1957, 1959), einen kurzen Überblick über Fauna und Flora geben PATTEISKY (1961) und GÖKE (1962).

Ausführungen zum Fossilbestand im Aufschluß der neuen Grube liefern BRAUCKMANN & KOCH (1983b), eine umfangreichere Darstellung KOCH (1984), hier auch zahlreiche Abbildungsbelege.

Spezielle Untersuchungen zur Arthropoden- und Vertebraten-Fauna in der neuen Grube liegen vor von BRAUCKMANN & KOCH (1982, 1983a, 1983b und 1983c) sowie von BRAUCKMANN (1983a und 1984a).

3. Stratigraphie und Fundumstände

Die Schichtfolge in der Grube der Vorhaller Klinkerwerke gehört entsprechend den Ergebnissen der geologischen Bearbeitung durch PATTEISKY (1959) zu den Vorhalle-Schichten (= „Ziegelschiefer-Zone“ älterer Autoren). Nach dem zum Teil häufigen Vorkommen der Goniatiten-Species *Bilinguites metabilinguis* (WRIGHT 1927) [= „*Reticuloceras superbilingue metabilingue*“ WRIGHT 1927] ist die Abfolge in das obere Namurium B, und zwar in die Subzone R2c, einzustufen.

Lithologisch handelt es sich um eine dunkle, recht reine Schiefer-ton-Folge mit schwachen, örtlich wechselnden Pyrit-Anteilen. Schiefer-Lagen mit reicherer Alaun-Führung enthalten auf den Spaltungsflächen sternförmig angeordnete Gips-Kristalle. Seidig glänzende Schichtflächen der Schiefer-

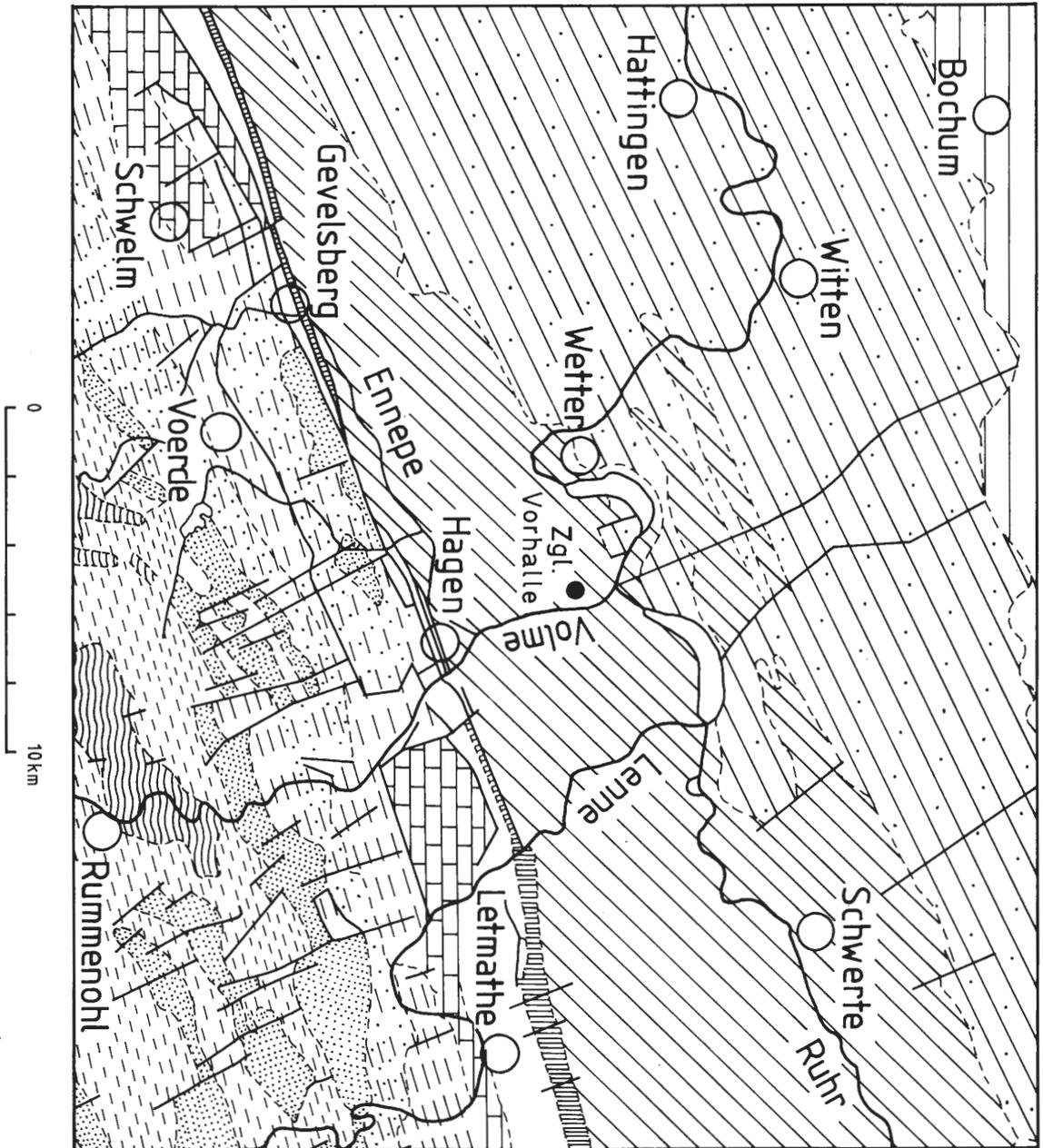
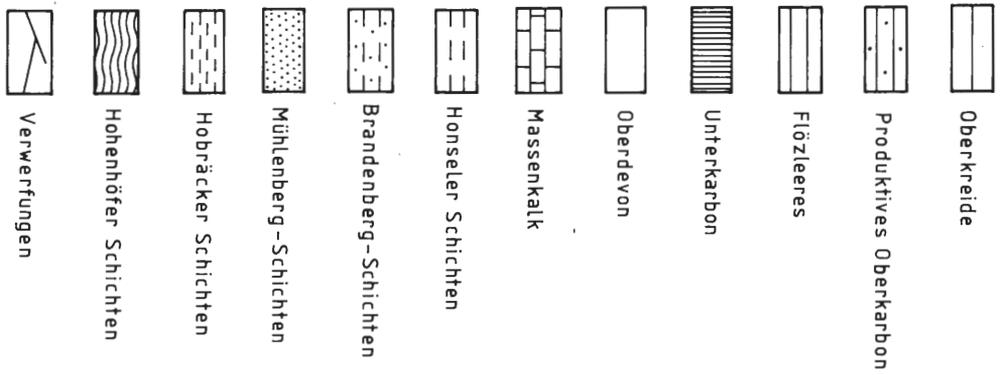


Abb. 1: Geologische Übersicht über den Raum Hagen (West-Deutschland) (umgezeichnet nach MEI-NECKE 1962), Maßstab 1 : 200 000.

ton-Bänke sind bedeckt von einer in Richtung des Einfallens verlaufenden Striung. Die Klufflächen sind mit einem silbrig-weißen Belag bekleidet. Gelegentlich eingeschaltete Sandstein-Bänke und sandstreifige Schiefer-Partien haben eine unterschiedliche, nach NW zunehmende Mächtigkeit.

Die im Abbau befindliche, von mehreren Querstörungen durchsetzte Wand liegt in einer aufgeschuppten Faltungszone und zeigt drei Spezialsättel, die dem Kern des Sattels von Kabel angehören (DROZDZEWSKI 1982).

Die Arachniden und Insekten führenden Tonschiefer-Schichten befinden sich ausnahmslos im Bereich der Sättel im mittleren und linken Teil der Grube, in denen marine Faunenbänder aufgeschlossen sind.

Aufgrund der regen Abbautätigkeit im mittleren Teil der Grube und der sich infolgedessen rasch ändernden Aufschluß-Verhältnisse konnten die Arthropoden-Vorkommen bisher noch nicht eindeutig auf eine oder mehrere Schichten lokalisiert werden. Einige Stücke stammen ohnehin aus Haldenmaterial.

Festzustellen ist, daß die aufgefundenen Insekten einerseits in mildem, reinem Schiefer-ton, andererseits auch im Alaunschiefer vorkommen und mit Gips-Kristallen bedeckt sind; bisweilen sind aus Eisenhydroxiden bestehende Anlauffarben auf den Flügelabdrücken zu erkennen.

Eine Anzahl der Insekten ist vergesellschaftet mit Goniatischen der Arten *Bilinguites metabilinguis* (WRIGHT 1927) und *Anthraceratites arcuatilobus* (LUDWIG 1863), die z.T. sogar auf denselben Schichtflächen liegen.

4. Anmerkungen zur Fauna und Flora der Fundschichten in der Grube der Vorhaller Klinkerwerke

Die Fauna und Flora der Vorhaller Tonschiefer-Folge zeichnet sich durch eine zum Teil hervorragende Erhaltung auf den schichtparallelen Spaltflächen aus. Mit Ausnahme einiger weniger körperlich erhaltener Fossilien (Goniatischen, Samen von Pteridospermaten u.a.), hauptsächlich in Toneisenstein-Geoden, ist die weitaus größte Zahl aller tierischen und pflanzlichen Reste flachgedrückt bzw. reliefartig auf den Spaltflächen angeordnet.

Aus der neuen Grube der Vorhaller Klinkerwerke konnten bislang folgende Faunen-Elemente nachgewiesen werden:

A m m o n o i d e a : Die Goniatischen-Arten *Bilinguites metabilinguis* (WRIGHT 1927) [= „*Reticuloceras superbilingue metabilingue*“ WRIGHT 1927] charakterisiert das Faunenband, tritt z.T. massenhaft auf und ist in allen Wachstums-Stadien und unterschiedlichen Erhaltungsformen anzutreffen. Vergleichsweise seltener findet sich die hier meist kleinwüchsige Goniatische-Art *Anthraceratites arcuatilobus* (LUDWIG 1863) [= „*Anthraceras arcuatilobum* (LUDWIG 1863)].

Die von HAHNE (1930) erwähnten Funde der Goniatischen-Gattung *Homoceras*, nur in Bruchstücken vorliegend, ließen sich in neueren Aufsammlungen nicht bestätigen und bedürfen der Nachprüfung.

N a u t i l o i d e a : Ebenfalls recht selten werden orthocone Nautiliden der Gattung *Mitrothoceras* aufgefunden. Ein anderer, sehr schwach cyrtoconer und bisher nur in einem Exemplar nachgewiesener kleiner Nautilid mit recht kräftigen Rippen am Phragmocon und auffällig erweiterter Mündung kann als *Brachycycloceras* ? sp. bezeichnet werden. An eingerollten Nautiliden sind bislang 3 Stücke geborgen worden: Eine relativ evolute Form mit subelliptischem Windungs-Querschnitt, flachen Flanken-Knoten und nur sehr wenig sinuöser äußerer Lobenlinie kann am besten bei *Endolobus* untergebracht werden. Das zweite Exemplar ist – beim Fehlen einer auffälligen Skulptur – gekennzeichnet durch den subquadratischen Windungs-Querschnitt und ebenfalls nur sehr seichte Ventral- und Lateral-Loben; es könnte sich dabei um ein noch nicht ausgewachsenes Gehäuse eines *Metaceras* oder eines nahe verwandten Taxon handeln. Ein drittes Fundstück erwähnt MAY (1982: 224) als *Coelonautilus quadratus*. Diese Bezeichnung kann mit Sicherheit nicht beibehalten werden, da *Coelonautilus* FOORD 1889 ein objektives jüngeres Synonym der Goniatischen-Gattung *Ammonellipsites* PARKINSON 1822 ist. Der Vorhaller Fund dürfte vielmehr in den Formenkreis um *Catastroboceras* TURNER 1965 gehören. Die von HAHNE (1930) genannte, in einem Exemplar aufgefundenen Gattung *Ephippioceras* ist in den Aufsammlungen der neuen Grube bisher nicht vertreten.

Lamellibranchiata: Recht zahlreich sind Anhäufungen von Skulptur-Steinkernen der Muschel-Art *Selenimyalina* [= „*Posidoniella*“] *laevis* auct. Die Identifikation dieser Form mit einer der zahlreichen von JACKSON (1927) unterschiedenen „*Posidoniella*“-Arten ist solange noch nicht zweckmäßig, wie diese nur sehr knapp beschriebenen Taxa noch nicht modern revidiert sind. Seltener finden sich Stücke der Gattung *Anthraconeilo*.

Die von HAHNE (1930) und PATTEISKY (1961) erwähnte Gattung *Pterinopecten* konnte in der neuen Grube nicht nachgewiesen werden.

Brachiopoda: Das einzige Brachiopoden-Exemplar, das bislang vorliegt, ist *Derbya* sp.

Crinoidea: Seelilien sind in der neuen Grube ebenfalls sehr selten und nur als verhältnismäßig kleine Stiel- oder Armglieder zu finden. PATTEISKY (1961) erwähnt Stiele und Kelche von Crinoiden.

Crustacea: Malacostraca (Höhere Krebse) treten gelegentlich sowohl vereinzelt als auch in Form von Fossil-Anhäufungen auf. Da eine Bearbeitung der Vorhaller Krebse noch aussteht, werden die vorkommenden Taxa vorläufig bei bereits beschriebenen Gattungen untergebracht. Sie kommen ausnahmslos in Lateral-Ansicht vor und stimmen morphologisch am besten mit den von SCHRAM (1981) dargestellten Gattungen *Bairdops* oder *Tyrannophontes* überein. Zudem handelt es sich bei diesen Gattungen um Formen, die, wie auch die Vorhaller Exemplare, in küstennahen Faunen-Assoziationen auftreten. Auch der bei BRAUCKMANN & KOCH (1983b: 70) aufgeführte *Perimecturus* ? sp. muß nunmehr eher zu *Bairdops* gestellt werden, da – wie z.B. SCHRAM (1981) zeigt – die Gattung *Perimecturus* dorsoventral abgeflacht und daher fast ausschließlich in Dorsal-Ansicht erhalten ist, nicht jedoch in Lateral-Ansicht.

Arachnida: *Eophrynus udus* n. sp. und *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983. – Siehe Paläontologischer Teil.

Insecta: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982; *Lithomantis varius* n. sp.; *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984); *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp.; *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983; *Dictyoneuridae* ?, gen. et sp. indet.; *Erasipterella valentini* n. sp.; *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984; *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984; Paoliidae ?, gen. et sp. indet.; *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 und *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984. – Siehe Paläontologischer Teil.

Fischgestaltige Vertebrata: Fischreste sind insgesamt nur recht spärlich vertreten. Gelegentlich kommen Anhäufungen von Palaeonisciden-Schuppen vor; zusammenhängende Schuppen-Verbände sind selten. *Acanthodes* ? sp. konnte in einem annähernd vollständigen Exemplar sowie einigen wenigen Abdrücken – jeweils aus der Körper-Region – geborgen werden. Die Anwesenheit von Crossopterygiern ist nachgewiesen durch einen annähernd vollständigen größeren Rest – möglicherweise aus der Verwandtschaft von *Rhabdoderma* – und mehrere sehr große Rundschuppen (bis über 3 cm Durchmesser).

Amphibia: Amphibien-Reste ließen sich bisher nur auf einer einzigen Platte eindeutig identifizieren. Es handelt sich dabei um Elemente des Schädels und des Schultergürtels, sowie Rippen und Bauchschuppen, wie sie in dieser Kombination und Morphologie nur bei den jungpaläozoischen Batrachosauria (Familie Eogyrinidae) vorkommen. Nach der Größe der Einzelknochen war das Tier etwa 35-40 cm lang, möglicherweise aber noch nicht ausgewachsen (BRAUCKMANN & KOCH 1983a, BRAUCKMANN 1983a).

Plantae: Die Flora der Fundschichten umfaßt mittlerweile ca. 60 Species in einer großen Anzahl von Einzelstücken, die sich auf die Phyla Lycophyta, Equisetophyta, Filicophyta und Spermatophyta verteilen. Sie stellt in ihrer Zusammensetzung eine typische Flora des höheren Namurium dar, enthält aber auch bereits Elemente des Westfalium A (detaillierte Pflanzenlisten und zahlreiche Abbildungsbelege bei JOSTEN 1983, KOCH 1984).

5. Palökologie und Paläogeographie

Die Fundschichten enthalten eine Fauna, die bezeichnend ist für die Goniatiten-Facies der marinen Horizonte des flözleeren Ruhrkarbon (RABITZ 1966). Charakteristische Fossilien sind Goniatiten; die

Begleitfauna wird primär durch Muscheln, darüber hinaus durch Nautiliden, Krebse, Fischgestaltige Wirbeltiere und andere Elemente repräsentiert.

Nach RABITZ werden Gesteine der Goniatiten-Facies im Infralitoral eines Binnenmeeres mit individuenreicher, aber artenarmer Fauna bei geringer Wasserbewegung und Tonschlamm Boden gebildet. Eingeschaltete Sandstein- bzw. Grauwackenlagen lassen einen Flußmündungsbereich vermuten.

Aufgrund des Vorkommens der Insekten in wenigen bestimmten Schichten und der relativ großen Funddichte darf erwartet werden, daß sie gemeinsam mit dem angetroffenen Pflanzenmaterial in das marine Milieu eingeschwemmt wurden. Da eine enge Vergesellschaftung von Insekten und größeren Pflanzenresten z.B. auf derselben Platte bisher nicht festgestellt wurde, sollte allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß sich die Insekten auch fliegend über der Meeresoberfläche bewegten bzw. durch Stürme abgetrieben wurden, das Festland nicht mehr erreichten und schließlich am Meeresboden eingebettet wurden.

Die weitgehend vollständige Erhaltung der terrestrischen bzw. subaerischen Arthropoden und der fossilen Flora sowie die enge Vergesellschaftung mit der marinen Fauna lassen den Schluß zu, daß nur geringe Transportweiten angenommen werden dürfen, und unterstützen die Ansicht, daß das Festland und seine Küste während des Namurium sehr nahe waren, wie es zuletzt BLESS, PAPROTH & WOLF (1981: 540, Abb. 6) dargestellt haben.

Aber auch die Assoziation anderer Faunen-Elemente deutet auf Küstennähe hin: Bei den vorkommenden Krebsen *Bairdops* oder *Tyrannophontes* handelt es sich um Formenkreise, die ausschließlich in küstennahen Bereichen auftreten. Ihre Vergesellschaftung mit Goniatiten, in deren Mündung sie häufig anzutreffen sind, läßt vermuten, daß sie sich u.a. als Aasfresser von deren Kadavern ernährten.

Muscheln der Art *Selenimyalina* [= „*Posidoniella*“] *laevis* treten häufig unmittelbar im Zusammenhang mit Pflanzenresten auf; dies deutet darauf hin, daß diese Muscheln, mittels Byssus-Fäden angeheftet, an treibendem Holz, Wedelachsen und dergleichen siedelten.

Durch den aufgefundenen Geißelskorpion *Prothelyphonus naufragus*, der morphologisch nur wenig von rezenten Formen abweicht und eine ähnliche Lebensweise wie die rezenten Vertreter gehabt haben dürfte, sowie aus der Zusammensetzung der Flora kann auf die klimatischen Verhältnisse und den Lebensraum geschlossen werden.

Danach bot bei tropischem bis subtropischem Klima die wahrscheinlich nahe, üppig von Pflanzen bewachsene feuchte Küsten-Region offensichtlich geeignete Lebensbedingungen mit ausreichend tierischer Nahrung.

6. Paläontologischer Teil

6.1. Abkürzungs-Erläuterungen

Die im folgenden Text verwendeten Abkürzungen bedeuten: S1, S2 ...= 1., 2. ... Segment des Opisthosoma bzw. Abdomen; T1, T2 ...= 1., 2. ... Tergit des Opisthosoma; St1, St2 ...= 1., 2. ... Sternit des Opisthosoma; P1, P2 ...= 1., 2. ... Bein bzw. Beinpaar; V8 u. V9= Valvula des 8. bzw. 9. Abdominal-Segments. – Flügel-Terminologie der Insekten: A= Analis (A1, A2 ...= 1., 2. ... Anal-Ader; AA= Analis anterior; AP= Analis posterior); Ad= Archedictyon; C= Costa (CA= Costa anterior; CP= Costa posterior); Cu= Cubitus; CuA= Cubitus anterior; CuP= Cubitus posterior; Me= Medialis; MeA= Medialis anterior; MeP= Medialis posterior; PA= Praecostal-Area; R= Radius; Sc= Subcosta (ScA= Subcosta anterior; ScP= Subcosta posterior); Sr= Sector radii.

6.2 Klasse Arachnida LAMARCK 1801

B e m e r k u n g e n : Die Auffassungen über die Systematik innerhalb des Arthropoden-Unterstammes Chelicerata und innerhalb der dazugehörigen Klasse Arachnida sind bis heute nicht einheitlich. Erst in den letzten Jahren sind z.B. durch BERGSTRÖM (1975), VAN DER HAMMEN (1977), WEYGOLDT & PAULUS (1979) sowie LAUTERBACH (1980) neue Groß-Gliederungen dieses Komplexes vorgeschlagen worden, die von sehr unterschiedlichen Ansätzen ausgehen und daher z.T. erheblich von-

einander abweichen. Ein abschließendes Urteil zu dieser Problematik, vor allem aber unter Einbeziehung der paläozoischen Angehörigen der Arachnida scheint noch in weiter Ferne. Wegen dieser Unsicherheiten greifen wir hier auf das von PETRUNKEVITCH (1955) entworfene System zurück, das in der Paläontologie noch weitgehend anerkannt ist. Auf eine – nunmehr nicht mehr unproblematische – Unterklassen-Zuweisung im Sinne von PETRUNKEVITCH wird jedoch bei den im folgenden dargestellten Arten verzichtet.

6.2.1. Ordnung Trigonotarbida PETRUNKEVITCH 1949

6.2.1.1. Familie Eophrynidae KARSCH 1882

Unterfamilie Eophryinae KARSCH 1882

B e m e r k u n g e n : Die Untergliederung der Eophrynidae in Unterfamilien beruht im wesentlichen auf der unterschiedlichen Entwicklung der Skulptur der Opisthosoma-Tergite: regelmäßige Anordnung großer Tuberkel in Längsreihen bei den Eophryinae KARSCH 1882 bzw. unregelmäßige Anordnung oder Fehlen großer Tuberkel bei den Areomartinae PETRUNKEVITCH 1955. Zu den von PETRUNKEVITCH (1955) dargestellten Gattungen sind inzwischen noch *Pseudoeophrynus* PŘIBYL 1958 (mit der einzigen Art *Ps. ostraviensis* PŘIBYL 1958 aus dem Namurium A von Mähren/ČSSR), *Gondwanarachne* PINTO & HÜNICKEN 1980 (mit der einzigen Art *G. argentinensis* PINTO & HÜNICKEN 1980 aus dem Ober-Karbon von Argentinien) und *Somaspidion* JUX 1982 (mit ebenfalls nur einer Art: *S. hammapheron* JUX 1982 aus dem oberen Westfalium B von Dinslaken, Ruhrgebiet/W-Deutschland) hinzuzufügen.

Obwohl *Pseudoeophrynus* morphologische Ähnlichkeiten u.a. sowohl mit *Eophrynus* H. WOODWARD 1871 als auch mit *Pseudokreischeria* PETRUNKEVITCH 1953 aufweist und somit zwischen beiden Unterfamilien zu vermitteln scheint, fügt sie sich doch hinsichtlich ihrer Skulptur – je eine Längsreihe kräftiger Tuberkel an der Außenbegrenzung der medianen Tergit-Platten – nahezu zwanglos in die Nominat-Unterfamilie ein. Es ist somit nicht notwendig, die Untergliederung der Eophrynidae in die beiden Unterfamilien aufzuheben.

6.2.1.1.1. *Eophrynus* H. WOODWARD 1871

T y p u s - A r t : *Curculionides prestvici* BUCKLAND 1837.

D i a g n o s e : siehe PETRUNKEVITCH (1955: P112).

A r t e n u n d d e r e n V e r b r e i t u n g : (1) *Eophrynus prestvici* (BUCKLAND 1837), Westfalium B von England (Shropshire und Worcestershire/Staffordshire); (2) *E. jugatus* AMBROSE & ROMANO 1972, Westfalium D von Radstock/Somerset, England; (3) *E. udus* n. sp., ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle. – Wegen der bruchstückhaften Erhaltung nicht gesichert ist die Zugehörigkeit von *E. ? warei* DIX & PRINGLE 1930 aus dem Westfalium D von Swansea, South Wales. – Weitere fragliche *Eophrynus*-Reste (Bruchstücke von nicht näher bestimmbareren Ventral-Seiten) sind beschrieben und abgebildet worden aus dem Namurium C von Mähren/ČSSR (PŘIBYL 1958 u. 1960; ŘEHOŘ & ŘEHOŘOVÁ 1972) und aus dem oberen Westfalium A von Süd-Limburg/Niederlande (VAN DER HEIDE 1951: 66, Taf. 8 Fig. 9-11).

6.2.1.1.1.1. *Eophrynus udus* n. sp.

Taf. 1 Fig. 1a-b, Taf. 2 Fig. 1a-b; Abb. 2-3

D e r i v a t i o n o m i n i s : *udus*, -a, -um (lat., adj.)= befeuchtet; das einzige bisher bekannte Tier dieser Art ist nicht in seinem ursprünglichen Lebensraum (auf dem Festland), sondern am Meeresboden eingebettet worden.

H o l o t y p u s (und einziges derzeit bekanntes Exemplar): Der in Abb. 2 und Taf. 1 Fig. 1a-b dargestellte Panzer (Dorsal-Seite) in Positiv- und Negativ-Platte, beide vorerst aufbewahrt in der Privat-Sammlung K.H. HELLWIG/Hagen.

L o c u s t y p i c u s : Ziegeleigrube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Diagnose : Eine Art der Gattung *Eophrynus* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Prosoma im Umriß breit-subtriangulär (Verhältnis Länge : Breite = 1:1.2), im Vergleich zum übrigen Körper groß (Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma = 1:1.6). Opisthosoma breit-gerundet, subcircular (Verhältnis Länge : Breite = 1:1.05), größte Breite etwas vor der Längen-Mitte. Begrenzung der medianen Tergit-Platten nicht subparallel, sondern deutlich konvex nach außen gebogen schwingend. Median-Platten von T8 und T9 deutlich durch eine Furche getrennt. Die 4 Stacheln am Opisthosoma-Hinterrand nur sehr kurz. Skulptur: die 6 Tuberkel-Längsreihen mit der Tendenz zur Ausbildung von je 2 kräftigen Tuberkeln pro Tergit T2 bis T7.

Morphologie. –

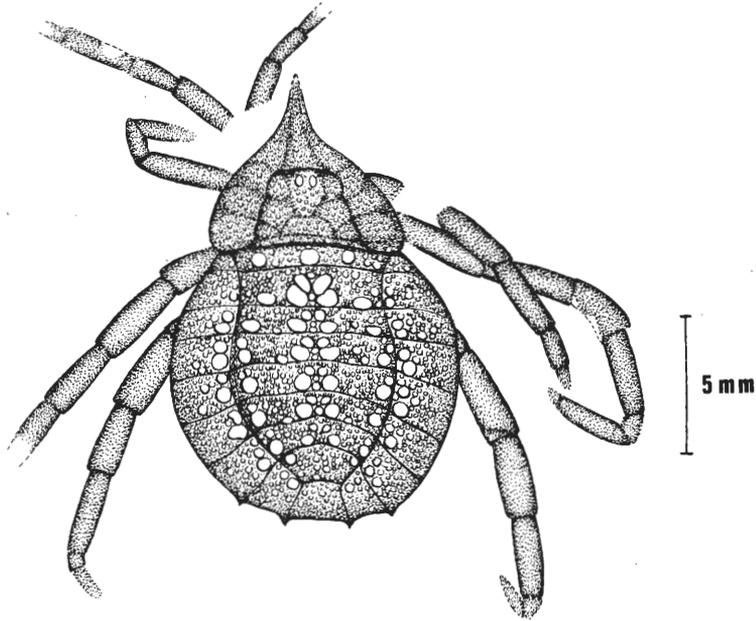


Abb. 2: *Eophrynus udus* n. sp., Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Erhaltung (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 2, die jedoch nach der vollständiger erhaltenen Negativ-Platte und somit seitenverkehrt angefertigt ist): Der Holotyp liegt als Dorsal-Seite eines nahezu vollständig erhaltenen Tieres vor. Wie bei vielen paläozoischen Arachniden und auch bei rezenten Angehörigen der Ordnung Ricinuleida hat sich die Dorsal-Seite des Opisthosoma nach dem Tode des Tieres konkav eingesenkt, was durch die nachträgliche diagenetische und tektonische Beanspruchung des Gesteins (Flachdrückung) allerdings nur schwach erscheint. Strukturen der Ventral-Seite haben sich jedoch nicht – wie sonst vielfach bei derartiger Erhaltung – durchgeprägt. Ursache hierfür dürften vor allem die Derbheit der Tergite und deren kräftige Skulptur bei den Eophryniidae sein. Das – ebenfalls weitgehend flachgedrückte – Prosoma hat hingegen schwach die ursprüngliche konvexe Wölbung beibehalten. Auf der Positiv-Platte ist der schnabelförmig zugespitzte vordere Bereich des Prosoma weggebrochen; diese Region ist aber auf der Negativ-Platte vollständig erhalten. Die 4 Stacheln am Opisthosoma-Hinterrand sind nicht völlig horizontal gestellt, sondern ganz schwach nach unten gerichtet. Demzufolge sind sie überhaupt nur auf der Positiv-Platte erhalten, wo sie erst nach Entfernung einer sie überdeckenden dünnen Gesteinsschicht freigelegt wurden. Von den von der Dorsalseite üblicherweise sichtbaren Körperanhängen fehlen nur der linke Pedipalpus und das linke P1, die beide offensichtlich beim Spalten des Gesteins verlorengegangen sind. Alle übrigen Beine und der rechte Pedipalpus sind mehr oder weniger vollständig und – wie es scheint – in situ erhalten. Lediglich die Basal-Segmente des rechten Pedipalpus, des rechten P1 und des linken P1 sind – ebenfalls beim Aufschlagen des Gesteins – abgesplittert, dürften aber ursprünglich vorhanden gewesen sein. Die Coxae sind vollständig, die Trochanteres weitgehend vom Körper überdeckt; in voll-

ständiger Länge sind die Bein-Segmente erst jeweils vom Femur an sichtbar. Im Bereich des rechten Pedipalpus und der rechten P1 und P2 erschwert der Belag durch Gips-Kristalle eine exakte Analyse der Extremitäten. Das gleiche gilt auch für die Tarsus-Glieder aller Extremitäten, deren genaue Anzahl somit nicht sichtbar ist. Das rechte P1 erstreckt sich, soweit erhalten, annähernd geradlinig schräg nach vorn rechts, das rechte P2 hingegen ist nach vorn zu gegen das Prosoma eingekrümmt. Die übrigen P sind schräg nach hinten gerichtet und nur im Bereich der Tarsus-Glieder gegen das Opisthosoma einwärts gebogen.

M a ß e (in mm). – Körper-Länge ohne Extremitäten und Opisthosoma-Stacheln= 16.1; Prosoma-Länge (sagittal)= 6.1; Prosoma-Breite= 6.9; Länge des Prosoma-Schnabels= 2.3; Opisthosoma-Länge ohne Stacheln (sag.)= 10.0; Opisthosoma-Breite= 10.5; Länge der Opisthosoma-Stacheln= ca. 0.4. – Längen des linken P3: Femur= 3.3; Patella= ca. 2.7; Tibia= ca. 3.0. – Längen des rechten P3: Femur= 3.3; Patella= 2.7. – Längen des linken P4: Femur= 3.3; Patella= 2.7; Tibia= 2.9. – Längen des rechten P4: Femur= 3.3; Patella= 2.7; Tibia= 2.9.

B e s c h r e i b u n g (Dorsal-Ansicht). –

P r o s o m a : Umriß breit-subtrigonal, breiter als lang (Quotient Länge : Breite= 1:1.2), größte Breite kurz vor dem Hinterrand, gegen den Hinterrand (= Artikulations-Bereich mit dem Opisthosoma) leicht eingeschnürt, im Vergleich zum übrigen Körper groß (Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma= 1:1.6). Seitenbegrenzung vom Hinterrand aus nach vorn zunächst in nach außen schwach konvexem Bogen schwingend, knapp hinter dem vorderen Drittel sodann in einen nach außen konkaven Bogen umbiegend und in die seitliche Begrenzung des vorn scharf zugespitzten, schnabelförmigen medianen Fortsatzes am Prosoma-Vorderende übergehend. Dieser Fortsatz wenig mehr als 1/3 der Gesamtlänge des Prosoma einnehmend. Glabella-förmiges Zentral-Feld (im folgenden vereinfachend als „Glabella“ bezeichnet) dorsal schwach aus der übrigen Prosoma-Platte herausgehoben, im Umriß trapezoidal, durch seichte Furchen in einen nackenring-ähnlichen Abschnitt und zusätzlich in insgesamt 8 Loben gegliedert: im medianen Bereich in 2 hintereinander gelegene Loben, der vordere davon deutlich länger als breit, am Vorderende das mediane Augen-Paar tragend, der hintere Lobus hingegen breiter als lang; diese beiden Median-Loben beiderseits von jeweils einer aus 3 hintereinander gelegenen, im Umriß rundlichen Loben bestehenden Seitenloben-Reihe begrenzt. Rechtes und linkes Marginal-Feld im Bereich seitlich der „Glabella“ ebenfalls durch seichte, leicht schräg nach vorn außen verlaufende Seiten-Furchen in jeweils 3 hintereinander gelegene, distal konvex-bogenförmig begrenzte Marginal-Loben gegliedert; diese den Marginal-Feldern das Gepräge einer girlanden-artigen Umgrenzung der „Glabella“ gebend. Vom abgestutzten Vorder-Ende der „Glabella“ aus ein flacher, sich nach vorn verjüngender, schmal-dreieckiger Wulst in den schnabelförmigen Fortsatz ziehend, diesen ebenfalls in ein Median-Feld und zwei Marginal-Felder gliedernd. Skulptur aus mehr oder weniger feinen, unregelmäßig angeordneten Knötchen bestehend, gröber im Bereich der „Glabella“, nach außen feiner werdend, schnabelförmiger Fortsatz kaum noch skulptiert.

O p i s t h o s o m a : Umriß breit-gerundet subcircular, ein wenig breiter als lang (Quotient Länge : Breite = 1:1.05), größte Breite etwas vor der Längen-Mitte gelegen, etwa im Bereich von T4; Vorderende im Artikulations-Bereich mit dem Prosoma abgestutzt; Hinterende an den Grenzen von T7/T8 und T8/T9 mit je einem Paar sehr kurzer, leicht schräg nach unten gebogener Marginal-Stacheln. Tergit-Grenzen durch deutlich eingeschnittene feine Furchen markiert, auch die Grenze zwischen den Median-Platten von T8 und T9; diese Platten somit nicht vollständig zu einer im Umriß sanduhrförmigen Einheit T8+9 verschmolzen. Quer-Gliederung des Dorsal-Panzers gemäß den bei den Trigonotarbida üblichen Verhältnissen: von T1 bis T8 durch zwei feine, deutlich markierte Longitudinal-Furchen in eine mediane und beiderseits in je eine marginale Platten-Reihe, T9 nur als Median-Platte vorliegend. Die beiden Longitudinal-Furchen von den seitlichen Ecken des Vorderrandes zunächst über T1 bis etwa zur vorderen Hälfte von T2 kräftig konkav nach innen schwingend, von dort aus sodann in einen nach außen konvexen Bogen umbiegend und etwa subparallel zum Außenrand verlaufend, schließlich beiderseits in die Grenz-Furche zwischen den medianen Platten von T8 und T9 einmündend; Verlauf somit insgesamt sigmoidal (rechte Longitudinal-Furche) bzw. spiegelbildlich-sigmoidal (linke Longitudinal-Furche) schwingend und somit die Breiten (transversal) der medianen und marginalen Tergit-Plattenreihen bestimmend. Breite der Median-Platten von T1 bis etwa zur Hälfte der Länge (exsagittal) von T2 erheblich abnehmend, von dort aus sodann zunehmend und die maximale Breite etwa an der Grenze T4/T5 erreichend, dahinter wiederum erheblich abnehmend; geringste Breite an der Grenze von T8/T9. Marginal-Platten von T1 sehr schmal (transversal), von T2 schon wesentlich breiter, von T3 bis T7 annähernd die gleiche maximale Breite beibehaltend, von T8 wiederum geringfügig verschmälert. T9 im Umriß breit-trapezoidal, deutlich breiter als lang.

Skulptur von 3 Paar dominierender Längsreihen aus kräftig entwickelten Tuberkeln geprägt: 1 Paar medianer, 1 Paar submedianer und 1 Paar submarginaler Längsreihen; übrige Tergit-Bereiche mit unregelmäßig verteilten, mehr oder weniger feinen Knötchen besetzt. – Medianes Paar von Tuberkel-Längsreihen unmittelbar beiderseits der Sagittal-Linie von T2 bis T7 erstreckt, auf diesen Tergiten jeweils aus einem größeren hinteren und einem etwas kleineren, leicht schräg einwärts vorgelagerten vorderen Tuberkel bestehend, auf T1 nur ein einziger kräftiger sagittaler Tuberkel ausgebildet, T8 ohne größere Tuberkel im Bereich der Sagittal-Linie. – Submedianes Paar von Tuberkel-Längsreihen an der Außenseite der medianen Tergit-Platten unmittelbar an den Longitudinal-Furchen entlang verlaufend, nur auf T1 und T2 ein wenig weiter gegen die Sagittal-Linie vorgeschoben und somit noch kräftiger sigmoidal schwingend als die Longitudinal-Furchen, von T4 bis T7 aus jeweils einem größeren hinteren und einem kleineren vorderen Tuberkel bestehend, auf T1 bis T3 sowie T7 jeweils nur ein einziger Tuberkel entwickelt. – Submarginales Paar von Tuberkel-Längsreihen ebenfalls unmittelbar entlang der Longitudinal-Furchen, jedoch an der Innenseite der marginalen Tergit-Platten von T2 bis T8 verlaufend, nur auf T2 von einem einzelnen Tuberkel gebildet, auf T3 bis T8 aus einem größeren hinteren und einem kleineren vorderen Tuberkel bestehend. T9 völlig ohne größere Tuberkel. – Die Skulptur weist somit die deutliche Tendenz zur Ausbildung von je zwei kräftigen Tuberkeln pro Tergit in jeder Längsreihe auf.

K ö r p e r a n h ä n g e : Beine lang und kräftig gebaut, desgleichen die Pedipalpi. Trochanter und Patella jeweils recht lang, nur wenig kürzer als Femur und Tibia. Auch bei stärkerer Vergrößerung keine Skulptur erkennbar.

B e z i e h u n g e n (zum Vergleich notwendige Verhältniszahlen von *Eophrynus udus* n. sp. sind der Diagnose und der Beschreibung zu entnehmen): Von allen derzeit bekannten Angehörigen der Eophryninae stimmt *Eophrynus prestvici* (BUCKLAND 1837), die Typus-Art von *Eophrynus*, so weitgehend mit dem Vorhaller Exemplar überein, daß beide Formen nicht nur als congenerisch, sondern darüber hinaus auch als besonders nahe verwandt angesehen werden müssen. Bei aller verblüffender Ähnlichkeit macht jedoch eine Anzahl weniger auffälliger, aber biologisch-systematisch aussagekräftiger Besonderheiten die Aufstellung einer selbständigen Art für das vorliegende Fundstück nötig – *E. udus* n. sp. –, die auch die älteste derzeit bekannte Art dieser Gattung darstellt.

Im einzelnen unterscheidet sich *E. prestvici* von der neuen Art vor allem durch (1) das schlankere und im Verhältnis zum Opisthosoma kleinere Prosoma (Quotient Länge : Breite = 1:1.0; Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma = 1:1.8), (2) das ebenfalls etwas schlankere, im Umriß etwa tropfenförmig gestaltete Opisthosoma (Quotient Länge : Breite = 1:0.98) mit dessen größter Breite deutlich hinter der Mitte (exsagittal), (3) den schlankeren, durch die weniger deutlich sigmoidal schwingenden Longitudinal-Furchen mehr subparallel begrenzten Bereich der medianen Tergit-Platten, (4) die voll-

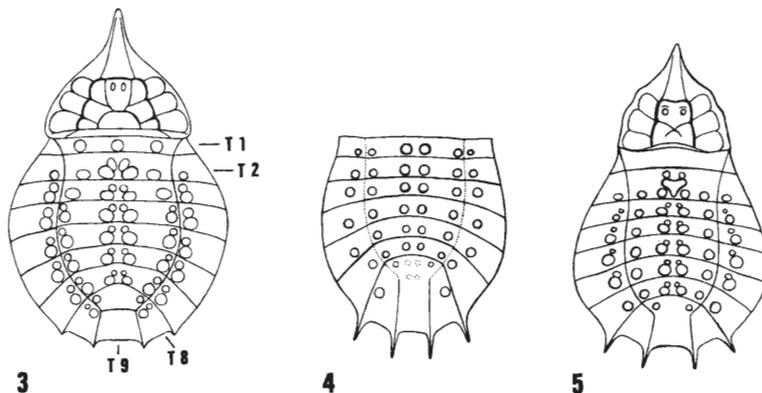


Abb. 3-5: Vergleichende Darstellung der Arten von *Eophrynus* (ohne einheitlichen Maßstab). – 3: *Eophrynus udus* n. sp., Prosoma und Opisthosoma (Rekonstruktion nach dem Holotypus), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 4: *E. jugatus* AMBROSE & ROMANO 1972, Opisthosoma (rekonstruiert nach AMBROSE & ROMANO 1972: Taf. 113 Fig. 2), Westfalium D, Radstock/Somerset (England). – 5: *E. prestvici* (BUCKLAND 1837) (Typus-Art), Prosoma und Opisthosoma (rekonstruiert nach PETRUNKEVITCH 1955 Fig. 78), Westfalium B, Coseley/Staffordshire (England). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

kommene Verschmelzung der Median-Platten von T8 und T9 zu einer im Umriß schlank-sanduhrförmigen Einheit T8+9, (5) die deutlich längeren Marginal-Stacheln am Hinterrand und (6) die weniger deutlich ausgeprägte Tendenz zur Ausbildung von je 2 kräftigen Tuberkeln pro Tergit in den beiden submedianen Tuberkel-Längsreihen. Weitere feine Unterschiede in den Skulpturverhältnissen sind durchaus erkennbar (vgl. Abb. 3 und 5); da es aber zur Zeit nicht sicher ist, wieweit diese zur Art-Abgrenzung herangezogen werden können, wird hier auf eine detaillierte Darstellung verzichtet. AMBROSE & ROMANO (1972: 577) weisen auf die erheblichen Längen-Unterschiede der wesentlich längeren Marginal-Stacheln am Opisthosoma-Hinterende der beiden Exemplare von *E. prestvici* hin, so daß der Verdacht auf erhebliche Variabilität in diesem Merkmal besteht. Bei *E. udus* n. sp. scheint jedoch die extrem kurze Ausbildung dieser Stacheln im Einklang mit dem insgesamt sehr viel gedrungeneren Körperbau zu stehen und somit für die Art-Abgrenzung verwendbar zu sein.

Von den übrigen derzeit zu *Eophrynus* gestellten Arten läßt sich aus erhaltungsbedingten Gründen allein *E. jugatus* AMBROSE & ROMANO 1972 vergleichen. Diese Art unterscheidet sich wesentlich deutlicher von der neuen Art, und zwar vor allem durch (1) den erheblich schlankeren, länglich-ovalen Opisthosoma-Umriß (Quotient Länge : Breite = 1:0.85) mit dessen größter Breite ziemlich genau in der Längen-Mitte, (2) die weniger deutlich entwickelten und kaum sigmoidal schwingenden Longitudinal-Furchen, (3) die Verschmelzung der medianen Tergit-Platten T8 und T9 zu einer sehr schlank-sanduhrförmigen Einheit T8+9, (4) die erheblich längeren Marginal-Stacheln am Opisthosoma-Hinterrand und (5) den Besitz von jeweils nur 1 kräftigen Tuberkel pro Tergit in jeder Tuberkel-Längsreihe. Das Prosoma von *E. jugatus* ist nur unvollständig erhalten und kann daher nicht mit dem von *E. udus* n. sp. verglichen werden.

Von *E. ? warei* DIX & PRINGLE 1930 ist wie von den im Abschnitt „Arten“ bei *Eophrynus* erwähnten fraglichen *Eophrynus*-Resten nur ein Bruchstück der Ventral-Seite erhalten, so daß diese Formen für einen Vergleich mit *E. udus* n. sp. ausscheiden.

Die bei *E. udus* n. sp. nicht zu einer Einheit T8+9 verschmolzenen medianen Tergit-Platten T8 und T9 stellen offensichtlich ein ursprüngliches, von den gemeinsamen Vorfahren der Eophrynidae beibehaltenes Merkmal dar. Bei den übrigen gut bekannten *Eophrynus*-Arten wie überhaupt bei den meisten Angehörigen der Eophrynidae sind diese beiden Platten vollkommen verschmolzen, so daß ihre Grenze nicht mehr erkennbar ist. In anderen Merkmalen, wie z.B. im gedrungeneren Körperbau und den sehr komplizierten Skulptur-Verhältnissen, scheint *E. udus* n. sp. jedoch stärker abgeleitet zu sein als seine nächsten Verwandten, so daß keine der bisher bekannten Arten zu einer anderen in ein unmittelbares Ahn/Deszendenz-Verhältnis gebracht werden kann. Überhaupt dürfte es bei der bisher noch geringen Kenntnis über die Variabilität und das ontogenetische Verhalten dieser Taxa und somit über die Wertigkeit der einzelnen Merkmale noch nicht möglich sein, die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse genauer darzulegen.

Lebensweise: Wie erst kürzlich von ROLFE (1980) und JUX (1982: 85) wieder hervorgehoben, kann für die Trigonotarvida allgemein – und damit natürlich auch für *Eophrynus udus* n. sp. – eine räuberische Lebensweise angenommen werden. Schon allein die langen, kräftig gebauten Laufbeine und Pedipalpi, wie sie ja auch bei der Vorhaller Art ausgebildet sind, unterstützen diese Annahme. Wahrscheinlich lauerten die Tiere innerhalb der dichten, feuchten Pflanzendecke des Bodens oder auch an Pflanzenteilen in höheren Bereichen der Vegetation ihren Beutetieren auf, zu denen sicherlich vor allem kleinere Arthropoden gehörten. Eine ähnliche Lebensweise führen auch heute noch u.a. die Angehörigen der recht urtümlich anmutenden Ordnung Ricinuleida.

Der derbe, durch kräftige Skulptur auf der Dorsal-Seite noch zusätzlich versteifte Panzer der Eophrynidae dürfte einen mehr oder weniger wirksamen Schutz gegenüber deren Feinden dargestellt haben, die vornehmlich bei größeren Arthropoden, aber auch Amphibien und ersten Reptilien zu suchen sind. Darüber hinaus ist anzunehmen, daß die zwar jetzt am fossilen Rest auffällige Skulptur für das lebende Tier ursprünglich jedoch gute Tarnungsmöglichkeiten im Bereich der Vegetation mit sich brachte. Wie weit ursprüngliche Farbgebung diese Tarnung noch verstärkte, ist nach den bisher bekannten Fundstücken nicht zu ermitteln.

6.2.2. Ordnung Thelyphonida LATREILLE 1804 (= Uropygi; Geißelskorpione)

Bemerkungen: Seit wenigen Jahren werden die Thelyphonida in 2 Familien untergliedert: die Thelyphonidae LUCAS 1835 und die Hypoctonidae ROWLAND & COOK 1973. Aus dem rezenten Fau-

nen-Bestand gehören hierzu insgesamt etwa 10 Gattungen mit etwa 85 Arten, die in den Subtropen und vor allem in den Tropen vorkommen. Die rezenten Gattungen der Thelyphonidae werden neuerdings auf 3 Unterfamilien verteilt.

Fossil sind – mit Ausnahme einer Thelyphonidae-Art aus dem Miozän von Californien/U.S.A. – nur 2 Gattungen mit inzwischen insgesamt 7 Arten aus dem Ober-Karbon von Europa, der U.S.A. und von China bekannt (vgl. hierzu Abschnitt „Arten“ bei *Prothelyphonus*). Diese Arten sind sämtlich nur durch ein einziges oder bestenfalls einige wenige Exemplare belegt, so daß die fossilen Thelyphonida als ausgesprochene Raritäten angesehen werden können. Alle bekannten fossilen Arten können in der Familie Thelyphonidae untergebracht werden, lassen sich derzeit jedoch keiner der drei Unterfamilien exakt zuordnen, da deren diagnostisch wichtigen Merkmale am fossilen Material nicht erkennbar sind.

6.2.2.1. Familie Thelyphonidae LUCAS 1835

6.2.2.1.1. *Prothelyphonus* FRITSCH 1904

Typus-Art: *Thelyphonus bohemicus* KUŠTA 1884.

Diagnose: siehe PETRUNKEVITCH (1955: P120).

Arten und deren Verbreitung: (1) *Prothelyphonus bohemicus* (KUŠTA 1884), etwa Westfalium B/C von Böhmen/ČSSR; (2) *P. britannicus* (POCOCK 1911), Westfalium B von England (Worcestershire/Staffordshire und Derbyshire); (3) *P. giganteus* (PETRUNKEVITCH 1913), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois/U.S.A.; (4) *P. naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983; ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle/West-Deutschland; (5) *P. neerlandicus* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961, Westfalium A, Grube Domaniale bei Kerkrade, Süd-Limburg (Niederlande). – Zur nahe verwandten Gattung *Geralinura* SCUDDER 1884 gehören: (1) *G. carbonaria* SCUDDER 1884 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois/U.S.A.; (2) *G. similis* PETRUNKEVITCH 1913, ebenfalls etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois/U.S.A. – Nicht in der Zugehörigkeit gesichert ist „*Geralinura* cf. *britannica* POCOCK 1911“ sensu PRUVOST 1927 aus dem Ober-Karbon des Kohlenbeckens von Kaiping/China; dieses Taxon ist unseres Wissens bisher nie hinreichend beschrieben bzw. abgebildet, sondern lediglich von PRUVOST (1927: 170 u. 171) aufgelistet und sehr kurz kommentiert worden.

Eine tabellarische Übersicht über die Arten der karbonischen Thelyphonidae ist bereits bei BRAUCKMANN & KOCH 1983a vorgelegt worden. Unberücksichtigt bleiben darin das chinesische Exemplar, das auch schon in der Arachniden-Monographie von PETRUNKEVITCH (1949) sowie im „Treatise“ (PETRUNKEVITCH 1955) unbeachtet geblieben war, und *Prothelyphonus neerlandicus*. Die zu erwartende Beschreibung dieser Art wurde offensichtlich bereits von VAN DER HEIDE (1951: 10) angekündigt, jedoch als Skorpion und nicht als Angehöriger der nicht näher mit den Skorpionen verwandten Geißelskorpione (= Thelyphonida). Diese frühzeitige Fehlinformation hat dazu geführt, daß *P. neerlandicus* in der Folgezeit nicht berücksichtigt worden ist.

6.2.2.1.1.1. *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983

Taf. 2 Fig. 2a-b, Taf. 3 Fig. 1a-b; Abb. 6-7

v * 1983b *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH, *Prothelyphonus*: 65-71, Abb. 1-3, Tab. 1.

v 1984 *Prothelyphonus naufragus*. – KOCH, Devon etc.: 104, Abb. 112 u. 115.

Holotypus (und einziges derzeit bekanntes Exemplar): Der in Abb. 6 und Taf. 2 Fig. 2a-b dargestellte Panzer, Negativ- und Positiv-Platte. Die Negativ-Platte wird unter der Katalog-Nummer FMW Ar.K.1 in der Sammlung des Fuhlrott-Museums Wuppertal aufbewahrt; die Positiv-Platte befindet sich in der Privat-Sammlung W. ELZE (Ennepetal).

Locus typicus: Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum: Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Diagnose (emend.): Eine Art der Gattung *Prothelyphonus* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Prosoma im Umriß gerundet oktogonal, vergleichsweise breit (Quotient Länge :

Breite = 1.3:1), im Vergleich zum übrigen Körper groß (Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma 1:1.7); zentral (im Bereich des Endosternitum) mit im Umriß umgekehrt glockenförmiger, mit Knötchen-Reihen skulptierter und im hinteren Drittel kurz (sagittal) kielförmig eingeschnittener Vertiefung; medianes Augen-Paar unmittelbar am Prosoma-Vorderrand gelegen. – Opisthosoma im Umriß suboval, vergleichsweise breit (Quotient Länge : Breite = 1.8:1), mit breiten (transversal) Pleuren. Die hinteren 3 Opisthosoma-Segmente deutlich als Pygidium (Metasoma) abgesetzt; Pygidium im Umriß halb-oval, relativ breit (transversal), im Vergleich zu der gesamten Opisthosoma-Länge kurz (sagittal), nur etwa 1/6 der Opisthosoma-Länge einnehmend. – Femora der hinteren 3 Bein-Paare kräftig ausgebildet, langgestreckt und dick.

Morphologie. –

Erhaltung: Vom Holotypus liegt die Dorsal-Seite als Positiv- und Negativ-Platte vor, wobei Prosoma und Opisthosoma nahezu vollständig und alle Extremitäten zumindest in einer Anzahl von Gliedern erhalten sind. Die Spaltungsebene zwischen beiden Platten liegt nicht exakt in der Einbettungsebene des Fossils. Daher ließen sich die linken Beine und das Flagellum nur auf der Positiv-Platte, die rechte Pleural-Region des Opisthosoma hingegen nur auf der Negativ-Platte (entsprechend aber seitenverkehrt auf der linken Seite) freilegen. Die rechte Begrenzung des Prosoma ist nicht vollständig erhalten; die linke ist jedoch durch den schmalen bandförmig durchgeprägten Umschlag deutlich markiert.

Prosoma und Opisthosoma sind möglicherweise zunächst in unmittelbarem Zusammenhang zu Boden gesunken und haben dort einen ersten Eindruck im Sediment hinterlassen. Spätestens vor der endgültigen Einbettung jedoch hat sich dieser Zusammenhang gelöst; dabei ist das Opisthosoma etwa um die Länge (sagittal) eines Tergits rückwärts verschoben. In dem nun klaffenden Zwischenraum zwischen Prosoma und Opisthosoma sind die Abdrücke des T1 und zum Teil auch des T2 des Opisthosoma oder aber ein Rest der Verbindungs-Membran (PETRUNKEVITCH 1949: Taf. 8 Fig. 32; „connecting membrane“) noch angedeutet sichtbar und täuschen eine höhere Anzahl von Opisthosoma-Segmenten vor. Ebenfalls auf den beginnenden Zerfall des Körpers zurückzuführen sind die keilförmig klaffenden Risse zwischen T1 und T2 sowie T3 und T4.

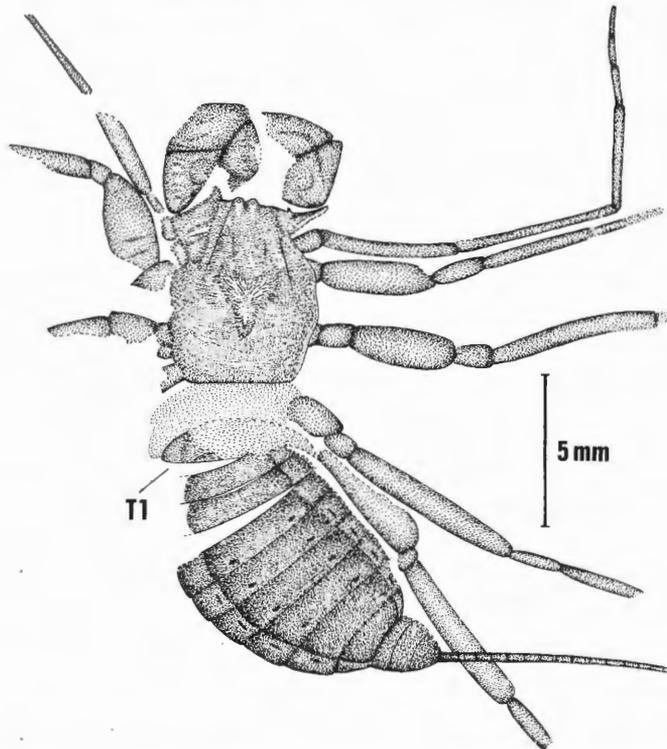


Abb. 6: *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt; Extremitäten und Flagellum zum Teil ergänzt nach der Positiv-Platte), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Die P4 sind ebenfalls disloziert zur Einbettung gekommen: das linke P4 ist vom Prosoma getrennt und wenig nach hinten verschoben; das rechte hingegen ist zwischen Coxa und Trochanter zerrissen und ebenfalls auf der linken Opisthosoma-Seite fossilisiert. Die Pedipalpi sind im Bereich der vorderen Glieder undeutlich erhalten. Nahezu vollständig sind von den Extremitäten nur das linke P1 und P3 sichtbar.

Die Dorsal-Seite des Opisthosoma ist im Bereich von T1 bis T9 postmortal sehr schwach konkav eingesenkt, im Bereich des Pygidium (T10 bis T12) jedoch in der ursprünglichen konvexen Wölbung erhalten. Desgleichen liegt auch das Prosoma in der ursprünglichen Wölbung vor.

M a ß e (in mm). – Körper-Länge ohne Extremitäten = 15.7; Prosoma-Länge = 6.2; Prosoma-Breite = 4.8; Opisthosoma-Länge = 10.7; Opisthosoma-Breite = 6.0; Pygidium-Länge = 0.4; Pygidium-Breite = 0.4. Längen des linken P1: Trochanter = 0.9; Femur = 4.4; Patella = 5.2; Tibia = 4.7; Tarsus = 2.0. – Längen des linken P3: Trochanter = 1.1; Femur = 3.4; Patella = 1.2; Tibia 1.4. – Flagellum-Länge mindestens 13.8.

B e s c h r e i b u n g (Dorsal-Ansicht). –

P r o s o m a: Dorsal-Schild im Umriß gerundet oktogonal, vergleichsweise breit (Quotient Länge : Breite = 1.3:1), im Vergleich zum übrigen Körper groß (Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma = 1:1.7); zentral mit einer im Umriß umgekehrt glockenförmigen, im hinteren Drittel kurz (sagittal) kielförmig eingeschnittenen Vertiefung („thoracic apodeme“); Skulptur in diesem Zentral-Bereich aus annähernd radial vom Kiel wegführenden feinen Knötchen-Reihen bestehend. 1 Paar runder dorsaler Median-Augen unmittelbar am Vorderrand in nach vorn gerichteten gerundeten Vorsprüngen gelegen. Links und rechts des medianen Augen-Paares je ein sehr schmaler, scharfer Grat divergierend nach hinten außen verlaufend, etwa beiderseits schräg vor der zentralen Vertiefung endend. Zumindest rechts neben dem Hinterende des rechten Grades 2-3 dicht beieinanderliegende Lateral-Augen angedeutet erkennbar, linke Lateral-Augen nicht erhalten. Skulptur außerhalb der zentralen Vertiefung aus sehr feinen, unregelmäßig verlaufenden, quer über den Dorsal-Schild schwingenden Linien bestehend.

O p i s t h o s o m a: Umriß suboval, relativ breit (Quotient Länge : Breite = 1.8:1). Die hinteren 3 Opisthosoma-Segmente deutlich als Pygidium (Metasoma) abgesetzt; Pygidium im Umriß halb-oval, etwa so breit wie lang und damit relativ breit (transversal), im Vergleich zu der gesamten Opisthosoma-Länge jedoch kurz (sagittal), nur etwa 1/6 der Opisthosoma-Länge einnehmend. Seiten-Begrenzung im Bereich von T1 bis T9 an den Segmentgrenzen schwach gekerbt. Tergit-Grenzen auf dem Pygidium sehr undeutlich, auf dem übrigen Opisthosoma-Bereich durch sehr feine, scharfe Linien markiert. Pleurae vergleichsweise breit (transversal), von der medianen Tergit-Plattenreihe beiderseits durch eine ebenfalls sehr feine, scharfe Linie abgesetzt. Je 1 Paar kurzer (transversal) quervergerichteter Muskel-Ansatzstellen zumindest auf T4 bis T7 schwach durchgeprägt; desgleichen auf den Pleurae der S5 bis S8 ebenso schwach angedeutete, kurze (exsagittal) längsgerichtete Vertiefungen. Skulptur nur jeweils nahe dem Tergit-Hinterrand erkennbar, aus sehr feinen, leicht konvex nach vorn gebogen schwingenden Linien bestehend.

K ö r p e r - A n h ä n g e: Den Extremitäten der rezenten Thelyphonidae entsprechend gestaltet. – Pedipalpi sehr kräftig, ein fangkorb-ähnliches Organ bildend; genaue Anzahl der Glieder und andere morphologische Details jedoch infolge ungünstiger Erhaltung nicht erkennbar. P1 als Tast-Extremitäten ausgebildet, ihre Glieder demzufolge relativ lang und sehr schlank. Die übrigen 3P – die Laufbein-Paare P2 bis P4 – wesentlich kräftiger gebaut; vor allem die Femora relativ dick und lang-walzenförmig entwickelt. Flagellum annähernd ebenso lang wie Prosoma und Opisthosoma zusammen, sehr schlank, vielgliedrig segmentiert.

B e z i e h u n g e n (zum Vergleich notwendige Verhältnis-Zahlen von *Prothelyphonus naufragus* sind der Diagnose und der Beschreibung zu entnehmen): *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983 ist die älteste derzeit bekannte Art der Thelyphonida. Da aber kürzlich Reste von Angehörigen der Tarantulidae und damit der sehr ähnlichen und nahe verwandten Ordnung Phrynichida PETRUNKEVITCH 1945 (= Amblypygi, Geißelspinnen) sogar aus mittel-devonischen Schichten von Gilboa (New York, U.S.A.) entdeckt wurden (ROLFE 1982), ist auch noch mit wesentlich älteren Funden von Thelyphonidae zu rechnen.

Der abgerundete Prosoma-Umriß und der Besitz von Augen – beides die diagnostisch wichtigsten Merkmale von *Prothelyphonus* FRITSCH 1904 – schließen eine Zuordnung des Vorhaller-Fundes zur Gattung *Geralinura* SCUDDER 1884 (Prosoma-Umriß schlank-oval, augenlos) aus.

Am nächsten mit *Prothelyphonus naufragus* verwandt ist die stratigraphisch wenig jüngere Art *P. neerlandicus* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961 aus den Niederlanden. Beiden Arten gemeinsam sind (1) der abgerundet-oktagonale Umriß des relativ breiten Prosoma, (2) der ebenfalls wenig schlanke Opisthosoma-Umriß, (3) die relativ große Breite des Pygidium und (4) die kräftig gebauten, langen und dicken Femora der Laufbeine P2 bis P4. Trotz dieser weitgehenden morphologischen Übereinstimmung lassen sich beide Formen anhand einiger feiner, aber wichtiger Merkmale artlich trennen. Danach unterscheidet sich *P. neerlandicus* von der Vorhaller Art vor allem durch (1) das im Vergleich zum übrigen Körper etwas kleinere Prosoma (Längen-Verhältnis Prosoma : Opisthosoma = 1.2), (2) das vergleichsweise größere Pygidium, dessen Länge fast 1/4 der gesamten Opisthosoma-

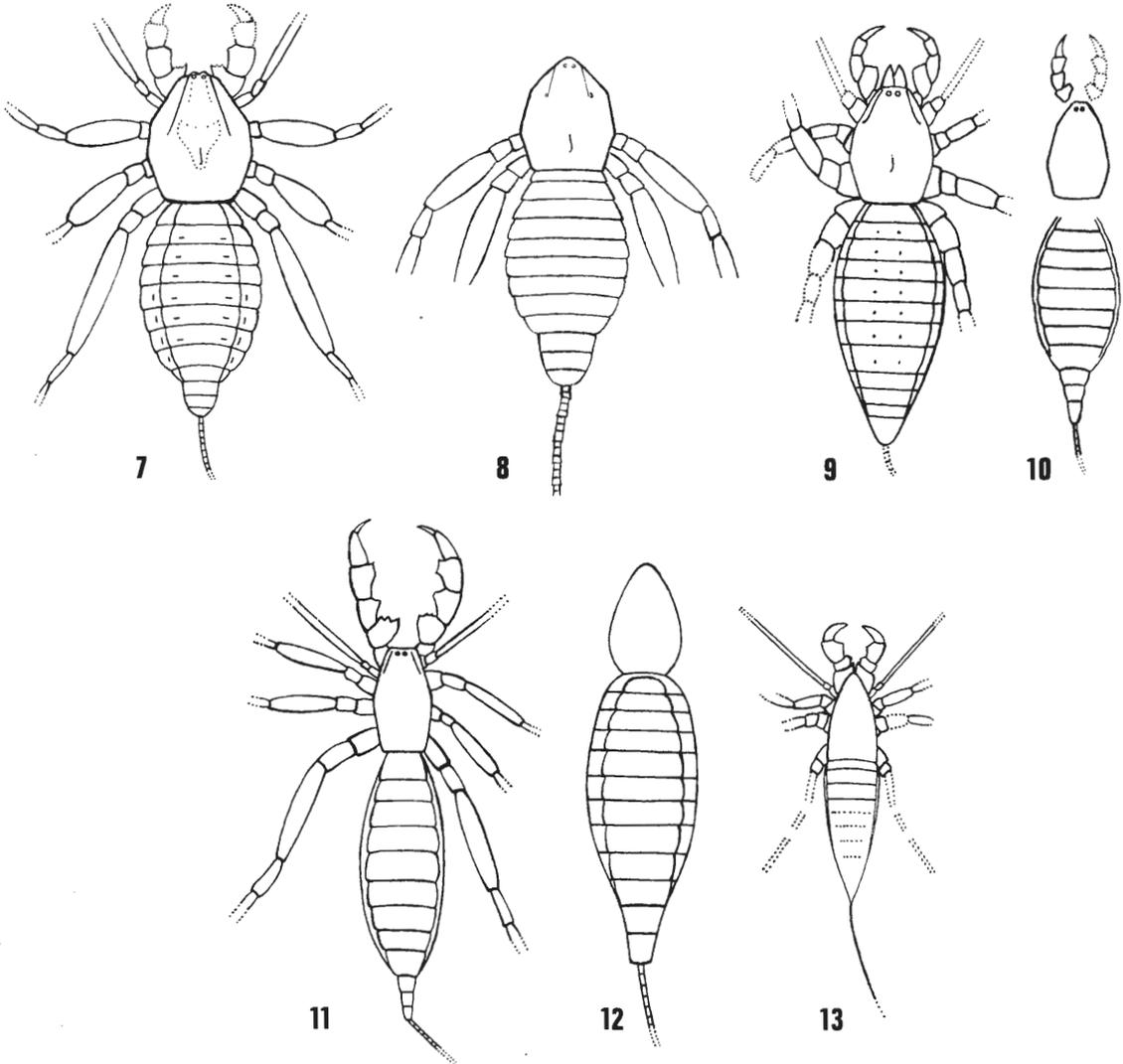


Abb. 7-13: Vergleichende Darstellung der karbonischen Arten der Thelyphonida (ohne einheitlichen Maßstab; wenn nicht anders vermerkt, umgezeichnet nach PETRUNKEVITCH 1955). – 7: *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983 (Rekonstruktion nach dem Holotypus), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 8: *P. neerlandicus* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961 (rekonstruiert nach LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961: Abb. 2), Westfalium A, Süd-Limburg (Niederlande). – 9: *P. giganteus* (PETRUNKEVITCH 1913), etwa Westfalium D, Mazon Creek/Illinois (U.S.A.). – 10: *P. britannicus* (POCOCK 1911) (umgezeichnet nach POCOCK 1911: Taf. 1 Fig. 3), Westfalium B, England. – 11: *P. bohemicus* (KUŠTA 1884) (Typus-Art), Westfalium B/C, Rakonitz (ČSSR). – 12: *Geralinura carbonaria* SCUDDER 1884 (Typus-Art), etwa Westfalium D, Mazon Creek/Illinois (U.S.A.). – 13: *G. similis* PETRUNKEVITCH 1913, etwa Westfalium D, Mazon Creek/Illinois (U.S.A.).

Länge einnimmt, (3) die deutlich hinter dem Prosoma-Vorderrand gelegenen Median-Augen und (4) die nicht vom medianen Opisthosoma-Bereich abgesetzten Pleurae. Da das einzige bekannte Exemplar von *P. neerlandicus* erheblich kleiner ist (Prosoma-Länge = 3.8 mm) als das Vorhaller Stück, könnte der Verdacht entstehen, die bei beiden Arten unterschiedlichen Längen-Verhältnisse Prosoma: Opisthosoma seien lediglich auf allometrisches Wachstum innerhalb der Ontogenie einer einzigen Art zurückzuführen. Dann jedoch müßte das Prosoma im Verlauf der Ontogenie im Verhältnis zum Opisthosoma an Größe zunehmen, was sehr unwahrscheinlich ist. Nach den Erfahrungen an anderen Arachniden ist vielmehr anzunehmen, daß die hier deutlich unterschiedlichen Größen-Verhältnisse – vor allem aber im Zusammenhang mit den übrigen Besonderheiten – ein wichtiges und gut brauchbares Merkmal zur Arten-Trennung darstellen.

Die übrigen Arten von *Prothelyphonus* lassen sich von *P. naufragus* leicht folgendermaßen unterscheiden:

- *P. bohemicus* (KUŠŤA 1884), die Typus-Art, durch (1) den wesentlich schlankeren Körperbau, (2) den hexagonalen Prosoma-Umriß, (3) die deutlich weniger kräftig ausgebildeten Laufbein-Paare P2 bis P4, (4) die sehr schmalen (transversal) Pleuren des Opisthosoma und (5) das sehr schlanke Pygidium;
- *P. britannicus* (POCOCK 1911) durch (1) den ebenfalls wesentlich schlankeren Körperbau, (2) den nach vorn deutlich verschmälerten Prosoma-Umriß, (3) das Fehlen auffälliger Skulptur-Elemente auf dem Prosoma, (4) die zierlicher ausgebildeten Pedipalpi, (5) die sehr schmalen Pleuren des Opisthosoma und (6) das schlanke Pygidium;
- *P. giganteus* (PETRUNKEVITCH 1913) durch (1) das nicht deutlich vom übrigen Opisthosoma (Mesosoma) abgesetzte Pygidium, (2) die schmalere (transversal) Pleuren des Opisthosoma, (3) die weniger kräftig entwickelten Pedipalpi und (4) die nur geringe Längen-Differenzierung der Glieder der Laufbein-Paare P2 und P4.

Genauere Vorstellungen über die Evolution der paläozoischen Thelyphonidae lassen sich bei dem jetzigen Kenntnis-Stand nicht gewinnen. Dazu ist das bisher zusammengetragene Material dieser recht merkmalsarmen und morphologisch sehr einheitlichen Tiergruppe bei weitem zu gering. Nicht einmal Evolutions-Tendenzen zu den rezenten Verwandten lassen sich trotz der enormen Zeitspanne zwischen dem Ober-Karbon und der Gegenwart erkennen, so sehr ähneln die fossilen und rezenten Formen einander.

Lebensweise: Angesichts der extremen morphologischen Übereinstimmung der fossilen und rezenten Angehörigen der Thelyphonidae kann auch eine sehr ähnliche Lebensweise angenommen werden.

Die Lebensweise der rezenten Thelyphonida ist – soweit bekannt – ausführlich von KAESTNER (1969: 672-673) dargestellt worden. Ergänzungen hinsichtlich der Ernährung faßte ROLFE (1980: 138) zusammen. Danach leben die überwiegend nachtaktiven Tiere in subtropischen und vor allem in tropischen Regionen gewöhnlich unter abgefallenem Laub, unter Steinen und unter der lockeren Borke bzw. Rinde zerfallener Baumstümpfe und an ähnlich feuchten Orten. Gemäß dieser verborgenen Lebensweise ist es verständlich, daß ihr Körper abgeflacht und unscheinbar bräunlich gefärbt ist und daß die P1 als Tast-Organ ausgebildet sind. Als Nahrung dienen ihnen Insekten (z.B. Blattodea = Schaben und Psocoptera = Holzläuse), Myriapoda (Tausendfüßer), Isopoda (Asseln), Würmer und Landschnecken; größere Arten können auch z.B. kleinere Amphibien erbeuten. Verschiedene Insekten, Myriapoden, unterschiedliche Gruppen von Würmern, terrestrische Gastropoden und Lurche waren – wenn auch nicht alle schon im Namurium – bereits im Ober-Karbon verbreitet. Ein Großteil der von den rezenten Thelyphonida als Nahrung erbeuteten Tiergruppen dürfte somit auch schon zur Zeit der ältesten Geißelskorpione vorhanden gewesen sein, so daß mit einer wesentlich reicheren terrestrischen Fauna im Namurium als bisher bekannt gerechnet werden muß.

Die bisher in Vorhalle gefundenen Insekten- und Amphibien-Arten waren viel zu groß, um für *Prothelyphonus naufragus* als Nahrung in Frage zu kommen. Es ist daher eher umgekehrt zu erwarten, daß sich die Thelyphonidae-Art mit dem im wesentlichen aus Essigsäure oder ähnlichen Säuren bestehenden Analdrüsen-Sekret gegen solche Tiere wie die Vorhaller Amphibien-Art zur Wehr setzen mußte, um nicht selbst gefressen zu werden. Auf jeden Fall sind für die Zukunft in Vorhalle auch noch Funde von kleinen bis sehr kleinen Insekten – sowie von anderen den Thelyphonida als Nahrung dienenden Tierarten zu erwarten.

6.3. Klasse Insecta LINNAEUS 1758

6.3.1. Ordnung Palaeodictyoptera GOLDENBERG 1854

6.3.1.1. Familie Homiopteridae HANDLIRSCH 1906

D i a g n o s e : siehe KUKALOVÁ 1969: 440-442.

B e m e r k u n g e n : Wie die jüngst erschienene sorgfältige Studie von KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON (1983) zeigt, sind die Homiopteridae wahrscheinlich die im phylogenetischen Sinne ursprünglichste Familie der Palaeodictyoptera. Dies geht u.a. hervor aus der dorsalen Flügel-Artikulation, dem ursprünglichsten Artikulations-Typ, der bislang von den Pterygota bekannt ist. Diese Annahme wird auch durch die bei einigen Arten deutlich erkennbare paarige Ausbildung der Costa, der Subcosta und der Analis unterstützt; bei allen übrigen – moderneren – Insekten-Gruppen ist dieses Merkmal durch Reduktion oder Umwandlung verloren gegangen.

Die von den beiden Autoren vorgelegte Untersuchung enthält neben der Revision einiger schon seit langem bekannter Formen vor allem die Beschreibung mehrerer vorzüglich erhaltener, aus dem Westfalium (C-)D von Mazon Creek in Illinois (U.S.A.) stammender neuer Arten und Gattungen, darunter in *Mazothairos enormis* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 auch eine Riesenform von schätzungsweise etwa 56 cm Flügelspannweite. Damit stehen die – ohnehin oft recht großwüchsigen – Homiopteridae an Größe kaum den größten bekannten Insekten nach, den bis etwa 75 cm Flügelspannweite erreichenden Meganisoptera (Ordnung Odonata) aus dem Jung-Paläozoikum. Innerhalb der Palaeodictyoptera stellen die Homiopteridae die größten Arten.

Kennzeichnend für die gesamte Familie sind – neben den schon erwähnten besonders ursprünglichen Merkmalen – vor allem (1) der mehr oder weniger deutlich bogenförmig schwingende Verlauf der Hauptadern im basalen Flügel-Drittel, (2) der stets verzweigte CuA, (3) die deutliche Tendenz zur parallelen Anordnung von CuA und CuP, (4) der steil gegen den Flügel-Hinterrand ziehende Verlauf der Zweige der Medialis, des Cubitus und der Analis sowie (5) die Ausbildung eines kräftig sklerotisierten Streifens entlang der Costa. In der erhaltenen Flügel-Stellung werden die Hinterflügel etwa zur Hälfte von den Vorderflügeln überdeckt. Es ist möglich, daß diese starke Überdeckung zum Teil auf postmortale Einflüsse zurückzuführen ist.

Die Anzahl der bekannten Gattungen und Arten der Homiopteridae hat sich seit der letzten zusammenfassenden Darstellung durch KUKALOVÁ (1969) in den vergangenen Jahren – nicht zuletzt durch die genannte Arbeit von KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON (1983) – erheblich vergrößert. Bei der phylogenetischen Bedeutung dieser Familie erscheint es daher zweckmäßig, im folgenden Abschnitt eine Gesamt-Übersicht zu geben.

Taxa und ihre Verbreitung:

- (1) *Homioptera woodwardi* BRONGNIART 1893 (Typus-Art), Stephanium von Commentry (Frankreich); (2) *H. gigantea* AGNUS 1902, Stephanium von Commentry (Frankreich); (3) *H. latipennis* (HANDLIRSCH 1904), Westfalium C von Belgien; (4) *H. vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);
- (5) *Adolaryia bairdi* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (Nymphen-Stadium);
- (6) *Ametretus laevis* HANDLIRSCH 1911 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (wenig aussagefähiges basales Flügel-Fragment);
- (7) *Amousus mazonus* HANDLIRSCH 1911 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (wenig aussagefähiges basales Flügel-Fragment);
- (8) *Boltopruvostia robusta* (PRUVOST 1919) (Typus-Art), Westfalium C von Nord-Frankreich; (9) *B.* sp. (PRUVOST 1930), Westfalium A von Belgien;
- (10) *Larryia osterbergi* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (11) *Mammia alutacea* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (12) *Mazonopterus wolfforum* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);

- (13) *Mazothairos enormis* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (die bisher größte Art der Familie);
- (14) *Monsteropterum moravicum* KUKALOVÁ-PECK 1972 (Typus-Art), Unter-Perm von Mähren (ČSSR);
- (15) *Ostrava nigra* KUKALOVÁ 1960 (Typus-Art), Namurium C von Mähren (ČSSR);
- (16) *Parathesoneura carpenteri* SINITSHENKOVA in SHAROV & SINITSHENKOVA 1977 (Typus-Art) aus dem Ober-Karbon des Tunguska-Kohlenbecken, Sibirien (U.d.S.S.R.); (17) *P. anfractuosa* SINITSHENKOVA in SHAROV & SINITSHENKOVA 1977, Ober-Karbon des Altai, Sibirien (U.d.S.S.R.);
- (18) *Scepasma gigas* HANDLIRSCH 1911 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) und Westfalium D (nicht Westfalium C, wie noch bei KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 angegeben) des Saar-Gebietes (West-Deutschland);
- (19) *Thesoneura americana* CARPENTER 1944 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.)
- (20) *Turneropterum turneri* KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983 (Typus-Art), Westfalium (C-)D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.).

Die Homiopteridae sind somit aus Europa, Nord-Amerika und Zentral-Asien bekannt und reichen zeitlich vom oberen Namurium B bis ins Unter-Perm; das entspricht einer Lebensdauer von etwa 50 Millionen Jahren. Die im folgenden ausführlich beschriebene Art *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 ist der derzeit älteste bekannte Vertreter dieser Familie.

6.3.1.1.1. *Homioptera* BRONGNIART 1893

Typus-Art: *Homioptera woodwardi* BRONGNIART 1893.

Diagnose (im wesentlichen nach KUKALOVÁ 1969: 442): Flügel im Umriß vergleichsweise plump, Hinterflügel nur wenig breiter (exsagittal) als Vorderflügel. Flügel-Vorderrand durch einen kräftig sklerotisierten Streifen entlang der Costa verstärkt, im proximalen Drittel ein wenig konvex nach vorn gebogen schwingend. Sr mit 3-5 Zweigen, diese gewöhnlich gegabelt, Gabelung der Me etwa im Bereich der Längen-Mitte oder ein wenig proximal davon gelegen; MeA ungeteilt in konvexem Bogen schwingend; MeP mit 3-5 (oder mehr) Zweigen. CuA wenig aufgeteilt; Zweige der CuA und CuP meist kurz. Komplex AA+AP der Anal-Area aus insgesamt 6-8 meist gegabelten Adern bestehend. Zwischenadern fein, verzweigt und dabei oft anastomierend oder ein relativ weitmaschiges Netz bildend.

Arten und ihre Verbreitung: siehe bei der Darstellung der Familie Homiopteridae.

6.3.1.1.1.1. *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982

Taf. 4 - Taf. 10; Abb. 14-18

v * 1982 *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 16-17, Abb. 1-3.

v 1984 *Homioptera vorhallensis*. – KOCH, Devon etc.: 104, 106, Abb. 14 u. 116 (pt.).

Holotypus: Das in Taf. 4 Fig. 1a und Abb. 14 dargestellte Exemplar (♀), aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-2.

Locus typicus: Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum: Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (=Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Material: Außer dem Holotypus ein weiteres Exemplar (♂) in Positiv- und Negativ-Platte, aufbewahrt in der Privat-Sammlung W. SIPPEL (Ennepetal), Nr. S-NB 708 (= Positiv-Platte) und S-NA 708 (= Negativ-Platte); vgl. Taf. 6 – Taf. 10 sowie Abb. 16 u. 18.

Diagnose (emend.): Eine Art der Gattung *Homioptera* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Flügel im Umriß plump suboval, distal schwach gerundet-zugespitzt; Hinterflügel ein

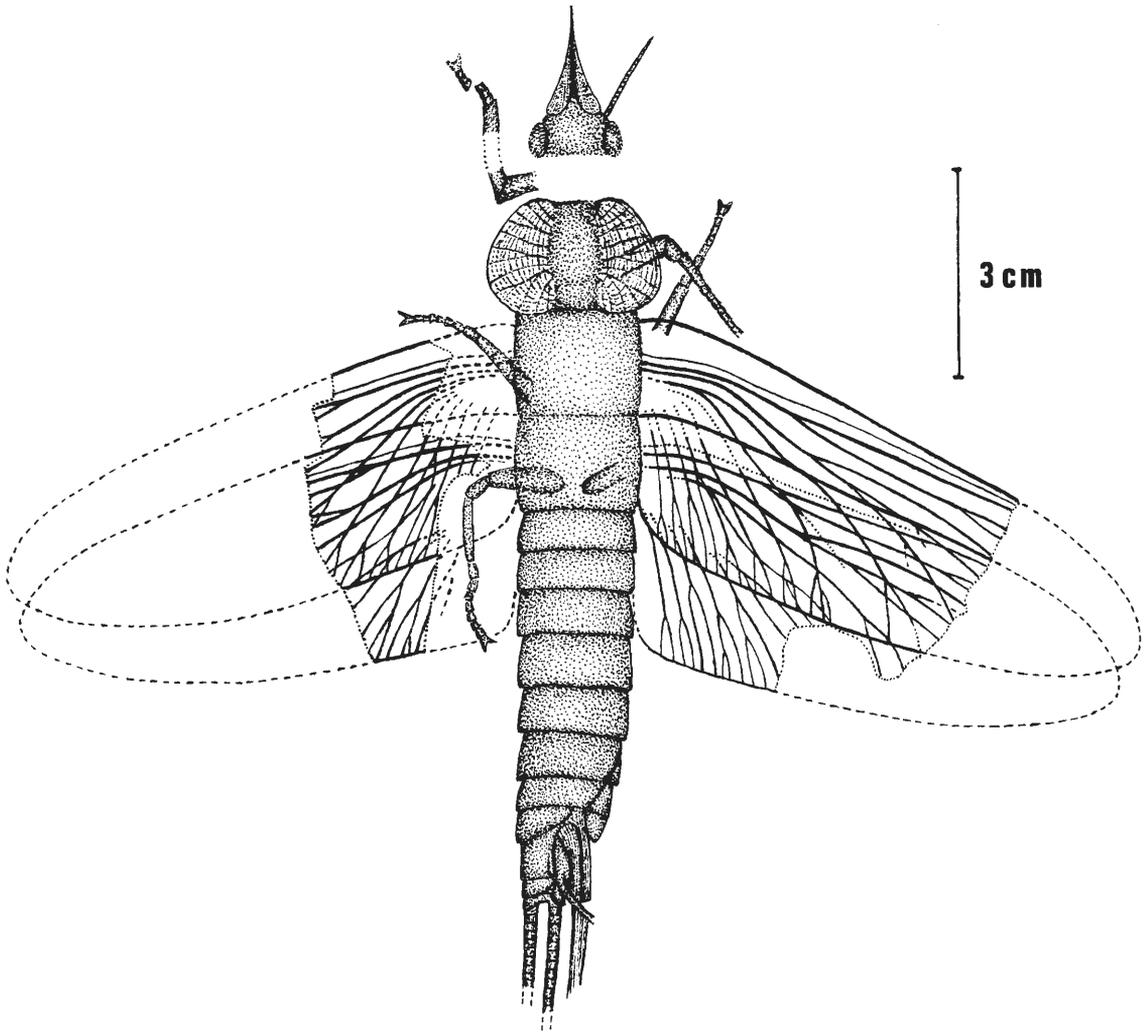


Abb. 14: *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus (Nr. K-2), Aderung der Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) sowie Segmentierung der Beine und der Cerci frei rekonstruiert. – Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

wenig breiter (exsagittal) als Vorderflügel; Verhältnis Länge : Breite = um ca. 2.6:1 bei einer Flügel-Länge von 75-84 mm (Vorderflügel) bzw. um ca. 2.2:1 bei einer Flügel-Länge von ca. 70-79 mm (Hinterflügel). Sr mit 5 jeweils gegabelten Zweigen, diese ein schmal-dreieckiges, mäßig langes (transversal) fächerförmiges Feld bildend. Gabelung der Me deutlich proximal der Längen-Mitte – bei etwa 1/3 der Flügel-Länge – gelegen; MeP mit 5 (oder mehr), z.T. mehrfach gegabelten Zweigen. CuA gegabelt, nicht weiter unterteilt. Die beiden Hauptzweige des CuP relativ lang, mehrfach gegabelt, insgesamt mit maximal 7-8 Endzweigen. Komplex AA+AP der Anal-Area aus insgesamt maximal ca. 8 ein- bis mehrfach gegabelten Adern bestehend. – Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) relativ großflächig, im Umriß länglich suboval, deutlich länger (exsagittal) als breit (transversal), mit breit gerundeter Außen-Begrenzung.

Morphologie . –

Holotypus (Nr. K-2, Slg. KEMPER). –

Vorbemerkungen: Die Auffindung eines zweiten, deutlicher erhaltenen Exemplares dieser Art und die dadurch gegebenen besseren Vergleichsmöglichkeiten sowie weitere Präparations-Arbeiten lassen auch eine Reihe von Merkmalen am Holotypus in anderem Licht erscheinen. So ergeben sich in

der folgenden Darstellung durchaus einige wesentliche Änderungen gegenüber der Erstbeschreibung, besonders hinsichtlich der jetzt besser faßbaren Körper-Maße. – Die Ausdeutung der Mundwerkzeuge und der Abdominal-Anhänge beruht auf Kommentaren und Skizzen, die Frau Dr. J. KUKALOVÁ-PECK (Ottawa) und Prof. Dr. A.P. RASNITSYN (Moskau) dankenswerterweise übermittelt haben.

E r h a l t u n g (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 14): Der Holotypus ist ein – bis auf die distalen Flügel-Bereiche – fast vollständig erhaltenes ♂ Tier, das in Dorsal-Ansicht vorliegt. Caput, Thorax und Abdomen sind zwar nahezu komplett, jedoch größtenteils sehr undeutlich erkennbar; die Segmentierung ist vor allem am Thorax und in der vorderen Abdominal-Region nur noch bestenfalls zu erahnen. Erschwert wird die Erkennbarkeit noch zusätzlich dadurch, daß die Gesteins-Oberfläche mit feinen Gips-Kristallen bedeckt ist.

Das Caput scheint – wie vor allem aus dem Vergleich mit dem zweiten Exemplar dieser Art (Slg. SIPPEL) hervorgeht – vom übrigen Körper abgetrennt und ein wenig (ca. 6 mm) vor dem Prothorax zur Einbettung gelangt zu sein; die undeutliche, zwischen Caput und Prothorax befindliche Struktur ist nicht sicher zu deuten. Erkennbar sind am Caput die zu einem kräftigen „Schnabel“ gestalteten Mundwerkzeuge und – gerade eben angedeutet – die Augen. Der „Schnabel“ ist horizontal in der Median-Ebene gespalten und zeigt die Ventral-Seite der beiderseits des Labrum ansetzenden Mandibeln. Der Rest einer schräg nach vorn rechts gerichteten Antenne ist rechts vom Caput freigelegt.

Die Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) sind nur durch die sich dunkler von der Matrix abhebenden distalen Außenränder im Umriß angedeutet; feinere Flächen-Strukturen und die auf der Dorsal-Seite des Prothorax zu erwartende Proximal-Begrenzung sind nicht sichtbar.

Die Flügel sind nicht vollständig: die beiden rechten Flügel sind zu etwa 2/3, die beiden linken sogar nur zu maximal etwa 1/3 ihrer gesamten Länge – und zwar im Proximal-Bereich – erhalten; die Flügel-Spitzen fehlen. Darüber hinaus ist an den beiden linken Flügeln jeweils noch teilweise der Bereich der Flügel-Basis weggebrochen; wodurch die darunter liegenden linken P2 und P3 sichtbar sind. Die Flügel-Umriss sind trotz der bruchstückhaften Erhaltung annähernd aus dem Schwingen der Vorder- und Hinterränder rekonstruierbar. Die vollständige Anzahl der Zweige des Sr und der Me sind nicht zu ermitteln; die Zwischenaderung ist nicht erhalten.

Von allen Beinen sind zumindest Fragmente vorhanden. Die linken P2 und P3 scheinen sogar annähernd vollständig zu sein, wobei vom linken P3 auch die unter dem Metathorax liegende Basis durchgeprägt ist. Vom rechten P3 ist nur die durchgeprägte Basis angedeutet, der Rest unter dem rechten Hinterflügel verborgen. Die beiden P3, das linke P2 und das rechte P1 dürften noch unmittelbar in situ liegen. Das in sich an zwei Bruchstellen zerrissene linke P1 ist disloziert und liegt nunmehr mit seinem proximalen Ende linksseitig querab des Zwischenraums zwischen Caput und Prothorax; das rechte P2 ist ebenfalls vom Thorax abgetrennt und ein wenig schräg nach rechts vorn verlagert. Die Segmentierung der Beine ist nur sehr undeutlich; eine genauere Analyse der Bein-Segmente ist somit nicht möglich.

Das Abdomen ist im hinteren Abschnitt – etwa von S6 an – leicht in die Seitenlage tordiert, so daß rechts die seitlichen Bereiche der hinteren Sternite sichtbar sind. Die beiden Cerci sind nur basal erhalten, der linke Cercus über ca. 10 mm, der rechte über ca. 20 mm Länge; ihre Segmentierung ist nicht mehr wahrnehmbar. Vom Ovipositor sind die rechten Valvulae V8 (annähernd vollständig) und V9 (nur der basale Abschnitt) sowie der Rest eines sich schräg nach hinten rechts über die Valvulae hinziehenden Gonopoden erkennbar.

M a ß e (in mm). – Körper (erhaltungsbedingt nur ungefähre bzw. geschätzte Angaben). – Längen (sagittal bzw. exsagittal): gesamte erhaltene Länge = ca. 145; Gesamt-Länge ohne Abdominal-Anhänge = ca. 125; Caput (mit Mundwerkzeugen) = ca. 21; Thorax = ca. 45; Abdomen (ohne Anhänge) = ca. 59; linkes P3 = maximal ca. 38; Valvula V8 = mindestens 25. – Breiten (transversal): Caput = ca. 13; Mundwerkzeuge (proximal) = 8; Thorax = ca. 18; Abdomen = maximal ca. 18. – Flügel (mit Prothoracal-Flügeln = Paranotal-Loben): Länge der Prothoracal-Flügel (exsagittal) = ca. 17; Spannweite der Prothoracal-Flügel = 25; Vorderflügel-Länge (transversal; geschätzt) = ca. 84; Vorderflügel-Breite (exsagittal) = 31; Hinterflügel-Länge (transversal; geschätzt) = ca. 79; Hinterflügel-Breite (exsagittal) = 33; gesamte Flügel-Spannweite = vermutlich ca. 165.

B e s c h r e i b u n g (Dorsal-Ansicht). –

C a p u t : Im Verhältnis zum übrigen Körper klein, deutlich breiter als lang, im Umriß gerundet. Augen seitlich gelegen und – soweit erkennbar – großflächig, wohl die beiden Seiten nahezu vollständig ausfüllend. Mundwerkzeuge zu einem langen (sagittal) und mit breiter (transversal) Basis ansetzenden – im Umriß somit dreieckigen – „Schnabel“ gestaltet, sehr ähnlich dem „Schnabel“ von *Monsteropterum moravicum* KUKALOVÁ-PECK 1972 (vgl. KUKALOVÁ-PECK 1972: 260-263, Abb. 6-8). Mandibeln kräftig, die Gesamt-Gestalt des „Schnabels“ prägend, proximal abgerundet und relativ breit (transversal), ihre Ventral-Seite fein längs gerieft. Antenne sehr schlank.

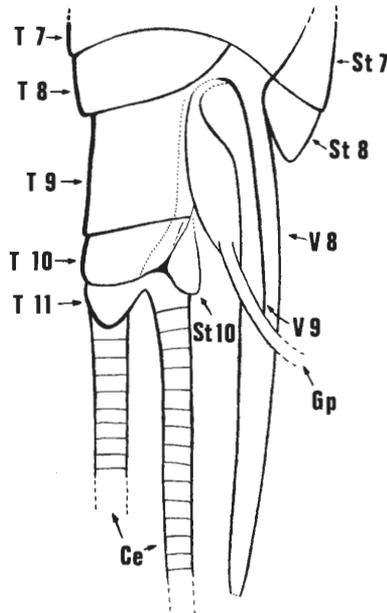


Abb. 15: *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus, ♀ Tier (Nr. K-2), Abdominal-Anhänge (nach einer freundlicherweise von Frau Dr. J. KUKALOVÁ-PECK zur Verfügung gestellten Skizze). – Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c). Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Ce = Cerci; Gp = Gonopod; weitere Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

T h o r a x u n d A b d o m e n : Insgesamt recht plump und weitgehend walzenförmig gebaut. Thorax lang, wohl etwa 3/4 der Länge des Abdomens erreichend. Pro-, Meso- und Metathorax etwa gleich lang (sagittal). Abdominal-Tergite seitlich schwach konvex gebogen, hintere Außen-Ecken angedeutet zugespitzt. Längen (sagittal) von S1 bis S4 kontinuierlich zunehmend, sodann bis S6 annähernd konstant bleibend, dahinter – bis auf das nochmals recht lange S9 – wieder allmählich verkürzt. – Cerci kräftig entwickelt. – Ovipositor: Valvulae sehr lang, mindestens 2/5 der Abdominal-Länge erreichend, lanzettlich, mit Schneide-Kanten.

F l ü g e l : Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) mit breiter Basis ansetzend, relativ großflächig, im Umriß länglich suboval, deutlich länger (exsagittal) als breit (transversal), Verhältnis Länge : Breite = vermutlich ca. 2:1, größte Breite etwa im hinteren Drittel; schwach schildförmig gewölbt; Außenrand gleichmäßig gebogen, Apex nicht knickförmig markiert. – Die beiden Haupt-Flügelpaare mit breiter Basis leicht schräg nach hinten gewinkelt am Meso- bzw. Metathorax ansetzend, Vorderflügel die Hinterflügel etwa zur Hälfte überdeckend. – Vorderflügel (Mesothoracal-Flügel): Umriß relativ plump, Verhältnis Länge : Breite vermutlich ca. 2.7:1 bei einer Länge von (geschätzt) ca. 84 mm; Vorder- und Hinterrand subparallel zueinander, Vorderrand – soweit basal erhalten – durch einen kräftig sklerotisierten Streifen entlang der Costa verstärkt, nicht gesägt erscheinend, im proximalen Drittel ein wenig konvex nach vorn gebogen schwingend; CP nicht individualisiert erkennbar. Sc, R, Me und Cu an der Flügel-Basis annähernd parallel zu einander verlaufend und gleichartig deutlich s-förmig gebogen schwingend. ScA sehr schwach angedeutet, wohl etwa bis zur Mitte der Flügel-Länge reichend. ScP über die gesamte erhaltene Länge dicht parallel neben dem R verlaufend. Sr bei ca. 1/3 der Flügel-Länge (von der Basis aus) vom R entspringend, die erste Seitenader des Sr im distalen Drittel abzweigend; Gesamtzahl der Seitenadern nicht feststellbar. Gabelstelle zwischen MeA und MeP nur wenig vor (distal) dem Ursprung des Sr gelegen; MeA in konvexem Bogen gegen den Außenrand schwingend; MeP mit wohl mehreren Zweigen, genaue Anzahl nicht zu ermitteln. Adern des Cu um die Län-

gen-Mitte des Flügels auf den Hinterrand treffend; CuA gegabelt, Gabelzweige kurz; Haupt-Gabelzweige des CuP deutlich länger als die des CuA, Gesamtzahl der CuP-Zweige nicht sicher zu bestimmen. Alle 6 erkennbaren Adern des Komplexes AA+AP der Anal-Area mäßig bis sehr steil auf den Hinterrand auftreffend, gegabelt, vorderer Gabelzweig der A3 sogar nochmals gegabelt, A3 somit in 3 Endzweige gegliedert; Basal-Region der A nicht erhalten, die Aufteilung in AA und AP somit nicht mehr erkennbar. – Hinterflügel (Metathoracal-Flügel): Im Umriß noch etwas plumper als der Vorderflügel, Verhältnis Länge : Breite vermutlich ca. 2.3:1 bei einer Länge von (geschätzt) ca. 79 mm; Vorderrand weniger deutlich geschwungen als am Vorderflügel. Aderungs-Verhältnisse nahezu identisch mit der am Vorderflügel; Sr jedoch ein wenig weiter proximal entspringend, Gabelzweige des CuA ein wenig länger und an A3 nicht der vordere, sondern der hintere Gabelzweig nochmals gegabelt, A2 in gleicher Weise in 3 Endzweige aufgeteilt.

B e i n e : Im Vergleich zum plumpen Körper recht kurz und schlank gebaut; nähere Details nicht erkennbar.

Z w e i t e s E x e m p l a r (Nr. S-NB 708 = Positiv-Platte und S-NA 708 = Negativ-Platte; Slg. SIP-PEL). –

E r h a l t u n g (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 16): Die Erhaltung dieses ebenfalls in Dorsal-Ansicht vorliegenden ♂ Tieres ist der des Holotypus verblüffend ähnlich, jedoch sind zahlreiche – nicht alle – Fein-Strukturen ein wenig bis erheblich deutlicher erkennbar.

Der Körper ist auf der Positiv-Platte vollständig und auch ganz im ursprünglichen Zusammenhang erhalten; auf der Negativ-Platte fehlen der gesamte Bereich des Caput und der Prothorax mit den Prothoracal-Flügeln. Die Flügel hingegen sind insgesamt auf der Negativ-Platte besser erhalten: Hier sind die beiden rechten Flügel – allerdings seitenverkehrt auf der linken Seite erscheinend – im Umriß sogar vollständig sichtbar. Von den beiden linken Flügeln ist auf keiner Platte mehr als etwa das proximale Drittel vorhanden; auf der Positiv-Platte sind jedoch in diesem Bereich noch einige Gesteins-Partikel weggesplittert, so daß auch hier die Erhaltung auf der Negativ-Platte günstiger ist. Die Aderungs-Verhältnisse in der hinteren Hälfte des rechten Vorderflügels sind nur nach der Negativ-Platte zu ergänzen; diese Region ist auf der Positiv-Platte weggebrochen und haftet der Negativ-Platte an, wo sie zwar von der vorderen Hälfte des Hinterflügels überdeckt wird, aber größtenteils durchgeprägt erscheint. Am Hinterrand des Hinterflügels ist die Aderung auch nach der vollständigeren Negativ-Platte nicht in allen Bereichen zu rekonstruieren. Die Zwischenaderung ist in einigen Bereichen auf den Vorder- und Hinterflügeln zu erkennen.

Von den Prothoracal-Flügeln (= Paranotal-Loben) ist die unmittelbare Proximal-Begrenzung nicht eindeutig zu ermitteln; es ist jedoch möglich, daß diese Rand-Region ebenfalls beim Spalten des Gesteins verlorengegangen ist. Die sonst gut erhaltenen Flächen der Prothoracal-Flügel überdecken seitlich den Prothorax, von dem nur der Zentral-Bereich freiliegt; die Aderung ist nicht erkennbar.

Das Abdomen ist – wie am Holotypus – leicht nach links in die Seitenlage gedreht, jedoch erstreckt sich hier die Torsion kontinuierlich, von vorn nach hinten zunehmend, über das gesamte Abdomen.

An Körper-Anhängen fehlen lediglich die beiden P1; alle übrigen befinden sich noch in situ. Die beiden Antennen sind rechts vom Caput schräg nach rechts vorn gerichtet; die rechte davon ist im vorderen Drittel nach rechts abgelenkt und schwingt von dort aus im Bogen nach vorn. Beide P2 bzw. P3 scheinen noch in annähernd vollständiger Länge vorzuliegen, ihre Segmentierung ist jedoch nicht mehr eindeutig zu erkennen. Die über eine enorme Länge erhaltenen Cerci sind distal unvollständig, und auch ihre Segmentierung ist offensichtlich durch postmortale Einflüsse ausgelöscht. Genital-Anhänge sind nicht erkennbar.

M a ß e (in mm). – Körper. – Längen (sagittal): gesamte erhaltene Länge (mit Antennen) = 214; Gesamt-Länge ohne Antennen und Cerci = ca. 137; Caput (mit Mundwerkzeugen) = 29; Mundwerkzeuge = 23; Thorax = ca. 45; Abdomen (ohne Cerci) = ca. 63; Antennen = mindestens 30; rechtes P3 (geschätzt) = ca. 35; Cerci (soweit erhalten) = ca. 70, geschätzte Gesamt-Länge der Cerci = mehr als 100; geschätzte Gesamt-Länge des Tieres = mehr als 245. – Breiten (transversal): Caput = 10; Mundwerkzeuge (proximal) = 8.5; Thorax = ca. 11; Abdomen = maximal ca. 11. – Flügel (mit Prothoracal-Flügeln = Paranotal-Loben): Länge der Prothoracal-Flügel (exsagittal) = 16.5; Breite der Prothoracal-Flügel (transversal) = mindestens 6.5; Spannweite der Prothoracal-Flügel = 24.5; Vorderflügel-Länge (transversal) = 75; Vorderflügel-Breite (exsagittal) = 30; Hinterflügel-Länge (transversal) = 70; Hinterflügel-Breite (exsagittal) = 32; gesamte Flügel-Spannweite = ca. 146.

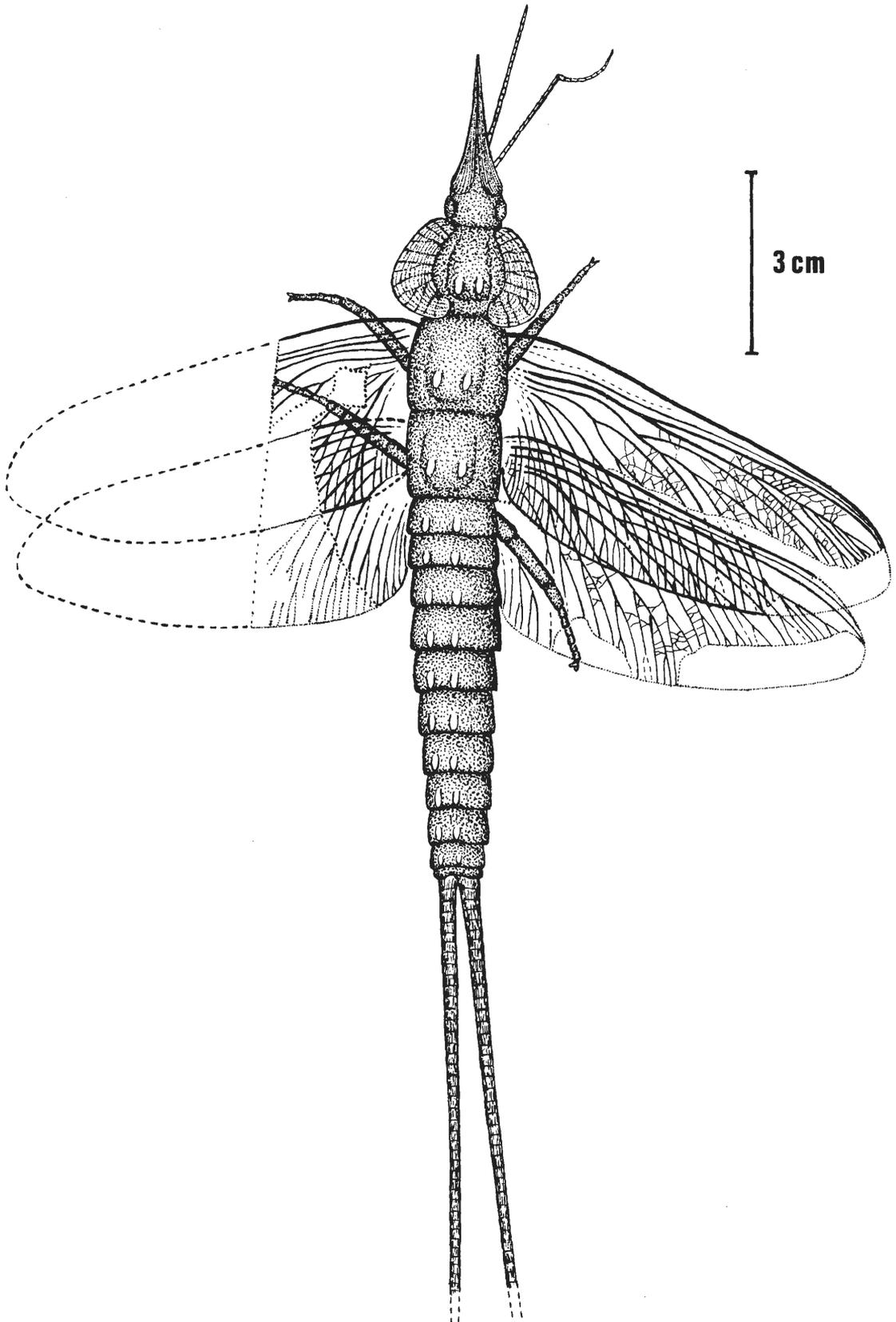


Abb. 16: *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar, ♂ Tier (Nr. S-NB 708), Aderung der Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) sowie Segmentierung der Beine und der Cerci frei rekonstruiert; rechter Hinterflügel und Teile des linken Hinterflügels ergänzt nach der Negativ-Platte. – Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Beschreibung (Dorsal-Ansicht). – Da die Morphologie in den Grundzügen weitestgehend mit dem Holotypus übereinstimmt, werden nachfolgend nur die Abweichungen diesem gegenüber hervorgehoben.

Caput: Nur wenig breiter (transversal) als lang (sagittal). „Schnabel“ wesentlich (etwa um die Hälfte) länger und kräftiger gebaut als am Holotypus.

Thorax und Abdomen: Deutlich schlanker als am Holotypus; jedes Segment mit 1 Paar am Hinterrand gelegener, länglicher und schwach kielförmiger Höcker, diese zu 2 über den gesamten Körper erstreckten Längsreihen angeordnet, auf dem Pro-, Meso- und Metathorax jeweils im hinteren Bereich einer schwachen zentralen Aufwölbung gelegen. – Cerci sehr lang und kräftig entwickelt, mit kurzen, relativ kräftigen Haaren besetzt.

Flügel: Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) mit apical stärker gekrümmtem Außenrand. Apex daher durch leicht gerundeten Knick markiert. – Vorderflügel (Mesothoracal-Flügel): Umriß noch etwas plumper als am Holotypus, Verhältnis Länge : Breite = 2.5:1 bei einer Länge (transversal) von 75 mm; Vorder- und Hinterrand etwas kräftiger gebogen. CP sehr schwach angedeutet, sehr kurz, in den basalen konvexen Bogen des Vorderrandes verlaufend; ScA ebenfalls nur sehr undeutlich erkennbar, subparallel zur ScP. Ursprung von Sr und MeP in gleicher Entfernung von der Flügel-Basis. Sr mit 5 jeweils gegabelten Zweigen, diese ein schmal-dreieckiges, mäßig langes (transversal) fächerförmiges Feld formend. MeP mit 4 erkennbaren, zum Teil gegabelten Zweigen, davor Platz für mindestens einen weiteren Zweig, Gesamt-Zahl der MeP-Zweige somit wohl 5 (oder mehr). Gabelzweige des CuA sehr nahe beieinander liegend; CuP mit 5 zum Teil gegabelten Zweigen. Komplex AA+AP aus mindestens 8 meist mehrfach gegabelten Adern bestehend, Anzahl der auf den Außenrand treffenden Endzweige mindestens 26; A1 basal mit A2 verbunden, desgleichen A3 mit A4, weitere Ader-Verbindungen nicht erhalten, die Aufteilung in AA und AP somit nicht sichtbar. – Hinterflügel (Metathoracal-Flügel): Ähnlich Vorderflügel, jedoch ein wenig plumper, Verhältnis Länge : Breite = 2.2:1 bei einer Länge von 70 mm. Praeradial-Area schmaler (exsagittal). Ursprung des Sr nur sehr wenig proximal von der Gabelung der Me gelegen. Sr mit mindestens 4, wahrscheinlich 5 Zweigen, diese unterschiedlich tief gegabelt. MeP mit 5 (oder mehr) ein- bis mehrfach und zum Teil unterschiedlich tief gegabelten Zweigen. Gabelung des CuP relativ nahe am Ursprung des CuP, die beiden Hauptzweige somit wesentlich länger als die Gabelzweige des CuA, mehrfach gegabelt, insgesamt mit maximal 7-8 Endzweigen. Vom Komplex AA+AP maximal 7 ein- bis mehrfach gegabelte Adern erkennbar, proximal Platz für weitere Adern, A1 basal mit A2 verbunden, weitere Verbindungen nicht sichtbar. – Zwischenaderung fein, aus verzweigten, oft anastomierenden Queradern bestehend, bisweilen mit maschigem Gepräge.

Variabilität: Durch die weitgehende Übereinstimmung in den Grundzügen erweisen sich beide Exemplare klar als konspezifisch. Wie aus den beiden Beschreibungen hervorgeht, bestehen zwischen beiden Stücken jedoch gewisse Unterschiede in den Körper- und Flügel-Proportionen, aber auch in der Größe der Mundwerkzeuge und in der Flügel-Aderung. Auffällig ist vor allem, daß das ♂ Tier deutlich schlanker ist und etwas kürzere, aber plumper gebaute Flügel sowie einen sehr viel längeren „Schnabel“ besitzt als der ♀ Holotypus. Diese Differenzen dürften zum Teil auf Sexual-Dimorphismus beruhen. Unterschiedliche tektonische Verformung des Körpers beider Tiere ist als Ursache hierfür unwahrscheinlich; denn die unmittelbar vergesellschafteten Goniatiten sind auf beiden Platten gleichartig – transversal zum Insekten-Körper – und in etwa gleichem Maße gestaucht. Vor allem aber die unterschiedliche Ausbildung des „Schnabels“ läßt sich nicht durch tektonische Beanspruchung erklären. Die Abweichungen in den Flügel-Umrissen sind sicherlich eher auf allgemeine intraspezifische Variabilität zurückzuführen als auf Sexual-Dimorphismus.

In der Aderung der Flügel ist deutlich eine gewisse intraspezifische Variabilität erkennbar; sie erstreckt sich vornehmlich auf die Lage der Gabel-Punkte der Hauptadern und auf den Verzweigungs-Modus ihrer Seitenzweige. Dieses Verhalten – wie auch die genannte Variabilität im Flügel-Umriß – liegt etwa in den Grenzen, wie sie auch von einigen wenigen anderen Palaeodictyopteren bekannt sind, vor allem von *Dunbaria fasciipennis* TILLYARD 1924 aus dem Perm der U.S.A. (vgl. KUKALOVÁ-PECK 1971).

Beziehungen: Die beiden Exemplare von *Homoioptera vorhallensis* sind die derzeitig stratigraphisch ältesten und auch die am vollständigsten erhaltenen Angehörigen der Homoiopteridae. Ihre generische Stellung kann im wesentlichen nur über einen Vergleich des Flügel-Baus geklärt werden, da die meisten Gattungen dieser Familie nach diesen Merkmalen begründet sind und die Körper-Region

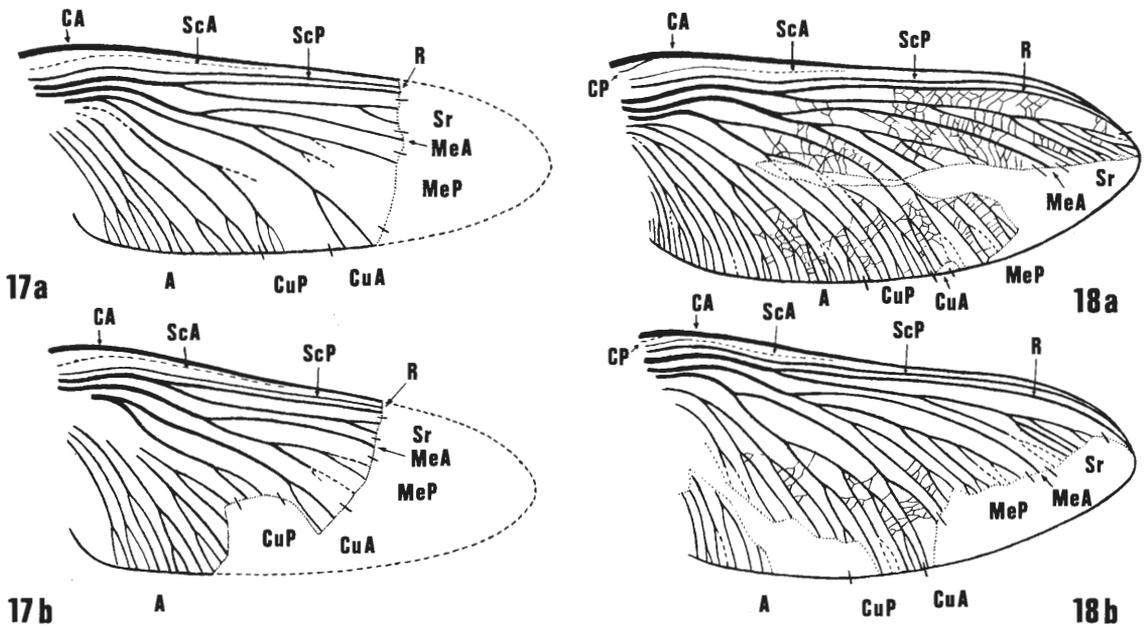


Abb. 17-18: Vergleichende Darstellung der Flügel-Aderung von *Homioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 17: Holotypus (Nr. K-2); a: rechter Vorderflügel; b: rechter Hinterflügel. – 18: Zweites Exemplar (Nr. S-NB 708/NA 708); a: rechter Vorderflügel; b: rechter Hinterflügel. – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

– oder zumindest Teile davon – nur von wenigen Gattungen bekannt ist. Durch den plumpen Flügel-Umriß, die ungeteilte MeA und den nur wenig verzweigten CuA besteht die größte Übereinstimmung mit der Nominat-Gattung *Homioptera* selbst, so daß die Vorhaller Art hier als congenerisch angesehen wird. Die stratigraphisch nur unwesentlich jüngere *Ostrava nigra* KUKALOVÁ 1960 aus dem Namurium C von Mähren (ČSSR) kommt für einen näheren Vergleich nicht in Frage; diese Art weicht – bei etwa gleicher Vorderflügel-Länge von 74 mm – ab durch (1) den wesentlich schlankeren Flügel-Umriß (Verhältnis Länge : Breite = ca. 3.5:1), (2) die gegabelte MeA und (3) das deutlich schmalere Cubital-Feld.

Hingegen ist der stratigraphische Altersunterschied von *H. vorhallensis* zu den übrigen 3 *Homioptera*-Arten – aus dem Stephanium bzw. aus dem Westfalium C – beträchtlich; demgegenüber sind die morphologischen Unterschiede nur vergleichsweise gering.

Morphologisch am nächsten steht – bei sehr ähnlichem Flügel-Umriß und gleicher Flügel-Länge (75 mm) – die Typus-Art *H. woodwardi* BRONGNIART 1893; sie unterscheidet sich jedoch von *H. vorhallensis* vor allem durch folgende Merkmale: (1) die Sr-Area ist kürzer (transversal), aber breiter dreieckig; (2) die Anzahl der Zweige an Sr, MeP und CuP ist kleiner; (3) die proximalen Analis-Adern sind randlich nicht gegabelt; (4) die Zwischenaderung ist feiner netzmaschig; (5) die Prothoracal-Flügel sind etwa so breit (transversal) wie lang und am vorderen Außenrand unduliert.

H. gigantea AGNUS 1902 ist leicht unterscheidbar durch: (1) die bedeutend größeren Dimensionen (Vorderflügel-Länge = 187 mm) und (2) den schlankeren, distal falcaten Flügel-Umriß (Verhältnis Länge : Breite = ca. 3:1) mit deutlich zugespitztem Apex. Die übrigen Unterschiede sind ähnlich wie bei der vorigen Art: (3) Sr, MeP und CuP sind geringer verzweigt; (4) die proximalen Analis-Adern sind randlich ungegabelt; (5) der CuA ist reicher aufgeteilt; (6) die Prothoracal-Flügel sind breiter (transversal) als lang und apical deutlich zugespitzt.

Die nur aus einem Flügel-Bruchstück bekannte Art *H. latipennis* (HANDLIRSCH 1904) weicht ab durch: (1) die viel kleineren Ausmaße (geschätzte Flügel-Länge = ca. 33 mm), (2) den vermutlich mehr dreieckigen Flügel-Umriß und (3) die geringere Verzweigung an Sr, MeP und CuP.

Da die Ader-Verzweigung von *H. vorhallensis* gegenüber den stratigraphisch jüngeren Arten reichhaltiger ist, kann mit einer reduktiven Entwicklung innerhalb der Gattung gerechnet werden. In diesem Merkmal dürfte *H. vorhallensis* der Ausgangsform noch recht nahe stehen, für die Formen mit reicher Ader-Verzweigung und sehr feinmaschiger Zwischen-Aderung – ähnlich *Ostrava nigra* in Frage kommen. Hinsichtlich der gröber netzmaschigen Zwischenaderung ist *H. vorhallensis* jedoch stärker abgeleitet als z.B. *H. woodwardi*. Es ist zu vermuten, daß die Evolution innerhalb der Gattung buschartig erfolgt ist; wie dies im einzelnen stattgefunden haben mag, ist indes derzeit nicht genauer zu klären.

Lebensweise: Die Lebensweise der Homiopteridae (und der Palaeodictyoptera allgemein) ist ausführlich von KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON (1983: 1670-1671) dargestellt worden, worauf hier zur weiteren Information verwiesen wird. Hier nur einige Anmerkungen zum Verständnis der Vorhaller Art:

Die Flügel der Homiopteridae sind – wie die aller Palaeodictyopteren – „palaeopter“, d.h. sie ließen sich nicht horizontal, sondern nur vertikal bewegen. Da die Vorder- und Hinterflügel einander jedoch auch in Lebensstellung zumindest teilweise überdeckt haben, dürften die Tiere in erster Linie zum Gleitflug geeignet gewesen sein – mehr noch als die meisten übrigen Palaeodictyopteren, bei denen die Flügel einander nicht überdeckt haben. Auch die Größe unterstützt diese Annahme. In gewisser Weise scheint der Gleitflug der Homiopteridae mit dem „Doppeldecker-Flug“ früher Flugzeuge vergleichbar zu sein.

Die Mundwerkzeuge sind zu einem saugenden „Schnabel“ ausgeformt, mit dem die Tiere an Pflanzen gesaugt haben. Wahrscheinlich waren es vor allem Flüssigkeit und Sporen bzw. Pollen aus dem Inhalt von Lepidophyten- und Cordaiten-Zapfen sowie von Pteridospermen-Blüten, die sie als Nahrung aufgenommen haben. Belegt wird diese Vermutung durch eine von KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON (1983: 1671) erwähnte Palaeodictyopteren-Nymphe aus dem Westfalium (C-D) von Mazon Creek (Illinois, U.S.A.), deren Darm mit Sporen angefüllt ist.

Die scharfen Schneide-Kanten des langen Ovipositor von *Homioptera vorhallensis* lassen vermuten, daß die Tiere möglicherweise mit ihren Valvulae Höhlen in Pflanzen-Stämme eingeschnitten haben, um dort hinein die Eier geschützt ablegen zu können (freundliche briefliche Mitteilung von Frau Dr. KUKALOVÁ-PECK).

Als wichtigste Feinde der Homiopteridae kommen – beim Fehlen anderer flugfähiger Räuber im Jung-Paläozoikum – vor allem die ebenfalls großwüchsigen Angehörigen der Meganisoptera in Betracht. Die in Vorhalle vorkommende Meganisoptera-Art *Erasipterella valentini* n. sp. dürfte indes zu klein gewesen sein, um für *Homioptera vorhallensis* als Feind gelten zu können. Sicherlich werden aber auch andere Tiere, wie z.B. Amphibien, gelegentlich Homiopteridae gefangen haben.

Die von HANDLIRSCH (1925: Abb. 61) vorgelegte Rekonstruktion von *Homioptera* trifft nach den Funden der letzten Jahre hinsichtlich des Kopf- und Körperbaus nicht zu.

6.3.1.2. Familie Lithomantidae HANDLIRSCH 1906 (sensu KUKALOVÁ 1969)

Diagnose: Flügel subisomorph, Hinterflügel im Bereich der Anal-Area wenig bis deutlich breiter (exsagittal) als Vorderflügel. Ader-Verzweigung ähnlich den Lycocercidae HANDLIRSCH 1906 (sensu KUKALOVÁ 1969), MeA und CuA einfach oder distal wenig verzweigt. Zwischenaderung aus relativ regelmäßig angeordneten, einfachen oder verzweigten, selten anastomierenden Queradern bestehend, ein relativ grobmaschiges Muster bildend.

Bemerkungen: Die Arten der Lithomantidae sind bis vor wenigen Jahren auf eine Reihe nur schwer faßbarer Familien verteilt worden: Synarmogidae HANDLIRSCH 1910, Macropteridae LAURENTIAUX 1950, Lusiellidae LAURENTIAUX & TEIXEIRA 1958 und natürlich die Lithomantidae selbst. Diese weitgehende taxonomische Aufsplitterung steht im Widerspruch zu den nur geringen morphologischen Differenzen innerhalb dieser Gruppe. So ist es zu begrüßen, daß KUKALOVÁ (1969: 447) eine sehr viel weitere Fassung der Lithomantidae vorgeschlagen hat, die die übrigen ehemaligen Familien mit beinhaltet. In diesem Sinn ist auch die nachfolgende, um *Eurythmopteryx* HANDLIRSCH 1906 erweiterte Übersicht zu verstehen, allerdings mit den im Abschnitt „Beziehungen“ bei *Lithomantis varius* n. sp. dargestellten Vorbehalten. Eine ausführliche Revision dieses Formenkreises liegt bisher nicht vor und wäre dringend erforderlich. In diesem Mangel liegt auch die derzeitige Unsicherheit über die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Familie begründet.

Taxa und ihre Verbreitung:

- (1) *Lithomantis carbonarius* H. WOODWARD 1876 (Typus-Art), Westfalium von Schottland (ohne genaueren Fundpunkt); (2) *L. bohemicus* (NOVÁK 1880) (Typus-Art von *Hadroneuria* HANDLIRSCH 1906), Westfalium C/D von Stradonitz, Böhmen (ČSSR); (3) *L. brongniarti* (MANTELL 1844) (Typus-Art von *Lithosialis* SCUDDER 1881), Westfalium B, Coalbrookdale, Shropshire (England); (4) *L. varius* n. sp., ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);
 - (5) *Eurythmopteryx antiqua* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), etwa Namurium C (Morrowium) von Birmingham, Alabama (U.S.A.);
 - (6) *Macroptera greberi* LAURENTIAUX 1950 (Typus-Art), Westfalium ?B, Raum Valenciennes (Nord-Frankreich); (7) *M. fariai* (LAURENTIAUX & TEIXEIRA 1958) (Typus-Art von *Lusiella* LAURENTIAUX & TEIXEIRA 1958), mittl. Stephanium von Alto do Pejao, Baixo-Douro (Portugal); (8) *M. heidei* (LAURENTIAUX 1950), ob. Westfalium A von Süd-Limburg (Niederlande) und Charleroi (Belgien);
 - (9) *Synarmoge ferrarii* HANDLIRSCH 1910 (Typus-Art), Westfalium A von Hamm (Ruhr-Gebiet, West-Deutschland) und Raum Valenciennes (Nord-Frankreich).
- Die folgenden Taxa gehören möglicherweise ebenfalls zu den Lithomantidae; sie sind jedoch für eine genauere Beurteilung zu fragmentarisch erhalten: (10) *Catadyesthus priscus* (ANDRÉE 1864) (Typus-Art), Westfalium C/D von Stradonitz, Böhmen (ČSSR); (11) *Eurytaenia virginiana* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), etwa Westfalium A (ob. Pottsvillium) von West Virginia (U.S.A.); (12) *Heolus providentiae* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), Westfalium D oder tieferes Stephanium von East Providence, Rhode Island (U.S.A.); (13) *Propalingenia feistmanteli* (FRITSCH 1880) (Typus-Art), Westfalium C/D von Kladno, Böhmen (ČSSR).

Somit sind die Lithomantidae aus Europa und Nord-Amerika bekannt. Zeitlich reichen sie vom oberen Namurium B bis zum mittleren Stephanium, was einer Lebensdauer von ca. 30 Millionen Jahren entspricht. *Lithomantis varius* n. sp. ist die älteste bekannte Art der Familie.

„*Hadroneuria*“ [bzw. „*Hadroneuropsis*“] *heidei* LAURENTIAUX 1950 weicht in Umriß, Proportionen und Aderung der Flügel (konvex gebogene Vorderflügel-Achse!) deutlich von den typischen *Lithomantis*-Arten ab und stimmt in diesen Merkmalen vielmehr mit *Macroptera greberi* LAURENTIAUX 1950 überein, weshalb sie hier der Gattung *Macroptera* zugeordnet wird.

6.3.1.2.1. *Lithomantis* H. WOODWARD 1876

Typus-Art: *Lithomantis carbonarius* H. WOODWARD 1876.

Diagnose: Flügel im Umriß schlank; Flügel-Achse annähernd gerade, Vorderrand ebenfalls annähernd gerade oder nur im basalen Drittel konvex nach vorn gebogen. Hinterflügel im Bereich der Anal-Area deutlich breiter (exsagittal) als Vorderflügel. Ursprung des Sr etwa im basalen Flügel-Drittel, Anal-Area mäßig lang bis lang (transversal); Analis-Adern meist konvex gebogen schwingend, am Vorderflügel mäßig steil, am Hinterflügel steil auf den Hinterrand treffend. Zwischenaderung relativ dicht.

Arten und ihre Verbreitung: siehe bei der Darstellung der Familie Lithomantidae.

Nomenklatorische Bemerkungen: Das im Gattungsnamen verwandte alt-griechische Wort *mantis* = der Seher bzw. die Seherin wurde jeweils im „natürlichen Geschlecht“ benutzt. Für die rezente Gattung *Mantis* LINNAEUS 1758 ist das nomenklatorische Geschlecht durch ursprüngliche Kombination mit dem adjektivischen Epitheton *religiosa* als Femininum festgelegt worden. Dies mag der Grund dafür sein, daß einige nachfolgende Autoren wie z.B. HANDLIRSCH auch *Lithomantis* als Femininum behandelt haben. Dies steht jedoch im Gegensatz zur Intention des ursprünglichen Autors: H. WOODWARD kombinierte *Lithomantis* ausdrücklich mit dem Epitheton *carbonarius* und legte damit das nomenklatorische Geschlecht als Masculinum fest. Dieser ursprünglichen Intention ist nach Artikel 30a2 der IRZN zu folgen; *Lithomantis* ist somit als Masculinum aufzufassen.

6.3.1.2.1.1. *Lithomantis varius* n. sp.

Taf. 11 Fig. 1 u. Abb. 19

Derivatio nominis: lat. *varius*, -a, -um (adj.) = scheckig; die erhaltene Hell/Dunkel-Farbverteilung läßt diesen Flügel scheckig erscheinen.

H o l o t y p u s : Das in Taf. 11 Fig. 1 und Abb. 19 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-4a u. b (Positiv- und Negativ-Platte).

L o c u s t y p i c u s : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

M a t e r i a l : Nur der Holotypus.

D i a g n o s e : Eine Art der Gattung *Lithomantis* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Relativ kleinwüchsig, Vorderflügel-Länge = ca. 55 mm. Vorderflügel im Bereich der Anal-Area gegen die Basis deutlich verschmälert (exsagittal), größte Breite etwa in der Längen-Mitte; Vorderrand im basalen Drittel nur sehr schwach konvex gebogen. Hinterflügel im Bereich der Anal-Area deutlich breiter (exsagittal) als Vorderflügel, schmal-dreieckig im Umriß; Vorderrand in den basalen 2/3 der Flügel-Länge fast völlig gerade. Sc sehr lang, bis fast in den Apex reichend. Ursprung des Sr distal der Gabelung der Me gelegen. MeA nahe dem Außenrand gegabelt. Cubital-Feld sehr schmal; CuA ungeteilt (Vorderflügel) bis distal wenig verzweigt (Hinterflügel); CuP am Vorderflügel mit nur 1 undeutlichen Abzweigung, am Hinterflügel nur wenig reicher aufgeteilt. Anal-Area lang (transversal), fast die Hälfte der Flügel-Länge erreichend. Analis-Adern reich verzweigt, mit bis zu ca. 15 Endzweigen.

M o r p h o l o g i e . –

E r h a l t u n g (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 19; dort jedoch nach der Negativ-Platte und somit seitenverkehrt): Die Gesteins-Spaltebene liegt mitten zwischen der Dorsal- und der Ventral-Membran der Flügel. Die der Beschreibung im wesentlichen zugrunde liegende Negativ-Platte zeigt die Dorsal-Membran der Flügel in Ventral-Ansicht. Dies geht hervor aus der Erhaltung des Geäders: alle gewöhnlich auf der Flügel-Oberseite erhaben hervortretenden Adern (C, R, MeA und CuA) sind nach unten eingesenkt, wohingegen Sc, Sr, MeP, CuP und A hier nach oben herausgewölbt sind. Alle 4 Flügel setzen noch in der ursprünglichen Lage zueinander am Thorax an. Es kann daher angenommen werden, daß das vollständige Tier eingebettet worden ist, Caput und Abdomen jedoch bei der Bergung – zumindest auf dieser Platte – verlorengegangen sind. Sie dürften noch zumindest teilweise in der Positiv-Platte verborgen sein, sind aber nicht zu präparieren, ohne das gesamte Stück zu gefährden. Die beiden linken Flügel sind auf der Negativ-Platte distal unvollständig, lassen sich jedoch nach der in diesem Bereich günstiger erhaltenen Positiv-Platte ergänzen. Das rechte Flügel-Paar ist insgesamt nicht mehr als nur zur basalen Hälfte vorhanden, die Aderung teilweise sehr undeutlich; sie sind in der Beschreibung daher nicht berücksichtigt. Die ursprüngliche Farbverteilung ist in Form von

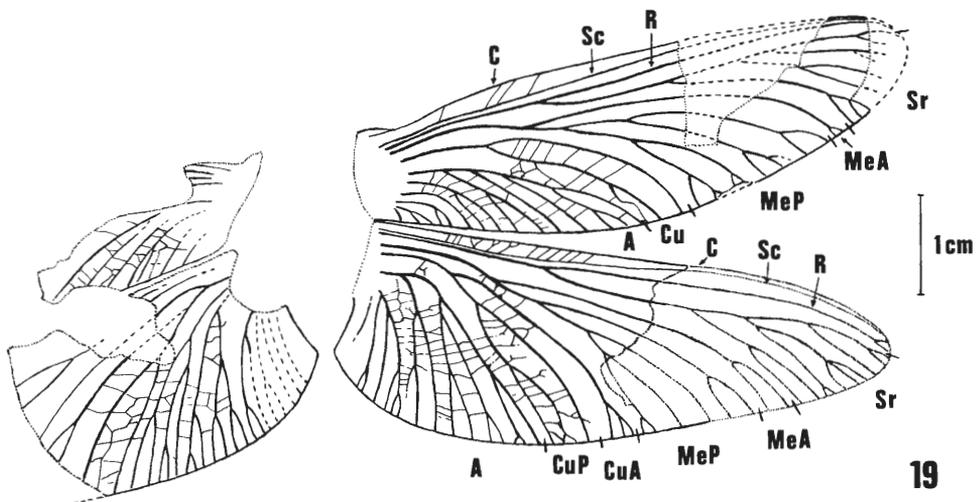


Abb. 19: *Lithomantis varius* n. sp., Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt; Distal-Bereich des linken Hinterflügels ergänzt nach der Positiv-Platte), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

hellen Flecken auf der sonst dunklen Flügel-Fläche erhalten. Auf den Flächen der linken Flügel haften noch einige kleine Gips-Rosetten an. Die vagen Reste von Meso- und Metathorax zeigen keine feineren Details und sind in der zeichnerischen Darstellung daher fortgelassen.

M a ß e (in mm). – Linker Vorderflügel: Länge = ca. 55; größte Breite = 16.7. – Linker Hinterflügel: Länge = ca. 55; größte Breite = 19.6.

B e s c h r e i b u n g. – Linker Vorderflügel: Schlank, Verhältnis Länge : Breite = ca. 3.2:1, größte Breite etwa in der Längen-Mitte. Vorderrand mit kurzer, schmaler, der C vorgelagerter Schwiele (= Praecostal-Area), im basalen Drittel sehr schwach konvex gebogen, distal davon annähernd gerade; distale Umbiegung sanft gerundet, Hinterrand von der Basis aus bis in den Bereich des Cu zunächst fast geradlinig bis sehr schwach konvex gebogen leicht nach hinten ziehend, sodann umbiegend und in ähnlich schwach konvexem Bogen gegen die Flügelspitze schwingend. Sc lang, nahe der Flügelspitze auf C treffend. R ebenfalls sehr lang; Sr im basalen Flügel-Drittel abzweigend, mit 4 zumindest zum Teil gegabelten Zweigen, der hintere Zweig ein wenig proximal der Mitte des Sr entspringend; die Zweige des Sr ein relativ schmales, leicht gebogenes Dreieck bildend. Me bis zur Gabelung in MeA und MeP gleichmäßig konvex gebogen schwingend, diese ein wenig proximal des Sr-Ursprungs gelegen; MeA zunächst wenig, distal kräftiger konvex gebogen, unmittelbar vor dem Außenrand gegabelt; MeP dreifach dichotom aufgeteilt, erste Gabelung dicht distal des MeP-Ursprungs, 2 Gabelzweige unmittelbar vor dem Außenrand nochmals mit jeweils 1 Seitenzweig, insgesamt somit 10 Endzweige vorhanden. Cu wiederum wenig proximal der Me gegabelt, CuA ungeteilt, CuP mit einem schwachen, unregelmäßig s-förmig verlaufenden Seitenzweig. Anal-Area lang, knapp die Hälfte der gesamten Flügel-Länge erreichend, reich geadert: A1 mit 4 Zweigen, der distale und der proximale davon jeweils gegabelt; A2, A4 und A5 gegabelt; A3 und A6 jeweils ungeteilt; insgesamt somit 15 Endzweige auf den Außenrand treffend. Zwischenaderung aus deutlichen, dicht bis mäßig dicht angeordneten, zum Teil gegabelten, selten anastomierenden Queradern bestehend, den Flügeln ein insgesamt relativ grobmäschiges Gepräge gebend. – Linker Hinterflügel: Im Bereich der Anal-Area breiter als Vorderflügel, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.8:1, größte Breite etwa im basalen Flügel-Drittel. Vorderrand über die basalen 2/3 der Flügel-Länge hinweg fast völlig gerade, sodann schwach nach hinten gebogen; distale Umbiegung sanft gerundet; Hinterrand von der kräftig eingezogenen Basis aus zunächst konkav gebogen und subparallel zur Körper-Längsachse verlaufend, sodann mit deutlich markiertem Knick in den deutlich konvexen Bogen der Anal-Area umbiegend, schließlich mit sehr schwach konvexem Bogen gegen die Flügelspitze schwingend. Aderungs-Verhältnisse in den Grundzügen weitgehend denen der Vorderflügel entsprechend, jedoch mit folgenden Abweichungen: Gabel-Zweige der MeA deutlich länger; MeP weniger reich verzweigt, insgesamt mit nur 6 Endzweigen. CuA dicht vor dem Außenrand mit einem distal orientierten, gegabelten Seitenzweig; CuP nahe seines Ursprungs gegabelt, der hintere Gabelast nochmals auf halber Länge gegabelt, dessen distaler Zweig unregelmäßig verlaufend und dicht vor dem Außenrand abermals geteilt. Anal-Area ein wenig kürzer (transversal), jedoch wesentlich breiter (exsagittal), gemäß der wesentlich abweichenden Proportionen mit anderem Verzweigungs-Modus der Anals-Adern: AA nahe der Basis gegabelt, distaler Gabelzweig (= A1) mehrfach gabelig verzweigt, proximaler Gabelzweig (= A2) nur einmal gegabelt; AP wiederum mehrfach aufgeteilt; Komplex AA+AP mit insgesamt ca. 15 Endzweigen. – Ursprüngliche Farbverteilung (vgl. Taf. 11 Fig. 1) Angedeutet in Form von jederseits einem unregelmäßig breiten (transversal), subparallel zur Körper-Längsachse etwa in der Flügel-Mitte verlaufenden hellen Band sowie als helle Flecken in einer Anzahl von Ader-Maschen der Anal-Area.

V a r i a b i l i t ä t: In der – erhaltungsbedingt – jeweils allein zwischen linken und rechten Flügeln vergleichbaren Aderung der Anal-Area deutet sich eine gewisse Variabilität hinsichtlich des Verzweigungs-Modus der einzelnen Adern an; sie bewegt sich jedoch im Rahmen der von anderen Arten der Palaeodictyoptera bekannten Verhältnisse. Eine exakte Aussage ist wegen der undeutlichen Erhaltung auf den beiden rechten Flügeln nicht möglich.

B e z i e h u n g e n: Die Zugehörigkeit zu den Lithomantidae ergibt sich vor allem aus der eigentümlichen Quer-Aderung in Kombination mit den an die Lycocercidae erinnernden Haupt-Aderung. Der bestenfalls im basalen Drittel konvex gebogene, sonst weitgehend gerade Flügel-Vorderrand und die relativ weit von der Basis entfernt gelegene Sr-Abzweigung verweisen das Vorhaller Stück in die Nominat-Gattung *Lithomantis*, innerhalb der sie als die kleinste Form eine selbständige neue Art repräsentiert. Morphologisch steht ihr – besonders im Flügel-Umriß – die Typus-Art, *L. carbonarius* H. WOODWARD 1876 (vgl. Abb. 20), am nächsten, was die Richtigkeit der Unterbringung bei *Lithomantis* unterstreicht.

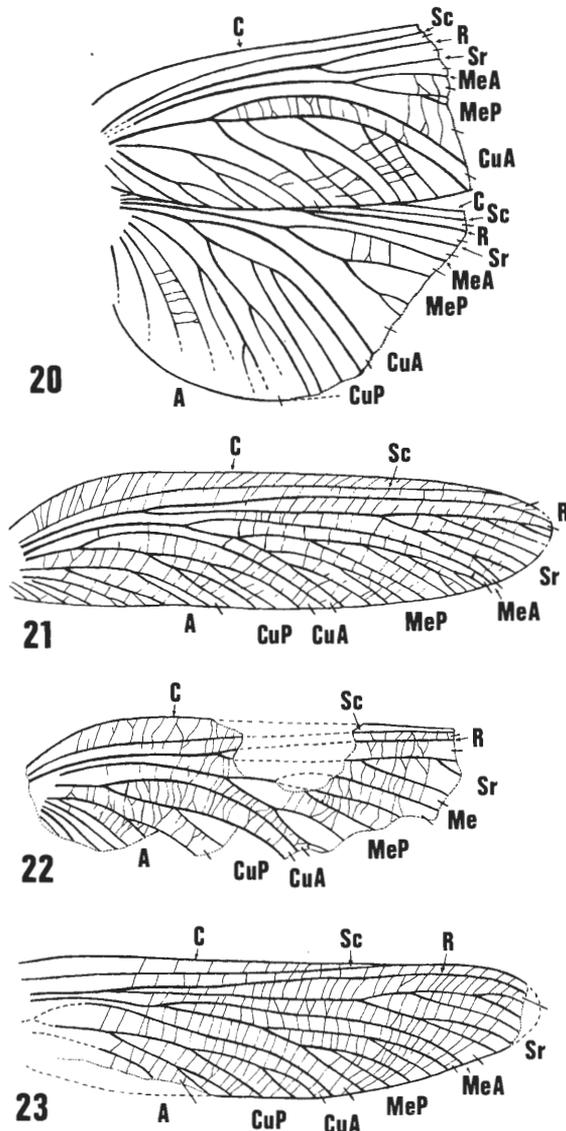


Abb. 20-23: Die Flügel-Aderung einiger Arten der Lithomantidae, zum Vergleich mit *Lithomantis varius* n. sp. (ohne einheitlichen Maßstab). – 20: *Lithomantis carbonarius* H. WOODWARD 1876 (Typus-Art) (umgezeichnet nach BOLTON 1921: Abb. 9 und Taf. 2 Fig. 4), Westfalium, Schottland. – 21: *L. bohemicus* (NOVÁK 1880) (umgezeichnet nach HANDLIRSCH 1906b: Taf. 10 Fig. 14), Westfalium C/D, Stradonitz/Böhmen(ČSSR). – 22: *L. brongniarti* (MANTELL 1844) (umgezeichnet nach BOLTON 1921: Abb. 10), Westfalium B, Coalbrookdale/Shropshire (England). – 23: *Eurythmopteryx antiqua* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art) (umgezeichnet nach HANDLIRSCH 1906a: Abb. 4), etwa Namurium C, Birmingham/Alabama (U.S.A.). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Bei aller Übereinstimmung unterscheidet sich *L. carbonarius* aber deutlich durch: (1) die wesentlich größeren Ausmaße (geschätzte Flügel-Länge = ca. 75 mm); (2) die am Vorderflügel distal vom Sr-Ursprung gegabelte Me; (3) den wesentlich reichhaltiger aufgeteilten CuP mit 5 Zweigen am Vorderflügel und 3 Zweigen am Hinterflügel; (4) die wesentlich kürzere (transversal) Anal-Area mit nur etwa 7 auf den Außenrand auftreffenden Endzweigen und (5) die teilweise dichter angeordneten Queradern.

Die beiden anderen derzeit bei *Lithomantis* untergebrachten – nur durch isolierte Vorderflügel belegten – Arten *L. bohemicus* (NOVÁK 1880) (vgl. Abb. 21) und *L. brongniarti* (MANTELL 1844) (vgl. Abb. 22) unterscheiden sich schon allein durch: (1) den basal deutlich kräftiger konvex gebogenen

Vorderrand; (2) die in diesem Abschnitt ebenfalls deutlich konvex schwingenden Hauptader-Stämme und (3) den zur Basis nicht oder nur wenig vorschwingenden Hinterrand. Diese Merkmale dürften Ausdruck einer etwas anderen Flügel-Stellung und somit von größerer biologisch/systematischer Bedeutung sein. Es ist deshalb möglich, daß beide Arten bei sonst weitgehender Übereinstimmung einer anderen Evolutions-Richtung innerhalb dieses Formenkreises angehören. In einer revidierenden Untersuchung wäre es daher wichtig zu klären, ob sie schließlich bei *Lithomantis* verbleiben dürfen. Sollten sie sich als generisch selbständig herausstellen, so wäre der Gattungsname *Lithosialis* SCUDDER 1881 wieder einzuführen. Da beide Arten untereinander generisch kaum zu trennen sein dürften, wäre *Hadroneuria* HANDLIRSCH 1906 dann als jüngeres Synonym von *Lithosialis* zu werten. Neben den hier schon genannten Unterschieden weichen die beiden Arten von *L. varius* n. sp. auch noch deutlich durch die größeren Ausmaße ab: *L. bohemicus* hat eine Flügellänge von ca. 75 mm, das Fragment des Flügels von *L. brongniarti* ist schon allein 61 mm lang.

Der Vorhaller Art in den Grund-Strukturen erstaunlich ähnlich ist auch noch die nur wenig jüngere nord-amerikanische Art *Eurythmopteryx antiqua* HANDLIRSCH 1906 (vgl. Abb. 23). Die Unterschiede gegenüber *L. varius* n. sp. sind: (1) der noch schlankere Flügel-Umriß (Verhältnis Länge : Breite = ca. 4:1); (2) die deutlich kürzere Sc; (3) der wesentlich näher der Basis gelegene Ursprung des Sr; (4) die etwas reichere Verzweigung des CuP und (5) die deutlich kürzere Anal-Area. Mit Ausnahme der Lage der Sr-Abzweigung und der relativ kurzen Sc liegen die übrigen Abweichungen von *E. antiqua* sogar innerhalb des Gattungs-Rahmens von *Lithomantis*. Bei der Kenntnis um die Variabilität der Lage der Hauptader-Gabelpunkte müßte durch eine Neu-Untersuchung geprüft werden, wieweit die Gattung *Eurythmopteryx* noch als selbständig neben *Lithomantis* angesehen werden darf.

Entsprechend der hier diskutierten Unsicherheit über die spezifische Zusammensetzung der Gattung *Lithomantis* und der Lithomantidae überhaupt ist es verständlich, daß auch die phylogenetischen Zusammenhänge derzeit nicht ohne ausführliche Revision der Familie geklärt werden können. *L. varius* n. sp. weist als älteste derzeit bekannte Art der Lithomantidae in der relativ reichen Aufteilung von Sr und MeP sicherlich recht ursprüngliche Merkmale auf. Demgegenüber dürfte aber der – zugunsten der Größe der Anal-Area – kräftig reduzierte CuP ein stark abgeleitetes Merkmal darstellen, weshalb die Art nicht als Ahnen-Form für die übrigen hier verglichenen Formen angesehen werden kann.

Lebensweise: Nach bisheriger Kenntnis (vgl. KUKALOVÁ-PECK & RICHARDSON 1983: 1670-1671) scheint – bei aller möglicher ökologischer Differenziertheit im Detail – die Lebensweise der Palaeodictyoptera in den Grundzügen recht einheitlich gewesen zu sein. Somit dürfte für *Lithomantis varius* n. sp. etwa das gleiche gelten, was schon für *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 (siehe dort) angenommen worden ist: Ernährt haben sich die Tiere mit Hilfe ihres „Saug Schnabels“ von pflanzlicher Substanz; diese Vermutung wird nachdrücklich unterstützt durch den Nachweis eines „Saug Schnabels“ bei der sehr nahe verwandten Art *L. carbonarius*. Darüber hinaus dürften die Tiere gute Gleitflieger gewesen sein und sich zu einem beträchtlichen Teil ihres Lebens in der Luft aufgehalten haben. Bei *L. varius* n. sp. sind die guten Gleitflug-Eigenschaften durch die vergrößerte Anal-Area an den Hinterflügeln sicherlich noch verstärkt gewesen. Im Gegensatz zu den Homoiopteridae überdecken die Vorder- und Hinterflügel der Lithomantidae einander nicht. Ihre Stellung ähnelt vielmehr den Verhältnissen, wie wir sie zum Beispiel von den meisten anderen – auch den nachfolgend beschriebenen – Palaeodictyoptera und ebenfalls von den Odonata kennen. Die Vorderflügel sind geringfügig schräg nach vorn, die Hinterflügel hingegen ein wenig schräg nach hinten gerichtet; dabei berühren beide Flügelpaare einander kaum oder nicht. Es ist somit eine gegenüber den sehr ursprünglichen Homoiopteridae modifizierte Flug-Methode anzunehmen. Daß diese Formen allerdings ähnlich wie Odonata ihre Flügel auch alternierend bewegen konnten, ist unwahrscheinlich, solange bei ihnen keine unmittelbar auf die Flügelwurzeln einwirkende („direkte“) Flugmuskulatur nachgewiesen ist. Diese ist bislang ausschließlich von den Odonata bekannt.

6.3.1.3. Familie Graphiptilidae HANDLIRSCH 1906

Diagnose (im wesentlichen nach KUKALOVÁ 1969: 458-459, erweitert): Flügel subisomorph, Hinterflügel breiter (exsagittal) als Vorderflügel. Vorder- und Hinterflügel im Umriß subtriangulär, Vorderrand annähernd gerade. Sc lang, Sr-Area kurz (transversal), mit 3-4 Zweigen. MeA und CuA ungeteilt; MeP mehrfach verzweigt; CuP ein relativ schmales Feld bildend, wenig bis mäßig stark verzweigt. Anal-Area mäßig lang (transversal), mäßig bis reich geadert. Zwischenaderung aus zahlreichen feinen, mäßig bis sehr dicht angeordneten und nur selten anastomierenden Queradern bestehend. Farbverteilung von mehreren größeren bandförmig bis unregelmäßig angeordneten und kleineren unregelmäßig verteilten rundlichen hellen Flecken geprägt.

Bemerkungen: Wie im Abschnitt „Beziehungen“ bei der Gattung *Patteiskya* näher begründet, wird diese Gattung hier als zur Familie Graphiptilidae zugehörig angesehen. Nachdem die übrigen Gattungen auf Hinterflügeln begründet waren, ist nun mit der Typus-Art *P. bouckaerti* DEMOULIN 1958 auch ein Vorderflügel bekannt. Die Neugruppierung macht eine erweiterte Familien-Diagnose notwendig, wie sie hiermit vorgelegt wird.

Taxa und ihre Verbreitung:

- (1) *Graphiptilus heeri* BRONGNIART 1893 (Typus-Art), Stephanium von Commentry (Frankreich);
- (2) *Rhabdoptilus edwardsi* BRONGNIART 1893 (Typus-Art), Stephanium von Commentry (Frankreich);
- (3) *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958 (Typus-Art), höheres Namurium B (Goniatiten-Subzone R2b) von Schmiedestraße NE Wuppertal (W-Deutschland); (4) *P. volmensis* (BRAUCKMANN 1984), oberes Namurium B (Goniatiten-Subzone R2c) von Hagen-Vorhalle (W-Deutschland).

6.3.1.3.1. *Patteiskya* DEMOULIN 1958

Synonymie (Auswahl):

- 1958 *Patteiskya* LAURENTIAUX, *Patteiskya bouckaerti*: [nom. nud.; vgl. Wo. SCHMIDT 1962; 852].
- * 1958 *Patteiskya* DEMOULIN, Nouvelles recherches: 363.
- 1962 *Patteiskya*. – Wo. SCHMIDT, Neue Insekten: 852.
- pt. 1969 *Lycocercus*. – KUKALOVÁ, Commentry II: 447 [Rest: *Lycocercus*].
- pt. 1984a *Rhabdoptilus*. – BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 109-110 [Rest: *Rhabdoptilus*].
- 1984a „*Patteiskya*“. – BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 110.

Typus-Art: *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958.

Diagnose (emend.): Queradern mäßig dicht bis weit stehend, relativ unregelmäßig angeordnet. Ursprung des Sr in der unmittelbaren Nähe bis deutlich proximal der Gabelung der Me gelegen. MeP reich verzweigt, mit mindestens 6 (bis 8) Endzweigen. CuP ein sehr schmales Feld bildend. Farbverteilung: die größeren hellen Flecke zu Bändern gruppiert, diese subparallel zur Längsachse des Tieres verlaufend.

Arten und ihre Verbreitung: siehe bei der Familie Graphiptilidae.

Beziehungen: *Patteiskya* ist die stratigraphisch älteste Gattung der artenarmen Familie Graphiptilidae und stellt gemeinsam mit *Schmidtopteron* BRAUCKMANN & HAHN 1978 die ältesten zur Zeit bekannten Angehörigen der Palaeodictyoptera überhaupt. Bei gleichem Flügel-Umriß und sehr ähnlichen Aderungs-Verhältnissen unterscheidet sich *Patteiskya* von den übrigen beiden Gattungen der Graphiptilidae vor allem durch (1) die weniger dichte und unregelmäßigere Queraderung sowie (2) die regelmäßigeren Anordnung der hellen Farbflecke; ebenfalls differential-diagnostisch wichtig sind: (3) die etwas kürzere Sc; (4) der deutlich weiter distal gelegene Ursprung und die reichere Verzweigung des Sr sowie (5) die stärkere Aufteilung der MeP.

In den hier genannten Merkmalen erinnert *Patteiskya* noch sehr an die Lycocercidae HANDLIRSCH 1906, insbesondere an deren Nominat-Gattung *Lycocercus* HANDLIRSCH 1906. Dieses Verhalten unterstreicht die enge Verwandtschaft zwischen den Graphiptilidae und den Lycocercidae. So ist es auch verständlich, daß KUKALOVÁ (1969) die damals allein bekannte und nur durch einen isolierten Flügel belegte Art *P. bouckaerti* DEMOULIN 1958 zu *Lycocercus* stellte. Nachdem nunmehr aber durch das Auffinden von *P. volmensis* (BRAUCKMANN 1984) klar geworden ist, daß die Hinterflügel von *Patteiskya* breiter (exsagittal) sind als die Vorderflügel, kann diese Gattung nicht mehr bei den Lycocercidae belassen werden; denn bei den Lycocercidae sind – als Besonderheit innerhalb der Palaeodictyoptera – die Verhältnisse umgekehrt: die Vorderflügel sind deutlich breiter als die Hinterflügel. Darüber hinaus unterscheidet sich *Patteiskya* von den Arten der Lycocercidae noch durch die weniger starke Ader-Verzweigung an Sr, MeP und CuP sowie durch das Fehlen einer Tendenz zur Ausbildung von feinen Maschen in der Zwischenaderung.

Unter Berücksichtigung der hier dargestellten neuen Aspekte erscheint es – wie schon von BRAUCKMANN (1984a: 110) vermutet – zweckmäßig und unproblematisch, *Patteiskya* wieder als selbständige Gattung zu werten und den Graphiptilidae zuzuordnen. Bei Annahme einer reduktiven Entwicklung der Ader-Verzweigung dürfte *Patteiskya* der Ahnenform sowohl für *Rhabdoptilus* als

auch für *Graphiptilus* (beide BRONGNIART 1893) recht nahestehen. Die Nominat-Gattung der Familie ist bezüglich der noch geringeren Ader-Aufteilung noch stärker abgeleitet als *Rhabdoptilus*. Auch die Anordnung der Queradern in den beiden jüngeren Gattungen erscheint gegenüber den Verhältnissen bei *Patteiskya* als deutlich abgeleitetes Merkmal. Eine genauere Evolutions-Darstellung ist allerdings noch nicht möglich, solange die phylogenetische Aussagefähigkeit der einzelnen Merkmale (z.B. Lage der Hauptader-Gabelpunkte) nicht sicher faßbar ist. Es muß wohl mit einer buschartigen Radiation gerechnet werden.

6.3.1.3.1.1. *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984)

Taf. 12 Fig. 1; Abb. 24 u. 26

v* 1984a *Rhabdoptilus volmensis* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 109-110, Abb. 1.

H o l o t y p u s : Das in Taf. 12 Fig. 1 und Abb. 24 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-3a u. b (Positiv- und Negativ-Platte).

L o c u s t y p i c u s : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

M a t e r i a l : Nur der Holotypus.

D i a g n o s e : Eine Art der Gattung *Patteiskya* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Hinterflügel: Umriß plump gerundet-dreieckig, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.2:1 bei einer Länge (transversal) von ca. 51 mm. Fächerförmiger Anteil der Sr-Area relativ lang (transversal), etwa 3/7 der Flügel-Länge einnehmend, mit 3 ein- bis mehrfach gegabelten Zweigen. (Gabelung der Me sehr weit proximal gelegen, nahe der CU-Gabelung; MeP-Area nur mäßig breit (transversal). CuP ein mäßig schmales (transversal) Feld bildend, nahe seines Ursprungs gegabelt, weitere Aufteilung erst nahe dem Außenrand. Queradern meist ein wenig bogig schwingend.

M o r p h o l o g i e . –

E r h a l t u n g : Die Positiv-Platte (vgl. Taf. 12 Fig. 1) zeigt ein Hinterflügel-Paar in Dorsal-Ansicht. Beide Flügel befinden sich noch etwa in ihrer ursprünglichen Lage zueinander. Der relativ enge Winkel zwischen ihren Vorderrändern könnte auf beginnende Loslösung der Flügel vom Thorax hindeuten. Bei der von den beiden Anal-Feldern teilweise überdeckten Struktur handelt es sich sehr wahrscheinlich um einen Teil des Abdomens; die Segmentierung ist jedoch nicht mehr erkennbar, so daß diese Annahme nicht absolut sicher zu belegen ist. Vermutlich sind auch noch die übrigen Körperteile und die beiden Vorderflügel mehr oder weniger vollständig im Gestein verborgen. Es ist jedoch wenig wahrscheinlich, diese Bereiche mit herkömmlichen mechanischen Präparations-Methoden freizulegen, ohne das Fossil insgesamt zu gefährden: Schon die Präparation des ursprünglich vom Gestein bedeckten rechten Flügels sowie der Basal-Region des linken Flügels hat sich – im Gegensatz zu den Verhältnissen an zahlreichen anderen Fossilien von derselben Fundstelle – als außerordentlich schwierig erwiesen. Die ursprüngliche Chitin-Substanz ist bei diesem Tier offenbar zum Teil schon in Zersetzung übergegangen gewesen oder durch tektonische Beanspruchung partiell zerstört worden. In einigen Bereichen vor allem des rechten Flügels und des vermutlichen Abdomens sind keine Trennfugen zwischen Fossil und Matrix mehr vorhanden. Dies ist sicherlich wohl auch der Grund dafür, daß beim Aufschlagen des Gesteins nur ein sehr kleiner Teil des Tieres – die Distal-Region des linken Hinterflügels – freigelegt worden ist. Dieser Bereich zeigt auch die Aderung und die ursprüngliche Farbverteilung am deutlichsten. An der Basis des linken Flügels und am rechten Flügel sind die Feinstrukturen auch bei günstiger Beleuchtung teilweise nicht mehr sicher zu erkennen. Dies gilt besonders für die distalen Abschnitte von Sr und MeP sowie für die Bereiche der hellen Farbflecken.

Innerhalb der Schichtfläche ist das Fossil leicht tektonisch gestaucht; die Stauch-Achse verläuft diagonal zur Längs-Achse des Tieres von vorn links nach hinten rechts. Der rechte Hinterflügel ist daher ein wenig kürzer (transversal) und breiter (exsagittal) als der linke.

Da der Hauptteil des Fossils – wenn überhaupt erhalten – in der Positiv-Platte verborgen ist, zeigt die Negativ-Platte nur die schon beim Spalten des Gesteins freigelegte Distal-Region des linken Flügels.

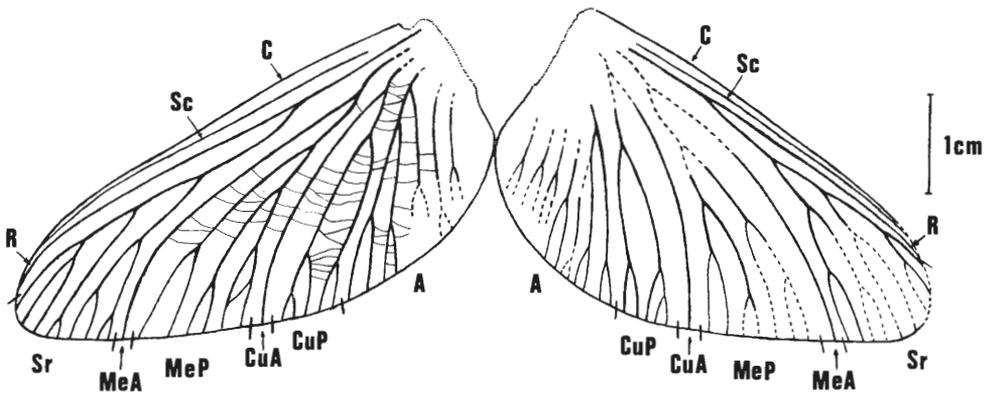


Abb. 24: *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984), Holotypus, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

M a ß e (in mm). – Linker Hinterflügel: Länge = 51; größte Breite = 23. – Rechter Hinterflügel: Länge = 46; größte Breite = 26. – Flügel-Spannweite = 93. Die Vorderränder der Flügel bilden einen Winkel von ca. 120°.

B e s c h r e i b u n g (Dorsal-Ansicht). – Hinterflügel: im Umriß plump gerundet-dreieckig, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.2:1. Vorderrand im basalen Drittel sehr schmal konvex, distal davon sodann schwach konvex gebogen, schließlich in sanftem konvexem Bogen gegen den gerundeten Apex schwingend; Hinterrand von der deutlich verschmälerten Basis aus zunächst annähernd gerade bis schwach konkav gebogen rückwärts gerichtet, sodann über einen gerundeten Knick in einen breiten, gleichmäßig konvex schwingenden Bogen übergehend, schließlich etwa vom Auftreten des CuA bis kurz vor den Apex kaum noch gebogen bis fast geradlinig verlaufend. Sc recht lang, in kleiner Entfernung vor dem Apex endend, R ebenfalls recht lang; Sr etwa 1/3 der Flügel-Länge von der Basis entfernt entspringend, mit 3 ein- bis mehrfach gegabelten Zweigen, der hintere Zweig etwa 3/7 der Flügel-Länge vom Apex entfernt entspringend; die Zweige des Sr somit einen relativ langen (transversal), leicht gebogen-dreieckigen Fächer bildend. Me an der Basis deutlich konvex gebogen, Gabelung in MeA und MeP sehr weit proximal – wesentlich näher an der Basis als der Sr-Ursprung – gelegen; MeA ungeteilt, zunächst kaum, distal kräftiger konvex gebogen; MeP nahe ihres Ursprungs gegabelt, Vorderast am linken Flügel einfach gegabelt, am rechten Flügel mit 3 Endzweigen, Hinterast zweifach dichotom aufgeteilt, die beiden proximalen End-Zweige mit einer deutlichen Verspannungs-Ader (nur am linken Flügel sichtbar; Zufallsbildung?); Anzahl der Endzweige somit 6-7; MeP-Area insgesamt mäßig breit (transversal). Cu nur wenig proximal der Me gegabelt; CuA lang, ungeteilt, gleichmäßig konvex gebogen; CuP nahe seines Ursprungs gegabelt, weitere Aufteilung in 5 Endzweige erst nahe dem Außenrand, CuP-Area mäßig schmal (transversal). Anal-Area lang (transversal), nur wenig kürzer als die halbe Flügel-Länge, reich geadert, die Hinteradern mindestens einfach gegabelt, Anzahl der Endzweige mehr als 10; A1-A3 basal miteinander verbunden und somit als AA deutbar. Zwischenadern aus mäßig dicht bis relativ weit stehenden und unregelmäßig angeordneten Queradern bestehend, diese meist ein wenig bogig schwingend, selten anastomierend. – Ursprüngliche Farbverteilung (vgl. Taf. 12 Fig. 1): Auf jedem Flügel zwei annähernd parallele, exsagittal gerichtete helle Farbbänder, bestehend aus zwei großen hintereinander liegenden ovalen Flecken; die Flecken des proximalen Bandes ineinander übergehend, die des distalen Bandes getrennt. Ein weiterer rundlicher Fleck in der Apical-Region; zahlreiche kleine, unregelmäßig verteilte rundliche Flecken in der Anal-Area.

V a r i a b i l i t ä t: Soweit der relativ ungünstig erhaltene rechte Hinterflügel einen genaueren Vergleich zuläßt, variiert die Art innerhalb der von anderen Angehörigen der Palaeodictyoptera bekannten Grenzen: An Sr, MeP, CuP und A schwankt die Lage der Gabelpunkte und damit die Länge der Gabelzweige in geringem Maße. Dabei ist die Variabilität im Bereich der Endzweige ein wenig größer als an den Haupt-Gabelpunkten. Nicht ganz festgelegt ist auch die Anzahl der Endzweige bzw. der Verzweigungs-Modus, wie ein Vergleich der Verhältnisse an MeP und Analis vermuten läßt.

B e z i e h u n g e n: Der plump-dreieckige Umriß und die Lage beider Flügel zueinander zeigen, daß es sich nur um Hinterflügel handeln kann. Im Umriß, in der relativ spärlichen Ader-Verzweigung und in

der Art der Zwischenaderung ähneln sie sehr den übrigen Angehörigen der Graphiptilidae. Wie schon von BRAUCKMANN (1984a: 110) vermutet, hat ein ausführlicher Vergleich inzwischen ergeben, daß besonders weitgehende morphologische Übereinstimmung – bei sogar etwa gleicher Größe – mit der nur unwesentlich älteren Art *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958 besteht. Die Ähnlichkeit in den Grund-Strukturen hat sich als so groß erwiesen, daß beide Formen hier als congenerisch aufgefaßt werden. Der gegenüber dem eindeutigen Hinterflügel von *P. volmensis* deutlich schlankere Flügel-

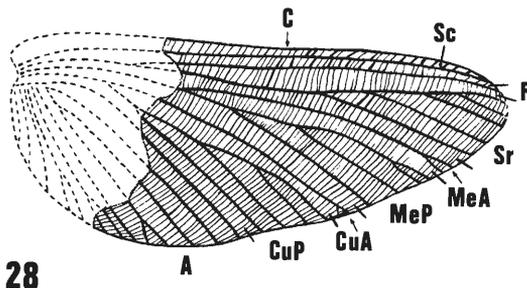
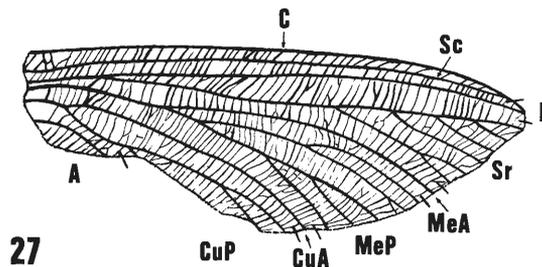
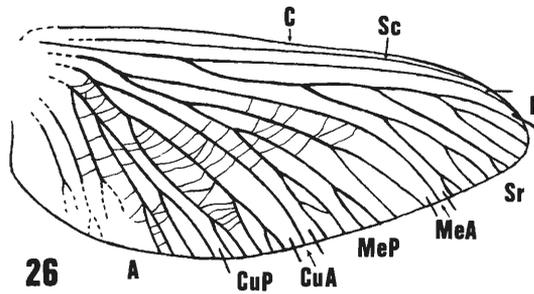
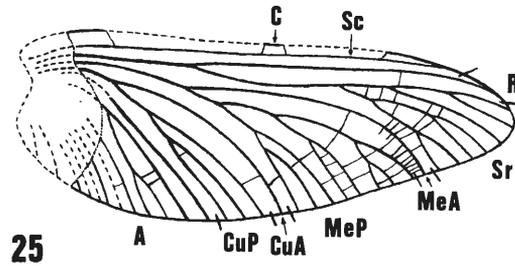


Abb. 25-28: Vergleichende Darstellung der Flügel-Aderung der Graphiptilidae (ohne einheitlichen Maßstab). – 25: *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958 (Typus-Art) (umgezeichnet nach LAURENTIAUX 1958: Abb. 1 und DEMOULIN 1958: Abb. 1), höheres Namurium B (Subzone R2b), Schmiedestraße N Wuppertal (West-Deutschland). – 26: *P. volmensis* (BRAUCKMANN 1984) (nach dem Holotypus), oberes Namurium B (Subzone R2c), Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 27: *Rhabdoptilus edwardsi* BRONGNIART 1893 (Typus-Art) (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1969: Abb. 39), Stephanium, Commeny (Frankreich). – 28: *Graphiptilus heeri* BRONGNIART 1893 (Typus-Art) (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1969: Abb. 37), Stephanium, Commeny (Frankreich). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Umriß von *P. bouckaerti* ist dabei nicht hinderlich, wenn dieser Rest nunmehr endgültig als Vorderflügel gedeutet wird. Damit fügt sich *Patteiskya* völlig in die Verhältnisse ein, wie sie von vielen Angehörigen der Palaeodictyoptera bekannt sind und wie wir sie auch von den Graphiptilidae erwarten sollten. Wie schon im Abschnitt „Beziehungen“ bei der Gattung *Patteiskya* betont, ist eine Zuordnung zu den Lycocercidae nach den hier dargelegten Untersuchungs-Ergebnissen nicht mehr möglich.

Bei allen Übereinstimmungen mit *P. bouckaerti* zeigt das Vorhaller Exemplar aber doch auch einige Abweichungen, die zum Teil über die bisher – von anderen Arten der Palaeodictyoptera bekannten – Grenzen der intraspezifischen Variabilität erheblich hinausgehen und somit die Abtrennung auf der Art-Ebene notwendig machen. Vor allem unterscheidet sich *P. volmensis* von der Typus-Art durch (1) den wesentlich weiter proximal, nur knapp vor der Cu-Gabelung gelegenen Ursprung der MeP. Zwar ist eine gewisse Variabilität auch in der Lage der Haupt-Gabelpunkte zu erwarten, doch ist eine derartig weite Verlagerung, wie sie hier zwischen den beiden *Patteiskya*-Arten besteht, bisher nicht bekannt und somit unwahrscheinlich. Auch aus dem Verhalten der übrigen beiden Arten der Graphiptilidae läßt sich eine derartige Variabilität nicht ableiten: alle bekannten Stücke sind nur durch Hinterflügel belegt, die in diesem Merkmal nahezu vollständig mit dem Vorderflügel von *P. bouckaerti*, nicht jedoch mit dem Hinterflügel von *P. volmensis* übereinstimmen. Die Lage der Me-Gabelung dürfte daher ein gut verwendbares Merkmal für die artliche Trennung sein. Daneben weicht *P. volmensis* aber auch noch ab durch: (2) die deutlich längere (transversal), etwas stärker aufgeteilte Sr-Area; (3) die schmalere (transversal) und weniger gegliederte MeP-Area; (4) die etwas breitere (transversal) CuP-Area und (5) die weniger starr angeordneten, meist etwas bogig schwingenden und zuweilen anastomierenden Queradern.

Aussagen über die phylogenetischen Zusammenhänge lassen sich bei dem geringen Formenbestand noch nicht machen.

Lebensweise: Siehe Abschnitt „Lebensweise“ bei *Lithomantis varius* n. sp.

6.3.1.4. Familie Breyeriidae HANDLIRSCH 1906

Diagnose (im wesentlichen nach KUKALOVÁ 1969: 464): Relativ großwüchsig, Vorder- und Hinterflügel etwa gleich lang (transversal), schlank bis breit (exsagittal), Hinterflügel breiter als Vorderflügel, oft dreieckig im Umriß. Sc kurz, meist nicht mehr als 2/3 der Flügel-Länge einnehmend. R und Me nahe der Basis einander genähert bis berührend. Hauptadern mit nur wenigen, weit voneinander entfernt verlaufenden Ästen. MeA und CuA ungeteilt; MeP ein- bis mehrfach dichotom verzweigt; CuP gewöhnlich nur gegabelt, selten einen weiteren Seitenzweig entsendend. Zwischenaderung aus dicht bis weit stehenden, unregelmäßig angeordneten, feinen und oft anastomierenden (dann bisweilen mässig erscheinenden) Queradern bestehend.

Bemerkungen: Die Breyeridae sind vor wenigen Jahren mehrfach Gegenstand ausführlicherer Stellungnahmen gewesen (CARPENTER 1967; KUKALOVÁ 1959 und 1969; LAURENTIAUX & LAURENTIAUX 1962 und 1964). Dabei setzte sich immer mehr die Auffassung durch, daß von den früher bis zu 6 in dieser Familie zusammengefaßten Gattungen nur 2 einer kritischen Betrachtung standhalten: die Nominat-Gattung *Breyeria* DE BORRE 1875 und *Stobbsia* HANDLIRSCH 1906. Möglicherweise gehört auch noch *Megaptiloides* HANDLIRSCH 1906 als dritte Gattung hierher; eine eindeutige Aussage hierüber ist jedoch nicht möglich, weil das einzige der Gattung zugrundeliegende Stück zu sehr fragmentarisch erhalten ist. Die übrigen ehemals als Gattungen betrachteten Taxa – *Borrea* BRONGNIART 1893, *Breyeriopsis* LAURENTIAUX 1950 und *Pseudoborrea* HANDLIRSCH 1919 – werden jetzt gewöhnlich als Synonyme von *Breyeria* gewertet. Tatsächlich bestehen alle möglichen Merkmals-Kombinationen und Übergänge zwischen den Extremen in Flügel-Umriß, Ader-Aufteilung und Dichte der Zwischenaderung, die eine engere Gruppierung in phylogenetisch fundierte Artengruppen oder gar in höhere taxonomische Einheiten beim derzeitigen Stand der Kenntnis verhindern.

Durch den Neufund von Vorhalle kommt aber noch eine Form hinzu, die in einigen wichtigen Merkmalen (siehe Abschnitt „Beziehungen“ bei *Jugobreyeria* n. g.) aus dem bisher von Angehörigen der Breyeriidae bekannten Rahmen herausfällt und daher als Vertreter einer selbständigen Gattung angesehen wird. Im Gegensatz zu den meisten anderen Vorhaller Palaeodictyoptera-Arten konnte dieses Stück leider nur unvollständig geborgen werden, so daß die Körper-Gestalt der Breyeriidae vorerst noch unklar bleibt. Es bleibt zu hoffen, daß weitere Funde von dieser Lokalität vollständiger erhalten sein werden.

Taxa und ihre Verbreitung:

- (1) *Breyeria borinensis* DE BORRE 1875 (Typus-Art), Westfalium C von Jemappes (Belgien); (2) *B. barborae* KUKALOVÁ 1959, Namurium C, Grube Barbora bei Karviná, Mähren (ČSSR); (3) *B. boulei* (MEUNIER 1910) (Typus-Art von *Pseudoborrea* HANDLIRSCH 1919), Stephanium von Commentry (Frankreich); (4) *B. ? britannica* LAURENTIAUX & LAURENTIAUX-VIEIRA 1951, mittl. Westfalium B von Barnsley, Yorkshire (England); (5) *B. ? constantini* KELLER 1935, ob. Westfalium A, Zeche Constantin der Große bei Bochum, Ruhr-Gebiet (West-Deutschland); (6) *B. delruei* (LAURENTIAUX 1950) (Typus-Art der Organ-Gattung *Breyeriopsis* LAURENTIAUX 1950), Westfalium B (? bis Basis Westfalium C), Raum Valenciennes (Nord-Frankreich); (7) *B. lachlani* (BRONGNIART 1893) (Typus-Art von *Borrea* BRONGNIART 1893), Stephanium von Commentry (Frankreich); (8) *B. limburgica* LAURENTIAUX 1950, ob. Westfalium A, Grube Julia E Heerlen, Süd-Limburg (Niederlande); (9) *B. rappi* CARPENTER 1967, Westfalium C, Anderson Co., Tennessee (U.S.A.); (10) *B. stopai* LAURENTIAUX & LAURENTIAUX-VIEIRA 1951, Westfalium C, Escarpelle, Raum Valenciennes (Nord-Frankreich); (11) *B. vrankeni* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1964, Westfalium B, Grube Maurits NE Maastricht, Süd-Limburg (Niederlande); (12) *B. sharovi* (SINITSHENKOVA 1979) und (13) *B. triramosa* (SINITSHENKOVA 1979), beide aus dem Stephanium Sibiriens;
- (14) *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. (Typus-Art), ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);
- (15) ? *Megaptiloides brodei* (BRONGNIART 1893) (Typus-Art), Stephanium von Commentry (Frankreich);
- (16) *Stobbsia woodwardiana* HANDLIRSCH 1908 (Typus-Art), Westfalium, Foley bei Longton, Staffordshire (England).

An nicht exakt bestimmbar, fragmentarischen Funden kommen noch hinzu: (17) *Breyeria* cf. *delruei* (LAURENTIAUX 1950) (in LAURENTIAUX & LAURENTIAUX-VIEIRA 1951) [= *B. constantini* KELLER (fide Wo. SCHMIDT 1962: 854), etwa Grenze Namurium C/Westfalium A, Belgien; (18) *B. sp.* LAURENTIAUX 1950, ob. Westfalium B, Grube Hendrik N Heerlen, Süd-Limburg (Niederlande); (19) *B. ? sp. B* (LAURENTIAUX 1950) (fide LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1962: 175), ob. Westfalium A, Grube Emma NW Heerlen, Süd-Limburg (Niederlande).

Die Breyeriidae haben danach ihren Verbreitungs-Schwerpunkt in Europa, insbesondere in West-Europa; nur 3 Arten sind außerhalb dieses Gebietes, in Nord-Amerika bzw. Sibirien, gefunden worden. Die stratigraphische Reichweite vom oberen Namurium B bis zum Stephanium (etwa 30 Millionen Jahre) entspricht der Verbreitung der Lithomantidae. *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. ist das älteste Taxon der Familie.

6.3.1.4.1. *Jugobreyeria* n. g.

Derivatio nominis: lat. iugum, -i (neutr.) = das Joch, die Verbindung: die Queradern ziehen die Aderzweige zum Teil joch-artig zusammen; im Zusammenhang mit dem Namen der nahe verwandten Gattung *Breyeria*.

Typus-Art: *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp.

Diagnose: Flügel-Umriß sehr schlank-dreieckig, Verhältnis Länge : Breite (Vorderflügel) > 3.5:1. Sc kurz (transversal), auf R endend. Sr mit drei Ästen, mindestens der proximale davon reicher aufgeteilt, mit 3-4 Endzweigen. Adern von Sr, Me und Cu nur sehr wenig konvex gebogen. Queradern fein, weit bis sehr weit stehend, unregelmäßig angeordnet, meist etwas bogig verlaufend, selten verzweigt, fast nie anastomierend; vor allem die Endzweige durch die Queradern oft joch-förmig verbunden und zusammengezogen, die Aderung damit zellen-artig erscheinend.

Zugehörige Arten: Bisher nur die Typus-Art.

Beziehungen: *Jugobreyeria* n. g. vereinigt unter Beibehaltung des Grund-Bauplans der Breyeriidae einige ursprüngliche und einige stark abgeleitete Merkmale. Als ursprünglich dürfte vor allem die noch recht weitgehende Aufteilung des proximalen Sr-Astes gelten, da die als Ausgangsgruppe in Frage kommenden Familien, wie z.B. die Homiopteridae, durch eine reichhaltige Ader-Verzweigung gekennzeichnet sind. Bei den übrigen Arten der Breyeriidae sind die Äste des Sr gewöhnlich nur einfach gegabelt verzweigt; selten – so bei *Breyeria vrankeni* und bei *Stobbsia woodwardiana* – tritt ein dritter Endzweig hinzu. Stark abgeleitet sind demgegenüber (1) der für die Familie ungewöhnlich schlan-

ke Flügel-Umriß (Verhältnis Länge : Breite > 3.5:1) und (2) die joch-förmige Ausbildung der entfernt stehenden Queradern, die dem Geäder ein weitgehend zelliges Gepräge geben.

Soweit bei den übrigen Arten die im Umriß allein vergleichbaren Vorderflügel bekannt sind, übersteigt der Längen/Breiten-Quotient kaum einmal den Wert 3:1; lediglich bei *Breyeria rappi* liegt er bei ca. 3.2:1, dennoch ist diese Art im Apical-Bereich deutlich plumper als *Jugobreyeria* n. g.

Die Ausbildung der Queraderung ist bei *Breyeria* nicht einheitlich: neben Arten mit ausgesprochen dichter Queraderung – *B. lachlani*, *B. borinensis* – gibt es Formen mit zumindest teilweise relativ weit stehenden Queradern – *B. boulei*, *B. rappi*, *B. vrankeni*. Bei keiner jedoch ist die Anzahl der Queradern so gering wie bei *Jugobreyeria* n. g. Desgleichen fehlt allen diesen Arten – bis auf *B. rappi* – die durch die joch-förmigen Queradern bewirkte Verengung der Ader-Zwischenräume und damit das zellige Ader-Gepräge. Bei *B. rappi* ist dieses Merkmal im Bereich der Me und der Anal-Area bisweilen gerade eben angedeutet, aber nicht deutlich entwickelt.

Immerhin tendiert *B. rappi* als einzige aller *Breyeria*-Arten im relativ schlanken Flügel-Umriß und dem zelligen Ader-Gepräge morphologisch ein wenig in Richtung auf *Jugobreyeria* n. g. Als Ahnenform für die neue Gattung dürfte daher eine Form zu suchen sein, die *B. rappi* recht ähnlich ist, aber eine reichere Verzweigung zumindest der proximalen Sr-Äste aufweist.

Trotz ihres hohen stratigraphischen Alters ist *Jugobreyeria* n. g. in ihrer Merkmals-Kombination die am stärksten abgeleitete Form der Breyeriidae, die morphologisch sehr leicht zu erkennen ist. Es ist daher zweckmäßig, sie als selbständige Gattung zu werten.

Über die oben diskutierten Merkmale hinaus unterscheidet sich *Stobbsia* HANDLIRSCH 1908 von der neuen Gattung auffällig durch (1) die am Vorderrand endende Sc und (2) die Verspannungs-Ader zwischen Sr und MeA. *Megaptiloides* HANDLIRSCH 1906 unterscheidet sich außer durch die sehr dichte Zwischenaderung und den plumpen Flügel-Umriß vor allem durch die sehr lange Sc.

6.3.1.4.1.1. *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp.

Taf. 13 Fig. 1; Abb. 29

Derivatio nominis: Nach den Findern, Frau I. SIPPEL und Herrn W. SIPPEL (beide Ennepetal), die ihre Funde bereitwillig für die Bearbeitung zur Verfügung gestellt und diese Arbeit damit maßgeblich unterstützt haben.

Holotypus: Das in Taf. 13 Fig. 1 und Abb. 29 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung W. SIPPEL, Nr. S-N 702.

Locus typicus: Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum: Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Material: Nur der Holotypus.

Diagnose: Die typische und vorerst einzige bekannte Art von *Jugobreyeria* n. g. mit der kennzeichnenden Merkmals-Kombination der Gattung (siehe dort).

Morphologie. –

Erhaltung (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 29; dort jedoch in Ventral-Ansicht und damit seitenverkehrt). Das vermutlich ursprünglich vollständige Insekt ist an einer diagonal zur Längsachse verlaufenden Klufffläche zerteilt und zerbrochen. Geborgen werden konnten nur Teile der beiden in situ liegenden linken Flügel; der Körper und die beiden rechten Flügel dürften als verloren gelten. Am vollständigsten liegt der linke Vorderflügel vor: hier fehlen nur die Anal-Area und die unmittelbare Basis der Hauptader-Stämme. Vom linken Hinterflügel ist nur die Apical-Region bis einschließlich des proximalen Sr-Astes vorhanden; die Aderung ist distal zum Teil sehr undeutlich sichtbar. Erhalten ist an beiden Flügel-Resten die Dorsal-Membran in Ventral-Ansicht. Dies ist ersichtlich aus der Verteil-

lung der positiven und negativen Adern: die ursprünglich positiven Adern C, R, MeA und CuA sind in die Platte hineingesenkt, wogegen die negativen Adern Sc, Sr, MeP, CuP und A aus der Platte herausragen.

Wegen der ungünstig – spitzwinklig – zur Schichtung liegenden Schieferung ist das Gestein beim Aufschlagen nicht gleichmäßig in der Einbettungs-Ebene gespalten, so daß zunächst nur etwa die distale Hälfte des Vorderflügels frei lag. Die übrigen erhaltenen Bereiche lagen in den Splintern der Gegenplatte (= Positiv-Platte) verdeckt und sind vom Besitzer, Herrn W. SIPPEL (Ennepetal), über ein Umbettungs-Verfahren in hervorragender Weise hinzugefügt worden. Daraus resultieren die beiden feinen Quer-Risse im Vorderflügel.

M a ß e (in mm). – Linker Vorderflügel: erhaltene Länge = 69; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 75-78; größte Breite = 21. – Linker Hinterflügel: erhaltene Länge = 42.5; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 75; größte erhaltene Breite = 14.

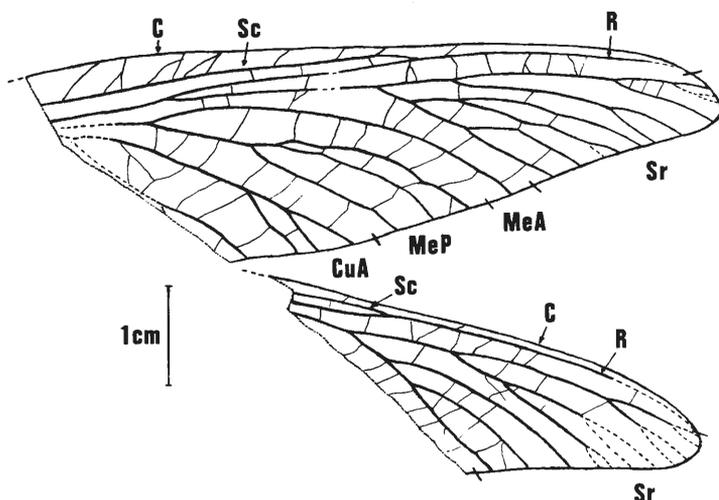


Abb. 29: *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp., Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

B e s c h r e i b u n g . – Linker Vorderflügel: Umriß sehr schlank-dreieckig, besonders im distalen Bereich; Verhältnis Länge : Breite (soweit erhalten) = 3.3:1; Verhältnis Länge : Breite am vollständigen Flügel (geschätzt) = ca. 3.7:1; größte Breite etwa in der Anal-Region. Vorderrand in der basalen Hälfte leicht konvex gebogen, sodann annähernd geradlinig verlaufend; distale Umbiegung sehr schmal und asymmetrisch gerundet; Apex daher leicht rückwärts verlagert. Hinterrand im Bereich der Anal-Area vermutlich leicht konvex gebogen, bei CuP schwach eingeschnürt, von der CuA bis über die MeA hinaus sehr schwach und ein wenig unregelmäßig konvex schwingend, im Bereich des Sr sodann sehr schwach konkav umgebogen, schließlich konvex in die distale Umbiegung übergehend. Ante-Subcostal-Area im Proximal-Abschnitt recht breit (exsagittal). Sc kurz (transversal), etwa 2/5 (= 30 mm) der gesamten Flügel-Länge vom Apex entfernt auf R treffend. R lang (transversal), bis in die Nähe des Apex reichend; Sr etwa 1/3 der gesamten Flügel-Länge von der Basis entfernt entspringend; Sr-Area mäßig lang (transversal), schmal-dreieckig, aus 3 deutlich entwickelten Zweigen bestehend: der distale Zweig ungeteilt, der mittlere einfach gegabelt, der proximale sogar zweifach dichotom aufgeteilt und daher insgesamt mit 4 Endzweigen. Me dicht proximal des Sr-Ursprungs gegabelt; MeA ungeteilt, mäßig konvex gebogen; MeP etwa 1/3 seiner gesamten Länge vom Ursprung entfernt gegabelt, der vordere Ast sehr dicht distal davon nochmals gegabelt, MeP insgesamt mit 3 Endzweigen. Cu-Gabelung deutlich proximal der Me-Gabelung gelegen; CuA (außer im unmittelbaren Ursprungs-Bereich) annähernd geradlinig verlaufend, spitzwinklig auf den Hinterrand treffend, relativ nahe dem Hinterrand zwei Seitenzweige an seiner Proximal-Seite entsendend; CuP vermutlich nur einfach und relativ nahe dem Hinterrand gegabelt, Hinweise auf weitere Aufteilung fehlen. Queradern fein, weit voneinander entfernt und unregelmäßig angeordnet, meist etwas bogig verlaufend; die Endzweige an Sr, Me und Cu von den Queradern meist deutlich joch-förmig verbunden und zusammengezogen, die Adern hier daher zellen-artig erscheinend; Queradern in diesem Bereich fast durchweg unverzweigt, zwischen C und Sc bzw. R und Sr hingegen zuweilen gegabelt, aber nie anastomierend; nur eine Que-

rader-Anastomose nahe der Cu-Gabelung sichtbar; Anzahl der Ader-Zellen entsprechend den weit stehenden Queradern gering: zwischen MeA und MeP z.B. 8 Zellen, im Fächer des proximalen Sr-Astes sogar nur 7 Zellen vorhanden. – Linker Hinterflügel: Soweit erhalten, im Gesamt-Gepräge dem Vorderflügel entsprechend. Abweichungen: Sc noch kürzer, 34 mm (ca. 4/9 der geschätzten Gesamtflügel-Länge) vom Apex entfernt auf R treffend. Die beiden distalen Sr-Äste stärker verzweigt: vorderer Zweig wahrscheinlich gegabelt, mittlerer Zweig wohl zweifach dichotom gegabelt; proximaler Sr-Zweig hingegen nur mit insgesamt 3 Endzweigen. – Wie aus der Lage beider Flügel zueinander hervorgeht, müssen sie einander etwa im basalen Drittel überdeckt haben, ähnlich wie es auch von *Breyeria vrankeni* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1964 bekannt ist.

V a r i a b i l i t ä t: Aussagen über die Variabilität zwischen linken und rechten Flügeln sind erhaltungsbedingt nicht möglich. Die Aderungs-Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterflügel sind in der Beschreibung (siehe oben) hervorgehoben. Wie weit sie auf intraspezifischer Variabilität beruhen oder genetisch fixiert sind, ist derzeit nicht zu beurteilen. Das stark reduktive Verhalten – die relativ geringe Anzahl von Adern und Zellen – läßt analog zu reduktiv abgeleiteten rezenten Formen eher an eine gewisse Konstanz der Merkmale denken.

B e z i e h u n g e n: *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. ist die typische und vorerst einzige bekannte Art dieser Gattung; für sie gelten daher die bei der Gattungs-Darstellung herausgestellten Beziehungen (siehe oben).

L e b e n s w e i s e: Auch hier dürften weitgehend die für *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 bzw. für *Lithomantis varius* n. sp. vorgestellten Annahmen zutreffen (siehe dort). Wie bei

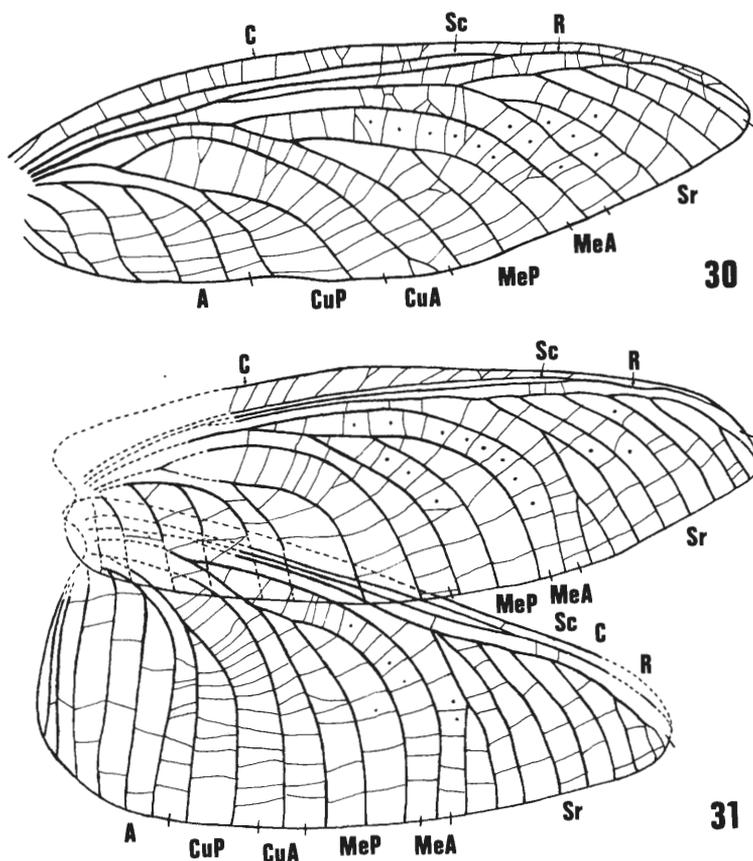


Abb. 30-31: Die Flügel-Aderung einiger Arten von *Breyeria*, zum Vergleich mit *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. (ohne einheitlichen Maßstab). – 30: *Breyeria rappi* CARPENTER 1967 (umgezeichnet nach CARPENTER 1967: Abb. 1), Westfalium C, Tennessee (U.S.A.). – 31: *B. vrankeni* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1964 (umgezeichnet nach LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1964: Abb. 2), Westfalium B, Süd-Limburg (Niederlande). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

wohl allen Arten der Breyeriidae überdecken auch bei *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. Vorder- und Hinterflügel einander an der Basis zu einem gewissen Teil; somit zeigen sich noch Anklänge an die ursprünglicheren Homiopteridae, die vermutlich auch Ausdruck einer ähnlichen Flugweise sind.

6.3.1.5. Familie Dictyoneuridae HANDLIRSCH 1906

D i a g n o s e : siehe KUKALOVÁ (1970: 6-7).

B e m e r k u n g e n : Die Dictyoneuridae sind eine der berühmtesten, am längsten bekannten und – dank der ausführlichen Revision durch KUKALOVÁ 1970 – auch eine der am besten bekannten Familien der Palaeodictyoptera. Wegen ihrer als „einfach“ gedeuteten Aderung galten sie lange Zeit als die ursprünglichsten Angehörigen dieser Ordnung und damit als die altertümlichsten geflügelten Insekten überhaupt. Durch den Nachweis sehr viel ursprünglicherer Merkmale beispielsweise bei den Homiopteridae haben die Dictyoneuridae diese Bedeutung verloren. Wie unter anderem ihre geringe Aderzahl zeigt, dürfte es sich vielmehr um eine recht stark reduktiv abgeleitete Formengruppe handeln, die einen wesentlich moderneren Typ der Palaeodictyoptera verkörpert.

Z u g e h ö r i g e G a t t u n g e n : siehe KUKALOVÁ (1970 : 7) und GUTHÖRL (1934), dazu *Schmidtopteron* BRAUCKMANN & HAHN 1978 aus dem höheren Namurium B (Subzone R2b) von Schmiedestraße N Wuppertal (West-Deutschland).

Z e i t l i c h e u n d r ä u m l i c h e V e r b r e i t u n g : Höheres Namurium B (Subzone R2b) bis Stephanium von Europa; die Lebensdauer der Familie beträgt somit etwa 30 Millionen Jahre.

6.3.1.5.1. *Dictyoneura* GOLDENBERG 1854

T y p u s - A r t : *Dictyoneura libelluloides* GOLDENBERG 1854.

D i a g n o s e (emend.): Vorder- und Hinterflügel annähernd isomorph. Flügel-Umriß mäßig schlank, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.6:1 bis 2.9:1; größte Breite (exsagittal) proximal der Flügel-Mitte gelegen; Vorderrand annähernd gerade bis sehr schwach konvex gebogen; Hinterrand kräftig konvex gebogen. Sc mäßig lang bis lang (transversal). R sehr lang (transversal), bis fast in den Apex reichend. Ursprung von Sr, MeP und CuP nahe der Flügel-Basis gelegen. Sr und MeP mäßig stark bis stark verzweigt; CuP einfach gegabelt. Anal-Area mäßig lang bis lang (transversal), entsprechend mäßig bis reich geädert. Archedictyon relativ weitmaschig.

A r t e n u n d i h r e V e r b r e i t u n g : (1) *Dictyoneura libelluloides* GOLDENBERG 1854 (Typus-Art), (mittl. ?) Westfalium D, Grube Gersweiler, Saar-Gebiet (West-Deutschland); (2) *D. kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983, ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); (3) *D. nigra* KLIVER 1883, (unt. ?) Westfalium D, Grube Frankenholz, Saar-Gebiet (West-Deutschland). – Die Angabe „Westfal C“ für die beiden Arten aus dem Saar-Gebiet bei GUTHÖRL (1934: 52 und 53) ist von GUTHÖRL (1936) in die noch heute gültige Datierung „Westfal D“ korrigiert worden; siehe auch GUTHÖRL (1951) und GUTHÖRL (1962: 226). – *Dictyoneura* ist somit bisher nur aus dem oberen Namurium B und aus dem Westfalium D von West-Deutschland bekannt.

6.3.1.5.1.1. *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983

Taf. 13 Fig. 2; Abb. 32 und 35

- v 1982 Dictyoneuridae gen. et sp. indet. – BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 15.
- v 1983b Dictyoneuridae gen. et sp. indet. – BRAUCKMANN & KOCH, *Prothelyphonus*: 71, Abb. 9.
- v *1983c *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH, weitere neue Insektenart Vorhalle-Schichten: 4-5, Abb. 1a-b u. 4.
- v 1984 *Dictyoneura kemperi*. – Koch, Devon etc.: 106, Abb. 113 u. 116 (pt.)

H o l o t y p u s : Das in Taf. 13 Fig. 2 und Abb. 32 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-1a-b (Positiv- und Negativ-Platte).

L o c u s t y p i c u s : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatischen Stratigraphie).

M a t e r i a l : Nur der Holotypus.

D i a g n o s e : Eine Art der Gattung *Dictyoneura* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Vorder- und Hinterflügel annähernd isomorph. Flügel-Umriß relativ plump, Verhältnis Länge : Breite = 2.7:1 bei einer Länge (transversal) von ca. 43 mm (Vorderflügel) bzw. ca. 2.5:1 (Hinterflügel). Sc relativ lang (transversal). Sr-Area schmal-fächerförmig, Sr mit nur 2 Zweigen, der proximale davon jedoch reicher verzweigt. MeP mehrfach verzweigt, mit 5 Endzweigen. Anal-Area lang (transversal), etwa 3/7 der Gesamt-Länge des Flügels einnehmend, mit mindestens 6 Adern. Flügel-Hinterrand im Bereich der Anal-Area relativ wenig konvex gebogen.

M o r p h o l o g i e . –

E r h a l t u n g (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 32; dort jedoch nach der Negativ-Platte und somit seitenverkehrt): Die Spaltebene zwischen Positiv- und Negativ-Platte liegt weitgehend in der Mitte zwischen Dorsal- und Ventral-Membran der Flügel. Dementsprechend ist von den Flügeln auf der Positiv-Platte jeweils die Ventral-Membran in Dorsal-Ansicht, auf der Negativ-Platte hingegen die Dorsal-Membran in Ventral-Ansicht erhalten. Die Reste des Körpers liegen in Ventral-Ansicht vor. Das Caput ist nicht sichtbar. Am Thorax sind Meso- und Metathorax im Umriß nahezu vollständig erhalten, der Prothorax scheint zu fehlen. Alle Beine befinden sich noch in situ und sind mehr oder weniger vollständig, aber zum Teil recht undeutlich erkennbar. Vom Abdomen sind hinten links ein Teil durch eine diagonal zur Längsachse des Tieres verlaufende Kluftfläche sowie der Bereich der linken Pleurae abgetrennt und verlorengegangen; die übrigen Abdominal-Bereiche sind zwar fast komplett, hinsichtlich feinerer Details (u.a. Segmentierung) jedoch nur dürtig erhalten.

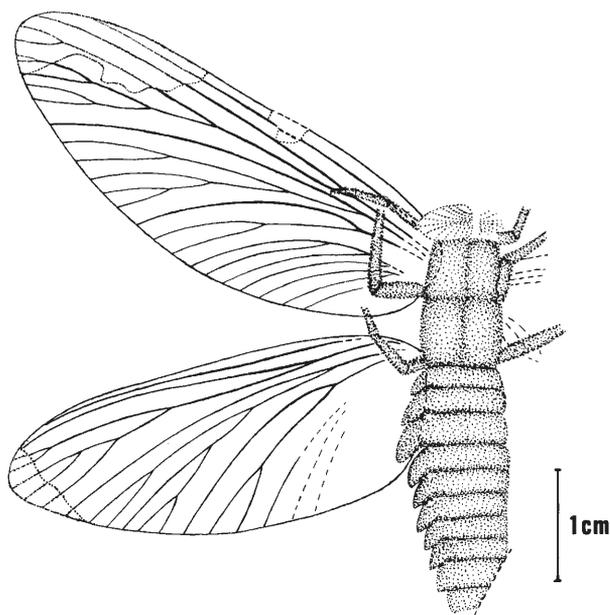


Abb. 32: *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt; apicale Flügel-Bereiche ergänzt nach der Positiv-Platte), Umriß der Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben): siehe Abschnitt „Erhaltung“, Aderung der Prothoracal-Flügel frei rekonstruiert. – Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Auf der Positiv-Platte sind alle 4 Flügel zumindest in den Umrissen erkennbar. Diese Platte ist jedoch sehr zerbrechlich und daher beim Transportieren stark gefährdet; sie zeigt außerdem die Aderungsverhältnisse längst nicht so deutlich wie die Negativ-Platte. Die Beschreibung basiert daher im wesentlichen auf der Negativ-Platte. Hieraus sind zwar nur die beiden rechten Flügel erhalten, diese zeigen jedoch die Aderung besser. Die fehlenden Apical-Regionen beider Flügel sind nach der Positiv-Platte ergänzt. Gut erkennbar ist die Aderung auch auf der Negativ-Platte nur am rechten Vorderflügel; schon am rechten Hinterflügel ist sie proximal nicht mehr exakt zu rekonstruieren. Ein Archedictyon ist – möglicherweise erhaltungsbedingt? – nicht sichtbar. Wie aus dem recht großen Abstand zum Vorderflügel und der Lage querab vom Abdomen hervorgeht, scheint der rechte Hinterflügel vom Metathorax gelöst und ein wenig nach hinten verschoben zur Einbettung gelangt zu sein.

Auf der Negativ-Platte ist vor dem Mesothorax und vor der Basis des rechten Vorderflügels – etwa dort, wo der rechte Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Lobus) zu erwarten wäre – eine quer-ovale Struktur angedeutet. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um den Prothoracal-Flügel oder zumindest um die Region, aus der dieser weggebrochen ist. Da aber keine feineren Details erkennbar sind, ist diese Vermutung nicht absolut sicher zu belegen.

M a ß e (in mm; nach der Negativ-Platte). – (1) Körper (erhaltungsbedingt nur ungefähre Angaben). – Längen: Gesamt-Länge des erhaltenen Abschnitts = ca. 36; Komplex Mesothorax + Metathorax = ca. 11.5; Abdomen = ca. 23. – Breiten: Thorax = ca. 7.3; Abdomen (maximal) = ca. 11. – (2) Flügel: Vorderflügel-Länge (transversal) = ca. 43; Vorderflügel-Breite (exsagittal) = 16; Hinterflügel-Länge (transversal) = ca. 39; Hinterflügel-Breite (exsagittal) = 16. Gesamte Flügel-Spannweite = ca. 95.

B e s c h r e i b u n g (im wesentlichen nach der Negativ-Platte). –

K ö r p e r: Insgesamt plump gebaut; Komplex Mesothorax + Metathorax relativ lang (sagittal); Abdomen im Verhältnis dazu recht kurz, Abdominal-Segmente seitlich zu sichel-förmig nach hinten gerichteten Pleurae verlängert. –

F l ü g e l: Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) wahrscheinlich relativ kleinflächig quer-oval, distal gerundet-zugespitzt (Einschränkungen zu dieser Deutung: siehe Abschnitt „Erhaltung“). – Rechter Vorderflügel: Umriß relativ plump, an der Basis deutlich eingeschnürt, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.7:1, größte Breite etwa 3/7 der Flügel-Länge von der Basis aus entfernt. Vorderrand im basalen Drittel sehr schwach konvex, proximal davon ebenfalls sehr schwach konkav gebogen, danach allmählich in die relativ stumpf gerundete distale Umbiegung übergehend, über eine weite Strecke fast geradlinig wirkend. Hinterrand von der eingeschnürten Basis aus im Bereich der Anal-Area zunächst stark, denn schwächer konvex gekrümmt nach hinten ziehend, sodann etwa beim Auftreffen der Cu-Äste umbiegend und in schwach gekrümmtem Bogen gegen den Apex schwingend. Sc und R subparallel und wenig gebogen verlaufend; Sc recht lang (transversal), erst in der Nähe der Apical-Region auf den Außenrand treffend; R sehr lang (transversal), bis fast in den Apex reichend; Abstände C-Sc und Sc-R etwa gleich. Ursprung des Sr etwa 1/5 der Flügel-Länge von der Basis entfernt; Sr mit nur 2 Ästen, der distale Ast kurz und ungeteilt, der proximale Ast verzweigt, Sr somit insgesamt mit mindestens 6 Endzweigen, Sr-Area nur schmal fächerförmig, wenig gebogen. Gabelung der Me knapp proximal des Sr-Ursprungs gelegen; MeA ungeteilt, MeP zweifach dichotom gegabelt, der proximale Gabelzweig nochmals gabelig geteilt, MeP insgesamt mit 5 Endzweigen. Cu wiederum sehr knapp proximal der Me gegabelt; CuA ungeteilt, CuP einfach gegabelt. Anal-Area relativ lang (transversal), etwa 3/7 der Gesamtlänge des Flügels einnehmend, mit mindestens 6-7 ungeteilten, schwach konvex gekrümmt gegen den Hinterrand schwingenden Analis-Adern, A1 bis A4 (= AA) basal miteinander verbunden, die proximalen Analis-Adern zur AP gehörend. – Rechter Hinterflügel: Bei gleicher Breite (exsagittal) geringfügig kürzer (transversal) und damit plumper im Umriß als Vorderflügel (Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.5:1), diesem in Gesamtgestalt, Proportionen und Aderung sehr ähnlich. Abweichungen bestehen nur im Verzweigungs-Modus des Sr: der proximale der beiden Sr-Äste ist weniger verzweigt; Sr insgesamt nur mit 4 Endzweigen.

V a r i a b i l i t ä t: Soweit erkennbar, bestehen zwischen den beiden Vorderflügeln keine deutlichen Differenzen im Verzweigungs-Modus und in der Anzahl der Endzweige, lediglich die Länge der Endzweige und damit die Lage der Gabel-Punkte lassen eine geringfügige Variabilität erahnen. Daß die Variabilität etwas größer sein könnte, deutet sich – sofern die ungünstige Erhaltung einen Vergleich zuläßt – an den beiden Hinterflügeln an: Hier scheint der Verzweigungs-Modus am Sr zu variieren. Am rechten Hinterflügel entsendet der Sr nur 2 Äste, von denen der proximale in 3 Zweige aufgeteilt ist. Die gleiche Anzahl von Endzweigen zeigt der Sr zwar auch am linken Hinterflügel, doch sind sie hier

anscheinend auf 3 Äste zurückzuführen; die beiden distalen Äste scheinen dabei ungeteilt, der proximale Ast scheint einfach gegabelt.

Beziehungen: Im – allein vergleichbaren – Flügel-Bau stimmt der Vorhaller Fund derartig gut mit den bisher bekannten Arten der Palaeodictyopteren-Gattung *Dictyoneura* überein, daß die Zugehörigkeit hierzu außer Frage steht. *Dictyoneura kemperi* ist der derzeit älteste Angehörige dieser Gattung. Die Unterschiede gegenüber den beiden wesentlich jüngeren, aus dem Westfalium D des Saar-Gebietes stammenden Arten *D. libelluloides* GOLDENBERG 1854 (Typus-Art) und *D. nigra* KLIVER 1883 sind erstaunlich gering. Von ihnen unterscheidet sich *D. kemperi* vornehmlich durch (1) die längere (transversal) Sc, (2) die nur schmal fächerförmig umrissene Sr-Area, (3) die weniger deutlich gebogen gegen den Flügel-Hinterrand schwingenden Äste von Me und Cu, (4) die längere (transversal), reicher geaderte Anal-Area und (5) den im Bereich der Anal-Area weniger stark gekrümmten Flügel-Hinterrand. Der längeren Anal-Area entsprechend liegt der Bereich der größten Flügel-Breite (exsagittal) bei *D. kemperi* näher der Flügel-Mitte als bei den beiden anderen Arten, und der Flügel-Umriss wirkt etwas weniger deutlich dreieckig. Die gegenüber den jüngeren Arten stärkere Verzweigung der MeP sowie die größere Anzahl der Analis-Adern bei *D. kemperi* legt die Annahme einer reduktiven Entwicklung innerhalb der Gattung *Dictyoneura* nahe. Als Ahnenform für die jüngeren Arten kommt die Vorhaller Art jedoch nicht in Frage, da sie ihnen gegenüber bezüglich der wesentlich geringeren Ver-

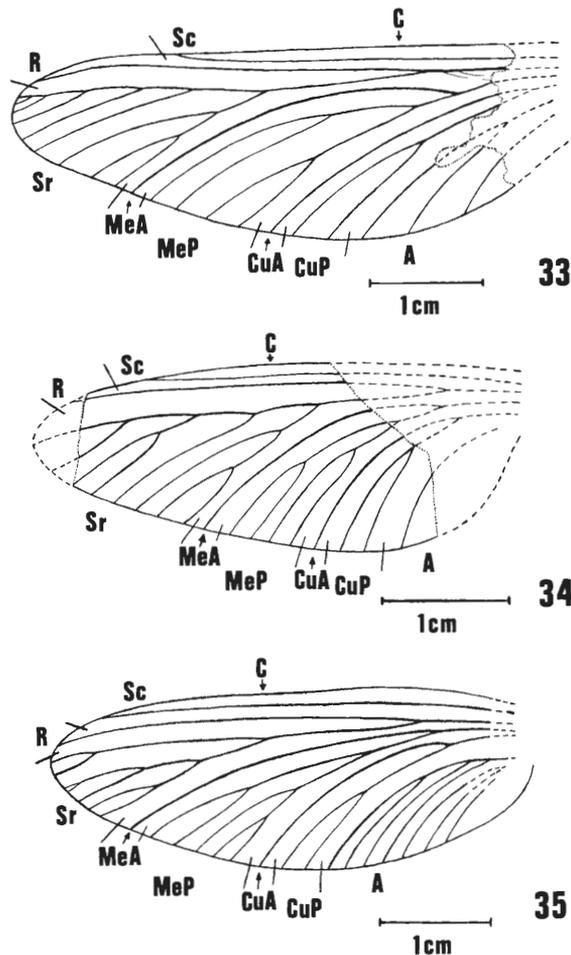


Abb. 33-35: Vergleichende Darstellung der Flügel-Aderung bei den Arten von *Dictyoneura* (ohne einheitlichen Maßstab). – 33: *Dictyoneura libelluloides* GOLDENBERG 1854 (Typus-Art) (umgezeichnet nach GUTHÖRL 1934: Abb. 25), Westfalium D, Grube Gersweiler/Saar-Gebiet (West-Deutschland). – 34: *D. nigra* KLIVER 1883 (umgezeichnet nach GUTHÖRL 1934: Abb. 26), Westfalium D, Grube Frankenholz/Saar-Gebiet (West-Deutschland). – 35: *D. kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Vorderflügel (nach dem Holotypus), ob. Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

zweigung des Sr deutlich abgeleitete Züge zeigt. *D. kemperi* erweist sich dadurch als ein in diesem Merkmal früh spezialisierter Seitenzweig. Für die Evolution der Gattung dürfte am ehesten mit einer buschartigen Radiation gerechnet werden.

An Angehörigen der Dictyoneuridae ist aus dem mittel-europäischen Namurium bisher nur noch *Schmidtopteran adictyon* BRAUCKMANN & HAHN 1978 bekannt, das durch einen isolierten Flügel aus der Subzone R2b der Hagen-Schichten (höheres Namurium B) der ehemaligen Ziegelei-Grube Schmiedestraße bei Wuppertal belegt ist. Diese Art unterscheidet sich von *Dictyoneura kemperi* sehr deutlich durch (1) den wesentlich schlankeren Flügel-Umriß, (2) die geringere Verzweigung von Sr, MeP und CuP und (3) den Besitz einer Verbindungsader zwischen A1 und CuP.

L e b e n s w e i s e : Vgl. die Anmerkungen zu *Lithomantis varius* n. sp.

6.3.1.5.1.2. Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet.

Taf. 14 Fig. 1a-b; Abb. 36-37

M a t e r i a l : Das in Taf. 14 Fig. 1a-b und Abb. 36-37 dargestellte Exemplar, oberes Namurium B (Subzone R2c) der Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, aufbewahrt in der Privat-Sammlung KEMPER, Nr. K-5.

B e m e r k u n g e n : Von dem ursprünglich wohl annähernd vollständig eingebetteten Tier sind nur der fragmentarische Hinterabschnitt des Abdomen mit erstaunlich langen Cerci (über 80 mm) und das noch in situ befindliche distale Bruchstück (weniger als die Hälfte) des rechten Hinterflügels erhalten. Die übrigen Körperteile konnten nicht gebogen werden. Das Tier war offensichtlich deutlich kleiner als *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983, der erhaltene Teil des Abdomen dürfte kaum brei-

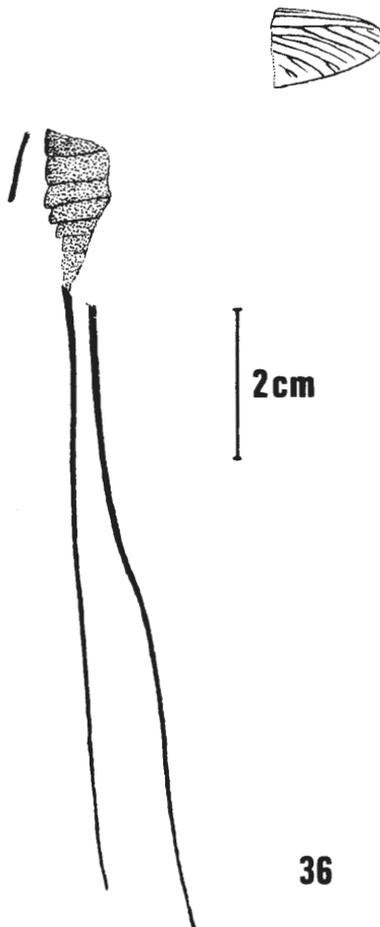


Abb. 36: Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet., Exemplar Nr. K-5, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle.

ter als 8 mm gewesen sein, die größte erhaltene Flügel-Breite (exsagittal) beträgt etwa 11 mm. Eine sichere Bestimmung läßt sich anhand der wenigen erkennbaren Merkmale nicht einmal auf der Familien-Ebene vornehmen.

In der subpectinaten Verzweigung des Sr und im Fehlen von Queradern ähnelt die Form sehr den Arten von *Stenodictya* BRONGNIART 1893, einer Gattung, von der ebenfalls sehr lange Cerci bekannt sind. Hinderlich bei einer Zuordnung zu den Dictyoneuridae sind aber an dem Vorhaller-Stück die sehr lange, bis in die Nähe des Apex reichende Sc und die gegabelte MeA. Immerhin ist bei sehr ursprünglichen Arten in dieser Familie eine lange Sc durchaus möglich, wie *Dictyoneura kemperi* zeigt. Und gerade bei *Stenodictya* gibt es einige Arten, die ausnahmsweise eine nahe dem Außenrand geteilte MeA aufweisen, so beispielsweise *St. spinosa* (BRONGNIART 1890), *St. agnita* (MEUNIER 1908) und *St. oustaleti* BRONGNIART 1893 (vgl. KUKALOVÁ 1970: Abb. 54, 61 und 65). Ebenfalls im Apical-Bereich der Flügel recht ähnlich sind die Gattungen *Oboria* KUKALOVÁ 1960 und *Elmoboria* CARPENTER 1976. Da dieser Formenkreis jedoch durch den Besitz deutlicher Queradern gekennzeichnet und darüber hinaus bisher ausschließlich aus dem Perm bekannt geworden ist, ist eine nähere Verwandtschaft weniger leicht zu begründen und daher weniger wahrscheinlich. Bei diesem Tatbestand erscheint es am ehesten vertretbar und zweckmäßig, daß hier in Frage stehende Exemplar – mit allen nötigen Vorbehalten – den Dictyoneuridae in offener Nomenklatur zuzuordnen.

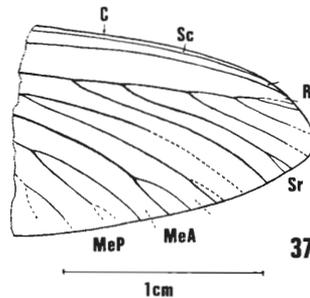


Abb. 37: Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet., Exemplar Nr. K-5, distaler Flügel-Bereich. – Vorhallschichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle. – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

6.3.2 Ordnung Odonata FABRICIUS 1792

Unterordnung Meganisoptera MARTYNOV 1932

Bemerkung: Die hier als Meganisoptera MARTYNOV 1932 bezeichnete Gruppe ist u.a. im Flügelbau den typischen Libellen (Ordnung Odonata FABRICIUS 1792) recht ähnlich. Gemeinsam sind ihnen beispielsweise das Fehlen der MeP und die weitgehende bis völlige Reduktion des CuA, aber auch die gleichartige Ausbildung von Schaltadern und Aderzellen. Eine nahe Verwandtschaft beider Gruppen wird daher allgemein angenommen. Da den Meganisoptera aber der voll ausgebildete Nodus, der Arculus und das Pterostigma der typischen Libellen fehlen, wird diese Gruppe vielfach als zwar nahe verwandte, aber selbständige Ordnung Protodonata BRONGNIART 1885 den Odonata gegenübergestellt. Zieht man jedoch in Betracht, daß mit der Unterordnung Protanisoptera CARPENTER 1931 eine Gruppe entdeckt worden ist, die morphologisch die Kluft zwischen den Meganisoptera und den typischen Libellen überbrückt, so scheint eine Bewertung der Meganisoptera als ursprünglichste Unterordnung der Odonata wohl doch zweckmäßiger. Diese Auffassung ist auch im jüngeren Schrifttum weiter verbreitet (u.a. ZESSIN 1983), und ihr soll hier der Vorzug gegeben werden.

Die Meganisoptera sind eine relativ artenarme Unterordnung, die vom Ober-Karbon bis zum Lias vorkommt. Zu ihnen gehören mit 2 Arten aus dem Unter-Perm der U.S.A. die größten Insekten mit einer Flügelspannweite bis zu 75 cm! Eine tabellarische Übersicht über alle damals bekannten paläozoischen Arten lieferte GUTHÖRL 1963. Nach Abzug der jetzt zu der Ordnung Palaeodictyoptera gestellten Familien Protagrionidae und Calvertiellidae listete er insgesamt 33 Arten auf, die sich auf 19 Gattungen bzw. 4 Familien verteilen. PRITYKINA (in ROHDENDORF & RASNITSYN 1980) unterteilt diese Gruppe (dort als Infraordnung Meganeuromorpha innerhalb einer wesentlich weiter gefaßten Unterordnung Meganeurina gewertet) in 4 Familien mit 14 Gattungen: Erasipteridae CARPENTER 1939, Pa-

ralogidae HANDLIRSCH 1906, Meganeuridae HANDLIRSCH 1906 und Triadotypidae GRAUVOGEL & LAURENTIAUX 1952. Dazu kommen aber mindestens noch zwei weitere monotypische Familien, die von PRITYKINA nicht genannt werden: die recht problematischen Kohlwaldiidae GUTHÖRL 1963 (aus dem Westfalium D des Saar-Gebietes) und die Liadotypidae MARTYNOV 1937 (aus dem Lias von Turkestan). Die Meganisoptera kommen vom oberen Namurium B bis in den unteren Lias vor; die Funde stammen aus Europa, Nord-Amerika und Asien (vgl. aber den Nachtrag zu Abschnitt 6.3.2.1.1.1.).

6.3.2.1. Familie Erasipteridae CARPENTER 1939

D i a g n o s e : Kleinwüchsige Meganisoptera mit einer geringen Anzahl von Ader-Zellen. Archedictyon vorhanden. MeP fehlend. CuA stark reduziert, aber vorhanden.

B e m e r k u n g e n : Die Erasipteriade sind vor allem gekennzeichnet durch den noch nicht völlig reduzierten CuA und den Besitz eines Archedictyon, beides Merkmale, durch die sich diese Familie als ursprünglichste der Meganisoptera und damit der Odonata überhaupt ausweist. Im Flügel-Umriß und in der geringen Anzahl der Ader-Zellen ähneln sie sehr den Angehörigen der permischen Protanisoptera CARPENTER 1931. Besonders weitgehend ist die morphologische Übereinstimmung zwischen den Gattungen *Erasipterella* BRAUCKMANN 1983 (Erasipteridae) und *Ditaxineura* TILLYARD 1925 (Protanisoptera). Diese Ähnlichkeit unterstützt die schon von früheren Bearbeitern (u.a. KUKALOVÁ 1964) geäußerte Annahme, daß sich neben den übrigen Meganisoptera auch die Protanisoptera (und damit die moderneren Odonata-Typen) unter Reduktion des Archedictyon aus den Erasipteridae entwickelt haben.

T a x a u n d i h r e V e r b r e i t u n g :

- (1) *Erasipteron larischi* PRUVOST 1933 (Typus-Art), Namurium C, Schacht Präsident Gottwald (früher Frantisék), Horní Suchá, Mähren (ČSSR);
- (2) „*Erasipteron*“ *bolsoveri* WHALLEY 1979, Westfalium A von Derbyshire (England); diese Art zeichnet sich gegenüber der Typus-Art neben anderen Besonderheiten vor allem durch die erheblich größere Anzahl von Aderzellen aus und repräsentiert mit Sicherheit eine eigenständige neue Gattung;
- (3) *Erasipterella piesbergensis* BRAUCKMANN 1983 (Typus-Art), Westfalium D, Piesberg N Osnabrück (West-Deutschland); (4) *E. valentini* n. sp., oberes Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Die Erasipteridae kommen somit vom oberen Namurium B bis zum Westfalium D vor, was einer Lebensdauer von knapp 30 Millionen Jahren entspricht. Sie sind bisher ausschließlich aus Europa beschrieben. *Erasipterella valentini* n. sp. ist die älteste Art dieses Formenkreises und damit der Odonata überhaupt.

6.3.2.1.1. *Erasipterella* BRAUCKMANN 1983

* 1983 *Erasipterella* BRAUCKMANN, Insektenrest Piesberg: 9.

T y p u s - A r t : *Erasipterella piesbergensis* BRAUCKMANN 1983.

D i a g n o s e : Mäßig klein bis kleinwüchsig. Vorder- und Hinterflügel relativ plump im Umriß (Verhältnis Länge : Breite = ca. 4:1). Analis mit einer deutlich entwickelten, im wellenförmig geschwungenen Proximal-Abschnitt entspringenden Zweigader (= A2), die übrigen Zweigadern aufgelöst und die zickzackförmige Begrenzung von Zellen-Reihen bildend; Anzahl der Zellen-Reihen zwischen proximaler deutlicher Analis-Zweigader und Hinterrand im Vorderflügel 2, im Hinterflügel 3-4.

A r t e n u n d i h r e V e r b r e i t u n g : Siehe bei der Familie Erasipteridae.

B e z i e h u n g e n : *Erasipterella* zeigt insgesamt einen auffällig libellenartigen Flügelbau. Da ihr der Arculus und ein deutlich entwickelter Nodus fehlen (die Pterostigma-Region ist bei beiden Arten nicht erhalten), muß die Gattung der Unterordnung Meganisoptera zugeordnet werden. Der Besitz des Archedictyon und des rudimentären CuA sowie die gegenüber den übrigen Meganisoptera-Familien geringe Größe verweisen sie schließlich in die Familie Erasipteridae CARPENTER 1939.

In einer Reihe von Merkmalen – Flügel-Umriß, durchschnittliche Größe, Verlauf und Verzweigung der Hauptaderung, Fehlen einer Zähnelung im basalen C-Abschnitt – besteht weitgehende morphologische Übereinstimmung zwischen *Erasipterella* und der hier als monotypisch aufgefaßten Gattung

Erasipteron. Hinsichtlich der Auflösung der proximalen Analis-Zweigadern zur Begrenzung von Zellen-Reihen weist *Erasipterella* jedoch morphologisch in Richtung auf modernere Odonaten-Typen, vor allem auf die Protanisoptera. In diesem phylogenetisch bedeutenden Merkmal ist sie damit gegenüber *Erasipteron* deutlich abgeleitet. Obwohl *Erasipterella* mit der neuen Art *E. valentini* n. sp. stratigraphisch noch ein wenig eher einsetzt als *Erasipteron*, so ist doch *Erasipteron* die bei weitem ursprünglichere Gattung, aus deren nächstem Umkreis alle anderen Formen der Erasipteridae hergeleitet werden können.

Das zellige Gepräge der Flügel-Aderung ist bei der Protanisoptera-Gattung *Ditaxineura* soweit fortgeschritten, daß es auch die distalen Flügelbereiche erfaßt. Die Gattungen *Erasipteron*, *Erasipterella* und *Ditaxineura* können somit hinsichtlich dieses Merkmals als Glieder einer „Stufenreihe“ angesehen werden. Die dabei vermittelnde Stellung von *Erasipterella* – noch unterstrichen durch die neu hinzukommende Vorhaller Art – sollte auch taxonomisch zum Ausdruck gebracht werden, indem dieses Taxon als eigenständige Gattung gewertet wird.

„*Erasipteron*“ *bolsoveri* WHALLEY 1979 unterscheidet sich von *Erasipterella* und von *Erasipteron* vor allem durch (1) den wesentlich schlankeren Flügel-Umriß, (2) die gezähnelte C-Basis, (3) die größere Anzahl von Zweig- und Schalt-Adern sowie (4) die erheblich größere Anzahl von Ader-Zellen. Diese Art entfernt sich damit von beiden Gattungen morphologisch so weit, daß für sie eine eigenständige Gattung eingerichtet werden sollte. Von *Erasipterella* weicht sie noch zusätzlich ab durch ihre deutlich ausgebildeten, nicht aufgelösten Analis-Zweigadern. In diesem Merkmal ist die englische Art somit noch sehr ursprünglich gebaut und stimmt hierin recht gut mit *Erasipteron* überein. Mit einer solchen Kombination ursprünglicher und abgeleiteter Merkmale erweist sie sich als Vertreter einer eigenen Evolutions-Tendenz, die in Richtung auf die Meganeuridae und damit die „typischen“ Meganisoptera weist.

Somit dürften alle jüngeren Odonata aus dem Formenkreis der Erasipteridae hervorgegangen sein: die jüngeren Meganisoptera aus der Nähe von „*Erasipteron*“ *bolsoveri*, die anderen Odonaten-Gruppen hingegen aus der Nähe von *Erasipterella*.

6.3.2.1.1.1. *Erasipterella valentini* n. sp.

Taf. 15 Fig. 1a-b; Abb. 38 u. 39

Derivatoinominis: Nach St. Valentin; der Holotypus wurde am 14. Februar, dem „Valentins-Tag“ gefunden.

Holotypus: Das in Taf. 15 Fig. 1 und Abb. 38 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privatsammlung M. KEMPER, Nr. K-6a-b (Positiv- und Negativ-Platte).

Locus typicus: Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum: Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Material: Nur der Holotypus.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Erasipterella* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Relativ großwüchsig, größte Flügel-Breite ca. 15 mm. Vorderflügel mit 2, Hinterflügel mit 4 zwischen proximaler deutlicher Analis-Zweigader und Hinterrand befindlichen Zellen-Reihen. Vorder- und Hinterrand am Hinterflügel annähernd parallel.

Morphologie. –

Erhaltung (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 38): Der Holotypus liegt in Dorsal-Ansicht als Positiv- und Negativ-Platte vor. Die Flügel sind zwischen Dorsal- und Ventral-Membran gespalten. Das Tier ist offensichtlich nahezu vollständig eingebettet worden, kann aber nicht völlig freigelegt werden, ohne die diagnostisch wichtigen Flügel zu gefährden. Sichtbar sind somit von den Flügeln das basale Drittel des linken Vorderflügels, die basale Hälfte des linken Hinterflügels und der unmittlere Basal-Bereich des rechten Flügel-Paars. Vom Körper sind erkennbar: der hintere Abschnitt vom Prothorax, Meso- und Metathorax sowie etwa 9 Abdominal-Segmente. Die Segment-Grenzen sind am

Thorax und im vorderen Abschnitt extrem undeutlich und nur bei günstiger Beleuchtung gerade eben zu erahnen; zum Hinter-Ende hin werden sie ein wenig deutlicher. Da die Spaltebene des Gesteins leicht schräg zur Einbettungs-Ebene liegt, ist die Seiten-Begrenzung am Abdomen nicht sichtbar: Auf der Positiv-Platte ist die linke Seite vom Gestein und zum Teil von der Anal-Area überdeckt, die rechte Seite hingegen weggebrochen. Auf der Negativ-Platte sind die Verhältnisse umgekehrt. Das Caput ist nicht erhalten. Das linke Metathoracal-Bein ist auf der Positiv-Platte durch die Basis von Hinter- und Vorderflügel durchgeprägt.

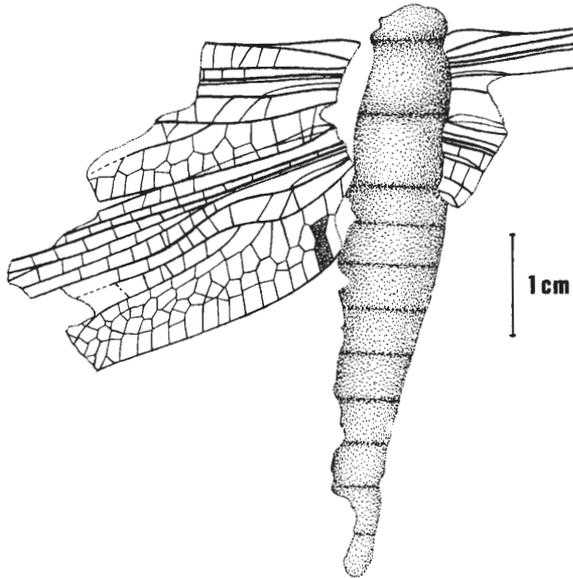


Abb. 38: *Erasipterella valentini* n. sp., Holotypus (nach der Positiv-Platte), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle. – Segment-Grenzen zum Teil frei rekonstruiert.

Die ursprüngliche Fältelung der Flügel zwischen den Hauptadern („Knitter-Struktur“) ist postmortal durch diagenetische und tektonische Vorgänge verlorengegangen. Reste des Archedictyon sind in einigen Zellen des Hinterflügels schwach angedeutet, aber nur bei günstiger Beleuchtung sichtbar.

M a ß e (in mm). – (1) Körper (erhaltungsbedingt nur ungefähre bzw. geschätzte Angaben): gesamte erhaltene Länge = ca. 58; Länge des Komplexes Mesothorax + Metathorax = ca. 15; erhaltene Länge des Abdomens = ca. 39; größte Breite am Abdomen = ca. 10. – (2) Flügel: erhaltene Länge des linken Vorderflügels (transversal) = ca. 28; gesamte Vorderflügel-Länge (geschätzt) = ca. 65; Vorderflügel-Breite (exsagittal) = ca. 15; erhaltene Länge des linken Hinterflügels (transversal) = ca. 36; gesamte Hinterflügel-Länge (geschätzt) = ca. 65; Hinterflügel-Breite = 15. – Flügel-Spannweite (geschätzt) = ca. 140.

B e s c h r e i b u n g (nach der Positiv-Platte). – (1) Flügel. – Vorderflügel: Umriß relativ schlank, Verhältnis Länge : Breite (geschätzt) = ca. 4.3:1. Vorderrand weitgehend von der Costa gebildet, nur proximal mit einer mäßig langen (transversal) und schmalen (exsagittal), der Costa vorgelagerten Schwiele (= Praecostal-Area); C von der Basis aus sehr schwach konvex gebogen. Hinterrand von der Basis aus ebenfalls nur sehr schwach konvex gebogen, recht bald annähernd geradlinig verlaufend. Vorder- und Hinterrand im erhaltenen Bereich nach außen schwach divergierend, größte Flügel-Breite (exsagittal) daher etwa in der Mitte der Flügel-Länge gelegen. Sc geradlinig verlaufend, nach der relativ großen Entfernung von der C vermutlich recht lang (transversal) und erst deutlich distal der Flügel-Mitte auf den Vorderrand treffend, R ebenfalls geradlinig, kräftig ausgebildet. Komplex Sr+MeA im erhaltenen Bereich noch nicht getrennt, unverzweigt, geradlinig und dicht parallel zum R verlaufend. CuA zart ausgebildet, kurz (transversal), zunächst annähernd parallel zum CuP verlaufend, recht bald in den CuP einmündend; CuP nahe der Flügel-Basis schwach wellenförmig (mit je 2 Wellenköpfen) geschwungen. A1 ähnlich, aber etwas deutlicher wellenförmig geschwungen, am proximalen Beginn des distalen Wellenkopfes eine Zweigader entsendend, eine weitere dicht proximal davon entspringende Zweigader aufgelöst und die zickzackförmige Begrenzung von 2 Reihen von Ader-Zellen bildend. Alle

Längsadern durch relativ regelmäßig, schief- bis rechtwinklig angeordnete Queradern verbunden, wodurch dem Flügel ein grobmaschiges Gepräge gegeben ist. Ader-Zellen im Bereich der Anal-Area etwas unregelmäßig angeordnet, proximal größer als distal. In den Zellen bei starker Vergöberung und günstiger Beleuchtung stellenweise ein sehr feinmaschiges Adernetz (Archedictyon) sichtbar. – Hinterflügel: Im Längen/Breiten-Verhältnis, Verlauf der Hauptadern und im Gesamtgepräge weitgehend dem Vorderflügel entsprechend. Abweichend sind jedoch: Praecostal-Area kleinflächiger, kürzer (transversal) und schmaler (exsagittal). C – soweit erhalten – fast völlig geradlinig verlaufend. Hinterrand von der verschmälerten Basis aus zunächst deutlich konvex nach hinten schwingend, aber noch nahe der Basis in den fast geradlinigen, etwa parallel zum Vorderrand gerichteten Verlauf übergehend; Flügel vermutlich erst etwa von der Mitte aus deutlicher gegen den Apex verschmälert, größte Flügel-Breite etwa im basalen Drittel. Proximaler Seitenast des Sr etwa in der Mitte der Flügel-Länge entspringend. Wellenförmiger Verlauf im Basal-Bereich von CuP und A1 sehr viel deutlicher ausgeprägt. A1 etwa im distalen Wellenkopf eine deutlich ausgebildete Zweigader entsendend; die nächste proximale Zweigader am proximalen Beginn des distalen Wellenkopfes entspringend, nahe ihres Ursprungs noch annähernd als Zweigader erkennbar, sodann jedoch zur Begrenzung von Ader-Zellen aufgelöst; die übrigen beiden Zweigadern völlig aufgelöst und nicht mehr genauer lokalisierbar; insgesamt mindestens 4 Reihen von mehr oder weniger unregelmäßig angeordneten Ader-Zellen zwischen proximaler deutlicher Analis-Zweigader und Hinterrand vorhanden. Gesamt-Zahl der Ader-Zellen in der proximalen Flügel-Hälfte ca. 150. – (2) Körper: Relativ plump. Mesothorax und Metathorax – soweit rekonstruierbar – vermutlich recht lang (sagittal), der relativ breiten Basis der Vorder- und Hinterflügel Platz bietend.

B e z i e h u n g e n : *Erasipterella valentini* n. sp. ist die älteste bekannte Art der Erasipteridae und damit der gesamten Odonata. Von der nahe verwandten, aber wesentlich jüngeren Typus-Art *E. piesbergensis* BRAUCKMANN 1983 unterscheidet sie sich vor allem durch (1) die größeren Ausmaße (*E. piesbergensis* ist nur etwa halb so groß), (2) den weniger gekrümmten Hinterrand des Hinterflügels, (3) die etwas größere Praecostal-Area, (4) den etwas längeren (transversal) CuA, (5) die größere Anzahl von Zellen-Reihen zwischen proximaler deutlicher Analis-Zweigader und Hinterrand zumindest am Hinterflügel (mindestens 4 gegenüber nur 3 bei *E. piesbergensis*) und (6) die insgesamt größere Anzahl von Ader-Zellen (ca. 150 in der proximalen Flügel-Hälfte gegenüber ca. 100 in demselben Bereich bei *E. piesbergensis*).

Die stratigraphisch nur wenig jüngere Art *Erasipteron larischi* PRUVOST 1933 weicht deutlicher ab durch (1) die etwas geringeren Ausmaße, (2) den stärker gekrümmten und in der proximalen Hälfte nirgends subparallel zum Vorderrand verlaufenden Hinterrand am Hinterflügel, (3) die größere Anzahl von deutlich ausgebildeten proximalen Analis-Zweigadern und – damit verbunden – (4) die geringere Anzahl von Zellen-Reihen zwischen proximaler Analis-Zweigader und Hinterrand (2 gegenüber mindestens 4 bei der Vorhaller Art) sowie (5) die insgesamt geringere Anzahl von Ader-Zellen (ca. 100-110 in der proximalen Flügel-Hälfte gegenüber ca. 150 in demselben Bereich bei *Erasipterella valentini* n. sp.).

Die grundsätzlichen Unterschiede gegenüber „*Erasipteron*“ *bolsoveri* WHALLEY 1979 sind schon im Abschnitt „Beziehungen“ bei der Gattung *Erasipterella* dargestellt.

Die Wertung der Merkmale von *Erasipterella valentini* n. sp. zeigt, daß auch hier eine Kombination von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen vorliegt, die es unmöglich macht, diese Art als unmittelbare Ahnenform für die jüngere *E. piesbergensis* anzunehmen. Als ursprünglich sind z.B. anzusehen: (1) der noch relativ lange (transversal) CuA und (2) die noch stärkere Aufteilung der Anal-Area. In diesen Merkmalen ist *E. piesbergensis* deutlich weiter abgeleitet und hat morphologisch schon etwa das Stadium erreicht, das von *Ditaxineura* bei den Protanisoptera beibehalten wird. Die Vorhaller Art erinnert hierin hingegen noch sehr an *Erasipteron larischi*. Demgegenüber dürfte z.B. die relativ große Praecostal-Area vor allem am Vorderflügel von *Erasipterella valentini* n. sp. als abgeleitetes Merkmal gelten; keine andere Art aus diesem Formenkreis – auch nicht *E. piesbergensis* – hat sich in diesem Merkmal so weit morphologisch von der hypothetischen Ausgangsform entfernt. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Evolution innerhalb der Erasipteridae einer buschartigen Radiation entspricht.

V a r i a b i l i t ä t : Da das rechte Flügel-Paar nur an der Basis erhalten ist, sind keine Aussagen über die Variabilität möglich.

L e b e n s w e i s e : Über die Lebensweise der Meganisoptera gibt es bisher nur wenige konkrete, aus Fossil-Funden abzuleitende Hinweise. Jedoch sind an einigen wenigen Funden kräftige Mandibeln

und große Augen nachgewiesen, so daß der gleiche Grundbauplan wie bei den übrigen Odonata und damit ebenfalls eine räuberische Lebensweise der Tiere anzunehmen sind. *Erasipterella valentini* n. sp. besitzt einen recht plumpen Körper und bestätigt damit die aus anderen Arten gewonnene Vorstellung, daß die Angehörigen dieser Unterordnung recht plump gebaut waren. Es scheint somit zumindest bei den kleineren Formen eine relativ einheitliche Körpergestalt vorgeherrscht zu haben, die eher dem Bau der rezenten *Libellula*-Arten ähnelt als dem der meisten übrigen Odonata. Die von PONOMARENKO (in ROHDENDORF & RASNITSYN 1980: Abb. 68) für *Arctotypus* MARTYNOV 1931 vorgelegte

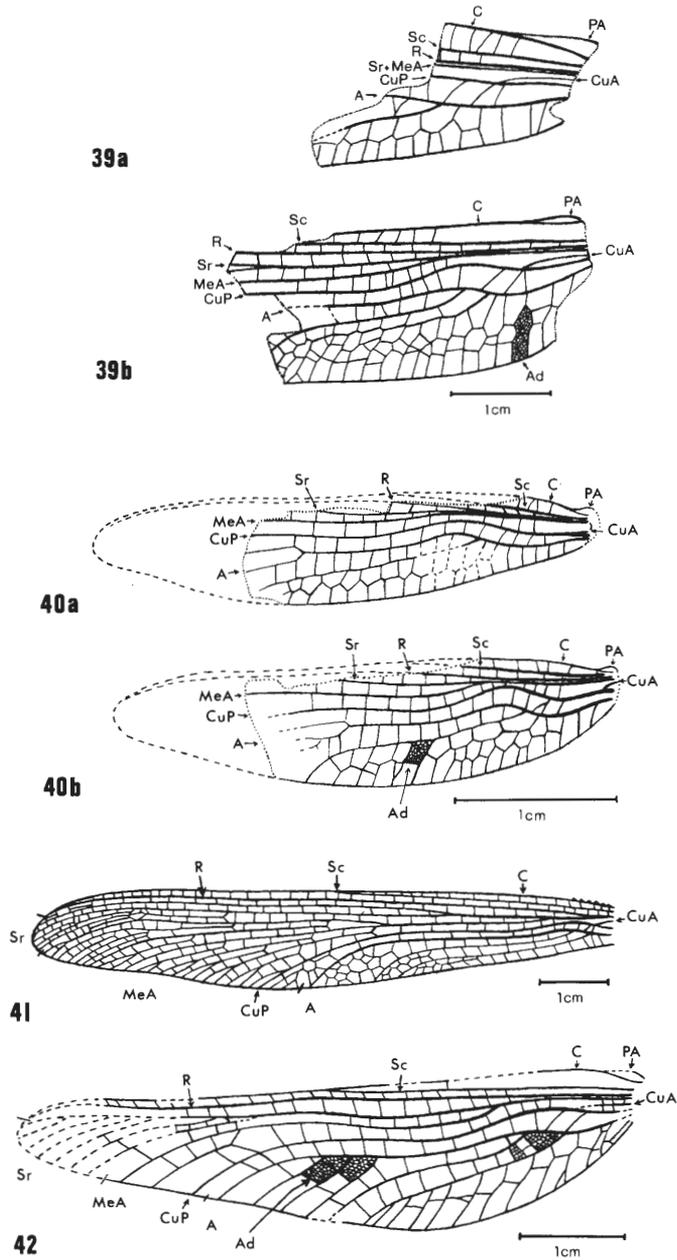


Abb. 39-42: Vergleichende Darstellung der Flügel-Aderung bei den Erasipteridae (ohne einheitlichen Maßstab). – 39: *Erasipterella valentini* n. sp. (nach dem Holotypus), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); a: linker Vorderflügel; b: linker Hinterflügel. – 40: *Erasipterella piesbergensis* BRAUCKMANN 1983 (Typus-Art) (nach dem Holotypus), Westfalium D, Piesberg bei Osnabrück (West-Deutschland); a: linker Vorderflügel; b: linker Hinterflügel. – 41: „*Erasipteron*“ *bolsoveri* WHALLEY 1979, Vorderflügel (umgezeichnet nach WHALLEY 1979: Abb. 5), Westfalium A, Derbyshire (England). – 42: *Erasipteron larischi* PRUVOST 1933 (Typus-Art), Hinterflügel (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1964: Abb. 1), Namurium C, Mähren (ČSSR). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe 6.1.

und von BRAUCKMANN (1983: Abb. 5) für *Erasipterella* abgewandelte Rekonstruktion dürfte hinsichtlich des Körperbaus recht gut stimmen. Die Flügel-Haltung hat hingegen sicherlich derjenigen der rezenten Arten entsprochen, wie der Holotypus von *Erasipterella valentini* n. sp. deutlich zeigt. Bei diesem Stück werden die Hinterflügel nur ganz geringfügig an der Basis von den Vorderflügeln überdeckt, was sicherlich auf postmortale Einflüsse zurückzuführen ist. Am lebenden Tier sind die Vorder- und Hinterflügel sehr wahrscheinlich frei voneinander gewesen. In diesem Merkmal ist die genannte Rekonstruktion zu korrigieren.

Wie das Verhalten rezenter Odonata zeigt, haben sie unter Beibehaltung eines recht einheitlichen Körperbaus sehr viele unterschiedliche Lebensräume besiedeln können. Besonders reichhaltige Möglichkeiten zur Differenzierung der Lebensweise bieten dabei die tropischen Gebiete, Bereiche also, zu denen im Ober-Karbon auch Mittel-Europa und damit der Lebensraum der Vorhaller Insekten gehört haben. Die kleineren Angehörigen der Meganisoptera – und damit *Erasipterella valentini* n. sp. – hatten sicherlich eher noch die Möglichkeit, sich in Lebensräumen mit dichter Vegetation aufzuhalten als die berühmt gewordenen großwüchsigen Arten, um dort beispielsweise andere Insekten als Nahrung jagen zu können. In den Grundzügen ist eine den rezenten Anisoptera recht ähnliche Lebensweise der Erasipteridae denkbar.

Nachtrag: Nach Abschluß des Manuskripts erschien die Publikation von RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) über zwei neue Meganisoptera aus dem Karbon von Argentinien: *Eugeropteron lunatum* RIEK 1984 und *Geropteron arcuatum* RIEK 1984; beide Gattungen werden in der neuen Familie Eugeopteridae RIEK 1984 zusammengefaßt und entstammen möglicherweise aus dem Unter-Namurium. Es könnte sich somit um noch ältere Meganisoptera als die Art von Hagen-Vorhalle handeln, ja vielleicht sogar um die ältesten derzeit bekannten Pterygota überhaupt. Die ausgezeichnete Erhaltung der argentinischen Funde gab Anlaß zu einer Neu-Interpretation der Flügel-Aderung der Odonatoidea durch die beiden Autoren. Danach ist die Aderung der Libellen-Flügel vollkommen homolog zu derjenigen der übrigen Pterygota und stimmt im Grundplan mit den Verhältnissen bei den Ephemeropteroidea überein. Im Gegensatz zu früheren Ansichten fehlen den Odonatoidea somit keine Hauptadern. Diese Deutung zieht die Notwendigkeit erheblicher Veränderungen in der Ader-Benennung nach sich, die hier im Text und in den Abbildungen nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

6.3.3. Ordnung Protorthoptera HANDLIRSCH 1904 sensu BRAUCKMANN & HAHN 1980

Bemerkungen: RASNITSYN (in ROHDENDORF & RASNITSYN 1980) begründet für die Familien Paoliidae und „Cacurgidae“ (sowie zwei weitere Familien) eine selbständige Ordnung Paoliida. Diese Auffassung ist mit ihren phylogenetischen Folgerungen jedoch nicht unwidersprochen geblieben (vgl. z.B. KUKALOVÁ-PECK 1983: 1646, Abb.-Erläuterungen). Daher belassen wir beide Familien vorerst in der – sicherlich heterogenen – „alten“ Ordnung Protorthoptera.

Die Protorthoptera sind in Hagen-Vorhalle zahlenmäßig die vorherrschende Insekten-Ordnung; 3 der 5 zur Zeit unterscheidbaren Arten sind durch mehrere Stücke belegt. Dies eröffnet die Möglichkeit zu detaillierten Studien über die Variabilität der betreffenden Arten – eine für paläozoische Insekten (außer Blattodea) außergewöhnlich seltene und wünschenswerte Möglichkeit, die aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde. Eine derartige Untersuchung ist, wie in der Einleitung hervorgehoben, für die nächste Zeit geplant.

Nach den ersten, noch nicht tiefgreifenden Durchsichten der neu hinzugekommenen Exemplare scheint sich eine erhebliche Variabilität in der Hauptaderung der Flügel abzuzeichnen. Möglicherweise können sich daraus auch Änderungen für das bestehende Gattungs-Konzept zumindest der Paoliidae ergeben.

In dem bereits vorliegenden Vorhaller Material dürften sich noch weitere Arten aus dem Formenkreis verbergen, die aber wegen der derzeit noch bestehenden Unsicherheit über die Gattungs- und Art-Abgrenzung noch nicht sicher genug erfaßt werden können. Diese Formen sind hier nicht berücksichtigt; sie sollen später – nach der Untersuchung der Variabilität – bearbeitet werden.

Um den geplanten Studien nicht zu sehr vorzugreifen, werden die Protorthoptera hier insgesamt kürzer und knapper dargestellt als die Palaeodictyoptera und Odonata.

Fast alle Protorthoptera-Funde von Hagen-Vorhalle zeigen die Flügel – und nicht selten auch die Beine – noch im ursprünglichen Zusammenhang. Reste vom Körper der Tiere sind jedoch in keinem

Fall erhalten, und der Kopf ist nur an einem einzigen Exemplar, dem Typus von *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, vorhanden. Diese Erhaltung steht im deutlichen Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Palaeodictyoptera und Odonata dieser Fundstelle, von denen mehrere Tiere nahezu vollständig überliefert sind. Die Körper der Vorhaller Protorthoptera-Arten scheinen somit weniger kräftig sklerotisiert gewesen zu sein, als dies bei den meisten Angehörigen der beiden anderen Ordnungen der Fall war. Dies wäre eine Möglichkeit, den schnelleren Zerfall zu erklären. Sollte sich diese Annahme als richtig erweisen, so wären daraus auch – im Zusammenhang mit der Flügel-Variabilität, der Beine etc. – Schlüsse auf die Lebensweise der Tiere abzuleiten. Die vorerst nur vermutete erhebliche Variabilität der Flügel-Aderung läßt dabei an eine weniger ausgeprägte Flugstabilität denken. Auch bei anderen recht ursprünglichen Insekten-Gruppen mit verminderter oder gar verlorengegangener Flugfähigkeit, wie beispielsweise bei den Blattodea, ist die Ader-Variabilität überdurchschnittlich groß.

N a c h t r a g : Nach Fertigstellung der Zeichnungen und Abschluß des Manuskripts erreichte uns ein Brief von Frau Dr. J. KUKALOVÁ-PECK, in dem sie freundlicherweise ihre neue, noch nicht publizierte Interpretation der Flügel-Aderung bei den Paoliidae und Cacurgidae mitteilte. Diese neuen Erkenntnisse konnten bei der Darstellung der hierzu gehörenden Arten von Hagen-Vorhalle in der vorliegenden Publikation nicht mehr berücksichtigt bzw. überprüft werden. Auf sie soll daher hier nur anhangsweise kurz hingewiesen werden. An dieser Stelle sei Frau Dr. KUKALOVÁ-PECK nochmals für ihre Hilfsbereitschaft und für die Erlaubnis, mit ihren unveröffentlichten Ergebnissen arbeiten zu dürfen, herzlichst gedankt.

Nach ihrer Neu-Interpretation unterscheiden sich die auf den ersten Blick sehr ähnlichen Flügel der Angehörigen beider Familien doch erheblich in der Anordnung der positiven und negativen Adern im Basal-Bereich, wodurch eine gegenüber den älteren Deutungen nicht unerhebliche Änderung der Ader-Benennung nötig wird. Die Cacurgidae sind dabei gekennzeichnet durch eine von CuA+ und den Basal-Ästen des CuP- umschlossene Basal-Zelle, wie sie typisch bei den Hemiptera auftritt. Gemeinsam mit anderen Merkmalen (z.B. der aufgeblähte Postclypeus am Caput) läßt dies vermuten, daß die Cacurgidae eine Vorläufer-Gruppe der Hemipteroidea darstellen. Den Paoliidae fehlt diese Basal-Zelle; die oberflächlich ähnliche Struktur wird gänzlich anders – aus Me und Cu – gebildet und ist basal nicht geschlossen. Möglicherweise leitet diese Familie zu den Plecoptera über.

Bei der Möglichkeit derartig unterschiedlicher Evolutions-Tendenzen wäre es durchaus nicht ausgeschlossen, wenn die Gesamtgestalt der Angehörigen beider Familien recht deutlich voneinander abwicke. Erst durch vollständig erhaltene Paoliidae könnten diese Unsicherheiten beseitigt werden.

Wieweit die kennzeichnenden Strukturen auch am Vorhaller Material erkennbar sind, sollen die erwähnten geplanten Detail-Untersuchungen zeigen. An den meisten vorliegenden Stücken ist jedoch die Basal-Region der Flügel unvollständig erhalten, was definitive Aussagen erschweren wird.

6.3.3.1. Familie Paoliidae HANDLIRSCH 1906

D i a g n o s e : Siehe KUKALOVA 1958: 935-936.

B e m e r k u n g e n : Die Paoliidae ähneln im Flügelbau weitgehend den „Cacurgidae“, was eine definitive Zuordnung vor allem von weniger gut erhaltenem Material erheblich erschwert. Die Übereinstimmungen betreffen nicht nur den Flügel-Umriß, sondern auch den Gesamteindruck der Flügel-Aderung, vor allem dabei die Verbindung von Me und Cu im proximalen Bereich. Der wichtigste Unterschied zwischen beiden Familien liegt in der Ausbildung der Zwischen-Aderung: Die Paoliidae zeigen ein feinmaschiges, an das Archedictyon der Palaeodictyoptera erinnerndes Netzwerk; bei den „Cacurgidae“ sind die Maschen gewöhnlich deutlich gröber. Ein weiteres Merkmal – der distale Verlauf der Sc – kann nur bedingt zur Abgrenzung beider Familien herangezogen werden: bei den Paoliidae endet die Sc nach bisheriger Kenntnis stets am R, bei den meisten „Cacurgidae“-Arten (*Cacurgus*-Gruppe und *Omalia*-Gruppe; siehe BRAUCKMANN & HAHN 1980) jedoch an der C. Als ein weiteres – offensichtlich bedeutendes – Merkmal zur Trennung kommt nach KUKALOVÁ-PECK (freundliche briefliche Mitteilung; siehe Nachtrag zum vorigen Abschnitt) noch die Ausbildung einer Basal-Zelle bei den „Cacurgidae“ hinzu, die bei den Paoliidae fehlt.

T a x a u n d i h r e V e r b r e i t u n g :

– (1) *Paolia vetusta* SMITH 1871 (Typus-Art), etwa Namurium C (mittl. Pottsvillium) von Indiana (U.S.A.); (2) *P. aff. vetusta* SMITH 1871 sensu KUKALOVA 1958, ob. Westfalium A, Grube Hendrik NW

Heerlen, Süd-Limburg (Niederlande);

– (3) *Ampeliptera limburgica* PRUVOST 1927 (Typus-Art), höheres Namurium A, Bohrung Gulpen, Süd-Limburg (Niederlande) (der wohl älteste derzeit bekannte Pterygota-Rest);

– (4) *Holasicia vetula* KUKALOVÁ 1958 (Typus-Art), Namurium C, Schacht Präsident Gottwald (früher František), Horní Suchá, Mähren (ČSSR); (5) *H. rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); (6) *H. sustai* KUKALOVÁ 1958, Westfalium A, Hlubina-Schacht, Karviná, Mähren (ČSSR);

– (7) *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984 (Typus-Art), ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);

– (8) *Olinka modica* KUKALOVÁ 1958 (Typus-Art), Namurium C, Schacht Präsident Gottwald (früher František), Horní Suchá, Mähren (ČSSR);

– (9) *Paoliola gurleyi* (MELANDER 1903) (Typus-Art), etwa Namurium C (mittl. Pottsvillium) von Indiana (U.S.A.);

– (10) ? *Pseudofouquea cambrensis* (ALLEN 1901) (Typus-Art), unt. Westfalium A von Cardiff, South Wales (Großbritannien) (die Zugehörigkeit dieser Gattung ist nicht gesichert);

– (11) *Stygne roemeri* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), tieferes Namurium B, Alfredgrube zwischen Königshütte und Laurahütte, oberschlesisches Kohlenbecken (Polen);

– (12) *Sustaia impar* KUKALOVÁ 1958 (Typus-Art), Westfalium A, Hlubina-Schacht, Karviná, Mähren (ČSSR);

– (13) *Zdenekia grandis* KUKALOVA 1958 (Typus-Art), Namurium C, Schacht Präsident Gottwald (früher František), Horní Suchá, Mähren (ČSSR).

Dazu kommen noch einige bruchstückhaft erhaltene und nicht genauer bestimmbare Reste aus dem mährischen Namurium C und Westfalium A sowie das hier als Paoliidae?, gen. et sp. indet. dargestellte Flügel-Fragment aus dem ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle.

Die Paoliidae gehören somit zu den ältesten bisher bekannten Pterygota und sind auf das Namurium und Westfalium A beschränkt, was einer Lebensdauer von nur etwa 15 Millionen Jahren entspricht. In diesem Zeitabschnitt gehören sie zu den dominierenden Komponenten der Insekten-Fauna. Ihre Hauptverbreitung haben sie nach bisheriger Kenntnis in Europa; nur 2 Arten sind außerhalb dieses Gebietes, in Nord-Amerika, gefunden worden.

6.3.3.1.1. *Kemperala* BRAUCKMANN 1984

* 1984 *Kemperala* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 110-111.

Typus - Art: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984.

Diagnose: Vorderflügel und Hinterflügel annähernd isomorph, Hinterflügel nicht mit – gegenüber dem Vorderflügel – deutlich vergrößerter Anal-Area. Verhältnis Länge : Breite = ca. 3:1. Vorderrand konvex gebogen. Umriß daher deutlich schlank-eiförmig. Breite (exsagittal) der Costal-Area etwa 1/6 der Flügel-Breite einnehmend. Radius ungegabelt. Sr weit proximal, weniger als 1/4 der Flügel-Länge von der Basis aus entspringend, terminal einen sigmoidal gebogenen, schmal-dreieckigen Fächer bildend; der erste Ast des Sr knapp distal vor der Flügel-Mitte abzweigend. Aufteilung der MeP knapp proximal der Flügel-Mitte beginnend. Cu-Area schmal-dreieckig. Anal-Area mäßig lang (transversal), mehr als 1/4 der Flügel-Länge erreichend, nicht durch Einbiegung des Hinterrandes markiert.

Arten und ihre Verbreitung: Bisher nur die Typus-Art aus dem oberen Namurium B (Subzone R2c) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Beziehungen: Nach KUKALOVÁ (1958: 938) besteht innerhalb der Paoliidae eine „Spezialisations-Reihe“ der Gattungen von *Paoliola* über *Paolia*, *Holasicia* und *Zdenekia* zu *Olinka* (die spezialisierteste Gattung). Diese Reihe ist gekennzeichnet durch (1) die Verschiebung der Gabelung von MeP und Cu sowie zum Teil auch die Verlagerung des Ursprungs und der Aufteilung des Sr in distaler Richtung, (2) die Vergrößerung der CuA-Area auf Kosten der Sr- und MeP-Area, (3) die Verbreiterung (exsagittal) der Costal-Area, (4) die Vergrößerung der Anal-Area und (5) die Ausbildung zunehmend regelmäßiger Queradern. *Kemperala* fügt sich in diese „Spezialisierungs-Reihe“ nicht ohne weiteres ein, indem sie – in diesem Sinne – „ursprüngliche“ und „abgeleitete“ („spezialisierte“) Merkmale miteinander kombiniert. Als „ursprünglich“ müssen dabei vor allem gelten: (1) der weit proximal gelegene Ursprung und die ebenfalls recht weit proximal gelegene Aufteilung des Sr und (2) die nur eben ange deutete Tendenz zur Ausbildung regelmäßiger angeordneter Queradern; „abgeleitet“ in diesem Sinne sind unter anderem: (1) die relativ weit distal gelegene MeP-Gabelung, damit verbunden (2) die ver-

gleichsweise schmale MeP-Area und (3) die breite (exsagittal) Costal-Area. In den „abgeleiteten“ Merkmalen und darüber hinaus in der Größe und dem schmal-ovalen Flügel-Umriß ähnelt *Kemperala* sehr dem Vorderflügel von *Zdenekia*. Einer Vereinigung beider Gattungen stehen jedoch zur Zeit – unter Annahme der „Spezialisations-Reihe“ – die hier als „ursprünglich“ angesehenen Merkmale von *Kemperala* im Wege. Der auffälligste Unterschied aber besteht darin, daß im Gegensatz zu *Kemperala* bei *Zdenekia* die Vorder- und Hinterflügel deutlich verschiedengestaltig sind: die Hinterflügel sind im Umriß nicht oval, sondern gerundet dreieckig.

Sollte sich jedoch in der geplanten detaillierten Untersuchung des gesamten *Kemperala*-Materials herausstellen, daß die Lage der Gabel-Punkte der Hauptadern erheblich variieren kann, so entfielen wesentliche Grundlagen für die Annahme einer „Spezialisations-Reihe“, und die Trennung von *Kemperala* und *Zdenekia* würde wesentlich an Schärfe verlieren. Als Haupt-Unterschied könnte dann gegebenenfalls nur noch der abweichende Hinterflügel-Umriß gelten. Bis zu einer endgültigen Klärung dieser Frage halten wir es für zweckmäßig, *Kemperala* als selbständige Gattung beizubehalten.

Von den übrigen Gattungen der Paoliidae unterscheidet sich *Kemperala* wesentlich deutlicher, vor allem schon durch den auffällig schmal-ovalen Flügel-Umriß.

6.3.3.1.1. *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984

Taf. 16 Fig. 1a-b; Abb. 43-44

v * 1984 *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 111, Abb. 2a-b.

H o l o t y p u s : Das in Taf. 16 Fig. 1a-b und Abb. 43-44 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-1.01.

L o c u s t y p i c u s : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatischen Stratigraphie).

M a t e r i a l : Außer dem Holotypus inzwischen einige weitere Exemplare (Sammlung KEMPER, Sammlung SIPPEL und Sammlung ZESSIN) von derselben Lokalität. In der vorliegenden Arbeit sind diese Stücke nicht weiter berücksichtigt; sie sollen in einer späteren Publikation (siehe Einleitung) ausführlich dargestellt werden.

D i a g n o s e : Die typische und vorerst einzige bekannte Art von *Kemperala* mit der kennzeichnenden Merkmals-Kombination der Gattung (siehe dort).

M o r p h o l o g i e . –

E r h a l t u n g (vgl. auch photographische Wiedergabe in Taf. 16 Fig. 1a-b und zeichnerische Darstellung in Abb. 43; dort jedoch in Ventral-Ansicht und daher seitenverkehrt): Die im ursprünglichen Zusammenhang befindlichen Flügel liegen – soweit ersichtlich – in Ventral-Ansicht vor. Dadurch überdeckt das hintere Flügel-Paar das vordere weitgehend, und zwar bis auf die Region vor dem Radius, die frei liegt. Dabei ist die Struktur der Vorderflügel im Überdeckungs-Bereich schwach durchgeprägt. Die Flügel-Umriss sind daher zu erkennen; die Ader-Analyse ist jedoch vor allem für die hintere Region der Vorderflügel und die Costal-Area der Hinterflügel erheblich erschwert. An den Vorderflügeln ist die Aderung nur im unüberdeckten Abschnitt deutlich sichtbar; aus dem dahinter liegenden Bereich sind nur der proximale Verlauf des Sr und einige der davon ausgehenden, nach vorn gerichteten Queradern einigermaßen sichtbar zu ermitteln. Die Aderung der Hinterflügel ist vom Hinterrand bis an den Radius recht gut zu verfolgen, davor aber nicht eindeutig erkennbar. Die unmittelbare Basal-Region der Flügel ist im Gestein verborgen und nicht ohne Schwierigkeiten freizulegen. Bei der Bergung war ursprünglich auch das rechte Flügel-Paar distal vom Gestein bedeckt (siehe Taf. 16 Fig. 1a und Abb. 43); dieser Bereich konnte aber freipräpariert werden (siehe Taf. 16 Fig. 1b). Insgesamt ist die Flügel-Aderung an dem linken Flügel-Paar ein wenig deutlicher erhalten; die Beschreibung basiert im wesentlichen hierauf.

Caput, Thorax und Abdomen sowie Reste der Extremitäten sind am Holotypus nicht erhalten.

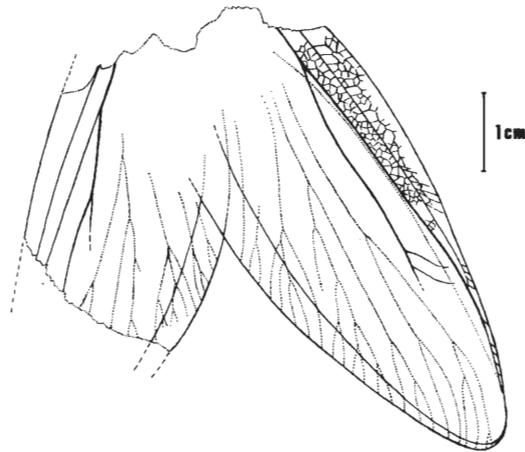


Abb. 43: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (nach der Negativ-Platte, daher seitenverkehrt), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

M a ß e (in mm). – (1) Linker Vorderflügel: erhaltene Länge = 60; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 62; Breite = 22. – (2) Rechter Vorderflügel: erhaltene Länge = ca. 60; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 62; Breite = 22. – (3) Linker Hinterflügel: erhaltene Länge = 60; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 62; Breite = 24. – (4) Rechter Hinterflügel: erhaltene Länge = 60; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 62; Breite = ca. 24.

Beschreibung. – (1) Vorderflügel: Umriß schmal-oval, Vorder- und Hinterrand annähernd gleichmäßig konvex gebogen, Apex schmal gerundet, nicht zugespitzt. Costal-Area breit (exsagittal), etwa 1/6 der Flügel-Breite einnehmend. Sc von der Basis aus zunächst annähernd geradlinig verlaufend, distal kräftiger konvex gekrümmt und etwa 1/3 der Flügel-Länge vom Apex entfernt an R endend. R ungeteilt, zunächst ebenfalls relativ geradlinig, sodann etwa kurz vor dem Auftreffen von Sc zunehmend dem konvexen Bogen des Vorderrandes angepaßt und in diesen dicht vor dem Apex einmündend. Ursprung von Sr weit proximal, weniger als 1/4 der Flügel-Länge von der Basis entfernt gelegen; Aufteilung von Sr nicht eindeutig zu ermitteln. Zwischenaderung nur im Bereich zwischen Vorderrand und R erhalten, feinmaschig, an das Archedictyon der Palaeodictyoptera erinnernd; Tendenz zur Ausbildung regelmäßiger angeordneter Queradern in diesem Abschnitt kaum entwickelt. Einige

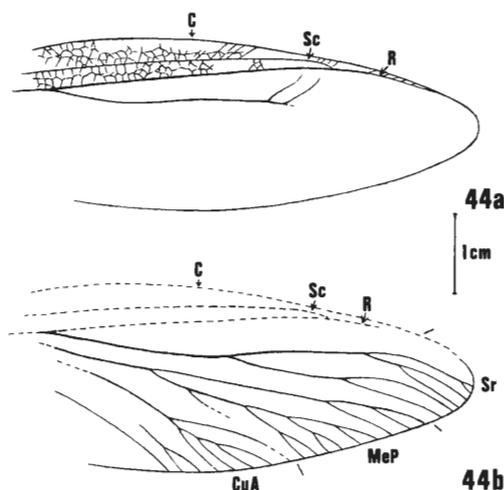


Abb. 44: Die Flügel-Aderung von *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984 (nach dem Holotypus; Negativ-Platte, daher seitenverkehrt), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); a: linker Vorderflügel; b: linker Hinterflügel. – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

wenige etwas deutlichere Queradern schwach sigmoidal von Sr aus schräg nach vorn gegen R schwingend und kurz davor nahezu verlöschend. – (2) Hinterflügel: Im Umriß dem Vorderflügel weitgehend entsprechend, nur unwesentlich breiter (exsagittal), jedoch nicht gerundet dreieckig wie bei *Zdenekia*. Bau der Region zwischen Vorderrand und R sowie der Verlauf von R ebenfalls – soweit rekonstruierbar – mit dem Vorderflügel übereinstimmend, desgleichen Sr weit proximal entspringend. Sr insgesamt mit nur 2 jeweils gegabelten Seitenästen, der proximale davon knapp distal der Flügel-Mitte abzweigend, der distale etwa 1/4 der Flügel-Länge vom Apex entfernt; der Sr- Hauptast in unmittelbarer Nähe des Apex gegabelt; Sr-Area insgesamt einen vergleichsweise langen (transversal), schmal-dreieckigen und schwach sigmoidal gebogenen Fächer bildend. Aufteilung der MeP nur wenig proximal der Flügel-Mitte einsetzend; proximaler Ast mit 4 Seitenzweigen, die beiden mittleren davon gegabelt, die beiden übrigen ungeteilt; 2 weitere ungeteilte Seitenzweige weit distal, schon nahe dem Außenrand vom Hauptast abzweigend; MeP-Area somit mäßig breit-dreieckig. Cu-Area schmal-dreieckig; CuA nahe dem Hinterrand geteilt, der Vorderast einfach, der Hinterast mit 3 Seitenzweigen; CuP (?) weit distal gegabelt. Anal-Area mäßig lang (transversal), mehr als 1/4 der Flügel-Länge erreichend.

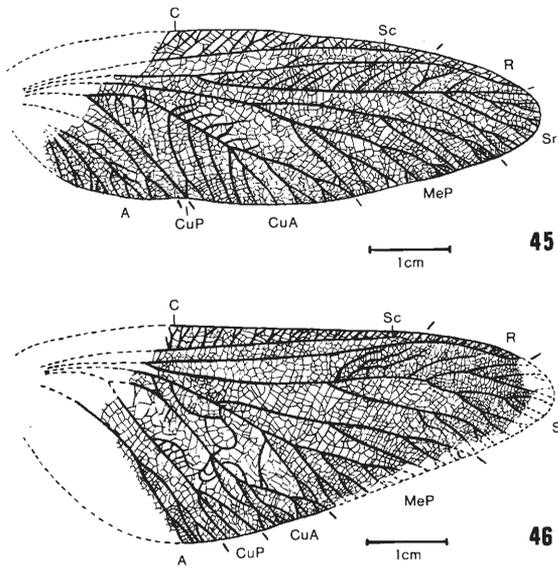


Abb. 45-46: Die Flügel-Aderung von *Zdenekia* KUKALOVÁ 1958, Namurium C, Gottwald-Schacht, Horní Suchá, Mähren (ČSSR); zum Vergleich mit *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984. – 45: *Zdenekia grandis* KUKALOVÁ 1958, Vorderflügel (umgezeichnet nach KUKALOVA 1958: Abb. 1). – 46: *Zdenekia* cf. *grandis* KUKALOVÁ 1958, Hinterflügel (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1958: Abb. 2). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Beziehungen: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984 ist die typische und vorerst einzige bekannte Art dieser Gattung; für sie gelten daher die bei der Gattungs-Darstellung aufgeführten Beziehungen (siehe oben).

6.3.3.1.2. *Holasicia* KUKALOVÁ 1958

- * 1958 *Holasicia* KUKALOVÁ, Paoliidae: 941-942.
- 1984 *Holasicia*. – BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 111.

Typus-Art: *Holasicia vetula* KUKALOVÁ 1958.

Diagnose (im wesentlichen nach KUKALOVÁ 1958: 941): Vorderflügel und Hinterflügel annähernd isomorph, sehr schlank bis mäßig schlank, Verhältnis Länge : Breite = 3.5:1 bis 2.7:1. Vorder- und Hinterrand über eine weite Strecke subparallel. Apex relativ gleichmäßig breit bis mäßig breit gerundet. Costal-Area etwa 1/6 bis 1/5 der Flügel-Breite (exsagittal) einnehmend. Sc etwa 1/5 bis 1/3 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in R einmündend. CuA etwa 2/5 bis weniger als 1/3 der Länge des Hinterran-

des einnehmend. Anal-Area über etwa 1/3 des Hinterrandes erstreckt, Distal-Begrenzung durch eine schwache Einbiegung des Hinterrandes markiert. Zwischenaderung feinmaschig, unregelmäßig; Tendenz zur Ausbildung von Queradern nur im Bereich zwischen CuA und CuP sowie in der Costal-Area, dort nur wenig schräg nach vorn gegen den Vorderrand gerichtet.

Arten und ihre Verbreitung: Siehe bei der Familie Paoliidae (Abschnitt 6.3.3.1.).

Beziehungen: Siehe KUKALOVÁ 1958: 942.

6.3.3.1.2.1. *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984

Taf. 17 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 1 u ?2; Abb. 47-48, ?Abb. 52

v ?1982 Archimylacridae gen. et sp. indet. – BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 15.

v ?1983b Archimylacridae gen. et sp. indet. – BRAUCKMANN & KOCH, *Prothelyphonus*: 71-72, Abb. 10.

v ?1984 Exemplar der Familie Paoliidae. – KOCH, Devon etc.: 106, Abb. 116.

v * 1984 *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 111-112, Abb. 3.

Holotypus: Das in Taf. 17 Fig. 1 und Taf. 18 Fig. 1 sowie Abb. 47-48 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-1.02.

Locus typicus: Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum: Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

Material: Außer dem Holotypus gehört vermutlich (aber zur Zeit nicht absolut sicher) neben einigen weiteren Exemplaren der Sammlung M. KEMPER zu dieser Art auch der von BRAUCKMANN & KOCH (1983b) kurz diskutierte und abgebildete, vorläufig als „Archimylacridae gen. et sp. indet.“ bzw.

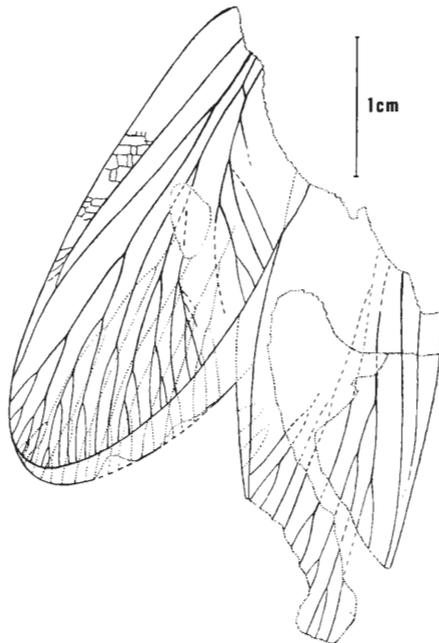


Abb. 47: *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (nach der Positiv-Platte), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

von KOCH (1984) als „Exemplar der Familie Paoliidae“ bezeichnete Insektenrest (Arbeitsnummer H-1; aufbewahrt in der Privat-Sammlung HOFFMANN/Hagen). Eine ausführliche Untersuchung des Originals hat ergeben, daß (1) die nach einem Photo als schildförmig vergrößertes Pronotum gedeutete Bildung anorganischer Natur ist und (2) die Subcosta wie bei den Paoliidae am Radius endet. Die vorläufige Zuordnung zu den Archimylacriade kann somit nicht aufrecht erhalten werden. In Größe und Umriß der Flügel stimmt das fragliche Stück sehr gut mit *Holascia rasnitsyni* überein. Da jedoch die übrige Flügel-Aderung erhaltungsbedingt nicht analysierbar ist, kann die Zuordnung nur vorbehaltlich erfolgen.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Holascia* mit folgender kennzeichnender Merkmals-Kombination. – Vergleichsweise kleinwüchsig. Vorderflügel: Umriß relativ plump, Verhältnis Länge : Breite = 2.7:1. Cu-Area schmal dreieckig, am Hinterrand weniger als 1/3 der Flügel-Länge einnehmend.

Morphologie. –

Erhaltung (Holotypus; vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 47): Die Flügel befinden sich in ihrem ursprünglichen Zusammenhang. Sie sind leicht diagonal zur Längsachse gestaucht, weshalb die linken Flügel im Umriß geringfügig plumper erscheinen als die rechten. Das hintere Flügel-Paar wird von dem vorderen weitgehend überdeckt; das Maß der Überdeckung ist ähnlich wie bei *Kemperala hagenensis* (siehe dort). Die Basal-Region fehlt an allen Flügeln. An den beiden rechten Flügeln ist die Apical-Region überdeckt, und aus dem Flügel-Zentrum sind erhebliche Bereiche weggesplittert. Das linke Flügel-Paar ist wesentlich vollständiger erhalten, weshalb die Beschreibung im wesentlichen hierauf beruht. Die Aderung des linken Vorderflügels ist – bis auf den fehlenden Basal-Bereich – recht vollständig erkennbar; lediglich in der Nähe der proximalen Aufteilung der MeP ist sie durch eine die Flügel unterlagernde Geode (?) nahezu ausgelöscht. Vom linken Hinterflügel ist die Aderung am freiliegenden Hinterrand deutlich, sonst nur schwach durch den Vorderflügel durchgeprägt und daher nur zu einem geringen Teil – in den distalen Bereichen von Sr, MeP und CuA – einigermaßen sicher zu rekonstruieren. Reste der Extremitäten oder gar vom Körper sind nicht erhalten.

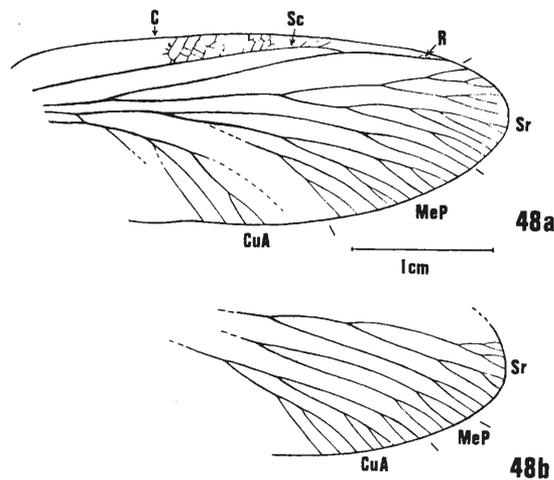


Abb. 48: Die Flügel-Aderung von *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984 (nach dem Holotypus; zum einheitlichen Vergleich seitenverkehrt), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); a: linker Vorderflügel; b: linker Hinterflügel. – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Maße (in mm). – (1) Linker Vorderflügel: erhaltene Länge = 36; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 38; Breite = 14. – (2) Linker Hinterflügel: erhaltene Länge = 34; Gesamt-Länge (geschätzt) = ca. 38; Breite (geschätzt) = ca. 15.

Beschreibung. – (1) Vorderflügel: Umriß verhältnismäßig plump, Verhältnis Länge : Breite = ca. 2.7:1. Vorder- und Hinterrand über eine weite Strecke subparallel; Hinterrand am distalen Ende der Anal-Area schwach eingebogen; Apex breit gerundet, leicht asymmetrisch dem Vorderrand genähert. Costal-Area breit (exsagittal), etwa 1/5 der Flügel-Breite erreichend. Sc von der Basis aus zunächst

gerade verlaufend, distal leicht konvex gebogen und etwa 1/3 der Flügel-Länge vom Apex entfernt an R endend. R an der Basis leicht schräg nach hinten außen (gegen das Flügel-Zentrum) gerichtet, an der Abzweigung von Sr konkav umbiegend und annähernd geradlinig nach vorn außen verlaufend, sodann an der Einmündung von Sc schwach konvex gebogen, distal schließlich wiederum nahezu gestreckt und etwa 1/9 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in den Vorderrand mündend, ungeteilt. Sr etwa 1/4 der Flügel-Länge von der Basis entfernt entspringend, reich dichotom aufgeteilt, proximale Gabelung knapp distal der Flügel-Mitte gelegen, die 12 Endzweige symmetrisch um den Apex gruppiert, Sr-Area relativ breit-dreieckig. MeP ebenfalls reich dichotom geteilt, über knapp 1/3 der Hinterrand-Länge erstreckt, mit 11 Endzweigen, proximale Gabelung nur wenig distal vom Sr-Ursprung gelegen. Verbindungs-Ader zwischen MeP und Cu knapp proximal von der Sr-Abzweigung verlaufend. CuA-Area relativ schmal (transversal), weniger als 1/3 der Hinterrand-Länge einnehmend, Anzahl der

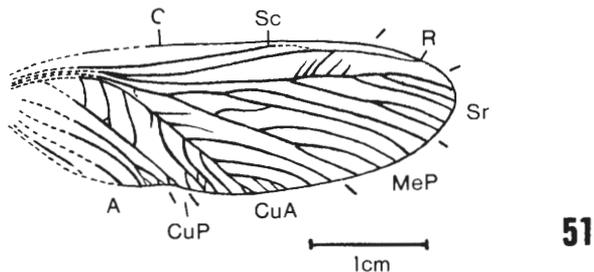
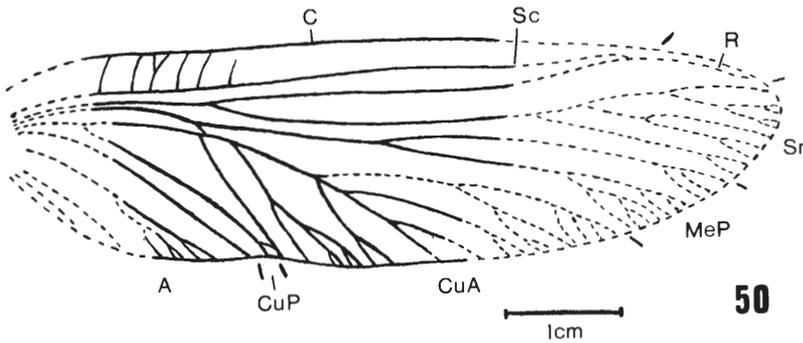
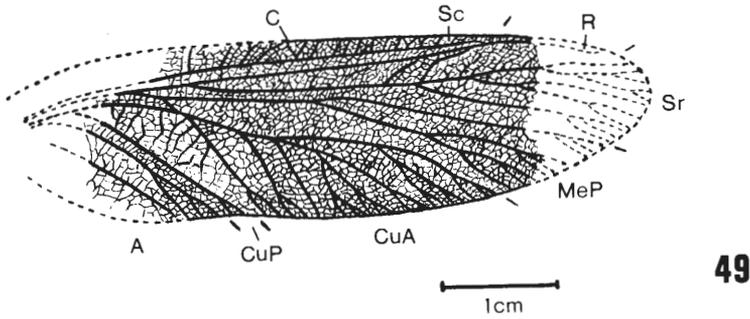


Abb. 49-51: Vergleichende Darstellung der Flügel-Adern bei den Arten von *Holariscia* KUKALOVÁ 1958 und *Pseudofouquea* HANDLIRSCH 1906, zum Vergleich mit *Holariscia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984. – 49: *Holariscia vetula* KUKALOVÁ 1958 (Typus-Art), Vorderflügel (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1958: Abb. 3), Namurium C, Gottwald-Schacht, Horní Suchá, Mähren (ČSSR). – 50: *H. sustai* KUKALOVÁ 1958, Vorderflügel (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1958: Abb. 4), Westfalium A, Hlubina-Schacht, Karvina, Mähren (ČSSR). – 51: *Pseudofouquea cambrensis* (ALLEN 1901) (Typus-Art), Vorderflügel (umgezeichnet nach KUKALOVÁ 1958: Abb. 12), unt. Westfalium A, Llanbradach Colliery bei Cardiff (South Wales). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Zweige nicht exakt zu ermitteln. Anal-Area etwas mehr als 1/3 der Flügel-Länge einnehmend, Aderung nicht eindeutig rekonstruierbar. Zwischenaderung mäßig feinmaschig, in der Costal-Area mit der Tendenz zur Ausbildung von feinen, nur wenig schräg nach vorn gegen den Vorderrand gerichteten Queradern, diese kaum von der übrigen Zwischenaderung abgehogen. – (2) Hinterflügel: Im Umriß – soweit rekonstruierbar – weitgehend dem Vorderflügel entsprechend, wohl nur unwesentlich breiter (exsagittal). Ader-Analyse nicht absolut sicher möglich; möglicherweise MeP wesentlich weniger, CuA hingegen reicher verzweigt als am Vorderflügel. – (3) Extremitäten: Am Holotypus nicht erhalten, wohl aber an dem möglicherweise zu dieser Art gehörenden Exemplar H-1 (Taf. 18 Fig. 2 und Abb. 52), das zumindest die linken 3 Beine zeigt. Beine im Vergleich zum Tier recht lang und schlank, alle 3 P deutlich länger als 20 mm; Details nicht erkennbar.

Beziehungen: Die Zugehörigkeit der Art zu *Holasicia* KUKALOVÁ 1958 ergibt sich aus der reichen Aufgliederung von Sr und MeP am Vorderflügel. Von den beiden übrigen Arten (aus dem Namurium C bzw. Westfalium A von Mähren) unterscheidet sie sich jedoch deutlich durch (1) die geringere Größe, (2) den plumperen Flügel-Umriß und (3) die wesentlich schmalere (transversal) CuA-Area (weniger als 1/3 der Flügel-Länge einnehmend gegenüber mehr als 1/3 bei den übrigen Arten).

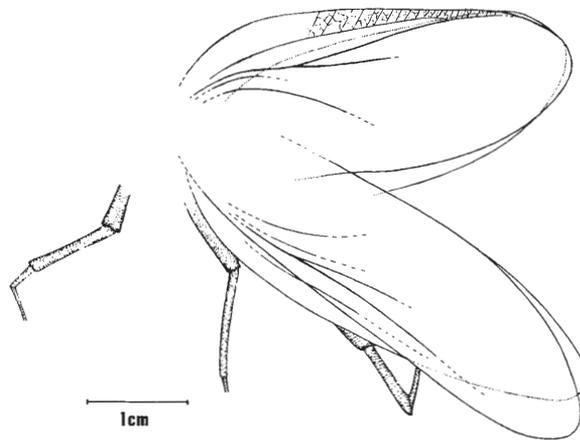


Abb. 52: ? *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, Exemplar Nr. H-1, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

In Größe, Flügel-Umriß und Aderung besteht auch weitgehende Übereinstimmung mit *Pseudofouquea cambrensis* (ALLEN 1901) (vgl. Abb. 51) aus dem Westfalium A von Großbritannien. Solange aber bei dieser Art der distale Verlauf der Sc nicht eindeutig geklärt ist, ist ihre Zugehörigkeit zu den Paoliidae – und damit auch eine mögliche engere Verwandtschaft mit *Holasicia rasnitsyni* – nicht gesichert. Eine generische Verknüpfung dieser beiden Arten ist beim derzeitigen Stand der Kenntnis nicht möglich.

6.3.3.1.2.2. Paoliidae?, gen. et sp. indet.

Taf. 18 Fig. 3; Abb. 53

v 1982 Insektenflügel-Bruchstück indet. – BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 20, Abb. 6a-b.

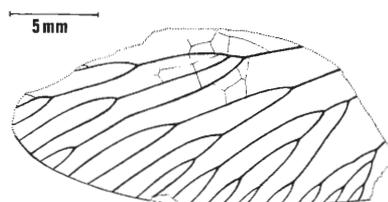


Abb. 53: Paoliidae ?, gen. et sp. indet., Exemplar Nr. K-1.20, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

M a t e r i a l : Das in Taf. 18 Fig. 3 und Abb. 53 dargestellte Exemplar, oberes Namurium B (= Subzone R2c) der Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, aufbewahrt in der Privat-Sammlung M. KEMPER, Nr. K-1.20.

B e m e r k u n g e n : Nachdem in denselben Fundschichten inzwischen eine Anzahl eindeutig zu den Paoliidae gehörender Formen aufgefunden worden ist, kann nunmehr auch das etwa 20 mm lange und etwa 10 mm breite vorliegende Flügel-Bruchstück besser beurteilt werden. Wegen der weitgehend ähnlichen Ader-Verzweigung gehört es wahrscheinlich ebenfalls diesem Verwandtschaftskreis an. Hinsichtlich des Aufgabelungs-Modus des Sr (?) stimmt es jedoch mit keiner der übrigen Formen von Hagen-Vorhalle vollständig überein, so daß es eine selbständige Art darstellen dürfte. Wegen der bruchstückhaften Erhaltung ist ein genauer Vergleich der diagnostisch wichtigen Merkmale nicht möglich; eine Benennung in offener Nomenklatur erscheint daher zweckmäßig.

6.3.3.2. Familie „Cacurgidae HANDLIRSCH 1911“ sensu BRAUCKMANN & HAHN 1980

S y n o n y m i e : Siehe BRAUCKMANN & HAHN 1980: 303.

D i a g n o s e : Siehe BRAUCKMANN & HAHN 1980: 303.

B e m e r k u n g e n : Die Beziehungen zu den in den Grundzügen der Flügel-Morphologie ähnlichen Paoliidae sind bereits bei der Familie (siehe Abschnitt 6.3.3.1) hervorgehoben, so daß sich hier eine Wiederholung erübrigt.

Der älteste für den hier zusammengefaßten Formenkreis gültig aufgestellte Familienname Omaliidae HANDLIRSCH 1906 (nom. correct. HANDLIRSCH 1919 ex Omaliidae HANDLIRSCH 1906) ist ein jüngeres Homonym zu Omaliidae bzw. Omaliinae MAC LEAY 1833 (Coleoptera, Staphylinidae) und damit nicht ohne weiteres für die karbonische Insektenfamilie anwendbar. Wie er zu ersetzen ist, kann nach Artikel 55(a) der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur (IRZN) ausdrücklich nur die Nomenklatur-Kommission festlegen. Solange eine solche Entscheidung noch nicht vorliegt, wird hier vorläufig die Bezeichnung „Cacurgidae HANDLIRSCH 1911“ als das älteste Synonym (im Sinne des Familie-Konzepts von BRAUCKMANN & HAHN 1980) verwendet.

T a x a u n d i h r e V e r b r e i t u n g :

I. *Heterologus*-Gruppe BRAUCKMANN & HAHN 1980

- (1) *Heterologus langfordorum* CARPENTER 1943 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (2) *Anthrakoris aetherius* RICHARDSON 1956 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (3) *Heterologellus teichmuelleriae* WO. SCHMIDT 1962 (Typus-Art), unt. Westfalium C, Bohrung Bergern 1, Westfalen (West-Deutschland);
- (4) *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 (Typus-Art), ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);

II. *Cacurgus*-Gruppe BRAUCKMANN & HAHN 1980

- (5) *Cacurgus spiloferus* HANDLIRSCH 1911 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (6) *Archaeologus falcatus* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (7) *Archimastax americanus* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), etwa Namurium C (mittl. Pottsvillium) von Fayetteville, Arkansas (U.S.A.);
- (8) *Axiologus thoracicus* HANDLIRSCH 1906 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);
- (9) *Cacurgellus barryi* PRUVOST 1919 (Typus-Art), Westfalium von Aniche, Dept. Pas-de-Calais (Nord-Frankreich);
- (10) *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984 (Typus-Art), ob. Namurium B von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland);
- (11) ? *Limburgina antiqua* LAURENTIAUX 1950 (Typus-Art), wahrscheinlich oberstes Namurium B

von Süd-Limburg (Niederlande);

– (12) *Spilomastax oligoneura* HANDLIRSCH 1911 (Typus-Art), etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois (U.S.A.);

III. *Omalia*-Gruppe BRAUCKMANN & HAHN 1980

– (13) *Omalia macroptera* VAN BENEDEN & COEMANS 1867 (Typus-Art), Westfalium A von La Louvière, Prov. Hainaut (Belgien); (14) *O. carbonis* (HANDLIRSCH 1904) (= Typus-Art von *Palaeomastax* HANDLIRSCH 1904), Westfalium C von Frameries (Belgien); (15) *O. palmiformis* (BOLTON 1922) (= Typus-Art von *Coselia* BOLTON 1922), Westfalium B von Coseley bei Dudley, Worcestershire/Staffordshire (England);

– (16) *Kelleropteron kaelberbergense* BRAUCKMANN & HAHN 1980 (Typus-Art), unt. Westfalium D von Ibbenbüren, Westfalen (West-Deutschland).

Die von BRAUCKMANN & HAHN 1980 ebenfalls noch zu den „Cacurgidae“ gestellte Art *Nacekomia rossae* RICHARDSON 1956 (etwa Westfalium D von Mazon Creek, Illinois/U.S.A.) wurde kürzlich von L. BURNHAM (1983: 40-42) aus dieser Familie entfernt und den Geraridae SCUDDER 1885 (ebenfalls Ordnung Protorthoptera) zugeordnet. Dies scheint berechtigt zu sein, da die Übereinstimmung im Flügel-Bau zwischen *Gerarus* SCUDDER 1885 und *Nacekomia* RICKARDSON 1956 beträchtlich ist. Wesentlicher Unterschied ist nur das Fehlen einer Verbindung von Sr und Me im distalen Bereich des Vorderflügels von *Nacekomia*.

Insgesamt sind die „Cacurgidae“ aus Nord-Amerika und Europa bekannt und reichen zeitlich vom oberen Namurium B bis ins Westfalium D, was einer Lebensdauer von knapp 30 Millionen Jahren entspricht. Die beiden Vorhaller Arten und möglicherweise auch die vielleicht ebenfalls in diese Familie gehörende *Limburgina antiqua* sind die ältesten derzeit bekannten Angehörigen.

Heterologus-Gruppe BRAUCKMANN & HAHN 1980

D i a g n o s e : Eine Gattungs-Gruppe der „Cacurgidae“ mit folgenden Besonderheiten: Keine Verspannungsader zwischen Me und Sr vorhanden; Sc distal am R endend.

T a x a u n d i h r e V e r b r e i t u n g : Siehe bei der Familie „Cacurgidae“.

B e m e r k u n g e n : Nach BRAUCKMANN & HAHN (1980: 304) stellt die *Heterologus*-Gruppe die phylogenetisch ursprünglichste Gattung-Gruppe der „Cacurgidae“ dar, die sich im Flügel-Bau gegenüber ihrer bei den Paoliidae HANDLIRSCH 1906 vermuteten Ausgangsformen nur wenig – durch das weniger engmaschige Adernetz – unterscheidet. (Vgl. hierzu aber die sich aus dem Nachtrag zu Abschnitt 6.3.3. möglicherweise ergebenden Einschränkungen.)

6.3.3.2.1. *Heterologopsis* BRAUCKMANN & KOCH 1982

* 1982 *Heterologopsis* BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 18.

T y p u s - A r t : *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982.

D i a g n o s e . – Prothorax mit Prothoracal-Flügeln (= Paranotal-Loben). – Vorderflügel: Vorderrand in der Mitte konkav eingebogen; Umriß relativ schlank, Verhältnis Länge : Breite = 3.1:1. Costal-Area mäßig breit (exsagittal), etwa 1/7 der maximalen Flügel-Breite erreichend. Sc kurz (transversal), etwa 3/7 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in R einmündend. Sr mit 4 parallelen und in gleichen Abständen abzweigenden Seitenästen. Verbindungsader zwischen MeP und CuA deutlich proximal des Sr-Ursprungs gelegen. CuA schon vor dem Hinterrand verlöschend; CuP nur distal mit 2 sehr feinen Seitenzweigen; Area zwischen CuA und CuP auffällig breit. Anal-Area sehr schmal (exsagittal), mit nur 2 Adern. Zwischenaderung weitmaschig, in der Costal-Area pectinate Queradern ausbildend.

Z u g e h ö r i g e A r t e n : Bisher nur die Typus-Art.

B e z i e h u n g e n : *Heterologopsis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 ist neben *Kochopteron* BRAUCKMANN 1984 von derselben Fundstelle die derzeit älteste bekannte Gattung der „Cacurgidae“. Das Fehlen einer Verspannungsader zwischen MeP und Sr sowie der Verlauf des Sr (am Radius endend) verweist sie in die *Heterologus*-Gruppe, der ursprünglichsten Gattungs-Gruppe dieser Familie.

Die übrigen Gattungen der *Heterologus*-Gruppe unterscheiden sich von *Heterologopsis* im wesentlichen durch die folgenden Merkmale:

– *Heterologus* CARPENTER 1943 bei ähnlichem Flügel-Umriß durch: (1) Sc etwa 1/4 der Flügel-Länge vom Apex entfernt auf R treffend, (2) Abzweigung und Gabelung der Sr-Seitenäste unregelmäßiger, (3) Verbindungsader zwischen MeP und CuA etwa gleichweit von der Flügel-Basis entfernt wie der Sr-Ursprung, (4) CuA deutlich bis an den Hinterrand reichend und (5) Area zwischen CuA und CuP wesentlich schmaler, nicht breiter als die übrigen Hauptader-Zwischenräume;

– *Anthrakoris* RICHARDSON 1956 durch: (1) Flügel-Umriß andersgestaltig (Vorderrand konvex gebogen, Hinterrand nahezu geradlinig begrenzt), (2) Costal-Area wesentlich breiter, (3) Sr mit weniger (aber ähnlich verlaufenden und gegabelten) Seitenästen, (4) CuA bis an den Hinterrand reichend und (5) Zwischenader-Netz unregelmäßiger und engmaschiger;

– *Heterologellus* WO. SCHMIDT 1962 durch: (1) Flügel-Umriß andersgestaltig, an *Anthrakoris* erinnernd, (2) Costal-Area deutlich breiter, (3) Abzweigung und Gabelung der Sr-Seitenäste unregelmäßiger, (4) CuA bis an den Hinterrand reichend und unregelmäßig wellenförmig schwingend, (5) Area zwischen CuA und CuP wesentlich schmaler, nicht breiter als die übrigen Hauptader-Zwischenräume und (6) Anal-Area großflächiger, mit verzweigten Analis-Adern.

Hieraus geht hervor, daß *Heterologopsis* hinsichtlich des diagnostisch bedeutsamen Baus der Aderung nur zu *Anthrakoris* engere Beziehungen zeigt: Beide Gattungen ähneln einander in der Abzweigung und Gabelung der Sr-Seitenäste und in der sehr breiten Area zwischen CuA und CuP. Eine engere Verwandtschaft ist somit wahrscheinlich. Jedoch dürfte bei allen wichtigen Übereinstimmungen und unterschiedlicher stratigraphischer Verbreitung kein Ahn/Deszendent-Verhältnis vorliegen; denn beide Gattungen vereinigen ursprüngliche und abgeleitete Merkmale: die wesentlich ältere Gattung *Heterologopsis* ist zumindest hinsichtlich des grobmaschigeren Zwischenader-Netzes weiter von der bei den Paoliidae zu suchenden Ausgangsformen abgeleitet als *Anthrakoris*; umgekehrt zeigt *Anthrakoris* im Flügel-Umriß gegenüber den Paoliidae stärker abgeleitete Züge, indem der Vorderrand deutlich stärker konvex gebogen ist. Es ist jedoch mit Sicherheit noch verfrüht, nach diesen Ergebnissen bei dem derzeitigen Kenntnisstand über die wenigen und nur in Einzelfunden bekannten Gattungen und Arten schon detaillierte Schlüsse über die phylogenetische Entwicklung der *Heterologus*-Gruppe zu ziehen.

Von Bedeutung ist der Nachweis von Prothoracal-Flügeln bei *Heterologopsis*. Die einzige andere in dieser Körper-Region einigermaßen vollständig erhaltene Art der „Cacurgidae“, *Axiologus thoracicus* HANDLIRSCH 1906 (*Cacurgus*-Gruppe), scheint derartige Flügel – nach der Darstellung von HANDLIRSCH (1906a: Abb. 105) – nicht zu besitzen. Immerhin sind Prothoracal-Flügel innerhalb der Protorthoptera durchaus vereinzelt bekannt: So zeigen dieses Merkmal z.B. einige Angehörige der Liomopteridae SELLARDS 1909 und der Lemmatophoridae SELLARDS 1909. Die „Cacurgidae“ sind hierin demnach möglicherweise recht uneinheitlich gestaltet. Sollte sich durch weitere vollständiger erhaltene Funde herausstellen, daß die *Heterologus*-Gruppe ganz allgemein Prothoracal-Flügel besitzt, die *Cacurgus*-Gruppe jedoch nicht, so wären die Differenzen zumindest zwischen diesen beiden Gattungs-Gruppen der „Cacurgidae“ größer als bisher anzunehmen war. Die Unterschiede müßten dann auch in der Systematik entsprechend höher bewertet werden. Jedoch sind die Kenntnisse in dieser Frage noch viel zu bruchstückhaft, als daß schon jetzt die Konsequenzen für die Systematik gezogen werden könnten. Vorerst sollte die systematische Bewertung weiterhin nach dem – bei allen Differenzen zwischen den Gattungs-Gruppen – insgesamt recht einheitlichen Bau der Vorderflügel vorgenommen werden, den einzigen Resten, die von allen Gattungen und Arten der „Cacurgidae“ bekannt sind.

6.3.3.2.1.1. *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982

Taf. 19 Fig. 1a-b, Taf. 20 Fig. 1; Abb. 54-55

v* 1982 *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH, Neue Insekten Hagen-Vorhalle: 18-20, Abb. 4-5.

v 1983b n. g. et n. sp. A. – BRAUCKMANN & KOCH, *Prothelyphonus*: 72.

v 1984 *Heterologopsis ruhrensis*. – KOCH, Devon etc.: Abb. 114 u. 116.

H o l o t y p u s : Das in Taf. 19 Fig. 1, Taf. 20 Fig. 1 und Abb. 54-55 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung HOFFMANN/Hagen, Nr. H-2.

L o c u s t y p i c u s : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

M a t e r i a l : Nur der Holotypus.

D i a g n o s e : Die typische und vorerst einzige bekannte Art von *Heterologopsis* mit der kennzeichnenden Merkmals-Kombination der Gattung (siehe dort).

M o r p h o l o g i e . -

E r h a l t u n g (vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 54): Es liegt die Dorsal-Seite eines fast vollständig erhaltenen Tieres in Positiv- und Negativ-Platte vor. Trotz dieser für Insekten aus dem Namurium ungewöhnlich guten Erhaltung ist weitgehend nur der Bau der Vorderflügel genau analysierbar und somit nur diese Region diagnostisch zu werten. Die Hinterflügel sind von den horizontal zurückgeklappten Vorderflügeln nahezu vollständig überdeckt und lassen daher keine Merkmale erkennen. Vom linken Flügel-Paar ist der antero-distale Bereich weggebrochen. Ob der hintere Thoracal-Abschnitt und das Abdomen von den Flügel-Paaren überdeckt oder – wie für die übrigen Vorhaller Protorthoptera wahrscheinlich – gar nicht erst eingebettet worden ist, kann nicht mehr entschieden werden; von diesen Körper-Teilen sind keinerlei Reste zu sehen. Vom Prothorax sind zwar die Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) angedeutet, aber keine weiteren Einzelheiten erkennbar. Das Caput ist im Umriß eben angedeutet sichtbar; welche Mundwerkzeuge erhalten sind, läßt sich nicht mehr mit Sicherheit rekonstruieren. Von den Extremitäten sind die beiden vorderen rechten Beine im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Körper erhalten und rechts vom Prothorax zur Einbettung gelangt; das hintere rechte Bein scheint nur im Bereich der distalen Tarsus-Glieder nicht von den rechten Flügeln bedeckt zu sein; zumindest ist rechts des Flügels etwa querab des Sc-Endes undeutlich ein Extremitäten-Rest angedeutet. Die übrigen Extremitäten sind nicht sichtbar. – Die Beschreibung der Flügel-Morphologie stützt sich im wesentlichen auf den vollständiger erhaltenen rechten Vorderflügel.

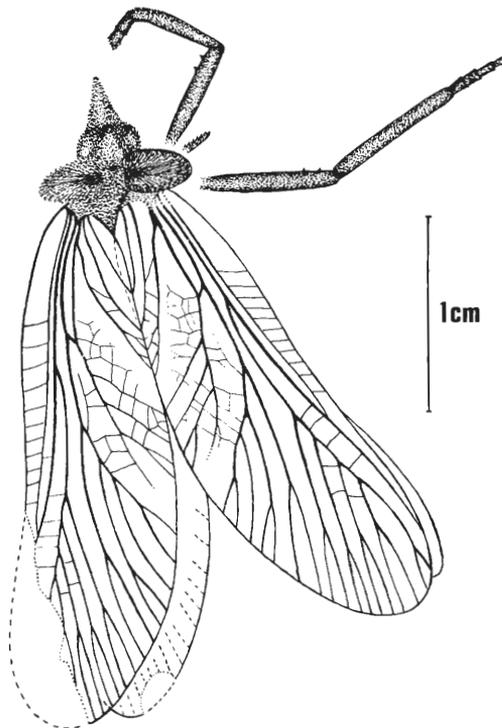


Abb. 54: *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus (nach der Positiv-Platte; Kopf-Region und Prothoracal-Flügel teilweise frei rekonstruiert), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

M a ß e (in mm). – (1) Länge des gesamten Tieres (ohne Extremitäten) = ca. 32; Breite an den Prothoracal-Flügeln (geschätzt) = ca. 7.7. – (2) Caput: Länge mit „Schnabel“ (geschätzt) = 3.5; Länge ohne „Schnabel“ (geschätzt) = ca. 1.9; Breite = ca. 3.2; „Schnabel“-Länge (geschätzt) = ca. 1.6. – (3) Flügel. – Rechter Vorderflügel: Länge = 25; Breite = 7.8. – Linker Vorderflügel: Länge (geschätzt) = ca. 26; Breite = 7.7. – Rechter Hinterflügel: Länge (geschätzt) = ca. 24; Breite (geschätzt) = ca. 7.8. – Linker Hinterflügel: Länge (geschätzt) = ca. 25; Breite (geschätzt) = ca. 7.7. – (4) Extremitäten: erhaltene Länge des rechten P1 = ca. 13; erhaltene Länge des rechten P2 = ca. 19.

B e s c h r e i b u n g. – (1) Caput: Im Umriß deutlich breiter als lang, nach vorn zu in einen relativ breit-dreieckigen, mäßig langen und rostrum-ähnlichen „Schnabel“ übergehend. Augen seitlich gelegen und – soweit rekonstruierbar – großflächig. Region zwischen den Augen schwach blasenartig aufgebläht, in Lage und Gestalt an den Postclypeus der Hemiptera (= Schnabelkerfe) erinnernd. – (2) Flügel von *Acer platanoides* (= Spitz-Ahorn) erinnernd, Verhältnis Länge: Breite = 3.1:1. Vorderrand (transversal) als breit (exsagittal), im Umriß oval. – Vorderflügel: Umriß relativ schlank, an die Fruchtflügel von *Acerplatanoides* (= Spitz-Ahorn) erinnernd, Verhältnis Länge : Breite = 3.1:1. Vorderrand im basalen Drittel des Flügels schwach konvex gebogen, in der Flügel-Mitte konkav eingebogen, distal in den relativ breit gerundeten Apex übergehend. Hinterrand im Bereich der Anal-Area leicht konkav gekrümmt, am Distal-Ende der Anal-Area schwach eingezogen, sodann in gleichmäßig konvexem Bogen gegen den Apex schwingend. Apex ein wenig asymmetrisch dem Vorderrand genähert. Costal-Area mäßig breit (exsagittal), etwa 1/7 der maximalen Flügel-Breite erreichend. Sc kurz (transversal), bereits etwa 3/7 der Flügel-Länge vom Apex entfernt in R einmündend. R ungeteilt, im basalen Abschnitt annähernd gerade, von der Sr-Abzweigung an sehr schwach konkav gekrümmt, etwa an der Sc-Einmündung in ebenfalls schwach konvexem Bogen übergehend und etwa 1/9 der Flügel-Länge vom Apex entfernt auf den Vorderrand treffend. Sr etwa 2/7 der Flügel-Länge von der Basis entfernt entspringend, distal unmittelbar vor dem Apex gegabelt, mit 4 in etwa gleichen Abständen abzweigenden, annähernd parallelen und jeweils einfach gegabelten Seitenästen, der proximale davon ein wenig distal der Flügel-Mitte entspringend; Sr-Area relativ schmal-dreieckig, um den Apex angeordnet. MeP etwa in der Mitte zwischen Sr-Ursprung und Abzweigung des proximalen Sr-Seitenastes gegabelt, vorderer Gabelast etwa in der Mitte seiner Länge nochmals einfach dichotom geteilt, hinterer Gabelast mehrfach dichotom verzweigt, mit 5 Endzweigen, MeP somit insgesamt mit 7 Endzweigen. Verbindungs-Ader zwischen MeP und CuA deutlich proximal des Sr-Ursprungs verlaufend. CuA-Hauptader schon vor dem Hinterrand undeutlich werdend und verlöschend, mit 3 feinadrigen Seitenästen, der distale davon einfach gegabelt, die beiden proximalen ungeteilt; CuP nur distal mit 2 sehr feinen, sich kaum von der Zwischenaderung abhebenden Seitenzweigen; Area zwischen CuA und CuP auffällig großflächig, wesentlich breiter (transversal) als die übrigen Ader-Zwischenräume. Anal-Area kurz (transversal) und sehr schmal, mit nur 2 Analis-Adern. Zwischenaderung teilweise recht kräftig entwickelt, in der Costal-Area zu deutlichen pectinaten Queradern umgestaltet, in den übrigen Flügel-Regionen ein weitmaschiges Netzwerk bildend. Nygmata nicht vorhanden. – Hinterflügel: Im Umriß – soweit rekonstruierbar – weitgehend dem Vorderflügel entsprechend. Ader-Analyse nicht möglich. – (3) Extremitäten: Beine sehr lang, schlank; die Femora antero-distal mit einem Paar kleiner Dentikel.

B e z i e h u n g e n: *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 ist die typische und vorerst einzige bekannte Art dieser Gattung; für sie gelten daher die bei der Gattungs-Darstellung aufgeführten Beziehungen (siehe dort).

Cacurgus-Gruppe BRAUCKMANN & HAHN 1980

D i a g n o s e: Eine Gattungsgruppe der „Cacurgidae“ mit folgenden Besonderheiten: Keine Spannungsadern zwischen Me und Sr vorhanden; Sc distal an C endend.

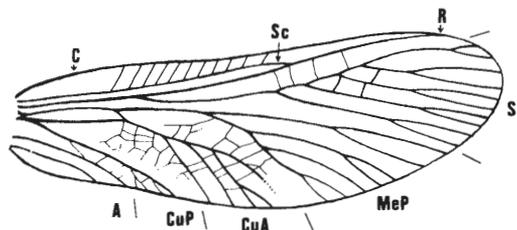


Abb. 55: Die Flügel-Aderung von *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 (nach dem Holotypus), rechter Vorderflügel, oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

Taxa und ihre Verbreitung : Siehe bei der Familie „Cacurgidae“.

6.3.3.2.2. *Kochopteron* BRAUCKMANN 1984

* 1984 *Kochopteron* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 112-113.

Typus-Art : *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984.

Diagnose. – Vorderflügel: Umriß mäßig schlank, Verhältnis Länge : Breite = 3:1. Vorder- und Hinterrand über eine weite Strecke geradlinig, subparallel. R unverzweigt; Sr innerhalb des proximalen Drittels des Flügels – nahe der Verbindungsader zwischen MeP und Cu – entspringend, reich verzweigt, distal mit mindestens 8-9 Endzweigen; Sr-Area einen dreieckigen, symmetrisch um den Apex angeordneten Fächer bildend. MeP (distal mit ca. 9 Endzweigen) und Cu ebenfalls reich aufgegliedert; Cu-Verzweigung teilweise dicht gedrängt und büschelig. Zwischenaderung mäßig großmaschig.

Zugehörige Arten : Bisher nur die Typus-Art.

Beziehungen : Nach Entfernung von *Nacekomia* RICHARDSON 1956 aus den „Cacurgidae“ durch L. BURNHAM 1983 sind alle bisher zur *Cacurgus*-Gruppe gestellten Gattungen nur durch recht unvollständig erhaltene isolierte Flügel belegt. Dadurch ist ein genauer Vergleich sehr erschwert. Soweit ersichtlich, unterscheidet sich *Kochopteron* jedoch von allen durch die sehr weit proximal – nahe der Verbindungsader zwischen MeP und Cu – gelegene Abzweigung des Sr und dürfte nach diesem diagnostisch wichtigen Merkmal somit eine noch sehr ursprünglich gebaute Gattung innerhalb der *Cacurgus*-Gruppe darstellen. Gegenüber *Cacurgus* HANDLIRSCH 1911 trennt zusätzlich der distal unverzweigte Radius. Hinsichtlich der teilweise gedrängten, fast büscheligen Verzweigung des Cu ist nur noch *Archimastax* HANDLIRSCH vergleichbar, der sich jedoch deutlich durch die wesentlich geringer bzw. vermutlich erst deutlich weiter distal aufgeteilte MeP sowie die größeren Gesamt-Ausmaße unterscheidet.

Bei oberflächlicher Betrachtung besteht noch eine gewisse Ähnlichkeit zwischen *Kochopteron* und *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984 von derselben Fundstelle. Beide Formen haben etwa die gleichen Ausmaße und einen sehr ähnlichen Hauptader-Verlauf und können bei ungünstiger Erhaltung nur sehr schlecht getrennt werden. *Holasicia rasnitsyni* unterscheidet sich aber bei näherem Hinsehen durch die typischen Merkmale der Paoliidae: (1) die in R einmündende Sc und (2) die feinmaschigere Zwischenaderung. Demgegenüber gehört *Kochopteron* nach der am Vorderrand endenden Sc und der deutlich größeren Zwischenaderung (mit der Tendenz zur Ausbildung pectinater Queradern zwischen Sc und Vorderrand) eindeutig zu den „Cacurgidae“.

6.3.3.2.2.1. *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984

Taf. 21 Fig. 1, Taf. 22 Fig. 1-3; Abb. 56-57

v* 1984 *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN, Weitere neue Insekten: 114, Abb. 4

Holotypus : Das in Taf. 21 Fig. 1, Taf. 22 Fig. 1 und Abb. 56-57 dargestellte Exemplar, aufbewahrt in der Privat-Sammlung HOFFMANN/Hagen, Nr. H-3.

Locus typicus : Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle, NW Hagen in Westfalen, West-Deutschland.

Stratum typicum : Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (= Subzone R2c der Goniatischen Stratigraphie).

Material : Einige weitere in Größe und Flügel-Umriß sehr gut mit dem Holotypus übereinstimmende, jedoch weniger deutlich erhaltene Exemplare der Privat-Sammlung M. KEMPER, darunter Nr. K-1.06 und K-1.07.

Diagnose : Die typische und vorerst einzige bekannte Art von *Kochopteron* mit der kennzeichnenden Merkmals-Kombination der Gattung (siehe dort).

Morphologie. –

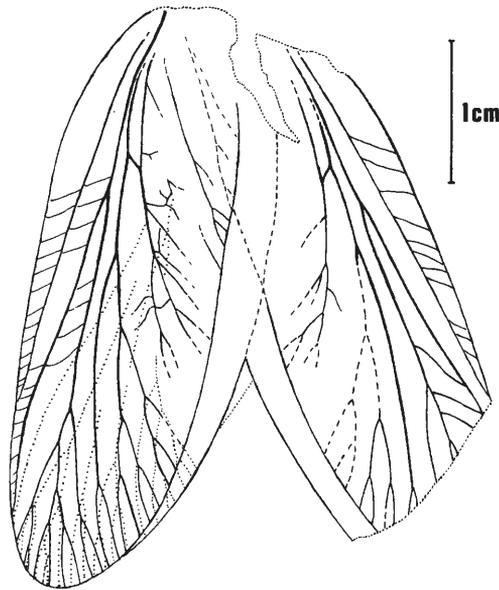


Abb. 56: *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (nach der Positiv-Platte), Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c), Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

E r h a l t u n g (Holotypus; vgl. auch zeichnerische Darstellung in Abb. 56): Die Flügel befinden sich in ihrem ursprünglichen Zusammenhang. Lage zueinander und Überdeckung der Hinterflügel durch die Vorderflügel ist ähnlich wie bei *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984 (siehe dort), jedoch ist die Basal-Region der Flügel wesentlich vollständiger erhalten. Am rechten Flügel-Paar ist der apicale Abschnitt überdeckt. Die Aderung der Vorderflügel ist recht deutlich erhalten. Lediglich am Hinterrand ist sie im Bereich von Cu und Anal-Area nicht mehr genau zu verfolgen, da hier alle 4 Flügel einander überlappen und teilweise durchprägen. Die Aderung der Hinterflügel ist nur am freiliegenden Hinterrand deutlich sichtbar, sonst nur schwach durch den Vorderflügel durchgeprägt und daher nur in den distalen Abschnitten von R, Sr und MeP einigermaßen verlässlich zu rekonstruieren. Die folgende Beschreibung basiert im wesentlichen auf den apical vollständigeren linken Flügeln. Extremitäten oder gar Reste vom Körper sind nicht mit Sicherheit erkennbar.

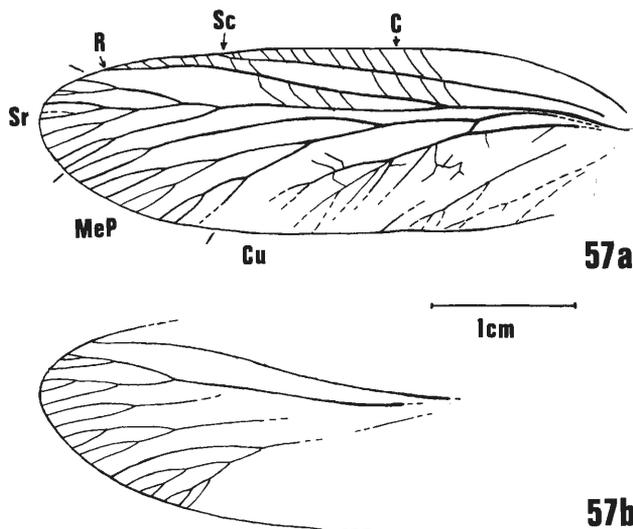


Abb. 57: Die Flügel-Aderung von *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984 (nach dem Holotypus), oberes Namurium B, Hagen-Vorhalle (West-Deutschland); a: linker Vorderflügel; b: linker Hinterflügel. – Abkürzungs-Erläuterungen: siehe Abschnitt 6.1.

M a ß e (in mm). – (1) Linker Vorderflügel: Länge = 41; Breite = 13. – (2) Linker Hinterflügel: Länge = 41; Breite (geschätzt) = 13.

B e s c h r e i b u n g . – (1) Vorderflügel: Umriß relativ schlank, Verhältnis Länge : Breite = 3.1:1. Vorderrand im basalen Drittel deutlich konvex gebogen, sodann über eine weite Strecke bis dicht vor den Apex gerade. Hinterrand nahe der Basis leicht eingezogen, im Bereich der Anal-Area schwach konvex gebogen, am Distal-Ende der Anal-Area sehr seicht eingebogen, entlang der Einmündung der Cu-Endzweige annähernd parallel zum Vorderrand, distal in breit gerundetem Bogen gegen den Apex verlaufend. Apex relativ eng gerundet, etwas asymmetrisch dem Vorderrand genähert. Costal-Area breit, etwa 1/6 der Flügel-Breite erreichend. Sc im basalen Viertel sehr schwach konvex gebogen, davor über eine lange Strecke annähernd gerade, im unmittelbaren Distal-Bereich schwach konkav gegen den Vorderrand schwingend, dort etwa 1/3 der Flügel-Länge vom Apex entfernt einmündend. R ungeteilt, im basalen Drittel ebenfalls leicht konvex gebogen, an der Sr-Abzweigung sodann konkav umbiegend und sehr schwach sigmoidal gegen den Vorderrand schwingend, dort etwa 1/10 der Flügel-Länge vom Apex entfernt endend. Sr etwa 1/3 der Flügel-Länge von der Basis entfernt entspringend, reich dichtom verzweigt, mit mindestens 8-9 Endzweigen, Aufteilung jedoch erst weit außen, im distalen Drittel des Flügels einsetzend, Sr-Area daher einen kurzen (transversal), aber recht breiten, symmetrisch um den Apex angeordneten Fächer bildend. MeP ebenfalls reich aufgegliedert, erste Gabelung knapp proximal der Flügel-Mitte gelegen, vorderer Gabelast einfach gegabelt, hinterer Gabelast mehrfach dichotom geteilt, mit etwa 7 Endzweigen; Gesamtzahl der MeP-Endzweige somit ca. 9. Verbindungs-Ader zwischen MeP und Cu etwa 1/4 der Flügel-Länge von der Basis entfernt, ein wenig proximal des Sr-Ursprungs verlaufend. Cu ebenfalls reich aufgegliedert, Seitenzweige meist sehr fein, sich kaum von der Zwischenaderung abhebend und vor allem im distalen Abschnitt teilweise dicht gedrängt und büschelig angeordnet; genaue Anzahl der Seitenzweige nicht zu ermitteln. Anal-Area recht lang (transversal), mehr als 1/3 der Flügel-Länge erreichend, aber relativ schmal (exsagittal). Zwischenaderung mäßig grobmaschig, im Bereich zwischen Sr-Hauptast und Vorderrand mit der deutlichen Tendenz zur Ausbildung pectinater, schräg nach vorn gerichteter Queradern. – (2) Hinterflügel: Im Umriß – soweit rekonstruierbar – weitgehend dem Vorderflügel entsprechend, wohl kaum breiter (exsagittal), Apex möglicherweise ein wenig breiter gerundet. Ader-Analyse nicht absolut sicher möglich.

B e z i e h u n g e n : *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984 ist die typische und vorerst einzige bekannte Art dieser Gattung; für sie gelten daher die bei der Gattungs-Darstellung aufgeführten Beziehungen (siehe dort).

7. Vergleich mit anderen Fundgebieten

Bedingt durch das hohe Alter der Lokalität, die relativ große Anzahl von Fundstücken sowie die einzigartig vollständige Erhaltung der Insekten und Arachniden, kommt für einen Vergleich mit Hagen-Vorhalle nur der mährische Anteil des Oberschlesischen Kohlenbeckens mit seiner Fauna aus dem Namurium C in Betracht. Die wenigen übrigen Fundgebiete in Schichten des Namurium haben nur jeweils 1 oder bestenfalls einige wenige Exemplare geliefert.

In Hagen-Vorhalle sind die Protorthoptera die zahlenmäßig bei weitem vorherrschende Insekten-Ordnung: von den mehr als 30 Insekten-Resten gehören ihr mindestens 22 (= ca. 74 %) an, die allerdings zur Zeit noch nicht alle taxonomisch genauer erfaßt werden können. Allein 14 (= ca. 47 %) davon sind Angehörige der Paoliidae, die übrigen 8 (= ca. 27 %) gehören zu den „Cacurgidae“. Die Palaeodictyoptera treten demgegenüber in der Anzahl der Einzelfunde – 7 Exemplare (= ca. 23 %) – deutlich zurück, sind aber mit 6 auf 5 verschiedene Familien verteilten Arten in der derzeit unterscheidbaren Anzahl der Taxa noch die stärkste Gruppe. Völlig untergeordnet sind die Odonata mit nur 1 monotypischen Art (= ca. 3 %). Die Arachnida sind an dieser Lokalität mit 2 Arten vertreten und stellen somit – wie es auch weltweit in anderen vergleichbaren Fossil-Lagerstätten der Fall ist – untergeordnete Faunen-Komponenten dar.

Eine in großen Zügen ähnliche Zusammensetzung der Insekten- und Arachniden-Fauna zeigt auch das Fundgebiet im Namurium C von Horní Suchá und Karviná in Mähren: Hier umfassen die Protorthoptera 16 der ca. 20 bisher beschriebenen Exemplare und damit 80 % der Insekten insgesamt. Allerdings sind es hier ausschließlich Angehörige der Paoliidae; „Cacurgidae“ sind bislang nicht bekannt. Nach KUKALOVÁ (1958) handelt es sich um folgende Arten: *Zdenekia grandis* KUKALOVÁ 1958 (Vorderflügel), Z. cf. *grandis* KUKALOVÁ 1958 (Hinterflügel), *Holasicia vetula* KUKALOVÁ 1958 und *Olinka*

modica KUKALOVÁ 1958 sowie 12 nicht näher bestimmbare Flügel-Fragmente. Die Palaeodictyoptera sind mit ca. 3 Stücken (= 15 %) vertreten: *Ostrava nigra* KUKALOVÁ 1960 (Homiopteridae), *Breyeria barborae* KUKALOVÁ 1959 (Breyeriidae) und *Severinopsis vetusta* KUKALOVÁ 1958 (Spilapteridae). Von den Odonata ist nur 1 Fund (= 5 %) bekannt: *Erasipteron larischi* PRUVOST 1933. An Arachnida liegt aus diesen Schichten ein von PŘIBYL (1958) als *Eophrynus* ? sp. indet. bestimmter Rest vor. – Mit Ausnahme der Spilateridae ließen sich alle im mährischen Namurium C vorkommenden Familien auch in Hagen-Vorhalle nachweisen, jedoch durchweg in anderen Arten und meistens auch in anderen Gattungen. Dazu kommen hier noch die in Mähren bisher fehlenden Lithomantidae, Graphiptilidae, Dictyoneuridae und „Cacurgidae“ bei den Insekten sowie die Thelyphonidae bei den Arachnida. Das einzige Insekten-Genus, das beim derzeitigen Gattungs-Konzept beiden Fundgebieten gemeinsam ist, ist *Holasicia*. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß sich in den noch nicht genauer erfaßbaren Formen der Paoliidae von Hagen-Vorhalle Angehörige der mährischen Gattungen verbergen. Desgleichen könnte sich durch die Untersuchung der Variabilität dieses Formenkreises ein anderes, strafteferes generisches Gruppierungs-Konzept ergeben, durch das die Gemeinsamkeiten beider Gebiete mehr betont würden. Deutlich unterschiedlich ist die Erhaltung in beiden Regionen: Zusammenhängendere, annähernd vollständige Funde sind aus dem Namurium C des Oberschlesischen Kohlenbeckens noch nicht beschrieben worden. Lediglich *Sustaia impar* KUKALOVÁ 1958 – allerdings schon aus dem Westfalium A – zeigt die Flügel im Zusammenhang und in der für die Paoliidae typischen Haltung. – Vor allem im Hangenden des Flözes 31 der berühmten Grube Gottwald bei Horní Suchá (Mähren) treten neben den Insekten und Arachniden auch noch Angehörige der Merostomata auf: *Belinurus*, *Euproops* und *Adelophthalmus*. Es sind dies Formen, die im Ober-Karbon bevorzugt in Bereichen der Kohle-Bildung und somit im Zusammenhang mit Kohle-Flözen vorkommen. Da es sich in Vorhalle um eine andere Facies – das „Flözleere“ im Namurium B – handelt, ist das Fehlen dieser Tiergruppe verständlich. Im Ruhrgebiet sind Merostomata erst in jüngeren Schichten mit Flözen, so z.B. in den Sprockhövel-Schichten (Namurium C) zu erwarten. – Ebenfalls aus dem Oberschlesischen Kohlenbecken, jedoch aus dem polnischen Anteil, stammt mit der möglicherweise ebenfalls in die Verwandtschaft der Paoliidae gehörenden Art *Stygne roemeri* HANDLIRSCH 1906 – wahrscheinlich aus dem tieferen Namurium B – der zweitälteste eindeutige Angehörige der Pterygota.

Eine noch relativ individuen-reiche Insekten- und Arachniden-Fauna im älteren Ober-Karbon hat das Kohlen-Gebiet von Süd-Limburg (Niederlande) geliefert; die Funde beschränken sich hier jedoch nicht auf einen engen stratigraphischen Bereich, sondern reichen vom unteren Namurium bis zum Westfalium B. Die Arten aus dem tieferen Westfalium werden hier nicht weiter berücksichtigt. Aus dem Namurium stammen nur 2 Formen: (1) die zu den Paoliidae gehörende *Ampeliptera limburgica* PRUVOST 1927 aus dem höheren Namurium A, das älteste geflügelte Insekt, und (2) *Limburgina antiqua* LAURENTIAUX 1950 („Cacurgidae“ ?, auf jeden Fall aber Protorthoptera), möglicherweise aus dem obersten Namurium B. Palaeodictyoptera fehlen in diesen älteren Schichten bislang völlig, desgleichen Arachniden.

Anders sind die Verhältnisse im höheren Namurium B (Subzone R2b) der leider nicht mehr vorhandenen Ziegelei-Grube Schmiedestraße bei Wuppertal (West-Deutschland), der stratigraphisch drittältesten bisher bekannten Lokalität für geflügelte Insekten. Die beiden hier entdeckten Insekten-Reste sind Angehörige der Palaeodictyoptera: (1) *Patteiskia bouckaerti* DEMOULIN 1958 (Graphiptilidae) und (2) *Schmidtopteron adictyon* BRAUCKMANN & HAHN 1978 (Dictyoneuridae). Beide Arten haben in *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984) bzw. *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983 mehr oder weniger enge Verwandte aus den nur sehr geringfügig jüngeren Schichten von Hagen-Vorhalle. Gemeinsamkeiten auf der Art-Ebene bestehen jedoch nicht. Arachniden sind bei Schmiedestraßen nicht gefunden worden.

Einige wenige weitere Fundstellen in Schichten des Namurium in Belgien und in den U.S.A. haben ebenfalls Insekten-Reste geliefert. Es sind aber fast immer nur Einzel-Funde publiziert worden, so daß sich ein näherer Vergleich erübrigt. Darüber hinaus ist die Parallelisierung des nord-amerikanischen Ober-Karbon mit dem europäischen noch immer mit Problemen belastet, wodurch ein Vergleich auch von der stratigraphischen Grundlage her erheblich erschwert würde. Ebenfalls wegen stratigraphischer Unsicherheiten nicht genau vergleichbar ist das Vorkommen der beiden Egeropteridae aus dem ? Namurium von Argentinien (vgl. Nachtrag zu Abschnitt 6.3.2.1.1.1.).

Aus dieser kurzen Übersicht über die stratigraphisch ältesten Fundstellen für geflügelte Insekten geht – wie auch schon in früheren Studien anderer Autoren gezeigt – deutlich hervor, daß die Protorthoptera (insbesondere mit den Paoliidae) und die Palaeodictyoptera die bei weitem überwiegenden Formen darstellen. An den meisten Lokalitäten dominieren dabei die Protorthoptera. Ebenfalls schon

vertreten, aber stets untergeordnet, sind die Odonata mit den ursprünglichsten Angehörigen der Meganisoptera. Andere Gruppen der Pterygota sind bisher erst in jüngeren Schichten überliefert. Arachniden sind stets sehr viel seltener vertreten als Insekten. Das Vorkommen von Hagen-Vorhalle bestätigt diese Tendenzen sehr deutlich.

Zur Zeit erscheint die fossile Arachniden- und Insekten-Fauna von Hagen-Vorhalle nahezu endemisch; dieser Eindruck dürfte aber durch das Fehlen gleichaltriger und aus einer ähnlichen Facies stammenden Faunen überbetont sein.

8. Zusammenfassung

Aus den Vorhalle-Schichten (oberes Namurium B; R2c der Goniatiten-Abfolge) der Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (Ruhr-Gebiet, West-Deutschland) sind während der letzten 3 Jahre weit mehr als 30 Fundstücke von Spinnentieren (Arachnida) und Insekten geborgen worden. Die Exemplare gehören zu mindestens 14 unterschiedlichen Taxa, darunter die ältesten annähernd vollständig erhaltenen Pterygota.

Die Arachnida sind vertreten durch 2 Arten aus unterschiedlichen Ordnungen: *Eophrynus udus* n. sp. (Trigonotarbida : Eophrynidae) und *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983 (Thelyphonida : Thelyphonidae). *Eophrynus udus* n. sp. ist sehr nahe verwandt mit der Typus-Art *E. prestvici* (BUCKLAND 1837), unterscheidet sich aber vor allem durch den etwas plumperen Umriß und das vergleichsweise etwas größere Prosoma. *Prothelyphonus naufragus* ist die älteste zur Zeit bekannte Geißelskorpion-Art; sie ähnelt weitgehend dem niederländischen *P. neerlandicus* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961, weicht aber ab durch das relativ größere Prosoma und das kleinere Pygidium.

Die übrigen 12 Taxa verteilen sich auf die Insekten-Ordnungen Palaeodictyoptera, Odonata und Protorthoptera.

Zu den Palaeodictyoptera gehören die folgenden 6 Taxa: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982; *Lithomantis varius* n. sp.; *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984); *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp.; *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983 und Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet. Fast alle dieser Formen sind monotypisch. Nur von *Homoioptera vorhallensis* liegen 2 Exemplare vor: der Holotypus – ein weibliches Tier, an dem Reste des langen Ovipositor erkennbar sind – und ein neu entdecktes männliches Tier, beide fast vollständig erhalten. Unterschiede im Umriß von Kopf und Körper sowie in der Flügel-Aderung lassen sich auf intraspezifische Variabilität und zu einem gewissen Grad sicherlich auch auf Sexual-Dimorphismus zurückführen. Dieses Taxon unterscheidet sich von den übrigen Arten der Gattung hauptsächlich durch die reichere Ader-Aufteilung und die länglichen (exsagittal) Prothoracal-Flügel. *Lithomantis varius* n. sp. ist gekennzeichnet durch den annähernd geraden Vorderrand der Flügel und durch die vergleichsweise geringe Größe. Die Flügel dieser Art – wie auch der folgenden – zeigen noch Reste der ursprünglichen Farbverteilung. Ein Vergleich zwischen den allein bekannten Hinterflügeln von *Patteiskya volmensis* und dem schlankeren isolierten Flügel der Typus-Art *P. bouckaerti* DEMOULIN 1958 hat ergeben, daß dieser letztgenannte Flügel sehr wahrscheinlich ein Vorderflügel ist. Danach kann *Patteiskya* nicht mehr mit *Lycocercus* HANDLIRSCH 1906 synonymisiert werden, sondern sollte als selbständige Gattung innerhalb der Graphiptilidae angesehen werden. *P. volmensis* ist artlich gekennzeichnet durch den sehr weit proximal gelegenen Ursprung der MeP. *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. unterscheidet sich von allen anderen Angehörigen der Breyeriidae durch den wesentlich schlankeren Flügel-Umriß und das von mehr oder weniger entfernt angeordneten Queradern bewirkte zellige Ader-Gepräge. Im Vergleich zu den übrigen, stratigraphisch wesentlich jüngeren Arten von *Dictyoneura* zeigt *D. kemperi* deutlich ursprüngliche Merkmale in der langen Sc und der reicheren Ader-Verzweigung an MeP und A. Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet. scheint in den Formenkreis um *Stenodictya* zu gehören, ist aber für eine eindeutige Zuordnung zu fragmentarisch erhalten.

Erasipterella valentini n. sp. ist die älteste derzeit bekannte eindeutig datierbare Art der Odonata (Meganisoptera) und gleichzeitig das einzige Taxon dieser Ordnung von der Fundstelle Hagen-Vorhalle. *Erasipterella* wird als eine Gattung der Erasipteridae angesehen, die hinsichtlich des stärker entwickelten zelligen Gepräges im Bereich der Anal-Area in Richtung auf die moderneren Protanisoptera tendiert, als dies bei der vermutlichen Ahnenform *Erasipteron* PRUVOST 1933 der Fall ist.

Die meisten Einzelstücke von dieser Fundstelle gehören zu den Protorthoptera: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984; *Holasicia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984; Paoliidae ?, gen. et sp. indet. (alle 3 Taxa: Paoliidae); *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 und *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984 (beide „Cacurgidae“). *Kemperala hagenensis* stimmt in Größe und ovalem Vorderflügel-Umriß weitgehend mit *Zdenekia* KUKALOVÁ 1958 überein, weicht jedoch hauptsächlich ab durch den isomorphen, nicht triangulären Hinterflügel. *Holasicia rasnitsyni* ist von den übrigen beiden Arten dieser Gattung vor allem getrennt durch den plumperen Flügel-Umriß und die kleineren Ausmaße. Die beiden letztgenannten Arten von diesem Fundpunkt liegen in mehreren Einzelstücken vor, die insgesamt eine recht weitgehende intraspezifische Variabilität dieses Formenkreises anzudeuten scheinen. Das Ausmaß dieser vermuteten Variabilität und ihre wahrscheinliche taxonomische Tragweite werden Gegenstand einer gesonderten Veröffentlichung sein. Paoliidae ?, gen. et sp. indet. liegt vor in einem sehr fragmentarischen Flügel-Rest, der nirgendwo mit Sicherheit zugeordnet werden kann. *Heterologopsis ruhrensis* stimmt in der Aderung weitgehend mit *Anthrakoris* RICHARDSON 1956 überein, läßt sich aber trennen durch die kleineren Ausmaße und den abweichenden Flügel-Umriß. *Kochopteron hoffmannorum* schließlich ähnelt *Archimastax* HANDLIRSCH 1906, unterscheidet sich jedoch durch die geringe Verzweigung der MeP.

Zur Zeit erscheint die fossile Arachniden- und Insekten-Fauna von Hagen-Vorhalle nahezu endemisch, aber dieser Eindruck dürfte durch das Fehlen vergleichbarer gleichaltriger Faunen überbetont sein.

Die Begleit-Fauna dieser Fundstelle setzt sich zusammen aus marinen bis küstennahen Arten. Sie umfaßt Ammonoidea (recht häufig), Nautiloidea (relativ selten), Lamellibranchiata (2 Arten, aber nur 1 recht häufig), Brachiopoda (sehr selten), Crinoidea (sehr selten), Crustacea (recht selten), unterschiedliche fischgestaltige Vertebraten (recht selten) und Amphibien (sehr selten). Terrestrische Pflanzen sind sehr häufig und kommen in etwa 60 Arten vor, die sich auf Lycophyta, Equisetophyta, Filicophyta und Spermatophyta verteilen.

Der ursprüngliche Lebensraum der Arachniden und Insekten ist im Bereich der Küste eines nahegelegenen Festlandes oder einer vorgelagerten Insel zu suchen. Besonders die Arachniden, aber vermutlich auch die meisten der Insekten-Arten dürften an feuchten Plätzen innerhalb der reichhaltigen Vegetation dieses Gebietes gelebt haben.

9. Summary

During the last 3 years more than 30 specimens of arachnids and insects have been collected from the Vorhalle beds (uppermost Namurian B; R2c of the goniatite succession) of the brickyard quarry of Hagen-Vorhalle (Ruhr area; West Germany). The specimens belong to at least 14 different species, including the most ancient nearly completely preserved Pterygota.

The Arachnida are known from 2 monotypic species of different orders: *Eophrynus udus* n. sp. (Trigonotarbitida : Eophrynidae) and *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983 (Thelyphonida : Thelyphonidae). *Eophrynus udus* n. sp. is closely related to the type species, *E. prestvici* (BUCKLAND 1837), but it differs mainly by its less slender shape and by its comparatively larger prosoma. *Prothelyphonus naufragus* is the oldest known species of the whip scorpions; it is very similar to *P. neerlandicus* LAURENTIAUX-VIEIRA & LAURENTIAUX 1961, but can be distinguished by its relatively larger prosoma and its smaller pygidium.

The remaining 12 species belong to the insect orders Palaeodictyoptera, Odonata and Protorthoptera.

The Palaeodictyoptera are represented by the following 6 taxa: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982; *Lithomantis varius* n. sp.; *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984); *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp.; *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983 and Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet. Most of these taxa are monotypic. Only *Homoioptera vorhallensis* is known from 2 specimens: the holotype specimen – a female showing parts of the long ovipositor – and a newly discovered male, both being nearly completely preserved. Differences in the shape of the head and body as well as in the venation of the wings can be explained by intraspecific variation and to a certain degree by sexual dimorphism. This taxon differs from the other species of *Homoioptera* mainly by the richer venation and by the oblong (exsagittal) prothoracic wings. *Lithomantis varius* n. sp. is

characterized by its rather straight anterior margin of the wings and its comparatively small size. The wings of this species show – as well as of the following one – the original colour pattern. Comparison between the only known wings of *Patteiskya volmensis* and the more slender isolated wing of the type species, *P. bouckaerti* DEMOULIN 1958, has shown that the latter most probably is a fore wing. Thus *Patteiskya* can no longer be synonymized with *Lycocercus* HANDLIRSCH 1906, but should be considered as a separate genus within the Graphiptilidae. *P. volmensis* is characterized on the species level mainly by the far proximally situated origin of MeP. *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp. differs from the other Breyeridae in the much more slender shape of the wings and in the cellular venation caused by ridgelike, more or less distantly situated cross veins. Compared to the other younger species of *Dictyoneura*, *D. kemperi* shows typical plesiomorphic features in the longer Sc and the richer venation of MeP and A. Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet. seems to be closely allied to *Stenodictya*, but is too fragmentarily preserved for any definite assignment.

Erasipterella valentini n. sp. is the oldest known species of the Odonata (Meganisoptera) and the only taxon of this order from the Hagen-Vorhalle locality. *Erasipterella* is considered to be a genus of the Erasipteridae which tends towards the more advanced Protanisoptera by evolving a more cellular structure of the anal venation than its presumable ancestor genus *Erasipteron* PRUVOST 1933.

Most of the specimens found at this locality belong to the Protorthoptera: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984; *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984; Paoliidae ?, gen. et sp. indet. (all of them: Paoliidae); *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 and *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984 (both „Cacurgidae“). *Kemperala hagenensis* very closely resembles *Zdenekia* KUKALOVÁ 1958 in size and oval shape of the fore wing, but mainly differs by its isomophic and not triangular hind wing. *Holascia rasnitsyni* contrary to the other two species of this genus, is characterized by its less slender shape of the wings and its smaller size. The latter two mentioned species from this locality have been collected by several specimens, which seem to show a rather strong intra-specific variability of this group. The range of this supposed variability and its probable taxonomic importance will be studied in detail in a separate paper. Paoliidae ?, gen. et sp. indet. is known from a very fragmentary remain of a wing which cannot be grouped with certainty. *Heterologopsis ruhrensis* is similar to *Anthrakoris* RICHARDSON 1956 in the main structure of the venation, but is distinguishable by its smaller size and different shape of the wings. At last, *Kochopteron hoffmannorum* resembles *Archimastax* HANDLIRSCH 1906, but differs by its lesser number of branches of MeP.

At present the fossil arachnid and insect fauna of Hagen-Vorhalle seems to be rather endemic, but this impression might be caused by the lack of comparable faunas of equivalent stratigraphical age.

The additional fossil fauna of this locality is composed by marine to nearshore species. It includes Ammonoidea (rather common), Nautiloidea (relatively rare), Lamellibranchiata (2 species, but only 1 rather common), Brachiopoda (very rare), Crinoida (very rare), Crustacea (rather rare), different piscimorph vertebrates (rather rare) and Amphibia (very rare). Terrestrial plants are very common and are known from about 60 species, including Lycophyta, Equisetophyta, Filicophyta and Spermatophyta.

The original habitat of the arachnids and insects is considered to be about the nearby situated coastal region of a larger terrestrial area or of an island in front of it. Especially the arachnids, but presumably also most of the insect species might have lived mainly at moist places within the rich vegetation of this area.

10. Literatur

AMBROSE, T. & ROMANO, M. (1972): New Upper Carboniferous Chelicerata (Arthropoda) from Somerset, England.

– *Palaeontology* **15**, 4: 569-578, Abb. 1-2, Tab. 1, Taf. 112-113; London.

BERGSTRÖM, J. (1975): Functional morphology and evolution of xiphosurids.

– *Fossils and Strata* **4**: 291-305, Abb. 1-3, Taf. 1; Oslo.

BLESS, M.J.M., PAPROTH, E. & WOLF, M. (1981): Interdependence of Basin Development and Coal Formation in the West European Carboniferous.

– *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* **5**, 2: 535-553; Pau.

- BOERSMA, M. (1969): *Manoblatta schmidtii* nov. sp., ein neuer Insektenflügel aus dem rheinisch-westfälischen Oberkarbon.
– Meded. Rijks geol. Dienst, n. Ser. **20**: 51-55, Abb. 1, Taf. 1; Heerlen.
- BOLTON, H. (1921): A monograph of the fossil insects of the British Coal Measures. I.
– Monogr. Palaeontogr. Soc. **74**: 1-80, Abb. 1-24, Taf. 1-4; London.
- BRAUCKMANN, C. (1983a): Ein Tetrapoden-Rest aus den Vorhalle-Schichten (Ober-Karbon, oberes Namurium B) von Hagen-Vorhalle.
– Dortmunder Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt. **17**: 9-17, Abb. 1-4; Dortmund.
- (1983b): Ein Insektenrest (Odonata, Meganisoptera) aus dem Ober-Karbon des Piesberges bei Osnabrück.
– Osnabrücker naturwiss. Mitt. **10**: 7-14, Abb. 1-5; Osnabrück.
- (1984a): Weitere neue Insekten (Palaeodictyoptera; Protorthoptera) aus dem Namurium B von Hagen-Vorhalle.
– Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal **37**: 108-115, Abb. 1-4; Wuppertal.
- (1984b): Eine neue Arachniden-Art aus dem Westfalium des Saargebietes (West-Deutschland).
– Dortmunder Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt. **18**: 95-103, Abb. 1-6; Dortmund.
- BRAUCKMANN, C. & HAHN, G. (1978): Ein neuer Palaeodictyopteren-Fund aus dem westdeutschen Namurium.
– Paläont. Z. **52**, 1/2: 13-18, Abb. 1; Stuttgart.
- (1980): Ein neuer Insektenfund aus dem Westfalium von Ibbenbüren (Westdeutschland).
– Paläont. Z. **54**, 3/4: 301-312, Abb. 1-16; Stuttgart.
- BRAUCKMANN, C. & KOCH, L. (1982): Neue Insekten aus den Vorhalle-Schichten (oberes Namurium B) von Hagen-Vorhalle.
– Dortmunder Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt. **16**: 15-26, Abb. 1-6; Dortmund.
- (1983a): Wirbeltier-Reste aus dem flözleeren Ober-Karbon des Hagener Raumes.
– Hohenlimburger Heimatbl. Raum Hagen **44**, 10: 234-237, Abb. 1; Hohenlimburg.
- (1983b): *Prothelyphonus naufragus* n. sp., ein neuer Geißelskorpion [Arachnida: Thelyphonida: Thelyphonida] aus dem Namurium (unteres Ober-Karbon) von West-Deutschland.
– Entomologia Generalis **9**, 1/2: 63-73, Abb. 1-10, Tab. 1; Stuttgart.
- (1983c): Eine weitere neue Insektenart aus den Vorhalle-Schichten (Ober-Karbon, oberes Namurium B) von Hagen-Vorhalle.
– Dortmunder Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt. **17**: 3-8, Abb. 1-4; Dortmund.
- BURNHAM, L. (1983): Studies on Upper Carboniferous insects: I. The Geraridae (Order Protorthoptera)
– Psyche **90**, 1/2: 1-57, Abb. 1-28, Tab. 1; Cambridge/Massachusetts.
- CARPENTER, F.M. (1967): Studies on North American Carboniferous insects. 5. Palaeodictyoptera and Megasecoptera from Illinois and Tennessee, with a discussion of the order Sypharopteroidea.
– Psyche **74**: 58-84, Abb. 1-5, Taf. 8-14; Cambridge/Massachusetts.
- (1976): The Lower Permian Insects of Kansas. Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, Additional Palaeodictyoptera, and Families of Uncertain Position.
– Psyche **83**, 3-4: 336-378, Abb. 1-23; Cambridge/Massachusetts.
- DEMOULIN, G. (1958): Nouvelles recherches sur *Patteiskya bouckaerti* LAURENTIAUX (Insecte Paléodictyoptère).
– Bull. Ann. Soc. roy. Ent. Belg. **94**, 11-12: 357-364, Abb. 1, Taf. 1; Bruxelles.
- DROZDZEWSKI, G. (1982): Halt 4: Steinbruch der Kinkerwerke Schütte & Tücking in Hagen-Vorhalle.
– Exkursionsführer Tag. dt. geol. Ges. Bochum 1982: 98, 1 Abb.; Bochum.

- FIEBIG, H.E.R. & LEGGEWIE, W. (1974): Die Namurflora des Ruhrgebietes und ihre stratigraphische Bedeutung.
 – C.R. 7^{ème} Congr. internat. Stratigraph. Géol. Carbonifère Krefeld 1971: 45-61, Abb. 1-2, Tab. 1-2, Taf. 1-4; Krefeld.
- FRANKE, F. (1928): Die Flora des Flözleeren am Südrand des Ruhrbeckens.
 – Z. dt. geol. Ges., Mber. (für 1927) **79**: 369-380, 1 Tab.; Berlin.
- GÖKE, G. (1962): Das Namur in der Umgebung von Hagen in Westfalen.
 – Aufschluß **13**, 4: 85-90, Abb. 1-3; Heidelberg.
- GOTHAN, W. (1931): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Carbonreviere Deutschlands, 2. Lfg.
 – Arb. Inst. Paläobot. Petrogr. Brennsteine **2**: 49-96, Taf. 17-28; Berlin.
- (1935): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands, 3. Lfg.
 – Abh. preuß. geol. L.-Anst., n.F. **167**: 1-58, Abb. 1-8, Taf. 29-48; Berlin.
- (1941): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands, 4. Lfg.
 – Abh. Reichsstelle Bodenforsch., n.F. **196**: 1-54, Taf. 49-71; Berlin.
- (1953): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands, 5. Lfg.
 – Beih. geol. Jb. **10**: 1-83, Abb. 1-8, Tab. 1, Taf. 1-44; Hannover.
- GUTHÖRL, P. (1934): Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes.
 – Abh. preuß. geol. L.-Anst., n.F. **164**: 1-219, Abb. 1-116, Taf. 1-30; Berlin.
- (1936): Neue Beiträge zur Insekten-Fauna des Saar-Carbons.
 – Senckenbergiana **18**, 1/2: 82-112, Abb. 1-18, Taf. 1-4; Frankfurt am Main.
- (1951): Neue Insektenfunde aus dem Saarbrücker Steinkohlengebirge und die Bedeutung der Dicytoneyriden für die Stratigraphie des Saarkarbons.
 – Bergb.-Arch. **15**: 99-107, Abb. 1-18, 1 Tab.; Essen.
- (1962): Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms, 16. *Frankenholzia culmanni* n. g. n. sp. (Ins. Palaeodict.) aus dem Westfal D der Grube Frankenholz-Saar.
 – Paläont. Z. **36**, 3/4: 226-231, Abb. 1-3; Stuttgart.
- (1963): Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 14. *Kohlwaldia kühni* n. g. n. sp. (Ins. Protodon.) aus dem Westfal D des Saarkarbons mit einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten paläozoischen Protodonaten.
 – Ann. Univ. Saraviensis Sci. **10**: 49-56, Abb. 1-2, 1 Tab., Taf. 1; Saarbrücken.
- HAHNE, C. (1930): Stratigraphisch-faunistische Untersuchungen im Flözleeren der Gegend von Hagen, Hohenlimburg, Hörde, Iserlohn und Menden.
 – Z. dt. geol. Ges. **81** (für 1929): 313-338, Taf. 12; Berlin.
- HAMMEN, L. VAN DER (1977): A new classification of Chelicerata.
 – Zool. Meded. **51**, 20: 307-319, Abb. 1, Tab. 1-3; Leiden.
- HANDLIRSCH, A. (1906a): Revision of American Paleozoic insects.
 – Proc. U.S. Nat. Mus. **29**, Nr. 1441: 661-820, Abb. 1-109; Washington.
- (1906b): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. – : 1-640, Taf. 1-36; Leipzig (1. Teilband).
- (1925): Palaeontologie.
 – In: SCHRÖDER, C. [Edit.]: Handbuch der Entomologie, Band III (Geschichte, Literatur, Technik, Paläontologie, Phylogenie, Systematik): 117-306, Abb. 52-237, Tab. 1-10; Jena (Gustav Fischer).
- HEIDE, S. VAN DER (1951): Les arthropodes du terrain houiller du Limbourg méridional (excepté les

- scorpions et les insectes).
 – Meded. geol. Stichting, Ser. C-IV-3, 5: 1-84, Abb. 1, Tab. 1-2, Taf. 1-10; Maastricht.
- Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. – Deutscher Text: O. KRAUS. – 2. Aufl. (1970): I-IX, 1-92; Frankfurt am Main (Verlag Waldemar Kramer).
- JACKSON, J.W. (1927): New Carboniferous Lamellibranchs and Notes on other Forms.
 – Mem. Proc. Manchester lit. philos. Soc. 71: 93-122, Taf. 1-3; Manchester.
- JOSTEN, K.-H. (1983): Die fossilen Floren im Namur des Ruhrkarbons.
 – Fortschr. Geol. Rheinland Westfalen 31: 1-327, Abb. 1-112, Tab. 1-10, Taf. 1-56; Krefeld.
- JUX, U. (1982): *Somaspidion hammapheron* n. gen. n. sp. – ein Arachnide aus dem Oberkarbon der subvaristischen Saumsenke NW Deutschlands.
 Paläont. Z. 56, 1/2: 77-86, Abb. 1-2; Stuttgart.
- KAESTNER, A. (1969): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose, 1. Teil. – 3. Aufl. – XVII u. 898 S., 676 Abb.; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- KOCH, L. (1984): Aus Devon, Karbon und Kreide: Die fossile Welt des nordwestlichen Sauerlandes.
 – 159 S., 151 Abb., 4 Farb-Taf.; Hagen (v.d. Linnepe Verlagsgesellschaft).
- KUKALOVÁ, J. (1958): Paoliidae HANDLIRSCH (Insecta - Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbecken.
 – Geologie 7: 935-959, Abb. 1-21, Taf. 1-2; Berlin.
- (1959): *Breyeria barborae* n. sp. (Insecta, Palaeodictyoptera) of Upper Silesian coal basin (Westphalian).
 – Věstník ústředn. Úst. geol. 34: 310-313, Abb. 1, Taf. 1; Praha.
- (1960): New Palaeodictyoptera (Insecta) of the Carboniferous and Permian of Czechoslovakia.
 – Sbornik ústředn. Úst. geol. 25: 239-251, Abb. 1-4; Praha.
- (1964): To the morphology of the oldest known dragonfly *Erasipteron larischi* PRUVOST, 1933.
 – Věstník ústředn. Úst. geol. 39: 463-464, Abb. 1, Taf. 1; Praha.
- (1969): Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commeny, France. Part II.
 – Psyche 76: 439-486, Abb. 29-49; Cambridge/Massachusetts.
- (1970): Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commeny, France. Part III.
 – Psyche 77, 1: 1-44, Abb. 50-77; Cambridge/Massachusetts.
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1971): The structure of *Dunbaria* (Palaeodictyoptera).
 – Psyche 78: 306-318, Abb. 1-15; Cambridge/Massachusetts.
- (1972): Unusual structures in the Paleozoic insect orders Megasecoptera and Palaeodictyoptera, with a description of a new family.
 – Psyche 79: 243-268, Abb. 1-10; Cambridge/Massachusetts.
- (1983): Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg.
 – Canadian J. Zool. 61, 7: 1618-1669, Abb. 1-30; Ottawa.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & RICHARDSON, JR., E.S. (1983): New Homiopteridae (Insecta: Palaeodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata from Mazon Creek, Illinois.
 – Canadian J. Zool. 61, 7: 1670-1687, Abb. 1-23; Ottawa.
- LAURENTIAUX, D. (1950): Les insectes houillers du Limbourg Hollandais.
 – Meded. geol. Stichting, n. Ser. 4: 13-23, Taf. 1-5; Haarlem u. Heerlen.

- (1958): *Patteiskya bouckaerti* nov. gen. et sp., Insekt aus dem Namur des Ruhrkarbons.
– N. Jb. Geol. Paläont., Mh. **1958**: 302-306, Abb. 1; Stuttgart.
 - (1964): Morphologie et nervation de l'aile métathorique dans le genre *Hadroneuria* HANDLIRSCH 1908 et diagramme alaire des Lithomantides westphaliens (Insectes Paléodictyoptères).
– Ann. Soc. géol. Nord **83**: 129-136, Abb. 1, Taf. 21; Lille.
- LAURENTIAUX-VIEIRA, F. & LAURENTIAUX, D. (1961): *Prothelyphonus neerlandicus*, nov. sp., Uropyge du Westphalien du Limbourg Hollandais.
– Meded. geol. Stichting Nederland, n. Ser. **13**: 29-34, Abb. 1-4, Taf. 1-2; Maastricht.
- (1962): Nouvelle récolte d'un Breyeriide (Insecte paléodictyoptère) dans le Westphalien du Nord de la France.
– Ann. Soc. géol. Nord **82**: 173-178, Abb. 1-2; Lille.
 - (1964): Diagramme ptéronologique du genre westphalien *Breyeria* DE BORRE (Insectes Paléodictyoptères).
– C. R. Acad. Sci. **258**, 4: 1282-1284, Abb. 1-2; Paris.
- LAUTERBACH, K.-E. (1980): Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Arachnata (Arthropoda).
– Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, n. F. **23**: 163-327, Abb. 1-72; Hamburg.
- MAY, A. (1982): Die oberkarbonischen Schiefer der Ziegelei Hagen-Vorhalle.
– Hohenlimburger Heimatbl. Raum Hagen **43**, 12: 221-229, 3 unnum. Abb.; Hohenlimburg.
- MEINECKE, F. (1962): Geologische Heimatkunde für das Nordwest-Sauerland um Hagen.
– Veröff. naturwiss. Vereinig. Hagen **3**: 1-276, Abb. 1-63, 1 Karte; Hagen.
- PATTEISKY, K. (1957): Die stratigraphische Stellung der Sprockhöveler Schichten und des Flözleeren nach ihren Goniatiten-Horizonten.
– Bergfreiheit **22**, 12: 515-518, Abb. 1, Taf. 1; Herne.
- (1959): Die Goniatiten im Namur des Niederrheinisch-Westfälischen Karbongebietes.
– Mitt. westf. Bergwerkschaftskasse **14**: 1-66, Abb. 1-18, Taf. 1-14; Bochum.
 - (1961): Die Ziegelschiefer von Hagen-Vorhalle.
– Hagener Heimatkalender **1961**: 132-138, Abb. 1-8; Hagen.
- PETRUNKEVITCH, A. (1949): A Study of Palaeozoic Arachnida.
– Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. **37**: 69-315, I-XI, Taf. 1-83; New Haven/Connecticut.
- (1953): Paleozoic and Mesozoic Arachnida of Europe.
– Mem. geol. Soc. America **53**: I-XI u. 1-128, Taf. 1-58; New York.
 - (1955): Arachnida.
– In: MOORE, R.C. [Edit.]: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P (Arthropoda 2): P42-P162, Abb. 31-116; Lawrence/Kansas.
- PŘIBYL, A. (1958): Nové nálezy arachnidů (Trigonotarbida) z ostravsko-karvinského karbonu.
– Čas. Miner. Geol. **3**, 4: 425-434, Abb. 1, Taf. 5-6; Praha.
- (1960): Nové poznatky o svrchnokarbonské sladkovodní a kontinentální fauně z ostravsko-karvinské oblasti.
– Rozpr. česk. Akad. Věd, Řada mat.-přírod. **70**, 6: 1-72, 4 Tab., Taf. 1-7; Praha.
- PRUVOST, P. (1927): La faune du terrain houiller de Bruay dans le Bassin de Kaïping (Chine).
– Ann. Soc. géol. Nord **52**: 168-173, Abb. 1; Lille.
- RABITZ, A. (1966): Die marinen Horizonte des flözleeren Ruhrkarbons. Rückschau und Ausblick.
– Fortschr. Geol. Rheinland Westfalen **13**, 243-296, Abb. 1-6, Tab. 1-2, Taf. 1-2; Krefeld.

- ŘEHOŘ, F. & ŘEHOŘOVÁ, M. (1972): Makrofauna uhlonosného karbonu československé části hornoslezské pánve.
– 139 S., 64 Taf.; Ostrava (Ostravské Muzeum).
- RICHTER, D. (1977): Ruhrgebiet und Bergisches Land. Zwischen Ruhr und Wupper.
– 2. Aufl. – Slg. geol. Führer **55**: I-XI u. 1-186, Abb. 1-47, Tab. 1-3, 1 geol. Karte; Berlin u. Stuttgart (Gebr. Borntraeger).
- RIEK, E.F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings.
– Canadian J. Zool. **62**, 6: 1150-1166, Abb. 1-22; Ottawa.
- ROHDENDORF, B.B. & RASNITSYN, A.P. [Edits.] (1980): (Die historische Entwicklung der Klasse Insecta).
– Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR **175**: 1-269, Abb. 1-99, Taf. 1-8; Moskwa (russisch).
- ROLFE, W.D.I. (1980): Early Invertebrate Terrestrial Faunas.
– In: PANCHEN, A.L. [Edit.]: The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates.
– Systematics Assoc. Spec. Vol. **15**: 117-157, Abb. 1-5; London u. New York (Academic Press).
- (1982): Ancient Air Breathers.
– Field Mus. natur. Hist. Bull. **53**, 1: 12-16, 9 unnum. Abb.; Chicago/Illinois.
- SCHMIDT, R. (1961): Zur Tektonik des Flözleeren an Volme und Lenne.
– Forsch.-Ber. Land Nordrhein-Westfalen **945**: 1-66, Abb. 1-39, Taf. 1; Köln u. Opladen (Westdeutscher Verlag).
- SCHMIDT, W.O. (1962): Neue Insekten aus dem rheinisch-westfälischen Oberkarbon.
– Forsch. Geol. Rheinland Westfalen **3**, 2: 819-860, Abb. 1-6, Taf. 1-2; Krefeld.
- SCHRAM, F.R. (1981): Late Paleozoic Crustacean Communities.
– J. Paleont. **55**, 1: 126-137, Abb. 1-7, Tab. 1-2; Tulsa/Oklahoma.
- TURNER, J.S. (1965): On the Carboniferous Nautiloids: *Nautilus quadratus* FLEMING and certain other coiled Nautiloids.
– Proc. Leeds philos. lit. Soc., sci. Sect. **9**, 9: 223-256, Abb. 1-2, Taf. 1-5; Leeds.
- WEYGOLDT, P. & PAULUS, H.F. (1979): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata.
– Z. zool. Systematik Evolutionsforsch. **17**, 3: 177-200, Abb. 1-5; Hamburg, Berlin.
- WHALLEY, P.E.S. (1979): New species of Protorthoptera and Protodonata (Insecta) from the Upper Carboniferous of Britain, with a comment on the origin of wings.
– Bull. Brit. Mus. natur. Hist. (Geol.) **32**, 1: 85-90, Abb. 1-5; London.
- ZESSIN, W. (1983): Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Familie Meganeuridae (Odonata) unter Einbeziehung eines Neufundes aus dem Stefan C der Halleschen Mulde (DDR).
– Freiburger Forsch.-H. **C384**: 58-76, Abb. 1-6, Tab. 1-3, Taf. 1-5; Leipzig.

Tafel 1

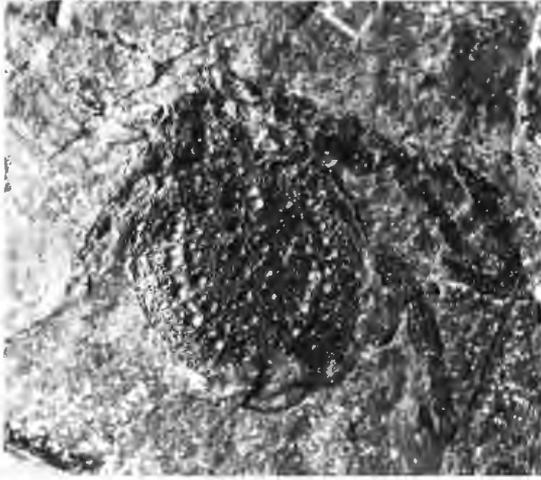
Fig. 1a-b: *Eophrynus udus* n. sp., Holotypus; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Negativ-Platte (x 5.5). – 1b: Positiv-Platte (x 5.5).



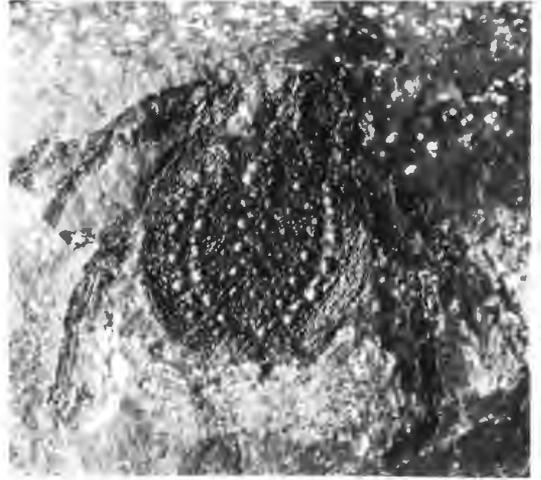
Tafel 2

Fig. 1a-b: *Eophrynus udus* n. sp., Holotypus; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Negativ-Platte (x 3). – 1b: Positiv-Platte (x 3).

Fig. 2a-b: *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Holotypus; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 2a: Negativ-Platte (x 3). – 2b: Positiv-Platte (x 3).



1a



1b



2a



2b

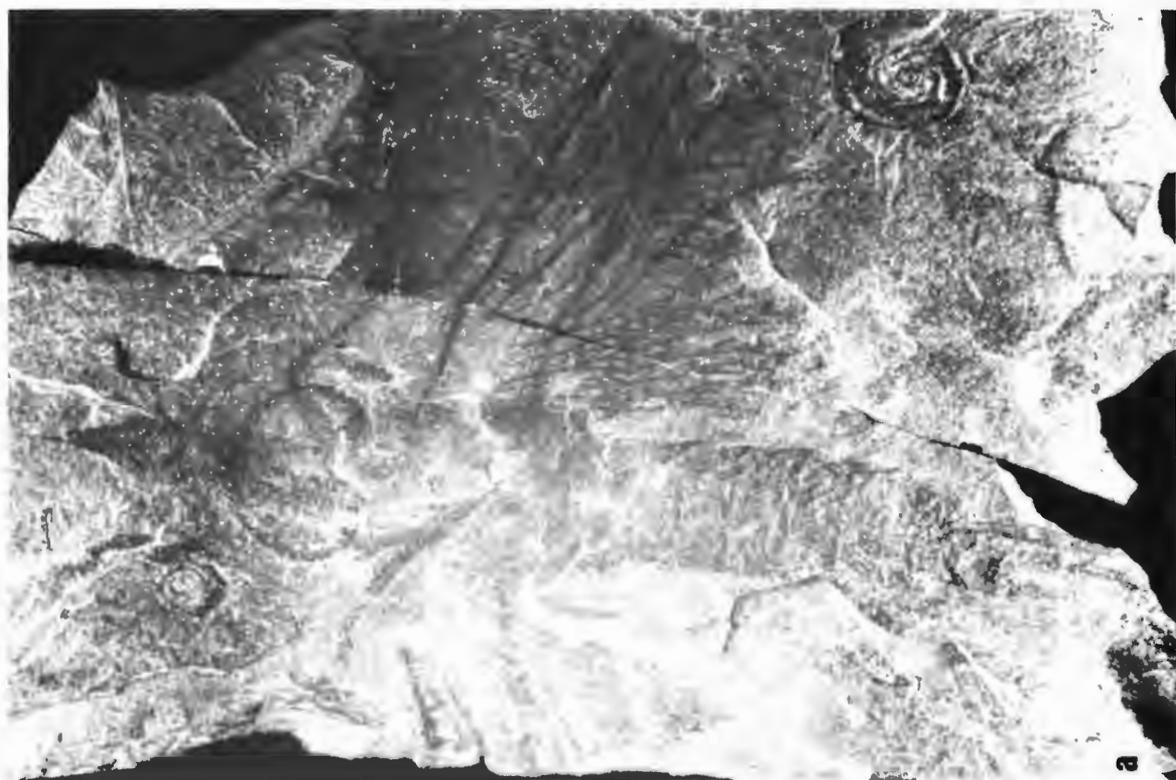
Tafel 3

Fig. 1a-b: *Prothelyphonus naufragus* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Holotypus; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Negativ-Platte (x 8). – 1b: Negativ-Platte (natürliche Größe).



Tafel 4

Fig. 1a-b: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus (Nr. K-2, Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Zieglei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Gesamt-Übersicht (natürliche Größe). – 1b: Ausschnitt aus dem rechten Flügel-Paar (x 1.9).



Tafel 5

Fig. 1a-b: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus (Nr. K-2, Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Caput und Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) (x 3.6). – 1b: Abdominal-Anhänge (x 4.0).



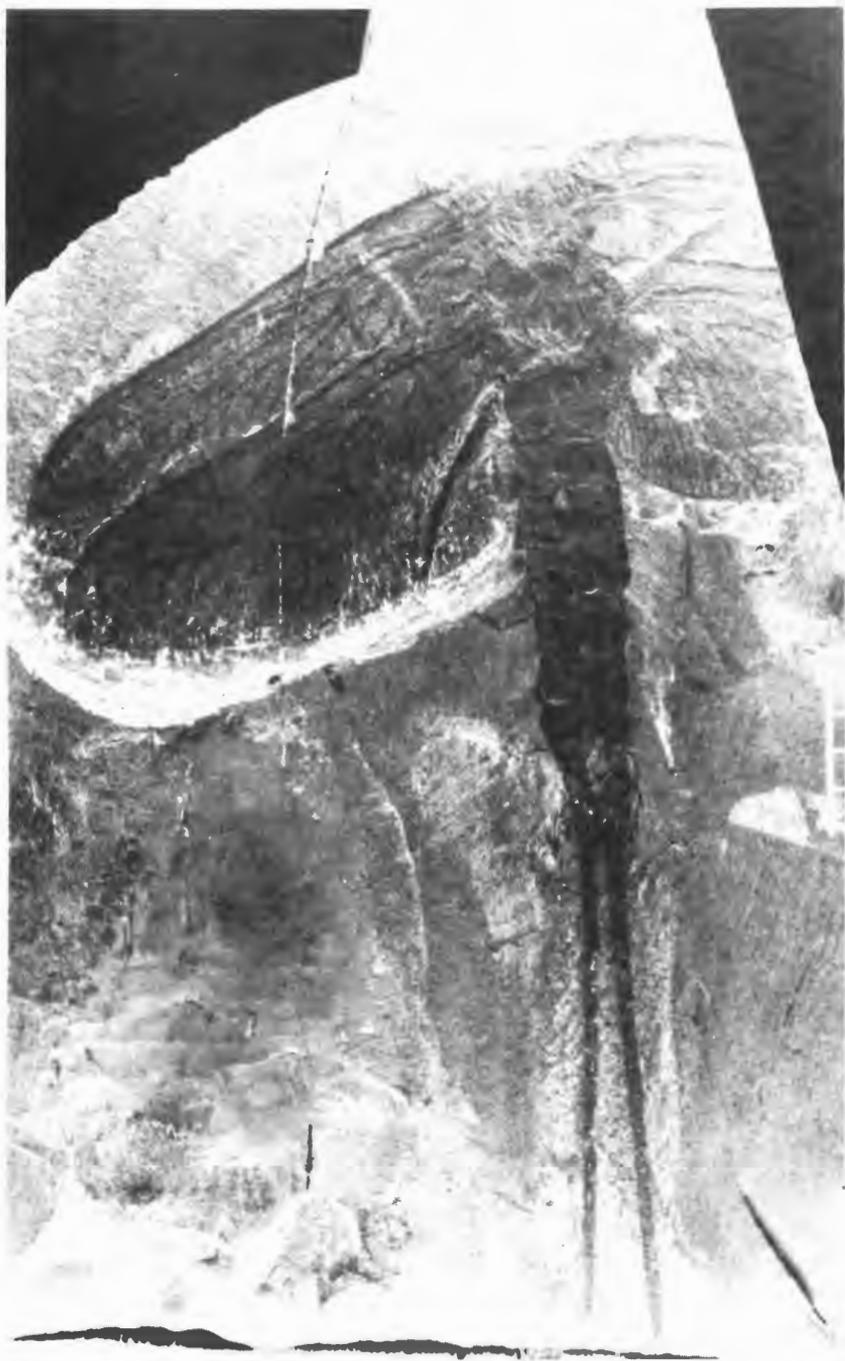
Tafel 6

Fig. 1: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar (Nr. S-NB 708, Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland) (natürliche Größe).



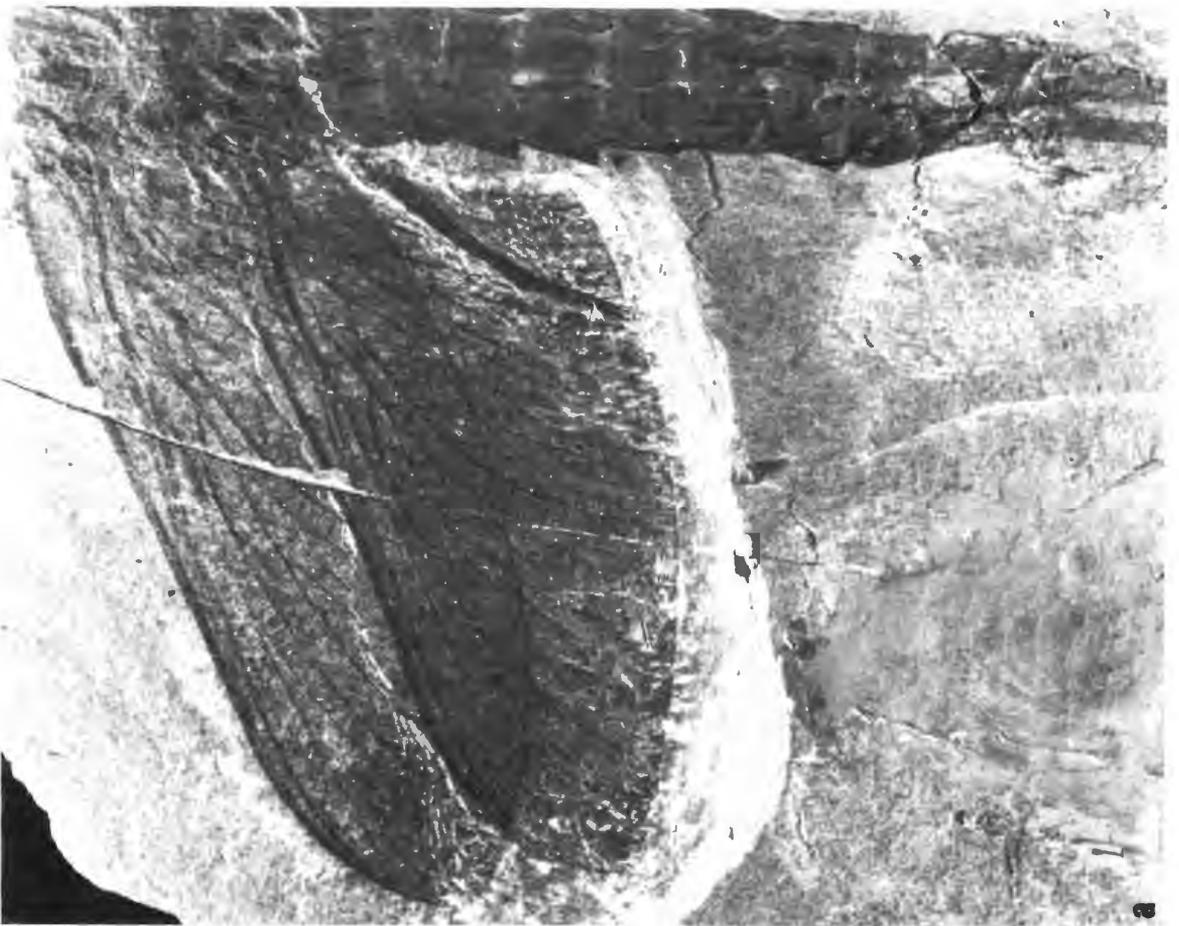
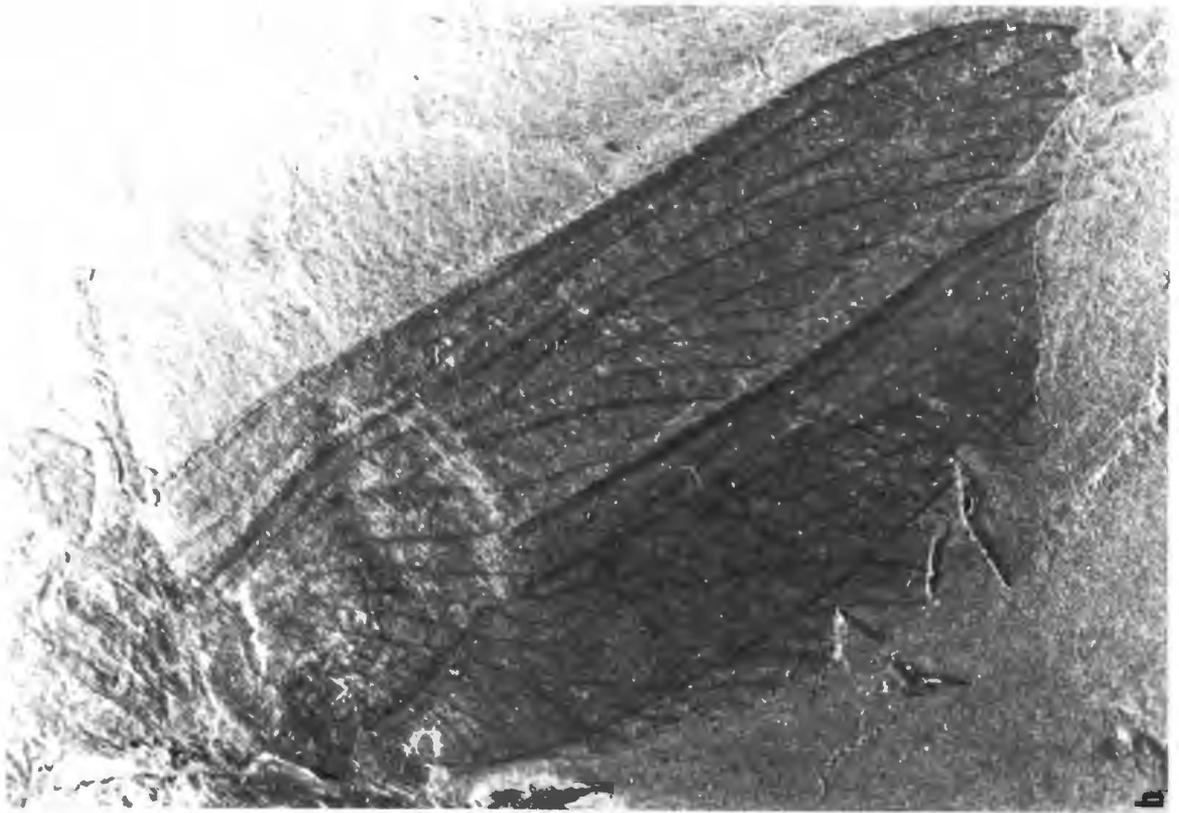
Tafel 7

Fig. 1: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar (Nr. S-NA 708, Negativ-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland) (natürliche Größe).



Tafel 8

Fig. 1a-b: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: rechtes Flügel-Paar auf der Negativ-Platte (Nr. S-NA 708), die Zwischenaderung zeigend (x 1.5). – 1b: rechtes Flügel-Paar auf der Positiv-Platte (Nr. S-NB 708), Hinterflügel fragmentarisch (x 1.9).



Tafel 9

Fig. 1a-b: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar (Nr. S-NB 708, Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Caput und Prothoracal-Flügel (= Paranotal-Loben) (x 2). – 1b: Hinterer Abschnitt des Abdomen und Cerci (x 2).



a



b

Tafel 10

Fig. 1: *Homoioptera vorhallensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, zweites Exemplar (Nr. S-NA 708, Negativ-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Ausschnitt aus Körper und Flügeln (x 2).



Tafel 11

Fig. 1: *Lithomantis varius* n. sp., Holotypus (Negativ-Platte) (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



Tafel 12

Fig. 1: *Patteiskya volmensis* (BRAUCKMANN 1984), Holotypus (Positiv-Platte) (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



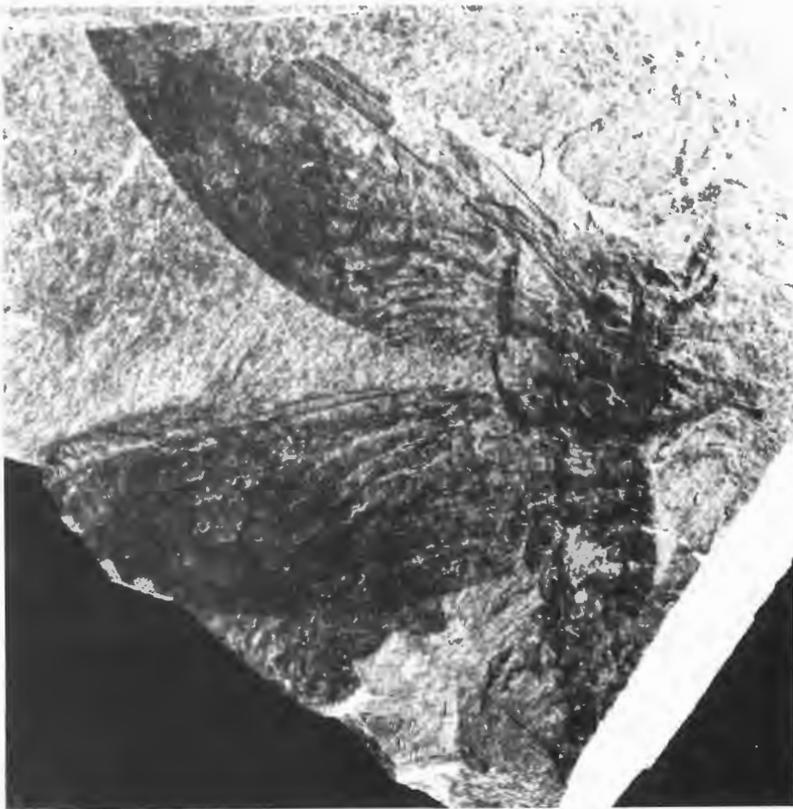
Tafel 13

Fig. 1: *Jugobreyeria sippelorum* n. g., n. sp., Holotypus (Positiv-Platte) (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).

Fig. 2: *Dictyoneura kemperi* BRAUCKMANN & KOCH 1983, Holotypus (Negativ-Platte) (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



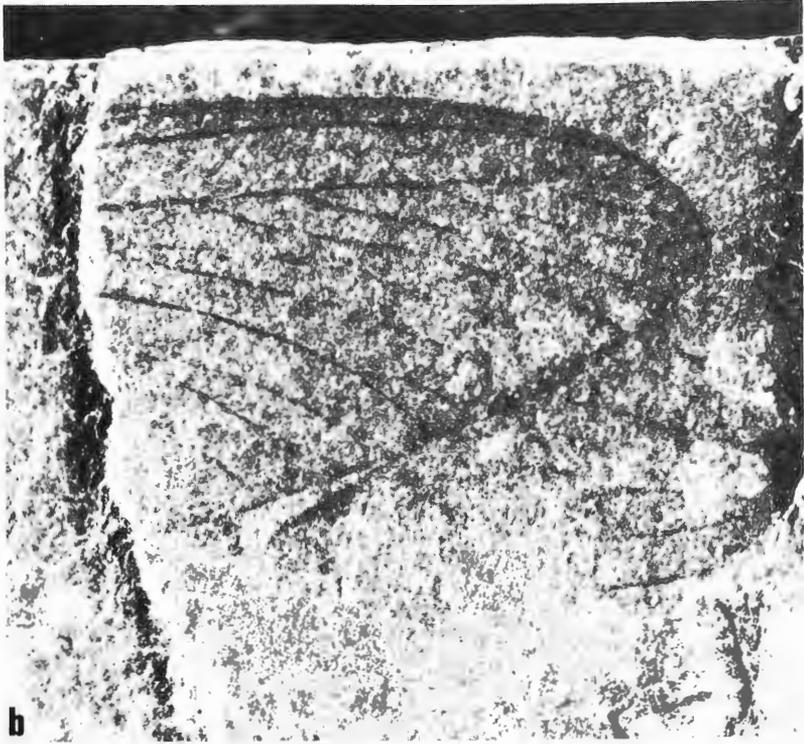
1



2

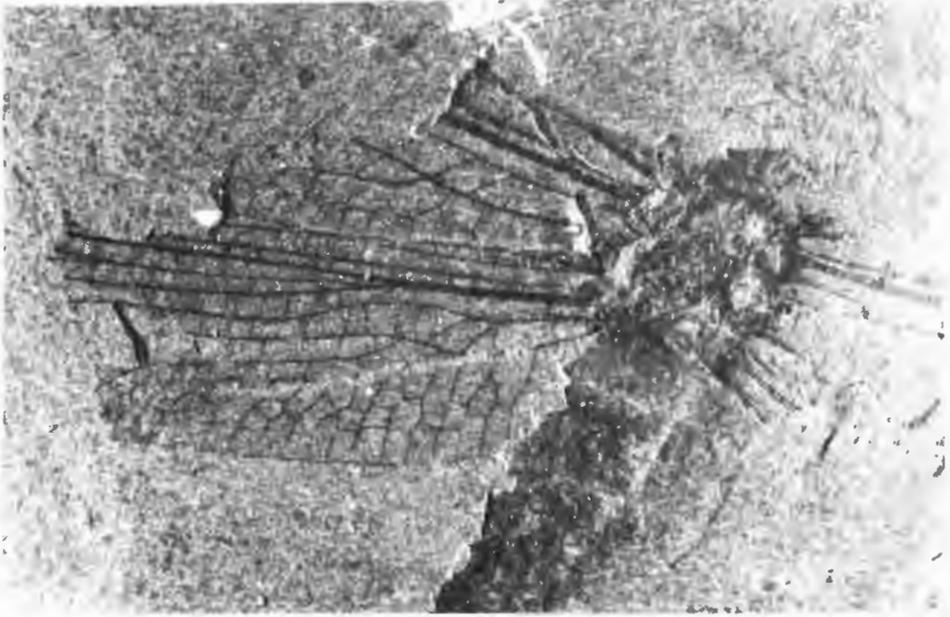
Tafel 14

Fig. 1a-b: Dictyoneuridae ?, gen. et sp. indet., Exemplar Nr. K-5, Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle. – 1a: Hinterer Abschnitt des Abdomen und der Cerci (x 1). – 1b: Distaler Flügel-Bereich (x 5.3).



Tafel 15

Fig. 1a-b: *Erasipterella valentini* n. sp., Holotypus (Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Aderungs-Übersicht (x 2). – 1b: Gesamt-Übersicht (x 2.15).



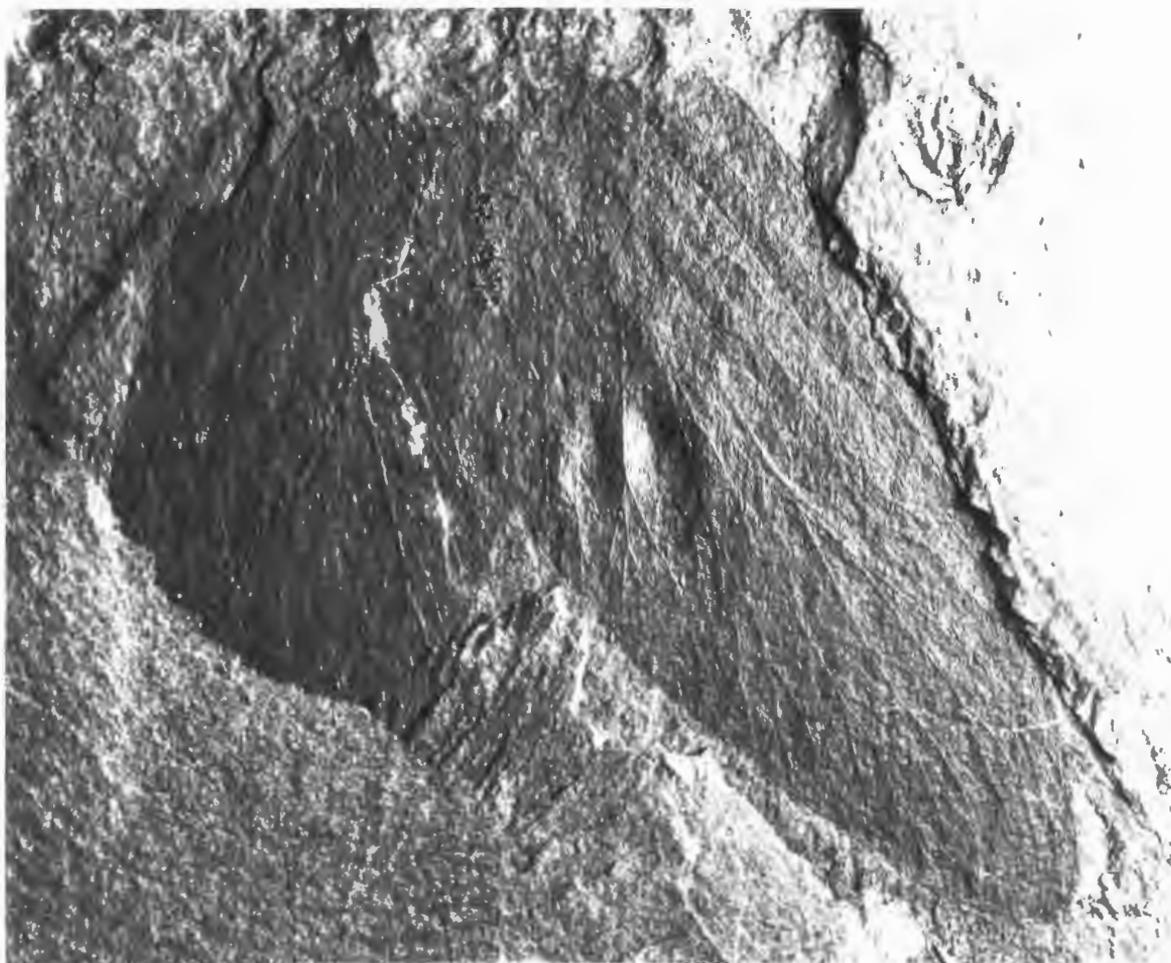
a



b

Tafel 16

Fig. 1a-b: *Kemperala hagenensis* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (Negativ-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Vor der Präparation (x 2.1). – 1b: Rechtes Flügel-Paar nach der Präparation (x 2).



a



b

Tafel 17

Fig. 1: *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (Negativ-Platte) (x 3.7); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



Tafel 18

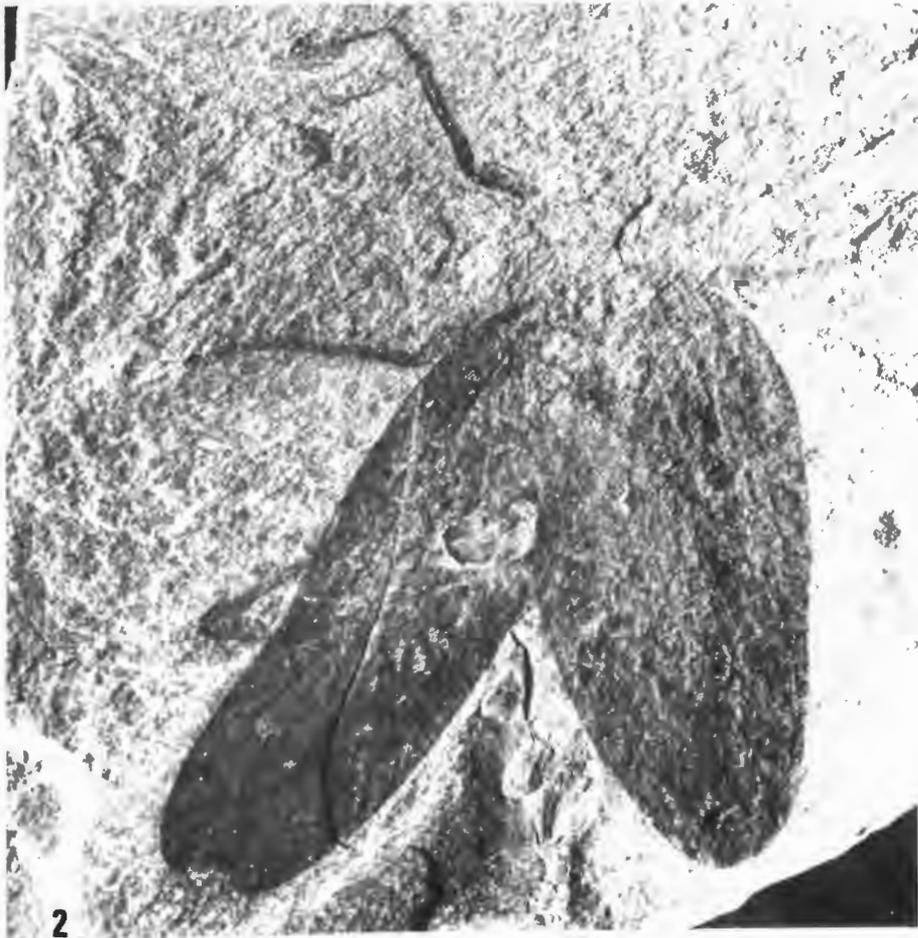
- Fig. 1:** *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (Negativ-Platte) (x 1.7); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).
- Fig. 2:** ? *Holascia rasnitsyni* BRAUCKMANN 1984, Exemplar Nr. H-1 (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).
- Fig. 3:** Paoliidae ?, gen. et sp. indet., Exemplar Nr. K-1.20 (x 2); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



1



3



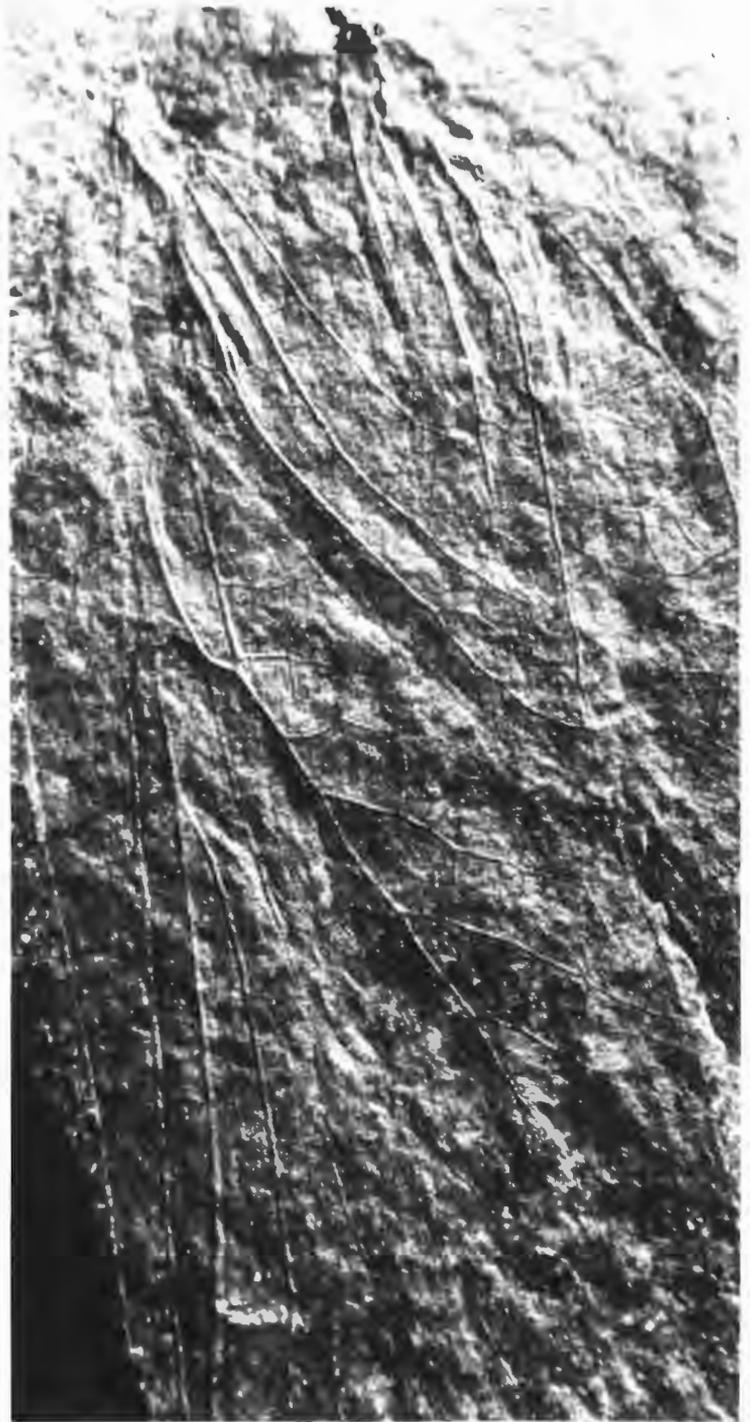
2

Tafel 19

Fig. 1a-b: *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982, Holotypus (Positiv-Platte); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1a: Gesamt-Übersicht (x 2). – 1b: Ausschnitt-Vergrößerung von der Basal-Region des linken Vorderflügels (x 10).



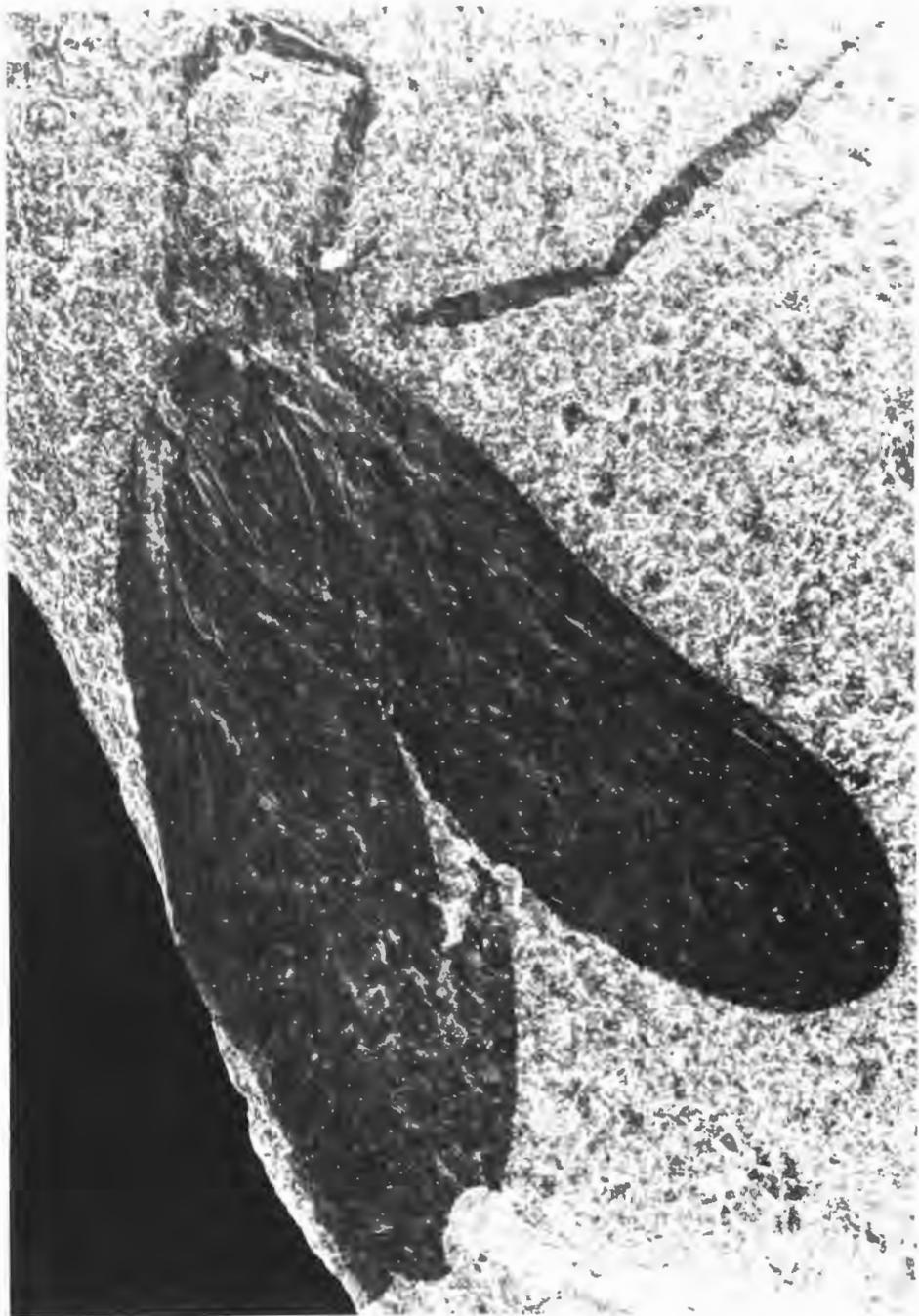
a



b

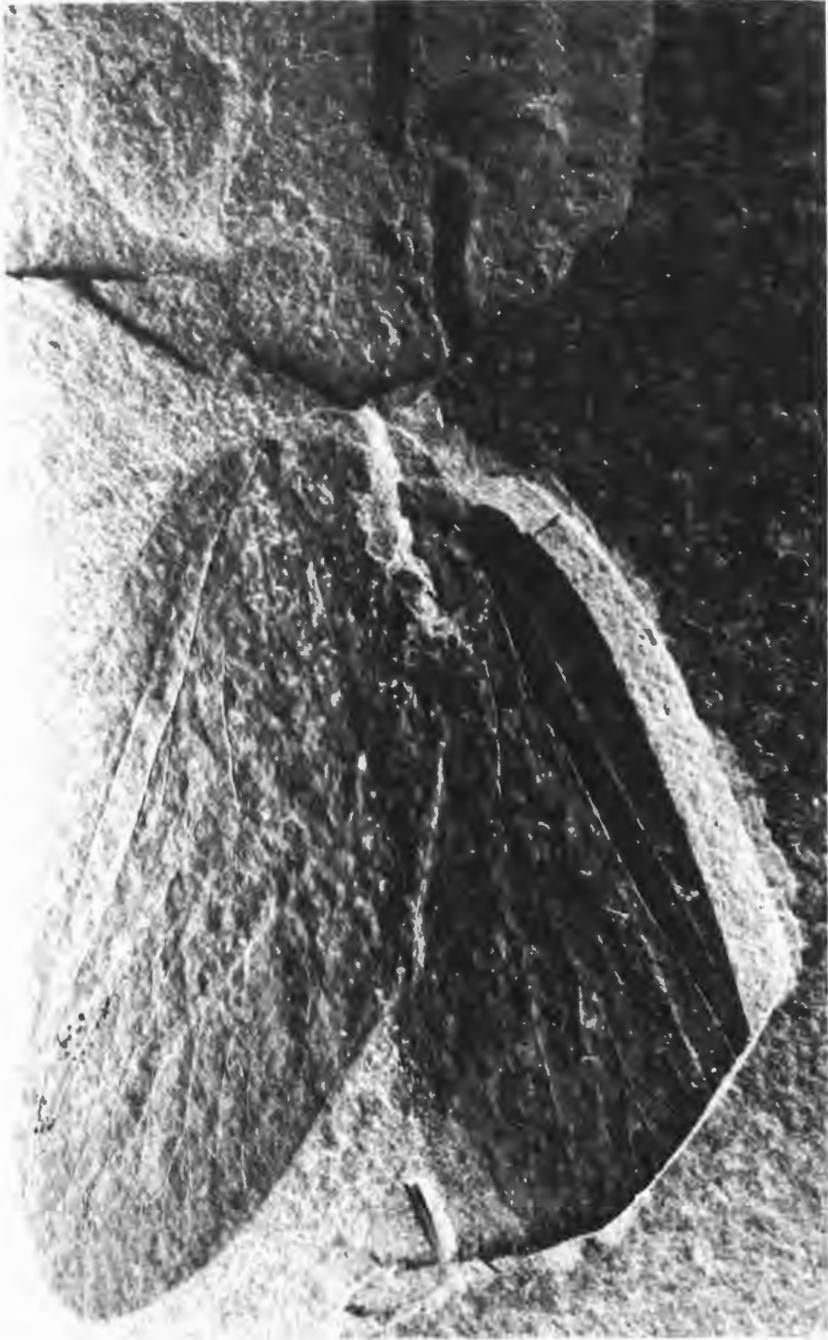
Tafel 20

Fig. 1: *Heterologopsis ruhrensis* BRAUCKMANN & KOCH 1982 (Positiv-Platte) (x 4.7); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).



Tafel 21

Fig. 1: *Kochopteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984, Holotypus (Positiv-Platte) (x 2.9); Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).





Tafel 22

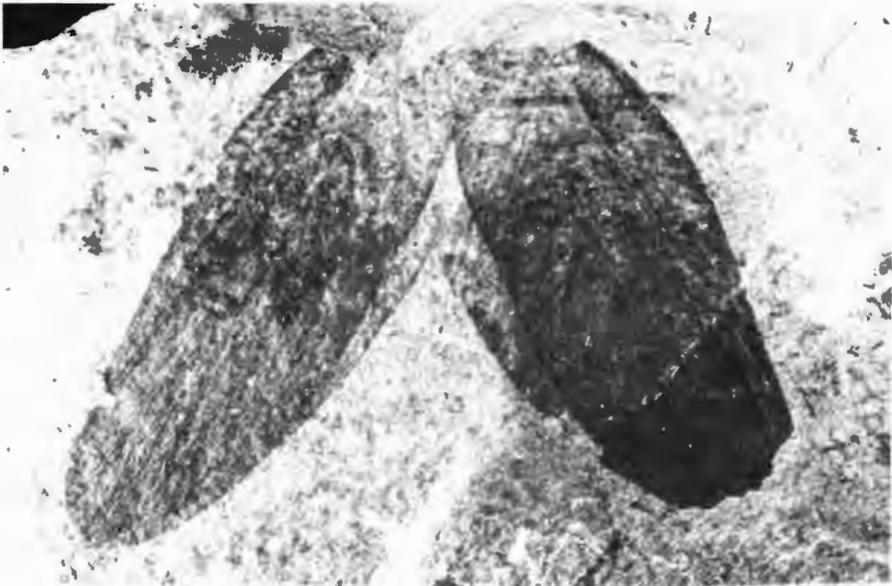
Fig. 1-3: *Kochipteron hoffmannorum* BRAUCKMANN 1984; Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – 1: Holotypus (Positiv-Platte) (x 2). – 2: Exemplar Nr. K-1.07 (x 2). – 3: Exemplar Nr. K-1.06 (x 2).



1



2



3

Tafel 23

Fig. 1: *Bilinguites metabilinguis* (WRIGHT 1927) [= „*Reticuloceras superbilingue metabilingue*“ WRIGHT 1927], kennzeichnende Goniatiten-Art der Vorhalle-Schichten, oberes Namurium B (Subzone R2c); Ziegelei-Grube Hagen-Vorhalle (West-Deutschland) (x 3.1).



