

Zur Evolution der Libellen – fossile Funde aus Nordrhein-Westfalen

Die Libellen und ihre nächsten Verwandten (Odonatoptera) zählen zu den stammesgeschichtlich ältesten Insekten und, gemeinsam mit den Eintagsfliegen (Ephemeroptera), zu den heute ursprünglichsten flugfähigen Kerbtieren. Ihre Stammesgeschichte beginnt vor mehr als 300 Millionen Jahren im Erdzeitalter des Karbon. Vertreter der zu den Protodonata zählenden Familie Meganeuridae stellen die größten bekannten Insekten dar, die es je auf der Erde gegeben hat. Eine Art aus dem Perm der USA, *Meganeuropsis permiana* (CARPENTER, 1939), erreichte eine Flügelspannweite von etwa 75 cm. Eine zweite Art aus dem Perm

Nordamerikas wie auch die berühmte *Meganeura monyi* (BRONGNIART, 1884) aus dem obersten Oberkarbon von Commentry (Frankreich), die oft fälschlich als größte jemals existierende Insektenart bezeichnet wurde, waren nur wenig kleiner.

Daneben nimmt sich der Fund, der 1985 in einem Ziegeleisteinbruch bei Hagen-Vorhalle im Zeitalter des Oberkarbon (Namur B, Abb. 2) gemacht wurde, mit einer Flügelspannweite von 32 cm noch recht bescheiden aus. Die Fundstelle liegt mitten in Nordrhein-Westfalen, im südöstlichen Ruhrgebiet, wo man früher in der Nähe Kohle aus Schichten des flözführenden Oberkarbon ans Tageslicht förderte. In diesem Steinbruch dagegen, in dem flözleeres Oberkarbon ansteht, wurde Tonschiefer zur Herstellung von Klinkern abgebaut. Aus diesem Material konnten die weltweit ältesten Reste von Protodonaten geborgen werden (BRAUCKMANN & KOCH 1994; BECHLY et al. 2001; BRAUCKMANN & SCHÖLLMANN 2005). Die Fundstelle wurde bereits 1984 als Paläontologisches Bodendenkmal unter Schutz gestellt und erhielt 2006 die Auszeichnung „Nationaler Geotop“. Die wissenschaftliche Auswertung der dort gemachten Funde dauert zurzeit noch an. Im Gegensatz zu den meisten paläozoischen Insektenfunden, bei denen es sich größtenteils nur um isolierte Flügel handelte, lieferte diese Fundstelle vollständig erhaltene Tiere in einem Zustand, wie dies bisher aus diesem Zeitabschnitt nicht bekannt war. Dies



Abb. 2: In diesem ehemaligen Ziegelei-Steinbruch von Hagen-Vorhalle (Nordrhein-Westfalen) wurden die weltweit ältesten Libellen (Protodonata) entdeckt (07.03.2009).

FOTO: L. KOCH



Abb. 3: *Namurotypus sippeli* BRAUCKMANN & ZESSIN, 1989. Oberkarbon, Namurium B, 319 Mio. Jahre, Hagen-Vorhalle (Nordrhein-Westfalen). Bildbreite 17,5 cm; Gesamt-Flügelspannweite 32 cm. Aufbewahrung: LWL-Museum für Naturkunde, Münster.

FOTO: L. KOCH

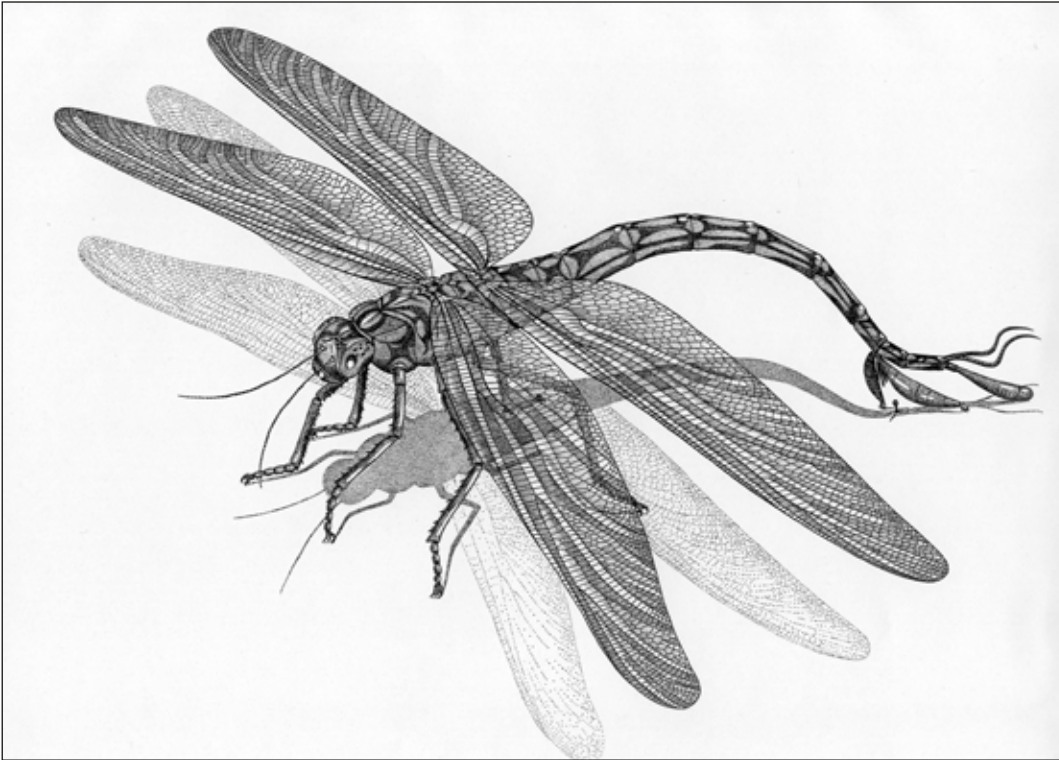


Abb. 4: Rekonstruktion von *Namurotypus sippeli*. Männliches Tier beim Absetzen einer Spermatophore. Aus BECHLY et al. 2001; ZEICHNUNG: E. GRÖNING

macht die Fundstelle zu einer Lokalität von international bedeutendem Rang.

Die 1985 von Wolfgang Sippel (Ennepetal) entdeckte Urlibelle stellt eine neue Art dar: Sie wurde von BRAUCKMANN & ZESSIN (1989) als *Namurotypus sippeli* (Abb. 2) beschrieben und nach dem Finder benannt. Inzwischen liegen weitere Funde dieser Art vor, die eine gesicherte Rekonstruktion zulassen und völlig neue Erkenntnisse ergeben. Von früheren Vorstellungen abweichend, zeigt die Vorhaller Libelle lange Antennen sowie recht kleine Mundwerkzeuge und einen von heutigen Libellen abweichenden

Bau der Beine und der Hinterleibsanhänge des Männchens. Es gibt Anzeichen dafür, dass bei diesen ältesten urtümlichen Formen die Paarung noch über das Absetzen eines Samenpakets (Spermatophore) erfolgte (BECHLY et al. 2001, Abb.4).

Eine wesentliche Erkenntnis ergibt sich zudem durch die bei den Vorhaller Funden überlieferte Flügelstellung. Diese war in älteren Rekonstruktionszeichnungen (z. B. bei der bekannten *Meganeura monyi*) stets mit einer für Libellen untypischen Art der Überlappung dargestellt worden und fand in dieser Weise

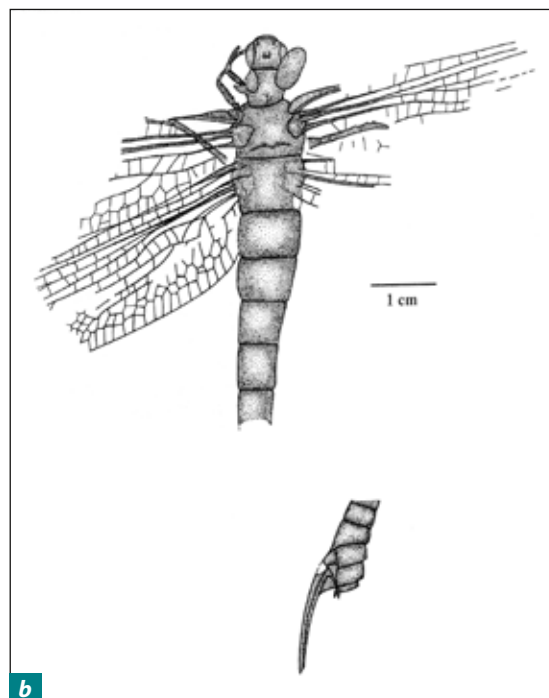


Abb. 5a-b: *Erasipteroides valentini* (BRAUCKMANN in BRAUCKMANN, KOCH & KEMPER, 1985). Oberkarbon, Namurium B, 319 Mio. Jahre, Hagen-Vorhalle (Nordrhein-Westfalen). **a:** Foto vor der Präparation, Gesamtflügelspannweite ca. 14 cm. Aufbewahrung: LWL-Museum für Naturkunde, Münster. FOTO: L. KOCH **b:** Zustand nach der Präparation. Sichtbar werden die beweglichen Prothorakal-Flügelchen und der Ovipositor am Ende der isoliert eingebetteten Abdominalsegmente. Aus BECHLY et al. 2001

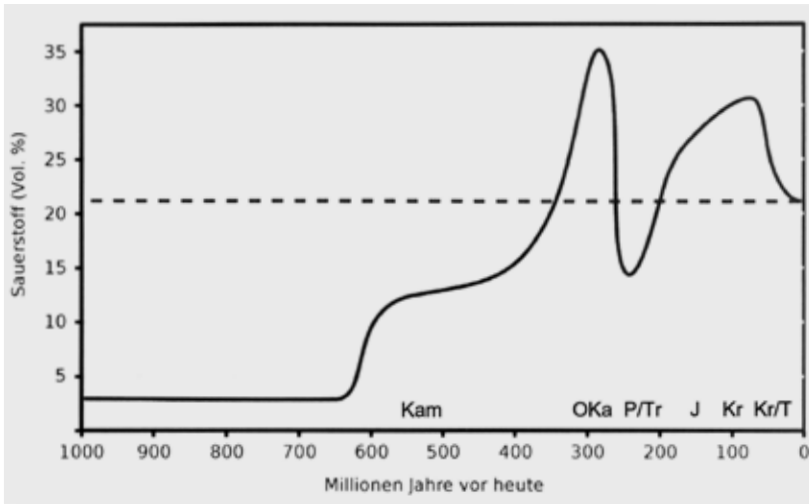


Abb. 6: Sauerstoff-Konzentrationskurve der letzten 1000 Mio. Jahre; Kam = Kambrium, OKa = Oberkarbon, P/Tr = Perm/Trias-Grenze, J = Jura, Kr = Kreide, Kr/T = Kreide/Tertiär-Grenze; gestrichelte Linie: heutiger Sauerstoffgehalt von 21 %.

Nach DUDLEY 2000, verändert

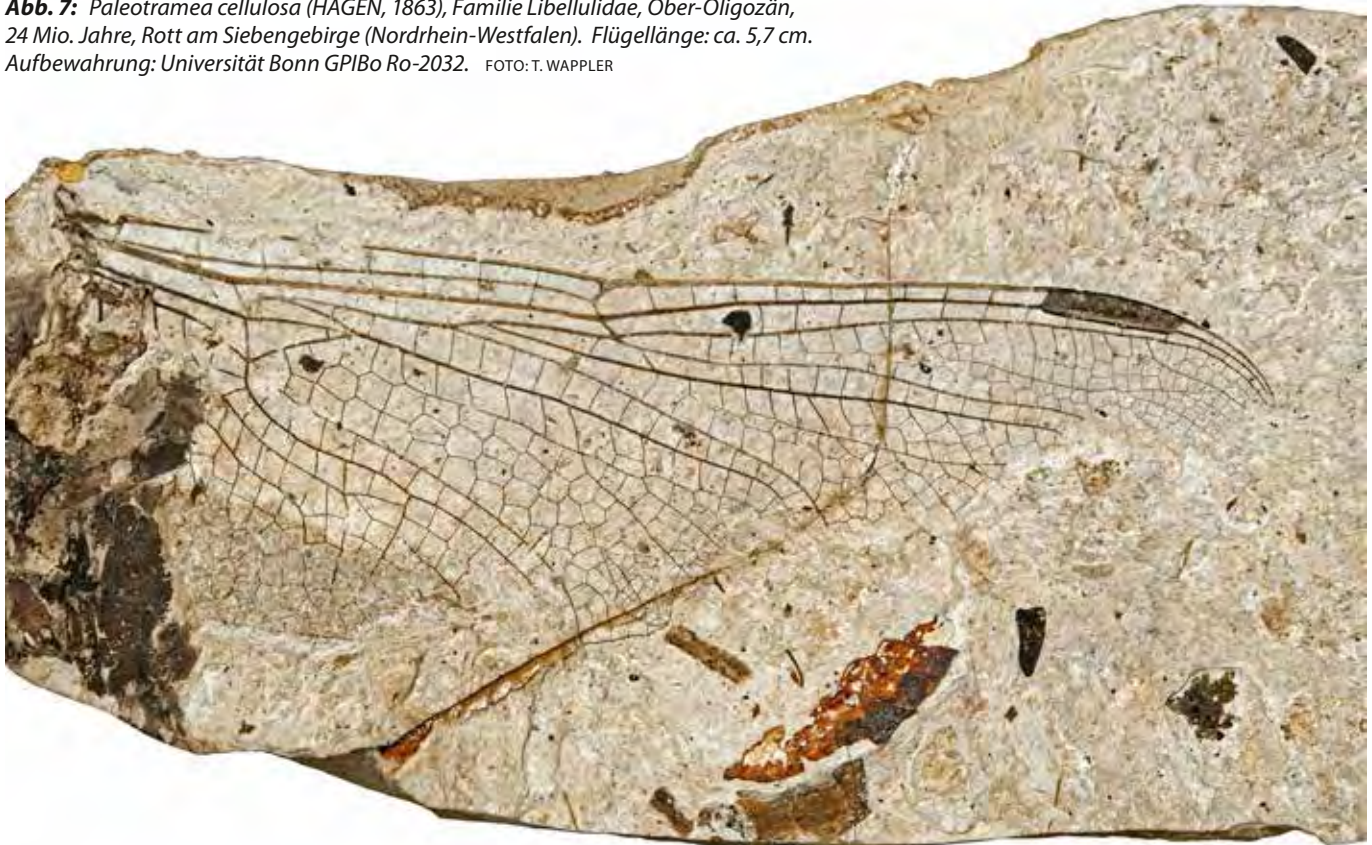
Eingang auch in moderne Lehrbücher der Paläontologie (BRAUCKMANN & KOCH 1994). Die Vorhaller Funde aber zeigen nun eindeutig, dass sie sich nicht überlappen, sondern, wie bei heutigen Libellen, frei gegeneinander bewegt werden konnten. Bei der Vorhaller Libellenart *Erasipteroides valentini* (Abb. 5a-b) konnte auch erstmals ein drittes Paar kleiner beweglicher Flügelchen, sog. Prothorakal-Flügel, nachgewiesen werden. Diese hatten möglicherweise eine stabilisierende Wirkung für die meist flatternden oder segelnden großen Exemplare. Diese zusätzlichen Flügelpaare wurden aber auch bei einigen anderen aus Vorhalle nachgewiesenen Insektengruppen gefunden. Insgesamt veranschaulichen die Vorhaller Funde

den Beginn des langen Prozesses der Anpassung und Optimierung, den die Libellen in über 300 Millionen Jahren durchlaufen haben.

Dass im Oberkarbon derart große Libellen leben konnten, mag darauf beruhen, dass in diesem Zeitabschnitt der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre merklich höher war als heute (Abb. 6). Denn das Tracheensystem begrenzt als Atemorgan der Insekten die Größe dieser Tiere. Die Versorgung des Insektenkörpers mit Sauerstoff über die röhrenartigen Tracheen erfolgt im Wesentlichen über Diffusion, die nur über kurze Strecken möglich ist. Die hohe Sauerstoffkonzentration der Luft könnte diesen Nachteil ausgeglichen haben, sodass der schlanke Libellenkörper mit seiner kräftigen Flugmuskulatur hinreichend mit Sauerstoff versorgt wurde. Neuere Untersuchungen ergaben jedoch, dass Insekten nicht nur durch passive Diffusion mittels ihrer Tracheen atmen, sondern auch durch aktives Pumpen ein Vorgang in den Tracheen erzeugt wird, der dem in den Lungen der Wirbeltiere ähnlich ist. Dadurch beträgt die Volumenänderung ca. 50 % (WESTNEAT et al. 2003). Insofern scheint die Tracheenatmung nicht zwingend ein limitierender Faktor für die Körpergröße eines Insekts zu sein.

Am Ende des Perm (vor 252 Mio. Jahren) kam es aufgrund von Naturkatastrophen mit einem Meteoriteneinschlag in Australien und starkem Vulkanismus in Sibirien zu einem Klimawandel, der 75 % aller Landtiere und 90 % aller Meerestiere auslöschte (ZESSIN 2008). Die

Abb. 7: *Paleotranea cellulosa* (HAGEN, 1863), Familie Libellulidae, Ober-Oligozän, 24 Mio. Jahre, Rott am Siebengebirge (Nordrhein-Westfalen). Flügellänge: ca. 5,7 cm. Aufbewahrung: Universität Bonn GPIBo Ro-2032. FOTO: T. WAPPLER



Sauerstoffkonzentration der Luft fiel von 35 % im Oberkarbon auf nunmehr 15 % und setzte dem Riesenwachstum der Libellen ein Ende. Die Riesenlibellen des Permokarbons starben somit aus. Dies wird von zahlreichen Autoren auf die Veränderungen in der Erdatmosphäre zurückgeführt (DUDLEY 2000; ZESSIN 2008).

Jedoch gelangten andere, bis über zwei Meter große Arthropoden des Paläozoikums wie Seeskorpione (Eurypteriden) und „Tausendfüßer“ (Arthropleuriden) schon vor dem extremen Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atemluft zu gigantischem Größenwachstum und verschwanden bereits vor dem großen Aussterbe-Ereignis an der Perm-Trias-Grenze wieder. Zudem kam auch eine Großinsekten-Ordnung noch in der Trias-Zeit vor. Daher vertreten andere Bearbeiter die Ansicht, der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre sei weder ein begünstigender, noch ein tödlicher Faktor für diese Riesentiere gewesen (SCHNEIDER & WERNEBURG 2010). So sind andere Gründe wie Klimaveränderungen, Nahrungsmangel und Konkurrenzdruck auch durch neu auftretende Lebewesen möglicherweise in ihrer Summe von größerer Bedeutung für das Aussterben. Die großwüchsigen Libellenarten lebten wie die heutigen Libellen räuberisch, waren aber aufgrund ihrer Schwerfälligkeit wenig bewegliche und somit schlechte Jäger. Sie litten zusätzlich unter dem durch die klimatischen Veränderungen abnehmenden Nahrungsangebot. Auch wurden sie darüber hinaus durch neu auftretende fleischfressende und flugfähige Wirbeltiere (Flugsaurier) selbst zur Beute. Möglich ist sicher auch, dass ihre Larven zunehmend von sich ausbreitenden, im Wasser lebenden Wirbeltieren (fischgestaltige Lebewesen, Amphibien) erbeutet wurden.

Es gab aber im Oberkarbon und im Perm ebenfalls kleinwüchsige Libellenarten, die insgesamt sogar wahrscheinlich in der Überzahl waren. Zwei kleinere Arten sind auch von der überregional bedeutenden Fossilienfundstelle Hagen-Vorhalle bekannt. Im Gegensatz zu den Riesenlibellen konnten diese kleinwüchsigen Arten dem Massensterben an der Perm-Trias-Grenze entgehen. Durch eine generelle „Miniaturisierung“ der Arten sowie durch Entwicklung von Nodus und Pterostigma wurde eine Optimierung der Flugfähigkeit erreicht und führte zu den Strukturen heutiger Libellen. Erste Kleinlibellen (Protozygoptera) mit einer stark gestielten Flügelbasis waren auch in der Krautzone manövrierfähig, konnten ersten Flugsauriern entkommen und wurden damit zu Stammarten der Libellen des Erdmittelalters. Zahlreiche Funde von Groß- und Kleinlibellen aus der Jurazeit vor 150 Mio. Jahren belegen dies. Aus dem Tertiär der Vulkaneifel (vor 40-50 Mio. Jahren) ist das Eckfelder Maar



als Fundort für recht moderne Kleinlibellen zu erwähnen (WAPPLER 2003). Aus der Tertiärzeit (Eozän) gibt es den ersten Nachweis einer auch heute noch vorkommenden Libellengattung. Die entsprechende Art wurde von BECHLY (2000) als *Ischnura velteni* beschrieben.

In der Tertiärzeit waren die Libellen den rezenten Arten im Körperbau bereits sehr ähnlich. Aus diesem Zeitalter verdient die Fossilagerstätte Rott am Siebengebirge in Nordrhein-Westfalen besondere Beachtung. Die von dieser Fundstelle aus dem Ober-Oligozän (Tertiär) nachgewiesene Insektenfauna ist bereits seit dem 19. Jahrhundert bekannt und in zahlreichen Publikationen beschrieben worden. An dem reichhaltigen von dort vorhandenen Fossilmaterial, das die Tier- und Pflanzenwelt in und an einem subtropischen See vor 24 Mio. Jahren dokumentiert, wird auch heute weiter geforscht. Zwar sind Libellen-Imagines hier weniger häufig, doch kommen massenhaft *Libellula*-Larven vor (Abb. 8). Nachgewiesene Spurenfossilien in Form von Eilogen an fossil erhaltenen Blättern konnten aufgrund ihrer Struktur und Anordnung u. a. den Teichjungfern (Lestidae) und Schlanklibellen (Coenagrionidae) zugeordnet werden (LUTZ 1989; HELLMUND & HELLMUND 1991; PETRULEVICIUS et al. 2011).

Lutz Koch & Ralf Joest

Abb. 8: Larve einer Segellibelle (Libellulidae), Ober-Oligozän, 24 Mio. Jahre, Rott am Siebengebirge (Nordrhein-Westfalen). Länge 2,3 cm. Aufbewahrung: Los Angeles County Museum (California, USA).

FOTO: G. OLESCHINSKI

Literatur

Auszug aus: Atlas der Libellen Nordrhein-Westfalens

- BECHLY, G. (2000): A new fossil damselfly species (Insecta: Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae: Ischnurinae) from Dominican Amber. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Ser. B **299**: 1-9.
- BECHLY, G., C. BRAUCKMANN, W. ZESSIN, W. & E. GRÖNING (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurium of Hagen-Vorhalle (Germany). – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **39**: 209-226.
- BRAUCKMANN, C. & L. KOCH (1994): Spinnentiere und Insekten aus dem Oberkarbon von Hagen-Vorhalle. – Fossilien **11** (1): 45-55.
- BRAUCKMANN, C., L. KOCH & M. KEMPER (1985): Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland). – Geologie und Paläontologie in Westfalen **3**: 1-131.
- BRAUCKMANN, C. & L. SCHÖLLMANN (2005): Insecta (Insekten) – In: HENDRICKS, A. (Hg.): Als Hagen am Äquator lag. Die Fossilien der Ziegeleigrube Hagen-Vorhalle: 70-75. – Landschaftsverband Westfalen-Lippe; Münster.
- BRAUCKMANN, C. & W. ZESSIN (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera. – Deutsche Entomologische Zeitschrift, Neue Folge **36** (1/3): 177-215.
- DUDLEY, R. (2000): The Evolutionary Physiology of Animal Flight. – Annual Review of Physiology **62**: 135-155.
- HELLMUND, M. & W. HELLMUND (1991): Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B **177**: 1-17.
- LUTZ, H. (1989) Die fossile Insektenfauna von Rott. – In: KONIGSWALD, W. von (Hg.) Fossilagerstätte Rott bei Hennef im Siebengebirge: 33-46. – Rheinlandia Verlag; Siegburg.
- PETRULEVIČIUS, J. F., T. WAPPLER, A. NEL & J. RUST (2011): The diversity of Odonata and their endophytic ovipositions from the Upper Oligocene Fossilagerstätte of Rott (Rhineland, Germany). – ZooKeys **130**: 67-89.
- SCHNEIDER, J. W. & R. WERNEBURG (2010): *Arthropleura*, der größte landlebende Arthropode der Erdgeschichte – neue Funde und neue Ideen. – Semana **25**: 61-86.
- WAPPLER, T. (2003): Systematik, Phylogenie, Taphonomie und Paläoökologie der Insekten aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maares, Vulkaneifel. – Clausthaler Geowissenschaften **2**: VIII+1-241.
- WESTNEAT, M. W., O. BETZ, R.W. BLOB, K. FEZZAA, W.J. COOPER & W.K. LEE (2003): Tracheal respiration in insects visualized with synchrotron X-ray imaging. – Science **299** (5606): 558-560.
- ZESSIN, W. (2008): Einige Aspekte zur Biologie paläozoischer Libellen. – Entomologia generalis **31** (3): 261-287.
-
- KOCH, L. & R. JOEST (2016): Zur Evolution der Libellen – fossile Funde aus NRW. – in: AK Libellen NRW (Hrsg.): Die Libellen Nordrhein-Westfalens. Verbreitungsatlas: 10-13, Abb. 2-8; LWL-Museum für Naturkunde Münster.