

## ***Thuringopteryx* – eine „permische“ Eintagsfliege im Buntsandstein (Insecta, Pterygota)**

***Thuringopteryx*, a “Permian” mayfly in the Buntsandstein (Insecta, Pterygota)**

RAINER WILLMANN, Göttingen

mit 3 Abbildungen

WILLMANN, R. 2008. *Thuringopteryx* – eine „permische“ Eintagsfliege im Buntsandstein (Insecta, Pterygota). – Paläontologische Zeitschrift **82** (1): 95–99, 3 Abb., Stuttgart, 31. 3. 2008.

**Kurzfassung:** Bisher waren die Misthodotida, ein monophyletisches Stammgruppentaxon der Ephemeroptera, nur aus dem Perm nachgewiesen. *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937, meist als eine Art der Odonoptera, Palaeodictyoptera oder Saltatoria angesehen, ist jedoch ebenfalls ein Stammgruppenvertreter der Eintagsfliegen ähnlich *Misthodotes*. Sie stimmt mit den anderen Misthodotida in ihrem einästigen Cubitus anterior synapomorph überein, mit *Misthodotes* außerdem in ihrer kurzen Subcosta. Somit haben die Misthodotida zumindest bis in das frühe Mesozoikum überlebt. Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Misthodotes* und seinen näheren Verwandten werden erörtert.

**Schlüsselwörter:** Ephemeroptera • Misthodotida • Phylogenie • Trias • Deutschland

**Abstract:** The Misthodotida have been known from the Permian only. However, *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937 from the middle Buntsandstein of Thuringia, Germany, usually considered to be a representative of the Odonoptera, Palaeodictyoptera or Saltatoria-Ensifera, belongs in the stem group of the mayflies, sharing with the Misthodotida a one-branched CuA and with *Misthodotes* a short Sc. Hence, the Misthodotida survived at least until the early Mesozoic. The phylogenetic relationships of *Misthodotes* and its closest allies are outlined.

**Keywords:** Ephemeroptera • Misthodotida • phylogeny • Triassic • Germany

---

## **Einleitung**

Im Perm gab es eine Reihe von Stammgruppenvertretern der Eintagsfliegen, die sich im Gegensatz zu den rezenten Arten durch vier etwa gleich große, im Umriss schlank-elliptische Flügel auszeichneten, bei denen die Mundwerkzeuge sowie der Prothorax noch gut ausgebildet waren und deren Larven auf den ersten neun Abdominalsegmenten je ein Paar Tracheenkiemen trugen und mehrgliedrige Tarsen hatten. Das Flügelgeäder wies eine wenig markante und nur geringfügig gebogene Costalstrebe oder -brücke auf, und die beiden Cubitaladern verliefen einander annähernd parallel, d. h. sie divergierten nicht in Richtung Flügelrand. Die heutigen Eintagsfliegen sehen sehr anders aus: Die Vorderflügel sind zu den Hauptflugorganen geworden und von annähernd dreieitigem Umriss, die Hinterflügel sind reduziert; dementsprechend ist auch der Mesothorax sehr kräftig entwickelt, während der Metathorax nur klein

ist. Auch der Prothorax ist nur klein. Die Mundwerkzeuge sind reduziert, denn die Subimagines und Imagines nehmen keine Nahrung mehr zu sich. Am Vorderrand der Flügel findet sich nahe der Flügelbasis die Costalstrebe als nun recht auffällige bogenförmige Struktur. Die Larven haben allenfalls auf den ersten sieben Abdominalsegmenten Tracheenkiemen, und ihre Tarsen sind eingliedrig.

Die so charakterisierten Stammgruppenvertreter der Eintagsfliegen wurden von TILLYARD (1932) als „Permoplectoptera“ zusammengefasst, eine wahrscheinlich paraphyletische Gruppierung. Sie umfasste zunächst die Prottereismatidae und die Misthodotidae (letztere = Eudoteridae, siehe CARPENTER 1979: 282). Später fügten andere Autoren weitere Taxa hinzu und kreierten Namen wie Prottereismatoidea und Prottereismatina, die aber sämtlich, wenn sie lediglich dem Um-

fang der Permopleoptera sensu TILLYARD entsprechen, redundant waren. Protereismatidae und Misthodotidae sind von verschiedenen Fundorten der heutigen Nordhemisphäre beschrieben worden, alle aus dem unteren Perm: Nordamerika, westliches Russland, Mitteleuropa. Von beiden Taxa nahm man an, dass sie noch im Paläozoikum ausgestorben wären.

Die Protereismatidae (nur *Protereisma* SELLARDS, 1907) zeichneten sich durch Flügel mit langer Subcosta und langem Radiussektor aus (das heißt, sowohl Sc als auch RS reichten bis fast an den Flügelapex), und ihr Cubitus anterior wies eine Triade auf. Die Misthodotidae (bisher nur *Misthodotes* SELLARDS, 1909, auch wenn manche Arten unter anderen Gattungsnamen geführt worden waren; CARPENTER 1979, 1992) hatten eine kürzere Subcosta, einen kürzeren Radiussektor, und CuA war – von vereinzelt vorkommenden terminalen Seitenzweigen abgesehen – einfach. Die Ausprägung bei *Protereisma* findet sich auch bei den rezenten Eintagsfliegen; dies ist als Sympleisiomorphie anzusehen.

Der einfache CuA ist eine Konvergenz zu den rezenten Eintagsfliegen. Eine Reihe diesen näher stehenden Stammgruppenvertreter hatten noch eine CuA-Triade, z.B. *Palingeniopsis*, *Hexagenites*, *Ephemeropsis* oder *Cratogenitoides*.

Es gibt aber noch eine Art, die diesen Stammgruppenvertretern sehr ähnlich ist. Sie stammt aber weder aus dem Perm noch wurde sie bisher allgemein als Eintagsfliege anerkannt. Es handelt sich um *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937 aus dem Buntsandstein Thüringens. *Thuringopteryx* war zunächst nicht sehr genau beschrieben worden und wurde daher von MÜLLER (1965) neu untersucht. Er hielt sie wie KUHN für den Flügel eines Vertreters der „Protodonata“. ZEUNER (1939) und CARPENTER (1992: 176) sahen in *Thuringopteryx* eine Saltatorie (Ensifera incertae familiae), was damit zusammenhängen könnte, dass KUHN die Existenz eines recht ausgedehnten Präcostalfeldes angenommen hatte. BECHLY (1997) hingegen glaubte, es sei eine Palaeodictyoptere (eventuell Spilapteridae) und damit eine triassische Art dieses ansonsten nur aus dem Paläozoikum bekannten Taxons (siehe unten), während GRIMALDI & ENGEL (2005: 165) sich am ehesten eine Zugehörigkeit zu den Eintagsfliegen vorstellen konnten. Darin folgten sie KLUGE & SINITSHEKOVA (in RASNITSYN & QUICKE 2002: 95) bzw. KLUGE (2004: 359), der *Thuringopteryx* als Euephemeroptera inc. sedis aufgeführt hatte.

Die widersprüchlichen Interpretationen hängen mit den bisher verfügbaren unvollständigen Informationen über *Thuringopteryx* zusammen. Aus diesem Grunde sei eine erneute Beschreibung gegeben.

## Systematische Paläontologie

### *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937

Abb. 1, 2

**Holotypus** (Nr. 31/2 a und b [nach einem später beigefügten, per Schreibmaschine verfassten Zettel 37/2 a, b], Geologische Sammlung der Technischen Universität/Bergakademie Freiberg): Ein fast vollständiger Flügel, 1,7 cm lang (Positiv), mit fragmentärem Gegenstück (Negativ).

**Fundort:** Singen bei Stadtilm/Thüringen, mittlerer Buntsandstein [sm3, Lettenlinse im Chirotheriensandstein].

**Beschreibung:** Costa nahe der Flügelbasis am Vorder- und Rand mit einer Reihe von Ansatzstellen von Borsten, die als dunkle Punkte erhalten sind (ähnlich wie das CARPENTER 1979 für *Protereisma* darstellte); von Borsten findet sich ansonsten keine Spur. C und Sc verschmelzen nach etwa 2/3 der Flügellänge. Sie bilden gemeinsam bis kurz vor dem Flügelapex in Fortsetzung der Costa ein kräftiges distad sich verjüngendes Aderstück. R und Rs, soweit in Richtung Flügelbasis verfolgbar, getrennt. Rs mit sieben dominierenden Längsadern: RsA<sub>1</sub>; RsA<sub>2</sub> (mit 4 Ästen); iRs, RsP. RsA<sub>2</sub> trennt sich kurz vor der Flügelmitte von RsA<sub>1</sub>. Etwas weiter proximal liegt die RsA/RsP-Gabel. Von RsP zweigt unmittelbar danach (das heißt in Richtung Flügelapex) iRs ab. MA mit 3 Längsästen; läuft in Richtung Flügelbasis auf Rs zu (die anzunehmende Stelle der Fusion beider ist beschädigt). Der Stamm von MA geht ohne Knick in MA<sub>1</sub> über; diese beiden Aderabschnitte zusammengenommen verlaufen daher annähernd geradlinig. CuA einfach.

Die hinter CuA folgenden und nur schlecht erhaltenen Adern sind schwer zu interpretieren. An der Flügelbasis ist CuP gut erkennbar, doch ist sein Verlauf in Richtung Flügelrand nicht ununterbrochen überliefert. Da CuP bei allen Ephemeroptera einfach ist, könnte die kurze Ader hinter CuP (nahe dem Flügelhinterrand) zur 1. Analis gehören. Eventuell aber gehört sie noch zu CuP (ähnlich wie ein vor CuP liegender Zweig bei *Protereisma directum* von CARPENTER 1979 noch zu CuP gerechnet wurde). Zur 1. Analis gehört offenbar das darauf folgende längere Aderstück.

**Anmerkungen:** Wahrscheinlich auf Grund von Beschädigungen ist von der Costalbrücke nichts zu erkennen. Im distalen Bereich des Costalfeldes (zwischen Sc und C) sind zwei Queradern sichtbar. Im Costalfeld von *Protereisma* und *Misthodotes* finden sich hingegen zahlreiche Queradern. Es ist daher möglich, dass bei *Thuringopteryx* weitere Queradern in diesem Teil lediglich aus Erhaltungsgründen nicht vorhanden sind. Ob es sich um einen Vorder- oder Hinterflügel handelt, ist wegen der großen Ähnlichkeit zwischen den meso- und metathorakalen Flügeln vieler Stammgruppenvertreter der Eintagsfliegen (darunter auch denen der Misthodotidae) ohne weiteres Fundmaterial nicht zu bestimmen.

Auf folgende Ungenauigkeiten in der Darstellung von MÜLLER (1965, dort vor allem Abb. 2) sei besonders hingewiesen, um für die Ermittlung der taxischen

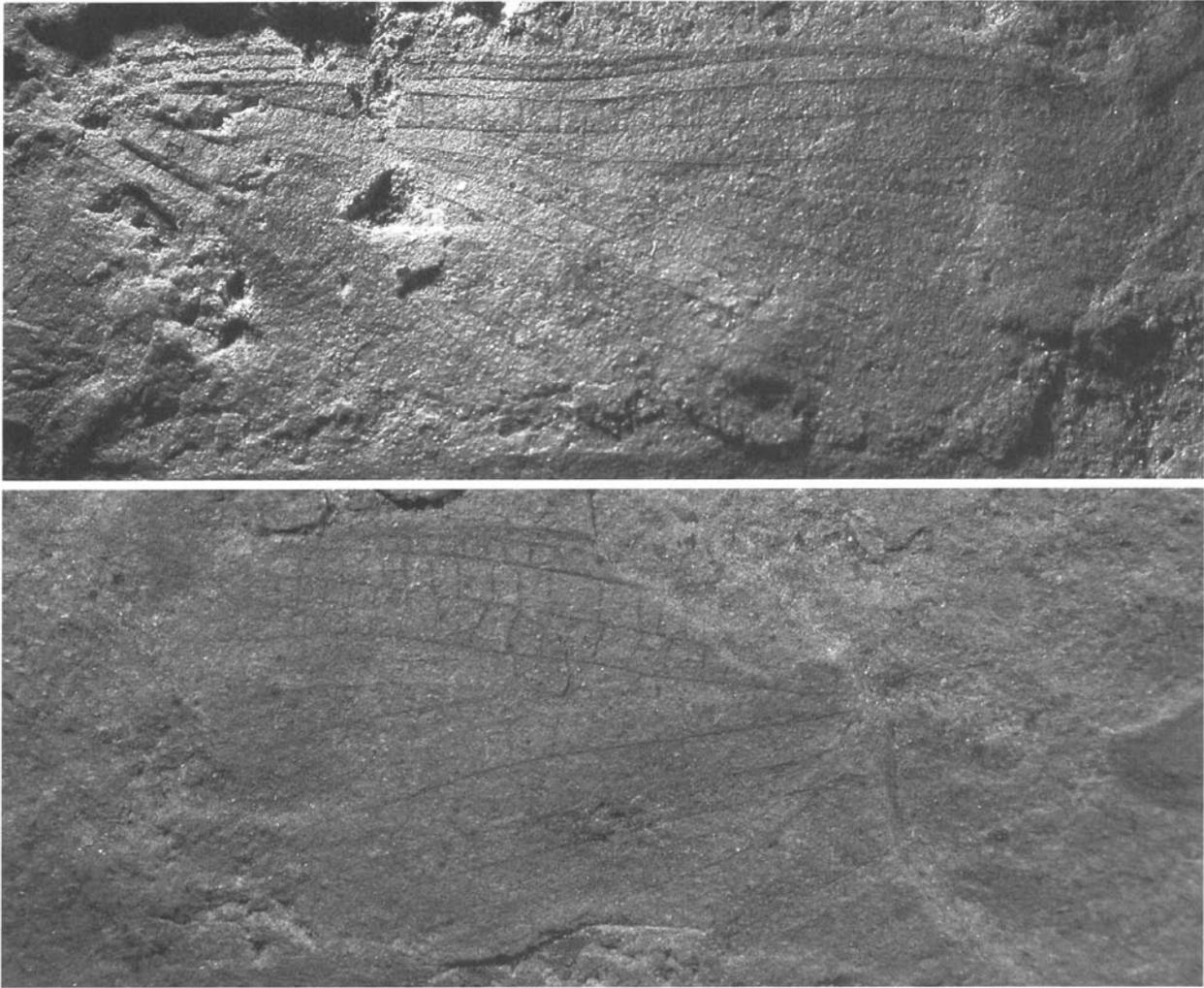


Abb. 1. *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937, Holotypus, Positiv und Negativ.

Zugehörigkeit des Flügels wichtige Widersprüche zur hiermit vorgelegten Beschreibung darzulegen: Der distale Flügelrand ist recht gut erhalten. Die Subcosta verschmilzt viel früher als von MÜLLER angegeben mit der Costa (hier ist die Darstellung von KUHN 1937 richtig). Der Radius biegt nicht in den apikalen Flügelbereich hinein, sondern trifft nach geradem Verlauf auf den Flügelrand. Die Abstände zwischen Sc und R und R und RS<sub>1</sub> sind im distalen Flügelteil größer als von MÜLLER dargestellt. Struktur und Verlauf von RS und MA sind von MÜLLER im Wesentlichen korrekt wiedergegeben worden, doch sind nahe dem Flügelrand sowohl zwischen RS<sub>6-7</sub>, zwischen RS<sub>7</sub> und MA<sub>1</sub> als auch zwischen den drei MA-Adern kurze Intercalaradern erkennbar. An der Flügelbasis hat MÜLLER im Zusammenhang mit dem Cubitus ein Aderstück mehr abgebildet als tatsächlich vorhanden ist (MÜLLER wies selbst darauf hin, dass er nicht alle Queradern eingetragen habe).

### Vergleiche

Eine relativ kurze Sc findet sich auch bei *Misthodotes*. Dies steht im Gegensatz zu allen anderen paläozoischen

und zum Grundmuster der rezenten Eintagsfliegen. Rs hat bei *Thuringopteryx* im Gegensatz zu *Misthodotes* Intercalaradern auch zwischen den vorderen drei Längsadern. Zwischen den drei dominierenden MA-Ästen ebenfalls mit Intercalaradern (ebenfalls im Unterschied zu *Misthodotes*). Bei mehreren *Misthodotes*-Arten besteht wie bei *Thuringopteryx* die Tendenz, dass der MA-Stamm ohne Biegung in MA<sub>1</sub> übergeht (derartige Biegungen bestehen häufig an den Aufspaltungen der Media anterior in MA<sub>1</sub>/MA<sub>2</sub> sowie der Gabelung MA<sub>1</sub>/iMA). Der CuA ist wie bei *Misthodotes* einästig (Unterschied zu *Protereisma* und anderen). Diese Eigenschaften erlauben eine genauere Bestimmung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Stammgruppe der Eintagsfliegen, wobei zunächst auf die ursprüngliche Beschreibung der Misthodotidae eingegangen werden muss. Ältere wahrscheinliche Stammgruppenvertreter der Eintagsfliegen wie *Lithoneura* oder *Syntonoptera* können wegen ihres wesentlich ursprünglicheren Charakters in diesem Zusammenhang außer Betracht gelassen werden (siehe hierzu WILLMANN 2007).

TILLYARD (1932) kennzeichnete die Misthodotidae wie folgt (in diesem Zusammenhang sind nur die Flügel-

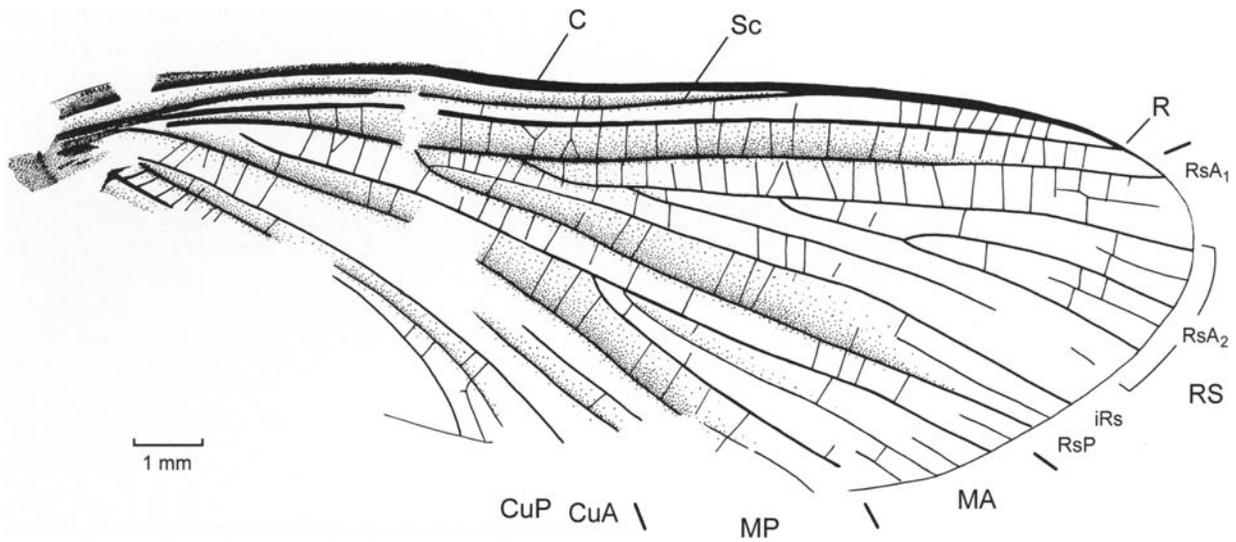


Abb. 2. *Thuringopteryx gimmi* KUHN, 1937, Holotypus, Positiv.

strukturen von Relevanz): Vorderflügel relativ breiter als bei *Protereisma*, Hinterflügel breiter als der Vorderflügel. Costal- und Subcostalfeld breiter als bei *Protereisma*, mit weniger und in weiterem Abstand voneinander liegenden Queradern. Sc und R enden erheblich weiter vor dem Flügelapex als bei *Protereisma*. CuA nicht gegabelt (ohne Triade), allenfalls mit terminalen Zweigen (TILLYARD 1932: 260). Zu den Misthodotidae wurde bisher nur der unterpermische *Misthodotes* (= *Eudoter*, siehe CARPENTER 1979: 282) gerechnet (Typus generis: *M. obtusus* (SELLARDS, 1907)).

Durch seine Beschreibung der Misthodotidae schränkte TILLYARD implizit ein, welche Arten in dieses Taxon einzubeziehen seien und welche nicht. Arten mit langer Subcosta (ähnlich der von *Protereisma*) können somit, wenn es sich, wie anzunehmen ist, um eine Plesiomorphie handelt, nicht zu den Misthodotidae gehören.

Andererseits aber gab es Arten, die ursprüngliche Eigenschaften, wie sie bei *Protereisma* beibehalten wurden, und abgeleitete Merkmale, wie *Misthodotes* sie zeigt, kombinierten oder bei denen die Ausprägung mancher Strukturen zwischen denen von *Protereisma* und denen von *Misthodotes* vermittelten. TILLYARD waren sie, da später entdeckt, nicht bekannt. Sie hatten eine relativ lange Subcosta und einen einfachen CuA. Es handelt sich um die Arten *stapfi* KINZELBACH & LUTZ, 1984 aus dem Unter-Perm von Südwestdeutschland und *zalesskyi* TSHERNOVA, 1965 aus dem Unter-Perm von Russland, bei denen sich Sc noch ziemlich weit in den apikalen Flügelbereich hineinkrümmt.

Nach TILLYARDS Charakterisierung der Misthodotidae und unter Berücksichtigung der vorstehenden Ausführungen über die ursprüngliche bzw. abgeleitete Ausprägung der einzelnen Flügelstrukturen sind diese beiden Arten nicht zu diesem Taxon und erst recht nicht zu *Misthodotes* zu rechnen. WILLMANN (2007) führte für sie daher die Namen *Arnulfias* (Typusart: *stapfi* KIN-

ZELBACH & LUTZ) und *Eurekter* (Typusart: *zalesskyi* TSHERNOVA) ein.

Aufgrund der verfügbaren Merkmale zeichnen sich folgende Verwandtschaftsbeziehungen ab (Abb. 3): *Arnulfias stapfi* und *Eurekter zalesskyi* stimmen mit den

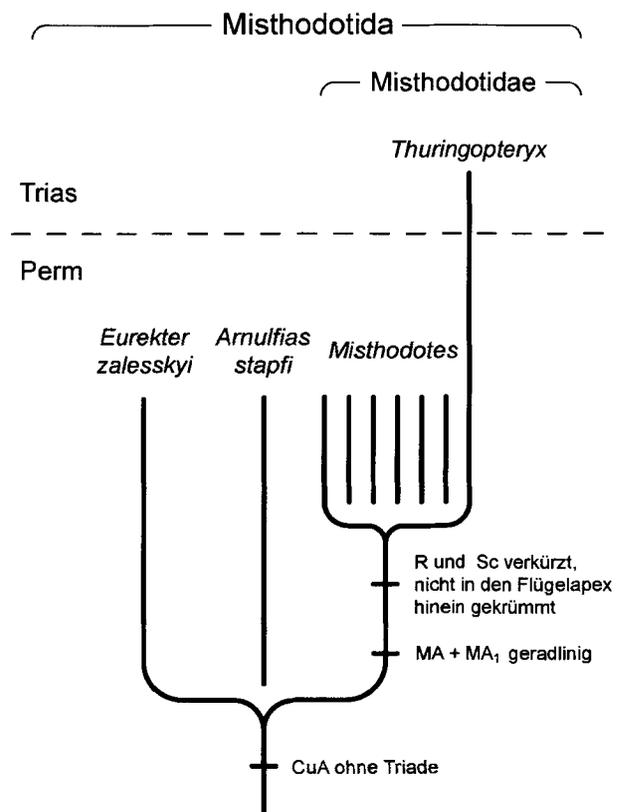


Abb. 3. Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Misthodotida. *Thuringopteryx* als nächster Verwandter von *Misthodotes*; *Misthodotes* ist möglicherweise paraphyletisch (WILLMANN 2007).

Misthodotidae im einästigen CuA synapomorph überein (zusammen: Misthodotida WILLMANN, 2007). Die Schwestergruppenbeziehungen zwischen *Arnulfias*, *Eurekter* und den Misthodotidae sind unklar.

Bei den Misthodotidae sind Sc und R verkürzt, und beide Adern laufen nicht unter einer dem Flügelrand folgenden Krümmung in den Flügelapex hinein. Diese Merkmale werden als Autapomorphien interpretiert. Bei den meisten Flügeln von *Misthodotes* und auch *Thuringopteryx* besteht die Tendenz, dass der Stamm von MA ohne jeden Knick in MA<sub>1</sub> übergeht, MA–MA<sub>1</sub> bilden somit eine annähernd geradlinige Struktur inmitten des Flügels, von der die beiden hinteren MA-Äste abzweigen. Ob dies von systematischer oder phylogenetischer Signifikanz ist, ist ungewiss; es kann sich dabei wie bei rezenten Arten um individuelle Varianten handeln.

Für die *Misthodotes*-Arten (*edmundsi* CARPENTER, 1979, *biguttatus* TILLYARD, 1932, *delicatus* TILLYARD, 1932, *ovalis* TILLYARD, 1932, *sharovi* TSHERNOVA, 1965 und *obtusus* SELLARDS, 1909; Flügel aller dieser Arten sind bei KINZELBACH & LUTZ, 1984: Abb. 1 im Vergleich zusammengestellt) lassen sich keine Synapomorphien feststellen. *Misthodotes* in diesem Umfang ist somit möglicherweise nicht monophyletisch. Auffällig ist aber das weitgehende Fehlen von Intercalaradern bei diesen Arten.

Als Autapomorphie von *Thuringopteryx* ist die gegenüber *Misthodotes* weitergehende Verkürzung von Sc zu nennen. Ungewöhnlich ist ihre Struktur von RsA<sub>2</sub>. Vielleicht ist sie nicht für *Thuringopteryx gimmi* als Art charakteristisch, sondern lediglich eine individuelle Variante. Zur phylogenetischen Position der Misthodotida siehe WILLMANN (2007).

## Kommentare zu früheren Verwandtschaftsannahmen

ZEUNER (1939) hielt *Thuringopteryx* für eine Ensifera (inc. sedis, siehe auch CARPENTER 1992). Diese Annahme beruhte auf der Originalbeschreibung von KUHN (1937, siehe auch SCHMIDT 1938: 47) und kann hier unerörtert bleiben. Auf Grund der teilweise besseren Darstellung von MÜLLER (1965) schloss BECHLY (1997: 53), dass es sich weder um eine Odonatoptere noch um eine Ephemeroptere handeln könne, da die Intercalaradern IR1 und IR2 fehlen. Vielmehr sei *Thuringopteryx* eine Palaeodictyoptere, wahrscheinlich aus der engeren Verwandtschaft um die Spilapteridae. "This is", so BECHLY (1997: 53) "quite remarkable, since previously there were no Triassic palaeodictyopteroids known at all". BECHLY konnte nicht wissen, dass auch die Darstellung von MÜLLER zu Fehlschlüssen verleitet und dass Intercalaradern in erheblicher Anzahl vorhanden sind. Wenn es sich nun um eine Eintagsfliege mit charakteristischen Eigenschaften der Misthodotidae und

Protoreismatidae handelt, so ist dies aber nicht weniger bemerkenswert, denn auch für diese relativ ursprünglichen Formen hatte man bisher ein Erlöschen noch im Perm angenommen.

## Dank

Jörg Schneider, Freiberg, machte mir in unkomplizierter Weise und innerhalb kürzester Zeit den Holotypus von *Thuringopteryx gimmi* zugänglich, dafür ein herzliches Dankeschön! Für Anmerkungen zum Manuskript bin ich Jes Rust, Bonn, und einem anonymen Gutachter sehr verbunden.

## Literatur

- BECHLY, G. 1997. New fossil odonates from the upper Triassic of Italy, with a redescription of *Italophlebia gervasutii* Whalley, and a reclassification of Triassic dragonflies. – Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi" Bergamo **19**: 31–70.
- CARPENTER, F.M. 1933. The Lower Permian Insects of Kansas. Part 6. – Proceedings of the American Academy of Arts **68**: 411–503.
- CARPENTER, F.M. 1979. Lower Permian insects from Oklahoma. Part 2. Orders Ephemeroptera and Palaeodictyoptera. – Psyche **86**: 261–290.
- CARPENTER, F.M. 1992. Superclass Hexapoda. Treatise on Invertebrate Paleontology R, Arthropoda 4 (3–4). – 655 S., Boulder & Lawrence (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M. 2005. Evolution of Insects. – 755 S., Cambridge (Cambridge University Press).
- KINZELBACH, R. & LUTZ, H. 1984. Eine neue Eintagsfliege *Misthodotes stapfi* n. sp. aus dem Rotliegenden des Nahe-Gebietes (Ephemeroptera: Permopteroptera: Misthodotidae). – Paläontologische Zeitschrift **58**: 247–253.
- KLUGE, N. 2004. The Phylogenetic System of Ephemeroptera. – 442 S., Dordrecht (Kluwer).
- KUHN, O. 1937. Insekten aus dem Buntsandstein von Thüringen. – Beiträge zur Geologie Thüringens **4**: 190–193.
- MÜLLER, A.H. 1965. Insektenreste aus der Trias (Buntsandstein, Keuper) von Thüringen. – Geologie **14**: 865–877.
- RASNITSYN, A. & QUICKE, D.L. 2002. History of Insects. – 517 S., Dordrecht (Kluwer).
- SCHMIDT, M. 1938. Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag. – 143 S., Oehringen (F. Rau).
- TILLYARD, R.J. 1932. Kansas Permian Insects. Part 15. The Order Plectoptera. – American Journal of Science **223**: 97–134, 237–272.
- TSHERNOVA, O. 1962. Otrjad Ephemeroptera Podenki. – In: RODENDORF, B., Hrsg., Osnovy paleontologii: 55–64, Moskva (Akademija Nauk SSSR).
- TSHERNOVA, O. 1965. Some fossil Mayflies (Ephemeroptera, Misthodotidae) from Permian beds of the Ural. – Entomological Review **44**: 202–207.
- TSHERNOVA, O.A. 1970. On the classification of Fossil and Recent Ephemeroptera. – Entomological Review **49**: 71–81.
- WILLMANN, R. 2007. Die Stammgruppenvertreter der Ephemeroptera und ihre systematische Stellung. – Species, Phylogeny and Evolution **1**: 108–132.
- ZEUNER, F. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. – 321 S., London (British Museum of Natural History).