

Redescription of *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908 from the Upper Jurassic of Germany, with an Analysis of its Phylogenetic Position (Odonata: Anisoptera: Gomphidae or Libelluloidea)

Abstract

Nannogomphus bavaricus HANDLIRSCH, 1906-1908 is redescribed. The phylogenetic affinities of *Nannogomphus* within Anisoptera are discussed. The alleged gomphid affinities are unsafe, since they are based on symplesiomorphies and convergences. Nevertheless it can not be excluded that *Nannogomphus* is a libelluloid-like gomphid. On the other hand *Nannogomphus* shares several possible synapomorphies with Libelluloidea and therefore could rather be a stem-group representative of this taxon indeed. In both cases it would be the oldest known representative.

Key words: Odonata, Anisoptera, Libelluloidea, Gomphidae, fossil, Upper Jurassic, Germany, *Nannogomphus*, redescription, phylogeny.

1. Introduction

The Upper Jurassic *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908 has been generally considered to be the oldest known true gomphid in the fossil record. Therefore its importance in the history of Anisoptera is undisputable. On the other hand, little is still known about this species, since HANDLIRSCH (1906-1908: 586-587, pl. 47, fig. 8) made the only known figure of this taxon, but did not describe the anal area of the wings.

CARPENTER (1932: 115) synonymised *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862) and *Nannogomphus gracilis* (MEUNIER, 1896) with *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906. He indicated that HANDLIRSCH (1906-1908) has given the first valid description of this species. HAGEN (1862: 107) did not describe «Genus nov.(L.) *naevia*» and MEUNIER (1896: 33) simply indicated the wing breadth of «*Agrion gracile* HAGEN» and added: «je pense qu'il faut se borner, en ce moment, à désigner cette pétrification sous le nom de *Agrion* LATREILLE». MALZ & SCHRÖDER (1979: 28, fig. 16) have given a photograph of a specimen they named *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862) which is still undescribed.

Some doubt remains about the status of *Nannogomphus* (?) *vetustus* (HAGEN, 1848) (= *Agrion vetustum* HAGEN, 1848) (HANDLIRSCH, 1906-1908). This species from the Upper Jurassic of Solnhofen was described by HAGEN (1848, 1862) and figured by CHARPENTIER (1840, fig. 2-3). Is it a *Nannogomphus* and a species different from *N. bavaricus* ?

The type of *Nannogomphus* (?) *vetustus* (HAGEN, 1848) is theoretically located in the Munich Museum (specimen N°106, after MEUNIER) but we were unable to find it, thus it seems to be lost or destroyed. MEUNIER (1896: 33) indicated about *N. (?) vetustus*: «Cette empreinte est fruste. 40 mill. de longueur. Aux ailes antérieures (qui sont bien moins larges que les postérieures: 4 mill.), les nervures longitudinales sont à peine visibles. Le contour des ailes postérieures est à peine marqué.» HANDLIRSCH (1906: 588) indicated that the wings of *N. (?) vetustus* are 16 mm long (24 mm for *N. bavaricus*). Only the revision of the type material would allow conclusions concerning the status and validity of *N. (?) vetustus*.

COWLEY (1934) designated *Nannogomphus bavaricus* Handlirsch, 1906-1908 as the type species of the genus.

HENNIG (1981: 351) indicated that the attribution of *Nannogomphus* to Gomphidae is not of great importance "because, as FRASER (1951) pointed out, the Gomphidae and Petaluridae are the most primitive families of the Anisoptera and were the first to separate from the main stem of the group. The characters common to the Upper Jurassic fossils and these families could therefore be symple-siomorphies".

CARPENTER (1992: 81) gave a brief diagnosis of the genus which is based on previous works. He has not proposed any precise phylogenetical position within Gomphidae. CARLE & WIGHTON (1990: 58) indicated that *N. bavaricus* is the oldest undisputable Gomphidae and maintained, without explanation, that it belongs to the Octogomphinae (*sensu* CARLE, 1986).

The previous attributions of *Nannogomphus* to Gomphidae were not based on phylogenetic systematics and have to be regarded as uncertain. For a reevaluation of the phylogenetic relationships of *Nannogomphus* a redescription of the holotype of *N. bavaricus* was inevitable.

We use the method of phylogenetic systematics as described by HENNIG (1981), and follow the wing venational nomenclature of RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended in NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993), NEL et al. (1993) and BECHLY (1995). The taxon Libelluloidea is used by us in the sense of FRASER (1957) for a monophyletic group that includes the Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, "Corduliidae", Macrodiplacidae and Libellulidae. The term "libelluloid dragonflies" is used by us for the monophyletic Libellulini (*sensu* FRASER, 1957) that include the Cordulegastridae, Neopetaliidae, Chlorogomphidae, Hemeroscopidae and Libelluloidea.

2. Systematic paleontology

Genus *Nannogomphus* HANDLIRSCH, 1906-1908

(plate 1, figure 1-2)

- Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908
1906-1908 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 586-587, pl. 47, fig. 8.
1906-1908 *Agrion charpentieri* MEUNIER, 1898; HANDLIRSCH, 586-587.
1906-1908 «*Agrion gracile* HAGEN» (MEUNIER, 1896); HANDLIRSCH, 586-587.
1906-1908 «Genus nov. (*L.*) *naevia* Hag.» (HAGEN, 1862); HANDLIRSCH, 586-587.
1932 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARPENTER, 114-115.
1932 *Nannogomphus gracilis* (MEUNIER, 1896); CARPENTER, 114-115.
1932 *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862); CARPENTER, 114-115.
1934 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; COWLEY, 252.
1969 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; HENNIG, 321.
1981 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; HENNIG, 351.
1990 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARLE & WIGHTON, 58.
1992 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARPENTER, 81 (brief diagnosis).
1994 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; NEL & PAICHELER, 66.

Holotype: specimen 1985/3/1 [1898/7/11] in the Museum of Natural History in Vienna.

Paratype: specimen 1985/3/2 in the same Museum (PONOMARENKO, 1985; PONOMARENKO & SCHULTZ, 1988, pl. 10, fig. 2); further specimens: Munich Museum, specimens of HAGEN (1862) and MEUNIER (1896, 1898); Carnegie Museum (3 specimens) and Museum of Comparative Zoology (5 specimens) (CARPENTER, 1932). Yet undescribed specimens are located in the collections of the Jura-Museum in Eichstätt (No. 1983/2625; maybe not *N. bavaricus* but a different species of *Nannogomphus* because of the more distinctly braced pterostigmata and the less diverging RP1 and RP2) and the State Museum of Natural History in Stuttgart.

Age and layer: Lithographic limestone, Upper Jurassic, Eichstätt, Bavaria, Germany.

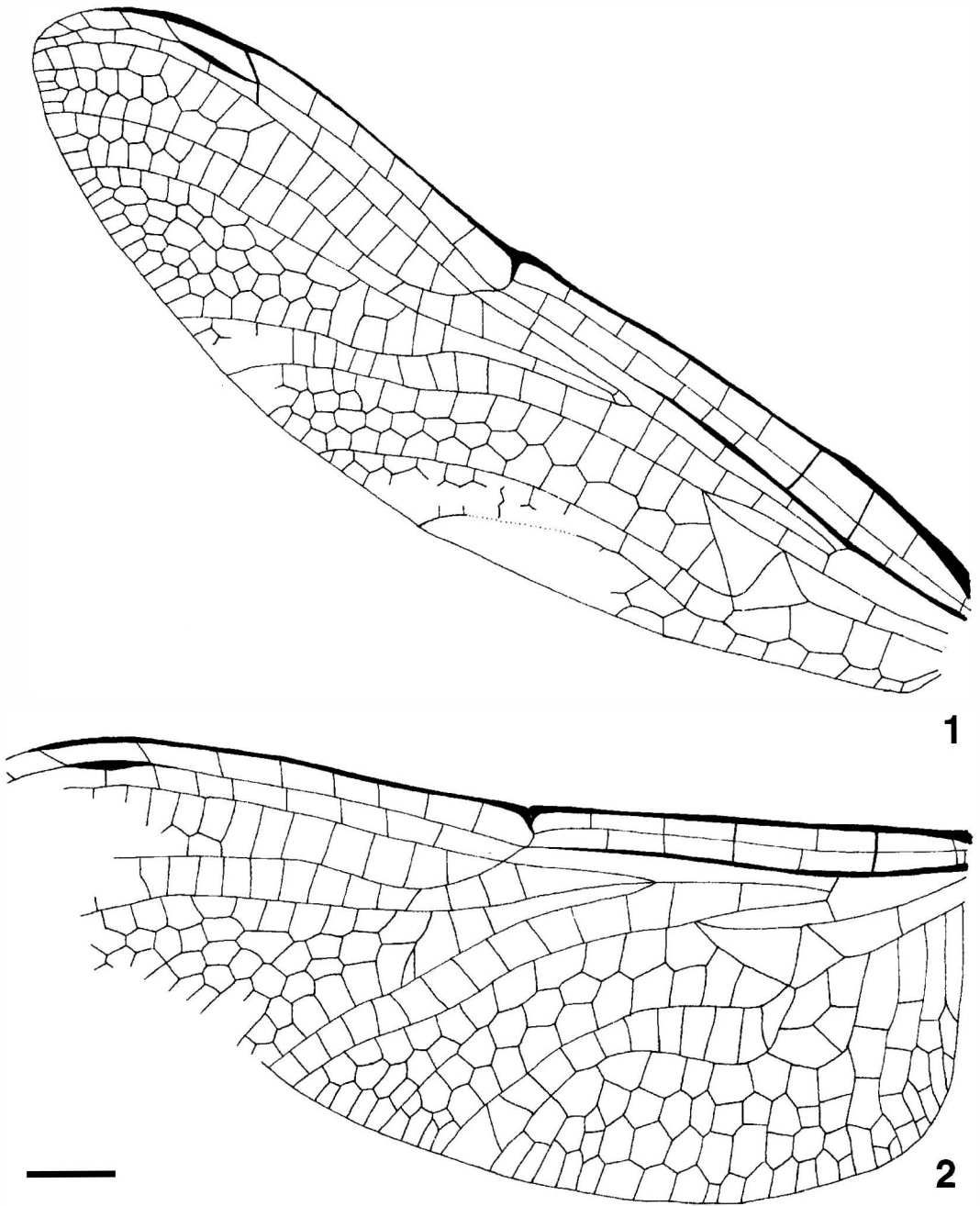


Plate 1

Fig. 1. Fore wing of *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906, holotype (scale: 2 mm).

Fig. 2. Hind wing of *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906, holotype (scale: 2 mm).

Tafel 1

Abb. 1. Vorderflügel von *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908, Holotypus (Maßstab: 2 mm).

Abb. 2. Hinterflügel von *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908, Holotypus (Maßstab: 2 mm).

Redescription of the holotype:

Distance from wing bases to fore leg, 6.0 mm; width of the thorax, 5.0 mm. The detailed structures of the thorax are not preserved.

The four wings and one leg are still attached to the thorax. One of the fore wings is well preserved, while only the base of the other one is present. The hind wings overlap partly in their anal areas. Their distal parts are destroyed but their bases are very well preserved. The wings seem to have been hyaline.

Fore wing length, 24.3 mm; width, 6.4 mm; distance from base to arculus, 3.0 mm; to nodus, 12.5 mm (the nodus is in a relatively distal position at 51,4 % of the fore wing length); from nodus to apex, 11.8 mm; from nodus to pterostigma, 7.1 mm; from pterostigma to apex, 2.6 mm; from nodus to arculus, 9.3 mm; from nodus to RP3/4, 3.8 mm; from nodus to IR2, 3.4 mm, and from nodus to IR1, 6.4 mm. The base of RP2 lies beneath the subnodus. An oblique crossvein "O" lies 1.5 mm distal to the subnodus. Rspl and Mspl are absent. There are two (distally three) rows of cells between MA and MP. The hypertrigonal space is crossed by a transverse crossvein. Length of the anterior side of the discoidal triangle, 2.1 mm; of its distal side, 2.3 mm; and of its basal side, 1.5 mm. The distal side (MA2 *sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993; = MAb *sensu* BECHLY, 1995) is straight, without any angle. The discoidal triangle is precisely triangular in shape and free. The subdiscoidal, submedian and median spaces are free too. The subdiscoidal space is quadrangular. AA is divided into PsA (*sensu* BECHLY, 1995, = AA0 *sensu* NEL *et al.*, 1993) and AA1. There is no posterior branch of AA in the anal area which is very simple, with two rows of cells. MA and RP are well separated at their bases (0.1 mm) in the arculus. There are four crossveins between RA and RP between the arculus and the nodus. The two primary antenodal crossveins AX1 and AX2 (proximal and distal costal brace *sensu* CARLE, 1986) are not very well defined, but still distinguishable from the secondary antenodal crossveins by their alignment and position. AX1 and AX2 are relatively approximate and there are no secondary antenodal crossveins present between them. AX1 is on the level of the arculus. There is a secondary antenodal crossvein basal to AX1. The basal brace AX0 is present. The secondary antenodal crossveins between C and ScP and between ScP and R are not aligned. There are eight/nine antenodal crossveins present between base and nodus, and five postnodal crossveins between nodus and pterostigma. There is only one crossvein present in the distal half of the antesubnodal space between RA and RP, distal to the arculus and basal to the subnodus (presence of a "cordulegastrid gap" *sensu* BECHLY, 1995). There are some postsubnodal crossveins present between RA and RP1 below the most basal postnodal crossveins (absence of a "libellulid gap" *sensu* BECHLY, 1995). The nodus is of "anisopteroid" type (*sensu* NEL *et al.*, 1993) with a well pronounced nodal furrow. There are four bridge crossveins (Bqs) between RP2 and IR2. MA, RP3/4, RP2 and IR2 with weak but perceptible undulations. The areas between CuA and MP, MP and MA, RP3/4 and MA, IR2 and RP2 widen strongly towards the posterior wing margin. There are three rows of cells between CuA and MP along the posterior wing margin. IR1 is short and begins somewhat basal to the pterostigma. Length of the pterostigma, 2.5 mm; width, 0.8 mm. The pterostigma is indistinctly braced, thick and short (it covers only one and a half cell). RA and C are distinctly thickened along the pterostigma. The distal side of the pterostigma is more oblique than the basal side.

Hind wing length, 23.5 mm; width, 8.7 mm; distance from base to arculus, 3 mm; from base to nodus, 9.5 mm (the nodus is in a more basal position than in the fore wing, at 40,4 % of the hind wing length); from nodus to pterostigma, 8.7 mm; from nodus to apex, 14 mm. There are five antenodal crossveins. The secondary antenodal crossveins between ScP and RA are hardly aligned with the antenodal crossveins between C and ScP. AX1 is very distinct, situated 0.8 mm basal to the arculus, but AX2 is weaker developed. AX1 and AX2 are relatively approximate and there is only one secondary antenodal crossvein present between them. Distance between the nodus and AX2, 4.4 mm; between AX2 and AX1, 3.2 mm. AX2 is not situated midway between AX1 and the nodus. The basal brace AX0 is present. There are six postnodal veins between nodus and pterostigma. Length of the pterostigma, 2.5 mm; width, 0.8 mm. The pterostigma covers one and a half cell. The oblique crossvein "O" is visible, 1.9 mm distal to the subnodus. The discoidal triangle, and the hypertrigonal, median, submedian and subdiscoidal spaces are free. The subdiscoidal space is wide and quadrangular. Length of the anterior side of the discoidal triangle, 2.3 mm; of the basal side, 1.3 mm; and of the distal

side, 2.4 mm. The distal side of the discoidal triangle is straight, without any angle. The discoidal triangle is strictly triangular in shape and situated a little closer to the arculus than in the fore wing, but of very similar shape. Rspl absent. Mspl very rudimentary, if present at all. Apparently no antesubnodal crossveins present between RA and RP, distal to the arculus and basal to the subnodus (presence of a "cordulegastrid gap" sensu BECHLY, 1995). There are three bridge crossveins (Bqs) crossveins. MA and RP are distinctly separated in the arculus (0.1 mm). CuA and MP are divergent in their basal parts, but they converge in their distal parts and slightly diverge again near the posterior wing margin, but they are not strongly divergent towards the wing margin, only separated by one cell at wing margin (distance, 1.1 mm). A very well defined and posteriorly distinctly closed anal loop which is rather transverse, somewhat elongate, and four-celled. Length of the anal loop, 3.2 mm; width, 1.1 mm. The anal loop is well defined by a posterior branch of AA and CuAb (*sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993). CuAb makes a very open angle with CuAa and is directed towards the wing base, not towards the posterior margin. The portion of CuA between the fusion with AA and the furcation into CuAa and CuAb (socalled "gaff") is very elongate (1.7 mm long) and covers two cells in the anal loop. The anal area beneath the discoidal triangle is 4.5 mm wide, with five rows of cells between AA and the posterior wing margin. The base of the posterior wing margin is rounded (therefore probably a female specimen) with a long membranule (2.1 mm long). AA has four posterior parallel straight branches joining the posterior margin of the wing. Width of the cubito-anal area, 3.1 mm, with four rows of cells between CuA and the posterior margin. CuAa has no pectinate posterior branches, so that the cubito-anal area is only covered by an irregular network of hexagonal cells. MA and RP3/4 are not strongly divergent near the posterior margin. MA, RP3/4 and IR2 are straight. RP2 is weakly undulate. IR1 begins somewhat basal to the pterostigma. In both wings, the midfork (furcation of RP into RP3/4 and RP1/2) is symmetrical. In the hind wing, the base of IR2 is exactly at the midfork, while in the fore wing it is situated a little distal to this fork. The pterostigma is very similar to that of the fore wing.

3. Discussion

The body characters of *Nannogomphus* are very badly known and rather useless for the family classification (total body length, ca. 38 mm; length of abdomen ca. 29 mm; width of abdomen ca. 1.3 mm). The abdomen is very slender and its terminal part apparently was not dilated.

Nannogomphus is characterised by the following autapomorphies: very small size; CuAa without posterior branches; triangles of both wings slightly elongate and of similar shape; wing space between RA and RP, distal to the arculus and basal to the subnodus, is free of antesubnodal crossveins in the hindwing (maybe an artefact!).

The following wing venational characters represent the potential evidence for a gomphid relationship of *Nannogomphus*:

- (1) The two series of secondary antenodals between C and ScP and between ScP and R are not aligned with each other. This character represents a symplesiomorphy of all non-libelluloide Anisoptera, incl. Gomphidae.
- (2) RP and MA are separated in the arculus. This character is also present in Gomphidae but clearly represents a symplesiomorphy which is present in all other fossil and extant Anisoptera too, except most Libelluloidea (NEL *et al.*, 1993; BECHLY, 1995).
- (3) Absence of any Rspl and Mspl. This character again is a symplesiomorphy shared by Liassogomphidae, Petaluridae, Gomphidae, Cordulegastridae, Neopetaliidae and Chlorogomphidae. A Rspl and Mspl has been convergently evolved within Aeschnidoidea, Aeshnoidea and Libelluloidea.
- (4) Presence of a division of AA into an anterior PsA and a posterior AA1 in both wings which delimit a one-celled subdiscoidal space (subtriangle). This character is a plesiomorphy (JARZEMBOWSKI & NEL, in press) that is retained in most Gomphidae, but also in Neopetaliidae and Hemeropsidae and some Petaluridae, Austropetaliidae and "Gomphaeschninae". The fact that the main branch of AA is still AA1 (and not PsA, as in Libelluloidea) in the fore wing probably represents a plesiomorphy too (NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993).
- (5) CuAb makes a very open angle with CuAa and is directed towards the wing base, not towards the posterior wing margin. This character is an apomorphy present in some Gomphidae, but also

present in some Petaluridae, Aeshnidae and Chlorogomphidae, etc..

(6) The anterior and posterior sides of the pterostigma (C and RA) are distinctly thickened which is an apomorphy that is present in most Gomphidae, except Hageniinae and Cordulagomphinae. *Nannogomphus* shares mainly anisopteran symplesiomorphies (characters 1-4) with Gomphidae, and only two apomorphies (character 5-6) which are homoplastic and may not belong to the gomphid ground-plan. Thus *Nannogomphus* is not sharing a single convincing ground-plan apomorphy with Gomphidae. Of course this had to be expected, even if *Nannogomphus* would be a true gomphid indeed, since the gomphid wing venation includes no autapomorphies of this family. Therefore it can be very difficult to correctly identify fossil members of Gomphidae if only wing venational characters are sufficiently preserved. Nevertheless it can not be excluded that *Nannogomphus* might be a libelluloid-like gomphid, since it shares no strong synapomorphies with any non-libelluloid dragonfly family and several of the derived similarities with Libelluloidea are also known by convergence from some derived Gomphidae.

We therefore tried to consider the potential position of *Nannogomphus* within Gomphidae. Unfortunately there are only few published keys to the extant gomphid subfamilies (FRASER, 1957; BELLE, 1979; CARLE, 1986), and the publication of CARLE (1986) is still the only existing phylogenetic study of this group.

If we follow the classification of FRASER (1957: 92), *Nannogomphus* would fall in Hageniinae & Gomphinae (*sensu* FRASER, 1957). It shares with these groups the following characters: the discoidal triangle, hypertriangle (hind wing) and subdiscoidal space are free (apomorphy); in the hind wing there are only a few (2) postmedian (antefurcal) crossveins present between RP (Rs *sensu* FRASER, 1957) and MA, basal to the midfork (apomorphy); the midfork of RP is symmetrical (apomorphy). Furthermore it shares with Hageniinae the discoidal triangles of the same elongate shape in fore- and hind wing (apomorphy), and with Gomphinae the absence of any supplementary vein running from the distal side of the discoidal triangles (plesiomorphy). The four discoidal triangles, that are more or less longitudinal elongate and of similar shape, seem to represent a convergently derived similarity of Gomphidae-Hageniinae, Aeshnoidea, Cordulegastridae and Hemeroscopidae, since the most basal Anisoptera (Liassogomphidae, Petaluridae, most Gomphidae) and the most derived Anisoptera (Libelluloidea) have a more transverse fore wing triangle, with an anterior side that is comparatively shorter than that of the hind wing. Correlated with this character is the circumstance that the distal side of triangle (MA2 *sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS, 1993; = MAb *sensu* BECHLY, 1995) is very oblique, and directed toward the wing base.

If we follow the classification of BELLE (1979: 45), *Nannogomphus* would fall in the Gomphinae (*sensu* BELLE, who includes almost the same genera as Fraser) on the base of the same characters. Nevertheless both classifications are unsatisfactory from the viewpoint of phylogenetic systematics since they do not polarise the characters.

After the key of CARLE (1986) *Nannogomphus* would be excluded from Hageniinae because of the absence of a supplementary vein running from the distal side of the discoidal triangles (plesiomorphy) and the costal margin and RA thickened along the pterostigmata (apomorphy, but maybe reversed in Hageniinae). AX2 nearer AX1 than to nodus (plesiomorphy) and hind wing CuA and MP not strongly divergent to wing margin (apomorphy) would exclude Octogomphinae (*contra* CARLE & WIGHTON, 1990). The distinction between the other subfamilies is hampered by the circumstance that this key also uses body characters.

After CARLE'S (1986: 282, Table 1) «verification table for gomphine tribes», some characters of the wings would allow to exclude the Epigomphinae, Phyllogomphinae, Onychogomphinae, Austrogomphinae and Octogomphinae: The presence of an oblique pterostigmal brace would exclude the Epigomphini and Leptogomphini (Epigomphinae) but probably represents a plesiomorphy. The presence of rather well-defined AX0, AX1 and AX2 in all wings is a character which would exclude the Hemigomphini, Octogomphini, and Trigomphini (Octogomphinae), but also the Microgomphini (Epigomphinae), Archaeogomphini, Austrogomphini and Lestinogomphini (Austrogomphinae), as well as the Onychogomphinae. However this has to be regarded as quite irrelevant since the character state in *Nannogomphus* clearly is a plesiomorphy too. The arculus with a pronounced angle would exclude (?) all tribes except Gomphini (Gomphinae), Hageniinae (only HAGENIUS, but not *Sieboldius*) and

Octogomphinae, but it is again a plesiomorphy. The presence of only one row of cells between RP1 and IR1 below the pterostigma is an apomorphy that would exclude Anisogomphini, Gomphini and Neurogomphini (Gomphinae), Epigomphini and Macrogomphini (Epigomphinae), and Phyllogomphinae. The undivided discoidal triangle is a plesiomorphy (thus of little value) that would exclude Gomphoidini and Lindeniini (Lindeniinae). The presence of only two postmedian (= antefurcal) crossveins (between RP and MA basal to the midfork of RP) in the hind wing (apomorphy) would exclude Epigomphinae and Lindeniinae. The absence of any Rspl and Mspl (plesiomorphy) and the symmetrical fork of RP into RP3/4 and RP1/2 (apomorphy, but homoplastic) are characters of little value that would exclude Lindeniinae too.

The large four-celled anal loop in the hind wing, and the very elongated "gaff" (portion of CuA between the fusion with AA and the furcation into CuAa and CuAb) covering two cells in the anal loop, are characters that have not been used in CARLE's classification. They would exclude all gomphid subfamilies, maybe except Lindeniinae and Hageniinae, who show these characters in a weakly developed state. The presence of a well defined and posteriorly closed anal loop with four or five cells is most parsimoniously interpreted as a ground-plan character of Recent Anisoptera, and has been independently reduced in several subordinate taxa (including most Gomphidae), while it has been secondarily enlarged in Aeshnidae and most libelluloid dragonflies (Chlorogomphidae, Hemerostopidae and Libelluloidea) by convergence.

The absence of defined posterior branches of CuAa in *Nannogomphus* could be a potential synapomorphy with the Cretaceous subfamily Cordulagomphinae. Further derived similarities with Cordulagomphinae are the small size, the short pterostigmata and the free triangles, hypertriangles (at least in hind wings) and subtriangles, but all these characters are quite homoplastic and present in Libelluloidea too.

An attempt for a cladistic study, realized with MacClade, version 2.1 (MADDISON & MADDISON, 1987) has led to no satisfactory result mainly because of the scarcity of adequate characters in the gomphid wing venation (only 17 characters for 25 taxa). The minimal cladogram had a step-length of 105 and a Consistency Index of 0.19 which is much too low, and implies too many homoplasies and unresolved polytomies. We therefore do not present the referring datamatrix and cladogram. Even if some of the great divisions (divisions 'Hagenius', 'Epigomphus' and 'Lindenina') proposed by CARLE (1986: 324) have been supported by the cladogram, this was not the case concerning the division 'Gomphus' (Octogomphinae and Gomphinae).

Based on our attempt, *Nannogomphus* could be related to Hageniinae and/or the fossil subfamily Cordulagomphinae CARLE & WIGHTON, 1990. The differences between *Nannogomphus* and Hageniinae have been discussed above. The Brazilian Cretaceous Cordulagomphinae differ from *Nannogomphus* in the following important points (CARLE & WIGHTON, 1990; NEL & ESCUILLÉ, 1994): their distal side of triangles is broken (apomorphy) while they are straight in *Nannogomphus*; their anal loop is two-celled and longitudinal elongate (apomorphy), while it is four-celled and transverse elongate in *Nannogomphus*; their "gaff" (CuA between the fusion with AA and the furcation into CuAa and CuAb) is short (plesiomorphy), while it is very long in *Nannogomphus*; their pterostigmata are more distinctly braced (plesiomorphy); the most distal postmedian (antefurcal) crossvein in hind wings and the most basal postnodal in both wings are very oblique (apomorphy of *Cordulagomphus*), while they are more or less transverse in *Nannogomphus*. Since several autapomorphies of Cordulagomphinae are plesiomorphic absent in *Nannogomphus*, the latter could at best represent the sister-group of this taxon.

Nannogomphus is very different from the other Mesozoic Gomphidae (NEL & PAICHELER, 1994), except *Illebaetis* Martínez-Delclòs, 1989 (two species in the Spanish Lower Cretaceous: *Illebaetis pallerolae* (GOMEZ, 1979) and *Illebaetis torcae* MARTÍNEZ-DELCLÒS & NEL, 1994), but their anal loops and discoidal triangles are of very different shape.

Nannogomphus can not be included in any subfamily of Gomphidae on the basis of wing venational characters. Even if *Nannogomphus* should represent a libelluloid-like gomphid, its position within the Gomphidae would remain uncertain, contrary to the opinion of CARLE & WIGHTON (1990), who referred *Nannogomphus* to the Octogomphinae without convincing evidence.

Nannogomphus is certainly not related to the Lower Jurassic Liassogomphidae, since it does not share any of the derived characters of these Liassic dragonflies, like the very peculiar structures of the anal and cubito-anal areas: presence of posterior branches of AA in fore wings (apomorphy) and presence of very well-defined posterior branches of CuA in fore- and hind wing (plesiomorphy) (NEL *et al.*, 1993).

The following characters rather indicate a relationship of *Nannogomphus* and Libelluloidea (*sensu* FRASER, 1957):

- (1) The pterostigmata are short, with only one and a half cell beneath them. This character probably is a synapomorphy of Chlorogomphidae & Libelluloidea (reversed in Libellulinae) which is convergently present in a few Aeshnidae (e.g. *Cephalaeschna*, *Austroaeschna*, *Gomphaeschna* and *Gomphaeschnaoides*) and Gomphidae (Cordulagomphinae).
- (2) The pterostigmata are indistinctly braced. This character is a derived ground-plan character of Libelluloidea which is convergently present in most Cordulegastridae and Chlorogomphidae (but not in Neopetaliidae and Hemeroscopidae), and also in a few Gomphidae (Epigomphinae: Epigomphini and Leptogomphini, and some Macrogomphini).
- (3) There is only one crossvein present in the distal half of the antesubnodal space (between RA and RP, distal to the arculus and basal to the subnodus) of the fore wing, and none at all in the hind wing. The presence of such a "cordulegastrid gap" (*sensu* BECHLY, 1995) represents a synapomorphy of libelluloid dragonflies (reversed in Chlorogomphidae).
- (4) The primary antenodals AX1 and AX are very close together, with only one secondary antenodal between them in the hind wing, and no secondary antenodals between them in the fore wing. This character is an autapomorphy of Libelluloidea.
- (5) The triangles of all wings are free. This apomorphic character is present in the ground-plan of Libelluloidea (retained in Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, and basal "Corduliidae" and Libellulidae, incl. all Macrodiplacidae) and in most Gomphidae (except Hageniinae and Lindeniinae).
- (6) The portion of CuA between the fusion with AA and the furcation into CuAa and CuAb (so-called "gaff") is very elongated and borders two cells in the anal loop. This character is an important apomorphy which is present by convergence in Aeshnidae and in libelluloid dragonflies (except Cordulegastridae), but not in extant Gomphidae, except rather weakly developed in Hageniinae and some Lindeniinae (*sensu* CARLE, 1986; e.g. *Gomphoides* and *Ictinogomphus*, etc.).
- (7) The CuAa of the hind wing has maximally one dichotomous branching into two branches. This is a derived ground-plan character of Libelluloidea (convergent to some Gomphidae, e.g. Cordulagomphinae), while a general reduction of the number of posterior branches represents a synapomorphy of libelluloid dragonflies (except Cordulegastridae).
- (8) Characteristical shape of the anal loop which is obliquely-transverse elongate. This shape of the anal loop is a unique synapomorphy of libelluloid dragonflies (except Cordulegastridae). This state has been retained in Neopetaliidae (nearly identical to *Nannogomphus*) and also in Synthemistidae, Gomphomacromiidae and Macromiidae, in which the anal loop differs only by the enlarged size and number of cells (shared apomorphy of Chlorogomphidae & Hemeroscopidae and Libelluloidea), while in "higher" Libelluloidea the anal loop is further enlarged and elongated. Most probably the anal loop of *Nannogomphus* is secondarily reduced in size, correlated with the extremely small size of the whole insect.

Nannogomphus shares with Libelluloidea, or libelluloid dragonflies, eight potential synapomorphies. However some of these characters could also be convergences that are correlated with the miniaturised size of *Nannogomphus* (characters 1, 3-5, and 7), although this would be an ad hoc hypothesis. Furthermore two of the characters of the cubito-anal area (characters 6 and 8) have to be regarded as relatively good evidence for a libelluloid relationship of *Nannogomphus*, in favour of the traditionally postulated gomphid relationship. The absence of some autapomorphies of Libelluloidea (e.g. alignment of secondary antenodals and the straight arculus) indicates that *Nannogomphus* could only belong to the stem-group but not to the crown-group of Libelluloidea.

Nannogomphus from the Upper Jurassic of Germany (ca. 150 my bp) appears to be the oldest known representative of either Gomphidae or more probably Libelluloidea and shows some rather advanced features in its wing venation (incl. the tiny wing span) that demonstrate the presence of a relatively high degree of specialisation already in Upper Jurassic representatives of crown-group Anisoptera. Findings of Mid or even Lower Jurassic crown-group Anisoptera are therefore to be expected.

4. Literature

- BECHLY, G. H. P. (1995): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – *Petalura*, special-volume 1(1995): 1-341
- BELLE, J. (1979): An attempt at the subfamily classification of the Gomphidae, based on some new interpretations of wing venation (Anisoptera). – *Odonatologica*, **8** (1): 43-46; Utrecht.
- CARLE, F. L. (1986): The classification, phylogeny and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification. – *Odonatologica*, **15** (3): 275-326; Utrecht.
- CARLE, F. L. & WIGHTON, D. C. (1990): Odonata. Chapter 3. – In: *Insects from the Lower Cretaceous, of Brazil*. Grimaldi, D. A. (ed.). – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **195**: 5-191.
- CARPENTER, F. M. (1932): Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. – *Annals of the Carnegie Museum*, **21**: 97-129.
- CARPENTER, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – In: MOORE, R.C. & KAESLER, R.L. (Eds). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. (R), Arthropoda 4, **3-4**: XXII + 655 pp. The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado,
- CHARPENTIER, T. de. (1840): *Libellulinae europae descriptae ac depictae*: 180 pp.
- COWLEY, J. (1934): The types of some genera of Odonata. – *The Entomologist*, **67**: 249-253; London.
- DEICHMÜLLER, J. V. (1886): *Die Insekten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum*. – *Mitteilungen Koeniglichen mineralogisch-Geologischen Præhistorischen Museum*, **7**: III-X, 1-84; Dresden.
- FRASER, F. C. (1957): A reclassification of the order Odonata. – *Royal Zoological Society of New South Wales*, November 27, 1957: 1-127; Sydney.
- HAGEN, H. A. (1848): Die fossilen Libellen Europa's. – *Stettiner Entomologische Zeitung*, **9**: 6-13; Stettin.
- (1862): Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. – *Palaeontographica*, **10**: 96-145; Stuttgart.
- HANDLIRSCH, A (1906-1908): *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. – 1433 pp; Leipzig.
- HENNIG, W. (1981): *Insect Phylogeny*; 514 pp.; Chichester / New-York / Brisbane / Toronto (Johns Wiley & Sons).
- JARZEMBOWSKI, E. A. & NEL, A. (in press): New fossil dragonflies from the Early Cretaceous of SE England and the phylogeny of the superfamily Libelluloidea (Insecta: Odonata). – *Cretaceous Research*; London.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. (1987): *MacClade for the Apple Macintosh*, version 2.1, March 1987. – *Museum of Comparative Zoology, Harvard University*: 1-55; Cambridge (MA).
- MALZ, H. & SCHRÖDER, H. (1979): Fossile Libellen - biologisch betrachtet. – *Kleine Senckenberg-Reihe*, **9**: 5-46; Frankfurt am Main.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. (1991): *Insectes hemimetabols del cretaci inferior d'Espanya. Tafonomia i Paleoautoecologia*. – Tesi Doctoral, Departament Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia. Universitat de Barcelona: 1-784.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. & NEL, A. (1994): Los Gomphidae (Odonata: Anisoptera) del Cretácico inferior de España. – *Revista Española de Paleontología*, **9** (2):
- MEUNIER, F. (1896): Les Agrionides fossiles des Musées de Munich et de Haarlem. – *Annales de la Société Entomologique de France*, **1896**: 30-35; Paris.
- (1898): Les insectes fossiles des terrains secondaires. *Revue critique des fossiles du Musée paléontologique de Munich*. – *Archives du Musée Teyler*, (2), **6** (2): 89-149; Haarlem.
- NEL, A. & ESCUILLÉ, F. (1994): A new dragonfly from the Lower Cretaceous of Brazil. – *Paleontology*, **37** (4): 923-930; London.
- NEL, A. & MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. (1993): Essai de révision des Aeschnidioidea (Insecta, Odonata, Anisoptera). – *Cahiers de Paléontologie, CNRS* (Eds): 13-99; Paris.
- NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles. *Phylogénie et classification* (Odonata). – *Martinia*, Numéro Hors-série **3**: 5-311; Bois d'Arcy.
- NEL, A. & PAICHELER J.-C. (1994): Les Gomphidae fossiles. Un inventaire critique (Odonata: Gomphidae). – *Annales de la Société Entomologique de France, (N.S.)*, **30** (1): 55-77; Paris.
- PONOMARENKO, A. G. (1985): Fossil insects from the Tithonian »Solnhofener Plattenkalke« in the Museum of Natural History, Vienna. – *Annales des Naturhistorischen Museums*, **87** (A): 135-144; Wien.

- PONOMARENKO, A. G. & SCHULTZ, O. (1988): Typen der Geologisch-Paläontologischen Abteilung : Fossile Insekten. – Kataloge wissenschaftlichen Sammlung Naturhistorischen Museums Wien, **6** (Paläozoologie), 1: 1-39; Wien.
- RIEK, E. F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of Dragonfly wing venation based upon Early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic states in pterygote wings. – Canadian Journal of Zoology, **62**: 1150-1166; Ottawa.

Wiederbeschreibung von *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908 aus dem Oberen Jura von Deutschland, mit einer Analyse seiner phylogenetischen Stellung (Odonata: Anisoptera: Gomphidae oder Libelluloidea)

Zusammenfassung

Nannogomphus bavaricus HANDLIRSCH, 1906-1908 wird erneut beschrieben. Die phylogenetischen Beziehungen von *Nannogomphus* innerhalb der Anisoptera werden diskutiert. Die angebliche Zugehörigkeit zu den Gomphidae ist unsicher, da sie auf Symplesiomorphien und Konvergenzen begründet ist. Dennoch ist nicht ausgeschlossen, daß *Nannogomphus* eine libelluloiden-ähnliche Gomphide ist. Andererseits teilt *Nannogomphus* einige potentielle Synapomorphien mit den Libelluloidea und könnte daher tatsächlich eher ein Stammgruppenvertreter dieses Taxons sein. In beiden Fällen würde es sich um den ältesten bekannten Vertreter handeln.

Schlüsselworte: Odonata, Anisoptera, Libelluloidea, Gomphidae, fossil, Oberer Jura, Deutschland, *Nannogomphus*, Wiederbeschreibung, Phylogenie.

1. Einleitung

Die oberjurassische Libelle *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908 wurde allgemein als älteste bekannte fossile Gomphidae angesehen. Daher ist ihre Bedeutung für die Geschichte der Anisoptera unbestreitbar. Andererseits ist noch wenig über diese Art bekannt, da sich bei HANDLIRSCH (1906-1908: 586-587, Taf. 47, Abb. 8) die einzige bekannte Abbildung dieses Taxons findet, er jedoch nicht die Analregion der Flügel beschrieb.

CARPENTER (1932: 115) synonymisierte *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862) und *Nannogomphus gracilis* (MEUNIER, 1896) mit *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906. Er erwähnte, daß HANDLIRSCH (1906-1908) die erste gültige Beschreibung dieser Art lieferte. HAGEN (1862: 107) beschrieb »Genus nov. (L.) *naevia*«

MEUNIER (1896: 33) äußerte sich lediglich zur Flügelbreite von »*Agrion gracile* HAGEN« und ergänzte »je pense qu'il faut se borner, en ce moment, à désigner cette pétrification sous le nom de *Agrion* Latreille«. MALZ & SCHRÖDER (1979: 28, Abb. 16) zeigen eine Photographie eines Exemplars, das sie *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862) nannten und das noch stets unbeschrieben ist.

Einige Zweifel verbleiben hinsichtlich des Status von *Nannogomphus* (?) *vetustus* (HAGEN, 1848) (= *Agrion tum* HAGEN, 1848) (HANDLIRSCH, 1906-1908). Diese Art aus dem Oberen Jura von Solnhofen wurde von HAGEN (1848, 1862) beschrieben und von CHARPENTIER (1840, Abb. 2-3) abgebildet. Handelt es sich tatsächlich um *Nannogomphus* und um eine andere Art als *N. bavaricus*?

Das Typusexemplar von *Nannogomphus* (?) *vetustus* (HAGEN, 1848) ist theoretisch im Museum in München aufbewahrt (Exemplar N° 106, laut MEUNIER), aber es gelang uns nicht es zu finden, so daß es wohl verloren oder zerstört ist. MEUNIER (1896: 33) bemerkte zu *N. (?) vetustus*: »Cette empreinte est fruste. 40 mill. de longueur. Aux ailes antérieures (qui sont bien moins larges que les postérieures: 4 mill.), les nervures longitudinales sont à peine visibles. Le contour des ailes postérieures est à peine marqué.«. HANDLIRSCH (1906: 588) gab an, daß die Flügel von *N. (?) vetustus* 16 mm lang seien (24 mm bei *N. bavaricus*). Nur die Revision des Typusmaterials würde Schlußfolgerung über den Status und die Gültigkeit von *N. (?) vetustus* erlauben.

COWLEY (1934) designierte *Nannogomphus bavaricus*

HENNIG (1969: 321 bzw. 1981: 351) deutete an, daß die Zuordnung von *Nannogomphus* zu den Gomphidae wenig besagt »denn die Gomphidae und Petaluridae sind nach FRASER (1954) die relativ ursprünglichsten Familien, die sich zuerst vom Stamme der Anisoptera abgezweigt hätten. Die Übereinstimmungen der oberjurassischen Fossilien mit diesen beiden Familien könnte also auf Symplesiomorphie beruhen«. CARPENTER (1992: 81) gab eine kurze Diagnose der Gattung, die auf früheren Arbeiten basiert. Er schlug keine genaue phylogenetische Stellung

innerhalb der Gomphidae vor. CARLE & WIGHTON (1990: 58) bemerkten, daß *N. bavaricus* die älteste unbestreitbare Gomphidae sei und ergänzten, ohne Erläuterung, daß sie zu den Octogomphinae (*sensu* CARLE, 1986) zähle.

Die früheren Zuordnungen von *Nannogomphus* zu den Gomphidae basierten nicht auf der Phylogenetischen Systematik und müssen daher als unsicher angesehen werden. Für eine Überprüfung der phylogenetischen Beziehungen von *Nannogomphus* war eine Wiederbeschreibung des Holotypus von *N. bavaricus* notwendig. Wir verwenden die Methode der Phylogenetischen Systematik entsprechend HENNIG (1981) und folgen der Flügelader-Nomenklatur von RIEK & KUKALOVA-PECK (1984), ergänzt durch NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS (1993), NEL *et al.* (1993) und BECHLY (1995). Das Taxon Libelluloidea wird von uns im Sinne von FRASER (1957) gebraucht, für ein Monophylum, das die Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae, »Corduliidae«, Macrodiplacidae und Libellulidae umfaßt. Der Begriff »libelluloidenartige Anisoptera« wird von uns für die monophyletischen Libellulini (*sensu* FRASER, 1957) verwendet, welche die Cordulegastridae, Neopetaliidae, Chlorogomphidae, Hemeroscopidae und Libelluloidea umfassen.

2. Systematische Paläontologie

Gattung *Nannogomphus* HANDLIRSCH, 1906-1908

(Tafel 1, Abbildungen 1-2)

- Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 1906-1908
1906-1908 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH, 586-587, Taf. 47, Abb. 8.
1906-1908 *Agrion*
1906-1908 «*Agrion*
1906-1908 «Genus nov. (L.) *naevia* HAG.» (HAGEN, 1862); HANDLIRSCH, 586-587.
1932 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARPENTER, 114-115.
1932 *Nannogomphus gracilis* (MEUNIER, 1896); CARPENTER, 114-115.
1932 *Nannogomphus naevius* (HAGEN, 1862); CARPENTER, 114-115.
1934 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; COWLEY, 252.
1969 *Nannogomphus bavaricus*
1981 *Nannogomphus bavaricus*
1990 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARLE & WIGHTON, 58.
1992 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; CARPENTER, 81 (kurze Diagnose).
1994 *Nannogomphus bavaricus* HANDLIRSCH; NEL & PAICHELER, 66.

Holotypus: Exemplar 1985/3/1 [1898/7/11] im Naturhistorischen Museum in Wien; Paratypus: Exemplar 1985/3/2 im selben Museum (PONOMARENKO, 1985; PONOMARENKO & SCHULTZ, 1988, Taf. 10, Abb. 2); weitere Exemplare: Museum in München, Exemplare von HAGEN (1862) und MEUNIER (1896, 1898); Carnegie Museum (3 Exemplare) und Museum of Comparative Zoology (5 Exemplare) (CARPENTER, 1992). Relativ gut erhaltene, aber noch unbeschriebene, Exemplare befinden sich in den Sammlungen des Jura-Museums in Eichstätt (Nr. 1983/2625; allerdings eventuell nicht *N. bavaricus*, sondern eine andere Art von *Nannogomphus*, wegen der deutlicheren Stigmalstreber und der geringeren Divergenz von RP1 und RP2) und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart.

Alter und Schichten: Lithographenkalk, Oberer Jura, Eichstätt, Bayern, Deutschland.

Wiederbeschreibung des Holotypus:

Abstand von den Flügelbasen zum Vorderbein 6.0 mm; Breite des Thorax 5.0 mm. Die Einzelstrukturen des Thorax sind nicht erhalten.

Die vier Flügel und ein Bein sind noch mit dem Thorax verbunden. Einer der Vorderflügel ist gut erhalten, während vom zweiten nur die Basis vorhanden ist. Die Hinterflügel überlappen sich teilweise im Analbereich. Ihre distalen Abschnitte sind zerstört, die Flügelbasen dagegen sehr gut erhalten. Die Flügel waren scheinbar hyalin.

Vorderflügel: Länge 24.3 mm; Breite 6.4 mm; der Abstand zwischen Flügelbasis und Arculus beträgt 3.0 mm; zum Nodus 12.5 mm (der Nodus liegt relativ distal, bei 51,4 % der Vorderflügelänge); zwischen Nodus und Apex 11.8 mm; zwischen Nodus und Pterostigma 7.1 mm; zwischen Pterostigma und Apex 2.6 mm; zwischen Nodus und Arculus 9.3 mm; zwischen Nodus und RP3/4 3.8 mm; zwischen Nodus und IR2 3.4 mm, und zwischen Nodus und IR1 6.4 mm. Die Basis des RP2 liegt unterhalb des Subnodus. Die Schrägader "O" liegt 1.5 mm distal des Subnodus. Ein Rsp1 und Msp1 fehlen. Zwischen MA und MP liegen zwei (distal drei) Zellreihen. Das Hypertrian-gulum ist durch eine transverse Querader unterteilt. Die Vorderseite des Flügeldreiecks ist 2.1 mm lang, seine Distalseite 2.3 mm lang und seine Basalseite 1.5 mm lang. Die Distalseite (MA2 *sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993; = MAb *sensu* BECHLY, 1995) ist gerade, ohne jeden Knick. Das Flügeldreieck ist von genau dreieckiger

Gestalt und ungeteilt. Das Subtriangulum sowie der Submedian- und Medianraum sind nicht durch Queradern unterteilt. Das Subtriangulum ist viereckig. AA gabelt sich in eine PsA (*sensu* BECHLY, 1995; = AA0 *sensu* NEL *et al.*, 1993) und AA1. Es gibt keine posterioren Äste der AA im Analfeld, das sehr einfach gebaut ist und nur zwei Zellreihen umfaßt. MA und RP sind an ihrer Basis im Arculus deutlich getrennt (0.1 mm). Vom Arculus bis zum Nodus liegen vier Queradern zwischen RA und RP. Die beiden primären Antenodalqueradern AX1 und AX2 (»proximal costal brace« und »distal costal brace« *sensu* CARLE, 1986) sind nicht sehr hervorgehoben, aber auf Grund ihrer Gegenständigkeit und Lage dennoch klar von den sekundären Antenodalqueradern zu unterscheiden. AX1 und AX2 sind relativ angenähert und es liegen keine sekundären Antenodalqueradern zwischen ihnen. AX1 liegt auf der Höhe des Arculus. Basal der AX1 befindet sich eine sekundäre Antenodalquerader. Die Basalverstrebung AX0 ist vorhanden. Die sekundären Antenodalqueradern zwischen C und ScP sowie zwischen ScP und R stehen versetzt zu einander. Es sind acht/neun Antenodalqueradern zwischen Basis und Nodus und fünf Postnodalqueradern zwischen Nodus und Pterostigma vorhanden. Es liegt nur eine Querader in der distalen Hälfte des Antesubnodalfeldes, zwischen RA und RP, distal des Arculus und basal des Subnodus (Vorhandensein einer »Cordulegastriden-Lücke« *sensu* BECHLY, 1995). Unterhalb der basalsten Postnodalqueradern liegen einige Postsubnodalqueradern zwischen RA und RP1 (Fehlen einer »Libelluliden-Lücke« *sensu* BECHLY, 1995). Der Nodus gehört zum »Anisopteren-Typ« (*sensu* NEL *et al.*, 1993), mit einem deutlichen Nodalspalt. Zwischen RP2 und IR2 liegen vier Brückenqueradern (Bqs). MA, RP3/4, RP2 und IR2 haben einen schwach, aber erkennbar, undulierenden Verlauf. Die Flügelfelder zwischen CuA und MP, MP und MA, RP3/4 und MA sowie IR2 und RP2 erweitern sich stark zum Flügelhinterrand hin. Am Flügelhinterrand liegen drei Zellreihen zwischen CuA und MP. IR1 ist kurz und beginnt ein kurzes Stück basal des Pterostigmas. Das Pterostigma ist 2.5 mm lang und 0.8 mm breit. Die Stigmalverstrebung (»stigmal brace«) ist undeutlich, und das Pterostigma ist dick und kurz (es erstreckt sich nur über anderthalb Flügelzellen). RA und C sind entlang des Pterostigmas deutlich verdickt. Die Distalseite des Pterostigmas liegt schräger als dessen Basalseite.

Hinterflügel: Länge 23.5 mm; Breite 8.7 mm; der Abstand zwischen Basis und Arculus beträgt 3.0 mm; zwischen Basis und Nodus 9.5 mm (der Nodus liegt weiter basal als im Vorderflügel, bei 40,4 % der Hinterflügelänge); zwischen Nodus und Pterostigma 8.7 mm; zwischen Nodus und Apex 14 mm. Es sind fünf Antenodalqueradern vorhanden. Die sekundären Antenodalqueradern zwischen ScP und RA sind mehr oder weniger versetzt zu den Antenodalqueradern zwischen C und ScP. AX1 liegt 0.8 mm basal des Arculus und ist sehr deutlich ausgebildet, während AX2 schwächer entwickelt ist. AX1 und AX2 sind relativ angenähert und es liegt nur eine sekundäre Antenodalquerader zwischen ihnen. Der Abstand zwischen Nodus und AX2 beträgt 4.4 mm, zwischen AX2 und AX1 3.2 mm. AX2 liegt nicht in der Mitte zwischen AX1 und Nodus. Die Basalverstrebung AX0 ist zu erkennen. Zwischen Nodus und Pterostigma sind sechs Postnodalqueradern vorhanden. Die Länge des Pterostigmas beträgt 2.5 mm, seine Breite 0.8 mm. Das Pterostigma erstreckt sich über anderthalb Flügelzellen. Die Schrägader »O« ist erkennbar und 1.9 mm distal des Subnodus gelegen. Das Flügeldreieck, Hypertriangulum, der Median- und Submedianraum sowie das Subtriangulum sind nicht durch Queradern unterteilt. Das Subtriangulum ist geweitet und viereckig. Die Vorderseite des Flügeldreiecks ist 2.3 mm lang, die Basalseite 1.3 mm und die Distalseite 2.4 mm. Die Distalseite des Flügeldreiecks ist gerade, ohne jeden Winkel. Das Flügeldreieck ist genau dreieckig und etwas näher am Arculus gelegen als im Vorderflügel, aber von sehr ähnlicher Gestalt. Ein Rspl fehlt. Das Mspl ist sehr rudimentär, falls überhaupt vorhanden. Offensichtlich liegen keinerlei Antesubnodalqueradern zwischen RA und RP, distal des Arculus und basal des Subnodus (Vorhandensein einer »Cordulegastriden-Lücke« *sensu* BECHLY, 1995). Es sind drei Brückenqueradern (Bqs) vorhanden. MA und RP sind im Arculus deutlich getrennt (0.1 mm). CuA und MP divergieren in ihren basalen Abschnitten, aber sie nähern sich distal an, um dann nahe des Flügelhinterrandes wieder geringfügig zu divergieren; sie sind allerdings am Flügelhinterrand nicht stark divergierend und nur durch eine Flügelzelle am Hinterrand getrennt (Abstand 1.1 mm). Eine sehr gut ausgeprägte und posterior deutlich geschlossene Analschleife ist vorhanden; sie ist relativ transvers, etwas länglich und vierzellig. Die Länge der Analschleife beträgt 3.2 mm, deren Breite 1.1 mm. Die Analschleife wird durch jeweils einen posterioren Ast der AA und des CuAb (*sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993) deutlich begrenzt. CuAb hat einen sehr weiten Winkel zum CuAa und weist in Richtung der Flügelbasis, statt zum Flügelhinterrand. Der Abschnitt des CuA zwischen der Fusion mit der AA und der Aufgabelung in CuAa und CuAb (sogenanntes »Gaff«) ist sehr lang (1.7 mm) und erstreckt sich über zwei Zellen der Analschleife. Das Analfeld ist unterhalb des Flügeldreiecks 4.5 mm breit, mit fünf Zellreihen zwischen AA und dem Flügelhinterrand. Die Basis des Flügelhinterrand ist abgerundet (daher vermutlich ein weibliches Exemplar) und besitzt eine 2.1 mm lange Membranula. AA hat vier gerade und parallele, posteriore Äste, die den Flügelhinterrand erreichen. Das Cubito-Analfeldes ist 3.1 mm breit; es liegen vier Zellreihen zwischen dem CuA und dem Flügelhinterrand. Dem CuA fehlen pektinate posteriore Äste, so daß das Cubito-Analfeld nur in unregelmäßige, hexagonale Zellen unterteilt ist. MA und RP3/4 sind am Flügelhinterrand nicht stark divergierend. MA, RP3/4 und IR2 verlaufen geradlinig. RP2 ist schwach gewellt. IR1 beginnt etwas basal des Pterostigmas. In beiden Flügelpaaren ist die erste Gabelung des RP in RP3/4 und RP1/2 symmetrisch. Im Hinterflügel entspringt der IR2 genau an dieser Stelle, während dessen Ursprung im Vorderflügel etwas distal dieser Gabelung gelegen ist. Das Pterostigma ist dem des Vorderflügels sehr ähnlich.

3. Diskussion

Die Körpermerkmale von *Nannogomphus* sind sehr schlecht bekannt und relativ nutzlos für die Familienzuordnung (Kopf-Rumpf-Länge ca. 38 mm; Länge des Abdomen ca. 29 mm; Breite des Abdomen ca. 1.3 mm). Das Abdomen ist sehr schlank und sein terminaler Abschnitt war offenbar nicht verbreitert.

Nannogomphus zeichnet sich durch folgende Autapomorphien aus: Sehr kleine Größe; CuAa ohne hintere Äste; Flügeldreiecke beider Flügelpaare leicht verlängert und von ähnlicher Gestalt; im Hinterflügel fehlen im Flügelfeld zwischen RA und RP, distal des Arculus und basal des Subnodus, jegliche Antesubnodalqueradern (eventuell ein Artefakt!).

Folgende Merkmale des Flügelgeäders stellen die potentiellen Hinweise für eine Verwandtschaft von *Nannogomphus* mit den Gomphidae dar:

- (1) Die zwei Reihen von sekundären Antenodalia zwischen C und ScP sowie zwischen ScP und R stehen versetzt zu einander. Dieses Merkmal ist eine Symplesiomorphie aller nicht-libelluloideartigen Anisoptera, einschließlich der Gomphidae.
- (2) RP und MA entspringen dem Arculus getrennt. Dieses Merkmal findet sich auch bei den Gomphidae, ist aber zweifellos eine Symplesiomorphie, die auch bei allen übrigen fossilen und rezenten Anisoptera, mit Ausnahme der meisten Libelluloidea, vorhanden ist (NEL *et al.*, 1993; BECHLY, 1995).
- (3) Fehlen des Rspl und Mspl. Dieses Merkmal ist wiederum eine Symplesiomorphie der Liassogomphidae, Petaluridae, Gomphidae, Cordulegastridae, Neopetaliidae und Chlorogomphidae. Ein Rspl und Mspl ist innerhalb der Aeschnidoidea, Aeshnoidea und Libelluloidea konvergent evolviert.
- (4) In beiden Flügelpaaren gibt es eine Teilung der AA in eine anteriore PsA und eine posteriore AA1, welche eine einzellige Subdiskoidalzelle (Subtriangulum) begrenzen. Dieses Merkmal ist eine Plesiomorphie (JARZEMBOWSKI & NEL, im Druck), die bei den meisten Gomphidae beibehalten wurde, aber auch bei den Neopetaliidae und Hemeroscopidae sowie einigen Petaluridae, Austropetaliidae und »Gomphaeschninae« zu finden ist. Der Umstand, daß im Vorderflügel die AA1 noch den Hauptast der AA darstellt (und nicht PsA, wie bei den Libellulidae) ist wahrscheinlich ebenfalls eine Plesiomorphie (NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993).
- (5) CuAb macht einen sehr weiten Winkel zu CuAa und weist in Richtung Flügelbasis, anstatt zum Flügelhinterland. Dieses Merkmal ist eine Apomorphie einiger Gomphidae, findet sich aber auch bei einigen Petaluridae, Aeshnidae und Chlorogomphidae, etc..
- (6) Die anteriore und posteriore Begrenzung des Pterostigmas (C und RA) sind deutlich verdickt, was eine Apomorphie der meisten Gomphidae, außer den Hageniinae und Cordulagomphinae, darstellt.

Nannogomphus hat mit den Gomphidae hauptsächlich Plesiomorphien der Anisoptera gemeinsam (Merkmale 1-4), und nur zwei Apomorphien (Merkmale 5-6), die homoplastisch sind und möglicherweise nicht zum Grundplan der Gomphidae gehören. *Nannogomphus* teilt folglich kein einziges überzeugendes abgeleitetes Grundplanmerkmal mit den Gomphidae. Dies war allerdings zu erwarten, selbst wenn *Nannogomphus* tatsächlich eine echte Gomphide wäre, da das Flügelgeäder der Gomphidae keine Autapomorphien dieser Familie aufweist. Es kann somit sehr schwer sein fossile Vertreter der Gomphidae korrekt zu identifizieren wenn nur Flügelgeädermerkmale hinreichend erhalten geblieben sind. Dennoch ist nicht auszuschließen, daß es sich bei *Nannogomphus* um eine libelluloide-ähnliche Gomphide handeln könnte, da diese keine starken Synapomorphien mit irgendeiner nicht-libelluloideartigen Anisopterenfamilie teilt und einige der abgeleiteten Übereinstimmungen mit den Libelluloidea konvergent auch bei einigen »fortschrittlichen« Gomphiden zu finden sind.

Wir haben daher versucht die potentielle Stellung von *Nannogomphus* innerhalb der Gomphidae zu erwägen. Leider gibt es nur wenige publizierte Bestimmungsschlüssel zu den rezenten Unterfamilien der Gomphidae (FRASER, 1957; BELLE, 1979; CARLE, 1986), und die Arbeit von CARLE (1986) ist noch die einzige phylogenetische Untersuchung dieser Gruppe.

Wenn wir der Klassifikation von FRASER (1957: 92) folgen, würde *Nannogomphus* in die Hageniinae + Gomphinae (*sensu* FRASER, 1957) fallen. Sie hat mit diesen Gruppen die folgenden Merkmale gemeinsam: Flügeldreieck, Hypertriangulum (im Hinterflügel) und Subtriangulum sind ungeteilt (apomorph); im Hinterflügel sind nur wenige (2) Postmedianqueradern (= Antefurcalqueradern) im Feld zwischen RP (Rs *sensu* FRASER, 1957) und MA vorhanden (apomorph); die erste Gabelung des RP ist symmetrisch (apomorph, aber homoplastisch). Weiterhin hat sie mit den Hageniinae die gleichartig gestalteten, länglichen Flügeldreiecke im Vorder- und Hinterflügel gemeinsam (apomorph) und mit den Gomphinae das Fehlen einer zusätzlichen Längsader, die von der Distalseite der Flügeldreiecke verläuft (plesiomorph). Die vier Flügeldreiecke mit ähnlicher, mehr oder weniger longitudinal verlängerter, Gestalt, scheinen eine konvergent abgeleitete Übereinstimmung der Gomphidae-Hageniinae, Aeshnoidea, Cordulegastridae und Hemeroscopidae zu sein, da die basalsten Anisoptera (Liassogomphidae, Petaluridae und die Mehrzahl der Gomphidae) ebenso wie die »fortschrittlichsten« Anisoptera (Libelluloidea) ein stärker transverses Vorderflügeltriangulum besitzen, dessen Vorderseite relativ kürzer ist als im Hinterflügel. Mit diesem Merkmal korreliert ist der Umstand, daß die Distalseite des Triangulums (MA2 *sensu* NEL & MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1993; = MAb *sensu* BECHLY, 1995) sehr schräggestellt ist und in Richtung Flügelbasis weist.

Wenn wir der Klassifikation von BELLE (1979) folgen, würde *Nannogomphus*, auf Grund der selben Merkmale, in die Gomphinae (*sensu* BELLE, der beinahe die gleichen Gattungen in diese Unterfamilie stellt wie FRASER) fallen. Die beiden erwähnten Klassifikationen sind jedoch unbefriedigend, da sie nicht auf polarisierten Merkmalen beruhen.

Nach dem Schlüssel von CARLE (1986) würde *Nannogomphus* durch das Fehlen einer zusätzlichen Längsader, die von der Distalseite der Flügeldreiecke verläuft (plesiomorph) und die Verdickung des Costalrandes und RA entlang des Pterostigmas (apomorph, aber vielleicht reduziert bei den Hageniinae) aus den Hageniinae herausfallen; AX2 näher an AX1 als am Nodus (plesiomorph) und CuA und MP im Hinterflügel nicht stark zum Flügelrand divergierend (apomorph) würden die Octogomphinae ausschließen (*contra* CARLE & WIGHTON, 1990). Die Unterscheidung der anderen Unterfamilien ist dadurch erschwert, daß in diesem Schlüssel auch Körpermerkmale Verwendung finden.

Nach der «verification table for gomphine tribes» von CARLE (1986: 282, Tabelle 1) würden einige Flügelmerkmale die Epigomphinae, Phyllogomphinae, Onychogomphinae, Austrogomphinae und Octogomphinae ausschließen: Das Vorhandensein der schrägen Stigmalstreber würde die Epigomphini und Leptogomphini (Epigomphinae) ausschließen, stellt aber wahrscheinlich eine Plesiomorphie dar. Der Besitz von deutlich ausgebildeten AX0, AX1 und AX2 in beiden Flügelpaaren würde die Hemigomphini, Octogomphini und Trigomphini (Octogomphinae) ausschließen, aber auch die Microgomphini (Epigomphinae), Archaeogomphini, Austrogomphini und Lestinogomphini (Austrogomphinae) sowie die Onychogomphinae. Dieses Merkmal ist allerdings recht bedeutungslos, da die Ausprägung in *Nannogomphus* eindeutig plesiomorph ist. Der deutlich gewinkelte Arculus würde alle Triben ausschließen (?), mit Ausnahme der Gomphini (Gomphinae), Hageniinae (nur HAGENIUS, aber nicht *Sieboldius*) und Octogomphinae, aber es handelt sich vermutlich wieder um eine Plesiomorphie. Das Vorhandensein von nur einer Zelleihe zwischen RP1 und IR1, unterhalb des Pterostigmas, ist eine Apomorphie, die die Anisogomphini, Gomphini und Neurogomphini (Gomphinae), die Epigomphini und Macrogomphini (Epigomphinae) sowie die Phyllogomphinae ausschließen würde. Das ungeteilte Flügeldreieck ist eine Plesiomorphie (somit von geringem Wert), welche die Gomphoidini und Lindeniini (Lideniinae) ausschließen würde. Der Besitz von nur zwei Postmedianqueradern (= Antefurcalqueradern, zwischen RP und MA, basal der ersten RP-Gabelung) im Hinterflügel würde die Epigomphinae und Lindeniinae ausschließen. Das Fehlen jedes Rsp1 und Msp1 (plesiomorph) und die symmetrische Gabelung des RP in RP3/4 und RP1/2 (apomorph, aber homoplastisch) sind Merkmale von geringem Wert, die die Lindeniinae aber ebenfalls ausschließen würden.

Die weite, vierzellige Analschleife im Hinterflügel und das stark verlängerte »Gaff« (Abschnitt des CuA zwischen der Fusion mit AA und der Aufgabelung in CuAa und CuAb), das sich über zwei Zellen dieser Analschleife erstreckt, sind Merkmale, die in Carles Klassifikation keine Verwendung fanden. Sie würden alle Unterfamilien der Gomphidae ausschließen, vielleicht mit Ausnahme der Lindeniinae und Hageniinae, die diese beiden Merkmale in schwacher Ausprägung aufweisen. Eine deutliche, posterior geschlossene Analschleife mit vier bis fünf Zellen gehört, entsprechend der sparsamsten Interpretation der Merkmalsverteilung, zum Grundplan der rezenten Anisoptera und wurde in mehreren subordinierten Taxa (einschließlich der meisten Gomphidae) unabhängig reduziert, während sie bei den Aeshnidae und den meisten libelluloidenartigen Anisoptera (Chlorogomphidae, Hemesocoptidae und Libelluloidea) konvergent vergrößert wurde.

Das Fehlen von posterioren Ästen des CuAa bei *Nannogomphus* könnte eine potentielle Synapomorphie mit der kreidezeitlichen Unterfamilie Cordulagomphinae sein. Weitere abgeleitete Übereinstimmungen mit den Cordulagomphinae sind die kleine Körpergröße, die kurzen Pterostigmata und die ungeteilten Trigonal-, Hypertrigonal- und Subtrigonalzellen; wobei diese Merkmale jedoch alle homoplastisch und bei den Libelluloidea ebenfalls vorhanden sind.

Der Versuch einer kladistischen Analyse, durchgeführt mit MacClade Version 2.1 (MADDISON & MADDISON, 1987), führte zu keinem befriedigenden Ergebnis, hauptsächlich wegen des Mangels an polarisierbaren Merkmalen im Flügelgeäder der Gomphiden (nur 17 Merkmale für 25 Taxa). Das sparsamste Kladogramm hatte eine Schrittlänge von 105 und einen Consistency Index von 0,19, was viel zu niedrig ist, und sich in einer zu großen Anzahl von Homoplasien und unaufgelösten Polytomien widerspiegelt. Daher werden die entsprechende Datenmatrix und das Kladogramm hier nicht präsentiert. Obwohl einige der großen Abteilungen (Division »Hagenius«, »Epigomphus« und »Lindenia«), die von CARLE (1986: 324) vorgeschlagen wurden, durch das Kladogramm bestätigt wurden, war dies hinsichtlich der Division »Gomphus« (Octogomphinae und Gomphinae) nicht der Fall.

Auf der Grundlage unseres Ansatzes könnte *Nannogomphus* den Hageniinae und/oder der fossilen Unterfamilie Cordulagomphinae Carle & Wighton, 1990 nahestehen. Die Unterschiede zwischen *Nannogomphus* und den Hageniinae wurden bereits diskutiert. Die Cordulagomphinae aus der Kreide Brasiliens, unterscheiden sich von *Nannogomphus* in folgenden wichtigen Punkten (CARLE & WIGHTON, 1990; NEL & ESCÜILLE, 1994): Die Distalseite ihrer Flügeldreiecke ist geknickt (apomorph), während sie bei *Nannogomphus* gerade ist; ihre Analschleife ist zweizellig und länglich (apomorph), während sie bei *Nannogomphus* vierzellig und transvers ist; ihr »Gaff« (CuA zwischen der Fusion mit AA und der Aufgabelung in CuAa und CuAb) ist kurz (plesiomorph), während es bei *Nannogomphus* stark verlängert ist; ihre Pterostigmata besitzen eine deutliche Stigmalstreber ("brace vein")

unterhalb des basalen Endes (plesiomorph); die distalste Postmedianquerader (= Antefurcalquerader) im Hinterflügel und die basalste Postnodalquerader in beiden Flügelpaaren stehen sehr schräg (Apomorphie von *Cordulagomphus*), während sie bei *Nannogomphus* mehr oder weniger transvers stehen. Da mehrere Autapomorphien der Cordulagomphinae bei *Nannogomphus* plesiomorph ausgeprägt sind, kann letztere bestenfalls in einem Schwestergruppenverhältnis zu diesem Taxon stehen

Nannogomphus unterscheidet sich sehr von anderen mesozoischen Gomphidae (NEL & PAICHELER, 1994), mit Ausnahme von *Ilerdaegomphus* MARTÍNEZ-DELCÓS, 1989 (zwei Arten aus der Unterkreide Spaniens: *Ilerdaegomphus pallerolae* (GOMEZ, 1979) und *Ilerdaegomphus torcae* MARTÍNEZ-DELCÓS & NEL, 1994), aber deren Analschleifen und Flügeldreiecke sind von sehr abweichender Gestalt.

Nannogomphus kann auf Grund von Flügelgeädermerkmalen keiner Unterfamilie der Gomphidae zugeordnet werden. Selbst wenn *Nannogomphus* eine libelluloiden-ähnliche Gomphide repräsentieren sollte, bliebe dessen Position innerhalb der Gomphidae unsicher, entgegen der Auffassung von CARLE & WIGHTON (1990), die *Nannogomphus* ohne überzeugende Argumente zu den Octogomphinae stellten.

Nannogomphus ist sicherlich nicht näher mit den unterjurassischen Liassogomphidae verwandt, da sie keine der abgeleiteten Merkmale dieser liassischen Libellen besitzt, wie z.B. die sehr bemerkenswerten Strukturen des Anal- und Cubito-Analfeldes: Vorhandensein von posterioren Ästen der AA in den Vorderflügeln (Apomorphie) und das Vorhandensein von sehr auffälligen posterioren Ästen des CuA im Vorder- und Hinterflügel (Plesiomorphie) (NEL *et al*, 1993).

Die folgenden Merkmale deuten eher auf eine Verwandtschaft von *Nannogomphus* mit den Libelluloidea (*sensu* FRASER, 1957):

- (1) Die Pterostigmata sind kurz, mit nur anderthalb Zellen darunter. Dieses Merkmal ist vermutlich eine Synapomorphie der Chlorogomphidae & Libelluloidea (mit Reversion innerhalb der Libellulinae), die konvergent bei wenigen Aeshnidae (z.B. *Cephalaeschna*, *Austroaeschna*, *Gomphaeschna* und *Gomphaeschnaoides*) und Gomphidae (Cordulagomphinae) vorhanden ist.
- (2) Die Pterostigmata besitzen nur eine undeutliche Stigmalstreber („stigmal brace“). Dieses Merkmal ist ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Libelluloidea, das konvergent bei den meisten Cordulegastridae und Chlorogomphidae (aber nicht den Neopetaliidae und Hemeroscopiidae) vorhanden ist, und ebenso bei wenigen Gomphidae (Epigomphinae: Epigomphini, Leptogomphini und einige Macrogomphini).
- (3) Im Vorderflügel ist in der distalen Hälfte des Antesubnodalfeldes (zwischen RA und RP, distal des Arculus und basal des Subnodus) nur eine Querader vorhanden und gar keine im Hinterflügel. Das Vorhandensein einer solchen »Cordulegastriden-Lücke« (*sensu* BECHLY, 1995) stellt eine Synapomorphie der libelluloidenartigen Anisoptera (mit Reversion bei den Chlorogomphidae).
- (4) Die primären Antenodalia AX1 und AX2 liegen sehr nahe zusammen, mit nur einer sekundären Antenodalquerader dazwischen im Hinterflügel und keiner dazwischen liegenden Querader im Vorderflügel. Dieses Merkmal ist eine Autapomorphie der Libelluloidea.
- (5) Die Flügeldreiecke beider Flügelpaare sind ungeteilt. Dieses apomorphe Merkmal findet sich im Grundplan der Libelluloidea (beibehalten bei den Synthemistidae, Gomphomacromiidae, Macromiidae sowie basalen »Corduliidae« und Libellulidae, einschließlich aller Macrodiplacidae) und den meisten Gomphidae (außer den Hageniinae und Lindeniinae).
- (6) Der Abschnitt des CuA zwischen der Fusion mit AA und der Aufgabelung in CuAa und CuAb (sogenanntes »Gaff«) ist stark verlängert und erstreckt sich über zwei Zellen der Analschleife. Dieses Merkmal ist eine wichtige Apomorphie, die konvergent bei den Aeshnidae und den libelluloidenartigen Anisoptera (außer Cordulegastridae) vorhanden ist, nicht aber bei den rezenten Gomphidae, außer recht schwach entwickelt bei den Hageniinae und einigen Lindeniinae (*sensu* CARLE, 1986; z.B. *Gomphoides* and *Ictinogomphus*, etc.).
- (7) Der CuAa des Hinterflügels hat maximal eine dichotome Gabelung in zwei Äste. Dies ist ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Libelluloidea (konvergent zu einigen Gomphidae, z.B. Cordulagomphinae), während eine generelle Reduktion der Anzahl an posterioren Ästen eine Synapomorphie der libelluloidenartigen Anisoptera (außer Cordulegastridae) darstellt.
- (8) Charakteristische Gestalt der schräg-transvers länglichen Analschleife. Diese Form der Analschleife ist eine einzigartige Synapomorphie der libelluloidenartigen Anisoptera (außer Cordulegastridae). Diese Ausprägung ist bei den Neopetaliidae (nahezu identisch mit *Nannogomphus*) erhalten geblieben, und ebenso bei den Synthemistidae, Gomphomacromiidae und Macromiidae, deren Analschleife sich nur durch eine erhöhte Größe und Zellenanzahl unterscheidet (apomorphe Übereinstimmung der Chlorogomphidae & Hemeroscopiidae mit den Libelluloidea), während bei den »höheren« Libelluloidea die Analschleife weiter vergrößert und verlängert ist. Wahrscheinlich ist die Analschleife von *Nannogomphus* sekundär verkleinert, korreliert mit der extremen Größenreduktion des ganzen Insektes.

Nannogomphus besitzt mit den Libelluloidea, bzw. den libelluloidenartigen Anisoptera, acht potentielle Synapomorphien. Allerdings könnten einige dieser Merkmale auch Konvergenzen sein, die mit der Miniaturisierung von *Nannogomphus* zusammenhängen könnten (Merkmale 1, 3-5 und 7), wiewohl dies eine ad hoc Hypothese

darstellen würde. Darüber hinaus müssen zwei der Merkmale des Cubito-Analfeldes (Merkmale 6 und 8) als relativ gute Hinweise für eine Libelluloiden-Verwandtschaft von *Nannogomphus* gelten, statt der traditionell postulierten Verwandtschaft mit den Gomphiden. Das Fehlen von einigen Autapomorphien der Libelluloidea (z.B. Gegenständigkeit der sekundären Antenodalia und gerader Arculus) deuten darauf hin, daß *Nannogomphus* nur zur Stammgruppe, nicht aber zur Kronengruppe der Libelluloidea gehören kann.

Nannogomphus aus dem Oberen Jura von Deutschland (ca. 150 Mio Jahre alt) scheint der älteste bekannte Vertreter entweder der Gomphidae oder eher der Libelluloidea zu sein und besitzt einige recht »moderne« Strukturen im Flügelgeäder (inkl. der geringen Flügelgröße), die Beleg für einen recht hohen Grad an Spezialisierung schon bei oberjurassischen Kronengruppenvertretern der Anisoptera sind. Funde von Kronengruppen-Anisoptera aus dem Mittleren oder gar Unteren Jura sind daher durchaus zu erwarten.

Adresses of the authors/Adressen der Verfasser:

GÜNTHER BECHLY, Institut für Geologie und Paläontologie, Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen.

ANDRÉ NEL, Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 rue de Buffon, F-75005, Paris.
XAVIER MARTÍNEZ-DELCLÓS, Departament Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Zona Universitaria Pedralbes, E-08071 Barcelona.