©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Ann. Naturhistor. Mus. Wien	82	177—188	Wien, Juni 1979

Lebensspuren von Ephemeropteren-Larven aus dem Jung-Tertiär des Wiener Beckens

Von Erich Thenius [1])

mit einem Beitrag von Wilhelm Klaus

(Mit 2 Tafeln und 2 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 6. November 1978

Inhaltsverzeichnis

Summary 177
Zusammenfassung 177
Einleitung 178
Herkunft und Beschreibung der Lebensspuren 179
Analoge rezente Lebensspuren 182
Deutung der fossilen Lebensspuren; ökologische und zoogeographische Aussagen .. 184
Ergebnis 186
Danksagung 186
Literatur 186

Summary

Trace fossils from nymphs of mayflies (Ephemeroptera: Polymitarcidae = Ephoronidae) are described as *Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp. from the Late Miocene (Pannonian) of the Vienna Basin (e. g. Hennersdorf, Brunn—Vösendorf). The trace fossils are burrows in drifting woods from a limnic environment. Similar burrows are known in fossil woods from the Late Tertiary brown-coal in Germany (Lower Rhine-District) and recent in woods in lakes and rivers from the Paleotropis, Neotropis and the Southeastern USA (e. g. *Tortopus*, *Asthenopus*, *Povilla*). It is the first occurrence from Polymitarcids in the Miocene of the Vienna Basin and it suggests a warm-temperate climate in the Pannonian (Zone E) in this latitudes.

Zusammenfassung

Aus den jungmiozänen Congerienschichten (Pannon Zone E) des Wiener Beckens (z. B. Hennersdorf, Brunn—Vösendorf) werden Lebensspuren von Ephemeropteren-Larven (Polymitarcidae = Ephoronidae) als *Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp. beschrieben. Es sind Wohnbauten in Hölzern aus dem limnischen Bereich. Sie weisen auf stehende bis nur langsam strömende Gewässer und ein zumindest warmgemäßigtes Klima hin. Derartige Lebensspuren sind auch aus den jungtertiären Braunkohlen der

[1]) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erich Thenius, Institut für Paläontologie der Universität, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien. — Österreich.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

niederrheinischen Bucht in Deutschland beschrieben worden. Analoge rezente Lebensspuren kennt man aus dem tropischen Afrika und Südostasien, aus der Neotropis und den südöstlichen USA.

Einleitung

Aus dem Jungtertiär des Wiener Beckens sind wiederholt Lebensspuren in fossilen Hölzern beschrieben worden, deren Erzeuger bisher nicht eruiert werden konnten. Ganz abgesehen davon, daß derartige Lebensspuren überhaupt nicht als solche erkannt, sondern als Congerienbrut gedeutet worden sind (ABEL 1935: 31).

Bevor auf die Beschreibung und Deutung der nunmehr vorliegenden Funde eingegangen sei, erscheint ein kurzer historischer Überblick am Platz. Bei den hier zur Diskussion stehenden Lebensspuren handelt es sich um Kerben bzw. U-Bauten in fossilen Hölzern von unterschiedlicher Größe, wie sie vor allem aus den jungmiozänen Congerienschichten des Wiener Beckens (Pannon, Zone E) südlich von Wien von verschiedenen Fundstellen (z. B. Brunn—Vösendorf, Hennersdorf) bekannt und wiederholt beschrieben wurden (PAPP 1949: 669, PAPP & THENIUS 1954: 27ff.). Derartige fossile Lebensspuren sind m. W. erstmals durch SCHENK (1937) an Ligniten aus jungtertiären Braunkohlenflözen bei Köln beobachtet und abgebildet worden (Tafel I, Fig. 1). SCHENK schreibt (1937: 399) dazu: „Neben diesen Ligniten mit den Bohrgängen [von ? Holzwespen] finden sich Stammstücke, die an der Oberfläche in der in Abb. 6 wiedergegebenen Weise gekerbt und kaneliert sind. Die Kerben sind bis zu 18 mm lang, 3 mm breit und etwa 2 mm tief. Ihr Verlauf ist gänzlich unabhängig von der Faserung des Holzes. Sie finden sich nur an ehemaligen Stammoberflächen, so, als wenn sie unter der Rinde angelegt worden wären, niemals in einer Fläche, die quer durch den Stamm geht. Sie beschränken sich auch nicht auf eine Hälfte des Stammes; sie können rund um ihn herum gehen; sie finden sich auch an den Stücken mit den Bohrgängen". Nach SCHENK handelt es sich um Fraßgänge, „die ähnlich wie die von Anobiiden unter der Baumrinde angelegt wurden." Damit ist bereits eine Reihe von Fragen aufgeworfen, die mit der Entstehung und Deutung dieser Lebensspuren verbunden sind. Sind die Lebensspuren terrestrischer oder aquatischer Natur, sind sie an lebenden oder abgestorbenen Bäumen unter deren Rinde angefertigt worden, sind es Fraßspuren oder Wohnbauten ? Eine Beantwortung dieser Fragen wird in einem der folgenden Kapitel gegeben werden. Bemerkenswert ist jedenfalls der Hinweis von SCHENK, daß die an niederrheinischen Xyliten beobachteten Lebensspuren stets nur an der ehemaligen Stammoberfläche festgestellt wurden und diese nicht nur einseitig, sondern auch rundum bedecken. Diese Feststellungen beziehen sich auf den „Kerben"-Typ. Abgesehen von diesem „Kerben"-Typ sind auch Lebensspuren in fossilen Hölzern bekannt, die als u-förmige Spreitenbauten ausgebildet sind. Solche Lebensspuren, die als Steinkerne erhalten geblieben sind, sind — wie bereits erwähnt — von PAPP (1949) und PAPP & THENIUS (1954) beschrieben und auch einer

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Deutung hinsichtlich ihrer vermutlichen Erzeuger unterzogen worden. Es handelt sich um U-Gänge, von denen oft nur der Scheitel erhalten geblieben ist (= Kerben-Typ). Der Durchmesser dieser U-Röhren beträgt 1,5—2 mm, die Breite der Spreite 6—7 mm, die Länge (Tiefe) der Röhren 7—10 mm. Während PAPP (1949) keinen Erzeuger für diesen Lebensspurentyp angeben kann, kommen nach PAPP & THENIUS (1954: 29) vor allem aquatische Organismen (Insektenlarven) in Betracht. Eine Deutung der U-Gänge in den Holzresten des Pannons als Wohnbauten von Chironomidenlarven erscheint den gen. Verfassern mit Recht als verfrüht, da Chironomidenlarven (z. B. Orthocladiinen) bestenfalls nur Längsfurchen in morschem Holz erzeugen (s. WESENBERG—LUND 1943). In diesem Zusammenhang ist das Vorkommen ähnlicher Lebensspuren in fossilen Knochen interessant, die erstmals von WEILER (1932) aus dem Jungtertiär beschrieben und zuletzt von TOBIEN (1965) als Fraßspuren von Coleopteren bzw. deren Larven (Puppenwiegen) gedeutet wurden. Da die Identität der Lebensspuren in Knochen mit jenen in Hölzern jedoch nicht gewährleistet erscheint, ist von einer Diskussion der Lebensspuren in Knochen in diesem Rahmen abgesehen worden. Auch die sonstigen, wiederholt aus fossilen Hölzern beschriebenen Lebensspuren können hier unberücksichtigt bleiben, da es sich um Gänge von Käfer- oder Hymenopterenlarven handelt (vgl. KOLBE 1888).

Herkunft und Beschreibung der Lebensspuren

Die im folgenden beschriebenen Reste stammen aus den Congerienschichten des südlichen Wiener Beckens (Brunn—Vösendorf, Hennersdorf). Die Fundschichten entsprechen nach PAPP (1951) altersmäßig der Zone E des Pannon (Zone mit *Congeria subglobosa subglobosa*). Eine ausführliche Beschreibung der erstgenannten Fundstelle samt Fauna und Flora haben PAPP & THENIUS (1954) gegeben, so daß darauf verwiesen werden kann.

Von den zahlreich vorliegenden Objekten seien lediglich drei eingehender beschrieben und analysiert. Es handelt sich einerseits um zwei xylitische Koniferenreste aus Brunn—Vösendorf, andererseits um eine Konkretion in Steinkernerhaltung aus Hennersdorf. Die Xylite aus Brunn—Vösendorf lassen nach frdl. Begutachtung durch Herrn Prof. Dr. W. KLAUS, Wien, folgende Aussagen hinsichtlich systematischer Zugehörigkeit und histologischer Beschaffenheit zu: „Der Querschnitt legt Koniferenstruktur nahe. Die Struktur des Holzes zeigt eine extrem starke Deformation und Desorganisation. Im Querschnitt bilden die verquollenen und homogenisierten Herbstholzzellen mäanderartige Verfältelungen. Ein Kennzeichen, welches eher auf primär in sich zusammengesunkenes Gewebe, als auf Druckdeformation hinweist. Der starke Desorganisationsgrad der Zellen spricht gegen eine Einbettung in saurem Sumpfmilieu (Kohlebildung). Eher ist ein Treibholzcharakter in einem limnotelmatischen Milieu anzunehmen. Die Frühholzzellen sind vollkommen zerstört und vorwiegend durch Rückstände parasitärer Tätigkeiten, wie Pilz-

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

sporen und andere schwer deutbare Reste, ersetzt. Der gesamte Längsschnitt wird lageweise von zersetztem Gewebe durchzogen".

Von den beiden Xyliten ist der größere Rest in einer Länge von etwa 23 cm, der kleinere von ungefähr 17 cm erhalten (Tafel I, Fig. 3 und Abb. 1). Es sind Bruchstücke von Holzstämmen, deren Durchmesser zwar kaum annähernd exakt geschätzt werden kann, jedoch etliche Dezimeter betragen haben dürfte.

Die einstige Stammoberfläche — also weder die Bruchränder noch die -flächen — ist völlig übersät mit Kerben, deren Verlauf nur z. T. mit der Holz-

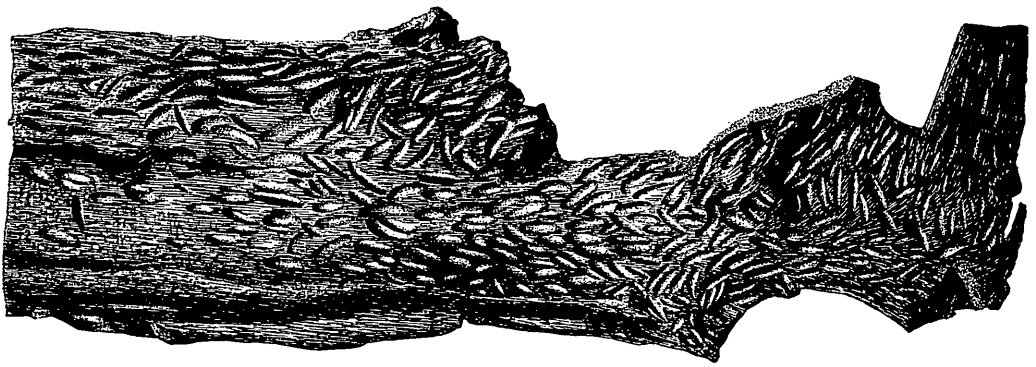

Abb. 1. Xylit aus dem Jung-Miozän (Pannon E) von Brunn—Vösendorf S Wien (NÖ.) mit den Lebensspuren von Ephemeropterenlarven (*Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp.). Beachte die Kerben an der Oberfläche des entrindeten Holzrestes. Etwas verkleinert. Original Institut für Paläontologie, Universität Wien

faserung übereinstimmt. Die Kerben, die verschieden tief eingesenkt sind (bis einige wenige Millimeter), erreichen bis über 15 mm Länge und 3 mm Breite, sind jedoch meist etwas kleiner. Die tiefsten und größten Kerben befinden sich an etwas geschützten, konkaven Stellen der Stammoberfläche, so daß ein nachträglicher Abrieb an den übrigen Stellen angenommen werden kann. Die Kerben sind dicht nebeneinander angeordnet, so daß der Eindruck entsteht, daß die vorhandene Fläche möglichst ausgenützt wurde. Nur vereinzelt finden sich Kerben, die quer zu bereits vorhandenen verlaufen und zweifellos später als diese angelegt wurden. Die Oberfläche der Kerben selbst ist entweder glatt oder zeigt die Holzstruktur. Eine eigenständige, von der Holzoberfläche abweichende Skulptur, wie sie etwa als Transversalstreifen bei Wohnbauten von rezenten Ephemeropterenlarven im Lehm zu beobachten sind, ist nicht festzustellen. Der aus einer Konkretion stammende Rest aus Hennersdorf liegt in Steinkernerhaltung vor (Tafel II, Fig. 1 und Abb. 2). Er wurde bereits von PAPP & THENIUS (1954) beschrieben und abgebildet (l. c., Taf. 5, Fig. 1 u. 2). Die etwa 25 cm lange und halb so breite, aufgebrochene Konkretion hat sich um ein Holzstück mit zahlreichen u-förmigen Lebensspuren gebildet. Diese

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

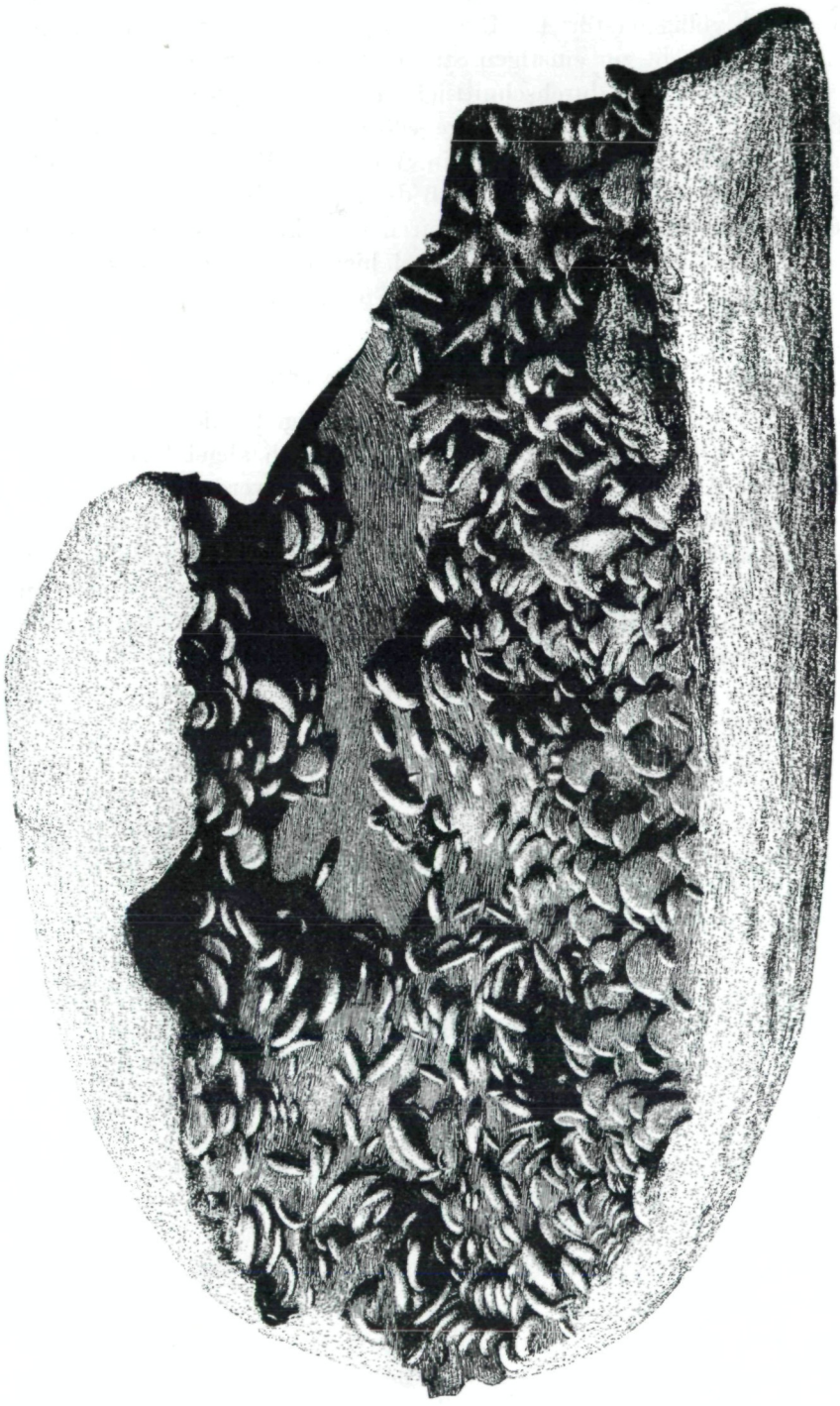

Abb. 2. *Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp. Holotypus. Konkretion mit Lebensspuren (Spreitengänge) von Ephemeropterenlarven aus dem Jung-Miozän (Pannon E) von Hennersdorf bei Wien (NÖ.). Holzsubstanz zerstört, die im Holz angelegten Spreitengänge sind als Steinkerne erhalten. Original Naturhist. Museum Wien, Geol.-Paläont. Abt., Acqu. No. 1905/VII/8, ca. $^5/_6$ nat. Größe

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

sind unverdrückt als Steinkerne erhalten, während die eigentliche Holzsubstanz praktisch völlig zerstört ist. Die U-Gänge, die bei wechselnder Richtung durchwegs senkrecht zur einstigen Stammoberfläche und dicht gedrängt angeordnet sind, haben eine durchschnittliche Höhe (Tiefe) von 10—15 mm, bei einer Breite von 8—12 mm. Die Gänge selbst sind etwa 2,5—3 mm dick. Es scheinen richtige Spreitenbauten zu sein. Wenn der Rest auch nicht vollständig überliefert ist, so zeigt er doch, daß der einstige Stamm bzw. Ast an seiner (gesamten) Oberfläche mit Lebensspuren bedeckt gewesen sein dürfte, wie dies etwa bei Treibhölzern der Fall ist. Auch hier ist das Prinzip des Raumausnützens maßgeblich für die Anordnung der Spreitengänge.

Analoge rezente Lebensspuren

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, sind derartige fossile Lebensspuren bereits mehrfach in der Literatur beschrieben und auch abgebildet worden, ohne daß konkrete Angaben über die Erzeuger gemacht werden konnten. Die bisherigen Vermutungen reichen von „Urheber unbekannt" über Insekten (-larven) bis zu Käfer(-larven). In diesem Zusammenhang seien Spreitenbauten von Eintagsfliegenlarven erwähnt, wie sie gegenwärtig in weichem Lehm an Flußufern zu finden sind und wie sie bereits ABEL (1935: 445ff.) als Beispiele rezenter Lebensspuren anführt (vgl. auch CHAMBERLAIN 1975). In dem von HÄNTZSCHEL (1975) im Rahmen des „Treatise on Invertebrate Paleontology" erschienenen Band über fossile Lebensspuren und Problematika sowie in FREY (1975) sind jedenfalls keine Hinweise auf die obgenannten Lebensspuren enthalten.

Seit Jahrzehnten gepflogene Umfragen bei Zoologen und Limnologen über analoge Lebensspuren in rezenten Holzgewächsen erbrachten keinerlei Ergebnis, da diesen derartige Lebensspuren unbekannt waren. Erst eine Bemerkung in einem Artikel von H. H. VOGT über den Voltastausee in Ghana (W-Afrika) führte zu einer kurzen Notiz von T. PETR (1971) und damit zu einem ersten Hinweis auf die vermutlichen Erzeuger derartiger Lebensspuren. PETR (1970, 1971) erwähnt in seinen Arbeiten über den Lake Volta in Ghana das massenhafte Auftreten von Eintagsfliegenlarven in Treibhölzern in diesem Stausee. Es werden ausschließlich die submersen Teile von Bäumen (z. B. *Ceiba*, *Bombax*, *Terminalia*) bzw. auch Booten von den Larven befallen, wobei sie in Stämmen mit saftigem Holz häufig, in feuerresistenten Hölzern hingegen selten vorkommen. Eine anschließend geführte Korrespondenz mit Dr. T. PETR brachte nicht nur weiteren Aufschluß über sonstige Literatur, sondern auch Fotos von den Lebensspuren derartiger Ephemeropterenlarven.

Bei den Eintagsfliegenlarven handelt es sich nach T. PETR um *Povilla adusta* (Fam. Polymitarcidae = Ephoronidae), einer in Afrika verbreiteten Art, deren Verwandte aus Südostasien (*Povilla corporaali*) bekannt sind (ULMER 1939). Die Larven der rezenten Polymitaciden (z. B. *Povilla*, *Asthenopus*, *Tortopus*, *Polymitarcis*) sind durch den Besitz von mehr oder weniger

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

kräftigen und an den Spitzen sehr stark sklerotisierten Mandibeln an das Graben angepaßt. Sie graben bzw. bohren richtige u-förmige Gänge als Wohnbauten im Lehm, weichen Sandstein bzw. in verrottetem bis harten Holz, wie sie in ähnlicher Weise auch von Ephemeriden (z. B. *Hexagenia*) und Palingeniiden (z. B. *Palingenia*) in weichem Lehm bekannt sind, deren Bauten jedoch auch mit Hilfe von zu Grabwerkzeugen umgestalteten Extremitäten angefertigt werden (s. HUNT 1953). Sie hinterlassen im Lehm die kennzeichnenden Transversalstreifen, auf die ABEL (1923, 1935) hingewiesen hat.

Bekanntlich zeigen die Larven von Eintagsfliegen (Ephemerida = Ephemeroptera) eine Vielgestaltigkeit, die mit der unterschiedlichen Lebensweise in Zusammenhang steht. Man unterscheidet kriechende, strömungsliebende, schwimmende und grabende Larven (WESENBERG—LUND 1943). Holzbohrende Formen konnten rezent nur unter den Polymitarciden nachgewiesen werden, wie auch ILLIES (1968) in seiner Übersicht feststellt. ULMER (1939) spricht von lenitischen und lotischen Nymphen, je nach dem Vorkommen in ruhigem oder in schnell fließendem Wasser. *Povilla corporaali* aus Südostasien ist ein typischer Vertreter der lenitischen Larven. Die Larven bohren ihre Gänge in submersen, also im Wasser befindlichen Hölzern (z. B. Pfähle, Bambusstengel) (VEJABHONGSE 1937). Die Larven von *Povilla adusta* hingegen bevorzugen Treibhölzer bzw. Wurzeln von Wasserpflanzen in stehenden Gewässern (z. B. Lake Volta, Lake Nyanza, Lake Victoria, Lake Nyassa), leben aber auch in Süßwasserschwämmen (HARTLAND-ROWE 1958) und nach PETR sogar im Kunststoff von Booten. PETR schreibt (in litt. vom 17. 5. 1978) „*Povilla* is able to burrow through fibreglass as I have seen on Lake Victoria boats. I would believe it could burrow in to old bones" [!]. Auch die Larven von *Asthenopus* sind Holzbohrer. Sie kommen in der Neotropis vor (SATTLER 1967). Sie erzeugen nach SATTLER mit ihren großen, an Nagetätigkeit angepaßten Mandibeln gleichfalls u-förmige Bohrgänge im Holz, deren Durchmesser 3—5 mm beträgt. Die U-Gänge selbst reichen 7—26 mm tief unter die Holzoberfläche. Seltener sind sie flach bogenförmig angelegt. Die U-Gänge sind echte Spreitenbaue, deren Spreite durch verfüllte Holzspäne gebildet werden. Außen münden diese Bauten — ähnlich wie jene im Lehm — mit zwei Öffnungen, wie es für die Durchlüftung dieser U-Bauten notwendig ist. Die Gangwände selbst sind mit einer Holzspanschicht samt seidigem Sekret überzogen. Die Larven der Polymitarciden sind keine Holzfresser, sie ernähren sich von Algen bzw. Detritus, die sie mittels Haartrichter aus dem von den Kiemen erzeugten Wasserstrom filtern (CORBET, SELLICK & WILLOUGHBY 1974, HARTLAND—ROWE 1953, NEEDHAM 1935). *Asthenopus* lebt in klaren, sandigen Urwaldbächen des Amazonasgebietes und bohrt nach SATTLER nicht nur in morschem, sondern auch in sehr festem Holz. Die Larven von *Tortopus* erzeugen ähnliche Gänge in Lehm und weichem Sandstein, gelegentlich auch in verrottetem Holz (s. SCOTT, BERNER & HIRSCH 1959). *Tortopus incertus* ist aus den südöstlichen USA (z. B. Savannah-River) bekannt. Die Wohnbauten im Uferlehm sind U-Gänge, die senkrecht zur Oberfläche angebracht sind.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Die systematische Gliederung der Polymitarcidae erfolgt nicht einheitlich (vgl. DEMOULIN 1958, EDMUNDS 1962, 1972, ILLIES 1968, LANDA 1969, TSHERNOVA 1970). In der jüngsten Fachliteratur werden drei Unterfamilien (Polymitarcinae [= Ephoroninae] mit *Ephoron*, Asthenopodinae [*Asthenopus*, *Asthenopodes* und *Povilla*] und Campsurinae [*Campsurus*, *Tortopus*]) unterschieden. Die hier besprochenen Eintagsfliegenlarven sind vorwiegend Angehörige der Asthenopodinae. Bei den grabenden Ephoroninae sind die Mandibeln relativ schwach, bei den grabend-bohrenden Campsurinae sind sie mittelkräftig und bei den ausschließlich holzbohrenden Asthenopodinae sehr kräftig.

Deutung der fossilen Lebensspuren; ökologische und zoogeographische Aussagen

Wie aus den obigen Kapiteln hervorgeht, handelt es sich bei den fossilen Lebensspuren um u-förmige Spreitenbaue in Hölzern, wie sie in ähnlicher Weise von bestimmten Ephemeropterenlarven erzeugt werden. Entsprechend der morphologischen Übereinstimmung können die fossilen Lebensspuren auf Larven von Eintagsfliegen aus der Verwandtschaft der Polymitarciden (= Eophoronidae) zurückgeführt werden.

Die kennzeichnende Ausbildung und das Vorkommen dieser fossilen Lebensspuren (Spreitenbauten im Holz) gestatten eine Abtrennung von anderen fossilen Lebensspuren und damit deren taxonomische und nomenklatorische Abtrennung von ähnlichen Spurenfossilien. So sind fossile Spreitenbauten seit langem als *Rhizocorallium* und *Corophioides* (= „*Arenicoloides*") bekannt und beschrieben worden. Es handelt sich jedoch um U-Gänge mit Spreiten in marinen Gesteinen, wie sie etwa von Ringelwürmern (Anneliden: Polychaeten) oder Crustaceen in lockerem Sediment erzeugt werden. Spreitenbaue sind auch aus organischen Hartsubstanzen (z. B. Muschelschalen) bekannt, wobei polychaete Anneliden (z. B. *Polydora*) als Erzeuger in Betracht kommen (vgl. TAUBER 1944).

Nach der Ähnlichkeit bzw. Übereinstimmung mit den Lebensspuren von rezenten Polymitarciden (Asthenopodinae) wird der fossile Lebensspurentyp aus dem Wiener Becken als *Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp. bezeichnet, gemäß dem Usus, fossile Lebensspurentypen nomenklatorisch zu bezeichnen. Als Holotyp wird der Rest aus dem Pannon von Hennersdorf bestimmt. Im Sinne von SEILACHER (1953) handelt es sich um Domichnia, nach der Gliederung von VIALOV (1968, 1972) um die Gruppe der Arboforoidea.

Die aus fossilen Hölzern sonst bekannt gewordenen Lebensspuren (z. B. *Anobichnium*, *Martesites*) sind meist nur einfache oder verzweigte Gänge bzw. Gangsysteme, wie sie von Käfern, Holzwespen oder Bohrmuscheln erzeugt werden, jedoch keine u-förmigen Spreitenbauten.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Asthenopodichnium nov. gen.

Derivatio nominis: Nach der Ähnlichkeit mit Wohnbauten von Asthenopodinen.

Diagnose: u-förmige Spreitenbauten in Holz, senkrecht zur Stammoberfläche angeordnet.

Asthenopodichnium xylobiontum n. g. n. sp. (Abb. 2, Taf. II, Fig. 1).

Derivatio nominis: Nach der Anlage dieser Lebensspuren in Holz.

Diagnose: u-förmige Spreitenbauten mit einem Röhrendurchmesser von 1,5—3 mm. Höhe (Tiefe) der U-Bauten bis zu 20 mm.

Holotypus: Naturhist. Mus. Wien, Geol.-paläont. Abt., Acqu. No. 1905/VII/8.

Herkunft: Hennersdorf S Wien.

Alter: Pannon, Zone E.

Mit der Deutung von *Asthenopodichnium* n. g. als Lebensspuren von Ephemeropterenlarven sind noch weitere Aussagen möglich. Es handelt sich zweifellos um Wohnbauten (Domichnia). Dies kann nach den Befunden an rezenten holzbohrenden Ephemeropterenlarven (niemals Holzreste im Darm, nur Detritus als Darminhalt) als gesichert gelten. Freßbauten und Puppenwiegen sind demnach auszuschließen. Mit der obigen Deutung ist auch die Frage, ob terrestrisch oder aquatisch, beantwortet. Die Lebensspuren sind zweifellos aquatischer Herkunft, da die Eintagsfliegenlarven als Wasserbewohner nur die submersen Teile von Holzgewächsen etc. befallen. Etwas schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach der Salinität der Gewässer. Bekanntlich entsprechen die mittleren Congerienschichten (Zone E des Pannon nach Papp) nach der autochthonen Molluskenfauna einem Brackwassermilieu (= Kaspibrack der alten Literatur). Das Vorkommen von Süßwassermollusken sowie von Resten von Landtieren und Landpflanzen weist — zusammen mit geomorphologischen Befunden — auf das nahe Land bzw. eine nahe Flußmündung hin (vgl. Papp & Thenius 1954), so daß nicht nur mit bodenständigen, sondern auch mit allochthonen Elementen zu rechnen ist. Die rezenten Ephemeropterenlarven sind ausschließlich Süßwasserbewohner, die in einem ständigen Brackwassermilieu nicht überleben können. Nur einzelne besonders resistente Gattungen, wie *Cloeon*, *Centroptilum* und *Ephemera* vertragen nach Illies (1968) Salinitätskonzentrationen bis maximal 3‰. Nach Petr (in litt.) kommt die im Lehm grabende *Plethogenesia* (Palingeniidae) in Neuguinea im Purari-Fluß ausnahmsweise im Gezeitenbereich vor. Demnach ist anzunehmen, daß die Reste mit den Lebensspuren eingeschwemmt wurden und die Erzeuger abgestorben waren. Dafür spricht auch die Besiedlung einzelner Spreitengänge durch juvenile Congerien, worauf bereits Papp & Thenius (1954: 28) hingewiesen haben.

Die erwähnten Größenunterschiede der Spreitenbauten erklären sich aus der unterschiedlichen Größe der Larven bzw. Nymphen. Die Lebensdauer der

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

rezenten Ephemeropterenlarven schwankt bei den einzelnen Arten von (meist) einem bis zu (maximal) drei Jahren. Sie kann aber auch nur einige Monate betragen, indem bis zu drei Generationen pro Jahr von Ephemeropteren bekannt sind. Wie rezente Vergleichsobjekte zeigen, erfolgte der Befall der Hölzer anscheinend im entrindeten Zustand, sei es bei Treibhölzern, sei es bei abgestorbenen, aber noch wurzelnden Stämmen. Da der Pannonsee als eigentlicher Lebensraum dieser Eintagsfliegenlarven nicht in Betracht kommt, dürfte dieser ein langsam fließendes Gewässer gewesen sein. Dafür spricht der Befund von W. KLAUS, wonach ein limnotelmatisches Milieu anzunehmen ist. Etwas problematischer sind die Aussagen hinsichtlich Klima und Tiergeographie. Während *Povilla* und *Asthenopus*-Arten gegenwärtig Bewohner tropischer Breiten (Palāo- und Neotropis) sind, kommt *Tortopus* in der warmgemäßigten Zone der südlicheren Nearktis (USA) vor. Letzteres würde den Befunden nach der Flora aus der Zone E des Pannons im Wiener Becken entsprechen.

Nach der Landschneckenfauna ist für die Zone E des Pannon ein mediterranes Klima anzunehmen (LUEGER 1978).

Zu den tiergeographischen Beziehungen läßt sich nur sagen, daß die rezenten Vergleichsgattungen *Povilla* und *Tortopus* einerseits auf den Raum Südostasien, andererseits auf das südöstliche Nordamerika hinweisen, wodurch sich Parallelen mit der damaligen Flora ergeben.

Ergebnis

Aus dem Jung-Miozän (Pannon Zone E) des Wiener Beckens werden Lebensspuren (Wohnbauten) von Ephemeropterenlarven aus der Verwandtschaft der Polymitarciden (Asthenopodinae) beschrieben. Damit ist der erstmalige Nachweis von Eintagsfliegenlarven (Polymitarcidae = Ephoronidae) für das Jungtertiär des Wiener Beckens erfolgt. Fossile Polymitarciden sind nach ILLIES (1968) aus dem baltischen Bernstein (Oligozän) und neuerdings auch aus dem Bernstein der Dominikanischen Republik bekannt.

Danksagung

Durch Überlassung von Originalmaterial bzw. Fotos, ferner für Hinweise auf Literatur oder zusätzliche Angaben über Beobachtungen bin ich Frau Prof. Dr. A. STRENGER, Wien, und folgenden Herren zu Dank verpflichtet: Hofrat Prof. Dr. F. BACHMAYER, Wien, Dr. B. GRUBER, Wien, wiss. O.-Rat Dr. A. KALTENBACH, Wien, Prof. Dr. W. KLAUS, Wien, Prof. Dr. A. PAPP, Wien, Dr. T. PETR, Waigani, Neu-Guinea, Dr. O. SCHULTZ, Wien, Prof. Dr. F. STEININGER, Wien, und Studienrat Dr. H.-H. VOGT, Alzenau. Die Zeichnungen wurden von Herrn N. FROTZLER, die Fotos von Herrn Ch. REICHEL, beide Institut für Paläontologie, Wien, angefertigt.

Literatur

ABEL, O. (1923): Rätselhafte Bohrgänge im Flußschlamm der March in Niederösterreich. — Paläont. Z., 5: 96—97, Berlin.

— (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. — XV + 644. — Jena (G. Fischer).

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

CHAMBERLAIN, C. K. (1975): Recent Lebensspuren in nonmarine aquatic environments. — In: FREY, R. (ed.): The study of trace fossils. 431—458. — Berlin—New York (Springer).

CORBET, S. A., R. D. SELLICK & N. G. WILLOUGHBY (1974): Notes on the biology of the mayfly *Povilla adusta* in West-Africa. — J. Zool. London, **172**: 491—502. — London.

DEMOULIN, G. (1958): Nouveau schema de classification des Archodontes et des Ephéméroptères. — Bull. Inst. Roy. sci. natur. Belgique, **34** (27): 1—19. — Bruxelles.

EDMUNDS, G. F. (1962): The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera. — Syst. Zool., **11**: 22—31. — USA.

— (1972): Biogeography and evolution of Ephemeroptera. — Ann. Rev. Entomol., **17**: 21—42. — Palo Alto.

FREY, R. W. (ed.) (1975): The study of trace fossils. — XIV + 562 S. — Berlin—New York (Springer).

HÄNTZSCHEL, W. (1975): Trace fossils and problematica. — 2nd ed. — Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. **W**, Miscellanea, Suppl. 1, 1—269. — Lawrence.

HARTLAND-ROWE, T. (1953): Feeding mechanism of an ephemeropteran nymph. — Nature, **172**: 1109—1110. — London.

— (1958): The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. — Rev. Zool. Botan. Afr., **58** (3/4): 185—202. — Bruxelles.

HUNT, B. P. (1953): The life history and economic importance of a burrowing mayfly, *Hexagenia limbata*, in southern Michigan lakes. — Bull. Inst. Fish. Res. No. 4, Dept. of Conservation, Univ. Michigan, 1—151.

ILLIES, J. (1968): Ephemeroptera (Eintagsfliegen). — Handbuch d. Zool., **4** (2) 2/5: 1—63. — Berlin.

KOLBE, H. J. (1888): Zur Kenntnis von Insektenbohrgängen in fossilen Hölzern. — Z. deutsch. geol. Ges., **40**: 131—137, 1 Tf. — Berlin.

LANDA, V. (1969): Comparative anatomy of mayfly larvae (Ephemeroptera). — Acta Entomol. Bohemoslav., **66**: 289—316. — Praha.

LUEGER, J. P. (1978): Klimaentwicklung im Pannon und Pont des Wiener Beckens aufgrund von Landschneckenfaunen. — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. 1978 (6): 137—149. — Wien.

NEEDHAM, J. G., J. R. TRAVEN & YIN-CHI HSU (1935): The Biology of Mayflies. With a systematic account of North American species. — XIV + 759. — Ithaca (Comstock Publ. Co.).

PAPP, A. (1949): Über Lebensspuren aus dem Jungtertiär des Wiener Beckens. — Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. I, **158**: 667—670. — Wien.

— (1951): Das Pannon des Wiener Beckens. — Mitt. Geol. Ges. Wien, **39—41**: 99—193. — Wien.

— & E. THENIUS (1954): Vösendorf — ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. — Mitt. Geol. Ges. Wien, **46**: 1—109, 15 Taf. — Wien.

PETR, T. (1970): Macroinvertebrates of flooded trees in the man-made Volta Lake with special reference to the burrowing mayfly *Povilla adusta* Navas. — Hydrobiologica, **36**: 373—398. — The Hague.

— (1971): Lake Volta — a progress report. — New Scientist & Sci. J., **49** (736): 178—182. — London.

SATTLER, W. (1967): Über die Lebensweise, insbesondere des Bauverhaltens neotropischer Eintagsfliegen-Larven (Ephemeroptera, Polymitarcidae). — Beitr. neotrop. Fauna, **5**: 89—110. — Stuttgart.

SCHENK, E. (1937): Insektenfraßgänge oder Bohrlöcher von Pholadiden in Ligniten aus dem Braunkohlenflöz bei Köln. — N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd. **77** (B): 392—401. — Stuttgart.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

SCOTT, D. C., L. BERNER & A. HIRSCH (1959): The nymph of the mayfly genus *Tortopus* (Ephemeroptera: Polymitarcidae). — Ann. Entom. Soc. Amer., **52**: 205—213. — Washington.

SEILACHER, A. (1953): Studien zur Palichnologie. 1. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **96**: 421—452. — Stuttgart.

TAUBER, A. F. (1944): Über prämortalen Befall von rezenten und fossilen Molluskenschalen durch tubicole Polychaeten (Spionidae). — Palaeobiologica, **8**: 154—172. — Wien.

TOBIEN, H. (1965): Insekten-Fraßspuren an tertiären und pleistozänen Säugetier-Knochen. — Senckenberg. leth., **46a**: 441—451. — Frankfurt/M.

TSHERNOVA, O. A. (1970): On the classification of fossil and recent Ephemeroptera. — Entomol. Obozr., **49**: 124—145 (engl. Summ.). — USSR.

ULMER, G. (1939): Eintagsfliegen (Ephemeroptera) von den Sunda-Inseln. — Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. **16**: 443—692. — Stuttgart.

VEJABHONGSE, N. P. (1937): A note on the habits of may-fly and the damage caused by its nymphs. — J. Siam Soc. Natur. Hist., Suppl.: 53—56. — Bangkok.

VIALOV, O. S. (1968): Materials to classification of fossil traces and vital activities of organisms. — Paleont. Sbornik, **1** (5): 125—129. — Lvov.

— (1972): The principles of the classification of traces of life. — Paleont. Sbornik, **1** (9): 60—66. — Lvov.

WEILER, W. (1932): Die geologische Abteilung des Museums der Stadt Worms. — Der Wormsgau, **1**: 350—353. — Worms.

WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. — 1—682 S. — Berlin—Wien (Springer).

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1—3. Fossile und rezente Lebensspuren von Ephemeropterenlarven in Hölzern. Fig. 1. Xylit aus der jungtertiären Braunkohle von Köln mit Lebensspuren. Nach SCHENK 1937. Fig. 2. Rezentes Holzstück aus dem Volta-Stausee (Ghana) mit Bohrgängen von *Povilla adusta*. Foto T. PETR. Fig. 3. Xylit aus dem Pannon (Zone E) von Brunn—Vösendorf S Wien mit Lebensspuren von Ephemeropterenlarven (*Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp.). Maßstab entspricht jeweils 5 cm. Original Institut für Paläontologie Universität Wien.

Tafel 2

Fig. 1. *Asthenopodichnium xylobiontum* n. g. n. sp. Holotypus. Mittel-Pannon (Zone E) von Hennersdorf S Wien. Konkretion mit Lebensspuren (Spreitengänge) von Ephemeropterenlarven im einstigen Holz in Steinkernerhaltung. Maßstab = 5 cm. Original Naturhist. Museum Wien, Geol.-paläont. Abteilung, Acqu. No. 1905/VII/8.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

1

2

3

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Thenius Erich

Artikel/Article: Lebensspuren von Ephemeropteren-Larven aus dem Jung-Tertiär des Wiener Beckens. 177-188