

Subfossile Gliederfüßer von Salzsee-Ufern im nördlichen Namibia (Arthropoda: Solifugae, Scorpiones, Chilopoda, Diplopoda, Insecta)

Mursch, André; Steffan, A. Wilhelm

1. Aufgabenstellung

Einer der Verfasser (A. W. Steffan) fand am weiten Flachufer eines Salzsees im nördlichen Namibia zufällig umfangreiche organismische Ablagerungen bzw. eine Unzahl von in eine obere Salzkruste eingebetteten toten Gliederfüßern. Dieser ungewöhnliche Fund veranlaßte ihn zu folgenden Überlegungen:

- (a) Wie kam diese Thanatozönose zustande?
- (b) Handelt es sich um eine primäre Totengemeinschaft, also um eine Ablagerung am Sterbeort dieser Organismen, oder um eine sekundäre Totengemeinschaft, also um eine Ablagerung (nicht nur entfernt vom Lebensort, sondern auch) entfernt vom Sterbeort derselben?
- (c) Ist es möglich, diese Ablagerungen rezenter Organismen unter aktuopaläontologischen Gesichtspunkten zu betrachten und damit Aufklärung über Fossilisationsvorgänge vergangener Erdperioden zu gewinnen? Voraussetzung für die Beantwortung dieser Fragen ist zunächst die Untersuchung der Zusammensetzung dieser Thanatozönose nach Arten und höheren taxonomischen Einheiten. Es ist also zuerst zu klären:
- (d) Welche Auswahl lag bei ihrer Entstehung vor, d.h. welche der in der näheren und weiteren Umgebung vorkommenden Gliedertiergruppen sind vertreten, und welche sind nicht vertreten, und warum sind diese nicht vertreten?
- (e) Und wie sind die der Thanatozönose zugehörenden Tiere dort hingelangt: Handelt es sich um limnische Tiere, die an oder zumindest in der Nähe ihres Lebensortes gestorben und dann in die Salzkruste eingebettet worden sind? Oder aber handelt es sich um terrestrische Tiere, die aus der näheren oder weiteren Umgebung aktiv (gerichtet, irrtümlich) an ihren lebensfeindlichen Sterbeort gelangt sind? Oder sind sie aus ihren Lebensorten im terrestrischen Bereich passiv (durch Wind, Regengüsse, Überschwemmungen) hier hingetragen worden? Und waren sie bereits vor diesem Transport tot, oder sind sie durch diese Elemente lebend verfrachtet und im salzigen Wasser oder salzigen Uferschlamm festgehalten worden und erst hier gestorben?

Zur Klärung auch dieser grundlegenden Fragestellungen ist die Bestimmung und Zuordnung der gefundenen Individuen notwendig sowie die Kenntnis ihrer Lebensweisen. Die folgenden Ausführungen befassen sich zunächst mit diesem Teil der gestellten Aufgabe.

2. Lage und Beschreibung der Fundstelle

Die Fundstelle der Thanatozönose liegt am Nordufer eines Salzsees, bzw. einer im Zentrum noch Wasser speichernden Salzpfanne nördlich des Etoscha-Nationalparks, etwa 60 km SSW' der Stadt Oschakati im Ovamboland / Namibia. (Sie diente seit jeher der Salzgewinnung durch die einheimische Bevölkerung). Die viele km² große Salzpfanne grenzt im Norden mit einem 2 -3 m hohen und bis zu 200 m breiten meist grasbestandenen oder sandigen Hang an Dornbusch-Savanne; im Süden befinden sich auch Palmenhaine, an den anderen Ufern zum Teil auch Grassteppe.

Nur am Nordufer erstreckte sich zum Sammelzeitpunkt zwischen dem wasser-gefüllten Pfannenzentrum und der Hangunterkante eine bis zu 800 m breite, ganz sanft geneigte ebene Strandfläche. Auch sie war zweifellos nach starken Regenfällen einige cm bis zu 1 m hoch mit Wasser bedeckt, das dann versickert oder verdunstet ist. Die etwa 300 m breite äußere (ufernahe) Zone dieser Strandfläche bestand aus einer trockenen, feinkristallinen Salzkruste, die innere dagegen aus einer nachgiebig-feuchten grobkristallinen. Unter der bis zu 1 cm dicken Kruste der äußeren Zone lag schwach feuchter, sandig-kalkiger Moder.



Abb. 1: Blick vom Nordufer auf eine im Zentrum wassergefüllte Salzpfanne mit breitem Salzkrustenstrand und sandigen Zulaufrienen im Vordergrund.-
(Foto: A. W. Steffan 2.3.1991)

Im inneren Ring der äußeren Zone fanden sich weite Flächen, die dicht mit feinem pflanzlichen und tierischen Zerreibsel bedeckt waren; und zwischen diesem lagen fest mit der Salzkruste verbunden mehr oder weniger vollständig erhaltene Außen-

skelette meist kleinerer Insekten, vor allem von Ameisen und Termiten. Solche Einbettungen kleinerer und auch mittelgroßer Insektskelette fanden sich auch weiter zum Ufer hin überall dort, wo Baumstamm-Reste oder Palmwedel-Rippen abgelagert waren und anscheinend Strömungsbarrieren dargeboten hatten, hinter denen an der Wasseroberfläche driftendes Material sich ansammeln konnte. Zwischen diesen und noch weiter zum Ufer hin fanden sich kleiner-flächige Einbettungsflecken, die meist nur aus einigen wenigen Exemplaren größerer Insekten oder z.B. auch Skorpionen bestanden. Noch weiter zum Ufer hin lagen einzeln oder zu zweit eingebettet die größten der aufgefundenen Gliedertiere, z.B. Hundert- und Doppelfüßer. In den der Fundbeobachtung und -Entnahme vorangegangenen Wochen war im Gebiet kein Regen gefallen, so daß die die Gliedertierskelette einbettende Salzkruste an der Oberfläche völlig starr und trocken war.



Abb. 2: Blick vom Salzkustenstrand gegen das Nordufer einer Salzpfanne mit weitflächigen organismischen Ablagerungen bzw. Salzkrusteneinbettungen.- (Foto: A. W. Steffan 2.3.1991)

3. Materialentnahme und Bearbeitung

Die Fundstelle des zu bearbeitenden Materials wurde von einem der Verfasser (A Wilhelm Steffan) im März 1991 entdeckt; seine Aufsammlungen erfolgten 1991-03-02/-03. Das hier bearbeitete Material bestand ursprünglich aus im Uferbereich des Salzsees ausgestochenen rechteckigen Handstücken von 10 x 20 bis 25 x 40 cm Größe. Sie enthielten Pflanzenreste und Gliedertiere, die in eine etwa 0,3 - 0,6 cm dicke Salzkruste fest eingebettet waren. Da sie nicht mittels Kunststoffdurchtränkung haltbar gemacht worden waren, sind sie unter humiden mitteleuro-

päischen Laborbedingungen zerfallen. Die auf diese Weise freigewordenen einzelnen Individuen ließen noch einwandfrei die Einbettungslage erkennen, aber nicht mehr die ursprüngliche Ausrichtung am Einbettungsort und die Ausrichtung zueinander. Die freigewordenen Tiere bzw. die erhaltenen Skelettreste erlaubten aber dann eine Betrachtung von allen Seiten und damit die leichtere Determination. Die Bestimmungsarbeiten wurden ganz überwiegend erst 1996 durch einen der Verfasser (André Mursch), vorgenommen. Die ursprüngliche Lage und Ausrichtung der eingebetteten Tiere kann noch anhand von Farbdiapositiven und Farblichtbildern (Foto: A. W. Steffan 1991-03-02/-03) vorgenommen werden. Zur Klärung weiterer Fragen sind neue Aufsammlungen subfossiler Exemplare sowie Lebendfänge von Insekten in der weiteren Umgebung der Thanatozönose vorgesehen.



Abb. 3: Aus Zusammenschwemmungen hervorgegangene Ablagerung bzw. Salzkrusteneinbettungen von zahlreichen Vertretern verschiedener Kerbtierordnungen.- (Foto: A. W. Steffan)

4. Liste der nachgewiesenen Species, geordnet nach Classes, Ordines, Familiae, Genera

4.1 Classis Arachnida (Spinnentiere)

Ordo Solifugae (Walzenspinnen): Familia Solpugidae (1) *Zeria monteiri* (Pocock 1895).

Ordo Scorpiones (Skorpione): Familia Buthidae: (2) gen. sp. indet. (3) gen. sp. indet.-

Familia Scorpionidae: (4) gen. sp. indet..

4.2 Classis Myriapoda (Tausendfüßer)

Subclassis Chilopoda (Hundertfüßer): Ordo Scolopendromorpha: Familia Scolopendridae (Skolopender): (5) gen. sp. indet.

Subclassis Diplopoda (Doppelfüßer): Ordo Chilognatha: Familia Julidae: (6) gen. sp. indet.



Abb. 4: Salzkrusteneinbettungen von anscheinend mehrfach umgelagerten Kerbtieren und Kerbtierresten im Strömungsschatten von größeren Baumstammresten. (Foto: A. W. Steffan)

4.3 Classis Insecta (Kerbtiere)

- Ordo Odonata** (Libellen): Subordo Anisoptera (Großlibellen): **Familia Aeshnidae**: (7) *Anax tristis* Ha-gen 1867
- Ordo Blattodea** (Schaben): (8) gen. sp. indet.
- Ordo Mantodea** (Fangschrecken): **Familia Mantidae**: (9) *Pyrgomantis* Gerstäcker 1869 sp. indet.
- Ordo Isoptera** (Termiten): **Familia Termitidae**: (10) gen. sp. indet., (11) gen. sp. indet.- **Familia Hodo-termitidae** (Ermtetermiten): (12) gen. sp. indet.
- Ordo Caelifera** (Kurzfühlerschrecken): **Familia Acrididae**: Subfamilia Truxalinae: (13) *Truxalis* sp. in-det.- **Familia Catantopidae**: (14) gen. sp. indet., (15) gen. sp. indet.
- Ordo Ensifera** (Langfühlerschrecken): **Familia Gryllidae**: (16) gen. sp. indet.
- Ordo Homoptera** (Pflanzensauger): **Familia Cicadidae**: (17) gen. sp. indet., (18) gen. sp. indet.
- Ordo Heteroptera** (Wanzen): **Familia Nepidae** (Wasserskorpione): (19) *Laccotrephes* sp. indet., (20) gen. sp. indet.- **Familia Scutelleridae** (Schildwanzen): (21) gen. sp. indet., (22) gen. sp. indet.- **Familia Dinidoridae**: (23) *Coridius* sp. indet.- **Familia Pentatomidae** (Baumwanzen): (24) gen. sp. indet.- **Familia Reduviidae** (Raubwanzen): Subfamilia Ectrichodiinae: (25) gen. sp. indet., (26) gen. sp. indet.; Subfamilia Harpactorinae: (27) gen. sp. indet.- **Familia Lygaeidae** (Bodenwanzen): (28) gen. sp. indet.; Subfamilia Lygaeinae: (29) gen. sp. indet.- **Familia Alydidae** (Langwanzen): Subfamilia Leptocorisinae: (30) *Stenocoris* sp. indet.- **Familia Pyrrhocoridae**: (31) *Dysdercus* sp. indet.- **Familia Coreidae** (Lederwanzen): (32) gen. sp. indet..
- Ordo Lepidoptera** (Schmetterlinge): **Familia Sphingidae** (Schwärmer): (33) gen. sp. indet.- **Familia Saturniidae** (Augenspinner): (34) gen. sp. indet., (35) gen. sp. indet.
- Ordo Coleoptera** (Käfer): Subordo Adephaga: **Familia Cicindelidae** (Sandlaufkäfer): Subfamilia Cicindelinae: Tribus Cicindelini: (36) gen. sp. indet.; Subfamilia Mantichorinae: (37) *Mantichora* sp. in-det., **Familia Carabidae** (Laufkäfer): Subfamilia Anthiinae: (38) *Anthia circumscripta*, (39) *Anthia limbata* Dejean 1831, (40) *Anthia* sp. indet., (41) gen. sp. indet.; Subfamilia Scaritinae: (42) *Passalidius fortipes* (Boheman 1860); Subfamilia Harpalinae: (43) gen. sp. indet.; Subfamilia Pterostichinae: (44) gen. sp. indet.- **Familia Dytiscidae** (Schwimmkäfer): (45) *Cybister* sp. indet., (46) gen. sp. indet..

Subordo **Polyphaga**: **Familia Scarabaeidae** (Blatthornkäfer): Subfamilia Scarabaeinae: (47) *Catharsius heros* Hope 1837, (48) *Scarabaeus* sp. indet., (49) *Scarabaeus* sp. indet., (50) *Gymnopleurus* sp. indet., (51) *Onthophagus* sp. indet., (52) gen. sp. indet., (53) gen. sp. indet.; Subfamilia Dynastinae (Nashornkäfer): Tribus Oryctini: (54) *Oryctes boas* Fabricius, Tribus Pentodontini: (55) gen. sp. indet.; Subfamilia Rutelinae (Laubkäfer): (56) gen. sp. indet.; Subfamilia Melolonthinae (Maikäfer): (57) gen. sp. indet.; Subfamilia Cetoniinae (Rosenkäfer): Tribus Cetoniini: (58) *Pachnoda rufa* DeGeer, (59) gen. sp. indet., (60) gen. sp. indet., (61) gen. sp. indet.- **Familia Trogidae**: (62) *Trox rusticus* Fähræus 1857.- **Familia Buprestidae** (Prachtkäfer); Subfamilia Julodinae: (63) *Sternocera* sp. indet., (64) gen. sp. indet.; Subfamilia Chalcophorinae: (65) gen. sp. indet.- **Familia Elateridae** (Schnellkäfer): (66) gen. sp. indet.- **Familia Tenebrionidae** (Schwarzkäfer): Subfamilia Tenebrioninae: (67) gen. sp. indet., (68) Subfamilia Opatrinae: *Anomalipus elephas elephas* Fähræus 1870; Subfamilia Tentyriinae: (69) *Eurychora* sp. indet., (70) *Zophosis* sp. indet., (71) gen. sp. indet., (72) gen. sp. indet.- **Familia Meloidae** (Ölkäfer): (73) *Cyaneolytta* sp. indet.; Tribus Mylabrini: (74) gen. sp. indet.- **Familia Cerambycidae** (Bockkäfer); Subfamilia Cerambycinae: (75) gen. sp. indet.; Subfamilia Prioninae: (76) *Acanthophorus* sp. indet., (77) gen. sp. indet.; Subfamilia Lepturinae: (78) gen. sp. indet.- **Familia Chrysomelidae** (Blattkäfer): (79) gen. sp. indet.- **Familia Curculionidae** (Rüsselkäfer): (80) gen. sp. indet.; Subfamilia Brachycerinae: (81) gen. sp. indet., (82) gen. sp. indet..

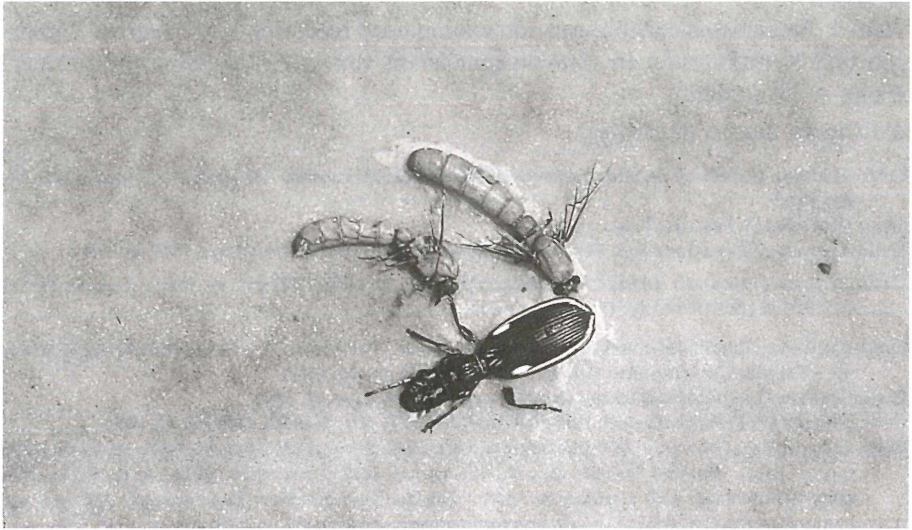


Abb. 5: Strandoberfläche mit fein auskristallisiertem und eine feste Kruste bildendem Salz, in die hier ein Exemplar von *Anthia limbata* (Col.: Carab.) und zwei männliche Treiberameisen (Hym.: Dorylidae) fest eingebettet sind.- (Foto: A. W. Steffan)

Ordo Hymenoptera (Hautflügler): Subordo **Apocrita** (Taillenwespen): **Familia Pompilidae** (Wegwespen): (83) gen. sp. indet., (84) gen. sp. indet.- **Familia Sphecidae** (Grabwespen): Subfamilia Sphecinae: (85) *Sphex* sp. indet., (86) gen. sp. indet.; Subfamilia Nyssoninae: (87) gen. sp. indet.- **Familia Formicidae** (Ameisen): Subfamilia Dorylinae (Treiberameisen): (88) *Dorylus* sp. indet.; Subfamilia Ponerinae: (89) gen. sp. indet.. Subfamilia Myrmicinae: (90) gen. sp. indet..

Ordo Diptera (Zweiflügler): Subordo **Brachycera** (Fliegen): (91) gen. sp. indet..

5. Erörterung der möglichen Einbettungsweisen

5.1 Solifugae

Die Solifugae sind durch 2 adulte ♀ ♀ der großen Art *Zeria monteiri* (Familie Solpugidae), sowie durch den Kopf eines ♂ vertreten. Die beiden ♀ ♀ liegen mit der Ventralseite nach unten eingebettet und sind am Opisthosoma, dem am schwächsten sklerotisierten Leibesabschnitt, mehr oder minder verwittert. Entsprechend ihrer großen Agilität können Walzenspinnen leicht in natürliche oder unnatürliche Fallen hineinlaufen. Da sie sich räuberisch von größeren, oft sehr wehrhaften Bodenarthropoden ernähren, wie z.B. von den in der Thanatozönose ebenfalls auftretenden Skorpionen, könnten sie zusammen mit diesen eingeschwemmt worden sein. Die vorliegende geringe Stückzahl steht in Einklang mit ihrer innerartlichen Unverträglichkeit und ihrem Kannibalismus.

5.2 Scorpiones

Es liegen 10 Tiere aus 3 Arten vor; 2 zählen zu den Buthidae, eine weitere zu den Scorpionidae. Mit Ausnahme eines in Rückenlage vorgefundenen Exemplars sind alle übrigen, soweit vollständig, mit der Dorsalseite nach oben eingebettet. Die kleine Anzahl entspricht ihrer solitären Lebensweise und geringen Populationsdichte. Als räuberische Tiere, die sich überwiegend von Bodenarthropoden ernähren, haben sie in der Umgebung des Salzsees offenbar ein reichhaltiges Beutespektrum vorgefunden. Bei ihren Beutezügen können sie irrtümlich ins Wasser hineingelaufen und ertrunken oder aber auch von Regengüssen überrascht und im Uferschlamm steckengeblieben sein.

5.3 Chilopoda

Die vorgefundenen 6 Exemplare gehören einer Art aus der Familie Scolopendridae an. Auch hier ist die kleine Anzahl mit Kannibalismus und entsprechend geringer Populationsdichte erklärbar. 4 Exemplare sind in natürlicher Lage, 2 weitere mit der Ventralseite nach oben eingebettet. Als Prädatoren kleiner Wirbelloser und auch als Aasfresser wurden sie möglicherweise sekundär durch die vielen im Uferbereich umgekommenen oder angeschwemmten Insektenleichen angelockt.

5.4 Diplopoda

Es liegen 2 große Exemplare aus der Familie Julidae vor, beide lateral eingebettet, davon eines fast vollständig unterhalb der Salzkruste. Ihrer Ernährung von verrottem tierischen und pflanzlichen Material entsprechend wurden sie vielleicht durch konzentrierte Anhäufungen von am Seeufer ertrunkenen oder tot an- oder eingespülten Arthropoden angelockt. Ihrer langsamen Fortbewegungsweise gemäß

können sie im Uferschlamm steckengeblieben und ertrunken sein, oder aber bei starken Regengüssen direkt eingeschwemmt worden sein.

5.5 Odonata

Das einzige vorgefundene und der durch ihre Größe auffallenden Art *Anax tristis* angehörende weibliche Exemplar war mit der Dorsalseite nach oben eingebettet und bis auf das Fehlen von Kopf und Flügel-Apices gut erhalten. Da eine Larvalentwicklung im Salzsee nicht möglich ist, muß dieses eine Exemplar auf der Wanderung oder bei der Jagd nach anderen kleineren Insekten auf die Wasseroberfläche gefallen und ertrunken sein.

5.6 Isoptera

Termiten sind mit 3 Arten und insgesamt 205 Individuen im untersuchten Material vorhanden. Alle Exemplare sind Geschlechtstiere, wie sich an den Flügelstummeln deutlich erkennen läßt. Ihre ursprüngliche Lage in der Salzkruste ist nicht mehr bei allen Individuen festzustellen; meist scheint die Einbettung mit der Dorsalseite nach oben oder unten gegenüber Seitenlagen zu dominieren. Dies deutet auf ein erst nachträgliches Verwittern der sperrigen Flügel hin, die eine Seitenlage erschweren, und den anschließenden Umtransport durch Wasserbewegungen. Die vorgefundene Individuenanzahl steht zweifellos in Beziehung zu Hochzeitsflügen, bei denen die Tiere auf die Wasseroberfläche geweht oder dort irrtümlich gelandet sind. Andererseits ist denkbar, daß sie zum Teil auch bei den die Hochzeitsflüge ja auslösenden Regenfällen von diesen über dem Trockenen überrascht, niedergeschlagen und in den Salzsee massenhaft eingeschwemmt worden sind.

5.7 Mantodea

Fangschrecken sind durch ein männliches Exemplar einer *Pyrgomantis*-Species vertreten. Das Tier war in Rückenlage in der Salzkruste eingebettet und ist nur im Bereich von Caput- und Thorax gut erhalten. Eine irrtümliche Landung des vollgeflügelten Männchens auf der Wasseroberfläche ist möglich, wahrscheinlicher jedoch die Einschwemmung eines gestorbenen oder lebend vom Regen überraschten Tieres.

5.8 Blattodea

Schaben sind nur mit einem fragmentarisch erhaltenen, in Rückenlage eingebetteten Exemplar vertreten. Ihrer meist polyphagen Ernährungsweise entsprechend könnte dieses (zwar geflügelte) Tier von den am Seeufer abgestorbenen oder angeschwemmten Pflanzenteilen und Tierleichen angelockt und dabei selbst in der feuchten Salzkruste steckengeblieben oder ins Wasser geraten sein.

5.9. und 5.10 Caelifera / Ensifera

Es liegen 2 Exemplare einer *Truxalis*-Species (Acrididae) sowie 2 Arten der Catantopidae mit 2 bzw. 4 Exemplaren vor. Alle Tiere wurden in Seitenlage eingebettet. Möglicherweise sind sie irrtümlich auf die Wasseroberfläche geflogen oder gesprungen. Entsprechend höherer Populationsdichten müßten weit mehr Vertreter beider Familien gleichermaßen ins Wasser geraten, vielleicht aber (eher als andere terrestrische Insekten) aufgrund sprungartiger Stöße der Metapedes wieder schwimmend ans Ufer gelangt sein. Ähnliches gilt für das die **Ensifera** repräsentierende eine männliche Exemplar einer Gryllidae-Species, das in natürlicher Lage mit der Dorsalseite nach oben eingebettet war. Möglich jedoch ist bei beiden Gruppen, daß tote oder lebende Exemplare durch heftige Regenfälle überrascht vom terrestrischen Bereich her eingeschwemmt worden sind.

5.11 Homoptera

Es liegen 2 Arten der Cicadidae mit 3 und 2 Stücken vor. Alle Exemplare wurden mit der Ventralseite nach oben eingebettet. Sie können irrtümlich auf der Wasseroberfläche gelandet sein, oder aber mit starken Regengüssen eingeschwemmt worden sein.

5.12 Heteroptera

Aus der Familie **Nepidae** sind 2 Arten (davon wenigstens eine zur Gattung *Laccotrepes* gehörend) mit je einem Exemplar erhalten, beide in Rückenlage eingebettet. Da sie keine Dauerbesiedler des Salzsees gewesen sein können, müssen sie von anderen Gewässern zugeflogen oder aus kleineren kurzzeitig in der Umgebung bestehenden Tümpeln eingeschwemmt und hier umgekommen sein.

Die übrigen hier vertretenen Familien der Heteroptera gehören zu den terrestrischen **Geocorisae**: Die Familie Scutelleridae ist hier mit 2 Arten und zusammen 3 Exemplaren vertreten. Aus der Familie Dinidoridae ist eine Art der Gattung *Coridius* in 8 Exemplaren erhalten. Eine Pentatomidae-Species ist mit 2 Exemplaren, die Familie Reduviidae mit 2 Arten der Ectrichodiinae in je einem und einer Harpactorinae-Species in 3 Exemplaren vertreten. Auch hier besteht die Möglichkeit, daß diese Tiere versehentlich auf die Wasseroberfläche geraten und ertrunken sind, oder bei starken Regengüssen aus der terrestrischen Umgebung als Leichen oder lebend überrascht eingeschwemmt worden sind.

5.13 Lepidoptera

Die Schmetterlinge sind durch 2 Arten der Saturniidae mit je einem Exemplar und mindestens einer Art der Sphingidae mit insgesamt 4 Tieren vertreten. Mit Ausnahme eines mit der Dorsalseite nach oben liegenden Sphingidae-Exemplares wa-

ren die anderen Tiere in Rückenlage eingebettet, beide Saturniidae außerdem mit ausgebreiteten Flügeln (dies gilt allerdings auch für die Sphingidae, bedarf aber keiner Erörterung, da Schwärmer nach dem Sklerotisieren der Flügel diese nicht mehr über dem Rücken zusammenklappen). Diese Einbettungslage deutet auf einen Tod durch Ertrinken hin; die Tiere müßten also während des Fluges durch Wind oder Regen auf die Wasseroberfläche hinabgedrückt worden sein oder versehentlich auf dieser gelandet sein.

5.14 Coleoptera

Cicindelidae: Es liegen 2 Arten in je einem Exemplar vor: eine Art der Cicindelidae von etwa 15 mm Länge mit nur fragmentarisch erhaltenem Mesothorax samt Beinen und Elytren; das andere ist ein gut erhaltenes ♀ von *Mantichora* sp., das mit der Ventralseite nach unten eingebettet war. Im südlichen Afrika leben viele flugfähige Cicindelidae-Species in Gewässer-Nähe; sie können sich auch auf der Wasser-Oberfläche fortbewegen. Die kleinere Art mag auf diesem Wege zur Einbettung gelangt sein. Die größere *Mantichora* sp. mit verwachsenen Elytren und in geringer Populationsdichte auftretend ist wahrscheinlich bereits tot oder von Regengüssen überrascht eingeschwemmt worden und ertrunken.

Carabidae: Diese Familie ist arten- und individuen-reich stark vertreten. Besonders auffällig ist die Häufigkeit der Gattung *Anthia*, die mit 3 Arten in 73 Exemplaren vorliegt. Allein *Anthia limbata* ist mit 63, die große *Anthia circumscripta* mit immerhin 9 Individuen vorhanden. Da *Anthia*-Species grundsätzlich apter und meist tagaktiv, dazu agil und optisch orientiert sind, erscheint es ungewöhnlich, daß ausgerechnet diese Gattung so stark repräsentiert ist (auch wenn man ihre Auffälligkeit für den Sammler und dessen dadurch vielleicht verursachte Bevorzugung ihrer Entnahme berücksichtigt). Die Angehörigen der Scaritinae sind Bodenbewohner, die mit ihren dornigen, verbreiterten Vordertibien in der sandigen Gewässerumgebung Höhlen graben. Bei Überflutungen nach starken Regengüssen können sie überrascht und eingeschwemmt worden sein. Möglicherweise aber sind sie als Aasfresser auch von den am Gewässerrand angespülten anderen Insektenleichen angelockt worden und dabei umgekommen.

Dytiscidae: Es liegen 2 Arten mit zusammen 5 Exemplaren vor. 3 Stücke sind mit der Ventralseite nach unten, 2 weitere mit der Ventralseite nach oben eingebettet. Da Larvalentwicklung und Leben dieser aquatischen Käfer im Salzsee nicht möglich gewesen sein kann, müssen sie von benachbarten Süßgewässern zugeflogen und wohl irrtümlich auf der Oberfläche des Salzsees oder seinen salz-glitzernden ausgetrockneten Uferflächen gelandet und hier umgekommen sein.

Scarabaeidae: Die Unterfamilie **Scarabaeinae** ist mit 7 Arten recht stark vertreten, jedoch überwiegend durch Einzelexemplare. Bei einigen Exemplaren (*Scara-*

baeus sp.) treten die abgebrochenen Reste der Postalae seitlich unter den Elytren hervor, was auf ein Einfliegen zumindest dieser Individuen hindeutet. Viele Scarabaeinae-Species nehmen Aas an, so daß zumindest die Vertreter dieser Arten (z.B. die der Gattung *Onthophagus*) durch Insektenleichen am Seeufer angelockt worden und so umgekommen sein könnten. Aus der Unterfamilie **Dynastinae** liegen 2 Arten vor, ein kleiner Vertreter des Tribus Pentodontini in 1 Exemplar, und *Oryctes boas* (Tribus Oryctini), die am weitesten im südlichen Afrika verbreitete Dynastinae-Species, in 3 Exemplaren. Dynastinae sind ebenfalls flugfähig und könnten versehentlich eingeflogen oder von Regengüssen überrascht eingeschwemmt worden sein. Die **Cetoniinae** sind durch 4 Arten vertreten, darunter *Pachnoda rufa* mit 6 und die übrigen 3 Arten mit jeweils nur 1 Exemplar. Nur 1 Tier war lateral, 1 anderes mit der Ventralseite nach oben und alle übrigen in natürlicher Lage eingebettet. Da Rosenkäfer einerseits selten über größere Strecken am Boden laufen und andererseits ausgezeichnete Flieger sind, kommt hier wohl nur ein irrtümliches Landen auf der Wasseroberfläche in Frage.

Trogidae: Es liegt nur ein Exemplar der Art *Trox rusticus* vor, es war mit der Ventralseite nach oben eingebettet. Als Vertreter der im südlichen Afrika artenreichen aassfressenden Trogidae könnte dieses Tier durch am Salzseeufer angespülte tote Insekten angelockt worden und bei Regengüssen hier umgekommen sein.

Buprestidae: Es liegen 3 Arten vor, 1 der Chalcophorinae mit 8 Exemplaren, *Sternocera* sp. als Vertreter der Julodinae mit 2 Exemplaren sowie eine weitere Art dieser Unterfamilie mit 1 Exemplar. Da Prachtkäfer sich allgemein wenig am Boden laufend fortbewegen, andererseits aber gute und schnelle Flieger sind, ist es wahrscheinlich, daß sie irrtümlich auf die Wasser-Oberfläche gerieten..

Elateridae: Im untersuchten Material ist nur 1 Exemplar vertreten, es war in Rückenlage eingebettet. Da Schnellkäfer gute Flieger sind, ist auch hier ein irrtümliches Landen auf der Wasseroberfläche oder Eindriften durch Wind anzunehmen.

Tenebrionidae: Es liegen 17 Exemplare aus 6 Arten vor. Nur die beiden höherrückigen Vertreter der **Adesmiini** waren lateral, die übrigen in natürlicher Lage eingebettet. Die Vertreter der Unterfamilie **Tentyriinae**, hier mit 4 Arten vertreten, sind flugunfähig und vermutlich irrtümlich ins Wasser hineingelaufen oder im Uferschlamm steckengeblieben, wofür auch die überwiegend natürliche Ausrichtung ihrer Einbettung spricht. Da sie sich von Vegetabilien und Aas ernähren, könnten sie durch andere bereits verendete und angespülte Arthropoden angelockt worden sein.

Meloidae: Unter den Meloidae fällt ein Vertreter der Gattung *Cyaneolytta* durch sein häufiges Auftreten - in 31 Exemplaren - auf: 2 Exemplare wurden lateral, 5 in Rückenlage und die übrigen 24 in natürlicher Lage eingebettet. Als langsame Flieger dürften sie passiv auf die Wasseroberfläche geweht worden sein. Die für ihr

Vorkommen notwendigen Wirtsinsekten (Caelifera und Hymenoptera), sind in der Seenumgebung und auch in der Thanatozönose zahlreich vorhanden.

Cerambycidae: Es liegen 6 Exemplare aus 4 Arten vor. Auffällig ist der in 2 Stücken erbeutete große Vertreter der **Prioninae**, *Acanthophorus* sp.. Als Tiere, die sich überwiegend in faulem, feuchten Holz entwickeln, könnten sie mit diesem in das Gewässer geraten sein.

Chrysomelidae: Ein einziges, mit der Ventralseite nach oben eingebettetes Exemplar liegt vor. Als Laubfresser könnte es aus der Umgebung vom Wind eingetrieben oder bei Regengüssen eingeschwemmt worden sein..

Curculionidae: Es liegen 3 Arten mit insgesamt 11 Individuen vor, von denen alle bis auf 1 Exemplar zur Unterfamilie **Brachycerinae** gehören. 7 Stücke sind lateral eingebettet, die übrigen in natürlicher Lage. Zumindest die Brachycerinae-Vertreter sind flugunfähig und daher wahrscheinlich tot oder durch Regengüsse lebend überrascht eingeschwemmt worden.

5.15 Hymenoptera

Pompilidae: Es sind 2 Arten mit je einem Exemplar erhalten, eines wurde lateral, das andere mit der Dorsalseite nach oben eingebettet. Als vielerorts und auch in der Salzseeumgebung häufig kommend, dürfte diese Familie hier unterrepräsentiert sein. Spinnen (besonders Theraphosidae-Species) als Wirte ihrer Larven konnten in der untersuchten Thanatozönose nicht angetroffen werden. Gelegentlicher irrtümlicher Einflug ist wahrscheinlich.

Sphecidae: Es liegen 3 Arten mit insgesamt 23 Exemplaren vor; davon entfallen auf *Sphex* sp. 19; auffällig wenige waren mit dem Rücken nach oben eingebettet. Wahrscheinlich ist, daß sie beim Versuch, auf der Wasseroberfläche oder am Wasserrand zu trinken, überspült und ertrunken sind (was auch an anderen Gewässern häufig zu beobachten ist).

Formicidae: Sie sind hier durch 3 Arten mit insgesamt 56 Exemplaren vertreten. Unter den vollständigen Stücken finden sich ausschließlich Geschlechtstiere; meist sind ihre Flügel bis auf kurze Stummel abgebrochen. Bei den 28 Exemplaren der Gattung *Dorylus* handelt es sich um ♂♂, die vermutlich beim Hochzeitsflug irrtümlich auf dem Wasser gelandet sind oder bei Regengüssen überrascht eingeschwemmt wurden.

5.16 Diptera

Die Zweiflügler sind im gesamten Material nur mit einem einzigen, schlecht erhaltenen und daher nicht bestimmbar Exemplar vertreten; aufgrund seines kompak-

ten Körperbaus kann eine Zugehörigkeit zu den Cyclorrhapha oder Orthorrhapha angenommen werden. Es repräsentiert nicht die tatsächliche Artenzahl und Häufigkeit der Ordnung in der Salzsee-Umgebung. Meist geringe Größe und schwache Sklerotisierung begünstigen den Zerfall von Vertretern dieser Ordnung weit mehr, als das für andere der Fall ist.

6. Erörterung der Bestimmungsergebnisse

Die Bestimmungsergebnisse zeigen, daß der Thanatozönose mindestens 90 Taxa aus dem Bereich der Gliedertiere angehören. Es handelt sich fast ausschließlich um Tiere terrestrischer Herkunft. Insekten, die ihre Larvalentwicklung in Stehenden Gewässern durchlaufen, und deren Imagines sich in der Regel ebenfalls im Wasser (Coleoptera: Dytiscidae) oder in Wassernähe (Odonata: Aeshnidae) aufhalten, müssen aus anderen Gewässern stammen und fliegend aktiv oder passiv in den für Süßwasser-Organismen lebensfeindlichen Salzsee gelangt sein. Diese Annahme wird unterstützt durch das völlige Fehlen sonst zu erwarten gewesener Reste anderer Süßwasser-Bewohner, z.B. von Wasserschneckengehäusen.

7. Zusammenfassende Überlegungen

Die auffällige Größensortierung der Gliedertier-Skelette läßt darauf schließen, daß diese vor der Ablagerung und Einbettung an der Wasseroberfläche drifteten und durch nordwärts wehende Winde von Süden gegen das Nordufer hin transportiert worden sind: Je nach Größe und Schwere wurden sie hier von der Wasserströmung früher oder später zurückgelassen. Am Anschwemmungsort blieben sie auf dem vom zurückweichenden Wasser freigegebenen salzig-schlickigen Boden liegen oder sanken teilweise in diesen ein. Mit dem weiteren Austrocknen der oberen Schicht und dem Auskristallisieren des Salzes wurden sie fest in diese eingebettet.

Die Entscheidung, welche der Denkmöglichkeiten zutrifft - ob diese Tiere eingeweht oder eingeschwemmt worden sind - kann noch nicht in allen Fällen getroffen werden. Flugunfähige Walzenspinnen, Skorpione, Tausend- und Hundertfüßer ebenso wie z.B. flügellose Laufkäfer können nur eingeschwemmt worden sein. Dies erfolgte wahrscheinlich von dem dem Einbettungsort nächstgelegenen Nordufer her, zumal sich hier auch Zulauftrinnen befinden. Gerade bei diesen überwiegend aassressenden Tieren aber ist es auch denkbar, daß sie laufend, also aktiv den Einbettungsort aufgesucht haben, um von den dort bereits angeschwemmten Leichen anderer Insekten zu zehren. Andere, flugfähige Insekten jedoch können entweder als lebende Tiere fliegend (aktiv oder passiv) auf die Salzwasser-Oberfläche gelangt sein, oder sie sind wie flug-unfähige Gliederfüßer bei starken Regengüssen vom nahen Nordufer her eingeschwemmt worden. Dies trifft auch für eusoziale Insekten wie die Isoptera und unter den Hymenoptera die Formicidae zu: Von diesen sind in der Thanatozönose nur flugfähige Geschlechtstiere erhalten; diese können entweder während der Hochzeitsflüge durch Winde auf die Wasseroberfläche gedrückt, oder

aber als bodennahe Kongregationen von Regengüssen überrascht eingeschwemmt worden sein.

Die Abundanz vieler Taxa im untersuchten Material korreliert nicht mit ihrer tatsächlichen Individuen-Häufigkeit in Biozöosen benachbarter terrestrischer Bereiche. Hier muß also eine Auswahl vorliegen, die mit dem Verhalten der einzelnen Arten verknüpft ist, sei es, daß diese zur beabsichtigten Wasser- oder Futteraufnahme herbeigekommen sind, oder daß sie sich mehr oder weniger gut gegenüber Witterungseinwirkungen schützen und verbergen konnten.

Die Klärung der noch offenen Fragen bleibt weiteren Untersuchungen und eingehenden Überlegungen vorbehalten, vor allem durch Vergleich ähnlicher limnischer Fossilisierungsverhältnisse. Ihre Ergebnisse sollen an anderer Stelle ausführlicher und in einem umfassenden Rahmen dargeboten werden.

8. Literatur

Zur Bestimmung des vorliegenden Materials und zur Information über die Lebensweise einzelner Gruppen und Arten wurden folgende Veröffentlichungen zu Rate gezogen:

- ARNOLD G. (1923): The Sphegidae of South Africa. - *Annals of the Transvaal Museum* 10: 01-58.
- CARCASSON R. H. P. (1967): Revised catalogue of the African Spingidae (Lepidoptera), with descriptions of the East African species. - *Journal of the East Africa Natural History Society* 26(3):001-148.
- CASSOLA F. (1975): Studies on Cicindelids 13. A contribution to the knowledge of the Cicindelidae of South-West Africa (Coleoptera, Cicindelidae). - *Monitore Zoologico Ital. (n.s.), Suppl.* 6(12): 243-262.
- DIRSH V. (1975): Classification of the Acridomorphoid Insects. - *Oxoniensia*: 001-171.
- ENDRÖDI-YOUNGA S. (1985): Monograph of the genus *Anomalipus* Latreille (Coleoptera: Tenebrionidae: Platynotina). - *Monographs of the Transvaal Museum*.
- FERREIRA M. C. (1958): Key to the Southern African genera of Prioninae. - *South Afr. J. Agr. Sci.* 1: 375-380.
- GIGLIO-TOS E. (1927): Mantidae. - In: *Das Tierreich* 51: 001-707.
- KLEINSTEUBER E (1990) Kleintiere im Terrarium. - *Landbuch Verlag, Hannover*.
- LÖSER S. (1991): Exotische Insekten, Tausendfüßer und Spinnentiere. - *Ulmer Verlag, Stuttgart*.
- PÉRINGUEY L. (1896): The Coleoptera of South Africa. Part II. Carabidae. - *Transactions of the South African Philosophical Society* 7(2): 125-623.
- PÉRINGUEY L. (1900-1902): Descriptive catalogue of the Coleoptera of South Africa (Lucanidae and Scarabaeidae). - *Transactions of the South African Philosophical Society* 12: 001-920.

- PÉRINGUEY L (1909): Descriptive catalogue of the Coleoptera of South Africa. Family Meloidae.- Transactions of the Royal Society of Southern Africa 1(1):165-297.
- PINHEY E. C. G. (1951): The dragonflies (Odonata) of southern Africa.- Mem Transvaal Mus 5: 001-335.
- RIVALIER E. (1971): Remarques sur la tribu Cicindelini (Coleoptera, Cicindelidae) et sa subdivision en sous-tribus.- Nouvelle Revue d'Entomologie 1:135-143.
- SCHMIDT G. (1982): Skorpione und andere Spinnentiere.- Albrecht Philler Verlag, Minden.
- SCHOLTZ C. H. (1980): Monograph of the genus *Trox* F. (Coleoptera: Trogidae) of subsaharan Africa.- Cimbebasia Memoir 4: 001-104.
- SCHOLTZ C. H. & HOLM E.(Hrsg) (1985): Insects of Southern Africa.- Butterworths Publishers, Durban.
- SKAIFE S. H., LEDGER J. & BANNISTER A. (1981): Afrikanische Insekten.- Perlinger Verlag, Wörgl/ Österr.
- STANEK V. J. (1984): Das farbige Buch der Käfer.- Dausien Verlag, Hanau.
- ZUR STRASSEN R. (1967): Arten-Übersicht der Gattung *Scarabaeus* Linnaeus (Scarabaeidae) mit besonderer Berücksichtigung der äthiopischen Formen.- Entomol. Blätt. Biol. Systematik Käfer 63: 129-173.

Professor Dr. A. Wilhelm Steffan (korrespondierender Autor)
stud.rer.nat André Mursch
Abtg. Zoologie & Ökologie, Ruhr-Universität Bochum
D 44780 Bochum

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [1996](#)

Autor(en)/Author(s): Steffan August Wilhelm, Mursch Andre

Artikel/Article: [Subfossile Gliederfüßer von Salzsee-Ufern im nördlichen Namibia \(Arthropoda: Solifugae, Scorpiones, Chilopoda, Diplopoda, Insecta\) 197-211](#)