

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1



Stuttgarter Beitr. Naturk.

Ser. B

Nr. 177

17 S., 12 Abb.

Stuttgart, 30. 8. 1991

Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera)

aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge

Reproductive behaviour of fossil damselflies (Odonata, Zygoptera)
from the Upper-Oligocene of Rott in the Siebengebirge

Von Meinolf Hellmund, Stuttgart und Winfried Hellmund, Troisdorf

Mit 12 Abbildungen

Abstract

For the first time fossil egg-sets of damselflies (Odonata, Zygoptera) from upper Oligocene porcellanites and „Polierschiefer“ of Rott are thoroughly described and compared with those of Recent species. The significance and rareness of those finds bearing witness to the behaviour of certain fossil organisms is explained. Two different manners of egg-sets having their correspondence in the Recent families of the Lestidae and Coenagrionidae are recognizable. The comparable morphology of the fossil and recent egg-sets leads to the conclusion that certain ethological phenomena are at least about 25 million years old.

Résumé

Pour la première fois de diverses pontes fossiles de libellules (Odonata, Zygoptera) provenant des porcellanites et „Polierschiefer“ de Rott sont minutieusement décrites et comparées à ceux de récentes espèces. L'importance et la rareté des fossiles ayant conservés le comportement de certaines Zygoptères sont démontrés. On distingue deux différents types de pontes, chacune ayant un équivalent comparable dans les familles récentes de Lestidae et Coenagrionidae. A cause de correspondance frappante des fossiles aux formes récentes, on conclut que le phénomène éthologique référé existe au moins pour 25 millions d'années.

Zusammenfassung

Es werden Funde von Eilogen fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera) aus den oberoligozänen Porzellaniten und Polierschiefern von Rott erstmalig detailliert beschrieben und Vergleiche mit Eigelegten rezenter Kleinlibellen angestellt. Die Bedeutung und die Seltenheit derartiger Funde, die über das Verhalten fossiler Organismen Aufschluß geben, wird herausgestellt. Es werden zwei unterschiedliche Ablagemodi erkannt, die nahezu ihre Entsprechungen bei den rezenten Familien Lestidae und Coenagrionidae haben und die diesen sicher zugeordnet werden können. Die auffälligen Übereinstimmungen in den „Gelegemustern“ deuten darauf hin, daß sich das Verhalten bestimmter Kleinlibellen zumindest hinsichtlich der Eiab-

lage seit dem Oberoligozän bis heute nicht wesentlich verändert hat; es existiert also mindestens schon ca. 25 Millionen Jahre.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material	3
3. Beschreibung	3
4. Rückschluß auf das Eiablageverhalten	8
4.1. „Typ I“	8
4.2. „Typ II“	10
5. Taxonomische Zuordnung	12
5.1. Lestiden-Typ	12
5.2. Coenagrioniden-Typ	14
6. Schlußfolgerungen	17
7. Literatur	17

1. Einleitung

Reste von geflügelten Großlibellen (Anisoptera), z. B. *Celithemis cellulosa* (HAGEN 1863), sind aus einem der klassischen Gesteine von Rott, dem Polierschiefer, wohl bekannt, wenngleich vollständige Exemplare ausgesprochen selten sind. Isolierte Flügel oder Teile derselben sind dagegen zahlreicher belegt. Geradezu häufig, insbesondere in den rötlich-gelblichen Polierschiefern, sind Larven, die der Gattung *Libellula* zugeordnet werden. Nicht selten finden sich mehrere Exemplare auf engstem Raum beieinander.

Nachweise für Kleinlibellen (Zygoptera), sowohl für Larven wie auch für Imagines, sind dagegen ausgesprochene Seltenheiten.

Eine Besonderheit von Rott ist die exzellente Erhaltung von Insektenresten. So finden sich Details wie die Mundwerkzeuge, die Fangmaske, die Tracheenöffnungen, die Flügelscheiden und Cerci.

Auf eine weitere Besonderheit, nämlich fossilgewordene Gelege von Kleinlibellen, sogenannte Eilogen, mit der insbesondere die Porzellanite aus Rott aufwarten können, hat der Erstautor bereits aufmerksam gemacht (HELLMUND 1986, 1987: 155, 157; 1988: 323–324). Eine detaillierte Beschreibung dieser Funde sowie ein eingehender Vergleich mit Gelegen rezenter Kleinlibellen standen jedoch bislang noch aus.

Vorab bleibt zu betonen, daß Gebilde wie fossile Eilogen bzw. fossile Eigelege von Wirbellosen überhaupt zu den ausgesprochenen Seltenheiten gehören (MÜLLER 1976: 314). Dokumente solcher Art, die direkten Aufschluß über Verhaltensweisen fossiler Organismen geben, sind gerade in geschichteten Sedimenten die Ausnahme.

Die Durchsicht der umfänglichen paläobotanischen Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) aus den verschiedenen Tertiärlokalitäten „Randecker Maar“ (höchstes Untermiozän = MN 5), Öhningen (Mittelmiozän) und Willershausen (Oberpliozän) blieb in dieser Hinsicht ohne Erfolg. SCHAARSCHMIDT (1988: 49) bildet einen entsprechenden Beleg aus Messel ab, ohne ihn allerdings genauer zu deuten.

Informationen über die Ethologie von Organismen hat man bislang vornehmlich aus Bernstein einschlüssen, in denen Verhaltensweisen aufgrund der spezifischen Einbettungsbedingungen sogar dreidimensional konserviert wurden (SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 55). Auch diese zählen zu den Raritäten. Als ein Beispiel sei hier das fossilgewordene Brutpflegeverhalten von Ameisen genannt. SCHLEE (1980: 55

und Taf. 37) machte einen Inklusenstein aus der Dominikanischen Republik bekannt, in dem Ameisenarbeiterinnen eingefangen sind, die gerade ihre Brut (Puppen) wegtransportieren.

2. Material

Das fossile Fundgut umfaßt vier bestimmbare Angiospermenblätter (*Cinnamomum* sp. = „*Daphnogene*“, „*Apocynophyllum*“ sp.) und vier nicht näher identifizierbare Blattreste mit Gelegen aus den Porzellaniten des Schurfes „Sens“ (HELLMUND 1986; 1988: 319–326 und Abb. 1), sowie ein Polierschieferstück mit einem nicht mehr identifizierbaren Blattrest. Letzterer stammt von einer der Abrauhalden des ehemaligen Bergbaues.

Bei dem rezenten Untersuchungsmaterial handelt es sich um Gelege, die an Schwimmblättern von *Nymphaea* sp. bzw. *Nyphar luteum* SMITH und an *Salix repens* L. in den Sommern 1989 und 1990 im Gartenteich der Verfasser gefunden wurden.

Die unter Abb. 3, Fig. 1–3, vorgestellten Exemplare befinden sich in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Bonn (Belege zur Diplomarbeit M. HELLMUND 1986, GPIBo ohne Inv.-Nr.).

Die übrigen Exemplare (Abb. 1, Fig. 1–3; Abb. 3, Fig. 4; Abb. 5, Fig. 1–2) wurden dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) übereignet und werden dort unter den Inv.-Nr. 22144–22149 verwahrt.

3. Beschreibung

Eigelege solcher Art sind bisher nicht beobachtet bzw. beschrieben worden. Sie wurden bei Felduntersuchungen in den Jahren 1984/1985 in den damals noch unbekanntem Rotter Porzellaniten (HELLMUND 1986; 1988) und in einem Einzelfall auch auf einem Polierschieferstück entdeckt.

Sämtliche Gelege fanden sich in Laubblättern; es handelt sich um Eitaschen, sogenannte Eilogen, die von eierlegenden Weibchen in die Blattspreiten eingestochen wurden. Die Eilogen haben eine charakteristische Form und sind als Gelege in bestimmten Mustern angeordnet.

Es lassen sich zwei Typen (Abb. 1–5) unterscheiden, die sowohl die Gestalt der Loge als auch das Gelegemuster betreffen.

Der eine Typ (Abb. 1–2) ist ausschließlich in Laubblättern von *Cinnamomum* sp. („*Daphnogene*“) überliefert; es liegen drei Exemplare vor. Das besterhaltene Stück (Abb. 1, Fig. 1) stammt aus der härteren Schicht 3 der Porzellanite (vgl. Profil in HELLMUND 1988: 322, Abb. 1), die beiden anderen sind Blattfragmente aus der Schicht 2. Beim ersten und zweiten Belegstück sind die Eilogen entlang des Mittelnervs des *Cinnamomum*-Blattes abgelegt (Abb. 1, Fig. 1–2), beim dritten an einer der Sekundäradern (Abb. 1, Fig. 3). Die Einzellogen stehen jeweils mehr oder weniger quer zum Aderverlauf. Dadurch erweckt das Gelege den Eindruck einer zarten Naht.

Beim ersterwähnten Exemplar ist die Spreite des bis auf zwei leichte Randschäden unversehrten *Cinnamomum*-Blattes 41 mm lang und im Maximum 17 mm breit, die Stiellänge beträgt 13 mm. Das Gelege beginnt 18 mm vom Blattgrund entfernt und endet 11 mm vor der Blattspitze. Das Gelege selbst erstreckt sich also über 12 mm, dabei sind die Eilogen in zwei Reihen rechts und links unmittelbar neben dem Blatt-

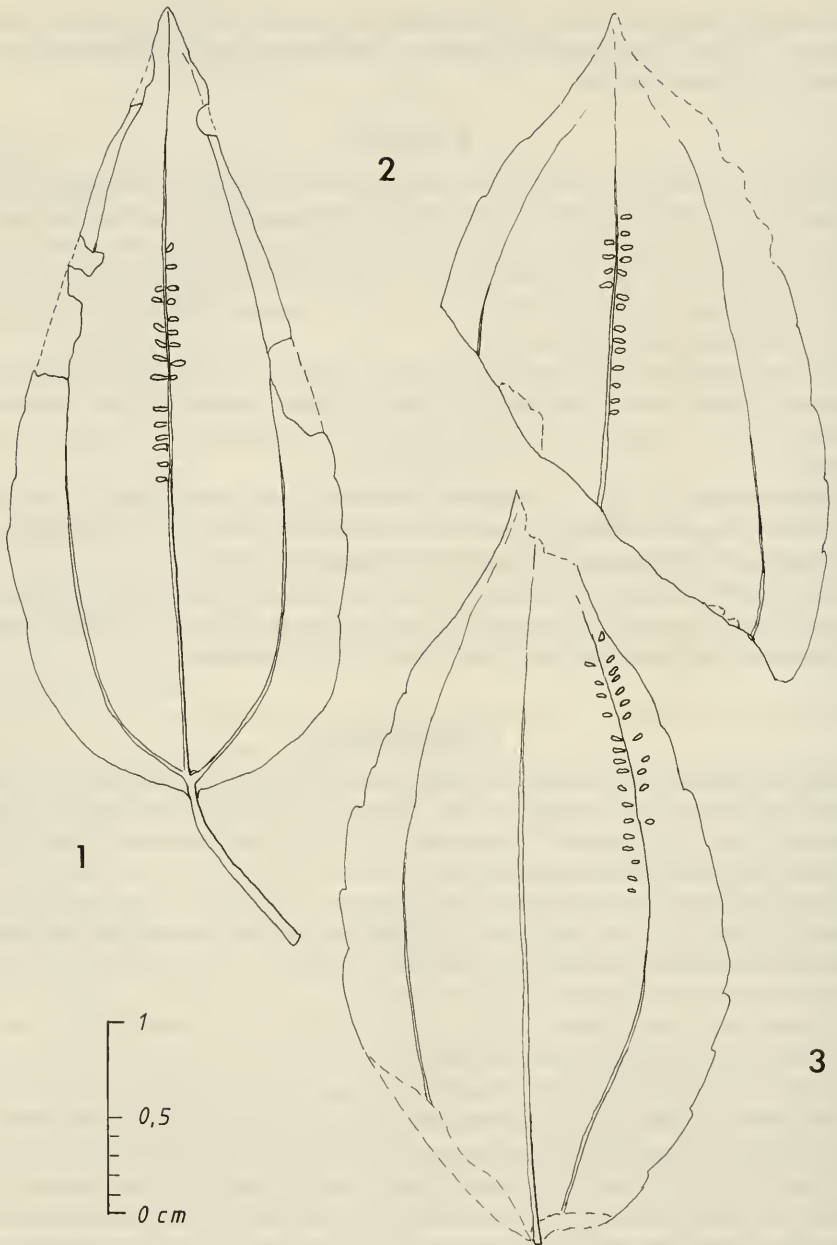


Abb. 1. Eilogen vom Lestiden-Typ in Laubblättern von *Cinnamomum* (= „*Daphnogene*“) sp. (Fig. 1–3: SMNS 22144–22146). Sämtliche Zeichnungen und Fotos von W. Hellmund.

nerv eingestochen. Auf der linken Seite – vom Blattgrund aus betrachtet – befinden sich zwölf Eilogen im Abstand von 0,7–1,0 mm, rechts neun. Die beiden Reihen sind gegeneinander versetzt, so daß je sechs Eilogen ein Paar bilden. Die zu einem Paar gehörenden Eilogen konvergieren leicht zum Blattgrund. Die Eilogen sind schmal elliptisch und 0,5–0,9 mm lang.



Abb. 2. Laubblatt von *Cinnamomum* (= „*Daphnogene*“) sp. mit Eilogen vom Lestiden-Typ im Porzellanit; Foto vom Originalfossil (SMNS 22144). – Maßstab = 1 cm.

Beim zweiten Belegstück (Abb. 1, Fig. 2) ist die vordere Blattspreite in einer Länge von 17 bis 36 mm erhalten, das betreffende Blatt war 28,0 mm breit. Das Gelege endet 11,5 mm vor der Blattspitze und hat eine Ausdehnung von 10 mm; rechts liegen dreizehn, links vier Eilogen, von denen drei mit der Gegenseite ein Paar bilden. Die Logenlänge beträgt 0,5–0,8 mm.

Beim dritten Exemplar (Abb. 1, Fig. 3) ist der Blattgrund nicht überliefert. Die erhaltene Spreitenlänge beträgt 44 mm, die Blattbreite 23 mm. Das Gelege befindet sich – vom Blattgrund her betrachtet – am rechten Sekundärnerv; es endet 12 mm vor der Blattspitze. Die Doppelreihe der Logen ist hier ausgeprägter, ebenfalls das Konvergieren der Eilogenpaare zum Blattgrund hin. Das Gelege erstreckt sich über 13 mm, es enthält in der Innenreihe sechzehn, in der Außenreihe (also rechts) zwölf Logen. Diese sind hier zum Teil – besonders in der Außenreihe – etwas weiter vom Blattnerv entfernt; die Paarlinge haben eine Entfernung bis zu 1 mm voneinander. Auch sind die Eilogenreihen bei diesem Exemplar – offenbar diktiert durch die Blattnervführung – bogig geschwungen. Die kürzere Logenreihe ist um eine Loge weiter zur Blattspitze hin versetzt. Die Logenlänge beträgt 0,4–0,6 mm.

Die Schwankungen in der Längenabmessung der Logen, die theoretisch zumindest bei einem Belegstück konstant sein müßte, erklären sich außer durch den unterschiedlichen Erhaltungszustand der einzelnen Logen auch durch die Unterschiede im einbettenden Material, so daß bei den sonstigen weitgehenden Übereinstimmungen der drei Fundstücke (Abb. 1, Fig. 1–3) an ein und dieselbe Art als Verursacher gedacht werden muß.

Der zweite Eiablagetyp (Abb. 3–5) ist mit sechs Fundstücken belegt, fünf stammen aus dem Porzellanit, eines wurde auf einer der Abraumhalden im Polierschiefer gefunden.

Wie beim zuerst geschilderten Ablagetyp (Abb. 1–2) gehört das vollständigste und besterhaltene Exemplar der Schicht 3 der Porzellanite an (Abb. 3, Fig. 1). Das betreffende „Trägerblatt“ besitzt eine Träufelspitze und ist in seiner Spreite weitgehend überliefert. Diese ist 60 mm lang und über 15 mm breit gewesen. Das Blatt läßt sich der Formgattung „*Apocynophyllum*“ zuordnen. Auf diesem Blatt sind die hinterlassenen Gelege auffallend zahlreich. Insgesamt werden 111 Eilogen gezählt. Diese sind in acht oder neun Gruppen angeordnet, die jeweils annähernd einen Kreissektor in Anspruch nehmen. Eine Beeinflussung durch die Laubblattmorphologie, z. B. durch Blattnerven oder Blattrand, liegt hier nicht vor. Innerhalb der „Kreissektoren“ bilden vier bis elf, meist neun Eilogen nebeneinanderliegend kreisbogenförmige Reihen. Zum vermeintlichen Kreismittelpunkt hin nimmt die Anzahl der zu einer Reihe gehörigen Logen anscheinend ab. Die Einzellogen selbst haben ein spitzes und ein stumpfes Ende und sind je nach Erhaltungszustand tropfen- bis getreidekornförmig. Das stumpfe Ende, das immer dem imaginären Mittelpunkt des Kreisbogens zugewandt ist, trägt in der Mitte mehr oder weniger gut erkennbar eine punktförmige erhabene Marke, vermutlich die Einstich- bzw. Schlupföffnung (Abb. 4). Die Einzelloge ist 1,2–1,5 mm lang und 0,3–0,5 mm breit.

Das zweite Exemplar (Abb. 3, Fig. 3) ist ein unbestimmbares Blattfragment von ca. 20 mm x 14 mm aus dem Übergangsbereich der Schicht 2–3 der Porzellanite. Die ca. 30 Eilogen haben getreidekornähnlichen Umriß; sie stehen in vier bis fünf Bögen übereinander. Die Bögen enthalten fünf, sieben, acht, neun und in dem unvollständigen fünften Bogen zwei bzw. vier Logen. Die Eilogen sind 1,2 mm lang und 0,3–0,5 mm breit. Bedingt durch den Erhaltungszustand sind nur bei einzelnen die Einstichöffnungen als dunkelbraune Fleckchen am stumpfen Ende zu erkennen.

Das dritte Exemplar (Abb. 3, Fig. 2) ist ebenfalls fragmentarisch und unbestimmbar, es stammt aus derselben Fundschicht. Doch handelt es sich um eine andere Blattform; während das vorgenannte Blatt (Abb. 3, Fig. 3) offenbar ganzrandig war, ist das vorliegende buchtig. Das Blattfragment ist 20 mm lang, oben 11,5 mm und unten 5 mm breit; erhalten sind ca. 20 Eilogen. Die bogige Anordnung ist möglicherweise aufgrund der schlechten Erhaltung weniger deutlich. Vermutlich ist durch die gleiche Ursache die Vollständigkeit der Logen pro Reihe beeinträchtigt, man könnte fünf bis sechs Reihen rekonstruieren mit drei, fünf, zwei, drei, vier und zwei Logen vom Blattgrund zur -spitze hin. Gestalt, Größe und Erhaltungszustand der Logen entsprechen denen des vorhergehenden Exemplares, lediglich sind die Schlupflöcher hier vereinzelt an hellerer Färbung kenntlich.

Das vierte Exemplar aus der Schicht 3 der Porzellanite, mit Gegendruck vorliegend, stellt den Blattfetzen (116 x 10 mm) eines offenbar ganzrandigen Blattes mit eigenartig „wolkigem“ Adernetz dar (Abb. 5, Fig. 1 a–b). Letzteres ähnelt dem von *Salvinia*-Schwimmblättern, zu dem auch die Größe und der zu erschließende Blattumriß passen würde. Die Erhaltung ähnelt der von Belegstück Abb. 3, Fig. 1 aus derselben Schicht. Erhalten sind ca. zwanzig Logen in fünf bis sechs Reihen. Die einzelnen Eilogen messen 1,3–1,7 mm in der Länge und 0,3–0,4 mm in der Breite.

Auch die Schicht 4 der Porzellanite lieferte einen Beleg für Eilogen (Abb. 5, Fig. 2a, b). Es handelt sich um ein ganzrandiges vorderes Spreitenfragment eines lanzettlichen Laubblattes, das im Positiv- und Negativabdruck vorliegt. Das etwas voll-

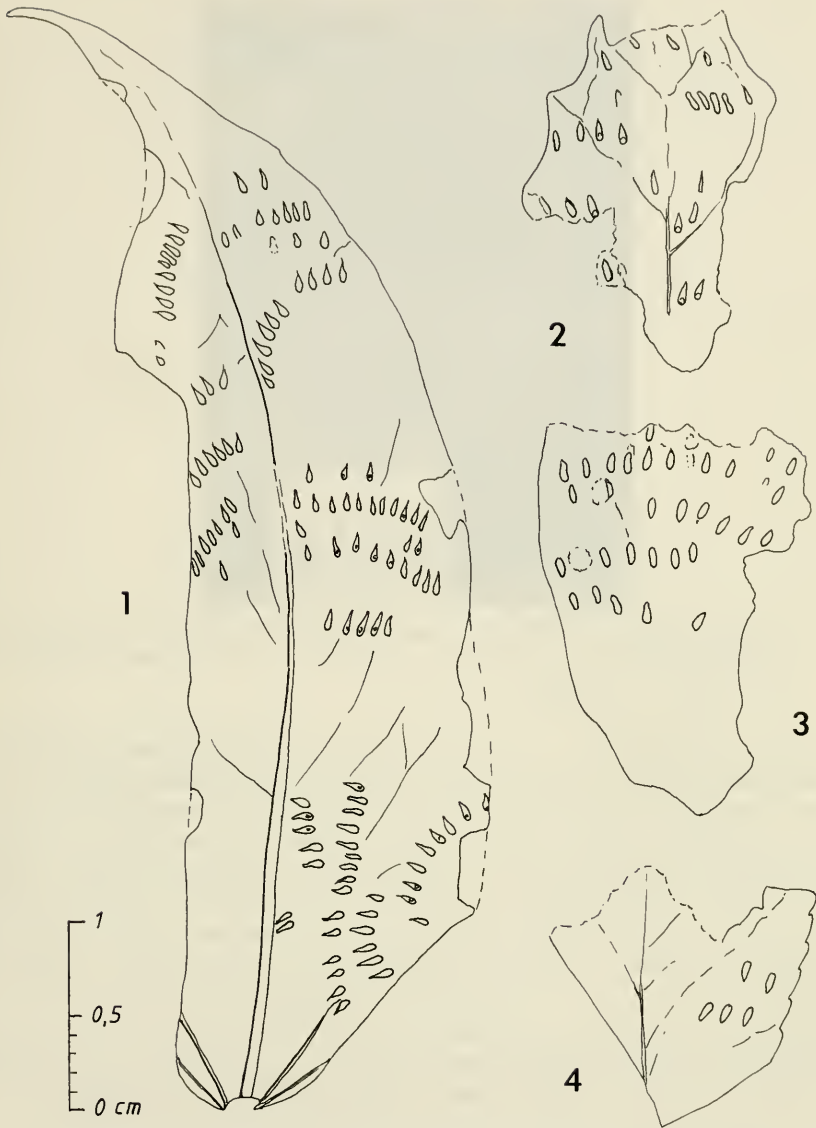


Abb. 3. Eilogen vom Coccinelliden-Typ, Fig. 1–3 im Porzellanit (GPIBo ohne Inv.-Nr.), Fig. 4 im Polierschiefer, Haldenfund (SMNS 22147).

ständigere Negativ ist 35 mm lang und 13 mm breit. Das Gelege ist keilförmig über 2 cm der Spreite ausgebreitet. Es besteht aus ca. 70 Eilogen, die annähernd einen Kreissektor beschreiben. Sie sind wieder in bogigen Reihen angeordnet, in denen die Anzahl der Einzelloggen von unten zur Blattspitze hin zunimmt: eine, drei, vier, zwei, sechs, vier, zehn, sechs, zwölf, elf, drei, sechs, drei. Die „Reihen“ mit geringerer Loggenzahl, die zwischen denen mit höherer Anzahl eingeschaltet sind, scheinen Verbindungen zwischen den „Hauptreihen“ darzustellen, so daß der Ductus der Ablage ein Zickzackband vorstellen könnte. Die Einzelloggen haben eine Länge von 1,2–1,4 mm und eine Breite von 0,3–0,5 mm.

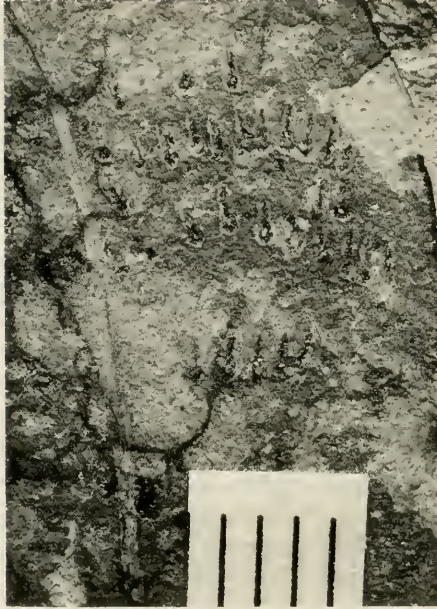


Abb. 4. Fossiles Eilogenmuster vom Coenagrioniden-Typ mit Einstichöffnungen aus dem Porzellanit; Foto vom Originalfossil, Ausschnitt (GPIBo ohne Inv.-Nr.), vgl. Abb. 3, Fig. 1. – Maßstab = 5 mm.

Das sechste Belegstück ist das einzige Exemplar mit Eilogen aus dem ehemaligen Bergbaubetrieb von Rott und wurde 1984 auf einem Feld als Überbleibsel einer ehemaligen Abraumhalde aufgesammelt (Abb. 3, Fig. 4). Das Gestein ist ein wenig verfestigter Polierschiefer. Das Gelege wurde in diesem Falle auf einem dreilappigen, schwachgesägten Blatt eingestochen. Von diesem sind ein Teil des mittleren Lappens (25 mm) und ein Außenlappen (23 mm) erhalten. Auf letzterem liegen fünf Eilogen mit ihrem stumpfen Ende zur Blattspitze orientiert. In der ersten Reihe befinden sich zwei weniger deutliche, in der zweiten Reihe sind drei kornförmige erhalten, eine vierte könnte durch die dort vorliegende Beschädigung des Fossils verloren sein. In dieser Reihe konvergieren die stumpfen Enden der Logen zueinander, was wieder auf ein Bogenmuster der Eilogenreihen hindeutet. Die Logen messen 1,3–1,4 mm in der Länge und 0,4–0,5 mm in der Breite. Sie heben sich durch ihre stärkere Umrandung und ihren hellen, offenbar substanzleeren Innenraum deutlich hervor.

4. Rückschluß auf das Eiablageverhalten

4.1. „Typ I“

Zusammenfassend lassen sich einige bemerkenswerte Feststellungen machen bzw. Schlüsse ziehen. Der Verursacher des ersten Eiablagetyps bevorzugte offenbar als Ablagesubstrat eine bestimmte Blattart, in unserem Falle eine *Cinnamomum*-ähnliche Pflanze, die meist in die Kunstgattung „*Daphnogene*“ gestellt wird. Auf dem Blatt benutzte das eierlegende Weibchen eine „Leitlinie“, hier eine der Hauptadern, an der es sich entlang bewegt und mehr oder weniger beidseitig Eier einsticht. Dabei muß das Abdomen ganz oder müssen seine letzten Segmente mal nach links und mal nach rechts geführt worden sein. Dadurch würde sich dann auch die leichte Winkel-

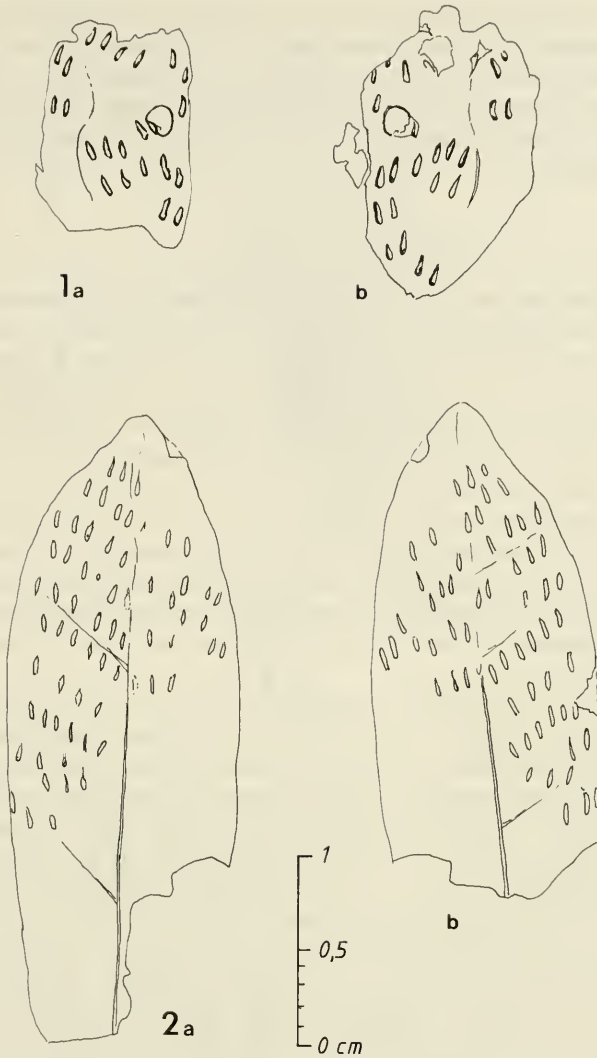


Abb. 5. Eilogen vom Coenagrioniden-Typ, jeweils mit Gegendruck im Porzellanit. Fig. 1 vermutlich auf *Salvinia* sp. (SMNS 22148–22149).

stellung der Eilogenpaare zueinander erklären. Die Scheitel dieser stumpfen Winkel würden dann in die Laufrichtung des eierlegenden Tieres weisen. Das bedeutet, daß die Eiablage bei den Exemplaren Abb. 1, Fig. 1 und 3 eindeutig von der Blattspitze zum Blattgrund hin erfolgte. Bei dem anderen Exemplar (Abb. 1, Fig. 2) ist die besagte Winkelstellung weniger eindeutig, widerspricht aber nicht unbedingt der erschlossenen Ablagerichtung.

Danach wurde in jedem Gelege nach ein oder zwei einseitigen Ablagen doppelseitig abgelegt und schließlich wieder, und zwar in größerer Anzahl, einseitig. Insgesamt umfaßt ein solches Gelege dann ca. 20–30 Logen.

Das erschlossene Verhalten legt nahe, daß die Eiablage an den noch inserierten, lebenden Blättern der „Zimtbäume“ erfolgte. Diese Vermutung läßt sich außer durch

die Stetigkeit in der Wahl des Substrates mit dem Befund der Eilogen des Exemplares Abb. 1, Fig. 1 stützen. Hier erscheinen nämlich die Eilogenränder von gallenartigem Gewebe verstärkt, das sich ja postmortal nicht mehr ergeben hätte. Ob die Eiablage, wie aus dem weiter oben Erschlossenen zu vermuten, auf der Unterseite der Blätter erfolgte, läßt sich dem Fossilmaterial wegen fehlender Kutikularerhaltung leider nicht mehr entnehmen.

4.2. „Typ II“

Im Unterschied zu dem oben dargestellten linearen „Typ I“ der Eilogenanlage findet sich bei dem mit sechs Funden noch reichhaltiger dokumentierten „Typ II“ weder Stetigkeit im Ablagesubstrat noch fallen offenbar irgendwelche Blattleitlinien wie Adern und Ränder oder Orientierungszonen wie Blattgrund und Spreitenspitze ins Gewicht. Ferner scheint das Pflanzenmaterial auch vor der Eiablage überwiegend abgestorben auf der Gewässeroberfläche getrieben zu sein. Dafür spricht neben der Artenvielfalt – bei sechs verschiedenen Belegstücken auch sechs verschiedene Blattarten – deren fragmentarische Erhaltung und die Feststellung, daß von diesen sechs Blattarten höchstens eine, nämlich der Beleg Abb. 5, Fig. 1, als Schwimmblatt einer Wasserpflanze (? *Salvinia* sp., vgl. oben) in Frage kommt. Die bei diesem Stück zu beobachtende Gewebeverstärkung im Randbereich der Eilogen legt außerdem nahe, daß die Eiablage hier in lebendes Pflanzenmaterial erfolgte. Damit hätten wir es also mit einem Insektentaxon zu tun, das seine Eier sowohl in tote als auch in lebende Pflanzenteile ablegt.

Die mehr oder weniger bogige Anordnung der Logen auf einem Kreissegment, die allen Gelegen (Abb. 3, Fig. 1–4; Abb. 5, Fig. 1–2) eigen ist, legt den Schluß nahe, daß die Eier mehr oder weniger von einer Stelle aus unter Ausnutzung der Krümmungsfähigkeit und der Reichweite des Abdomens eingestochen wurden.

Legt man nämlich durch die Längsachsen der Logen eines Bogens Geraden, so schneiden sich diese ungefähr in einem Punkt; die des nächsten Bogens in einem Punkt davor usw. (Abb. 6, Fig. 1–2). Die jeweiligen Schnittpunkte dürften in etwa der Sitzposition des Weibchens entsprechen. Sie wurde bei dem Ablegevorgang nur geringfügig verändert. Die Bögen bzw. Reihen mit geringer Logenzahl am Scheitel des Gelegesektors dürften mit stark gekrümmtem Abdomen und infolgedessen mit geringer seitlicher Reichweite abgelegt worden sein. Die mit größerer Anzahl in Scheitelferne müssen mit mehr oder weniger gestrecktem Abdomen und damit größerer seitlicher Reichweite eingestochen worden sein. Geringfügiges Vorrücken des Tieres ist dabei nicht auszuschließen. Unregelmäßigkeiten in der Musterbildung können durch leichte Positionsänderungen infolge von Störungen bei dem Ablagegeschäft bedingt sein.

Abb. 6. Erschließen der Sitzposition und des Krümmungsgrades des Abdomens an einem Einzelgelege von Abb. 3, Fig. 1 und Fig. 3. Die Geraden durch die Logenachsen treffen sich in einer möglichen Sitzposition (Kreise M_{1-4}); die Länge der Geradenachsen (r_1-r_4) geben Auskunft über den Krümmungsgrad des Abdomens.

Werte zu Fig. 1:

$r_1 = 8,1-8,4$ mm

$r_2 = 8,5-8,9$ mm

$r_3 = 9,0-9,2$ mm

$r_4 = 10,3$ mm

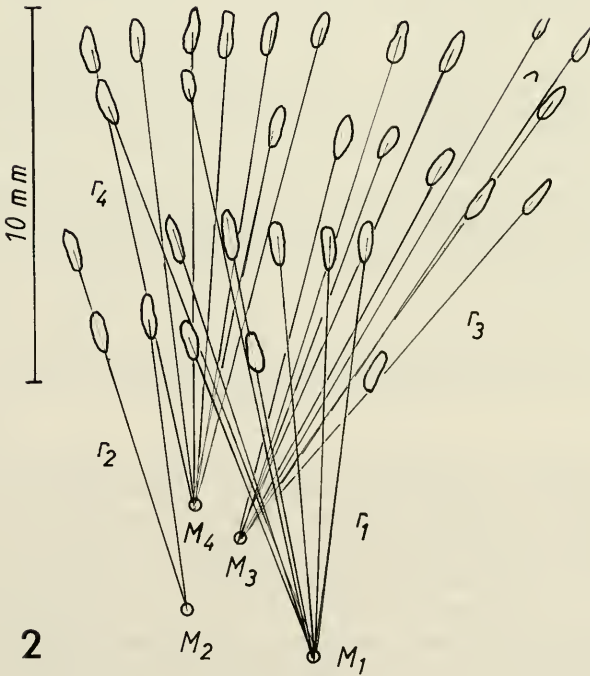
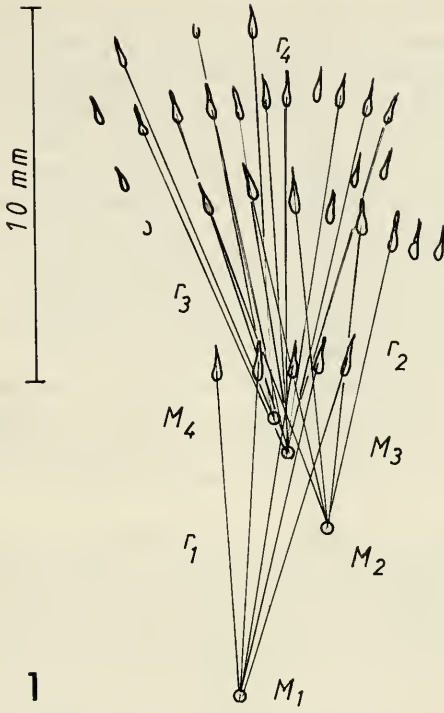
Werte zu Fig. 2:

$r_1 = 7,8-8,6$ und $10,3-11,0$ und $15,2$ mm

$r_2 = 7,2$ und $9,3$ mm

$r_3 = 10,3-11,3$ und $13,2-13,6$ und $15,3$ mm

$r_4 = 11,8-12,4$ mm



Aus der Anordnung der Gelege (Abb. 3, Fig. 1) läßt sich erschließen, wo die Tiere bei der Eiablage jeweils gesessen haben. Teils saßen sie auf dem Blatt und krümmten das Abdomen über den Blattrand zur Unterseite, nämlich dann, wenn die Krümmungsradien eines Geleges auf einem „imaginären“ Punkt außerhalb der Blattspreite konvergieren; sie müssen z. T. aber auch untergetaucht an der dem Wasser zugewandten Seite des Blattes gesessen haben, nämlich dann, wenn die Krümmungsradien eines Geleges in einem auf dem Blatt gelegenen Punkt zusammenlaufen. Nach Rezentbeobachtungen erfolgt der Einstich von Eiern nie in die Oberseite eines schwimmenden Blattes. Die Frage, ob beim Abschluß einer Bogenreihe der Krümmungsgrad des Abdomens zur Anlage der nächsten Reihe abrupt geändert wurde oder kontinuierlich während der Anlage einer Reihe, ist nach genauer Prüfung der Fundstücke unterschiedlich dokumentiert.

Die Logenmuster von Abb. 3, Fig. 1 und Abb. 6, Fig. 1 belegen z. B. die erste Möglichkeit mit abgebrochenen, übergangslosen Reihen, das Muster von Abb. 3, Fig. 3 und Abb. 6, Fig. 2 die zweite. Hier bilden nämlich die Logen ein Zickzackband; bei der Abb. 5, Fig. 2 ist ein solches weniger deutlich erkennbar, da die Schlingen enger liegen.

Ein weiterer Ansatzpunkt zur Differenzierung bildet die Anzahl der Logen im Einzelgelege und die Ausdehnung der einzelnen Gelege. Während die Logenzahl pro Gelege bei den Exemplaren Abb. 3, Fig. 1 und 3 zwischen 20 und 30 schwankt, ist sie bei dem Exemplar Abb. 5, Fig. 2 mit ca. 70 etwa doppelt so hoch. Auch ist das Segmentfeld dichter bestückt und seine Logenreihen erscheinen gerader, die Logen etwas kleiner.

Die Ausdehnung der einzelnen Gelege läßt mit gewissen Einschränkungen auch einen Schluß auf die ungefähre Abdomengröße des eierlegenden Insektes zu. Die größte radiale Länge der Gelege beträgt bei Abb. 3, Fig. 1 10 mm bei einer peripheren Breite von 8–10 mm; die entsprechenden Werte für Abb. 3, Fig. 3 betragen 10 mm und 12 mm, die für Abb. 5, Fig. 2 20 mm und 12 mm. Daraus und aus entsprechenden Versuchen mit biegsamen Drahtstücken wurden für die Funde Abb. 3, Fig. 1 und 3 Abdominallängen von 25 bis 30 mm und für das Fundstück Abb. 5, Fig. 2 35 bis 40 mm erschlossen.

Zusammenfassend müssen bei dem zweiten, dem segmental-bogenförmigen Eiablagetyp (Abb. 3–5) offenbar drei Untergruppierungen vorgenommen werden, die drei Arten eines engeren Verwandtschaftskreises entsprechen.

5. Taxonomische Zuordnung

5.1. Lestiden-Typ

Ein dem in Kap. 4.1. beschriebenen vergleichbares Eiablageverhalten ist bei der rezenten Zygopterenfamilie der Lestidae (Teichjungfern) zu beobachten. Sie erzeugen ähnliche geradlinige Eilogenmuster mit paarweise gewinkelten Logen und legen die Eier überwiegend außerhalb des Wassers in Uferpflanzen ab, von denen sich die geschlüpften Prolarven ins Wasser fallen lassen (z. B. *Lestes viridis* VAN DER LINDEN) oder mit welkendem Pflanzenmaterial ins Wasser gelangen (z. B. *Lestes sponsa* HANSEM.). Die meisten *Lestes*-Arten ziehen Stengel und verholzte Pflanzenteile als Ablageplatz vor. *Lestes viridis*, die in überhängende Weidenzweige ablegt (Abb. 7; Abb. 11, Fig. 4), hat wesentlich größere Gelege und Eilogen, die sie jeweils

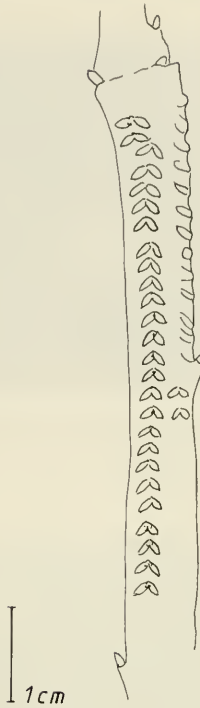


Abb. 7. Eilagen der rezenten *Lestes viridis* VAN DER LINDEN auf einem Zweig von *Salix repens* LINNÉ am Gartenteich der Verfasser in Troisdorf bei Bonn.

mit zwei Eiern bestückt (BELLMANN 1987: 22). Unsere fossilen Logen enthielten dagegen sehr wahrscheinlich nur ein Ei.

Lestes sponsa HANSEM. (Gemeine Binsenjungfer) benutzt nach WESENBERG-LUND (1913: 207–210) meist Blattmaterial, und zwar *Iris*-Blätter für ihre bis 20 Eier umfassenden Eireihen. Der Abstand der Logenpaare voneinander ist mit 3–8 mm bedeutend größer als bei unseren fossilen Exemplaren.

Vom Abstand der Logenpaare kommt das Gelege von *Lestes virens* CHARP., der Kleinen Binsenjungfer, unseren fossilen Stücken am nächsten. Nach SCHIEMENZ (1957: 62) kommen auf einen Zentimeter bei ihr zehn bis fünfzehn Logenpaare, bei der fossilen Form aus Rott werden zwölf, dreizehn und vierzehn auf der entsprechenden Strecke registriert. Allerdings legt *Lestes virens* CHARP. wieder überwiegend in Pflanzenstengel von vorzugsweise Wasserfenchel (*Oenanthe aquatica*), Igelkolben (*Sparganium*) und Flatterbinse (*Juncus effusus*) ab (SCHIEMENZ 1957: 62; DREYER 1986: 43).

Für unsere zu vermutende fossile Lestidenform müßten überhängende „Cinnamomum“-Zweige von Bäumen in der Nähe des Gewässerrandes gefordert werden. Die Gattung *Lestes* ist in den Polierschiefern von Rott bisher nur durch zwei Funde belegt. Es handelt sich um die Flügelreste von *Lestes grandis* STATZ (STATZ 1930: 11–12, Fig. 1) und um einen Thorax mit vollständigen Flügelpaaren von *Lestes* sp. (STATZ 1938: 58, Abb. 16).

Die hier beschriebenen Gelege aus den Porzellaniten von Rott beweisen nun eine größere Populationsdichte dieser Zygopterenfamilie als die bisherigen Nachweise vermuten ließen.

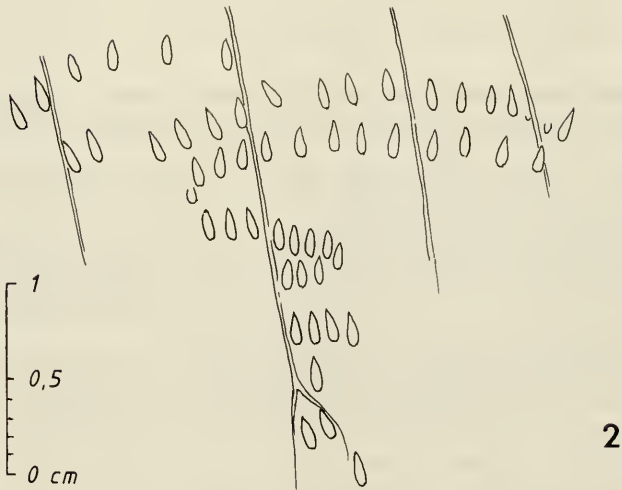


Abb. 8. Eilogen rezenter Coenagrioniden, Fig. 1 auf *Nymphaea* sp. und Fig. 2 auf *Nuphar luteum* SMITH im Gartenteich der Verfasser in Troisdorf bei Bonn.

5.2. Coenagrioniden-Typ

Sowohl die Größeneinschätzung als ganz besonders die Musterbildung sowie das aus den Fossilbelegen erschlossene Verhalten weisen auf Zygopteren aus der Coenagrionidenverwandtschaft (Schlanklibellen) als rezente Vergleichsgruppe hin (Abb. 8–10). Auch die Gestalt der Logen und ihre Einstichöffnung stimmen mit rezenten Vertretern dieses Taxons überein (Abb. 4, 9, 10 und 12).

Schlanklibellen legen sowohl in treibende Pflanzenteile als auch in lebende Wasserpflanzen ihre Eier ab. Kreisbögenabschnitte, wie in Abb. 3, Fig. 1

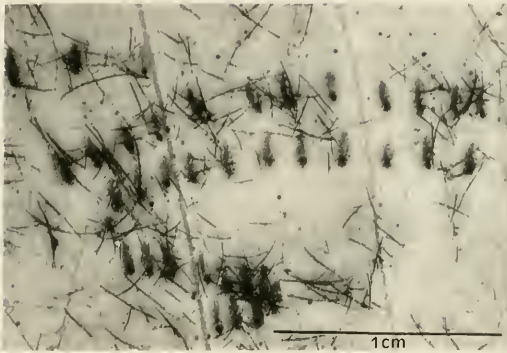


Abb. 9. Eilogenmuster auf der Unterseite eines Schwimmblattes von *Nuphar luteum* SMITH; Einstichöffnungen dunkel, fadenartige Gebilde = Algen; Aufnahme August 1989.

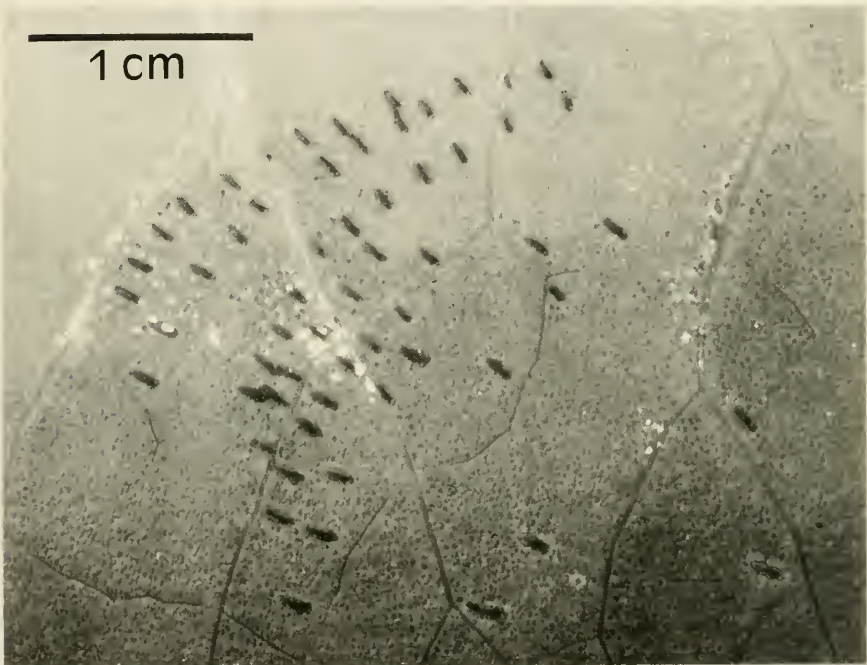


Abb. 10. Zickzackförmiges Eilogenmuster auf der Unterseite eines Schwimmblattes von *Nymphaea* sp.; Aufnahme Mai 1989.

beschrieben, verursacht z. B. die rezente *Coenagrion pulchellum* VAN DER LINDEN (Fledermaus-Azurjungfer) (WESENBERG-LUND 1913: 221–223; SCHIEMENZ 1957: 36–37) in Schwimmblättern von *Nymphaea* und *Nuphar* u. a.

Zickzackbänder bzw. Schlangenlinien von Eilogen wie in Abb. 3, Fig. 3 hinterläßt *Pyrrhosoma nymphula* SULZER (Frühe Adonislibelle), die wenig wählerisch im Pflanzenmaterial ist, und *Erythromma najas* HANSEMANN (Großes Granatauge), die in

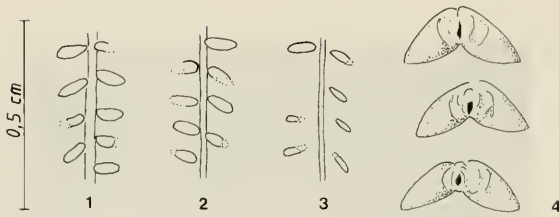


Abb. 11. Vergleich der fossilen Eilogen (Fig. 1–3) vom Lestiden-Typ mit denen der rezenten *Lestes viridis* VAN DER LINDEN (Fig. 4); bei letzteren ist die zentrale Einstichöffnung erkennbar.

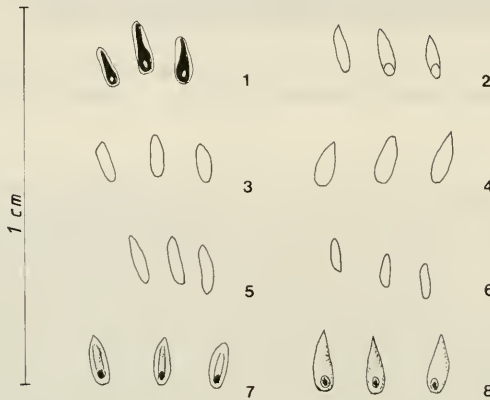


Abb. 12. Vergleich der fossilen und rezenten Eilogen vom Coenagrioniden-Typ: Fig. 1 \triangle Abb. 3, Fig. 1; Fig. 2 \triangle Abb. 3, Fig. 2; Fig. 3 \triangle Abb. 3, Fig. 3; Fig. 4 \triangle Abb. 3, Fig. 4; Fig. 5 \triangle Abb. 5, Fig. 1; Fig. 6 \triangle Abb. 5, Fig. 2; Fig. 7 \triangle Abb. 10; Fig. 8 \triangle Abb. 9.

Marken der Einstichöffnung bei Fig. 1 und 2 weiß, bei den rezenten Formen (Fig. 7 u. 8) schwarz; Fig. 7 läßt Reste der Eihüllen erkennen, möglicherweise erklärt sich die Substanzerhaltung in Fig. 1 (schwarz) in entsprechender Weise.

Stengel und Schwimmblattunterseite besonders von *Nuphar* ablegt (BELLMANN 1987: 158; WESENBERG-LUND 1913: 215).

Für das dritte von uns unterschiedene Muster (Abb. 5, Fig. 2) findet sich in der Literatur kein eindeutiges Pendant.

Coenagrionidenfunde wie auch die anderen Zygopterenfunde gehören in Rott zu den großen Seltenheiten und stammen zumeist aus der Zeit des Bergbaubetriebes. Eigene Erfahrungen unterstützen dies. Die Verfasser haben zwischen 1958 und 1991 Aufsammlungen in Rott vorgenommen und dabei neben 20 Flügelresten von Anisopteren ca. 300 Larvenreste dieser Unterordnung festgestellt, dagegen nur je einen Nymphen- und einen Imago-rest von Zygopteren.

Die Gattung *Coenagrion* (Syn. *Agrion*) ist von HAGEN (1863: 260, 269) in Rott durch eine männliche Imago, *Agrion icarus* HAGEN (HAGEN 1863, Taf. 44, Fig. 5), deren Abdomen ohne die drei Segmente der fehlenden Spitze 16 mm mißt, und durch zwei Nymphen-Exuvien nachgewiesen; letztere wurden von HAGEN zu zwei getrennten Arten *Agrion thais* HAGEN (l. c., Taf. 44, Fig. 7) und *Agrion mysis* (Taf. 44, Fig. 6) gestellt.

6. Schlußfolgerungen

Die außergewöhnliche Überlieferung so vergänglicher Lebensspuren wie Eigelege bzw. Eilogen von Zygopteren, dazu noch in differenzierter Gestalt, legen den Schluß nahe, daß auch dieses Odonatentaxon im Oberoligozän von Rott nicht so unterrepräsentiert war, wie die Sporadität der Nymphen- und Imaginesfunde glauben macht. Diese Sporadität im Polierschiefer muß taphonomisch bedingt sein; die Porzellanite enthalten dagegen aus petrographischen Gründen keine Insekten (HELLMUND 1988: 320, 323).

Die Funde demonstrieren eindrucksvoll, wie lange Zeit die endophytische Eiablage der Zygopteren ohne wesentliche Änderung schon existiert.

7. Literatur

- BELLMANN, H. (1987): Libellen beobachten – bestimmen. 268 S., zahlr. Abb.; Melsungen (Neumann & Neudamm).
- DREYER, W. (1986): Die Libellen. 219 S., zahlr. Abb.; Hildesheim (Gerstenberg).
- HAGEN, H. A. (1863): Neuropteren aus der Braunkohle von Rott im Siebengebirge. – *Palaeontographica*, 10: 247–269, 3 Taf.; Cassel.
- HELLMUND, M. (1986): Beiträge zur Geologie der Umgebung von Rott unter besonderer Berücksichtigung der tertiären Flora und Fauna. – Dipl.arb. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Bonn, 211 S., 74 Abb., 6 Anl. (Karten/Profile). – [Mskr.]
- (1987): Hennef-Rott, eine Fossilfundstelle von Weltgeltung im Rhein-Sieg-Kreis. – *Jb. des Rhein-Sieg-Kreises*, 1988: 152–157, 15 Abb., Siegburg.
 - (1988): Porzellanite – eine neue fossilführende Kieselgesteinsmodifikation aus Rott im Siebengebirge. – *Decheniana*, 141: 319–326, 2 Abb., Bonn.
- MÜLLER, A. H. (1976): Lehrbuch der Paläozoologie. 1. Allgemeine Grundlagen. 3. Aufl. 423 S., 231 Abb.; Jena (G. Fischer).
- SCHAARSMIDT, F. (1988): Der Wald, fossile Pflanzen als Zeugen eines warmen Klimas. – *In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W.* (Hrsg.): Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens, S. 29–52, Abb. 15–85; Frankfurt a. M. (W. Kramer).
- SCHIEMENZ, H. (1957): Die Libellen unserer Heimat, 154 S., 30 Taf.; Stuttgart (Franckh).
- SCHLEE, D. & GLÖCKNER, W. (1978): Bernstein. – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, C, 8: 1–72, 17 Taf.; Stuttgart.
- SCHLEE, D. (1980): Bernstein-Raritäten. 88 S., 55 Taf.; Stuttgart (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart).
- STATZ, G. (1930): Drei neue Insektenarten aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. – *Wiss. Mitt. Ver. Natur- und Heimatk. Köln a. Rh.*, 1: 10–14, 6 Abb.; Köln.
- (1937): Über fossile niedere Wassertiere aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. – *Die Natur am Niederrhein*, 13/1: 1–16, 23 Abb.; Krefeld.
 - (1938): Die Tertiärschichten von Rott und ihre Wasserfauna. – *Heimatbl. des Siegburgkreises*, 3: 56–68, 22 Abb.; Siegburg.
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonaten-Studien. – *Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrograph.*, 6: 155–422, 16 Abb.; Leipzig.
- (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. 682 S., 501 Abb., 13 Taf.; Kopenhagen, Berlin & Wien (Nordisk Verlag & J. Springer).

Anschriften der Verfasser:

Dr. Meinolf Hellmund, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.
Studiendirektor i. R. Winfried Hellmund, von-Loe-Str. 31, D-5210 Troisdorf 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B
\[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [177_B](#)

Autor(en)/Author(s): Hellmund Meinolf, Hellmund Winfried

Artikel/Article: [Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen \(Odonata,
Zygoptera\) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge 1-17](#)