

Hubbard

**BEITRÄGE
ZUR
PALÄONTOLOGIE
VON
ÖSTERREICH**

**herausgegeben
VOM
Institut für Paläontologie
der
Universität Wien**

**Nummer 14
Wien, Dezember 1988**

SONDERDRUCK

**Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem
Jungtertiär Niederösterreichs**

**VON
Erich THENIUS**

Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem Jungtertiär Niederösterreichs

Trace fossils from nymphs of aquatic insects from the Neogene of Lower Austria

von

Erich THENIUS*

Mit 3 Textabbildungen und 3 Tafeln

THENIUS, E. 1988. Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem Jungtertiär Niederösterreichs. – Beitr. Paläont. Österr. 14:1–17, Wien.

Inhaltsverzeichnis

Summary, Zusammenfassung	1
Einleitung und Problemstellung	1
Vorkommen und Herkunft der fossilen Lebensspuren	2
Beschreibung und Analyse der Lebensspuren	3
Vermutliche Urheber der fossilen Lebensspuren	7
Ergebnis und taxonomische Auswertung	9
Danksagung	10
Literatur	10

Schlüsselwörter: Fossile Lebensspuren, Spreitenbauten in Knochen, Ephemeroptera, Jungtertiär, Austria.

Summary

Description of a new type of trace fossils from nymphs of mayflies (Ephemeroptera: Polymitarcidae) in bones as *Asthenopodichnium ossibiontum* n. sp. The bones with the trace fossils occurred in sands and gravels of the Miocene (Badenian, Sarmatian and Pannonian) from northern Vienna Basin and from the Molassezone (Paratethys) of Lower Austria. The burrows are at first u-tubes with „Spreite“, but the preservation is in most of the cases a result of transport through water u-shaped notchs. The original environment of the producers of the trace fossils is a limnic biotop. It is suggested a warm-temperate climate for the Middle and Late Miocene in these latitudes.

Zusammenfassung

Aus Schottern und Sanden des Jungtertiärs (Badenien, Sarmatien und Pannonien) des nördlichen Wiener Beckens und der Molassezone Niederösterreichs werden Lebensspuren aus Knochen als *Asthenopodichnium ossibiontum* n. sp. beschrieben. Sie sind meist als u-förmige Kerben erhalten, die ursprünglich als U-Gänge mit Spreite angelegt wurden. Als vermutliche Erzeuger werden Larven bzw. Nymphen von Eintagsfliegen (Ephemeroptera: Polymitarcidae: Asthenopodinae) angenommen. Der einstige Lebensraum ist limnisch (fluvial oder lakustrisch).

Einleitung und Problemstellung

Anlaß zu diesen Untersuchungen war eine Publikation von LEHMANN & THOMAS (1987). In dieser Arbeit berichten die Verfasser von fossilen Bohrspuren in Knochenzapfen von Boviden aus dem Neogen von Sahabi (Libyen). Die Knochenzapfen stammen, ebenso wie die übrigen Wirbeltierreste von dieser Lokalität, aus einem fluvialen Milieu. Die u-förmigen Lebensspuren werden als Bohrspuren von Ephemeropterenlarven gedeutet, wie sie der Verf. (THENIUS 1979) aus fossilen Hölzern des Jungtertiärs des Wiener Beckens beschrieben hatte. Die von TOBIEN (1965, 1983) auf Grund ähnlicher Lebensspuren an Knochen aus den jungmiozänen Dinotheriensanden Rheinhessens gegebene Deutung als „Fraß“spuren bzw. Puppenwiegen von Käfern (Coleoptera) ist nach LEHMANN & THOMAS nicht zutreffend.

Die ersten derartigen fossilen Lebensspuren in Knochen hat m. W.W. WEILER (1932) (vgl. THENIUS 1958) aus den Dinotheriensanden beschrieben und abgebildet. Er deutete sie allerdings fälschlich als Nagespuren. Im Jahr 1948 hat THENIUS anlässlich der Bearbeitung von jungtertiären Paarhufern aus Niederösterreich auf ähnliche Lebensspuren in Geweihen (von Cerviden) und Knochenzapfen (von Boviden) hingewiesen und als Erzeuger vorerst marine Organismen vermutet, welche die Knochen postmortal befallen hätten. Diese Knochenreste stammen nämlich aus küstennahen Sanden und Schottern des damaligen Meeres im Wiener

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

Becken (Badenien = „Tortonien“). Ein Lebendbefall, wie er etwa durch Dipterenlarven vorkommt, wird als äußerst unwahrscheinlich abgelehnt, da derartige Lebensspuren auch an der Innenseite von Knochensplittern gleicher Provenienz vorkommen. Im Jahr 1949 beschreibt PAPP aus dem Jung-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens u-förmige Lebensspuren in Hölzern, die als Spreitengänge gedeutet werden. PAPP (1949:669) weist auf die Ähnlichkeit dieser Lebensspuren in fossilen Hölzern mit jenen aus Knochen aus dem Badenien hin, wie sie von THENIUS (1948) beschrieben wurden. Die Urheber sind unbekannt. Einige Jahre später nehmen PAPP & THENIUS (1954) erneut auf diese Lebensspuren Bezug und vermuten (aquatische) Chironomidenlarven als Erzeuger für die Lebensspuren in den Hölzern.

1958 bildet KAHLE anlässlich der Beschreibung der Cervidenreste aus dem Alt-Pleistozän von Voigtstedt einen Geweihrest von *Praemegaceros* (= „*Orthogonoceros*“) sp. mit länglich gestreckten, wannenförmigen Lebensspuren ab, ähnlich den jungtertiären Spurenfossilien. KAHLE deutet die Lebensspuren nicht als Nagespuren, sondern sieht in den unbekanntem Erzeugern Insekten(-larven) aus dem fluviatilen Milieu, die auch gegenwärtig noch vorhanden sein müssten.

Von der gleichen Überlegung ausgehend, wurden vom Verfasser eingehende Kontakte mit heimischen Limnologen gepflogen, die jedoch ohne Erfolg blieben. Erst eine Bemerkung in einem Artikel von H.H. VOGT (1977) über den Voltastausee in Ghana führte mich zu einer Notiz von PETR (1971) und damit zu einem ersten Hinweis auf die vermutlichen Erzeuger derartiger Lebensspuren in submersen Hölzern. PETR (1970, 1971) und VOGT (1977) erwähnen das massenhafte Auftreten von Eintagsfliegenlarven (*Povilla adusta*, Fam. Polymitarciidae, Ordnung Ephemeroptera) in Treibhölzern des Lake Volta in Ghana. Diese Eintagsfliegenlarven befallen dort ausschließlich submerse (untergetauchte) Teile von Bäumen, wie sie (auch) im vom Stausee überfluteten Teil häufig waren. Über ähnliche Massenvorkommen von Eintagsfliegenlarven, samt Lebensspuren, hat erst kürzlich TOBIAS (1987) anlässlich limnologischer Untersuchungen bei der Talsperre von Selingue (Rep. Mali, W-Afrika) berichtet.

Auf Grund der Übereinstimmung derartiger rezenter Lebensspuren mit den Spurenfossilien in jungtertiären Hölzern hat THENIUS (1979) diese auf die Tätigkeit vorzeitlicher Ephemeropterenlarven zurückgeführt. Allerdings hat THENIUS (1979) das Vorkommen von ähnlichen Spurenfossilien in Knochen absichtlich ausgeklammert und nicht weiter diskutiert. Mit dieser Frage soll sich die vorliegende Untersuchung befassen, zumal in dem von HÄNTZSCHEL (1975) im Rahmen des "Treatise on Invertebrate Paleontology" publizierten Band über fossile Spurenfossilien und Problematik und auch in FREY (1975) keine Hinweise auf derartige Lebensspuren enthalten sind.

Zunächst aber noch ein Hinweis auf eine Arbeit von TOBIEN (1965), die sich mit den erstmals von WEILER (1932) erwähnten Lebensspuren in fossilen Knochen befaßt. TOBIEN kommt zu dem Ergebnis, daß es sich bei den Spurenfossilien aus den „altploziänen“ (= jungmiozänen) Dinotheriensanden von Westhofen bei Worms um Fraßspuren von Coleopteren bzw. deren Lar-

ven (Puppenwiegen) handelt. Da sie nicht an (alten) Bruchflächen und in der Spongiosa auftreten, läßt sich nach TOBIEN annehmen, „daß die Gruben an vollständigeren und nicht durch den Transport beschädigten oder abgerollten Knochen angelegt wurden“ (S. 443). Nach TOBIEN sind die Spurenfossilien im Holz und in den Knochen nicht ident und auch jene in Geweihen (von Voigtstedt) seien verschieden von letzteren.

Als jüngste Notiz ist die eingangs erwähnte Arbeit von LEHMANN & THOMAS (1987) zu nennen, deren Verfallimnische Insektenlarven, und zwar Ephemeropteren, als Urheber annehmen.

Als wichtigste Fragen waren in diesem Zusammenhang folgende Probleme zu diskutieren: Sind die fossilen Lebensspuren in den Hölzern und jene in den Knochen (u. dgl.) auf die gleichen oder zumindest verwandte Organismen zurückzuführen? Sind sämtliche der erwähnten Spurenfossilien in Knochen einheitlichen Ursprunges? Sind die Spurenfossilien Fraßspuren bzw. Puppenwiegen oder Wohnbauten? Aus welchem Milieu ("environment") stammen die Erzeuger der Lebensspuren? Erst nach Beantwortung dieser Fragen können Angaben über die vermutlichen Urheber gemacht werden.

Vorkommen und Herkunft der fossilen Lebensspuren

Zunächst sei hier nur das räumliche und erdgeschichtliche Vorkommen der Lebensspuren in fossilen Knochen (u. dgl.) angeführt. Sind die Knochen (mit ihren Lebensspuren) auf autochthone oder allochthone Lagerstätte?

Nach der Abrollung und dem Vorkommen der Knochenreste handelt es sich in praktisch allen Fällen um allochthone Lagerstätten, womit allerdings die Frage nach der Entstehung der Lebensspuren nicht beantwortet ist. Zweifelsfrei ist hingegen, daß die im folgenden beschriebenen Lebensspuren fossil, also nicht erst von rezenten Organismen erzeugt worden sind. Dies geht aus den Fundumständen eindeutig hervor.

Die Lebensspuren finden sich in Knochen(-fragmenten), in Geweihen, Knochenzapfen und (!) sogar in Zähnen. Alle diese Reste stammen aus verschiedenartigen jungtertiären Sedimenten des Wiener Beckens und der Molassezone Niederösterreichs. Dazu kommen weitere aus Rheinhessen (BRD), aus Libyen und aus pleistozänen Ablagerungen der DDR (Voigtstedt). Es erscheint verständlich, wenn in diesem Rahmen nur die Lebensspuren aus dem Wiener Becken und der Molassezone berücksichtigt werden.

Die ältesten Knochenreste sind aus Klein Hadersdorf W Poysdorf im nordöstlichen Niederösterreich bekannt geworden (THENIUS 1948; RABEDER 1978). Es sind marine Sande und Schotter des nördlichen Wiener Beckens (Poysbrunner Scholle; s. GRILL 1968), die vor Jahrzehnten in mehreren Schottergruben als küstennahe Ablagerungen aufgeschlossen waren. Sie haben eine reiche Großsäugetierfauna geliefert, die den starken fluviatilen Einfluß dokumentieren. Teile von dieser Säugetierfauna werden gegenwärtig als Kollektion Weinfurter im Institut für Paläontologie der Universität Wien aufbewahrt. Die Sande und Schotter lassen sich nach den Molusken mit den „Grunder Schichten“ der Molassezone der Paratethys parallelisieren, die altersmäßig einst als

Helvetien eingestuft wurden. Seitherige Untersuchungen an Hand von Foraminiferen durch WEINHANDL (1957) haben gezeigt, daß die „Gründer Schichten“ der Molassezone einerseits dem Karpatien (= Laar Schichten), andererseits dem Badenien (= Gründer Schichten i. e. S.) angehören. Letztere entsprechen nach der Foraminiferenfauna der Sandschalerzone (= basales Badenien). Nach GRILL (1968) besteht für den Raum Poysdorf allerdings die Möglichkeit, daß die dortigen Gründer Schichten auch Anteile der Sandschalerzone (= mittleres Badenien) enthalten (vgl. RABEDER 1978). Nach den Großsäugetieren (Kleinsäuger sind nicht bekannt) dürfte die Fauna von Klein-Hadersdorf der Säugetier-„Zone“ MN 6 und damit dem Serravallien der Mediterranchronologie bzw. dem Astaracium der Säugetiergliederung entsprechen (vgl. SAVAGE & RUSSELL 1983).

Eine etwas jüngere Fundstelle ist Nexing SE Schrick, gleichfalls im nördlichen Wiener Becken. Sie gehört dem Sarmatien (i. S. von E. SUESS) an und dürfte als Äquivalent der Säugetier-„Zone“ MN 8 anzusehen sein und damit gleichfalls dem Serravallium bzw. Astaracium entsprechen. Die Schichten gehören dem jüngeren Sarmatien (Ervilienschichten) (SENEŠ 1974) an. Es sind fossilreiche Sande und Schotter des brackischen sarmatischen Meeres, welches das nördliche Wiener Becken überflutete.

Noch jüngere Fundstellen sind Hollabrunn sowie Weyerburg, Mariathal, Magersdorf in der Nähe von Hollabrunn und Enzersdorf i. T. Sämtliche Fundstellen liegen in der Molassezone Niederösterreichs und gehören den fluviatilen Hollabrunner Schottern (früher Hollabrunner bzw. Mistelbacher Schotterkegel) des älteren Pannon an. Sie entsprechen dem Vallesium der Säugetierchronologie und dürften Äquivalente der Säugetier-„Zone“ MN 9 sein. Das Pannonien der Paratethys ist mit dem Tortonium der Mediterranchronologie zu parallelisieren. Die Säugetierfaunen sind typische Hipparionfaunen mit *Hipparion primigenium*, *Gomphotherium (Tetralophodon) longirostre*, *Dinotherium giganteum*, *Aceratherium bavaricum*, *Chalicotherium goldfussi*, *Microstonyx (Korynochoerus) palaeochoerus*, *Dorcatherium navi*, *Miotragocerus pannoniae* und *Amphiproxanocerus* (vgl. THENIUS 1982). Die Schotter und Sande wurden von einem Donauvorläufer abgelagert, der im nördlichen Niederösterreich von Krems-Langenlois im Westen über Hollabrunn bis in die Gegend von Mistelbach im Osten verlief und dort in den damaligen pannonischen See, der das Wiener Becken erfüllte, mündete. Das Gewässer des Pannon-Sees war zur damaligen Zeit brackisch ausgebildet. Eine Aussüßung erfolgte erst später.

Demnach stammen die Knochen- und Zahnreste mit den Lebensspuren aus verschiedenartigen Ablagerungen (Mittel-Miozän: Badenien und Sarmatien; Jung-Miozän: Pannonien) und zugleich aus jeweils verschiedenen Milieus. Diese reichen von marinen (euhalinen und brackisch) bis zu limnischen (fluviatilen) Sedimenten und umfassen – wenn man die Hölzer mit den Lebensspuren auch berücksichtigt – sogar brackische Ablagerungen. Da sämtliche Knochen- und Zahnreste mit Lebensspuren mehr oder weniger starke Abrollungserscheinungen zeigen, ist – wie bereits oben erwähnt – durchwegs

ein Vorkommen auf (synchron) allochthoner Lagerstätte anzunehmen.

Damit ist über den ursprünglichen Lebensraum, in dem die Erzeuger lebten (aquatisch oder terrestrisch) noch nichts ausgesagt. Eine Lösung dieses Problems erscheint erst durch eine Analyse der Lebensspuren selbst möglich. Auch die anderen, oben angeführten Fragen lassen sich erst in Zusammenhang mit einer derartigen Analyse beantworten.

Beschreibung und Analyse der Lebensspuren

Die Beschreibung der fossilen Lebensspuren erfolgt hier nicht nach dem erdgeschichtlichen Alter bzw. getrennt nach Fundstellen, sondern nach dem Material, in dem die Lebensspuren vorkommen. Als Rechtfertigung dieses Vorgehens muß gesagt werden, daß die Lebensspuren mit einer Ausnahme – die im folgenden als Typ 1 bezeichnet wird – einander so entsprechen, daß sie – ohne Berücksichtigung der Herkunft nach Lokalisationen – nicht auseinanderzuhalten sind bzw. einzelne Spuren am gleichen Stück dimensionell und auch nach der Ausbildung etwas verschieden sein können (= Typ 2). Dies gilt m. E. auch für die Lebensspuren, die TOBIEN (1965, 1983) beschrieben hat. Die gemeinsamen Merkmale dieser Lebensspuren vom Typ 2 sind folgende: Länglich gestreckte, u-förmige Kerben, deren Länge von 5–23 mm und einer Breite von 0,8–5 mm schwankt. Die maximale Tiefe beträgt fast 7 mm und liegt stets in der Mitte der Kerben.

Die von TOBIEN (1965) beschriebenen Spuren erreichen vereinzelt eine maximale Breite von 6,8 mm. Bemerkenswert ist die meist parallele Anordnung der Lebensspuren in bestimmten Substraten. Auf Besonderheiten wird bei der Analyse noch zurückgekommen.

Zum Vorkommen an den Knochen ist noch zu sagen, daß sie nicht nur – wie TOBIEN auf Grund einiger weniger Objekte annimmt – an der Knochenoberfläche auftreten, sondern auch auf der Innenseite (in der Spongiosa) und auf Bruchflächen, die nachträglich abgerollt wurden. Überhaupt spielt – wie noch gezeigt werden soll – der Abrollungsgrad bei der Analyse der Lebensspuren eine nicht zu vernachlässigende Rolle.

Lebensspuren in Geweihen: Es liegt nur ein Objekt (Geweih von *Stephanocemas elegantulus* (ROGER)) mit Lebensspuren vor (Tafel I, Fig. 1 und 2). Der Rest stammt aus Klein-Hadersdorf und wurde vom Verfasser bereits 1948 anlässlich einer Bearbeitung der jungtertiären Cerviden bzw. Lagomeryciden Niederösterreichs beschrieben. Es muß allerdings nochmals festgestellt werden, daß die Lebensspuren von dem sonst vorkommenden Typ (= Typ 2) abweichen, weshalb auch bei der Analyse dieser Typ (= Typ 1) gesondert zu betrachten ist.

Der Abwurf mit konkaver Abwurffläche und leichten Rollspuren zeigt an der Innenfläche des vorderen Haupt sprosses drei längliche, parallel angeordnete Vertiefungen und eine an der Unterseite. Sie haben zweifellos nichts mit der Geweihmorphologie zu tun und sind erst nachträglich entstanden. Anorganische Drucklösungserscheinungen sind gleichfalls auszuschließen. Eine weitere, ähnliche Vertiefung ist an der Geweihoberseite zwischen den

beiden „Mittelsprossen“ zu beobachten. An der Innenfläche des hinteren Hauptsprosses treten zwei rundliche Vertiefungen auf, die von den bisher beschriebenen Lebensspuren verschieden sind. Es erscheint daher schon aus diesem Grund berechtigt, diese Lebensspuren im Geweih gesondert zu berücksichtigen. Aber auch die länglich gestreckten Kerben weisen einige Besonderheiten auf, die beim sonstigen (allgemein verbreiteten) Typ (= Typ 2) nicht beobachtet werden können. So sind die länglich gestreckten Kerben randlich nicht so scharf abgegrenzt (? Abrollung) wie beim Typ 2. Außerdem, und das ist ein noch wichtigeres Argument, zeigen mindestens drei der länglichen Kerben eine Zweiteilung in Form einer medianen Erhebung und eine weitere längliche Kerbe eine Dreiteilung mit zwei Knochenstegen. Allerdings ist bei dieser Lebensspur die Frage: ist es eine dreiteilige oder sind es zwei hintereinander angeordnete Spuren (zweiteilig + einteilig). Tatsache ist, daß bei den zwei- bzw. dreiteiligen Kerben der jeweils tiefste Punkt nicht in der Mitte der Kerben gelegen ist. Daher kann in diesen Fällen auch nicht von u-förmigen Kerben gesprochen werden. Auch bei der einen der rundlichen Vertiefungen ist eine ähnliche Zweiteilung vorhanden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß für den Typ 1 – sofern man die länglichen und rundlichen Lebensspuren nicht überhaupt als zwei getrennte Typen klassifizieren will – die Tendenz zur Zweiteilung charakteristisch ist. Es sind keine Reste von u-förmigen Gängen. Weiters scheint die Form dieses Lebensspurentyps von der Struktur des Materials beeinflußt bzw. abhängig zu sein. Da es sich nicht um u-förmige Kerben und damit auch nicht um Reste von Spreitenbauten handelt, muß eine aquatische Herkunft der Urheber fraglich bleiben. Viel eher ist für den Typ 1 ein Befall durch terrestrische Insekten(-larven) anzunehmen, wie er verschiedentlich an rezenten Geweihen von Cerviden bekannt ist. Daß es sich um Puppenwiegen handelt, erscheint nicht sehr wahrscheinlich. Dennoch ist für Typ 1 ein Befall des Geweihes zu Lebzeiten des Tieres (im Bastzustand) nicht auszuschließen. TOBIEN (1965) erwähnt verschiedene Coleopteren, die Lebensspuren in (Knochen- und) Geweihresten hinterlassen. Eine sichere systematische Zuordnung der Lebensspuren vom Typ 1 erscheint mir nicht möglich. Demgegenüber deute ich die von KAHLKE (1958) an einem Geweih von *Praemegaceros* aus dem Alt-Pleistozän von Voigtstedt (DDR) beschriebenen Lebensspuren als Beispiel für den postmortalen Befall durch aquatische Insektenlarven.

Lebensspuren in Knochenzapfen: Zwei abgerollte basale Knochenzapfen von *Caprotragoides* (= „*Gazella*“) *stehlini* aus Klein-Hadersdorf im Wiener Becken zeigen Lebensspuren vom Typ 2. In beiden Fällen handelt es sich um schädelechte Stücke, die im Bereich des Knochenzapfens die typischen u-förmigen Kerben aufweisen. Beim Stück 1 (Knochenzapfen sin., Sammlung Weinfurter) sind die Kerben parallel zur Längserstreckung des Knochenzapfens angeordnet und besonders auf der Vorderseite dicht nebeneinander gelegen (Tafel I, Fig. 6 und 7). Der Befall durch die Kerben deckt sich in diesem Fall weitgehend mit den beim lebenden Tier vom Horn bedeckten Abschnitt, was mit der (dort) poröseren Knochenstruktur erklärt werden kann. Beim Stück 2 (Knochenzapfen dext., Sammlung Zapfe) ist

vom Knochenzapfen nur die Basis erhalten. Diese zeigt knapp über dem Oberrand der Orbita und auf dem Knochenzapfen selbst mindestens acht Kerben, von denen eine auf der (vor Abrollung besser geschützten) Rückseite die größte Tiefe und scharfe Ränder aufweist. An allen Kerben ist die Tiefe in der Mitte am größten. Die Maße sind: Länge 6 bis 15,5 mm, Breite 1,5 bis 4,0 mm, Tiefe bis 4 mm. Die Innenflächen der Kerben lassen keine Spuren der Erzeuger erkennen, sondern nur die Knochenstruktur. Die Anordnung der Kerben erfolgt meist, aber nicht immer, parallel zur Längserstreckung des Knochenzapfens.

Zusammenfassend kann für die Lebensspuren in Knochenzapfen gesagt werden, daß es sich durchwegs um u-förmige Kerben handelt, die z.T. nachträglich durch Abrollung beschädigt wurden. D.h. ihre ursprüngliche Tiefe entspricht nicht immer der derzeitigen. Eine konkrete Aussage über die möglichen Urheber und über den Zeitpunkt des Befalls ist an Hand beider Stücke nicht mit Sicherheit möglich.

Lebensspuren in identifizierbaren Knochen: Lebensspuren vom Typ 2 sind in mindestens sieben verschiedenen Knochen beobachtbar.

1) Zu einem der interessantesten zählt ein Unterkieferrest mit den M_{1-3} sin. von *Dinotherium giganteum* (Proboscidea) aus dem älteren Pannonien von Hollabrunn (Molassezone) (Tafel II, Fig. 1–5). Der Rest umfaßt den Ramus horizontalis vom hinteren Alveolarrand des I inf. an. Der Ramus ascendens und die Anguluspartie sind weggebrochen, die Bruchränder durchwegs durch die Abrollung verrundet. Die Lebensspuren entsprechen ausschließlich dem Typ 2. Die Dimensionen schwanken in der Länge von 9,0 bis 23 mm, in der Breite von 1,5 bis 4,5 mm. Die maximale Tiefe beträgt 7 mm. Die Durchschnittswerte betragen $15 \times 3 \times 5$ mm. Die Kerben sind vorwiegend auf die (hintere) Innenfläche der Stoßzahnalveole und auf die Alveolarpartie der P inf., die bereits zu Lebzeiten des Tieres ausgefallen sein mußten, konzentriert. Weitere Lebensspuren sind außen unterhalb und hinter den Molaren vorhanden. Die an der Außenseite befindlichen sind durchwegs parallel bzw. linear hintereinander angeordnet und orientieren sich offensichtlich an Längsrissen des Knochens. Einzelne Lebensspuren an den stark verrundeten Bruchflächen des Ramus ascendens lassen annehmen, daß der Befall erst postmortal, und zwar nach Abbrechen des aufsteigenden Astes erfolgt ist. Die Lebensspuren auf der Alveolarwand des Stoßzahnes sind durch Abrollung kaum verändert und daher besonders interessant. Ihre Anordnung ist mehr oder weniger regellos (entsprechend der mehr oder weniger porösen Knochenstruktur). Eine bestimmte Ausrichtung ist nicht feststellbar. Dies gilt auch für die Lebensspuren in den z.T. mit Knochenmasse ausgefüllten Alveolen der Prämolaren. Diese Knochenmasse füllt die vorderen Alveolarfächer der Prämolaren weitgehend aus, d.h. der P_3 ist (zu Lebzeiten des Tieres) früher ausgefallen als der P_4 .

Die Lebensspuren sind in der Regel als u-förmige Kerben ausgebildet, deren Längsränder meist mehr oder weniger parallel verlaufen und scharfrandig sind. Einige von diesen Lebensspuren sind besonders aufschlußreich und erlauben entsprechende Schlußfolgerungen. So verlaufen bei einzelnen Kerben die Längsränder allerdings nicht pa-

rallel, sondern es ist median eine Einengung zu beobachten. Diese Einengung der äußeren Kerbenöffnung ist vor allem dort zu beobachten, wo keine nachträgliche Abrollung erfolgte. Die Erklärung für diese knöcherne Einengung liefern zwei Lebensspuren. Eine an der Innenfläche der Stoßzahnalveole und eine an der Basis des Ramus ascendens in einer seichten Grube. Beide sind u-förmige Lebensspuren mit zwei voneinander getrennten Öffnungen! Zwischen den Öffnungen befindet sich ein knöcherner Steg. Bemerkenswert ist, daß die beiden Öffnungen schlitzförmig gestaltet sind, indem sie zur Mitte, also zum Knochensteg zu, spitz, nach außen hin rundlich geformt sind. Diese Lebensspur entspricht somit einem u-förmigen Spreitenbau. Nun wird auch die wiederholt beobachtete mediane Einengung etlicher anderer Lebensspuren verständlich. Es sind Reste der einstigen (knöchernen) Spreite. Derartige Einengungen und auch eine echte knöcherne Spreite sind kein Einzelfall, wie unten noch erwähnt wird.

Mit dem Nachweis einzelner Spreiten ist dokumentiert, daß es sich bei den Lebensspuren vom Typ 2 nicht um Puppenwiegen, sondern um U-Röhren mit einer Spreite handelt und damit um Erzeuger, die in einem aquatischen Milieu lebten. Diese und noch weitere derartige Lebensspuren in Knochensplittern lassen erkennen, daß der Befall postmortal durch aquatische Organismen erfolgte. Es ist demnach anzunehmen, daß die befallenen Knochen nachträglich in ein brackisches, brachyhalines oder euhalines Gewässer gelangt sein müssen. Zugleich kann für die Lebensspuren vom Typ 2 angenommen werden, daß der Befall nicht auf dem Land durch terrestrische Organismen (z.B. Dermestiden) an z.T. noch mit Weichteilen behafteten Skelettresten erfolgte. Dadurch ergibt sich weiters die Annahme, daß die Lebensspuren keine Fraßspuren, sondern Wohnbauten sind. U-Bauten (mit oder ohne Spreite) dienen zur Versorgung mit einem Wasserstrom, der zugleich auch die Nahrung liefert. D.h. die Erzeuger derartiger Lebensspuren sind wasserbewohnende Filtrierer.

Weiters ist der Schluß berechtigt, die u-förmigen Kerben in den Knochen als Reste von Spreitenbauten anzusehen. Eine Bestätigung dieser Schlußfolgerung liefern noch weitere Lebensspuren.

2) Schädelechter Rosenstock von *Dicroceros elegans* (Cervidae) aus dem Mittel-Miozän (Badenien) von Klein-Hadersdorf (Wiener Becken). Der stark gerollte Rest zeigt an der basalen Hinterseite des Rosenstockes zwei u-förmige Kerben; eine kleinere und eine größere (6,2 x 1,3 mm und 11,4 x 2,3 mm Länge und Breite). Die Längserstreckung entspricht nur bei der größeren Kerbe annähernd der Knochenstruktur. Beide Lebensspuren sind dem Typ 2 zuzuordnen.

3) Dorsalbogen eines Rückenwirbels eines juvenilen Proboscidiars aus dem Mittel-Miozän (Badenien) von Klein-Hadersdorf (Wiener Becken) (Tafel I, Fig. 5). Der Rest ist stark abgerollt, vom Processus spinosus fehlt der distale Abschnitt, der Wirbelkörper ist weggebrochen. Die Bruchfläche ist frisch. Zahlreiche Lebensspuren vom Typ 2 bedecken die Oberfläche der basalen Hinterseite des Processus spinosus und die linke, leicht konkave Postzygapophyse. Die Anordnung der u-förmigen Kerben entspricht weitgehend der spongiösen Knochenstruktur. Die Größe der Kerben ist verschieden und schwankt

von 5,2 x 1,5 mm bis 15,8 x 3,6 mm. Bemerkenswert ist, daß zwei (kleinere) Kerben eine leichte mediane Einengung erkennen lassen, wie sie als Rest einer einstigen Spreite zu deuten ist.

4) Beckenfragment eines (?) Rhinocerotiden aus dem Jung-Miozän (Pannonien) von Magersdorf (Molassezone) (Tafel I, Fig. 3 und 4). Der stark gerollte, nur im Bereich des Acetabulums frisch beschädigte Knochen zeigt zahlreiche Lebensspuren vom Typ 2. Sie sind zwar hauptsächlich an der Oberfläche des Knochens zu beobachten, doch ist eine Kerbe an einer alten, verrundeten Bruchfläche eingesenkt, die beweist, daß der Befall erst postmortal an einem bereits zerbrochenen und etwas transportierten Knochen erfolgt sein kann. Die Größe der u-förmigen Kerben schwankt zwischen winzigen und seichten (4,2 x 0,8 mm) bis zu großen, tief eingesenkten Lebensspuren (18,7 x 3,8 mm). Bemerkenswert ist die vereinzelt angedeutete Zweiteilung durch Einengung des medianen Kerbenabschnittes ebenso wie die Tatsache, daß die innere Breite der Kerben gelegentlich größer als die (äußere) knöcherne Kerbenöffnung ist. Die weitgehend parallele Anordnung der Kerben folgt im Bereich der Kompakta weitgehend der Knochenstruktur, nur im Bereich der spongiösen Gelenkfläche des Acetabulums sind die Lebensspuren unregelmäßig angeordnet.

5) Fragment eines Femurs von (?) *Hipparion* aus dem Jung-Miozän (Pannonien) von Magersdorf (Molassezone) (Abb. 1). Das stark gerollte Bruchstück ist trotz seiner Kleinheit außerordentlich aufschlußreich. Es umfaßt den distalen Abschnitt des Trochanter tertius, wie er u. a. für *Perissodactyla* charakteristisch ist. Die Lebensspuren vom Typ 2 sind ausschließlich auf die (verrundeten) Bruchflächen beschränkt und finden sich in den Kompakta und Spongiosa. Ihre Größe variiert von schmalen, kürzeren (8,3 x 1,5 mm) bis zu etwas breiteren und längeren (allerdings durch nachträgliche Abrollung nicht in voller Länge erhaltenen) Kerben mit den maximalen Ausmaßen von 16 x 3,3 mm.

Die Anordnung der in der Kompakta angelegten Kerben variiert, während jene in der Grenze zwischen Spon-



Abb. 1. Abgerolltes Femurfragment von (?) *Hipparion* mit Lebensspuren vom Typ 2. Jung-Miozän von Magersdorf (Molassezone). Beachte Anordnung der Kerben (z.T. auf Bruchflächen) und durch Pfeile gekennzeichnete U-Röhre mit Steg. PIUW (W). 1/1.

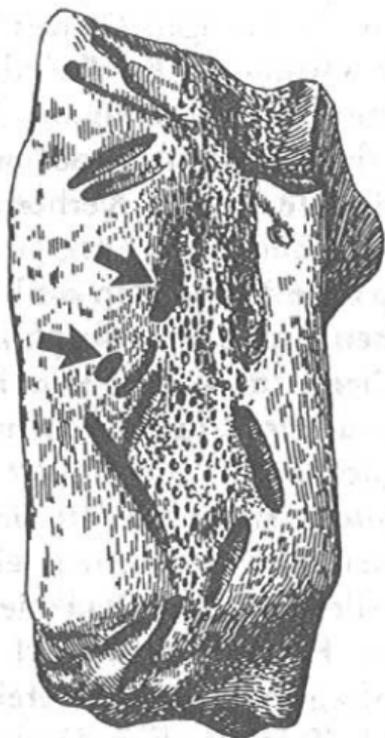


Abb. 1. Abgerolltes Femurfragment von (?) *Hipparion* mit Lebensspuren vom Typ 2. Jung-Miozän von Magersdorf (Molassezone). Beachte Anordnung der Kerben (z.T. auf Bruchflächen) und durch Pfeile gekennzeichnete U-Röhre mit Steg. PIUW (W). 1/1.

giosa und Kompakta weitgehend dem Rand der Kompakta parallel verlaufen. Die Bedeutung des Knochensplitters wird aber noch durch eine U-Röhre, die teilweise in der Kompakta angelegt ist, erhöht. Sie ist nicht als u-förmige Kerbe, sondern als richtige, in der Längserstreckung ganz leicht gekrümmte U-Röhre mit Knochensteg, der als Spreite anzusehen ist, ausgebildet. Die der Außenwand näher gelegene Öffnung ist im Umriss oval und mit einem spitzen Ende gegen den Knochensteg gerichtet. Damit entspricht diese U-Röhre jener im Unterkiefer von *Dinotherium*, von der bereits oben die Rede war. Sie kann als ein weiterer Hinweis darauf angesehen werden, daß die Lebensspuren ursprünglich als Spreitenbauten angelegt wurden. Die (knöcherne) Spreite selbst geht anscheinend bei Vergrößerung und Vertiefung der Kerben verloren bzw. ist in einzelnen Fällen nachträglich durch die Abrollung des Knochens zerstört worden.

6) Calcaneusfragment eines Paarhufers (Artiodactyla) aus dem Mittel-Miozän (Badenien) von Klein-Hadersdorf (Wiener Becken). Der etwas gerollte Knochen zeigt mindestens vier Kerben vom Typ 2. Eine an der basalen Innenseite des Calx, die beiden anderen an den distalen Gelenkflächen. Eine der letzteren zeigt eine leichte Einengung der Kerbe, die am Calx befindliche ist leicht gekrümmt, entsprechend dem dortigen Verlauf des Knochens. Die Größe der Kerben ist unterschiedlich und schwankt zwischen 4,6 x 1,3 mm und 10 x 1,6 mm. Die Anordnung ist nicht regelhaft.

7) Proximales Metapodialfragment eines Proboscidiers (? *Dinotherium*) aus dem Jung-Miozän (Pannonien) von Weyerburg bei Hollabrunn (Molassezone). Das durch einen frischen Bruch nur etwa zur Hälfte erhaltene Metapodium zeigt an der Vorder- und Rückseite etliche Lebensspuren vom Typ 2. Eine weitere Kerbe ist an der proximalen Gelenkfläche vorhanden. Das Metapodium ist abgerollt und läßt die spongiöse Struktur erkennen. Die etwa 15 Kerben an der Vorderseite sind sternförmig angeordnet, von wechselnder Größe (von 7,6 x 2,0 mm bis 15,5 x 3,5 mm) und Tiefe. Eine Kerbe zeigt eine leichte mediane Einengung. Nicht nur an dieser Kerbe ist das innere Lumen des u-förmigen Ganges weiter als die äußere, knöcherne Öffnung. Die Anordnung der Kerben an der Rückseite des Metapodiums ist unregelmäßig. Auch dort ist die spongiöse Knochenstruktur sichtbar und beeinflußt den Verlauf der Kerben nicht.

Lebensspuren in Knochenfragmenten: Abgesehen von diesen morphologisch deutbaren Knochenresten liegen noch drei Knochenfragmente mit Lebensspuren vom Typ 2 vor, die recht bemerkenswerte Aussagen ermöglichen.

Knochenfragment 1: Es handelt sich um ein Bruchstück eines großen Röhrenknochens eines (?) Proboscidiers aus dem Mittel-Miozän (Badenien) von Klein-Hadersdorf (Wiener Becken) (Tafel III, Fig. 1 und 2). Dieses Knochenfragment wurde bereits von PAPP & THENIUS (1954, Tafel V, Fig. 4) abgebildet und von diesen Autoren als Gegenstück zu den Lebensspuren in fossilen Hölzern angesehen. Der Rest zeigt Kerben auf der Außen- und Innenseite. Die Lebensspuren sind fast ausschließlich parallel zur Längserstreckung des Knochens angeordnet. Die Kerben in der Kompakta sind scharf-

randig (z.T. ist die äußere Knochenschicht weggesplittert). Bei zwei Kerben ist die Öffnung etwas kleiner als das Lumen. Die Größe der Kerben schwankt von 9,6 x 1,9 mm bis zu 18,0 x 3,2 mm. Die meßbare Tiefe ist wechselnd, sie beträgt im Durchschnitt 2,3 mm und erreicht maximal 6 mm.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von Lebensspuren an der spongiösen Innenseite des Knochens, das – unter Berücksichtigung obiger Befunde – auf einen postmortalen Befall eines bereits zerbrochenen Knochens hinweist. Die Bruchränder des Fragmentes sind durchwegs frisch (und bei der Bergung entstanden), die Innenseite zeigt deutliche Spuren der Abrollung. Das Bruchstück wurde nachträglich wegen der Lebensspuren vom einstmaligen Finder, Herrn Dipl. Kfm. Emil Weinfurter, in Maria Bründl (bei Klein-Hadersdorf) in der Sandgrube sichergestellt. Dieser im Jahr 1968 verstorbene Privatsammler hatte die Bedeutung dieses und anderer Knochen(-fragmente) durch die Lebensspuren längst erkannt.

Knochenfragment 2: Auch bei diesem Bruchstück dürfte es sich (wegen der Dimensionen) um den Rest eines Proboscidiernknochens handeln. Er stammt aus dem Jung-Miozän (Pannonien) von Mariathal (Molassezone). Der Rest zeigt an der Außenseite zwei u-förmige Kerben, an der etwas spongiösen Innenseite sind mindestens sieben Kerben zu beobachten. Dazu kommen zwei weitere Lebensspuren an der etwas abgerollten Bruchfläche. Die Größe der u-förmigen, manchmal leicht in der Längsrichtung gekrümmten Kerben schwankt von 8,2 x 2,0 mm bis 17,0 x 3,0 mm. Die Tiefe erreicht maximal 5 mm. Eine Lebensspur an der Außenseite des Knochens ist durch eine mediane Einengung gekennzeichnet, wie sie auch bei anderen Kerben beobachtet werden konnte (s.o.). Diese Kerbe verläuft quer zur Knochenstruktur. Die übrigen Lebensspuren sind weitgehend in der Längsrichtung des Knochens ausgerichtet. Auch hier ist an etlichen Kerben die knöcherne Öffnung enger als das Lumen der Kerbe selbst.

Knochenfragment 3: Ein stark gerolltes Knochenbruchstück (? Rippe) ist allseits mit Kerben (auch an den mehr oder weniger abgerollten Bruchflächen) vom Typ 2 versehen (Abb. 2). Das Fragment stammt aus dem Mittel-Miozän (Badenien) von Klein-Hadersdorf (Wiener Becken). Die meisten dieser Lebensspuren folgen der Längserstreckung des Knochens, manche von ihnen zeigen eine schwache Krümmung in der Längsrichtung, wie sie auch bei Kerben an anderen Knochenresten festgestellt werden konnte. Die Größe der Kerben ist unterschiedlich und schwankt zwischen 5,0 x 1,1 mm und 20 x 3,8 mm. Die Tiefe erreicht maximal 6 mm. Wie auch bei anderen Objekten hängen die Maßangaben etwas vom Abrollungsgrad ab. Dies gilt besonders für die Tiefenmaße, weshalb ihnen nur ein beschränkter Wert beizumessen ist.

Was dieses unscheinbare Fragment besonders wertvoll und aussagekräftig macht, sind zwei Lebensspuren mit je einem knöchernen Steg. Die eine, durch eine Bruchfläche etwas unvollständige U-Röhre zählt zu den großen Kerben. Der Durchmesser dieser Röhre ist rundlich. Die zweite Lebensspur mit Steg ist kleiner, die beiden schmalen Öffnungen sind spitzoval mit dem spitzen Ende gegen den medianen Knochensteg gerichtet. Dadurch entspricht diese Kerbe jenen am Unterkiefer von *Dinotherium* bzw. am Femurfragment von *Hipparion*.

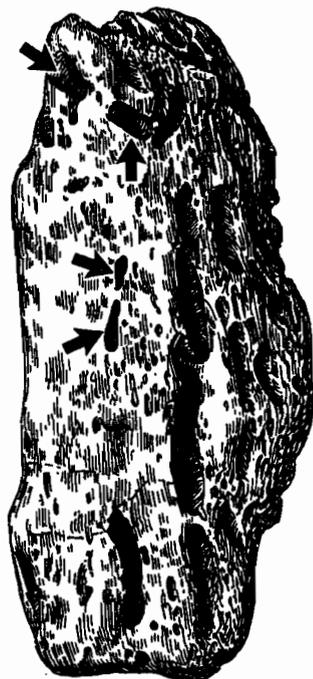


Abb. 2: Abgerolltes Knochenfragment mit Lebensspuren vom Typ 2. Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf. Neben „normalen“ u-förmigen Kerben zwei U-Röhren mit knöchernem Steg. Beide mit Pfeilen gekennzeichnet. Die kleinere mit typisch geformten Öffnungen der U-Röhre; spitze Enden gegen Knochensteg gerichtet. PIUW (W). 1/1.

Es ist typologisch eine U-Röhre mit (erhaltener) Spreite. Andere Kerben zeigen median eine leichte Einengung, die als Rest einer einstigen knöchernen Spreite gedacht werden kann. Vereinzelt findet eine Kerbe eine Fortsetzung in der nächsten, was durch Vergrößerung der jeweiligen Kerben, wie sie durch das Wachstum der Erzeuger bedingt ist, verständlich wird.

Auch dieses Knochenfragment belegt eindeutig den erst postmortal und an einem Bruchstück erfolgten Befall durch die Erzeuger der Lebensspuren. Weiters die Tatsache, daß die u-förmigen Kerben nichts anderes darstellen als Reste von Spreitenbauten. Damit ist zugleich erwiesen, daß die Lebensspuren vom Typ 2 keine Fraßspuren, sondern Wohnbauten sind.

Lebensspuren in Zähnen: Lebensspuren vom Typ 2 konnten bisher nur an einem einzigen Rest beobachtet werden. Es ist ein etwas abgerolltes Stoßzahnfragment (I inf. sin.) von *Gomphotherium* (*Tetralophodon*) *longirostre* aus dem Jung-Miozän (Pannonien) von Magersdorf (Molassezone) (Tafel III, Fig. 3–5). Das in einer Länge von etwa 27 cm erhaltene distale Stoßzahnfragment zeigt eine deutliche Kontaktfläche für den I inf. dext. an der „Innen“seite sowie Nutzspuren an der Stoßzahnspitze. Der Durchmesser beträgt an der proximalen Bruchfläche 77 x 62 mm, der Querschnitt ist leicht birnförmig mit schwacher konkaver Delle (Rinne) an der „Ober“seite. Wie SCHLESINGER (1921) und auch STEININGER (1965) gezeigt haben, variiert der Querschnitt der Unterkieferstoßzähne bei jungmio-

zänen Mastodonten. Die (noch) vorhandene Kontaktfläche und die Nutzspuren lassen eine Zuordnung zu *Tetralophodon longirostre* zu. Wichtig ist, daß die Zahnoberfläche praktisch nicht von Schmelz bedeckt ist und daher der Zahn nur aus Zahnbein besteht. Der Zahn selbst ist übersät mit u-förmigen Kerben, die größte Häufigkeit ist an der Unter- und Außenseite zu beobachten. Die Größe der Kerben variiert relativ wenig; die Länge beträgt im Durchschnitt 10–15 mm, die Breite 3–4 mm. Die Tiefe ist vom Abrollungsgrad abhängig. Die Anordnung der Kerben ist regellos, entsprechend der gleichförmigen Zahnstruktur. Es sind ausschließlich u-förmige Kerben, die manchmal parallel zueinander angeordnet sind, gelegentlich einander etwas „überschneiden“, als wenn bei einer Vergrößerung der Kerbe Raumnot geherrscht hätte. Ein knöcherner Steg oder auch eine Einengung der Kerbenöffnung ist nicht zu beobachten. Ob dies eine Folge der Abrollung ist, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Das fast völlige Fehlen von Kerben an der proximalen „Unter“seite des Stoßzahnes kann entweder mit der vermutlichen Einbettung (des ursprünglich längeren Stoßzahnes) im Sediment oder mit dem noch in der Alveole steckenden Incisiven in Zusammenhang stehen.

Die Bedeutung dieses Fundes liegt in der Tatsache, daß Lebensspuren vom Typ 2 im Zahnbein (Dentin) auftreten. Die bisher besprochenen Objekte betrafen neben mehr oder weniger porösen (spongiosen) Geweihresten und Knochenzapfen nur Knochen, bei denen allerdings die immer wieder „befallene“ Kompakta ein recht hartes Substrat darstellt. Der Stoßzahn ist ähnlich wie einzelne Knochenfragmente, an deren Bruchflächen Lebensspuren auftreten, zu entsprechenden Aussagen geeignet. Es kann kein Zweifel bestehen, daß die Lebensspuren an dem Stoßzahn postmortal entstanden sind. Der vordere, aus den Alveolen ragende Teil des Unterkiefer-Stoßzahns war beim lebenden Tier von keinen Weichteilen bedeckt, so daß auch bei einem verendeten Individuum weder Haut noch Fleisch oder Sehnen den Erzeugern der Lebensspuren einen Anreiz bieten konnten, wie es etwa bei Dermestiden (Coleopteren) der Fall ist.

Vermutliche Urheber der fossilen Lebensspuren

Wie aus der Beschreibung der mit Lebensspuren versehenen Knochen und eines Zahnes hervorgeht, lassen sich zwei verschiedene Typen (Typ 1 und Typ 2) von Spurenfossilien unterscheiden. Da vom Typ 1 im Geweih nur ein Stück vorliegt, das für eine eingehende Analyse nicht ausreicht, sind hier nur Lebensspuren vom Typ 2 berücksichtigt. Von diesem Typ liegt ausreichend Material vor.

Die bereits im vorhergehenden Kapitel durchgeführte Analyse ergab, daß die Lebensspuren vom Typ 2 ursprünglich als U-Röhren mit Spreiten mit Schornsteineffekt angelegt worden sind. Die meisten der Spuren (u-förmige Kerben) sind demnach als Reste einstiger Spreitengänge zu interpretieren. Es scheint mir kein triftiger Grund vorhanden, nicht auch die von TOBIEN (1965, 1983) aus Knochen aus den jungmiozänen Dinotheriensanden Rheinhessens beschriebenen Lebensspuren dem Typ 2 zuzuordnen. Über das Vorkommen und die Fauna der Schotter und Sande des rheinhessischen Jung-Miozäns berichtet ausführlich KLÄHN (1931). Für die aus dem

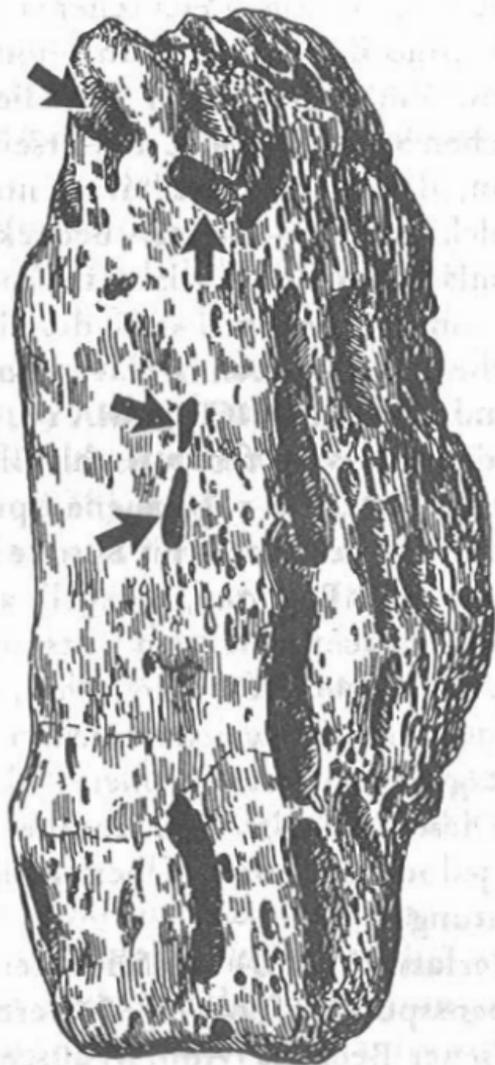


Abb. 2: Abgerolltes Knochenfragment mit Lebensspuren vom Typ 2. Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf. Neben „normalen“ u-förmigen Kerben zwei U-Röhren mit knöchernem Steg. Beide mit Pfeilen gekennzeichnet. Die kleinere mit typisch geformten Öffnungen der U-Röhre; spitze Enden gegen Knochensteg gerichtet. PIUW (W). 1/1.

Alt-Pleistozän von Voigtstedt bekannt gewordenen Lebensspuren (KAHLKE 1958) ist vor einer endgültigen Beurteilung noch weiteres Material abzuwarten, obzwar auch hier aquatische Organismen als Erzeuger wahrscheinlich sind.

Die Erkenntnis, daß es sich um Spreitenbauten handelt, ist für die weiteren Überlegungen und damit auch für die Beurteilung der vermutlichen Erzeuger solcher Lebensspuren von grundsätzlicher Bedeutung. Die Lebensspuren sind keine Fraßspuren oder Puppenwiegen, sondern Wohnbauten, wie sie in einem aquatischen Milieu entstanden sind. Bei Puppenwiegen wäre eine gleichmäßige Größe zu erwarten. Damit sind bereits einige der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen beantwortet worden. Was die Frage betrifft, ob die Lebensspuren in (fossilen) Hölzern aus dem Jung-Miozän des Wiener Beckens mit den hier beschriebenen aus Knochen (u. dgl.) ident oder besser gesagt, auf ähnliche oder gleiche Erzeuger zurückzuführen sind, wird erst im folgenden zu beantworten versucht.

Wie bereits erwähnt, stammen die beschriebenen Spurenfossilien aus rein marinen, brachyhalinen und limnischen Sedimenten. Wie weiters betont wurde, zeigen sämtliche Reste mit Lebensspuren Anzeichen eines Transportes durch eine mehr oder weniger ausgeprägte Abrolung. Die Reste befinden sich demnach durchwegs auf allochthoner Lagerstätte, wobei wohl eine synchrone Allochthonie angenommen werden kann.

Der ursprüngliche Lebensraum kann somit, rein nach dem Erhaltungszustand beurteilt, terrestrisch oder aquatisch sein. Nach der Art der Lebensspuren (Spreitenbauten mit Schornsteineffekt) ist jedoch die Herkunft aus einem aquatischen Milieu gesichert. Eine terrestrische Entstehung, wie sie von TOBIEN (1965) für die Lebens-

spuren in mit Resten von Weichteilen bedeckten Knochen aus den Dinotheriensanden angenommen wird, ist auszuschließen. Einerseits finden sich die Kerben auch auf Bruchflächen von Knochen, andererseits auch auf einem Stoßzahn, der weder intra vitam noch postmortal von irgendwelchen Weichteilresten bedeckt war.

Da eine Umlagerung von marinen in limnische Ablagerungen nicht anzunehmen ist, darf der Schluß gezogen werden, daß die Lebensspuren in einem limnischen Milieu entstanden sind. Wie FÜRSICH & MAYR (1981) gezeigt haben, kann das bis dahin fast ausschließlich als Indikator für ein marines Milieu angesehene Spurenfossil vom Rhizocorallium-Typ (U-Gänge mit Spreite in einem „plastischen“ Material; z.B. Tone, Mergel) auch in einem nichtmarinen, limnischen Bereich entstanden sein, wie bereits ABEL (1935: 445 ff.) gezeigt hat, der rezente U-Bauten in Flußufern aus weichem Lehm auf die Tätigkeit von Eintagsfliegenlarven (Ephemeroidea) zurückführen konnte. Diese Hinweise (auf Bauten in Lehm oder Mergel) sind jedoch für unsere Überlegungen nicht weiter von Bedeutung.

Wie der Verfasser (1979) anlässlich der Beschreibung ähnlicher Lebensspuren in fossilen Hölzern aus dem Pannonien des Wiener Beckens (Abb. 3) ausgeführt hat, sind analoge rezente Lebensspuren zwar in Hölzern und anderen (Hart-)Substraten bekannt, jedoch nicht in Knochen und Zähnen. Diese rezenten Lebensspuren (Spreitenbauten) sind auf die Tätigkeit von Grablarven von Eintagsfliegen (Ephemeroptera) zurückzuführen, die als herbivore Partikelfresser U-Gänge in verschiedenen Substraten anlegen. Die Gänge werden entweder mit den zu Grabzwecken umgestalteten Extremitäten (z.B. *Hexagenia* [Ephemeroidea], *Palingenia* [Palingeniidae]) oder durch die kräftigen und an den Spitzen sehr stark sklerotisierten

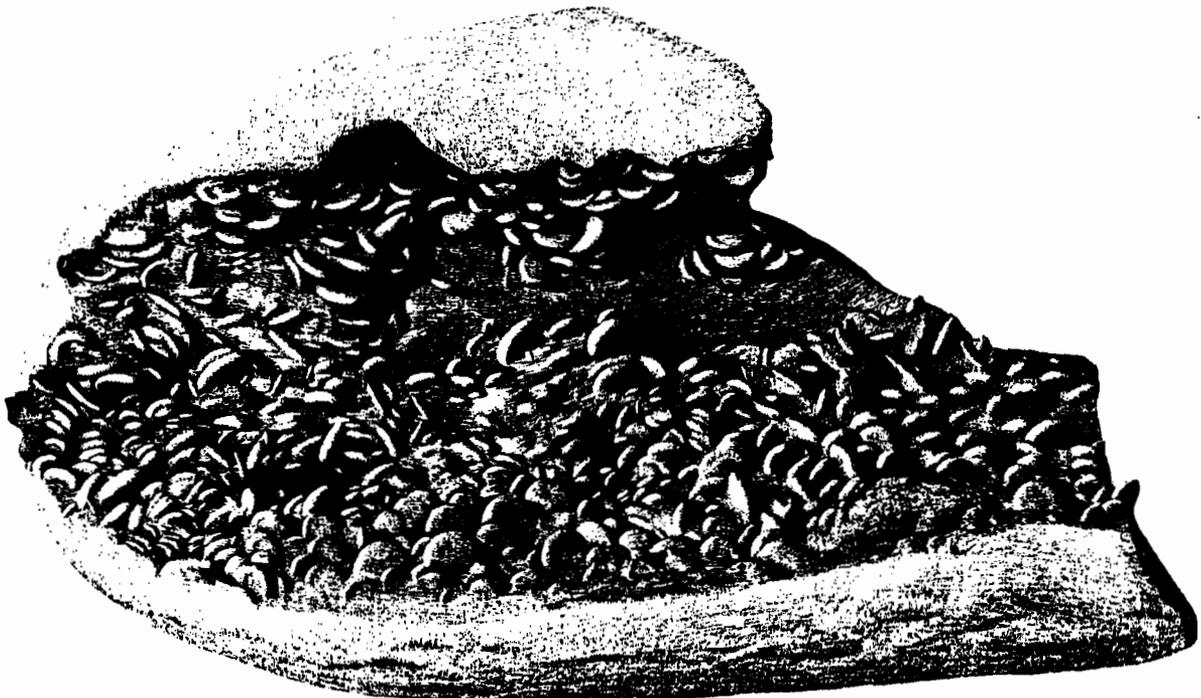


Abb. 3: Fossiles Treibholz mit Lebensspuren (Spreitenbauten): *Astenopodichnium xylobiontum* THENIUS. Konkretion mit Steinkernerhaltung: Holzsubstanz nachträglich zerstört, die ursprünglich im Holz angelegten Spreitengänge als Steinkerne erhalten. Jung-Miozän von Hengersdorf S Wien (Südliches Wiener Becken). Original zu THENIUS 1979, Abb. 2 und Tafel 2. Zum Vergleich mit den Lebensspuren in Knochen. NHMW, Acqu. No. 1905/VII/8. 2/3.

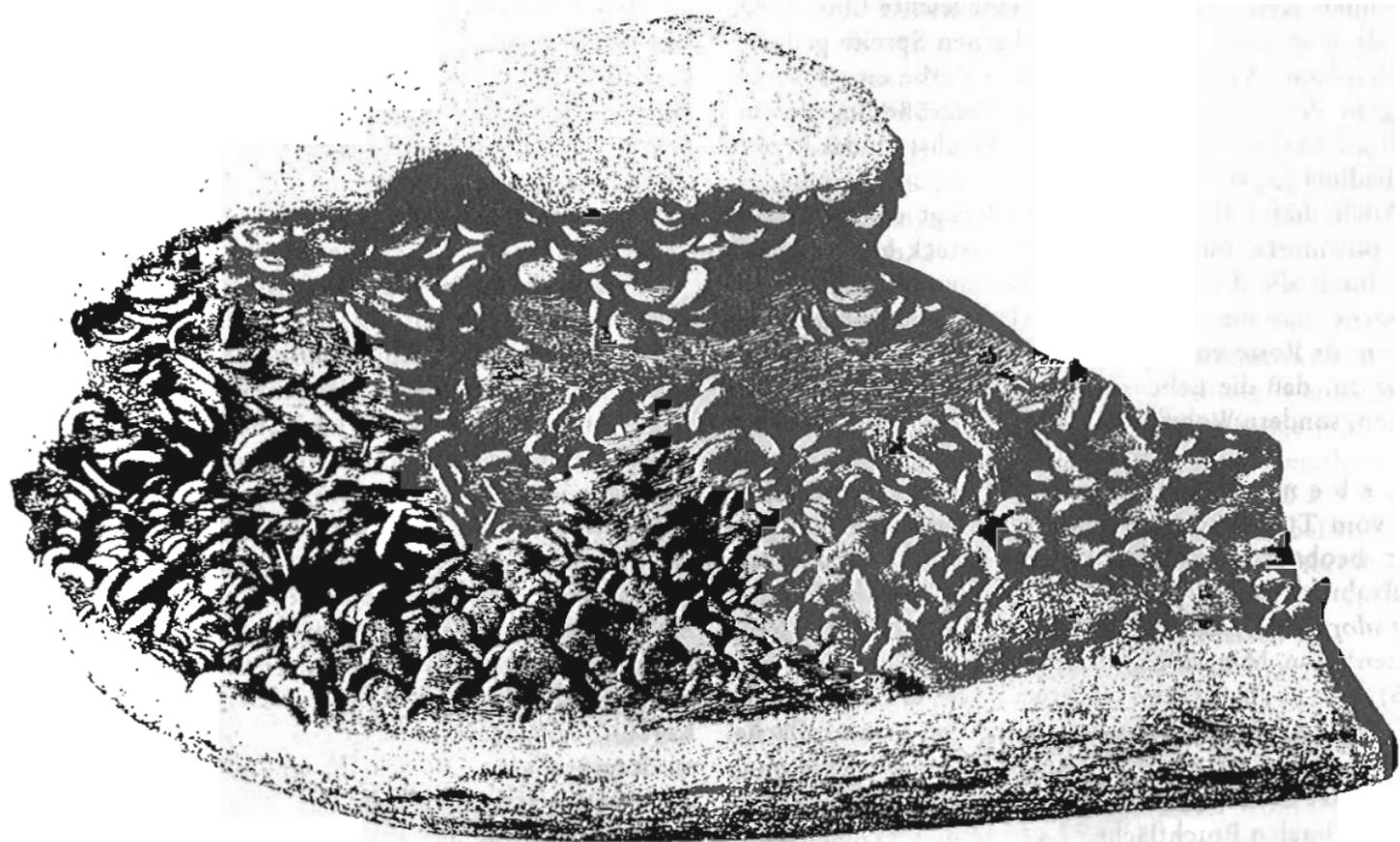


Abb. 3: Fossiles Treibholz mit Lebensspuren (Spreitenbauten): *Asthenopodichnium xylobiontum* THENIUS. Konkretion mit Steinkernerhaltung: Holzsubstanz nachträglich zerstört, die ursprünglich im Holz angelegten Spreitengänge als Steinkerne erhalten. Jung-Miozän von Hennersdorf S Wien (Südliches Wiener Becken). Original zu THENIUS 1979, Abb. 2 und Tafel 2. Zum Vergleich mit den Lebensspuren in Knochen. NHMW, Acqu. No. 1905/VII/8. 2/3.

Mandibeln (z. B. *Tortopus*, *Povilla*, *Asthenopus* [als Angehörige der Polymitarcidae] erzeugt. Vor allem *Povilla* und *Asthenopus* sind Holzbohrer. Ihre Larven und Nymphen, die meist mehrere Jahre unter zahlreichen Häutungen in ruhigen oder fließenden Süßwässern leben, befallen submerse Holzstämme, Stengel und Wasserpflanzen, Treibhölzer u. dgl. (ILLIES 1968, PETR 1970, 1971, SATTLER 1967, VEJABHONGSE 1937). Es scheint, daß die Bohrtätigkeit bzw. der Befall vom vorhandenen Substrat abhängig und gelegentlich auch ein Befall von Knochen möglich ist, wie eine Mitteilung von PETR (in litt. vom 17.5.1978) zeigt: „*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“. Der Einwand, daß Insektenlarven mit ihren Kauwerkzeugen nicht in der Lage sind, in Knochensubstanz zu bohren, scheint mir nicht ganz stichhältig, da etwa Larven von Dermestiden (Speckkäfer; Coleoptera) durchaus imstande sind, Knochen und sogar Elfenbein auf mechanischem Wege anzubohren.

Povilla-Arten sind aus der Palaetropis (Afrika und Südasien) bekannt. In der Neotropis sind es Larven von *Asthenopus*, die als Holzbohrer mit ihren großen, an Nagetätigkeit angepaßten Mandibeln u-förmige Gänge im Holz anlegen. Die U-Gänge reichen nach SATTLER (1967) 7–26 mm tief unter die Holzoberfläche, der Durchmesser der Gänge beträgt 3–5 mm. Diese U-Gänge sind echte Spreitenbaue, deren Spreiten durch verfüllte Holzspäne gebildet werden (SATTLER 1967). Nach außen hin münden diese Bauten mit zwei Öffnungen, wie es für U-Bauten charakteristisch ist. „*Asthenopus* lebt in klaren, sandigen Urwaldbächen des Amazonasgebietes und bohrt nach SATTLER nicht nur in morschem, sondern auch in sehr festem Holz“ (THENIUS 1979:183). Von *Tortopus incertus* aus dem Savannah-River in Georgia (SE USA) beschreiben SCOTT & al. (1959), daß bei der durchs Wachstum der Larven bedingten Verlängerung der U-Röhren (nachträglich) ein Septum (= „Spreite“) aus Tonpartikelchen geformt wird, damit die Schornsteinfunktion der Wohnbauten erhalten bleibt.

Abschließend kann gesagt werden, daß die Ausbildung der Mandibeln der Larven der rezenten Polymitarcidae vom Substrat, in dem sie ihre Bauten anlegen, abhängig ist. Bei den grabenden Ephoroninae (z. B. *Ephoron*) sind die Mandibeln relativ schwach, bei den grabend-bohrenden Campsurinae (z. B. *Campsurus*, *Tortopus*) sind sie mittelkräftig und bei den holzbohrenden Asthenopodinae (z. B. *Asthenopus* und *Povilla*) sehr kräftig.

Wenn auch der Beweis fehlt, daß (rezente) Ephemeropterenlarven und -nymphen in Knochen und Zähnen ihre Bauten anlegen, also nicht nur als sekundäre Gangbewohner auftreten, so erscheint es doch sehr wahrscheinlich, daß auch die fossilen Lebensspuren in Knochen und Zähnen auf die Tätigkeit derartiger limnischer Insekten zurückzuführen sind. Leider ist es mir nicht gelungen, durch Versuche mit rezenten Larven von Polymitarciden, speziell Asthenopodinae, diese Vermutung zu untermauern. Aber vielleicht wird durch diese Publikation ein Limnologe angeregt, mit rezenten Larven von Asthenopodinen in dieser Hinsicht zu experimentieren.

Die Überlegung, daß derartige Ephemeropterenlarven die Erzeuger der Lebensspuren sind, ist folgende: Wie oben erwähnt, befallen Larven von *Povilla* bzw. *Asthe-*

pus nicht nur harte („Eisen“-)Hölzer, sondern gelegentlich unter Umständen auch Boote aus Kunststoff, der bekanntlich sehr widerstandsfähig ist. Entscheidend dafür scheint mir das Angebot von Wohnstätten zu sein, wie auch aus einer brieflichen Mitteilung von Herrn Doz. Dr. G. Bretschko (Biologische Station Lunz, Niederösterreich) hervorgeht. „Zur Zeit meines Aufenthaltes am Lake Volta gab es so viele Stellen, wo *Povilla*-Larven leben konnten, ohne sich die Mühe zu machen selbst zu bohren, sodaß sie das vielleicht unter diesen Umständen unterlassen. Wenn aber solche Wohnbauten nicht vorhanden sind, könnten sie auch durchaus wie es T. PETR beschreibt, „in harten Substanzen bohren“ (BRETSCHKO in litt. vom 4.3.1988).

Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang, daß von jenen Lokalitäten (Vösendorf und Hennersdorf; südliches Wiener Becken; Jung-Miozän: Pannonien), von denen fossile Holzreste mit Lebensspuren bekannt geworden sind, keine Spurenfossilien in Knochen nachgewiesen werden konnten, obwohl Knochen in großer Zahl (von Vösendorf) vorliegen. Hier dürfte das Angebot an Hölzern den Befall von Knochen nicht notwendig gemacht haben. Gerade die Häufung der Lebensspuren in dem Stoßzahnfragment aus Magersdorf legt die Vermutung nahe, daß damals das Angebot an anderen Wohnstätten (Holz) für die Larven nicht oder nur unzureichend gegeben war.

Ergebnis und taxonomische Auswertung

Als Ergebnis der vorangegangenen Analysen kann, unter Berücksichtigung von Beobachtungen an rezenten Organismen, folgendes festgehalten werden: Die in jungtertiären Knochen und Zähnen beobachteten Lebensspuren sind keine Fraßspuren oder Puppenwiegen terrestrischer Organismen, sondern Wohnbauten aquatischer Lebewesen. Auch wenn sie meist nur als u-förmige Kerben erhalten sind, handelt es sich um ursprünglich als U-Gänge (mit Spreite) angelegte (seichte) U-Röhren. Als vermutliche Erzeuger kommen am ehesten Larven bzw. Nymphen von Eintagsfliegen (Ephemeroptera) aus der Verwandtschaft der Asthenopodinae in Betracht. Die unterschiedlichen Dimensionen der Kerben ergeben sich aus der verschiedenen Größe der Larven bzw. Nymphen der Eintagsfliegen. Die Frage, ob es sich bei diesen Eintagsfliegenlarven um fluviatile oder lakustrische Arten handelt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Auch ob die Erzeuger der Lebensspuren in Knochen mit jenen in Hölzern artlich ident sind, ist somit weder auszuschließen noch definitiv zu belegen. Dem entsprechend und der Tatsache, daß diese Spurenfossilien in Knochen (bzw. Zähnen) vorkommen, wird folgende nomenklatorische Benennung vorgeschlagen:

Asthenopodichnium THENIUS 1979,

Asthenopodichnium ossibiontum n. sp. (Tafel III, Fig. 1 und 2).

Derivatio nominis: Nach der Anlage der Lebensspuren in Knochen.

Diagnose: u-förmige (Spreiten-)Bauten mit einem Röhrendurchmesser von 3–5 mm, bei einer Kerbenlänge von durchschnittlich 10–15 mm. Tiefe der U-Bauten bis zu 7 mm. Wenn hier eine „artliche“ Abtrennung von dem

Spurenfossil *Asthenopodichnium xylobiontum* vorgeschlagen wird, so erfolgt dies im Sinne der Nomenklatur fossiler Lebensspuren, ohne daß damit zwangsläufig eine spezifische Trennung im biologischen Sinn verbunden ist.

Holotypus: Knochenfragment; Institut für Paläontologie der Universität Wien (Sammlung Weinfurter No. 1990/1200).

Herkunft: Klein-Hadersdorf bei Poysdorf; nördliches Wiener Becken, Niederösterreich.

Alter: Badenien (Mittel-Miozän) der Paratethys.

Das damalige Klima muß zumindest warm gemäßigt gewesen sein (vgl. *Tortopus* in der warmgemäßigten Zone der südlichen Nearktis).

D a n k s a g u n g : Für die Überlassung von Material zur Bearbeitung sowie verschiedene Hinweise auf Literatur bin ich folgenden Herren zu Dank verpflichtet: Doz. Dr. G. Bretschko, Lunz, Dr. T. Petr, Waigani, Neuguinea, Mag. K. Rauscher, Wien, Prof. Dipl.-Ing. Dr. F. Swatonek, Wien, Prof. Dr. F. Steininger, Wien, Dipl. Kfm. E. Weinfurter (†) und Prof. Dr. H. Zapfe, Wien.

Die Zeichnungen wurden von Herrn N. Frotzler, Institut für Paläontologie der Universität Wien, die Fotos von Herrn Wolfgang Reichmann, Wien, angefertigt. Die Reinschrift des Manuskriptes besorgte Frau AR M. Tschugguel. Allen sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Abkürzungen zu den Abbildungslegenden:

NHMW=Geologisch-Paläontologische Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien

PIUW =Institut für Paläontologie der Universität Wien

R-G =Kollektion Ritter-Gulder

W =Kollektion Weinfurter

Literatur

- ABEL, O., 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. — XV + 644, Jena (G. Fischer).
- FREY, R.W. (ed.), 1975. The study of trace fossils. — XIV + 562, Berlin—New York (Springer).
- FÜRSICH, F.T. & MAYR, H., 1981. Non-marine Rhizocorallium (trace fossil) from the Upper freshwater Molasse (Upper Miocene) of southern Germany. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1981(6):321—333, Stuttgart.
- GRILL, R., 1968. Erläuterungen zur geologischen Karte des nordöstlichen Weinviertels und zu Blatt Gänserndorf. — Verh. Geol. B.-A., 1—155, Wien.
- HÄNTZSCHEL, W., 1975. Trace fossils and problematica. 2nd ed. — Treatise Invert. Paleont. Pt. W, Miscell. Suppl. 1:1—269, Lawrence.
- ILLIES, J., 1968. Ephemeroptera (Eintagsfliegen). — Handbuch d. Zool., 4(2), 2/5:1—63, Berlin (de Gruyter).
- KAHLKE, H.-D., 1958. Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Tonen von Voigtstedt bei Sangershausen I. Schädel, Geweihe und Gehörne. — Abh. deutsch. Akad. Wiss., Kl. Chemie, Geol. & Biol., 9:1—51, Berlin.
- KLÄHN, H., 1931. Rheinhesisches Pliozän, bes. U-Pliozän i.R. des mitteleuropäischen Pliozäns. — Geol.-Paläont. Abh., N. F. 18(5):279—339, Jena.
- LEHMANN, U. & THOMAS, H., 1987. Fossil Bovidae (Mammalia) from the Mio-Pliocene of Sahabi, Libya. — In: BOAZ, N.T. EL-ARNAUTI, A., GAZIRY, A. W., DE HEINZELIN, J. & BOAZ, D.D. (eds): Neogene Paleontology and Geology of Sahabi, 323—335, New York (Alan R. Liss, Inc.).
- PAPP, A., 1949. Über Lebensspuren aus dem Jungtertiär des Wiener Beckens. — Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, 158:667—670, Wien.
- PAPP, A. & THENIUS, E., 1954. Vösendorf — ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 46:1—109, Wien.
- PETR, T., 1970. Macro-invertebrates 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.
- PETR, T., 1971: Lake Volta — a progress report. — New Scientist & Sci. J., 49(736):178—182, London.
- RABEDER, G., 1978. Die Säugetiere des Badenien. — In: PAPP, A. & al. (eds.): M₄ Badenien. — Chronostratigr. & Neostatotypen Miozän der Zentr. Paratethys, 6:467—480, Bratislava (Verlag Slowak. Akad. Wiss.).
- SATTLER, W., 1967. Über die Lebensweise, insbesondere des Bauverhaltens neotropischer Eintagsfliegen-Larven (Ephemeroptera, Polymitarcidae). — Beitr. neotrop. Fauna, 5(2):89—110, Stuttgart.
- SAVAGE, D.E. & RUSSELL, D.E., 1983. Mammalian Paleofaunas of the World. — XVII + 432, Reading/Mass. (Addison Publ. Comp.).
- SCHLESINGER, G. (1917), 1921. Die Mastodonten des k.k. naturhistorischen Museums. — Denk-Schr. k. k. naturhist. Mus., 1: XIX + 230, Wien.
- SCOTT, D.C., BERNER, L. & HIRSCH, A., 1959. The nymph of the mayfly genus *Tortopus* (Ephemeroptera; Polymitarcidae). — Ann. Entom. Soc. Amer., 52: 205—213, Washington.
- SENEŠ, J., 1974. Verzeichnis und Charakter des Holostratotypus der Fazio- und Boundary-Stratotypen. — In: PAPP, A. & al. (eds.): M₅, Sarmatien. — Chronostratigr. & Neostatotypen, 4:157—161, Bratislava (Verlag Slowak. Akad. Wiss.).
- STEININGER, F., 1965. Ein bemerkenswerter Fund von Mastodon (*Bunolophodon*) longirostris KAUP, 1832 (Probosc. Mamm.) aus dem Unterpliozän (Pannon) des Hausruck-Kobernauber Waldgebietes in Oberösterreich. — Jb. Geol. B.-A., 108:195—212, Wien.
- THENIUS, E., 1948. Zur Kenntnis der fossilen Hirsche des Wiener Beckens. — Ann. Naturhist. Mus., 56:262—308, Wien.
- THENIUS, E., 1958. Besprechung von H.-D. Kahlke: Die Cervidenreste aus Voigtstedt I. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 50:433—434, Wien.
- THENIUS, E., 1979. Lebensspuren von Ephemeropteren-Larven aus dem Jung-Tertiär des Wiener Beckens. — Ann. Naturhist. Mus., 82:177—188, Wien.
- THENIUS, E., 1982. Ein Menschenaffenfund (Primates: Pongidae) aus dem Pannon (Jung-Miozän) von Niederösterreich. — Folia Primatol., 39:187—200, Basel.
- TOBIAS, W., 1987. Entomologie IV. In: Bericht des Direktors. — Natur & Museum, 117(8):237, Frankfurt/M.
- TOBIEN, H., 1965. Insektenfraßspuren an tertiären und pleistozänen Säugetierknochen. — Senckenbergiana

lethaea, 46a:441–451, Frankfurt/M.

TOBIEN, H., 1983. Bemerkungen zur Taphonomie der spättertiären Säugetierfauna aus den Dinotherien-sanden Rheinhessens (BR Deutschland). – Erwin Rutte Festschrift, 191–200, Kelheim/Weltenburg (Weltenburger Akad.).

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.

VOGT, H.-H., 1977. Volta-Stausee – ein gigantisches Experiment. – Kosmos, 73(10):724–728, Stuttgart.

WEILER, W., 1932. Die geologische Abteilung des Museums der Stadt Worms. – Der Wormsgau, 1:350–353, Worms.

WEINHANDL, R., 1957. Stratigraphische Ergebnisse im mittleren Miozän des Außer-alpinen Wiener Beckens. – Verh. Geol. B.-A., 1957:120–130, Wien.

TAFELLEGENDEN

Tafel I

Lebensspuren in fossilen Knochen.

Fig. 1–2. Geweih (Abwurf dext.) von *Stephanocemas elegantulus* (ROGER) mit Lebensspuren vom Typ 1. Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf bei Poysdorf, NÖ (Nördliches Wiener Becken). PIUW (R–G).

Fig. 3–4. Beckenfragment eines Rhinocerotiden mit Lebensspuren vom Typ 2 in zwei Ansichten. Jung-Miozän von Magersdorf (Molassezone). PIUW (W).

Fig. 5. Wirbelbruchstück eines Proboscidiens mit Lebensspuren vom Typ 2. Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf. Ansicht von schräg seitlich. PIUW (W).

Fig. 6–7. Schädelechte Basis eines Knochenzapfens (sin.) von *Caprotragoides stehlini* (THENIUS) mit

Lebensspuren vom Typ 2. Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf. Beachte parallele Anordnung der Kerben. Von außen (6) und von vorne (7). PIUW (W).

Sämtliche Figuren auf annähernd natürliche Größe verkleinert.

Tafel II

Unterkiefer sin. von *Dinotherium giganteum* mit Lebensspuren vom Typ 2. Jung-Miozän von Hollabrunn, Molassezone.

Fig. 1. Ansicht von oben. Beachte Kerben im Bereich der Alveolen der P sowie seitlich und hinter dem M₃.

Fig. 2–3. Innenfläche der I-Alveole von unten und von vorne.

Fig. 4–5. Detailbilder zu den Kerben hinter und seitlich vom M₃. PIUW (W).

Fig. 1 ca. 1/4, Fig. 2–5 ca. 1/2 nat. Größe.

Tafel III

Lebensspuren vom Typ 2 in einem Knochenfragment (Fig. 1–2) und einem Stoßzahnrest (Fig. 3–5).

Fig. 1–2. Knochenbruchstück aus dem Mittel-Miozän von Klein-Hadersdorf von der Außen- und Innenseite. Kerben meist der Knochenstruktur folgend. Holotyp zu *Asthenopodichnium ossibiontum* n.sp. Orig. zu PAPP & THENIUS (1954, Taf. 5, Fig. 4); ca. 7/9 nat. Größe.

Fig. 3–5. Abgerollte Stoßzahnspitze (I inf. sin.) von *Gomphotherium (Tetralophodon) longirostre* (KAÜP) aus dem Jung-Miozän von Magersdorf in drei Ansichten. Kerben entsprechend dem homogenen Material regellos angeordnet. Ca. 1/2 nat. Größe.

Anmerkung nach der Drucklegung:

Nach KÖHLER (1987) ist *Caprotragoides stehlini* aus dem Badenien (= Astaracium) ein Synonym von *Caprotragoides potwaricus* aus dem Nagri (= Vallesium) von Südasien. Dies ist bereits wegen des Altersunterschiedes

sehr unwahrscheinlich.

KÖHLER, M., 1987. Boviden des türkischen Miozäns. – Paleont. Evol., 21, 133–246, Barcelona.

