Beih. Ber. Naturhist. Ges., 6, Hannover 1968

Neues zur Ökologie des Oberpliozäns von Willershausen

Von E. GERSDORF*)

Die Unterlagen (Vorkommen und Fossilfunde)
Grundsätzliche und spezielle Voraussetzungen
Ökologische Schlüsse aus den Fossilfunden
Die tierischen Funde
Zur Ökologie der unmittelbaren Umgebung
Die Einbettung der fossilen Insekten
Zur Klimatologie
Möglichkeiten zukünftiger Untersuchungen
Literatur

Nach den über 600 Insektenfunden zu urteilen, muß das Vorkommen von Willershausen durchaus nicht ständig ein Teich mit Zu- und Abfluß gewesen sein. Es wird vielmehr zeitweise eine überflutete Wanne gewesen sein, die zeitweilig auch völlig austrocknete. Die Umgebung war kein geschlossener Wald. Offene Stellen, wie Trockenhänge und Sandbänke, waren neben einzelnen Bäumen oder Baumgruppen vorhanden. Das Überwiegen von Blattfunden ist durch deren leichte Verwehbarkeit zu erklären und täuscht ein Vorherrschen von Laubhölzern vor. Nadelhölzer waren reichlich vorhanden. Die meisten der gefundenen Insekten und deren Erhaltungszustand deuten auf Einflug unter ruhigen Luftverhältnissen und höhere Temperaturen. Das Klima muß ausgesprochen kontinental gewesen sein; denn nur ein solches läßt sich aus der Einbettung und der artlichen Zusammensetzung der erhaltenen Insekten ablesen: warm und sommertrocken. Gefehlt haben kühlfeuchte Sommerperioden. In Übereinstimmung mit den von den Paläobotanikern ermittelten Jahresdurchschnittstemperaturen muß angenommen werden, daß die Winter gleichmäßig kalt gewesen sind und nicht von wärmeren Perioden unterbrochen wurden; Frostperioden sind daher sehr wahrscheinlich. Sommerliche Hochwasser-Überflutungen können nur in selteneren Fällen stattgefunden haben. Für rezente Vergleiche werden das Karpaten-Becken Ungarns, Teile S.-Rußlands und die Hochebene von Anatolien aufgeführt.

Die Unterlagen

Das Vorkommen ist heute eine industriell genutzte Tongrube. Damit ist das weiche Material weitgehend der Bearbeitung entzogen. Beim Abbau werden lediglich die härteren Einlagerungen beiseite gelegt. Es ist also nachträglich nicht möglich, festzustellen, aus welcher Höhe des Profils das einzelne Fossil stammt. H. SCHMIDT (1949) und A. STRAUS (u. a. 1952) haben angenommen, daß sich

*) Dr. ERASMUS GERSDORF, Landwirtschaftsoberrat, 3 Hannover, Edenstraße 18.

in der Senke ein Teich mit Zu- und Abfluß befand. Dieses Becken soll so tief gewesen sein, daß die Schichten auf dem Grunde ungestört blieben. Der Zu- und Abfluß soll ein bachartiger Wasserlauf gewesen sein, der den Teich durchfloß. Denn sollte nur ein Erdfall vorgelegen haben, so müßte er sehr ausgedehnt oder tief gewesen sein, um von seinen Wänden das eingeschlämmte Material abgeben zu können. Und seine Wände müßten für eine derartige starke Erosion weitgehend von Pflanzenbewuchs frei gewesen sein.

Um jedoch größere Mengen von Feinmaterial einzuführen, bedarf es keines direkten Zu- und Abflusses, es genügt, wenn geeignetes Gelände überflutet wird. Damit würde gleichzeitig erklärt, warum — wenigstens bisher — keine Grobpartikel gefunden wurden, die ein direkter Zufluß hätte mitbringen können.

Auf jeden Fall mußte eine solche Senke, gleichgültig ob und wie lange sie mit Wasser gefüllt war, durch die Sinkstoffe über kurz oder lang ausgefüllt sein, zuletzt so weit, daß ein stehendes Gewässer nicht mehr vorhanden war. Dabei bleibt es zunächst gleichgültig, ob das zugeführte Wasser versickerte oder wegtrocknete, oder beides zusammenwirkte.

Die Schichtenfolge läßt eine deutliche, außerordentlich gleichmäßige Feinschichtung erkennen, wobei jede Feinschicht nicht wesentlich über 1 mm ist. Es konnte bisher nicht geklärt werden, was für Zeiträume die einzelnen Schichten abbilden. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit hat die Annahme, daß das Auftreten von Hochwasser, das durch periodische Regengüsse oder Regenzeiten verursacht wurde, dafür verantwortlich zu machen ist.

Die bisher geborgenen Fossilien sind über 17 000 Einzelfunde*) (STRAUS 1967); davon sind 95% Pflanzenreste, die von STRAUS (1952) größtenteils vorgestellt wurden. Unter diesen überwiegen die vom Winde verwehbaren Pflanzenteile (Blätter, Blüten und flugfähige Samen) so sehr, daß alle anderen Pflanzenreste stark zurücktreten.

Unter den tierischen Resten überwiegen die flugfähigen Imagines von Insekten bei weitem. Die Masse sind kleine nematocere Dipteren und Blattläuse, aber auch größere flugfähige Formen fehlen nicht. Sicher flugunfähig sind die gefundenen wenigen Larven, einige Ameisenarbeiterinnen und Schadbilder an Blättern. Nur ein Teil davon erlaubt eine genaue Einordnung; sie kann nur in seltenen Fällen bis zur Spezies erfolgen. Die meisten Autoren erlegten sich daher bei der Neubeschreibung die erforderliche Zurückhaltung auf. Eine Aufzählung der be-

*) Hier die von STRAUS registrierten Funde. Dazu kommen weitere, die sich in öffentlichen und privaten Sammlungen befinden sowie die Souvenirs gelegentlicher Besucher, von dem eben als Fossilien erkennbaren „Abfall" ganz abgesehen. Den unregistrierten gesammelten, in der Menge leicht determinierbaren botanischen Resten, vorwiegend Blättern, stehen die entsprechenden Mengen nicht einzuordnender Arthropodenreste, vorwiegend Insekten, zur Seite. Dazu kommt das bearbeitungsfähige, jedoch unbearbeitete Material.

arbeiteten Insekten soll hier nicht erfolgen, es kann den zitierten Bearbeitungen entnommen werden. Verf. greift aber auch auf unbearbeitetes, z. T. neues Material zurück.

Die Einordnung der gefundenen Insekten nach Land- oder Wasserbewohnern zeigt, daß die Wasserbewohner mit höchstens 6% vertreten sind.

Grundsätzliche und spezielle Voraussetzungen

Die Verwertbarkeit der Ergebnisse ist mit manchen Fragezeichen behaftet:

1. Kann, sofern eine rezente Spezies fossil gefunden wird, immer unterstellt werden, daß sie damals in jeder Beziehung dieselben Anforderungen an den Lebensraum gestellt hat wie sie es heute tut?

2. Ist es in vollem Umfange vertretbar, von neu beschriebenen, fossilen Arten anzunehmen, daß ihre Lebensweise und ihre ökologischen Ansprüche denen der nächsten rezenten Verwandten entsprechen?

Alle diese Fragen werden noch kritischer, sofern die Einordnung nur in höhere systematische Einheiten möglich ist. Allzu umfangreiche Schaffung neuer Einheiten beantwortet naturgemäß diese Fragen nicht.

3. Ist es überhaupt angängig, aus den wenigen z. T. noch unbearbeiteten z. T. nicht klärbaren tierischen Fossilien angesichts der Masse der pflanzlichen Fossilien auch aus ersteren Folgerungen zu ziehen, wie dies hier geschehen soll?

Die Beantwortung der ersten beiden Fragen kann nicht allgemeingültig sein. Sie ist von Fall zu Fall verschieden und immer dem Antwortgebenden anheim gestellt, der sich freilich der bestehenden Unsicherheit bewußt sein muß. Es entspricht aber einem lange geübten Brauch, wenigstens die erste Frage zu bejahen.

Zur letzten Frage ist zu sagen, daß die früheren Bearbeiter die schon damals vorliegenden, noch unvollkommenen und z. T. verbesserungsbedürftigen zoologischen Daten eingesetzt haben. Schon deshalb erscheint als unumgänglich, die inzwischen vorliegenden Ergebnisse eingehender Untersuchungen für neue Überlegungen heranzuziehen.

Hinzu kommt, daß gerade die in Masse gefundenen, flugfähigen Reste von Laubbäumen ihrerseits nicht unbedenklich quantitativ herangezogen werden können. Ein Laubbaum ist im Vergleich zu Insekten sehr langlebig. Jedes Jahr wirft er große Mengen Laub usw. ab; das ist auch dann noch der Fall, wenn er nur noch vegetiert, wenn also die Voraussetzungen für den Ansatz von Blüten und Samen infolge Änderung der Umwelt fehlen. Ein einzelner Laubbaum kann sich also unzählige Male im Sediment manifestieren.

Ein Landtier dagegen kann nur einmal im Leben oder im Tode in das Sediment gelangen. Die Wahrscheinlichkeit der Einbettung ist noch ungünstiger als bei Resten kurzlebiger krautiger Gewächse, deren jedes immerhin mehrere Teile liefern kann, von denen jeder Teil für sich ansprechbar sein kann oder ist. Ein Insekt kann ebenso wie ein leichter Teil einer Pflanze von sehr weit her gekommen sein, dies jedoch kann kaum für alle gelten. Aber jede Tierart reagiert schneller auf Veränderungen ihres Biotops als eine Pflanze. Deshalb kann ein einziges tierisches Fossil mindestens denselben ökologischen Aussagewert haben als viele Blätter eines Baumes.

Die vorliegenden Publikationen über Tertiär-Insekten können nur bedingt herangezogen werden. Das von HEER (1847) von Oeningen vorgestellte Material umfaßt zwar 540 Insekten, also etwa soviel wie von Willershausen beschrieben sind, doch ist die Zusammensetzung völlig anders: kaum Blattläuse, mehr kleine Zikaden, mehr Libellen-Imagines, geringerer Anteil flugfähiger Käfer, eindeutige Wasserkäfer.

Spätere Beschreibungen können hier nicht herangezogen werden, da dabei immer nur einzelne Formen herausgegriffen wurden, wobei ihr Anteil gegenüber den nicht bearbeiteten, aber sicher gefundenen Formen unbekannt ist. Bei der Ausbeute von Radoboj fällt der große Anteil ungeflügelter Ameisen auf (320, also 28%), dafür ist dort der Anteil der Wasserbewohner geringer (ca. 3%, Oeningen 15%, Willershausen 5%). STATZ (1938) hat aus dem Oberoligozän von Rott einige Ordnungen von Wasserbewohnern bearbeitet, die an den anderen Fundorten kaum vertreten sind; auch der Anteil von Wasserkäfern ist nach ihm wesentlich höher als in Oeningen oder gar Willershausen. Jedoch dürfen diese Unterschiede nicht allzu wichtig genommen werden, da in jedem Falle die Artenzahl ganz wesentlich größer gewesen ist als auf Grund der Funde, die ja nur einen zufälligen Ausschnitt geben, erkennbar ist. Dazu kommt, daß die Zeit der Einbettung wesentlich weiter zurückliegt. An sich können bei Insekten schon einige Jahre sehr viel bedeuten, da damals wie heute jede Insektenart einem Massenwechsel unterlag. Daher ist auch kein Vergleich mit rezenten Ausbeuten ohne erhebliche Schwierigkeiten sachlicher und theoretischer Art möglich, was in ungleich höherem Maße für Funde gilt, die älter als Pliozän sind.

Verf. stützt sich auch aus diesem Grunde nicht auf solche Vergleiche mit älteren Funden. Insofern besteht eine Berechtigung, die heutigen ökologischen Gesetzmäßigkeiten im Vorkommen von bestimmten Insekten zumindest auf die Ausbeute von Willershausen anzuwenden. Auch das Klima dürfte gegen Ende des Tertiärs von dem heutigen weniger unterschieden sein als im Miozän oder gar Oligozän. Dazu kommen noch die in langen Zeiträumen möglichen Verschiebungen in den Arten-Spektren, zumal das Oligozän mindestens 20 Millionen Jahre zurückliegt.

Ökologische Schlüsse aus den Fossilfunden

Die tierischen Funde

Sicher für das Vorhandensein eines ständigen, zeitweise tiefen, stehenden Gewässers spricht der größte Teil der Fische (WEILER 1933, 1956) sowie die *Sialis*-Larven (MEGALOPTERA, ILLIES 1967). Andere Hinweise sprechen für fließendes Wasser: Der Riesensalamander *Andrias scheuchzeri* (WESTPHAL 1967), die Gomphidae-Larven (Libellen, SCHUMANN 1967), ebenso die Libellen-Imago und die Imago von *Brachyptera schmidti* ILLIES 1967 (PLECOPTERA). Wenn die Sumpfschildkröte *Chelydra strausi* H. SCHMIDT 1967 dieselbe Lebensweise gehabt hat wie ihre rezenten Verwandten, gibt sie keine Auskunft; sie leben auf Schlammboden und auch anderen sehr feuchten Biotopen. Dasselbe gilt für die — noch unbearbeiteten — Astacidae (CRUSTACEA, STRAUS 1967). Wie schon im ersten Kapitel gesagt wurde, ist der Anteil wasserbewohnender Insekten gering (6%). An dieser Tatsache ändert sich auch nichts, wenn man die Möglichkeit ins Auge faßt, daß manches Insekt tot eingeschwemmt sein kann, daß Imagines anderswo entstanden sein können und daß ausgewachsene Amphibien sich ebenfalls weit vom Wasser entfernen können. Überdies ist die Einordnung der übrigen nach ihren ökologischen Anforderungen unsicher bis unmöglich. Die von STRAUS (1967) erwähnten Kaulquappen sind in ihrer Deutung noch nicht gesichert. Dasselbe gilt für 3 Wasserkäfer unter 88 bisher gefundenen und größtenteils bearbeiteten Käfern (GERSDORF 1969). Unter den 43 von JORDAN (1967) bearbeiteten Wanzen (HETEROPTERA) befindet sich nur eine Wasserwanze, die einer eigenen, nicht rezenten Familie angehörend über den Biotop nichts aussagt.

Demnach liegen Hinweise vor für beide aquatile Lebensräume. Das besagt aber noch nichts über deren zeitliches Neben- oder Nacheinander.

Einzelne Funde sprechen dafür, daß sich die Insekten noch im schnell austrocknenden Schlamm bewegten (SCHUMANN 1967, GERSDORF 1969). In anderen Fällen müssen leichte Wasserbewegungen die Flügel in eine unnatürliche Lage gebracht haben (ILLIES 1967, GERSDORF 1969).

Weit mehr Funde sprechen dafür, daß ruhige flache Pfützen austrockneten; dies sind die ausgebreiteten, von Natur aus wenig starren Insektenflügel. Ein weicher Flügel bleibt nur ganz ausnahmsweise in seiner Normallage, wenn er unter oder auf dem Wasser in irgendeine Richtung geschwemmt wird. Am empfindlichsten sind die Hinterflügel aller Käfer, da sie zwecks Unterbringung unter die Deckflügel mehrfach längsgefaltet und wenigstens einmal geknickt werden. Die Determination einer Reihe von Käfern war aber nur an Hand der allein vorhandenen oder am Körper befindlichen, fast oder vollständig ausgebreiteten Hinterflügel möglich (G. SCHMIDT 1967, GERSDORF 1969). Dabei ist es gleichgültig, ob die Käfer mit ausgebreiteten Flügeln auf die Wasserfläche gerieten oder die Entfaltung bei der Zersetzung des toten Käfers erfolgte, was im warmen Wasser durchaus vorkommt.

Aus alledem muß man schließen, daß die Ablagerung der Sedimente nicht während der ganzen Zeit in gleicher Weise erfolgt ist. Es wird ein Wechsel von der Entstehung der Senke bis zu ihrer Ausfüllung stattgefunden haben. Und jedes Stadium dieses Vorganges wurde von anderen Lebewesen genutzt, solange dies jeweils möglich war. Ebenso änderten sich die Möglichkeiten für die Einbettung und die Erhaltung.

Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß die vorhandene Senke nach geologischen Befunden im Laufe der Zeit weiter abgesunken ist und Auffüllung und Absenkung gewechselt haben (VINKEN 1967) mögen.

Zur Ökologie der unmittelbaren Umgebung

Bezüglich der Pflanzenbedeckung, die das meiste Material der Fossilien darstellt, hat man lange angenommen, daß Laubhölzer dominierten, da davon am meisten Material vorliegt. Nun sind Blätter, Blütenreste und Fruchtstände von Laubhölzern erhaltungsfähiger als Reste von krautigen Gewächsen und werden wesentlich leichter verweht. Reste von Nadelhölzern sind ebenso erhaltungsfähig, werden aber wesentlich seltener durch Wind transportiert; daher sind sie wenig vertreten. Trotzdem muß deren reichliches Vorhandensein angenommen werden. Den Hinweis hierfür liefern die bearbeiteten Blattläuse (Aphidoidea, HEIE 1968): Von den 140 untersuchten sind die 136 nach der Futterpflanze sicher einzuordnenden alle Nadelholzbewohner (Adelgidae). Danach stellen die Laubholzbewohner unter allen Insekten, über die in dieser Hinsicht sichere Aussagen gemacht worden sind, nur 12%.

Während H. SCHMIDT (1949) das Vorhandensein eines lichten Parkwaldes annahm, plädierte STRAUS (1952) für einen dichten Urwald, der nur von den Trampelpfaden großer Säugetiere (Mastodon, Tapir, Hirsch) unterbrochen war. Die letzte Ansicht ist nur durch STEINBACH (1967) unterstützt worden, einige der von ihm herangezogenen Formen sprechen dafür. Aber nicht jeder Baumbewohner unter den von ihm bearbeiteten Hymenoptera muß unbedingt gleichzeitig Waldbewohner sein. Dasselbe gilt für die von G. SCHMIDT (1967) bearbeiteten Bockkäfer (Cerambycidae) und andere holzbewohnende Käfer (GERSDORF 1969). Sonst aber widersprechen eine Reihe der Ergebnisse der Insektenbearbeiter direkt oder indirekt dem Vorhandensein eines dichten Waldes. Dies gilt für die von BEIER (1967) erkannte *Mantis religiosa*, die kein Waldbewohner ist. JORDAN (1967) stellt die meisten seiner Heteroptera zu den Pentatomidae, die Büsche und niedere Pflanzen bewohnen. WAGNER (1967) determinierte mehrere Exemplare der auf Büschen und Trockenhängen lebenden Singzikade *Cicada orni* und HARZ (1967) fand ORTHOPTERA, die vergleichbare Biotope bevorzugen. Hierzu kommt noch die von WEIDNER (1968) determinierte Maulwurfsgrille *Gryllotalpa africana*.

Es gibt freilich auch weniger eindeutige Fälle. So leben die Larven fast aller von DÜRRENFELDT (1968) bearbeiteten und auch vieler anderer noch unbearbeiteter Dipteren in feuchten Medien. Dabei muß es sich aber keineswegs um Waldböden gehandelt haben, ja es ist dies bei der Fülle der Bibionidae-Arten ausschließlich auch gar nicht anzunehmen. Dichte Buschbestände oder ein wenig besonnter Nordhang kämen hier ebenso in Frage.

Der Einzugsbereich darf nicht nur als auf die direkte Umgebung beschränkt angenommen werden. Er umfaßt vielmehr verschiedene Lebensräume. So erkannte HARZ (1967) Formen von wenig bewachsenen Sandbänken; solche vermutete STRAUS schon 1952 auf Grund einer ihm mitgeteilten Fehldetermination eines Käfers. Hier demnach der echte Beweis! WAGNER (1967) wies darauf hin, daß die *Vitis vinifera* (Weinrebe) von der die von ihm in vielen Exemplaren bestimmte *Tibicina haematodes* (Weinbergzikade) stammt, wild in Auwäldern vorkommt. Auch die Befunde von DÜRRENFELDT (1968) und GERSDORF (1969) sprechen für die Herkunft der von ihnen bearbeiteten Insekten aus verschiedenen Biotopen.

Die Einbettung der fossilen Insekten

H. SCHMIDT (1949) und STRAUS (1952) nehmen an, daß das später fossilisierte Insekten-Material ebenso wie die Pflanzenteile durch stärkere Winde eingeweht wurden. Für flugfähige Pflanzenteile trifft dies zweifellos zu. Auch tote Insekten und abgeworfene oder abgebissene Flügel können eingeweht sein. Aber bei flugfähigen Insekten handelt es sich um seltene Unglücksfälle; normalerweise setzen diese der passiven Verwehung beträchtlichen Widerstand entgegen. Dies geschieht schon indirekt dadurch, daß heftigen Winden meist eine Luftabkühlung vorangeht, die die Fluglust keineswegs fördert. Dies gilt auch für die Raupen — vor allem für Geometridae, Lymantriidae und Notodontidae —, deren Verbreitung an sich durch Windverwehung ermöglicht wird, sowie für sich ähnlich verhaltende Spinnen („Altweibersommer!"). Dagegen fördert Erwärmung mit Thermik oder ohne mit leichten Winden die Flugfreudigkeit. Nimmt man nun an, daß die Aufgeflogenen durch eine plötzliche Verstärkung des Windes mit Abkühlung zur Landung veranlaßt oder passiv herabgedrückt wurden, so ergeben sich Hinweise auf das Klima. Es kommt diese Kombination vorwiegend für die kleinen Insekten in Frage, die aber sehr zahlreich vorkommen und deren Fluggewohnheiten und -möglichkeiten aus dem phytopathologischen Schrifttum sehr genau bekannt sind; dies gilt vor allem für die Blattläuse. Größere und fluggewaltigere Insekten bringen sich leichter in Sicherheit. Lebend eingewehte Käfer spreizen nicht die Flügel, wenn das Wasser nicht sehr warm ist. Die meisten gefundenen Insekten und deren Flügel-Erhaltungszustand (ausgebreitet, gelegentlich vom Körper isoliert) deuten auf Einflug unter ruhigen Luftverhältnissen bei höheren Temperaturen. Eine gewaltsame Einwehung ist nur als Ausnahme für einzelne Exemplare oder Teilen von solchen annehmbar.

Immer erhebt sich die Frage, wieso das Material nicht sofort in Spülsäume zusammengeweht wurde. Doch wurden solche kaum gefunden. Die Platten, die viele kleine Insekten in derselben Verteilung — bis zu 26 Blattläuse auf einer Platte von 20 × 20 cm aus der Sammlung O. KLAGES, Königslutter, unbearbeitet — enthalten, sprechen gegen eine Einwehung, sondern für Windstille. Auch die gut erkennbaren und determinierbaren Insekten sind in der Masse nicht eingeweht. Nach Ansicht des Verf. ist es fraglich, ob tatsächlich flugfähige Insekten und passiv verwehbare Reste nebeneinander geschwommen sind, wie die Figur 4 bei SCHUMANN (1967) vortäuscht. Solche Widersprüche würden sich klären, wenn größere einheitliche Flächen, gewissermaßen Teile eines etwa vorhandenen Wasserspiegels, überschaubar wären.

Zur Klimatologie

Die Angaben der Paläobotaniker über das Klima während der Ablagerungszeit stimmen recht gut überein, sie beziehen sich aber auf die Jahres-Durchschnittstemperatur. H. SCHMIDT (1949) hält diese der heutigen ähnlich, STRAUS (1952) nimmt 9—14° C an, MÄDLER hält sie für niedriger als bei der von ihm bearbeiteten Flora des Frankfurter Pliozäns (mündlich). Frostperioden werden für möglich gehalten*).

H. SCHMIDT und STRAUS vertreten die Ansicht, daß die fossilführende Schichtfolge nur wenige Jahre bestanden habe: in jedem Jahre sollen 170—200 Feinschichten abgelagert worden sein. Es müßten also im Jahr wenigstens 170 Hochwässer eingetreten sein, was ebenso viele starke — wenn vielleicht auch nur kurzandauernde — Regenfälle bedeutet. Mit anderen Worten: An jedem zweiten bis dritten Tag im Jahr fiel ein Platzregen, wenn vielleicht auch nicht am Fundort selbst, so doch in seinem Einzugsbereich. Das erinnert an tropische Verhältnisse. Gleichzeitig aber wehte ein Wind, der so stark war, daß neben Blättern und anderen Pflanzenteilen auch kräftige flugfähige Insekten transportiert wurden. Dabei sollte auf der anderen Seite Trockenheit die Entstehung des sehr feinkörnigen Tones ermöglicht haben (SCHMIDT 1949).

Nun kann das letzte ja vor der Einlagerungszeit erfolgt sein. Dann aber kann diese nur als Katastrophenzeit betrachtet werden. Eine solche darf wohl kaum vorweg angenommen, sondern müßte bewiesen werden.

Bei der Diskussion der Verhältnisse, unter welchen das Hineingeraten der fliegenden Insekten in die Lagerstätte möglich erscheint, wurde dargelegt, daß hierzu warmes, windstilles oder höchstens schwach windiges Wetter anzunehmen

*) D. Verf., der als Rezent-Entomologe seine hier gebrachten Schlüsse aus der Ökologie zieht, ist überzeugt, daß Pflanzen-Soziologen bei Kenntnis des fossilen Pflanzenmaterials von Willershausen über das damals herrschende Klima weitergehende Schlüsse ziehen könnten, als dies bisher geschehen ist.

ist. Solches muß häufiger und wenigstens mehrere Tage hintereinander geherrscht haben. An anderer Stelle wird darauf hingewiesen, daß die Fundstätte während einer oder mehrerer Perioden lediglich ein vorübergehend mit Wasser gefülltes Seebecken gewesen sei. Die Austrocknung mußte schnell und gründlich ohne Einschaltung von Windperioden erfolgen, wenn die Erhaltung der Fossilien in der beschriebenen Form ermöglicht werden sollte. Schnelles Austrocknen verhinderte auch die Begrünung dieser Flächen, wofür auch tatsächlich keinerlei Anzeichen vorliegen. Auch die Tatsache, daß ausgebreitete Insektenflügel gefunden werden, spricht für Trockenzeiten, da Regen eine derartige Erhaltung nicht fördert.

Nach den bisherigen Untersuchungen fehlen Trockenrisse. Sollte dies bestätigt werden, so bleibt die Tatsache bestehen, daß so lange windstilles Wetter geherrscht haben muß, bis die zunächst schwimmenden Insekten so weit aufgequollen waren, bis sie auf den Grund abgesunken waren. Und das Wasser muß sich erwärmt haben, um die nachträgliche Streckung von Flügeln in die Normallage zu ermöglichen. Versuche an frisch abgetöteten, rezenten Käfern erwiesen, daß dies unter diesen Bedingungen erreicht werden kann.

Ebensowenig wie die Pflanzen (STRAUS 1952) sprechen irgendwelche Insekten für ein tropisches Klima. Diese lassen jedoch alle das Vorhandensein von Wärme und Trockenheit erkennen, soweit sie einen Hinweis geben. Viele der rezent noch am Fundort vorkommenden Insekten erreichen hier etwa den NW-Rand ihres Vorkommens, dringen aber in östlicheren Bereichen weiter nach Norden vor, da diese kontinentaleres Klima aufweisen. Da im Oberpliozän die Meeresküste weiter nach Norden und Westen verschoben war, kann der Sommer durchaus trockener gewesen sein. Die vergleichsweise herangezogenen rezenten kontinentalen Gebiete zeichnen sich nicht durch häufige Sommerregen aus. Daß die sehr selten vorkommenden Niederschläge recht stark sind, braucht nicht gegen obige Deutung zu sprechen.

Eine ganze Reihe der fossil nachgewiesenen Insekten sind am Fundort rezent nicht mehr vertreten. Ihr Vorkommen „beschränkt" sich deutlich auf Gebiete mit langen, wenig feuchten Sommern. Die Extreme stellen dar *Gryllotalpa africana* BEAUVOIS (heute von Südspanien und Kanaren bis zum Kap und Australien, WEIDNER 1968) und die Schaumzikade *Ptyelus grossus* F. (Afrika südlich der Sahara, WAGNER 1968) in 4 (!) Exemplaren.

Nun wird die Verbreitung von Insekten in der Regel nicht von den absoluten Kältegraden begrenzt; auch ist sie bei keiner Art durch die Jahres-Durchschnittstemperaturen festzulegen. Über die Abhängigkeit vom Klima gilt auch bei Berücksichtigung der Unterschiede von Art zu Art im Prinzip folgendes: Wichtig ist das Klima während der Aktivitätsperiode. Temperaturen, die gerade noch eine gelegentliche Nahrungsaufnahme zulassen, reichen für die Abwicklung der Fortpflanzungsvorgänge nicht aus. Perioden mit Klimaverhältnissen, die die

normalen Lebensvorgänge unterbrechen oder verlangsamen, führen zu erheblichem Ausfall an Nachkommenschaft. Dies gilt direkt und auch indirekt infolge der Zunahme von pilzlichen, bakteriellen oder virösen Erkrankungen. Direkte Schäden entstehen durch übermäßige Feuchtigkeit bei hoher Temperatur infolge des Auftretens ungünstiger Osmose-Verhältnisse im Körper, besonders in den Jugendstadien.

Diese nur ganz überschlägig angeführten, aber bekannten Verhältnisse wirken sich selbstredend bei jeder Art anders aus; entscheidend ist meist, wie lange ein ungünstiger Einfluß wirksam werden kann.

Im Hinblick auf die bekannten Anforderungen vieler Insekten von Willershausen dürfte danach die Annahme richtig sein, daß warme bis heiße, im wesentlichen trockene Sommer geherrscht haben, die nur gelegentlich von kurzen Regenperioden unterbrochen wurden. Feuchtkühle Herbst- und Frühjahrszeiten mit ihren Gefahren für die Masse der kontinentalen Insekten können nur von kurzer Dauer gewesen sein.

Ist diese Deutung richtig — der Verfasser nimmt dies bis zum eindeutigen Gegenbeweis an — und kombiniert man sie mit der angenommenen Jahres-Durchschnittstemperatur der Paläobotaniker, so muß man folgern, daß die Winter recht kalt gewesen sind, nicht unterbrochen von wärmeren „Matsch"-Perioden. Frostperioden sind zumindest sehr wahrscheinlich, wenn auch über deren Dauer nichts gesagt werden kann.

Regenzeiten zusammen mit windigem und stürmischem Wetter dürften sich auf den Winter oder vielleicht nur auf dessen Beginn und Ausgang beschränkt haben. Diese sorgten für die Einbringung des pflanzlichen Materials und die Zerstörung etwa entstandener Spülsäume. Hochwasser kann im Sommer nur selten aufgetreten sein, und zwar nicht immer von nachträglichem Wind begleitet. Unter diesen neuen Gesichtspunkten muß angenommen werden, daß im Laufe eines Jahres wesentlich weniger Hochwasser-Überflutungen aufgetreten sind als bisher angenommen wurde.

Als Vergleichsmöglichkeiten bieten sich für die damaligen klimatischen Verhältnisse an: die Ungarische Ebene südlich der Karpaten, die mittlere Ukraine und die Anatolische Hochebene, deren Ökologie von entomologischer Sicht her weitgehend bekannt ist. Der Vergleich wird dadurch erschwert, daß diese Gebiete heute vielfach ackerbaulich genutzt werden, also anders aussehen als im Urzustand.

Möglichkeiten für zukünftige Untersuchungen

Überraschend hoch ist der Anteil solcher Insekten, die auf einen ungünstigen Gesundheitszustand der vorhandenen Holzgewächse hinweisen können. Unter den Käfern nehmen die Bewohner anbrüchigen oder toten Holzes mehr als ein Drittel ein; hinzu kommen Termiten (WEIDNER 1967) und Camponotini (holzbewoh-

nende Ameisen, STEINBACH 1967). Auch die Entwicklung der in einer so unverhältnismäßig großen Zahl gefundenen Blattläuse wird durch für die Nährpflanzen ungünstige physiologische Verhältnisse gefördert. Der Gesundheitszustand der Holzgewächse ist wiederum von abiotischen Verhältnissen abhängig, etwa von Veränderungen des Klimas oder des Grundwasserstandes. Vielleicht kann man eine Erklärung für die unterschiedlichen Anschauungen von H. SCHMIDT (1949) und STRAUS (1952) bezüglich der Pflanzenbedeckung finden: Ursprünglich mag dichter und geschlossener Wald in der Nähe der Fundstätte bestanden haben, der sich mehr und mehr lichtete, so daß er zum Parkwald wurde, wo nur kleinere Waldflecken inmitten anderer Assoziationen überlebten.

Es ist die Möglichkeit zu erörtern, daß die Ablagerungen in die Periode eines Klimawechsels fallen, hierdurch würden sich die Widersprüche zwischen den verschiedenen früher geäußerten Deutungen untereinander und den hier vorgestellten Deutungen lösen lassen.

Sicher zeigt dies hier Vorgebrachte, daß die Forschung über Willershausen noch keinesfalls als abgeschlossen betrachtet werden kann. Es ist vielmehr zu prüfen, ob nicht zweckmäßigere Suchmethoden die bisherigen ablösen sollten und neue Untersuchungsmethoden herangezogen werden müssen. Wenn die hier vorgetragenen Gedanken dann korrekturbedürftig werden sollten, wäre ihr Zweck erfüllt.

Literatur

BEIER, M.: *Mantis religiosa* L. im Pliozän des Harzvorlandes. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 63—64, Hannover 1967.

DÜRRENFELDT, A.: Dipteren aus dem Oberpliozän von Willershausen. — Beih. Ber. Naturhist. Ges. **6,** Hannover 1968.

GERSDORF, E.: Käfer (COLEOPTERA) aus dem Jungtertiär Norddeutschlands. — Geol. Jb. Hannover, im Druck.

—: Weitere Käfer aus dem Jungtertiär Norddeutschlands. — Ebenda im Druck.

HARZ, K.: Zur Heuschreckenfauna des Pliozäns von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 57—62, Hannover 1967.

HEER, O.: Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. — Zürich 1847.

HEIE, O. E.: Pliocene Aphids from Willershausen (Homoptera, Aphidoidea). — Beih. Ber. Naturhist. Ges. **6,** Hannover 1968.

ILLIES, J.: Megaloptera und Plecoptera (Ins.) aus den jungpliozänen Süßwassermergeln von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 47—56, Hannover 1967.

JORDAN, K. H.: Wanzen aus dem Pliozän von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 77—90, Hannover 1967.

MÄDLER, K.: Die pliozäne Flora von Frankfurt a. M. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. **446,** Frankfurt/M. 1939.

SCHMIDT, G.: Die Bockkäfer (Cerambycidae) von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 113—120, Hannover 1967.

SCHMIDT, H.: Der Artenreichtum einer voreiszeitlichen Lebensgemeinschaft. — Beitr. Naturkde. Nieders. **(4),** 30—37, Hannover 1949.

—: Eine Entwicklungsgeschichte bei Schildkröten der Gattung *Chelydra*. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **125,** 19—28, Stuttgart 1966.

SCHUMANN, H.: Fossile Libellen (Odonata) aus dem Oberpliozän am westlichen Harzvorland. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 31—46, Hannover 1967.

STRAUS, A.: Beitrag zur Kenntnis der Pliocänflora von Willershausen III. — Palaeontographica B **93,** Stuttgart 1952.

—: Zur Paläontologie des Pliozäns von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 15—24, Hannover 1967.

STATZ, G.: Fünf neue Cerambyciden-Arten aus den mitteloligocänen Ablagerungen von Rott am Siebengebirge. — Ent. Bl. **34,** 173—179, Krefeld 1938.

—: Alte und neue Hydrocorisidae (Wasserwanzen) aus dem Oberoligozän von Rott. — Palaeontographica A **98,** 47—96, Stuttgart 1950.

—, und WAGNER, E.: Geocorisidae (Landwanzen) aus dem Oberoligozän von Rott. — Ebenda, 97—136.

—: Fossile Mordellidae und Lamellicornia (Coleoptera) aus dem Oberoligozän von Rott. — Ebenda **102,** 1—17, 1952.

STEINBACH, G.: Zur Hymenopteren-Fauna des Pliozäns von Willershausen (Westharz). — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 95—102, Hannover 1967.

VINKEN, R.: Kurzer Überblick über die Geologie der Umgebung von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 5—14, Hannover 1967.

WAGNER, W.: Die Singzikaden (Homoptera, Cicadidae) aus dem Pliozän von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 91—94, Hannover 1967.

—: Eine afrikanische Schaumzikade, *Ptyelus grossus* FABRICIUS, 1781, fossilis, aus dem Pliozän von Willershausen. — Beih. Ber. Naturhist. Ges. **6,** Hannover 1968.

WEIDNER, H.: Termiten aus dem deutschen Pliozän von Willershausen. — Ber. Naturhist. Ges. **111,** 65—76, Hannover 1967.

—: Eine Maulwurfsgrille aus dem Pliozän von Willershausen. — Beih. Ber. Naturhist. Ges. **6,** Hannover 1968.

—: Über die im deutschen Tertiär gefundenen Termiten-Arten. — Beih. Ber. Naturhist. Ges. **6,** Hannover 1968.

WEILER, W.: Fischreste aus dem Oberpliozän von Willershausen. — Arch. Hydrobiol. **25,** 291—304, 1933.

—: Über eine neue Art der Welse (Fam. Siluridae) aus dem Pliozän von Willershausen. — Paläont. Z. **30,** 180—189, Stuttgart 1956.

WESTPHAL, F.: Erster Nachweis des Riesensalamanders (*Andrias*, Urodela, Amphibia) im europäischen Jungpliozän. — N. Jb. geol. Paläont. Mh. 1967, **2,** 67—73, Stuttgart 1967.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: BH_6

Autor(en)/Author(s): Gersdorf Erasmus

Artikel/Article: Neues zur Ökologie des Oberpliozäns von Willershausen 83-94