



AFBEELDING 1. | *Exterieur van een Calamites stam. Bovenaan is nog net een knoop met zijtak-littekens te zien. Daaronder ongeveer acht langwerpige-ovale markeringen. Merk op dat de zilvergrijze kleur (gümbelitet) wordt onderbroken in meerdere van deze markeringen.*

5 mm

Eilegging door een insect uit het Carboon van de Piesberg

TIM WOLTERBEEK
CAMBRIDGELAAN 549
3584 DJ UTRECHT
T.K.T.WOLTERBEEK@GMAIL.COM

In het voorjaar van 2010 vond ik tijdens een bezoek aan de Piesberg-groeve bij Osnabrück, Duitsland een stamfragment van een paardenstaart met daarop enkele langwerpige-ovale structuren. Die markeringen waren zeker niet alledaags, maar destijds was verdere informatie onvindbaar en zodoende strandde het fossiel als ongeïdentificeerd in mijn verzameling. Bij toeval stuitte ik in januari echter op een wetenschappelijk artikel dat licht op de zaak kon werpen. De langwerpige-ovale structuren uit het Carboon blijken te behoren tot de oudst-bekende sporen van endofytische ovipositie, oftewel eilegging in planten, door insecten.



Merkwaardige markeringen

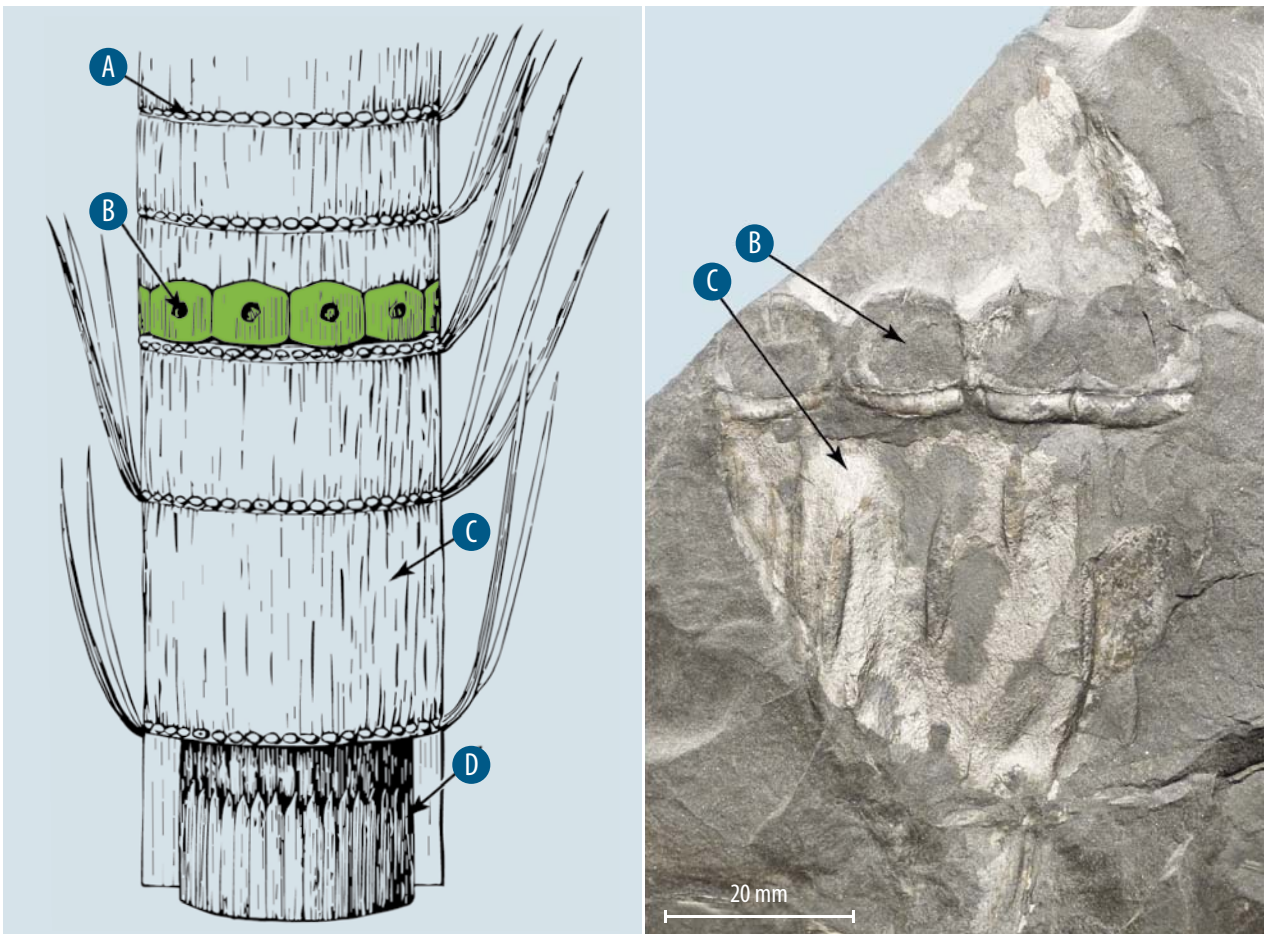
De vondst waarmee dit alles begon (Afb. 1) is in meerdere opzichten atypisch. Zo toont het stamfragment niet de longitudinale ribben die je meestal op de geledingen van *Calamites* (paardenstaart) fossielen ziet. We kijken hier namelijk naar de preservatie van de epidermis (= de buitenste laag van de stam) en niet naar een versteende opvulling van de centrale holte, zoals je die doorgaans vindt. Fossielen van deze buitenste laag (soms ook wel met de naam *Calamophyllites* aangeduid) zijn over het algemeen vrij glad van oppervlak en laten enkel de knopen zien. Het is dankzij zo'n karakteristieke knoop met grote ronde littekens (ooit zat daar een krans van zijtakken) dat ons fossiel met enig vertrouwen als *Calamites* kan worden gedetermineerd (Afb. 2).

Onder de knoop met zijtak-littekens zijn een stuk of acht langwerpige-ovale markeringen zichtbaar (Afb. 1). Ze lopen allemaal parallel aan de as van de stam en variëren van 6 tot 16 mm in lengte. Dat deze structuren de plant niet eigen zijn kan worden opgemaakt uit het gûmbeliet-laagje waarin de epidermis is bewaard (gûmbeliet is een mineraal dat de bekende zilvergrijze kleur van plantenfossielen uit de Piesberg-groeve veroorzaakt). Dit laagje loopt in enkele van de langwerpige-ovale structuren niet door, wat kan duiden op afwezigheid of beschadiging van het plantenweefsel (Afb. 1). Het verdere "hoe of wat" van deze markeringen was me echter geenszins duidelijk. Althans, tot kort geleden dan.

Een feest der herkenning

Dat was het zeker toen ik het artikel "*Earliest Evidence of Insect Endophytic Oviposition*" van Olivier Béthoux *et al.* (2004) doorlas. Deze publicatie beschrijft de eileggingsstructuren, ovipositie-littekens genoemd, van een insect op twee fragmenten van *Calamites cistii* uit het Boven-Carboon (Stefanien BC) van Graissessac, Frankrijk. De redactie van PALAIOS was zo vriendelijk om me toestemming te

geven een van de figuren uit dit artikel hier te reproduceren (Afb. 3). Het gaat in dit geval ook om parallel aan de stam georiënteerde, langwerpige-ovale markeringen op de restanten van de epidermis van een *Calamites*-stam (Afb. 3A). Verder uitprepareren van drie van deze markeringen gaf kleine kuiltjes prijs (Afb. 3B), waarvan de onderzoekers vermoeden dat het afdrukken van de eitjes zelf zijn. De ovipositie-littekens uit Graissessac variëren van 5 tot 38 mm in lengte en worden omringd door een dun laagje organisch materiaal (Afb. 3C) dat in veel opzichten vergelijkbaar is met het gûmbeliet-laagje. Alles bij elkaar waren de overeenkomsten met het Piesbergmateriaal zo opmerkelijk dat ik Olivier Béthoux een email heb gestuurd. Ook ben ik bij Han van Konijnenburg-van Cittert langs gegaan met het Piesberg-fragment. Twee bevestigende reacties later was het zeker: een of ander Carboon-insect heeft in deze stam van *Calamites* haar eitjes gelegd!



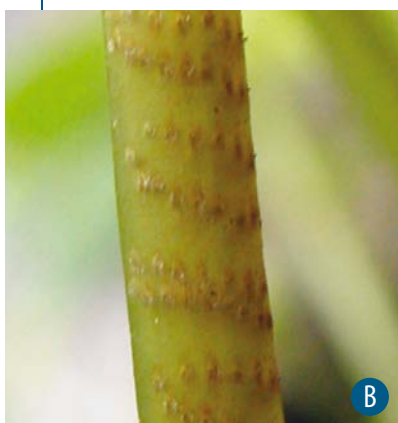
AFBEELDING 2. | Het fossiel en, ter illustratie, een reconstructie van *Calamites goeppertii*. A: Knoop met 'blad'-littekens. B: Knoop (groen) met zijtak-littekens. C: Het gladde exterieur van stam. D: Interne holte met typische ribben. Reconstructie bewerkt naar Bertrand (1926).



Potentiële daders?

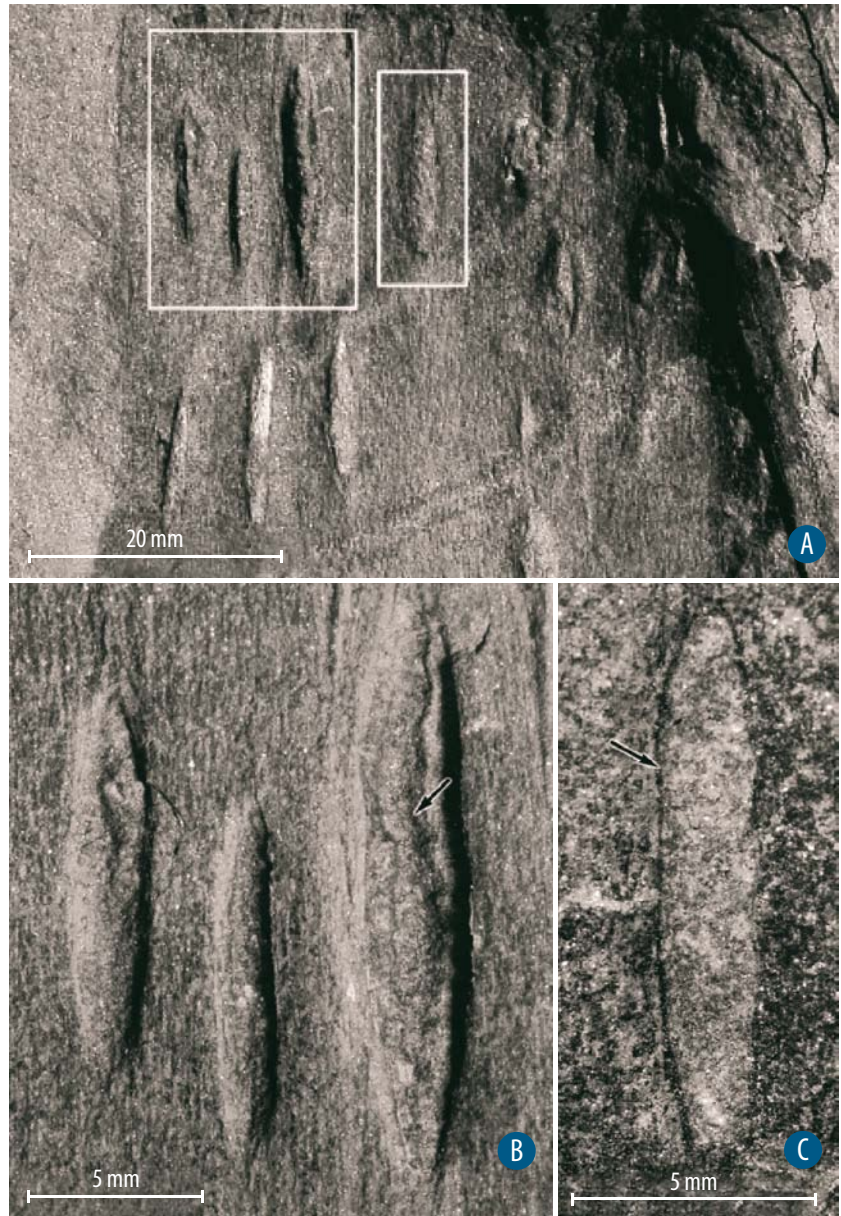
Veel moderne libellen, zoals glazenmakers (Aeshnidae) en waterjuffers (Zygoptera), zetten hun eitjes af in plantenweefsel. Het vrouwtje doet dit door met haar legboor een gaatje te maken en daar vervolgens een langwerpige eitje in te plaatsen. Het resultaat van haar werk (Afb. 4) heeft redelijk wat weg van de ovipositie-littekens op de *Calamites*-stam, maar de fossiele versies zijn veel groter. Het is dan ook verleidelijk te denken aan de Meganeuridae, een uitgestorven groep van reusachtige libel-achtigen (Protodonata). Sommige soorten uit deze groep konden vleugelspanwijdtes van wel 70 cm bereiken: dit schaaft mooi op met de littekens. Helaas is het toch verre van zeker dat de fossiele eileggings-littekens door zo'n beest zijn gemaakt.

De oudste fossielen van insecten met een duidelijk legapparaat (daarmee leggen insecten hun eitjes) komen van de Onder-Boven Carboon grens (Labandeira, 2006). In het verdere Paleozoïcum waren er naast de Odonatoptera



AFBEELDING 4. | Ovipositie door een oerlibel (*Etiophlebia superstes*). Het vrouwtje zet spiraalsgewijs eitjes af in de plantenstengel. Het resultaat is een serie van ovipositie-littekens (zie B).

Fotowerk door S. Shimura.



AFBEELDING 3. | Reproductie van Figuur 2 uit Béthoux et al. (2004). Exterieur van een *Calamites cistii* stam met langwerpige-ovale markeringen (vergelijkbaar met Afb. 1) die door de auteurs als endofytische ovipositie-littekens zijn geïnterpreteerd. A: overzicht. B: vergroting van drie markeringen. De pijl geeft uitgeprepareerde kuiltjes aan die geïnterpreteerd zijn als afdrucken van de eitjes. C: vergroting onder alcohol. De pijl geeft de rand van een laagje organisch materiaal (het plantenweefsel) aan.

(libel-achtigen) verschillende groepen eileggende-insecten vertegenwoordigd, waaronder de Archaeorthoptera (vroeg krekels en sprinkhanen), Dictyoptera (o.a. kakkerlakken), Holometabola (o.a. kevers) en Hemipteroidea (vroeg wantsen en plantenluizen). Genoeg potentiële eileggers dus (Afb. 5). Daarnaast had je in het Carboon de Palaeodictyopteroidea, een inmiddels uitgestorven superorde. Meerdere insecten binnen deze grote groep hadden een legapparaat dat in plantenweefsel kon binnendringen. Soorten uit deze groep zijn dus ook potentiële daders.

Bij levende insecten kun je wachten tot de eitjes uitkomen of proberen het beestje op heterdaad te betrappen, om zo achter de identiteit van de eilegger te komen. Bij een fossiel echter, gaat dit natuurlijk niet. In de Piesberg-groeve zijn door de jaren heen enorm veel verschillende fossielen van insecten gevonden (zie bv. Brauckmann & Herd, 2002, 2005; Brauckmann et al., 2009). Helaas is van die



soorten het legapparaat lang niet altijd bekend. Kortom, het is vrijwel onmogelijk om met enige zekerheid te achterhalen welk insect de ovipositie-littekens op het *Calamites* fossiel heeft gemaakt (zie ook de discussie in Béthoux *et al.*, 2004). Maar het blijft wel leuk om te speculeren, want de grootte van de ovipositie-littekens suggereert dat het in ieder geval een flink beest geweest moet zijn.

Spoorzoeken

Na bijna vier naamloze jaren konden de langwerpige-ovale markeringen alsnog worden geïdentificeerd, al was het bij toeval. Het *Calamites* stammetje van de Piesberg blijkt een zeer mooie vondst te zijn, want ovipositie-littekens uit het Carboon zijn zeldzaam. Bovendien komt het fossiel uit het Westfalen D, en daarmee zijn deze ovipositie-littekens net iets (ca. 4 Mj) ouder dan die uit Graissessac (Stefanien BC), die in de literatuur nog steeds als oudste voorkomen worden genoemd (Taylor *et al.*, 2009; McLoughlin *et al.*, 2013). We kunnen dus wel stellen dat het hier om een van de echt alleroudste sporen van eilegging door insecten gaat, in ieder geval voor zover nu bekend/gepubliceerd is. Ik ben dan natuurlijk ook ontzettend blij dat het fossiel destijds mee naar huis is gegaan, maar tegelijkertijd moet ik toegeven dat dit misschien wel niet gebeurd was als de karakteristieke knoop van *Calamites* niet te zien zou zijn geweest. Het is nu eenmaal lastig om een gevonden fossiel op (wetenschappelijke) waarde te schatten wanneer je het niet als “iets” herkent. Deze toevalstreffer was voor mij daarom vooral een aanleiding om me wat meer te verdiepen in het fossielenbestand van insect-plant interactie. Naast ovipositie-littekens kun je hierbij denken aan vraatsporen op gebladerte en boorgaten in hout. Wie weet wat er allemaal te zien is op de plantfossielen van vindplaatsen als de Piesberg wanneer je er eenmaal op gaat letten!

Wie ook geïnteresseerd is geraakt zou eens moeten kijken op de website van Conrad Labandeira. Daar kan een mooie fotogids met voorbeelden worden gedownload (Labandeira, 2007). Verder is de literatuur in de referentielijst zeer de moeite waard. Hopelijk zal dit alles de herkenning van sporenfossielen van insect-plant interactie verder bevorderen, zodat dergelijke pareltjes niet over het hoofd worden gezien.

Dankwoord

Graag wil ik dr. Olivier Béthoux en prof. dr. Han van Konijnenburg-van Cittert bedanken voor het bevestigen van de determinatie. De redactie van PALAIOS verleende toestemming voor Afb. 3, waarvoor ik dankbaar ben, en Shosuke



AFBEELDING 5. | Ovipositie in plantenweefsel door een sabelsprinkhaan (*Conocephalus dorsalis*). De fossiele ovipositie-littekens zouden op vergelijkbare wijze door een vroege sprinkhaan of krekkel gemaakt kunnen zijn. Fotowerk door G.-U. Tolkiehn.

Shimura was zo vriendelijk om fotowerk van zijn website beschikbaar te stellen voor Afb. 4. De feedback van Sven van Uytanghe heeft het schrijven van dit verhaal veraangenaamd en vergemakkelijkt.

LITERATUUR

Bertrand, P., 1926. Conférences de Paléobotanique. Imprimerie Centrale du Nord, Lille.

Béthoux, O., Galtier, J. & Nel, A., 2004. Earliest Evidence of Insect Endophytic Oviposition. PALAIOS 19, pp. 408–413.

Brauckmann, C. & Herd, K.J., 2002. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland), Teil 1: Palaeoptera. Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen 28, pp. 27–69.

Brauckmann, C. & Herd, K.J., 2005. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück

(Deutschland), Teil 2: Neoptera. Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen 30/31, pp. 19–65.

Brauckmann, C., Herd, K.J. & Leipner, A., 2009. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland), Nachtrag 1: Palaeodictyopteroidea. Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen 35, pp. 01–30.

McLoughlin, S., Martin, S.K. & Beattie, R., 2013. The record of Australian Jurassic plant–arthropod interactions. Gondwana Research.

Labandeira, C., 2006. Silurian to Triassic Plant and Hexapod Clades and their Associations:

New Data, a Review, and Interpretations. Arthropod Systematics & Phylogeny 64(1), pp. 53–94.

Labandeira, C., 2007. Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils, Versie 3.01. <http://paleobiology.si.edu/pdfs/insectDamageGuide3.01.pdf>

Shimura, S., 2014. Website: Libellen van Kansai [Japans]. <http://tombon.com/index.htm>

Taylor, T.N., E.L. Taylor. & M. Krings, 2009. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants, 2nd ed. Academic Press.

