

Merkmalsverluste ausgehend von einem komplexeren Vorfahren entstanden ist.

Wie in vielen anderen Fällen muss ein relativ komplexer Vorfahr angenommen werden, wenn man die molekularen Daten im Rahmen des Evolutionsparadigmas interpretiert.

Und ebenfalls entgegen evolutionären Prognosen ist der Befund, dass die Merkmalverteilungen der vier Landpflanzengruppen kaum (wenn überhaupt) eine Interpretation in Form einer klaren Abfolge mit Verzweigungen in einem Stammbaum zulassen. Man würde evolutionstheoretisch das Gegenteil erwarten. Angesichts der Hartnäckigkeit dieses Befundes scheint eine netzförmige statt baumförmige Merkmalsbeziehung weder auf mangelhafte Daten noch auf fehlerhaften Methoden zu beruhen, sondern

eine Realität widerzuspiegeln. Eine Realität, die nicht nur dem hypothetischen evolutionären Ursprung der Landpflanzen, sondern auch dem Paradigma „Evolution“ als Schlüssel zur Deutung historischer Befunde widerspricht.

Literatur

- EDWARDS D, MORRIS JL, RICHARDSON JB & KENRICK P (2014) Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras. *New Phytol.* 202, 50–78.
- HECKMAN DS, GEISER DM et al. (2001) Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* 293, 1129–1133.
- MORRIS JL, PUTTICK MN et al. (2018) The timescale of early land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, E2274–E2283.
- PUTTICK MN, MORRIS JL et al. (2018) The Interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. *Curr. Biol.* 28, 1–13.
- SANDERSON MJ (2003) Molecular data from 27 proteins do not support a Precambrian origin of land plants. *Am. J. Bot.* 90, 954–9566.

Neues von Bernstein-Inklusen

Unerwartete Einsichten zur Geschichte von Gliederfüßern

Bernstein-Inklusen stellen eine einzigartige Form der fossilen Überlieferung aus der Erdgeschichte dar. Funde aus Lagerstätten in Myanmar erfahren in jüngerer Zeit besondere Aufmerksamkeit. Nachfolgend werden einige aktuelle Beschreibungen sowie deren Einordnung durch die jeweiligen Autoren vorgestellt. Dabei wird deutlich, dass die bisher gedachten und erwarteten Abfolgen und Entwicklungslinien von diesen Fossilien nicht belegt werden. Die Fossilien dokumentieren im Gegenteil eine zunehmend komplexere Situation in der Erdgeschichte.

Harald Binder

Gespensschrecken – Mimikry: Ästchen und Blätter als Tarnung

Gespensschrecken (Phasmatodea) sind ungewöhnliche Insekten, die eine sehr auffällige Formenvielfalt aufweisen. Stabschrecken gehören auch zu dieser Insektenordnung und besitzen einen langen dünnen Körperbau; sie sind aufgrund der Ähnlichkeit mit Ästchen und Zweigen in ihrem Lebensraum nur schwer auszumachen (Abb. 1). Frühe fossile Belege der Ordnung Phasmatodea stammen aus der Trias (Australien). Jugendstadien verschiedener Arten sind als Inklusen in Bernstein aus dem Baltikum und der Karibik (Dominikanische Republik) bekannt. Diese Vorkommen werden ins Tertiär (Eozän und Miozän) gestellt. Zu den Stabschrecken werden auch die sogenannten Wandelnden

Blätter als Unterfamilie (Phyllinae) gezählt. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass sie seitlich ausgehende flächige Strukturen an Beinen, Brustkorb, Flügel und Hinterleib aufweisen, die in Form und Farbgebung den Blättern der Büsche und Bäume ähneln, in denen sie leben. (Abb. 2) Dadurch sind sie in ihrem typischen Lebensraum schwer von den dortigen Blättern zu unterscheiden und gut getarnt. Diese Form der Tarnung wird als Mimese („Nachahmung“) bezeichnet. In der Fossilüberlieferung der Phasmatodea waren bisher zunächst Stabschreckenartige, also dünne, lange Insekten bekannt. Später wurden in jüngeren geologischen Systemen auch solche Formen entdeckt, die das typische Erscheinungsbild von Wandelnden Blättern zeigen. Bisher war im Rahmen evolutionärer Modellierungen unbekannt, wann und in welcher Weise die seit-



lichen Körpervbreiterungen aufgetreten sind. CHEN et al. (2018) beschreiben eine neue Art, die in Bernstein eingeschlossen ist und aus einer Lagerstätte im Norden Myanmars stammt, die in die Mittlere Kreide (ca. 100 Millionen radiometrische Jahre, MrJ) gestellt wird. Die Autoren gaben der neuen Art den Namen *Elasmophasma stictum*, wobei sich der Name aus den griechischen Begriffen elamos (Platte) und phasma (Gespenst) zusammensetzt. „Elamos“ steht für die seitlichen lamellenartigen Strukturen, die an Beinen, Brust und Hinterleib zu erkennen sind. Bei dem eingeschlossenen Insekt handelt es sich um eine noch nicht geschlechtsreife Larve, die ein stabschreckenartiges Erscheinungsbild aufweist. Die Körperlänge beträgt (ohne Antennen) 11,7 mm, die Fühler überragen die Körperlänge mit 21 mm deutlich. Die seitlichen flügelartigen Auswölbungen im Oberschenkelbereich, an den Segmenten im Bereich von Brust und Hinterleib, erscheinen wie ein dünner, schmaler und durchsichtiger Streifen aus Chitin (Abb. 3). Da bei heutigen Gespenstschrecken (wie z.B. *Extatosoma tiaratum*) die Larvenstadien ebenfalls seitliche flügelartige Verbreiterungen ausbilden, die im Verlauf der Reifung ebenfalls weiterwachsen, vermuten CHEN et al. (2018), dass auch bei *E. stictum* die seitlich abstehenden Lamellen bis zum Imago (Erwachsenenstadium) wachsen würden. Für das älteste fossile Wandelnde Blatt, *Eophyllium messelensis* aus der Grube Messel (Eozän), zeigen WEDMANN et al. (2007), dass die blattartigen Verbreiterungen sowohl von der Chitinhülle, die den Rücken (Tergum) umgibt, als auch von der entsprechenden bauchseitigen Schicht (Sternum) gemeinsam gebildet werden. In der von CHEN et al. (2018) beschriebenen Gespenstschreckenlarve *E. stictum* werden diese Strukturen nur von der Chitinhülle des Rückens (Tergum) gebildet und weisen besondere Merk-

male wie z.B. dunkle unregelmäßige Linien auf. Die Autoren gehen davon aus, dass die schmalen blattartigen Verbreiterungen am Körper der Gespenstschrecke ihre Tarnung verbessert haben. Weil diese aber im Vergleich zu heute bekannten Wandelnden Blättern auf andere Weise gebildet werden und andere Strukturen zeigen, sehen CHEN et al. darin keine frühe evolutive Etappe auf dem Weg zur blattartig verbreiterten Form der Wandelnden Blätter. Der Fossilbefund zeigt also bisher, dass sich Körperstrukturen, die auffällige Ähnlichkeit mit Pflanzenteilen (Ästchen oder Blättern) zeigen, bereits sehr früh nachweisen lassen und den Gespenstschrecken in ihren Lebensräumen eine gute Tarnung ermöglichen. Die Quelle der „Erfindungen“ (contrivances), die aus Sicht der Autoren den Gespenstschrecken im weiteren Verlauf der Erdgeschichte das erfolgreiche Verbergen in ihrem Lebensraum in Büschen und Bäumen ermöglichte, liegt wissenschaftlich betrachtet noch im Dunkeln.

Abb. 1 Stabschrecke *Ctenomorpha marginipennis* (links) und Annam-Stabschrecke (*Medauroidea extradentata*), zwei Vertreter der Familie Phasmatidae. Aus Myanmar wurde ein Vertreter dieser Familie beschrieben, der als Bernsteininkluse gefunden worden war. (CC BY-SA 3-0)

Abb. 2 Weibchen von *Phyllium mabantai*. Diese Art gehört ebenfalls zu den Phasmatidae und weist an ihrem Körper seitliche Verbreiterungen auf, die sie als „Wandelnde Blätter“ bestens tarnen. Die beschriebene Inkluse weist vergleichbare Körpervbreiterungen auf. (CC BY-SA 3-0)



Abb. 3 Mikroskopische Details der membranartigen seitlichen Ausstülpungen an verschiedenen Körpersegmenten der in Bernstein eingeschlossenen Phasmatide *E. stictum*. (Aus CHEN et al. 2018, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Ren DONG)



Tarnung durch moosähnliches Aussehen

Eine andere Form der Tarnung beschreiben LIU et al. (2018) an in Bernstein erhaltenen Larven von Florfliegen (*Chrysopidae*) aus der Kreide (ca. 100 MrJ). Das fossile Harz wurde ebenfalls im Norden Myanmars gefunden und die Stücke wurden zur Beobachtung und Charakterisierung der Inkluden entsprechend geschnitten und poliert. Während sich die Imagines meist von Pollen, Nektar und Honigtau ernähren, leben die Larven typischerweise räuberisch von erbeuteten kleineren Insekten. Die Larven profitieren von Tarnung also sowohl hinsichtlich ihres Jagderfolgs als auch im Blick auf ihr Verborgensein für Jäger, zu deren Beutespektrum sie selbst gehören.

Heute lebende Florfliegenlarven weisen an ihrer Körperseite hakenförmige Borsten auf, mit deren Hilfe sie verschiedenste Materialien aus ihrem Lebensraum und auch Beutereste fixieren und zur Tarnung nützen. Diese Form der Tarnung ist auch an fossilen Florfliegenlarven seit der frühen Kreide nachgewiesen. Die beschriebenen fossilen Larven weisen allerdings keine solchen Borsten zur Fixierung von Material auf; sie nutzen Mimikry, indem ihre Körpererscheinung auffallende Ähnlichkeit mit Lebermoosen zeigt. LIU et al. schreiben, dass die Imitation des Lebensraums durch Körperstruk-

Die eingeschlossenen Florfliegenlarven zeigen, dass auch neue spezifische Konstruktionsmerkmale „plötzlich“ auftauchen und auch wieder verschwinden können.

turen bei heute lebenden Florfliegenlarven nicht bekannt sei. Die Autoren verwenden das Bild vom „Wolf im Schafspelz“ für die fossilen Florfliegenlarven, die Lebermoosen ähnlich sehen. Die Fossilüberlieferung bezeugt also die Bedeutung der Tarnung für die Larven der Florfliegen seit deren erstem Nachweis im mittleren Jura (ca. 165 MrJ). LIU et al. (2018) zitieren zwei Arbeiten, in denen interessanterweise aufgezeigt wird, dass die frühen nachgewiesenen Larven von *Chrysopidae*, die gezielt irgendwelche Partikel aus ihrem Lebensraum an der Körperoberfläche fixieren und präsentieren, eine größere anatomische Vielfalt aufweisen, als sie bei den heutigen Vertretern der Florfliegen zu beobachten ist (PÉREZ-DE LA FUENTE et al. 2012 und WANG et al. 2016). Die von LIU et al. (2018) beschriebenen fossilen Florfliegenlarven zeigen erstmalig, dass Mimikry auch in der Familie der Netzflügler (*Neuropterida*) genutzt wird. Die dokumentierten Larven weisen seitliche blattartige Ausstülpungen auf, welche der Larve ein Erscheinungsbild verleihen, das auffallende Ähnlichkeit zu in derselben Ablagerung vorkommenden (noch nicht beschriebenen) Lebermoosen zeigt (Abb. 4). Diese Larven sind damit nach Aussagen der Autoren das erste Beispiel von direkter Mimikry bei Florfliegenlarven. Sie interpretieren das als evolutionäre Innovation, die im weiteren Verlauf dieser Linie wieder verloren ging. Verzichtet man zunächst einmal auf diese Einordnung in ein Evolutionsschema, dann zeigen diese in fossilem Harz eingeschlossenen Florfliegenlarven, dass auch in dieser Familie neue spezifische Konstruktionsmerkmale „plötzlich“ auftauchen und auch wieder verschwinden können. Ein Trend in Richtung zunehmender Komplexität ist in diesem Fall nicht zu beobachten.

Urtümlich erscheinende Spinnentiere in Bernstein aus Myanmar

Während eine Vielzahl heute noch bekannter, aber auch rezent nicht beschriebener Spinnen als Inkluden in fossilem Harz beschrieben sind, stammt der derzeit älteste fossile Hinweis auf Spinnen aus versteinerten Überresten aus dem Oberen Karbon aus Russland. Von anderen „Urspinnentieren“ sind Fossilien aus dem Devon und Perm beschrieben. Diese ähneln Spin-

Glossar

Imago (Pl.: Imagines): reifes und fortpflanzungsfähiges Insekt, das in der Regel durch mehrere Häutungsprozesse aus den entsprechenden Larven- bzw. Jugendstadien entsteht.
Pedipalpen: Im Kopfbereich bei Spinnentieren vorhandene Struktur mit beinartigem Bau, die als umgewan-

delte Extremität interpretiert wird. Bei Webspinnen (Araneae) weist das Endglied (Bulbus) einen Hohlraum und oft eine komplex strukturierte Außenwand auf. Darin kann das Spinnenmännchen direkt oder indirekt über ein Spermanetz Spermien aufnehmen und auf die Weibchen übertragen.

nen, unterscheiden sich aber durch ein geiselartiges Ende des Hinterleibs sowie dadurch, dass sie zwar Spinnndrüsen besitzen, aber keine beweglichen Spinnwarzen zur genauen Positionierung des Spinnfadens. WANG et al. (2018) haben zwei Exemplare von männlichen Spinnentieren beschrieben, die in Bernstein vorliegen und aus der Kreide von Myanmar stammen. Die Autoren gehen davon aus, dass die beiden fossilen Spinnenartigen trotz kleinerer Unterschiede, die z.T. auf Fossilisationsprozesse zurückgeführt werden, der gleichen Art angehören. Sie gaben dieser neuen Art den Namen *Chimerarachne yingi* (chimera: Mischwesen in der griechischen Mythologie; arachne: Spinnen), womit zum Ausdruck gebracht wird, dass in diesen Tieren auffällig unterschiedliche Merkmale kombiniert vorliegen. Dies führt auch dazu, dass den Autoren keine klare phylogenetische Einordnung anhand von Merkmalsvergleichen gelingt. WANG et al. gehen davon aus, dass die neu beschriebenen Spinnentiere eine Entwicklungsphase repräsentieren, in der die Männchen Pedipalpen* entwickelten, deren letztes Glied (Bulbus) die Spermien aufnimmt und in die weibliche Geschlechtsöffnung einführt. Weiter besitzen sie einen zumindest teilweise modernen Spinnapparat, während sie gleichzeitig einen als eher urtümlich eingestuften geißelartigen Abschluss des Hinterleibs zeigen. Die Autoren betonen abschließend, dass es im Verlauf der Entwicklung zu modernen Spinnen einen kontinuierlichen Verlust von Merkmalen und ebenso eine Aneignung neuer Merkmale gegeben haben müsse. Die von ihnen beschriebenen Fossilien erweisen sich aber zur Klärung dieser Fragen aufgrund der sonderbaren Kombination aus als ursprünglich und modern gedachten

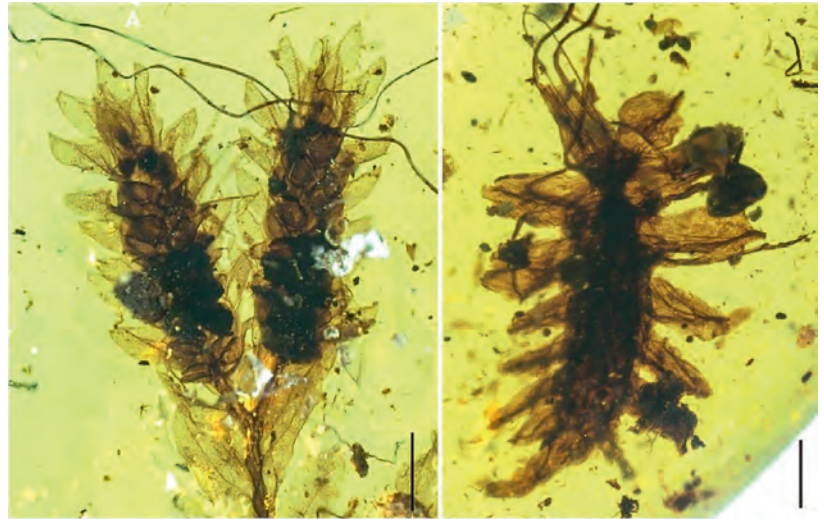


Abb. 4 Teil eines noch nicht beschriebenen Lebermooses (links) und die Larve der Florfliege *P. huangi* (rechts). Die auffällige Ähnlichkeit der Bernsteininklusen veranschaulicht den Tarneffekt. (Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Xinyue Liu)

Merkmale nicht als hilfreich. HUANG et al. (2018) beschreiben zwei weitere Exemplare der von WANG et al. erstmals bestimmten begeißelten Spinnentiere, *Chimerarachne yingi*. Auch diese waren in Bernstein eingeschlossen und stammten aus Lagerstätten in Myanmar, die in die Kreide gestellt werden (Abb. 5). Auch diese Autoren beschreiben die auffällige Merkmalskombination und diskutieren die evolutionäre Einordnung der Spinnentiere. HUANG et al. ordnen *Chimerarachne yingi* ebenfalls den Urspinnentieren (Uraneida) zu und betonen die einzigartige Koexistenz von eigentlichen Spinnen mit diesen ausgestorbenen Spinnentieren im Lebensraum auf Myanmar in der Kreide. Damit ist dokumentiert, so betonen die Autoren, dass die Urspinnentiere und die eigentlichen Spinnen parallel gelebt und sich als unabhängige Linien entfaltet haben. Uraneida können nach HUANG et al. (2018) nicht als evolutionäre Vorfahren der eigentlichen Spinnen betrachtet werden.



Abb. 5 Eines der als Bernsteineinschlüsse gefundenen Exemplare von *Chimerarachne yingi* mit einer erstaunlichen Kombination von Merkmalen. Balken: 0,5 mm. (Aus HUANG et al. 2018, Online-Zusatz, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Ist die Vielfalt der in fossilem Harz eingeschlossenen Insekten repräsentativ?

Im Zusammenhang mit den hier wiedergegebenen Beschreibungen von Bernsteininklusionen und deren Interpretation ist die Frage von Bedeutung, wie gut diese Fossilien die Lebensräume der Vergangenheit wiedergeben, wie repräsentativ sie sind. Auf der Suche nach Antworten auf diese Frage haben SOLÓRZANO KRAEMER et al. (2018) eine Untersuchung in den Küstenwäldern Madagaskars durchgeführt (eine bereits 2015 veröffentlichte Studie in Chiapas, Mexiko, an *H. courbaril* hatte vergleichbare erste Ergebnisse geliefert [SOLÓRZANO KRAEMER et al. 2015]). In diesem Lebensraum mit *Hymenaea*-Bäumen (*Hymenaea verrucosa*) – einem für Bernsteininklusionen bedeutenden Harzproduzenten – haben sie die Häufigkeit und Zusammensetzung der in Harz festgehaltenen Insekten mit denjenigen verglichen, die sie im selben Lebensraum mit anderen Klebefallen dokumentieren konnten. Dabei zeigte sich, dass von den untersuchten Gliederfüßern (Arthropoden) – hauptsächlich Insekten und Spinnen – diejenigen, die direkt an den harzproduzierenden Bäumen oder in deren unmittelbarer Nähe leben, gut repräsentiert sind. Die im Harz gefangenen Tiere spiegeln aber nicht die ganze Artenvielfalt wider, die im entsprechenden Waldökosystem lebt. Aber auch bei den an den Bäumen lebenden Insekten und Spinnen gab es deutliche Einschränkungen; z.B. führten unterschiedliche Verhaltensweisen der Tiere dazu, dass im Harz gefangene Arten unter- oder überrepräsentiert waren. Abwehrverhalten der Pflanzen gegen Schädlinge kann deren Vorkommen im Harz ebenfalls deutlich beeinflussen. So stellen die Inklusionen eine bedeutende Informationsquelle über Insekten in der Erdgeschichte dar, ihre Merkmale, geographische Verteilung und andere Aspekte. In einem begleitenden Kommentar bringt BRIGGS (2018) die Hoffnung zum Ausdruck, dass durch ähnliche Untersuchungen an Bernstein anderer Lokalitäten und aus anderen geologischen Systemen unser Verständnis darüber verbessert wird, welcher Teil der jeweiligen Lebensgemeinschaft im Wald darin dokumentiert ist.

Resümee

Diese Zusammenstellung von Insekten und Spinnen in Bernstein (Inklusionen) aus Lagerstätten in Myanmar, die der Kreide zugeordnet werden, stellen uns faszinierende Einsichten in die Erdgeschichte durch diese besondere Art der fossilen Überlieferung vor Augen. Die zuletzt genannten Studien machen darauf aufmerksam, dass die

Die nach evolutionärem Erklärungsschema erwarteten zeitlichen Abfolgen des Auftretens werden ebensowenig belegt wie die erwarteten Abfolgen der Merkmalskombinationen.

Fossilien zwar Informationen darüber liefern, welche Tiere in dem entsprechenden Lebensraum vorgekommen sind, diese Auskunft aber unvollständig und im Blick auf ihre Häufigkeit und Verteilung möglicherweise verzerrt ist. Ein vollständiges Bild aus der Erdgeschichte können die Fossilien nicht bieten, zumal vergleichende Untersuchungen wie in der Gegenwart (Pflanzenharze – synthetische Klebefallen) nicht möglich sind. Die Diskussionen der hier vorgestellten Einzelfunde belegen nicht die nach evolutionärem Erklärungsschema erwarteten zeitlichen Abfolgen des Auftretens und ebensowenig die erwarteten Abfolgen der Merkmalskombinationen. Sie zeigen vielmehr, dass neue Fossilien etablierte Evolutionslinien und damit verbundene Vorstellungen in Frage stellen und neue Zugänge zu einem Verständnis erforderlich machen.

Literatur

- BRIGGS DEG (2018) Sampling the insects of the amber forest. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 115, 6525–6527.
- CHEN S, XIN X, LIN X, SHIH C, ZHANG R, GAO T & REN D (2018) Stick insect in Burmese amber reveals an early evolution of lateral lamellae in the Mesozoic. *Proc. R. Soc. B* 285: 20180425.
- HUANG D, HORMIGA G, CAI C, SU Y, YIN Z, XIA F & GIRIBET G (2018) Origin of spiders and their spinning organs illuminated by mid-Cretaceous amber fossils. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 623–627.
- LIU X, SHI G, XIA F, LU X, WANG B & ENGEL MS (2018) Liverwort mimesis in a Cretaceous lacewing larva. *Curr. Biol.* 28, 1–7.
- PÉREZ-DE LA FUENTE R, DELCLÓS X, PENALVER E, SPERANZA M, WIERZCHOS J, ASCASO C & ENGEL MS (2012) Early evolution and ecology of camouflage in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 21414–21419.
- SOLÓRZANO KRAEMER MM, DELCLÓS X, CLAPHAM ME, ARILLO A, PERIS D, JÄGER P, STEBNER F & PENALVER E (2018) Arthropods in modern resins reveal if amber accurately recorded forest arthropod communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6739–6744.
- SOLÓRZANO KRAEMER MM, KRAEMER AS, STEBNER F, BICKEL DJ & RUST J (2015) Entrapment bias of arthropods in Miocene amber revealed by trapping experiments in a tropical forest in Chiapas, Mexico. *PLoS ONE* 10:e0118820.
- WANG B, XIA F, ENGEL MS, PERRICHOT V, SHI G, ZHANG H, CHEN J, JARZEMBOWSKI EA, WAPPLER T, & RUST J (2016). Debris-carrying camouflage among diverse lineages of Cretaceous insects. *Sci. Adv.* 2, e1501918.
- WANG B, DUNLOP JA, SELDEN PA, GARWOOD RJ, SHEAR WA, MÜLLER P & LEI X (2018) Cretaceous arachnid *Chimerarachne yingi* gen. et sp. nov. illuminates spider origins. *Nature Ecol & Evol.*, doi: 10.1038/s41559-017-0449-3.
- WEDMANN S, BRADLER S & RUST J (2007) The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 565–569.