

Kretazische Insekten im Gestein und als Einschlüsse

Stratigraphische Besonderheiten weisen auf kurze erdgeschichtliche Zeiträume hin

Die zeitliche Verteilung von Insektenfossilien im geologischen System der Kreide und die Art ihrer Konservierung (zusammengepresst und mineralisiert oder in Bernstein) zeigt auffällige Muster. Die fossile Überlieferung in Bernstein und als Kompressionsfossil ist markant unterschiedlich. Diese Unterschiede sind im Rahmen kurzer Zeiträume besser zu verstehen als in einem Langzeitkonzept.

Michael Suling

Einleitung

Die Insekten stellen eine Klasse innerhalb der Hexapoda (Sechsfüßer) dar. In diesem Unterstamm der Arthropoda (Gliederfüßer) werden als weitere Klassen die Diplura (Doppelschwänze), die Collembola (Springschwänze) und die Protura (Beintaster) unterschieden.

Exemplare von fossilen Insekten liegen heute in einer nicht mehr überschaubaren Anzahl vor. In den letzten vier Jahrzehnten hat die Erschließung vieler neuer Fundstellen insbesondere in kretazischen* Sedimenten zu einer wesentlich besseren Kenntnis der damaligen Insektenwelt geführt. So wurden allein aus der Fundstätte Baissa Creek in Sibirien, die heute ins Aptium (vgl. Abb. 1) gestellt wird, bis zum Jahr 2000 ca. 20 000 Exemplare von Insekten geborgen. Wei-

tere große Deponien fossilisierter Lebewesen etwa gleichen Alters liegen bei Bon Tsagan in der Mongolei und im brasilianischen Araripebecken. Paläontologen konnten hier jeweils über 10 000 fossile Insekten sammeln. Tausende Fundstücke sind noch unbeschrieben und beinhalten vermutlich noch manche Überraschung.

Für statistische Aussagen über das Vorkommen fossiler Insekten bietet sich als taxonomische Ebene die Familie an. Insektenfamilien weisen oft eine große stratigraphische* Reichweite auf. So existieren ca. 84 % der aus dem Albium (vgl. Abb. 1) bekannten Familien auch heute noch. Insgesamt weist der Fossilbericht der Insekten gegenwärtig über 1100 Familien auf. Diese Anzahl hatte sich in der Zeit von 1983 bis 2005 um etwa 500 erhöht (GRIMALDI & ENGELS 2005, 2). Etwa 68 % der ca. 800 heute lebenden In-

Ein fossiler Netzflügler (Neuroptera: Araripeneuriidae) aus der kretazischen Crato-Formation, Brasilien. (© Dr. James E. JEPSON, mit freundlicher Genehmigung des Autors und von Siri Scientific Press; aus PENNEY & JEPSON 2014)

System	Serie	Stufe	Alter
Quartär			2,6 – 0
Tertiär			65 – 2,6
Kreide	Oberkreide	Maastrichtium	71,3 – 65
		Campanium	83,5 – 71,3
		Santonium	85,8 – 83,5
		Coniacium	89 – 85,8
		Turonium	93,5 – 89
		Cenomanium	98,9 – 93,5
	Unterkreide	Albium	112,2 – 98,9
		Aptium	121 – 112,2
		Barremium	127 – 121
		Hauterivium	132 – 127
		Valanginium	137 – 132
		Berriasium	142 – 137
Jura			200 – 142
Trias			251 – 200

Abb. 1 Unterteilungen des Systems Kreide. Angaben zum Alter in Millionen radio-metrischen Jahren.

sektenfamilien sind auch fossil bekannt. Auf der Gattungsebene liegt dieser Anteil dagegen unter 2 %. Bei fossilen Exemplaren, die nicht im Bernstein vorliegen, ist eine sichere Bestimmung der Gattung in der Regel kaum möglich.

Obwohl Fossilien von Insekten in mehreren verschiedenen Formen auftreten, werden in diesem Beitrag nur zwei Einbettungsweisen unterschieden: Insekteneinschlüsse im Bernstein (engl. *amber*) werden als **A-Fossilien** (bzw. A-Dokumente) bezeichnet; alle anderen Einschlüsse fallen unter den Sammelbegriff **C-Fossil** (*compression fossil*; bzw. C-Dokument). Bei den C-Fossilien handelt es sich in der Regel um lakustrine* oder seltener um fluviatile* Einbettungen bzw. Ablagerungen. Die Muster der Verteilung der kretazischen A- und C-Dokumente sind überraschenderweise deutlich unterschiedlich. Dieser Befund ist Gegenstand der folgenden Untersuchung.

Abb. 2 Der Rüsselkäfer *Burmonyx zigrasi* (Nemonychidae; ca. 2,3 mm groß; Bernstein aus Myanmar). Die rezente Familie Nemonychidae ist auch aus dem libanesischen Bernstein (Barremium; s. Abb. 1) sowie aus dem Jura von Australien, Kasachstan und der Mongolei bekannt. (<http://sciencythoughts.blogspot.de/2014/05/a-pine-cone-weevil-from-cretaceous.html>)



Im Fossilbericht der Insekten heben sich plötzlich auftretende größere Auslöschungen (mutmaßliches Aussterben) von Familien deutlich ab von einem relativ geringen sogenannten Hintergrund-Aussterben, dessen Rate im Mesozoikum gleichbleibend bei etwa 10 Familien pro Stufe liegt (LABANDEIRA 2005). Diese Situation erweist sich für Deutungen statistischer Merkmale bei Vorkommen von fossilen Insekten als vorteilhaft.

Datenmaterial

Den folgenden Betrachtungen liegen im Wesentlichen Informationen aus der EDNA FOS-SIL DATA BASE und der PALEOBIOLOGY DATABASE (PBDB) zugrunde. Beide Quellen geben den Bestand an bekannten fossilen Exemplaren allerdings nur unvollständig wieder. Daher wurden darüber hinaus weitere Fundmitteilungen aus zahllosen Veröffentlichungen (z.B. PENNEY 2010, PERRICHOT et al. 2007, GRIMALDI et al. 2002, MAKARKIN et al. 2012) berücksichtigt. Natürlich ist eine annähernd lückenlose Erfassung von Insektenfossilien nicht möglich. Innerhalb der meisten Insektenordnungen sind weit mehr Exemplare bekannt, als die Anzahl der beschriebenen Arten vermuten lässt. Man darf aber angesichts der in diesem Beitrag verwendeten Datenfülle die darin auftretenden Relationen zwischen den Anzahlen der Taxa in der Regel als hinreichend signifikant für die fossile Überlieferung betrachten.

Die taxonomischen Bestimmungen der einzelnen Exemplare und ihre Einordnung in die geologische Zeitskala orientieren sich an den Zuordnungen der PBDB.

Räumliche und zeitliche Unstetigkeiten

Weltweit sind mehrere hundert Fundstellen fossiler Insekten bekannt, die sich auf nahezu alle Stufen oberhalb des Devons verteilen. Auffällig ist aber, dass diese Fossilien in nur wenigen Lagerstätten besonders häufig auftreten, während die meisten Fundstellen nur wenige Fossilien bergen. Einige Beispiele mögen dies verdeutlichen:

- Im Campanium (Oberkreide; Abb. 1) sind Insekten praktisch nur aus dem kanadischen Bernstein – hier mit über 110 verschiedenen Familien – und von der russischen Ola-Formation bekannt.

- Insekten des Santoniums, der nächst älteren Stufe, finden sich fast ausschließlich in Sibirien und liegen hier ebenfalls als Bernsteineinschlüsse vor.

- Im Bereich kretazischer Ablagerungen ist in Brasilien außer den überreichen Funden im Araripebecken (Aptium/Albium) nur noch eine geringe Anzahl an Insektenfossilien bekannt. Ähnliches gilt für die entsprechenden kretazischen Nachweise in Australien, die sich auf die ins Aptium gestellte Koonwarra-Formation konzentrieren.

Nach LABANDEIRA & EBLE (2000, 6) ist diese episodentartige Form erdgeschichtlicher Überlieferung fossiler Insekten wesentlich bestimmt durch die jeweiligen Lagerstätten und zeigt sich in ausgezeichnet erhaltenen reichen Ablagerungen, die unregelmäßig in mancherlei grundverschiedenen Umfeldern auftreten.

Solche ausgeprägten räumlichen und zeitlichen Unstetigkeiten stellen kritische Anfragen an die Vorstellung von Insekteneinbettungen im Rahmen einer nur sehr langsam fortschreitenden Sedimentation dar. Die vorliegende Form dieser Überlieferung kann auch und vielleicht besser im Kontext von katastrophischen Ereignissen verstanden werden.

Die Fossilüberlieferung bezüglich der Familien

Zeitliche Verteilung von fossilen Insekten

Aus Abb. 4 ist ersichtlich, mit welcher Häufigkeit Familien der Ordnung Neuroptera in verschiedenen Phasen der Erdgeschichte auftreten. Natürlich ist bei allen Graphiken bezüglich des Vorkommens fossiler Taxa zu beachten, dass Lebensdauer und -raum dieser Taxa oft weit ausgedehnter gewesen sein dürften, als es die gefundenen Nachweise anzeigen. Dennoch darf man in den sich deutlich abzeichnenden Verteilungsmustern aufgrund der großen Datenfülle mehr als nur zufällige Erscheinungen sehen.

In Abb. 4 fallen bezüglich der Neuroptera mehrere Besonderheiten im stratigraphischen Bericht auf, z. B.:

- Nicht-rezente* Familien treten unterhalb des Albiums (vgl. Abb. 1) sehr zahlreich auf, oberhalb des Aptiums aber nur sehr selten;
- Bernsteininklusen beinhalten fast ausschließlich rezente Familien – sogar im Bereich des Barremiums;
- in der Oberkreide liegen fossile Neuropteren im Wesentlichen als Inkluden vor.

Diese Verteilung, die sich auch innerhalb anderer Insektenordnungen abzeichnet, ist keineswegs zu erwarten:

- Da in der Unterkreide sowohl rezente als auch nicht-rezente Familien gleichzeitig mit harzproduzierenden Pflanzen auftraten, sollten in dieser Epoche beide Gruppen in ähnlicher

Kompakt

Unterzieht man die zeitliche Verteilung sowie die Konservierungsmodi von fossilen Insekten einer einfachen statistischen Betrachtungsweise, so stößt man auf mehrere Auffälligkeiten:

- Bei Insekten findet – auf der Ebene der Familie – nach Abschluss des Perms nur noch am Ende des Aptiums (Stufe der Unterkreide, vgl. Abb. 1) eine wesentliche Auslöschung statt. Während diese bei sedimentären* Einschlüssen sehr markant hervortritt, wird sie merkwürdigerweise von den Inkluden* des Bernsteins kaum widerspiegelt.
- Sehr viele der heute noch lebenden Familien, die man vor dem Albium (ebenfalls Stufe der Unterkreide, Abb. 1) allein aus Sedimenteinschlüssen kennt, sind in der Oberkreide gar nicht oder allein als Bernsteineinschlüsse nachgewiesen.
- Während die Familienvielfalt bei sedimentären Einbettungen an der Aptium-Albium-Grenze einen deutlichen Rückgang wenigstens bis zum Beginn des Tertiärs erkennen lässt, zeichnet sich bei den Bernsteininkluden in der mittleren Phase der kretazischen* Sedimentation eine starke Zunahme ab.

Diese gegenläufigen Tendenzen in der fossilen Überlieferung von Insektenfamilien im Bernstein einerseits und in Sedimenten andererseits führen zu einer Hinterfragung der für die oberkretazischen Bernsteininkluden angegebenen Ablagerungsbedingungen und Entstehungszeiten. In einem kurzen Zeitrahmen sind Deutungen der Fundsituation fossiler Insekten teilweise weniger problematisch.

Weise im Bernstein zu finden sein. Das ist aber nicht der Fall.

- Da Familien rezenter Neuropteren sowohl im Barremium als auch im Aptium zahlreich durch C-Fossilien nachgewiesen sind, überrascht im Albium ihre alleinige Dokumentation durch Inkluden.

Nachfolgend soll nun zunächst ein genaueres Bild der Dokumentation kretazischer Insekten gegeben werden, bevor die auffälligen Muster der Fossilüberlieferung kritisch diskutiert werden.

C-Fossilien und A-Fossilien

Etwa 35 % der ca. 720 Insektenfamilien, die aus kretazischen Ablagerungen bekannt sind, liegen hier sowohl als C- als auch als A-Dokumente

Abb. 3 Eine Libelle der auch heute vorkommenden Familie Thaumatopterauridae. Diese Familie findet sich häufig in der Crato-Formation (Aptium). Dokumente aus dem Bereich der C-Lücke sind nicht bekannt. (AUS BECHLY 2010)



Glossar

allochthon: nicht am Fundort entstanden.
autochthon: am Fundort entstanden.
Eutrophierung: Nährstoffanreicherung
Eventstratigraphie: Isochrone Gliederungsmöglichkeit durch plötzliche, in der Regel kurzfristige Ereignisse, welche Ausdruck in den Gesteinsablagerungen finden.
fluviatil: auf Fließgewässer bezogen.
Inkluse: Einschluss (hier: in Bernstein)
Känozoikum: „Erdneuzeit“, beginnend mit dem Tertiär (vgl. Abb. 1).

kretazisch: zum geologischen System der Kreide gehörend (vgl. Abb. 1).
lakustrin: auf den Bereich eines Süßwassersees bezogen.
marin: zum Meer gehörend.
phytophage Insekten: Insekten, die sich von pflanzlichen Stoffen ernähren.
rezent: heute lebend
sedimentär: in Ablagerungen befindlich.
stratigraphisch: Die Abfolge der (geologischen) Schichten betreffend.
terrestrisch: zur festen Landoberfläche gehörig.

Abb. 4 Häufigkeiten der Fossilien der Familien der Ordnung Neuroptera in verschiedenen Phasen der Erdgeschichte.
A: Harz-Einbettung,
C: harzfreie Einbettung.
Unerwartet sind die auffälligen Unterschiede in den Häufigkeitsverteilungen rezenter und nicht-rezenter Familien.

vor. Die bei fossilen Insekten erkennbaren stratigraphischen Besonderheiten treten nur dann deutlich hervor, wenn man nicht *allgemein* nach den stratigraphischen Vorkommen von Familien fragt, sondern die Verteilung der C- und A-Komponenten ihrer Fossilien jeweils gesondert betrachtet.

Zeit	Perm - Hauterivium	Barremium/ Aptium		Albium		Oberkreide		Känozoikum	
Konservierung	C	C	A	C	A	C	A	C	A
rezente Familien									
Ascalaphidae	–	2	–	–	1	–	1	5	6
Berothidae	20	10	3	–	2	1	45	–	9
Chrysopidae	8	62	–	–	1	1	1	51	4
Coniopterygidae	1	–	4	–	3	–	15	8	16
Dilaridae	–	–	–	–	–	–	1	–	1
Hemerobiidae	6	3	–	–	–	1	1	23	9
Ithonidae	1	31	–	–	–	–	–	2	1
Mantispidae	9	8	–	–	–	1	3	4	6
Myrmeleontidae	3	22	1	–	1	–	–	2	2
Nemopteridae	–	6	–	–	–	–	–	5	–
Nevrorthidae	–	–	–	–	–	–	1	–	14
Nymphidae	15	15	–	–	–	1	1	3	4
Osmyidae	49	12	–	–	–	1	1	11	2
Polystoechotidae	10	1	–	–	–	–	–	36	1
Psychopsidae	20	22	–	–	–	4	5	9	6
Rhachiberothidae	–	–	4	–	2	–	10	1	4
Sisyridae	–	1	1	–	–	1	2	2	5
nicht-rezente Familien									
Aetheogrammatidae	1	4	–	–	–	–	–	–	–
Araripeneuridae	–	23	–	–	–	–	–	–	–
Ascalochrysidae	1	2	–	–	–	–	–	–	–
Babinskaiidae	–	5	–	–	–	–	–	–	–
Brongniartellidae	5	2	–	–	–	–	–	–	–
Dipteromanitispidae	–	1	–	–	–	–	2	–	–
Epigambridae	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Grammolingiidae	26	11	–	–	–	–	–	–	–
Kalligrammatidae	49	16	–	–	–	–	–	–	–
Mesoberothidae	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Mesochrysopidae	8	18	–	–	–	–	–	–	–
Osmylitidae	5	1	–	–	–	–	–	–	–
Osmylopsychopsidae	12	1	–	–	–	–	–	–	–
Palaeoleontidae	–	12	–	–	–	3	–	–	–
Panfiloviidae	5	2	–	–	–	–	–	–	–
Parakseneuridae	23	–	–	–	–	–	–	–	–
Permithonidae	80	–	–	–	–	–	–	–	–
Prohemerobiidae	64	1	–	–	–	1	–	–	–
Rafaelidae	–	6	–	–	–	–	–	–	–
Saucrosmylidae	9	–	–	–	–	–	–	–	–
Solenoptilidae	6	–	–	–	–	–	–	1	–

C-Fossilien

Am Ende des Aptiums ist ein sehr markanter Rückgang der Anzahl der C-Fossilien erkennbar. Vorausgegangen war eine deutliche Zunahme seit Beginn der Kreide. Berücksichtigt man allein die in der PBDB gemachten Angaben, so stehen den 3016 C-Exemplaren des Aptiums nur 27 (!) im Albium gegenüber. *Betroffen von diesem Einschnitt in der C-Dokumentation sind – fast ausnahmslos – alle Familien, von denen im Aptium C-Dokumente vorliegen.* Innerhalb der etwa 396 Familien, die in dieser Stufe – neben eventuellen Einschlüssen im Bernstein – durch C-Fossilien vertreten sind, lassen sich drei paarweise disjunkte Gruppen unterscheiden:

- Von den genannten Familien verschwinden ca. 127 am Ende des Aptiums endgültig (Abb. Z1). Damit liegt die Anzahl der während dieser Stufe verlöschenden Familien weit über der mittleren Rate des pro kretazischer Stufe erfolgenden Hintergrundsterbens. Da diese Familien vielfach noch im Aptium zahlreich dokumentiert sind und von ihnen 62 % schon aus jurassischen und 23 % aus triassischen Sedimenten bekannt sind, tritt die Aptium/Albium-Grenze sehr unvermittelt als gemeinsame „**Abbruchkante**“ ihrer Existenz (bzw. ihres fossilen Nachweises) auf.

Es fällt auf, dass praktisch alle 150 Familien, die im Barremium bzw. Aptium als C-Dokument vorliegen und oberhalb der Abbruchkante nicht mehr existieren, in dem diesen Stufen zugeordneten libanesischen Bernstein fehlen – ein sonderbarer Befund (vgl. dazu nachfolgenden Abschnitt „A-Fossilien“ und Abschnitt „Weitere Aspekte“).

- Eine weitere Gruppe (Abb. Z2) besteht aus ca. 157 Familien, die – obwohl sie bis ins Känozoikum überleben – oberhalb der Abbruchkante in der gesamten restlichen Kreide nicht mehr als C-Fossil erscheinen. Durch ihr Fehlen in der C-Dokumentation zeichnet sich zwischen dem Ende des Aptiums und dem Beginn des Tertiärs eine deutliche **C-Lücke** ab. Viele dieser Familien findet man dann im Känozoikum sogar sehr zahlreich in direkter sedimentärer Einbettung wieder.

- Die noch verbleibenden ca. 110 Familien haben ebenfalls die Abbruchkante überlebt, sind aber im Bereich der C-Lücke mit nur relativ wenigen C-Fossilien – die PBDB nennt hier ca. 400 beschriebene Exemplare – vertreten. Sie konzentrieren sich im Wesentlichen auf ca. ein halbes Dutzend weit auseinanderliegender Fundorte. Hierzu gehören u. a. Orapa (Botsswana), Khetana River (Russland), Kzyl-Zhar (Kasachstan), die Ola-Formation (Russland) und die Ora-Formation (Israel).

Innerhalb dieser dritten Gruppe gibt es ca. 75 Familien, die die C-Lücke überleben. Praktisch

alle diese Familien liegen als C-Exemplare im Aptium nie seltener, aber oft sehr viel häufiger als in der breiten C-Lücke vor (Abb. Z3). Damit zeichnet sich bei diesen Familien parallel zur C-Lücke eine markante **C-Reduzierung** ab.

Der durch die C-Lücke und die C-Reduzierung bedingte Einschnitt in der C-Komponente ist für einige Insektengruppen aus Abb. 5 ersichtlich.

Die C-Lücke wird vergrößert durch weitere ca. 50 *rezente* Familien, bei denen die bis ins Känozoikum reichende Unterbrechung der C-Dokumentation schon vor dem Aptium einsetzt.

A-Fossilien

Bei den A-Fossilien ist mit Beginn des Barremiums ein sprunghafter Anstieg sowohl der Familien-Vielfalt als auch der Anzahl der Exemplare festzustellen. Im weiteren Verlauf der Kreide kommt eine Fülle von Inkluden hinzu.

Von den im Bereich der C-Lücke insgesamt fossil nachgewiesenen (nicht gleichbedeutend mit „existierenden“) etwa 430 Familien kommen ca. 90 % in Bernsteineinschlüssen vor und nur ca. 25 % als C-Fossilien. Bezogen auf die Anzahl der *Exemplare* ist der Anteil der C-Fossilien hier noch wesentlich geringer.

- Größere Vorkommen fossilführender Harze gibt es zuerst in unterkretazischen Ablagerungen des Libanon. Die Mehrheit der hier aus zahlreichen Fundstellen geborgenen Insektenfossilien wird heute ins Barremium und nur ein kleinerer Anteil ins Aptium gestellt. Die in diesen Harzen gefundenen Insekten werden ca. 130 Familien zugeordnet, von denen etwa 85 % heute noch vertreten sind.

- In den Inkluden des Albiums und der Oberkreide finden sich nahezu alle Familien des libanesischen Bernsteins wieder. Zu diesen Bernsteineinschlüssen gehören aber auch viele Familien, die unterhalb des Albiums nur durch ihre C-Komponente bekannt sind. Die Inkluden der C-Lücke sind weitgehend gebunden an bestimmte Lagerstätten. Anhäufungen fossilführender Harze finden sich in Spanien, Jordanien und Frankreich (alle Albium), in Myanmar (Cenomanium), im Bereich von New Jersey (Turonium), in Sibirien (Santonium) und in Canada (Campanium) (zu den Stufenamen vgl. Abb. 1). Auch die in der C-Lücke gefundenen Bernsteineinschlüsse bestehen in der Regel aus rezenten Familien.

- Während der C-Lücke erscheinen im Fossilbericht über 170 neue Familien. *Es fällt auf, dass die neuen Taxa in diesem Zeitintervall fast ausschließlich als Inkluden auftreten.* (In Abb. Z4 finden sich Angaben zu den jeweiligen Häufigkeiten der A- und C-Dokumente dieser Familien.)

Diskussion

Rahmenbedingungen

Zunächst soll ein Rahmen beschrieben werden, in den sich Deutungen der komplexen Fundsituation einordnen lassen müssen:

- Die Tatsache, dass die Abbruchkante der C-Fossilien, die C-Lücke und die C-Reduzierung Insektenordnungs-übergreifend auftreten, zeigt, dass ihre Ursachen nicht im Bereich spezifischer Veränderungen einzelner Insektenordnungen zu suchen sind wie etwa der Vernichtung ganz spezieller Lebensräume.

- Da die genannten Erscheinungen nicht auf einzelne Kontinente beschränkt sind, müssen zur Deutung globale Veränderungen in Betracht gezogen werden.

- Das endgültige massenhafte Verschwinden von ca. 125 Familien aus der alleinigen C-Dokumentation am Ende des Aptiums geschieht *gleichzeitig* mit dem Einsetzen eines sehr markanten Rückgangs bei C-Fossilien von ca. 270 Familien, die zumeist auch rezent vorkommen und die im Aptium C-Fossilien hinterließen. Damit besteht kaum ein Zweifel an einem *ursächlichen Zusammenhang* zwischen dem Verschwinden im Bereich der Abbruchkante und der sehr geringen bis ausbleibenden C-Dokumentation im Bereich der C-Lücke.

- Eine markante über die Hexapoda und Spinnentiere hinausgehende Dezimierung beziehungsweise Auslöschung ist nicht bekannt. Ein bei anderen Formengruppen wahrgenommener sogenannter „mid-Aptian extinction event“ zeigt sich im Wesentlichen nur in einem schwachen Rückgang einiger Taxa der marinen* Mikrofauna.

- Gemäß paläobotanischen Befunden wird das während der kretazischen Ablagerungen bestehende Klima im Allgemeinen als bis in hohe geographische Breiten warm beschrieben. Besonders auffällige klimatische Umbrüche sind im Bereich des Aptiums nicht erkennbar.

Hinweis: Die Abb. Z-Verweise beziehen sich auf zusätzliche Abbildungen unter www.si-journal.de/jg23/heft1/insekten.pdf.

Abb. 5 Summarische Häufigkeiten von C-Dokumenten für Familien innerhalb verschiedener Ordnungen (Stand: Januar 2016). Berücksichtigt sind nur Familien, die im Aptium als C-Fossil auftreten und noch heute existieren. Die Daten orientieren sich an den Angaben der PBDB.

Ordnung	Stratigraphischer Bereich			
	Unterhalb des Aptiums	Aptium	C-Lücke / C-Reduzierung	Känozoikum
Coleoptera (Käfer)	1205	409	79	6855
Diptera (Zweiflügler)	653	333	23	1827
Ephemeroptera (Eintagsfliegen)	70	22	0	15
Hemiptera (Schnabelkerfe)	192	189	10	1039
Hymenoptera (Hautflügler)	248	163	39	687
Odonata (Libellen)	21	51	1	72
Orthoptera (Schrecken)	140	64	3	166
Trichoptera (Köcherfliegen)	23	9	3	129



Abb. 6 Die Raubfliege *Burmapogon bruckschi* (Familie Asilidae) aus burmesischem Bernstein. Die rezente Familie Asilidae ist auch aus dem Aptium von Brasilien und Sibirien sowie dem Jura von Kasachstan bekannt. Sie erscheint in der C-Lücke nur als A-Fossil. (<http://www.sci-news.com/paleontology/science-assassin-flies-burmese-amber-01874.html>), © David GRIMALDI)

Ein naheliegendes Szenario

Insbesondere eventstratigraphische* Untersuchungen legen nahe, dass im Verlauf der Kreide der Meeresspiegel enorm angestiegen ist (HAQ 2014). So wird davon ausgegangen, dass in der Oberkreide ein Drittel der damaligen Landflächen unter Wasser gerieten. Das Maximum der Überflutung wurde aber nicht auf allen Kontinenten gleichzeitig erreicht. Als breiter Meeresarm durchzog der Western Interior Seaway den nordamerikanischen Kontinent von Norden nach Süden (BLAKEY 2014). In diesem ausgedehnten epikontinentalen Flachmeer, das während der gesamten Oberen Kreide bestand, sind heute viele marine Wirbeltiere eingebettet. Auf dem amerikanischen Südkontinent griff das Weltmeer von Norden her tief in das Landesinnere ein und hinterließ mehrere hundert Meter mächtige kreidereiche Ablagerungen, die u.a. viele große Sauropoden bergen. Über weite Gebiete im Westen Afrikas erstreckte sich ein Meer, das die Tethys (ein im Bereich des heutigen Mittelmeeres gelegener Ozean) mit dem südlichen Atlantik verband. Insgesamt erfolgte weltweit eine Verschiebung von terrestrischer* zu mariner Sedimentation.

Die Oberkreide ist durch weitere katastrophische Ereignisse gekennzeichnet. Es herrschte ein ungewöhnlich heftiger Vulkanismus, der teilweise mit der Plattenverschiebung verbunden war. Auf dem Festland und auf den Ozeanböden entstanden große Massen basaltischer Gesteine. Im Cenomanium schlug in Nordamerika am Rande des Western Interior Seaway ein Meteorit ein, dessen Durchmesser auf 2 km (!) geschätzt wird. Der hinterlassene Krater liegt heute unter

der Stadt Manson (Iowa) und hat eine Breite von ca. 38 km (KOEBERL & ANDERSON 1996).

Man darf annehmen, dass die skizzierten geologischen Ereignisse zur Vernichtung vieler Lebensräume und in deren Folge zu massiven Dezimierungen innerhalb der Insektenpopulationen und zum Aussterben vieler Familien führten. Mit fortschreitender Transgression des Meeres wurden die Möglichkeiten einer lakustrinen* Einbettung wesentlich eingeschränkt. Durch diese Ereignisse wird zunächst der extreme Rückgang der C-Fossilien mit dem Beginn des Albiums verständlich. Vermutlich spiegelt der vorausgehende Boom an C-Fossilien ein Massenbegräbnis wider, das zur Entstehung der Abbruchkante, der C-Lücke sowie der C-Reduzierung beitrug.

Solche Szenarien lassen sich im Rahmen kurzzeitiger katastrophischer Vorgänge gut verstehen. Dagegen lässt sich eine gemäß Abb. 1 bestehende Dauer von 50 Ma, während derer die C-Dokumentation unterbrochen oder erheblich reduziert ist, nicht überzeugend erklären, weder durch Dezimierungsprozesse noch durch Einschränkung lakustriner Sedimentation:

- Es wäre zu erwarten, dass sich auf der Familienebene Insektenpopulationen von einer bloßen Dezimierung – selbst bei globalem Ausmaß – in wenigen Jahrhunderten oder höchstens Jahrtausenden erholen. In gegenwärtiger Zeit wird bei mehreren Insektengruppen gelegentlich sogar ein explosionsartiges Anwachsen ihres Bestandes beobachtet. Bekannt für plötzliche Invasionen sind u. a. manche Heuschrecken-Arten (Orthoptera). Betrachtet man bei dieser Insektenordnung die zeitliche Verteilung von C-Fossilien aller derjenigen Familien, die im Aptium C-Dokumente hinterließen und noch heute existieren (Abb. 5), so zeigt sich zwischen dem Aptium und dem Känozoikum ein markanter Einschnitt, der in dieser Ausprägtheit schwerlich über 50 Millionen Jahre bestanden haben kann. Noch wesentlich unwahrscheinlicher ist es, dass bei ca. 300 Familien aus ganz unterschiedlichen Ordnungen zeitlich parallel derart lang währende Einschnitte (vgl. Abb. 5) bestanden haben.

Insbesondere ist es kaum denkbar, dass die Regeneration der Insektenpopulationen erst 50 Millionen Jahre nach der etwa mit dem Ende des Aptium einsetzenden mächtigen Ausbreitung der zuvor nur spärlich vorhandenen Angiospermen (Bedecktsamer) einsetzte. Denn einerseits wurde

Die Unterbrechung beziehungsweise die erhebliche Reduzierung der C-Dokumentation lässt sich für eine Dauer von 50 Ma nicht überzeugend erklären.

mit dieser Entwicklung der Flora das Nahrungsangebot für Insekten erheblich erweitert. Von den heutigen Insektenarten sind ca. 43 % phytophag* (GRIMALDI & ENGELS 2005, 622). Andererseits sind auch viele Angiospermen für ihren Fortbestand auf Insekten angewiesen. Nach GRIMALDI & ENGELS (2005, 5) werden annähernd 85 % der heutigen ca. 250 000 Arten der Angiospermen durch Insekten bestäubt.

- Für lakustrine und fluviatile Einbettungen standen die verbleibenden Landflächen während der C-Lücke grundsätzlich weiterhin zur Verfügung. Nach dem Rückgang (Regression) des Weltmeeres gegen Ende der Kreide entstanden neue Lebensräume mit terrestrischer Sedimentation. Insbesondere wurde Australien, das im Aptium/Albium weitgehend überflutet wurde, schon im Turonium wieder frei von mariner Sedimentation (STANLEY 2001).

- Die der C-Lücke zugehörigen Fundstellen von C-Fossilien zeigen, dass auch in diesem Zeitintervall weltweit lakustrine Sedimentation stattfand. Im Bereich des ehemaligen Kratersees bei Orapa (Botswana) konnten etwa 2000 Gesteine mit Insektenfossilien gesammelt werden (BROTHERS & RASNITSYN 2003). Dennoch weisen die Ablagerungen der C-Lücke einen sehr deutlichen Einschnitt in der C-Dokumentation auf (vgl. Abb. 5).

Bei Annahme sehr langer Zeiträume bestanden offensichtlich viele Biotope und Zeitphasen, in denen zwischenzeitliche Regenerationen vielfältig hätten erfolgen können, und es existierten auch genügend Räume für sedimentäre Einbettungen. Das auffällige Fehlen von C-Fossilien wirft daher die Frage auf, welche reale Zeitdauer der C-Lücke aufgrund der genannten Befunde zugestanden werden kann.

Die Dominanz der A-Fossilien

Im aktualistischen Langzeit-Konzept der Erdgeschichte erweist sich aber nicht nur die Deutung der C-Lücke sowie der C-Reduzierung als problematisch. Rätselhaft bleiben weitere Befunde:

- Die sehr zahlreichen Familien des libanesischen Bernsteins lassen durchaus kein Aussterbeereignis am Ende des Aptiums erkennen. Hier besteht ein markanter Gegensatz zu dem plötzlichen endgültigen Verschwinden vieler Familien aus der alleinigen C-Dokumentation des Aptiums. Dadurch zeichnet sich an der Grenze zum Albium eine recht *paradoxe Situation* bezüglich des Überlebens ab.

- Bei den Familien des libanesischen Bernsteins tritt mit Beginn des Albiums weder eine A-Lücke noch eine A-Reduzierung auf. Vielmehr kommen gerade diese Familien oft sehr gehäuft

in kretazischen Bernsteinlagerstätten vor, die jünger als das Aptium sind.

- Familien, die unterhalb des Albiums *allein* als Inkluden bekannt sind, liegen in der C-Lücke nicht in sedimentärer Einbettung vor. Ganz anders verhält es sich mit rezenten Familien, die unterhalb des Albiums *allein* als C-Fossilien bekannt sind und von denen zwischen Aptium und Känozoikum die C-Dokumente fehlen: 48 % dieser etwa 220 Familien werden im Bereich der C-Lücke – teilweise sehr zahlreich – in Bernsteininkluden gefunden. Der direkte Nachweis dieser Familien in der C-Lücke durch ihre A-Komponenten ist ein starkes Indiz dafür, dass das Fehlen ihrer C-Komponenten – und somit auch das weitgehende Ausbleiben der übrigen C-Dokumente – nicht durch eine sehr lang anhaltende extreme Dezimierung bedingt ist (vgl. Abschnitt „Ein naheliegendes Szenario“).

- Das auffallende Zurücktreten der C-Dokumentation gegenüber Bernsteininkluden bei den Familien, die im Bereich der C-Lücke zahlreich *neu* erscheinen (vgl. Abb. Z4), kann bei der Vielfalt unterschiedlicher Merkmale und Lebensweisen dieser Taxa nicht einfach taphonomisch (d. h. durch die Einbettungsbedingungen) erklärt werden. So finden sich unter diesen Familien auch viele Insekten (kursiv in Abb. Z4), deren Existenz eher an Feuchtbiootope oder direkt an den Wasserbereich gebunden ist, von denen aber zu erwartende lakustrine Einbettungen nicht bekannt sind.

- Die extreme Dominanz der A-Fossilien lässt sich auch nicht auf die Ausbreitung der Angiospermen zurückführen, da die Inkludenharze in der Regel von Koniferen, also Gymnospermen, stammen. Vielmehr stellten gerade die Angiospermen Lebensräume zur Verfügung, in denen Insekten kaum der Harzfalle ausgesetzt waren.

Der während der C-Lücke bestehende starke Kontrast zwischen den in großer Anzahl und Vielfalt vorliegenden Inkluden und den vergleichsweise wenigen C-Dokumenten führt zur Frage nach der Herkunft der Harzeinschlüsse. Die mit dem Ende des Aptiums einsetzende Divergenz zwischen den beiden Konservierungsweisen verliert ihre Problematik, *wenn man die Inkluden als Verdriftungen aus Biotopen ansieht, die schon in der Zeit vor dem Albium bestanden.* DELCLOS et al. (2007) räumen ein, dass die Harzlagerstätten kaum als autochthon* angesehen werden können: „... *gewöhnlich wird der Bernstein nicht am Ort seiner Entstehung gefunden, sondern nach Umlagerung durch Wasserströme zu den endgültigen Lagerstätten der Sedimente.*“

Auch diese Schlussfolgerung, dass Bernsteine durch Transport verdriftet werden, ist im Rahmen einer kurz währenden, katastrophisch verlaufenden Erdgeschichte gut verstehbar.

Einige Beispiele möglicher Einschwemmung

Die Lagerungsverhältnisse einiger bedeutender Harz-Fundstellen lassen eine Entstehung durch Einschwemmung von Inkluden erkennen oder vermuten.

Kanada: Die Allochthonie der Bernsteine der bedeutenden kanadischen Lagerstätte Cedar Lake (dem Cenomanium zugeordnet) wird heute kaum bezweifelt. Diese Bernsteine gelten als ein über viele hundert Kilometer umgelagerter Teil der fossilen Harze von Grassy Lake in SE-Alberta (McKELLAR et al. 2008).

Über die Entstehung der Grassy Lake-Inkluden selbst schreiben McKELLAR et al. (2013): „*Der kanadische Bernstein entstand etwa vor 78-79 Millionen Jahren, als zypressenähnliche Bäume, die an den Rändern des Western Interior Seaways lebten, Harze freisetzen, die von den Ablagerungen naher Salzmarschen oder Küstenseen aufgefangen wurden. Diese Ablagerungen verfestigten sich und wurden schließlich ein Teil des Bereichs der Tabor-Kohle ...*“

Der zitierte Harzlieferant aus der Familie der Cupressaceae ist jedoch gemäß PBDB im Bereich von Grassy Lake praktisch nicht fossil vorhanden und es fehlt der Nachweis der Autochthonie des Bernsteins. Gerade die exponierte Lage „*along the margins of the ... Seaway*“ kann als Hinweis dafür angesehen werden, dass die Pflanzenmassen der Tabor-Kohle auf einander folgenden Horizonten gestrandet sind

und der Bernstein als ebenfalls schwimmfähiges Material einfach ein ähnliches Schicksal erfuhr. Die fossilen Harze überlagern hier ein 70 cm mächtiges Kohleflöz.

Insgesamt gehören zur Tabor-Kohle sechs Kohleflöze. Mit Verweis auf PIKE (1995) wird von McKELLAR et al. (2008) eine autochthone Entstehung dieser Flöze hinterfragt: „*... diese Kohlenflöze stellen wahrscheinlich lokale Abfolgen von Ablagerungen in Küstenseen und Salzmarschen dar ...*“

Spanien: Auch der spanische Bernstein befindet sich teilweise in der Nähe von Kohlelagern. Die Vorkommen der dem Albium zugerechneten harzföhrnden Aufschlüsse (Abb. 26) lokalisieren DELCLOS et al. (2007) wie folgt: „*Diese Aufschlüsse verteilen sich auf einen gebogenen Streifen, der vom Norden zum Osten der Iberischen Halbinsel verläuft und der die Küstenlinie während der Unterkreide darstellt.*“

Die Positionierung dieser Bernsteine weit entlang einer kreidezeitlichen Küste unterstützt die Vermutung einer allochthonen Entstehung dieser Lagerstätten. Kaum einen Zweifel an dieser Sichtweise lassen insbesondere die bernsteinföhrnden Ablagerungen bei El Sopla (Basque-Cantabrian-Basin), deren Entstehung NAJARRO et al. (2009) so beschreiben: „*Die Las Penas-Formation gehört zur regressiven Phase dieser Schichtenfolge ... Die Schichten, die Kohle*

und Bernstein föhren, kommen im Bereich von Deltamündungen vor, die sich während des Maximums der regressiven Abläufe bildeten ...“ Und nach einem Verweis auf die Ähnlichkeit aller unterkretazischen Bernsteinlager in Spanien konkretisieren die Autoren die Fundsituation wie folgt: „*... das Umfeld der Ablagerungen von El Sopla weist einen leichten Meereseinfluss auf, wie die Vorkommen einiger kleiner mariner Muscheln und Schnecken zwischen den Bernsteinablagerungen zeigen und wie auch Bryozoen und Serpuliden, die Krusten an der Oberfläche einiger Bernsteine bilden, erkennen lassen.*“

Jordanien: Die Bernsteine der im Wadi Zerqa aufgeschlossenen harzföhrnden Gesteine (heute dem Albium zugeordnet) sind zusammen mit Vegetationsresten (u. a. Blätter von Angiospermen) den hier etwa 320 m (!) mächtigen Sedimenten des Kurnub-Sandsteins eingelagert, deren Material von Süden her antransportiert wurde (BANDEL & SALAMEH 2013). „Es handelt sich hier um Ablagerungen eines Küstenwaldes am Randsaum des Arabisch-Afrikanischen Kontinents, dessen Waldboden durch wiederholte Meeresvorstöße aufgearbeitet wurde, wobei die herausgewaschenen Harze nach mehr oder weniger langem Aufenthalt im marinen Milieu nahe ihres Entstehungsortes wieder im Sediment abgelagert wurden“ (KRUMBIEGEL & KRUMBIEGEL 2005, 58).

Fossile Harze werden häufig im Umfeld von Kohlevorkommen gefunden. Die Ursache hierfür kann u. a. darin gesehen werden, dass Harze und Vegetationsmassen als schwimmfähige Materialien ähnliche Transporteigenschaften aufweisen und so gleichzeitig als Strandgut hinterlassen werden können. Diese Vorstellung wird – trotz mancher Verweise auf autochthone* Bernsteinvorkommen in Kohlen – nicht grundsätzlich bestritten: „*Die weltweit wesentlichen Bernsteinlagerstätten treten in Form von Delta-Ablagerungen auf, die in der Regel reich an kohlehaltigem Schluffstein sind ... Durch Flüsse transportierte Harze wurden zusammen mit pflanzlichen Überresten von Wäldern in Deltaebenen angehäuft*“ (GOMEZ et al. 2002). Eine Allochthonie* des Bernsteins lässt zunächst die Autochthonie der diese Harze beherbergenden Kohlen als fraglich erscheinen, dann aber auch die Autochthonie der Sedimente, in denen dieses fossile Material gefunden wird.

Die sich anbietende Annahme, dass es sich bei den Inkluden der C-Lücke um verdriftetes Material aus früheren Biotopen handelt, ist wenigstens verträglich mit Beobachtungen von Umlagerungen bei kretazischen Harzen. Darüber hinaus stellt diese Annahme aber auch erneut die langen Ablagerungszeiten in Frage, die den kretazischen Sedimenten üblicherweise zugeordnet werden.

Wann und wo bestanden harzreiche Biotope?

Eine Übersicht über die Verbreitung von Aufschlüssen, in denen die postulierten Harzlieferanten Araucariaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Cheirolepidiaceae nachgewiesen wurden, ist in Abb. Z5a-d wiedergegeben. Zugrunde gelegt wurde hierbei das Datenmaterial der PBDB. *Diese vielen Fundstellen föhren fast immer nur äußerst wenige häckselförmige Reste der genannten Pflanzen und vermitteln schwerlich den Eindruck, dass man hier einen Einblick in eine autochthone Vegetation hat.* Regionen, die eine weiträumigere Anhäufung solcher „mageren“ Aufschlüsse aufweisen, stehen in der Regel in großer räumlicher und zeitlicher Distanz zu den wesentlichen Bernsteinlagerstätten. Die genannten Distanzen treten noch stärker hervor, wenn man nach einer Beziehung der einzelnen Lagerstätte (Abb. Z5a-d) zu der als Quelle vermuteten speziellen Pflanzenfamilie sucht. Auch wenn für mehrere fossile Harze die pflanzlichen Lieferanten bis heute nicht sicher bestimmt werden konnten, so stützt doch das Fehlen einer signifikanten Korrelation von Harzlagern und Harzproduzenten die Sichtweise einer allochthonen Entstehung dieser Lagerstätten.

Gemäß Abb. Z5a-d finden sich Nachweise fossiler Harzlieferanten in oberkretazischen Sedimenten nicht zahlreicher als in oberjurassischen.

Aus den zuletzt genannten Ablagerungen sind aber nur wenige Bernsteinfunde bekannt und Inkluden fehlen fast vollständig. Offen bleibt die Frage, ob hier eine Deponierung fossiler Harze kaum stattfand, ob abgelagertes Material zerfiel oder ob es später umgelagert wurde.

Weitere Aspekte

1. Es stellt sich natürlich die Frage, weshalb am Ende des Aptiums Dezimierungen und Auslöschungen im Wesentlichen nur bei den Hexapoda und Spinnentieren feststellbar sind und nicht auch etwa bei Landwirbeltieren. Nun waren die Sauropoden, die gemäß den fossilen Zeugnissen die terrestrische Fauna der Unterkreide dominierten, in der Regel an ein Leben im Bereich von interkontinentalen Flachmeeren gut angepasst. Plazentale Säugetiere sind aus dieser Phase der Erdgeschichte allgemein kaum nachgewiesen.

2. Unter den C-Dokumenten des Barremiums und Aptiums sind Vertreter der Heuschrecken (Orthoptera), Libellen (Odonata), Eintagsfliegen (Ephemeroptera), Skorpionsfliegen (Mecoptera), Steinfliegen (Plecoptera), Köcherfliegen (Trichoptera), Wasserwanzen (Nepomorpha), Wasserläufer (Gerromorpha) sowie der Adephaga (im Wasserbereich oder am Boden lebende Käfer) zahlreich zu finden. Dagegen fehlen die Familien dieser Gruppe, die aus Bewohnern von eher tiefer gelegenen Ebenen und Feuchtbiotopen besteht, unter den zeitgleich abgelagerten Inkluden des Libanon fast vollständig. Dieses Fehlen ist auch deshalb bemerkenswert, weil innerhalb der Fauna des baltischen Bernsteins aquatisch lebende Insekten ca. 25 % der Inkluden stellen (WICHARD et al. 2009, 17). Die Verschiedenartigkeit der beiden frühkretazischen Faunen ist sicherlich vorwiegend durch unterschiedliche Lebensräume bedingt. AZAR (2007) stellt fest: „... die im libanesischen Bernstein eingeschlossene Fauna besteht größtenteils aus Tieren, die im unteren sowie mittleren Bereich von Bäumen lebten.“

Als recht sonderbar erscheint nun die Tatsache, dass die Familien der ersten Gruppe – im markanten Gegensatz zu jenen, die im libanesischen Bernstein vorkommen – am Ende des Aptiums stark von Auslöschungen betroffen wurden (s.o.). Das könnte seine Ursache darin haben, dass die zugehörigen Familien der Transgression des Meeres leicht zum Opfer fielen. Hingegen ist es vorstellbar, dass die Familien des libanesischen Bernsteins in Biotopen überlebten, die hinreichend hoch lagen und teilweise von harzreichen Bäumen besiedelt wurden. Jedenfalls gedeihen heutige Vertreter kretazischer Koniferenfamilien gut in Höhenlagen. Das Fehlen einer

Die extreme Dominanz der A-Dokumente in der C-Lücke kann durch Einschwemmung aus älteren Ablagerungen gedeutet werden.

Abbruchkante, einer Lücke und einer Reduzierung bei den Familien dieser Inkluden würde dann verständlich. Aus dieser Vermutung lässt sich aber nicht folgern, dass den im Barremium bzw. im Aptium gefundenen Inkluden nicht eine schon frühere Entstehung zukommt. Die von AZAR (2007) gegebene Beschreibung der Bernstein-Aufschlüsse deutet an, dass wenigstens ein Teil dieser fossilen Harze als allochthon betrachtet werden muss: „Der Bernstein des Libanons tritt ... gelegentlich in einem System reiner Flussablagerungen auf, d. h. in Rinnen oder an Ufern, und manchmal zeigt die Ablagerung marine Einflüsse ... Bei Flussläufen ... kann es vor allem nach Stürmen zur Anhäufung von Bernstein kommen, ... dagegen werden marine Schnecken bei Übergriffen des Meeres ins Sediment eingebracht.“

3. Auf das Verschwinden zahlreicher Familien am Ende des Aptiums nehmen RASNITSYN & QUICKE (2002, 416) Bezug: „... fast alle heute ausgestorbenen aquatisch lebenden Familien verschwanden gegen Ende der Unterkreide ... Nach einer vorläufigen Erklärung für dieses Auslöschungsereignis um die Mitte der Kreide ... wird eine Eutrophierung angenommen, die vom Land her erfolgte aufgrund der Ausbreitung der Angiospermen, die große Mengen schnell zerfallender Streu erzeugten.“

Die genannte Hypothese (Eutrophierung*) bezüglich der Ursache dieses Massen-Aussterbens vermag aber nicht zu überzeugen:

- Die Ausbreitung der Angiospermen vollzog sich nicht gleichsam plötzlich gegen Ende des Aptiums, und die Angiospermen dominierten (im Albium) keineswegs sämtliche Biotope.

- Von dem erwähnten „Mid-Cretaceous extinction event“ sind nicht nur Wasserinsekten betroffen, sondern auch viele Familien mit vermutlich nicht-aquatischer Lebensweise.

4. Aus der Annahme, dass die in der C-Lücke auftretenden Inkluden schon vor der Absetzung albischer Sedimente gebildet wurden, lässt sich eine testbare Folgerung ableiten: Außer den in der C-Lücke oft zahlreich vorkommenden A-Komponenten derjenigen Familien, die nach aussetzender C-Dokumentation während der C-Lücke dann wieder im Känozoikum nachgewiesen sind, sollte es Familien geben, deren C-Komponente (spätestens) an der Abbruchkante – durch angenommenes Aussterben der Familie – endgültig erlischt, die aber allein während der C-Lücke noch in Form eines „A-Überhangs“ auftreten. Tatsächlich weisen ca. 16 Familien (aus 8 verschiedenen Ordnungen) gerade diese Eigenschaft auf. Familien mit hierzu

komplementären Eigenschaften bzgl. der A- und C-Dokumentation sind dagegen nicht bekannt.

Fazit

Etwa 160 auch aus dem Känozoikum bekannte Insektenfamilien, die im Aptium noch durch ihre C-Komponente überliefert sind, werden im Albium und in der Oberkreide in dieser Form nicht mehr gefunden. Weitere 127 Familien, die im Aptium als C-Dokument vorliegen, verschwinden am Ende dieser Stufe endgültig. Dieser extreme Einschnitt am Ende des Aptiums, der sich auch im Fehlen noch anderer C-Dokumente zeigt, bereitet im Rahmen großer Zeiträume, in denen der Ablauf geologischer Prozesse in der Regel als sehr langsam angenommen wird, erhebliche Verständnisschwierigkeiten. Weiter kontrastiert in der Oberkreide das Fortbestehen der Inklusion-Familien der frühen Kreide und die massive Zunahme der Familienvielfalt bei den Inklusionen auffällig mit den Lücken bei sedimentärer Einbettung.

Durch dieses paradoxe Erscheinungsbild, aber auch durch die in der Regel von Verdriftungen gekennzeichneten Lagerungsverhältnisse des kretazischen Bernsteins und der ihn begleitenden Vegetation, müssen sowohl die Entstehungszeit dieser fossilen Harze als auch das Alter der sie bergenden Kohlen beziehungsweise Sedimente hinterfragt werden.

In einem Szenario, das die geologischen Ereignisse des Mesozoikums als kurzzeitige Katastrophen auffasst und das wenig Zeit für Regenerationsprozesse ließ, können die in der Unterkreide einsetzenden geologischen Veränderungen sinnvoll in einen ursächlichen Zusammenhang mit Dezimierungsprozessen gestellt werden, die dann auch teilweise zum Aussterben von Familien führten. In einem solchen Szenario lassen sich die kretazischen Bernsteine oberhalb des Aptiums zwanglos als aus älteren Biotopen stammende Einschwemmungen verstehen, die das Kreidemeer nach seiner Transgression zurückgelassen hat.

Die Fragen nach der Herkunft der fossilen Harze (Bernstein) müssen gesondert behandelt werden. Ebenso bleibt die Frage offen, weshalb die Familien der aptischen Inklusionen fast ausschließlich zu solchen Familien gehören, die auch rezente Vertreter haben.

Dank. Dr. Reinhard JUNKER und Dr. Michael KOTULLA danke ich für vielfältige Unterstützung.

Literatur

AZAR D (2007) Preservation and accumulation of biological inclusions in Lebanese amber and their significance. *C. R. Palevol.* 6, 151-156.

- BANDEL K & SALAMEH E (2013) Geologic development of Jordan. Evolution of its rocks and life. *Deposit No.690/3/2013 National library:* 111-130. Amman.
- BECHLY G (2010) Additions to the fossil dragonfly fauna from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil (Insecta: Odonata). *Paleodiversity* 3, Suppl. 11-77.
- BLAKEY CB (2014) Paleogeography and Paleotectonics of the Western Interior Seaway, Jurassic-Cretaceous of North America. *Search and Discovery Article #30392.*
- BROTHERS DJ & RASNITSYN AP (2003) Diversity of Hymenoptera and other insects in the Late Cretaceous (Turonian) deposits at Orapa, Botswana: a preliminary review. *African Entomol.* 11, 222.
- DELCLOS X et al. (2007) Fossiliferous amber deposits from Cretaceous (Albian) of Spain. *C. R. Palevol* 6, 135-149.
- GOMEZ B, MARTÍNEZ-DELCLOS X, BAMFORD M & PHILIPPE M (2002) Taphonomy and palaeoecology of plant remains from the oldest African Early Cretaceous amber locality. *Lethaia* 35, 300-308.
- GRIMALDI DA, ENGELS MS & NASCIBENE PC (2002) Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *Amer. Mus. Novit.* 3361.
- GRIMALDI DA & ENGELS MS (2005) *Evolution of the Insects.* Cambridge University Press, New York.
- HAQ BU (2014) Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change* 113, 44-58.
- KOEHLER C & ANDERSON RR (eds, 1996) *The Manson Impact Structure, Iowa: Anatomy of an Impact Crater.* Geological Society of America, Special Paper 302.
- KRUMBIEGEL K & KRUMBIEGEL B (2005) *Bernstein. Fossile Harze aus aller Welt.* Edition Goldschnecke.
- LABANDEIRA CC & EBLE GJ (2000) *The Fossil Record of Insect Diversity and Disparity.* SFI Working Paper: 2000-08-044: 6
- LABANDEIRA CC (2005) *The Fossil Record of Insect Extinction: New Approaches and Future Directions.* *American Entomologist* 51, doi:10.1093/ae/51.1.14.
- MAKARKIN VN, YANG Q, PENG YUANY & REN D (2012) A comparative overview of the neuropteran assemblage of the Lower Cretaceous Yixian Formation (China), with description of a new genus of Psychopsidae (Insecta: Neuroptera). *Cretaceous Res.* 35, 57-68.
- McKELLAR RC, WOLFE AP, TAPPERT R & MUEHLENBACHS K (2008) Correlation of Grassy Lake and Cedar Lake ambers using infrared spectroscopy, stable isotopes, and palaeoentomology. *Can. J. Earth Sci.* 45, 1061-1082.
- McKELLAR RC, GLASIER JRN & ENGEL MS (2013) New ants (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) from Canadian Late Cretaceous amber. *Bull. Geosci.* 88, 583-594.
- NAJARRO M et al. (2009) Unusual concentration of Early-Albian arthropod-bearing amber in the Basque-Cantabrian Basin (El Saplao, Cantabria, Northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiological implications. *Geol. Acta* 7, 363-387.
- PENNEY D (ed, 2010) *Biodiversity of fossils in amber from major world deposits.* Siri Scientific Press, Manchester.
- PENNEY D & JEPSON JE (2014) *Fossil Insects: An introduction to palaeoentomology.* Siri Scientific Press, Manchester.
- PERRICHOT V, NÉRAUDEAU D, NEL A & DE PLOËG G (2007) A reassessment of the Cretaceous amber deposits from France and their palaeontological significance. *Afr. Invertebr.* 48, 213-227.
- PIKE EM (1995) *Amber taphonomy and the Grassy lake, Alberta, amber fauna.* Ph.D. thesis. Department of Biological Science, The University of Calgary. Calgary, Alta.
- WICHARD W, GRÖHN C & SERENDSZUS F (2009) *Wasserinsekten im Baltischen Bernstein.* Verlag Kessel.
- RASNITSYN AP & QUICKE DLJ (eds) (2002) *History of insects.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- STANLEY SM (2001) *Historische Geologie.* Spektrum Akad. Verlag.

Anschrift des Verfassers:

Michael Suling, Geestemünder Str. 68,
28219 Bremen; E-mail: michael.suling@gmx.de