

Kretazische Insekten im Gestein und als Einschlüsse

Michael Suling



Juni 2021

Inhalt

Einleitung	3
Datenmaterial	4
Räumliche und zeitliche Unstetigkeiten	4
Die Fossilüberlieferung bezüglich der Familien	4
C-Fossilien und A-Fossilien	4
Die C-Dokumentation	5
Diskussion der C-Dokumentation	6
<i>Rahmenbedingungen</i>	6
<i>Ein naheliegendes Szenario</i>	6
<i>Wie lange währte die C-Lücke?</i>	7
Die A-Dokumentation	8
Diskussion der A-Dokumentation	9
<i>Die Allochthonie kretazischer Inklusen</i>	9
Kasten: Beispiele möglicher Einschwemmung	10
<i>Wann und wo gab es harzreiche Biotope?</i>	11
Wie neu sind neue Inklusenfamilien der C-Lücke?	11
Der Fossilbericht unterliegt Selektionsprozessen	12
Der Einfluss von Größenverteilung und geographischer Verbreitung auf den Zeitpunkt des fossilen Erstnachweises	13
1. Der Parameter „Größenverteilung“	14
2. Der Parameter „geographische Verbreitung“	14
3. Prüfung des Einflusses der genannten Parameter	14
4. Diskussion des Befundes	15
Der Aptium-Albium-Übergang aus der Perspektive alter Gesteinsabdrücke	15
Was die Taphonomie nicht leistet: Fehlende Gesteinsabdrücke ...	16
Zur Datierung der Inklusen	16
Schlussbetrachtung	17
Literatur.....	18

Zum Titelbild:

Sophogramma lii aus der Yixian-Formation. Maßstab: 10 mm. Die Gattung *Sophogramma* ist sechsmal in der Unterkreide nachgewiesen und verschwindet mit dem Aptium (vgl. Abb. 1). Die im Jura oft nachgewiesene Netzflügler-Familie Kalligrammatidae, der diese Gattung zugeordnet ist, tritt oberhalb des Aptiums nur noch im burmesischen Bernstein auf. (Aus YANG et al. 2009, CC-BY-2.0)

Kretazische Insekten im Gestein und als Einschlüsse

Stratigraphische Besonderheiten weisen auf kurze erdgeschichtliche Zeiträume und eine frühe Entstehung oberkretazischer Inkluden hin

Im geologischen System Kreide zeigen die zeitliche Verteilung von Insektenfossilien und die jeweilige Art der Dokumentation (zusammengepresst oder in Bernstein) auffällige Muster. Die fossile Überlieferung in Bernstein und als Gesteinsabdruck 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 dem Aptium (vgl. Abb. 1) zugeordneten Fundstätte Baissa Creek in Sibirien bis zum Jahr 2000 ca. 20 000 Exemplare von Insekten geborgen. Weitere große Deponien fossilisierter Lebewesen etwa gleichen Alters liegen bei Bon Tsagan in der Mongolei und im brasilianischen Araripebecken (Crato-Formation). Paläontologen konnten hier jeweils über 10 000 fossile Insekten sammeln. Im Bernstein Burmas (Myanmar, s. Abb. 1) – der bei weitem produktivsten Region kretazischer Inkluden – wurden in den letzten Jahren immer wieder neue, bislang unbekannte Insektenfamilien entdeckt. Tausende Fundstücke sind noch unbeschrieben und beinhalten vermutlich noch manche Überraschung.

In kretazischen Ablagerungen treten fossile Insekten fast ausschließlich als Einschluss in Bernstein (ausgehärtetes fossiles Harz) oder als Gesteinsabdruck auf. Der Begriff *Gesteinsabdruck* oder **C-Fossil** (*compression fossil*; bzw. C-Dokument) steht dabei für die im Sediment anzutreffenden Kompressions- und Impressionsfossilien*. Einschlüsse in Bernstein

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.
- Viele der heute noch lebenden Familien, die man vor dem Albium (ebenefalls 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 sowie die offensichtliche Allochthonie* der kretazischen Inkluden lassen vermuten, dass diese Inkluden schon im Voralbium entstanden und später umgelagert wurden. Diese Sichtweise zusammen mit einer über die gesamte Oberkreide wahrnehmbaren starken Unterbrechung sedimentärer Fossilisierungsprozesse stellen die sehr langen der Oberkreide zugeschriebenen Zeiträume in Frage. In einem kurzen Zeitrahmen sind Deutungen der Fundsituation fossiler Insekten insgesamt weniger problematisch. Sehr viele Familien treten im Fossilbericht erstmals in den oberhalb des Albioms gefundenen Inkluden auf. Es wird dargelegt, weshalb eine voralbische Entstehung der kretazischen Inkluden dadurch nicht in Frage gestellt wird.

(engl. *amber*) werden auch als **A-Fossilien** (bzw. A-Dokumente) bezeichnet. Bei den C-Fossilien handelt es sich in der Regel um lakustrine* oder seltener um fluviale* Einbettungen bzw. Ablagerungen.

Der parallele Nachweis durch die A- und C-Dokumentation schafft eine besondere Si-

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar (Seite 17) erklärt.

tuation zum Studium dieser Tierwelt. Insbesondere führt ein statistischer Vergleich dieser Dokumente zu interessanten Befunden, die weitreichende Schlussfolgerungen über die Herkunft kretazischer Inkluden und damit über Entwicklungen innerhalb der Insektenwelt der Kreide erlauben. Gleichzeitig stellen diese Befunde aber die der Oberkreide zugeordnete lange Zeitdauer in Frage.

Datenmaterial

Den folgenden Betrachtungen liegen im Wesentlichen Informationen aus der PALEOBIOLOGY DATABASE (PBDB) zugrunde. Da jedoch keine Quelle den Bestand an bearbeiteten Exemplaren vollständig wiedergibt, wurden auch Fundmitteilungen aus weiteren Veröffentlichungen (z. B. PENNEY 2010, PERRICHOT et al. 2007, GRIMALDI et al. 2002, MAKARKIN et al. 2012, ROSS 2018, PERIS et al. 2016) berücksichtigt.

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.

Abb. 1 Das Stufensystem der Kreide mit Darstellung der C-Lücke und Regionen größerer Inklusenvorkommen.

Serie	Zeit	Stufe	Inklusenvorkommen
Oberkreide	65	Maastrichtium	
	71,3	Campanium	● Kanada
	83,5	Santonium	● Taimyr
	85,8	Coniacium	
	89	Turonium	● New Jersey
	93,5	Cenomanium	● Myanmar ● Frankreich
	98,9	Albium	● Frankreich ● Jordanien ● Spanien
	112,2	Aptium	● Libanon
Unterkreide	121	Barremium	● Libanon
	142		

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

Solche ausgeprägten räumlichen und zeitlichen Unstetigkeiten lassen die Vorstellung von Insekteneinbettungen im Rahmen einer nur sehr langsam fortschreitenden Sedimentation kritisch hinterfragen. Die vorliegende Form dieser Überlieferung kann auch und vielleicht sogar besser im Kontext von katastrophischen Ereignissen verstanden werden.

Die Fossilüberlieferung bezüglich der Familien

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. 88 % der aus dem Albium (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 65 % der ca. 850 heute lebenden Insektenfamilien sind auch fossil bekannt. Auf der Gattungsebene liegt dieser Anteil dagegen unter 1 %. Bei fossilen Exemplaren, die nicht im Bernstein vorliegen, ist eine sichere Bestimmung der Gattung in der Regel kaum möglich.

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.

C-Fossilien und A-Fossilien

Von den etwa 810 Insektenfamilien, die aus kretazischen Ablagerungen bekannt sind, liegen hier ca. 29 % sowohl als A-Dokument als auch als C-Dokument vor. Wesentlich ist nun, dass die bei fossilen Insekten erkennbaren stratigraphischen Besonderheiten nur dann deutlich hervortreten, wenn man nicht

allgemein nach den stratigraphischen Vorkommen von Familien fragt, sondern die zeitliche Verteilung der C- und A- Komponenten ihrer Fossilien jeweils gesondert betrachtet.

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

Die C-Dokumentation

Am Ende des Aptiums ist innerhalb der C-Dokumentation weltweit ein abrupt einsetzender markanter Rückgang erkennbar, der bis zum Einsetzen der känozoischen Sedimentation anhält. Diesem Rückgang geht eine deutliche Zunahme dieser Dokumente ab Beginn der Kreide voraus. Berücksichtigt man nur die Angaben der PBDB, so stehen den 3860 bearbeiteten C-Dokumenten des Aptiums nur 53 im Albium gegenüber (Stand Februar 2021). Das tatsächliche bei Gesteinsabdrücken vorhandene Gefälle zum Albium hin liegt wohl deutlich darüber. *Betroffen von diesem Einschnitt in der C-Dokumentation sind – fast ausnahmslos – ordnungsübergreifend alle Familien, von denen im Aptium C-Dokumente vorliegen.* Innerhalb der etwa 415 Familien, die in der Aptium-Stufe – neben eventuellen Einschlüssen im Bernstein – durch C-Fossilien vertreten sind, lassen sich drei paarweise disjunkte Gruppen unterscheiden:

- Von den genannten Familien der C-Dokumentation verschwinden ca. 125 am Ende des Aptiums endgültig. Damit liegt die Anzahl der während dieser Stufe verlöschenden Familien weit über der mittleren Rate des pro kretazischer Stufe erfolgenden Hintergrundsterbens (s.o.). Da diese Familien im Aptium teilweise noch zahlreich auftreten (vgl. Abb. 2) und 62 % von ihnen schon aus vorkretazischen Sedimenten bekannt sind, tritt die Aptium/Albium-Grenze recht unvermittelt als gemeinsame **Abbruchkante** ihrer Existenz (bzw. ihres fossilen Nachweises) auf.

- Eine weitere Gruppe aus ca. 170 Familien überlebt zwar bis ins Känozoikum, erscheint aber oberhalb der Abbruchkante in der gesamten restlichen Kreide nicht mehr als C-Fossil. 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 sedimentärer Einbettung wieder (vgl. Abb. 2 und 3). Der C-Lücke wird durch die geologische Zeitskala eine Dauer von 50 Millionen Jahren zugeordnet.

Zeit	vor dem Aptium	Aptium	Grenze Aptium/Albium	Albium und Oberkreide		Känozoikum	
				C	A	C	A
Konservierung	C	C		C	A	C	A
Ordn. Orthoptera: Familien			Prozess				
Baissogryllidae	17	52		-	-	-	-
Bouretidae	-	1	Aussterben	-	-	-	-
Haglidae	120	6		-	-	-	-
Haglotettigoniidae	-	1		-	-	-	-
Prezotophlebiidae	-	1		-	-	-	-
Vitimiidae	1	3		-	-	-	-
Elcanidae	185	21		-	6	1	-
Eumastacidae	1	1	C-	-	-	18	-
Mimnermidae	-	1	Lücke	-	-	-	R
Proscopiidae	-	3		-	-	-	R
Tetrigidae	-	3		-	-	19	8
Tridactylidae	1	9		-	5	5	R
Schizodactylidae	-	2		-	-	-	R
Gryllotalpidae	-	4		-	3	12	R
Trigonidiidae	-	1		-	1	8	R
Gryllidae	13	36	C-	2	2	116	25
Locustopsidae	81	27	Reduzierung	1	-	2	-
Prophalangopsidae	114	32		1	-	4	R
Ordn. Odonata: Familien			Prozess				
Aktassidae	17	4		-	-	-	-
Araripechlorogomphidae	-	1		-	-	-	-
Araripelibellulidae	6	8		-	-	-	-
Araripephlebiidae	-	5		-	-	-	-
Campterothlebiidae	84	2		-	-	-	-
Cratopetaliidae	-	1		-	-	-	-
Cretapetaluridae	1	4	Aussterben	-	-	-	-
Cymatophlebiidae	41	1		-	-	-	-
Eocordulidae	-	1		-	-	-	-
Gondvanogomphidae	-	1		-	-	-	-
Isophlebiidae	38	1		-	-	-	-
Liassogomphidae	24	1		-	-	-	-
Magnathemidae	-	1		-	-	-	-
Megaphlebiidae	-	1		-	-	-	-
Mesuropetalidae	23	2		-	-	-	-
Nannogomphidae	9	1		-	-	-	-
Nodalulaidae	-	1		-	-	-	-
Nothomacromiidae	-	2		-	-	-	-
Primumaeshnidae	-	1		-	-	-	-
Progobiaeshnidae	-	6		-	-	-	-
Proterogomphidae	2	27		-	-	-	-
Rudiaeschnidae	1	3		-	-	-	-
Araripegomphidae	-	8		-	1	-	-
Coenagrionidae	-	1	C-	-	-	24	5
Corduliidae	-	1	Lücke	-	-	18	R
Dysagrionidae	-	1		-	4	17	1
Gomphaeschnidae	3	29		-	2	24	2
Gomphidae	4	7		-	9	7	1
Hageniidae	-	1		-	-	-	R
Megapodagrionidae	-	1		-	-	26	2
Petaluridae	-	1		-	-	-	R
Protoneuridae	-	2		-	-	1	R
Thaumatoneuridae	-	9		-	-	2	R
Aeschnidiidae	61	38		2	-	1	R
Stenophlebiidae	28	5	C-	1	1	-	-
Hemiphlebiidae	4	5	Reduzierung	1	5	-	R
Hemeroscopidae	-	4		3	-	-	-
Liupanshaniidae	2	8		4	-	-	-

Abb. 2 Stratigraphische Nachweise von Familien der Ordnungen Schrecken und Libellen, soweit sie im Aptium C-Dokumente hinterlassen haben.

In der C-Dokumentation zeichnen sich mit Beginn des Albiums deutlich ein Aussterben, eine C-Lücke und eine C-Reduzierung ab. Vertreter dieser Familien bestehen aus großen Insekten und lassen so oft gut bestimmbare Gesteinsabdrücke zurück. Somit kann hier ein Mangel bei den C-Dokumenten – anders als bei A-Dokumenten – nicht auf die Form der Taphonomie zurückgeführt werden.

R = rezent. Quelle: PBDB, Stand Februar 2021.

- Die noch verbleibenden ca. 120 Familien haben ebenfalls die Abbruchkante überlebt, sind aber im Bereich der C-Lücke fast ausnahmslos nur durch sehr wenige C-Exemplare vertreten (vgl. Abb. 2). Damit zeichnet sich bei diesen Familien parallel zur C-Lücke eine markante **C-Reduzierung** ab. Ca. 35 % von ihnen sind aus dem Känozoikum gänzlich unbekannt.

Die Familien dieser 3. Gruppe konzentrieren sich im Wesentlichen auf ca. ein halbes Dutzend weit auseinanderliegender Fundorte. Hierzu gehören u.a. Orapa (Botswana), Khetana River (Russland), Kzyl-Zhar (Kasachstan), die Ola-Formation (Russland) und die Ora-Formation (Israel).

Die C-Lücke wird noch markanter durch weitere ca. 50 Familien, bei denen die bis zum Känozoikum reichende Unterbrechung der C-Dokumentation schon vor dem Aptium einsetzt.

Diskussion der C-Dokumentation

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

Rahmenbedingungen

- 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. 290 Familien, die im Aptium C-Fossilien hinterließen. Damit besteht kaum ein Zweifel an einem *ursächlichen Zusammenhang* zwischen dem genannten Verschwinden im Bereich der Abbruchkante und der sehr geringen bis ausbleibenden C-Dokumentation zahlreicher anderer Familien im Bereich der C-Lücke.

- Eine markante über die Hexapoda und Spinnentiere hinausgehende Dezimierung beziehungsweise Auslöschung am Ende des Aptiums 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.

Ein naheliegendes Szenario

Insbesondere Event-stratigraphische* 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 geriet. Das Maximum der Überflutung wurde aber nicht auf allen Kontinenten gleichzeitig erreicht. Als breiter Meeressarm durchzog der Western Interior Seaway den nordamerikanischen Kontinent von Norden nach Süden (BLAKEY 2014). In diesem ausgedehnten epikontinentalen Flachmeer, das während der gesamten Oberkreide 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 Campanium (nach radiometrischer Datierung an Bentoniten*) 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 (KOBBERL & 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.

Wie lange währte die C-Lücke?

Die genannten Szenarien lassen sich im Rahmen kurzzeitiger katastrophischer Vorgänge gut verstehen. Dagegen lässt sich eine gemäß Abb. 1 bestehende Dauer von 50 Millionen Jahren, während denen 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 erholen. In gegenwärtiger Zeit wird bei mehreren Insektengruppen gelegentlich ein explosionsartiges Anwachsen ihres Bestandes beobachtet (Abb. 4). Auch zeigen viele Insekten eine beachtliche Mobilität. So konnte durch Radarbeobachtungen gezeigt werden, dass jährlich etwa 3,5 Billionen Insekten in Südengland ein- (und aus-)wandern (REYNOLDS DR & SUMMERS G, 2017). Bekannt für plötzliche Invasionen sind u.a. manche Schrecken-Arten. Betrachtet man bei den Orthoptera (Schrecken) oder Odonata (Libellen) die zeitlichen Verteilungen von C-Fossilien aller derjenigen Familien, die *im Aptium C-Dokumente hinterließen und die C-Lücke überlebten*, so zeigt sich zwischen dem Aptium und dem Känozoikum ein markanter Einschnitt (vgl. Abb. 2), der in dieser Ausprägtheit schwerlich über 50 Millionen Jahre bestanden haben kann. Für den Aufbau neuer großer Populationen wäre mehr als genug Zeit vorhanden gewesen. Nun treten insgesamt bei ca. 235 kretazischen Familien, die die genannten Randbedingungen aufweisen, sehr ähnliche Unterbrechungen/Reduzierungen in der C-Dokumentation auf. Bei weiteren ca. 50 Familien setzt die bis zum Känozoikum reichende Unterbrechung der C-Dokumentation schon vor dem Aptium ein. Es kann ausgeschlossen werden, dass bei allen diesen Familien aus ganz unterschiedlichen Ordnungen *zeitlich parallel* derartige Einschnitte über einen derart langen Zeitraum andauerten.

- Es ist kaum denkbar, dass die Regeneration der Insektenpopulationen erst ca. 50 Millionen Jahre nach der etwa mit dem Ende des Aptium einsetzenden mächtigen Ausbreitung



Abb. 3 Eine Libelle der auch heute vorkommenden Familie *Thaumtoneuridae* (vgl. auch Abb. 2). Diese Familie findet sich häufig in der Crato-Formation (Aptium). Dokumente aus dem Bereich der C-Lücke sind nicht bekannt. (Aus BECHLY 2010)

der zuvor eher spärlich vorhandenen Angiospermen (Bedecktsamer) einsetzte. Denn einerseits wurde 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 ent-

Abb. 4 Marienkäfer-Invasion 2009. (Foto: © Marion SCHLOTTMANN; mit freundlicher Genehmigung)



standen 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.

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

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 A-Dokumentation

- Erste wesentliche Nachweise von Insekten durch Inkluden (A-Dokumente) finden sich im Bernstein des Libanons. Die Aufschlüsse dieser fossilen Harze werden ins Aptium bzw. Barremium (s. Abb. 1) gestellt, lassen aber

eventuell auch noch eine ältere Einstufung zu (MAKSOUH et al. 2014). Die in den Harzen des Libanons gefundenen Insekten werden ca. 138 Familien zugeordnet, von denen etwa 78 % heute noch vertreten sind.

- Während im Albium die Anzahl der Gesteinsabdrücke auf unter 1 % der Anzahl des vorausgehenden Aptiums absinkt, nimmt etwa parallel dazu die Anzahl und Vielfalt der durch Harzeinschluss überlieferten Insekten stark zu.

Im weiteren Verlauf der Kreide kommt eine Fülle von Inkluden hinzu: Von den im Bereich der C-Lücke insgesamt nachgewiesenen (nicht gleichbedeutend mit „existierenden“) etwa 540 Familien kommen ca. 93 % in Bernsteineinschlüssen vor und nur ca. 23 % als C-Fossilien. Bezogen auf die Anzahl der Exemplare ist der Anteil der C-Fossilien hier noch weitaus geringer.

- Inkluden der C-Lücke sind weitgehend gebunden an bestimmte Lagerstätten. Wesentliche Anhäufungen fossilführender Harze finden sich nur in Spanien, Jordanien und Frankreich (alle Albium), in Myanmar (Cenomanium), im Bereich von New Jersey (Turonium), in Sibirien (Santonium) und in Kanada (Campanium) (zu den Stufennamen vgl. Abb. 1).

- Die sehr zahlreichen Familien des libanesischen Bernsteins lassen durchaus kein Aussterbeereignis am Ende des Aptiums erkennen. Ca. 85 % dieser Familien findet sich wieder unter den Inkluden des Albiums und der Oberkreide. 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 Bernsteinlagerstätten vor, die jünger als das Aptium sind (Abb. 5).

- Es fällt auf, dass die etwa 510 Inkludenfamilien der C-Lücke fast zur Hälfte (46 %) aus scheinbar neuen, in älteren Sedimenten nicht nachgewiesenen Familien bestehen. Im Gegensatz dazu findet sich im gleichen Zeitintervall unter den etwa 126 durch Gesteinsabdruck überlieferten Familien, deren C-Dokumente aufgrund der oft guten Erhaltungszustände weitgehend als autochthon angesehen werden dürfen, nur ein kleiner Anteil (ca. 13 %) scheinbar neuer Familien. Würde man davon ausgehen, dass die bei den

Abb. 5 *Alavesia myanmarensis*. Vertreter der Familie *Atelestidae*, der die rezente Gattung *Alavesia* zugeordnet ist, treten als Gesteinsabdrücke nur in der frühen Kreide auf. Als Harzeinschluss ist diese Familie nachgewiesen im Bernstein des Libanons, Kanadas, Jordaniens, Spaniens, New Jerseys und Myanmars. Maßstab: 1 mm. (Aus ZHANG et al. 2020, mit freundlicher Genehmigung)



A- und C- Dokumenten neu auftauchenden Familien parallel erst in der C-Lücke neu entstanden, so erschien diese Diskrepanz unverständlich. Sie würde noch stärker hervortreten ohne die vorausgehenden Abbrüche in der C-Dokumentation am Ende des Aptiums.

Diskussion der A-Dokumentation

Nimmt man an, dass während der C-Lücke die *Entstehung* von Inklusen parallel einherging mit der von Gesteinsabdrücken, so gelangt man kaum zu einer befriedigenden Erklärung der starken Diskrepanzen zwischen den beiden Dokumentationsformen:

- Das auffallende Zurücktreten der C-Dokumentation gegenüber den Bernsteininklusen kann bei der Vielfalt unterschiedlicher Merkmale und Lebensweisen dieser Taxa nicht einfach durch unterschiedliche Biotope oder verschiedene Einbettungsbedingungen erklärt werden. So finden sich unter den Inklusenfamilien auch viele Insekten, deren Existenz eher an Feuchtbiootope oder direkt an den Wasserbereich gebunden ist, von denen aber zu erwartende lakustrine Einbettungen nicht bekannt sind.

- Der genannte Kontrast im Fossilbericht erscheint vor dem Hintergrund der Radiation der Angiospermen besonders merkwürdig: Einerseits wird durch das zusätzliche Nahrungsangebot der massive Einbruch in der C-Dokumentation noch weniger verständlich. Zum anderen stellten gerade die Angiospermen Räume zur Verfügung, in denen Insekten den häufig von Gymnospermen produzierten Harzen entkommen konnten. In diesen Harzen blieben sie oft hängen und wurden dann eingeschlossen.

- Auf das durch die C-Dokumentation bezugte Verschwinden zahlreicher Familien am Ende des Aptiums nehmen RASNITSYN & QUICHE (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 hier angeführte Hypothese der 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 angesprochenen „Mid-Cretaceous extinction event“ sind nicht nur Wasserinsekten betroffen, sondern auch viele Familien mit nicht-aquatischer Lebensweise.

Die bestehenden starken Gegensätze zwischen dem Fossilbericht der Gesteine und dem der Inklusen führen zur Frage nach der *Herkunft* der Harzeinschlüsse.

Die Allochthonie kretazischer Inklusen

Die mit dem Ende des Aptiums einsetzenden Divergenzen zwischen den beiden Konservierungsweisen verlieren ihre Problematik, wenn man die Inklusen als Verdriftungen aus Biotopen ansieht, die schon in der Zeit vor dem Albium bestanden:

- DELCLOS et al. (2007) stellen fest, 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.“

- 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. „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).

- Nach Prüfung der historischen Fundstätten des burmesischen Bernsteins kamen ZHERIKHIN & ROSS (2000) zu dem Schluss, dass ein Teil dieses Bernsteins auf „sekundäre eozäne Lagerstätten“ umgelagert wurde (nach SMITH & ROSS 2018).

- Transporte fossiler Harze waren keineswegs auf fluviatile Aufarbeitungen und Umlagerungen beschränkt: In Jordanien treten im Wadi Zerqa dem Albium zugeordnete bernsteinführende Gesteine auf. Diese Bernsteine sind zusammen mit Vegetationsresten (u.a. Blätter von Angiospermen) den hier etwa 320 m (!) mächtigen Sedimenten des Kurnub-Sandsteins eingelagert, deren Material – offenbar unter hohen Energien – 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

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 Campanium 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 freisetzten, 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 Allochthonie 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 Kohleflöze 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 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 Soplao (Las Penosas Formation), deren Entstehung NAJARRO et al. (2009) so beschreiben: „Die Schichten, die Kohle und Bernstein föhren, kommen im Bereich von Deltamündungen vor, die sich während des Maximums der regressiven Abläufe bildeten...“ (vgl. Abb. 6). Und nach einem Verweis auf die Ähnlichkeit aller unterkretazischen Bern-

steinlager in Spanien konkretisieren die Autoren die Fundsituation wie folgt: „... das Umfeld der Ablagerungen von El Soplao weist einen leichten Meereseinfluss auf, wie die Vorkommen einiger kleiner mariner Muscheln und Schnecken zwischen den Bernsteinablagerungen zeigen sowie an Bryozoen und Serpuliden, die Krusten an der Oberfläche einiger Bernsteine bilden.“

Abb. 6 lässt allerdings vermuten, dass die genannten „Schichten, die Kohle und Bernstein föhren“, keineswegs auf den „Bereich von Deltamündungen“ beschränkt sind: Die große horizontale Ausdehnung der kohleführenden Schichten ebenso wie ihr zyklisches Auftreten vermitteln eher den Eindruck, dass es sich hier um weiträumige Strandungen von Vegetation im Rahmen der genannten „regressiven Abläufe“ handelt.

Libanon: 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 ins Sediment bei Übergriffen des Meeres eingebracht.“

oder weniger langem Aufenthalt im marinen Milieu nahe ihres Entstehungsortes wieder im Sediment abgelagert wurden“ (KRUMBIEGEL & KRUMBIEGEL 2005, 58).

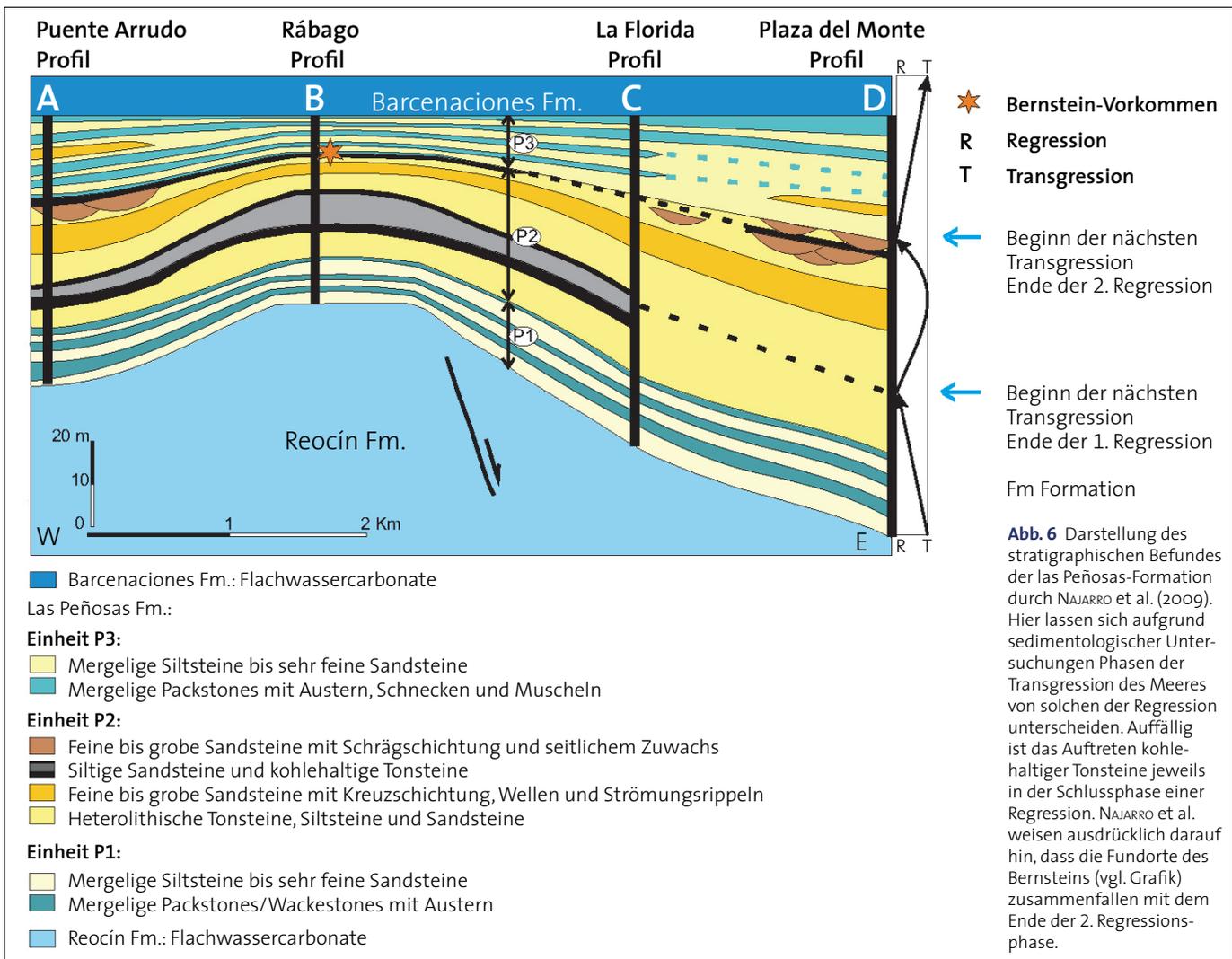
Die extreme Dominanz der A-Dokumente in der C-Lücke kann durch Einschwemmung aus älteren Ablagerungen gedeutet werden.

Weitere Hinweise auf offensichtlich allochthone Bernsteindeponien sind im Kasten „Beispiele möglicher Einschwemmung“ zusammengestellt.

Die sich anbietende Annahme, dass es sich bei den Inkluden der C-Lücke um verdriftetes Material aus älteren Biotopen handelt, ist zumindest verträglich mit Beobachtungen von Umlagerungen bei kretazischen Harzen. Diese Annahme stellt aber erneut die langen

Ablagerungszeiten in Frage, die den kretazischen Sedimenten üblicherweise zugeordnet werden. Gegen eine Umlagerung fossiler Harze über sehr lange Zeiträume spricht insbesondere die Tatsache, dass der Bernstein kein sehr widerstandsfähiges Material darstellt: Häufige Aufarbeitungen bereits verfestigter Bernsteindeponien fördern die Zerstörung des Bernsteins. Er zerfällt schon bei längerem Aufenthalt an Luft. Museen haben deshalb damit begonnen, ihre Exponate zu konservieren: „Der Stein bekommt eine künstliche Haut aus Kunstharz“ (Die Welt, 15.10.99).

Von den etwa 135 rezenten Familien, die unterhalb des Albiums allein als C-Fossilien bekannt sind und von denen zwischen Aptium und Känozoikum die C-Dokumente fehlen, findet sich im Bereich der C-Lücke etwa die Hälfte – teilweise sehr zahlreich – als Einschluss in Bernstein. Wenn man annähme, dass die Inkluden dieser Familien nicht dem Voralbium



entstammen, so wäre der reiche Nachweis dieser Familien in der C-Lücke durch ihre A-Komponenten ein weiteres 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 sein kann.

Wann und wo gab es harzreiche Biotope?

Relikte der postulierten kretazischen Harzlieferanten Araucariaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae und Cheirolepidiaceae finden sich in einer großen Zahl von Aufschlüssen. Nach dem Datenmaterial der PBDB führen diese vielen Fundstellen 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 Lager-

stätte 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.

Nachweise fossiler Harzlieferanten bestehen 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.

Wie neu sind neue Inkludenfamilien der C-Lücke?

Im Bereich der C-Lücke sind etwa 510 Insektenfamilien durch Inkluden nachgewiesen. Etwa 275 von ihnen sind schon aus Ablagerungen unterhalb des Albiums, also vor der C-Lücke,

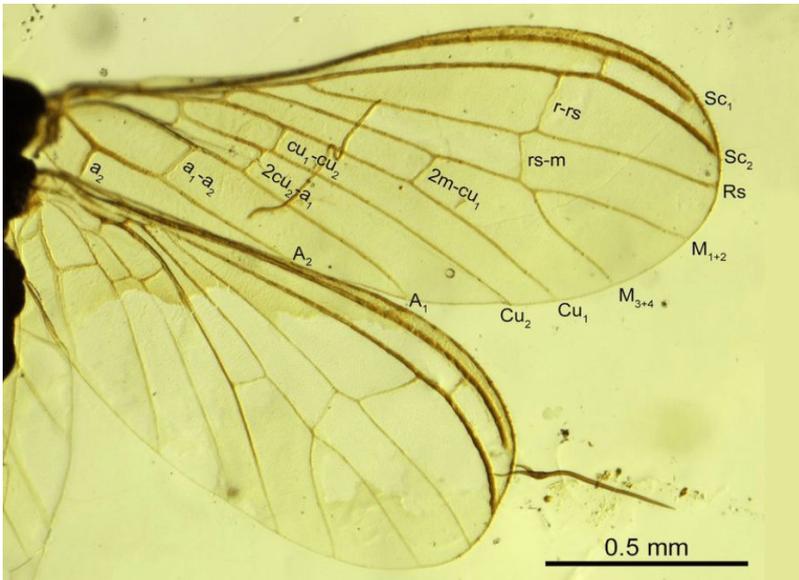


Abb. 7 *Paranimboa litotes* aus dem burmesischen Bernstein. Die Körpergröße dieses Vertreters der rezenten Familie *Coniopterygidae* beträgt nur 1,47 mm. Dennoch erlaubt das sehr gut beschreibbare Flügelgädder eine präzise taxonomische Zuordnung. Die winzigen Tierchen dieser Familie finden sich weltweit in kretazischen Inklusionen vor, konnten aber durch Gesteinsabdruck nur einmal aus dem Jura Kasachstans nachgewiesen werden. (Aus ENGELS 2016, Fig. 4; CC BY-NC-ND 4.0)

bekannt. Diese Sedimente und die in ihnen gefundenen Familien werden im Folgenden als „alt“ bezeichnet. Als „neu“ werden Familien betrachtet, die erstmalig während der C-Lücke nachgewiesen werden konnten. Zu ihnen gehören die übrigen 235 Inklusionfamilien sowie eine bemerkenswert geringe Anzahl an Familien aus der C-Dokumentation der C-Lücke (vgl. das oben Gesagte und s.u.).

In Bezug auf die als voralbisch angenommene Entstehung aller kretazischen Inklusionen ist es nun wesentlich, dass die neuen Inklusionfamilien der C-Lücke *stets in den gleichen Aufschlüssen* gefunden werden wie die alten Inklusionfamilien. Das Vorhandensein vieler *alter* Familien (**Gruppe 1**) unter den Inklusionen der C-Lücke steht der Vorstellung einer vor-albischen Entstehung dieser Dokumente nicht im Wege. Aber wie ist das parallele Erscheinen von nahezu ebenso vielen *neuen* Bernsteinfamilien (**Gruppe 2**) in den gleichen Aufschlüssen zu bewerten? Stellen sie eine voralbische Entstehung der Inklusionen der C-Lücke in Frage?

Im Rahmen statistischer Betrachtungen der fossilen Dokumente soll gezeigt werden, dass dies nicht der Fall ist. Vielmehr hängt die beobachtete Aufspaltung der Inklusionen der C-Lücke in alte und scheinbar jüngere (erst nachaptisch bekannte) Familien mit verschiedenen Eigenschaften dieser Familien zusammen. Es erweisen sich nämlich die Größe der Insekten und das Muster der geographischen Verbreitung ihrer Inklusionen als wesentliche Schlüssel zum Verständnis der zeitlichen Verteilung der kretazischen A- und C-Dokumente. Das Beachten dieser Parameter hilft zu verstehen, warum die „neuen“ (d.h. erstmals fossil dokumentierten) Inklusionfamilien nicht vor der C-Lücke nachgewiesen werden, obwohl sie gemäß der angenommenen Umlagerung bereits vor dem Albium existierten.

Der Fossilbericht unterliegt Selektionsprozessen

Die Dokumentation kretazischer Insekten ist durch drei Eigenschaften charakterisiert:

E1: Gesteinsabdrücke überliefern kleine Insekten – im Gegensatz zu größeren – in der Regel in einem Zustand geringer Identifizierbarkeit. So lassen sich bei dieser Art der Konservierung Objekte (z.B. Flügel) unter 3 mm Größe nur selten auf der Ebene der Familie sicher bestimmen.

E2: Als Einschlüsse in Bernstein können dagegen auch extrem kleine Insekten (Größen unter 1 mm) noch recht genau bestimmt werden (Abb. 7). Sehr große Exemplare von Insekten liegen jedoch nur relativ selten als Bernstein-Einschluss vor.

E3: Unter den sehr zahlreichen Insekten des libanesischen Bernsteins (unterhalb der C-Lücke) finden sich nur sehr selten Objekte mit Größen oberhalb von 3,5 mm.

Anmerkung zu E1: Hier kommt die Matrix des einbettenden Sediments zum Tragen. In jurassischen siliziklastischen Sedimenten überliefern konnte *Amphicyrtella granulum* bei einer Größe (body) von nur 1,7 mm noch einer Familie (Byrridae) zugeordnet werden, doch solche Fälle sind relativ selten. Ein Beispiel für ein C-Dokument, das trotz minimaler Abmessungen sogar auf Gattungsebene bestimmt werden konnte, zeigt Abb. 8.

Anmerkung zu E2: Allgemein wird angenommen, dass sich große Insekten leichter aus einem Kontakt mit dem Harz befreien konnten (AZAR 2007). So überrascht es nicht, dass z.B. die aus Gesteinsabdrücken des Aptiums vielfältig bekannten Orthopteren (Schrecken) nur selten unter den Inklusionen der C-Lücke zu finden sind. Der auf einen recht starken Harzfluss zurückgehende burmesische Bernstein wurde mitunter auch zur Falle für größere Insekten (Libellen, Neuropteren).

Anmerkung zu E3: Die etwa 35 im libanesischen Bernstein nachgewiesenen Käferfamilien sind hier in den meisten Fällen nur durch Exemplare mit Körpergrößen zwischen 1,0 und 2,0 mm vertreten (KIREJTSHUK et al. 2009). Auch innerhalb anderer taxonomischer Gruppen repräsentiert dieser Bernstein in der Regel die kleinsten Mitglieder (KIREJTSHUK et al. 2013).

Wie präzise E1 bis E3 bei der Aufzeichnung wirken, erkennt man am deutlichsten bei jenen Inklusionfamilien der C-Lücke, die

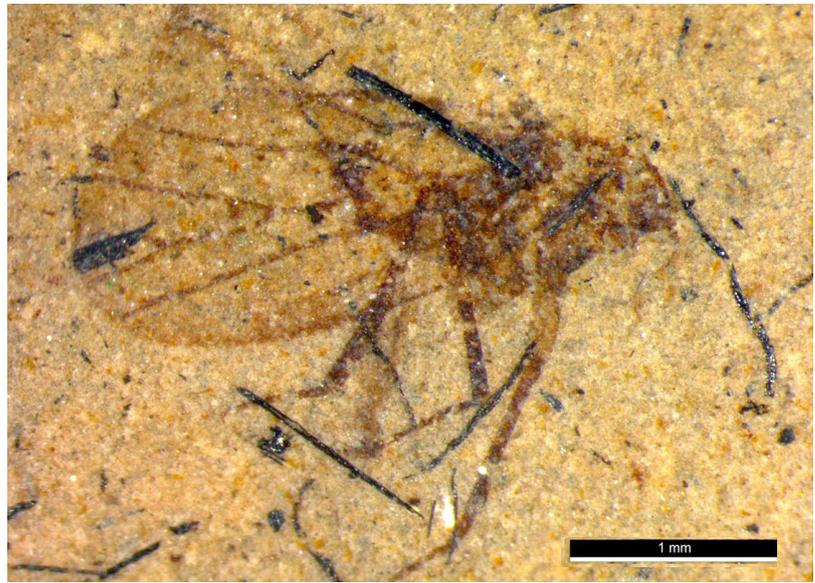
parallel auch durch alte A- und C-Dokumente überliefert sind:

Von der gleichen Familie erfasst der libanesische Bernstein praktisch ausschließlich sehr kleine Gattungen, die C-Dokumentation vorwiegend größere Gattungen und das Harz der Lücken-Inklusen solche im mittleren Größenbereich. So fallen z.B. die 25 durch alte C-Dokumente nachgewiesenen Taxa von Ptychopteridae (vgl. Abb. 9) auf Gattungsebene allesamt größer aus als die durch Inklusen des Libanons oder der C-Lücke überlieferten Exemplare dieser Familie. Allerdings liegt nicht bei allen Familien eine präzise taphonomisch bedingte Größendifferenzierung vor.

Der Zeitpunkt des Erstnachweises einer Familie wird beeinflusst von der Größenverteilung ihrer Taxa.

Diese durch die unterschiedlichen Größen der Gattungen bedingte selektive Überlieferung innerhalb einer Familie erfolgt nun auch zwischen *verschiedenen* Familien. Das ist insbesondere dann der Fall, wenn zwischen den Insekten unterschiedlicher Familien wesentliche Größenunterschiede bestehen. Diese Situation liegt aber vielfältig vor.

Die Größenverteilung der Taxa einer Familie beeinflusst also die Art und Weise ihrer Taphonomie, also in welcher Form sie fossil erhalten werden können. Dies wiederum beeinflusst den Zeitpunkt ihres Erstnachweises.



Der Einfluss von Größenverteilung und geographischer Verbreitung auf den Zeitpunkt des fossilen Erstnachweises

Im Folgenden soll gezeigt werden, dass die Wahrscheinlichkeit, dass eine Familie anhand des Fossilbefundes als „alt“ eingestuft wird, sowohl von der Größenverteilung ihrer Vertreter als auch von dem Ausmaß der geographischen Verbreitung ihrer Inklusen abhängt. Da der Einfluss dieser Parameter parallel und unabhängig erfolgt, wird eine zweidimensionale Darstellung der Abhängigkeit des Anteils alter Inklusenfamilien von den beiden genannten Parametern angestrebt.

Abb. 8 *Liadopsylla asiatica* aus dem Mittleren Jura Karataus. Maßstab: 1 mm. Der feinkörnigen Schluffstein Karataus ermöglichte sogar einen mehrfachen Nachweis der Gattung *Liadopsylla*. Die ausgestorbene Familie *Liadopsyllidae* ist auch bekannt aus kretazischen Inklusen von Myanmar, New Jersey und des Libanons. (Aus SCHCHERBAKOV 2020, Fig. 25)

Abb. 9 Taphonomisch bedingte Sortierungen nach Körpergrößen finden sogar innerhalb von Familien statt (Größe in mm).

Familie	Max. Größe in mm	C-Dokumente		Libanon-Bernstein		Inklusen der C-Lücke	
		Gattung	Größe	Gattung	Größe	Gattung	Größe
Evaniidae	7	Cretevania (5x) Botsvania	3,1–6,2 4,2	Cretevania Lebanevania Protoparevania	1,51 2,55 1,35	Cretavania (8x) Newjersevania (5x) Grimaldivania (2x) Mesevania	1,57–5,9 2,85–4,70 1,72–2,6 3
Ironomyiidae	7,5	Palaeopetia (6x) Eridomyia (2x) Hermaeomyia (20x)	2,4–4,8 6,91–7,5 2,8–4,98	Lebambromyia	1,88	Macalpinomyia	3,3
Ptychopteridae	15	Eoptychoptera (42x) Zhiganka (2x) Probittacomorpha Crenoptychoptera (12x) Archtendipes Doptychoptera Neodoptychoptera Brodilka mi- Ptychoptera Proptychopterina (12x)	4,4–13,6 6–8,5 13–17 5,4–11,5 4,69 13,5 12 6,7 8 6–15	Ptisma Leptychoptera (2x)	0,59 2,6–2,7	Eoptychoptera Leptychoptera (2x)	3,5 2,3–3,6
Scolecbythidae	10	Mirabythus (2x)	6–9,2	Uliobythus Zapenesia	1,4 2,6	Ectenobythus Siccibythus Cursoribythus Boreobythus Necrobythus Sphakelobythus	2,14 2,4 3,7 2 1,04 1,5
Tanyderidae	13	Protanyderus (7x) Praemacrochile (7x) Nannotanyderus (4x) Tanyderites	6,0–12,3 6,0–12,2 1,89–4 7	Nannotanyderus	1,89	Similinnannotanyderus Dacochile (2x)	3,9 2,8–3,4

Merkmals	im Fokus:	begünstigt:	begünstigt:
M1	eher kleine Insekten	B1: Erfassung von Familien des Libanesischen Bernsteins	Erfassung von Familien der Gruppe 1 (alt)
M2	eher große Insekten	B2: Erfassung von Familien über C-Dokumente	Erfassung von Familien der Gruppe 1 (alt)
Fehlen beider Merkmale	mittelgroße Insekten	weder B1 noch B2 Erfassung von Familien über nicht-liban. Bernstein	Erfassung von Familien der Gruppe 2 (neu)

Abb. 10 Unterschiedliche Größenmerkmale begünstigen die Erfassung unterschiedlicher Gruppen.

1. Der Parameter „Größenverteilung“

Nach der oben erfolgten Definition von „alt“ weist eine Familie dann diesen Status auf, wenn sie wenigstens eine der folgenden Bedingungen erfüllt:

B1: Sie ist im libanesischen Bernstein vertreten (Aptium, Barremium).

B2: Sie kommt als Gesteinsabdruck (C-Dokument) in Ablagerungen unterhalb des Albiuns vor.

Zu B1: Die Erfüllung von B1 ist praktisch nur möglich für Familien, von denen Gattungen mit sehr kleinen Arten (s. E3) in dem räumlich recht begrenzten Umfeld der Produzenten des libanesischen Bernsteins vorkamen. B1 stellt offensichtlich ein recht strenges Kriterium dar für das Zustandekommen alter A-Dokumente. Es ist bemerkenswert, dass dennoch über 138 Insektenfamilien im libanesischen Bernstein nachgewiesen sind.

Zu B2: Etwa 117 der Inklusenfamilien des Libanons – also ca. 85% – finden sich auch unter den Inklusen der C-Lücke. Damit erhalten die etwa 275 Familien der Gruppe 1 ihre Eigenschaft, „alt“ zu sein vor allem über Gesteinsabdrücke.

Abb. 11 Anteil alter Familien in Prozent – aufgeschlüsselt nach den Größenmerkmalen M1 und M2 sowie der Anzahl der Fundregionen (s. Text) der C-Lücke, in denen sie durch Inklusen nachgewiesen wurden.

M1 und M2 vorhanden	100	92	100
nur M2 (groß) vorhanden	66	77	94
nur M1 (klein) vorhanden	34	73	83
weder M1 noch M2 vorhanden	22	46	80
	1 Fundbereich	2-3 Fundbereiche	4-7 Fundbereiche

Nach vorausgehender Darstellung sind Inklusenfamilien begünstigt, zur Gruppe 1 (alt) zu gehören, wenn sie wenigstens eines der folgenden Merkmale aufweisen:

M1: In der Familie existieren Taxa (fossil oder rezent) mit Größen unter 2 mm.

(Nur dann ist die Erfüllung von B1 deutlich begünstigt.)

M2: In der Familie existieren Taxa (fossil oder rezent) mit Größen über 10 mm.

(Durch diese Fokussierung auf eher große Familien ist B2 begünstigt.)

Inklusenfamilien, die weder M1 noch M2 erfüllen, liegen nach Definition dieser Merkmale mit allen ihren Vertretern in dem Größenfenster 2–10 mm. Diese Familien sind begünstigt für die Zugehörigkeit zur Gruppe 2, da für sie eine geringere Wahrscheinlichkeit besteht, B1 bzw. B2 zu erfüllen.

In Abb. 10 sind die genannten Beziehungen noch einmal tabellarisch dargestellt.

2. Der Parameter „geographische Verbreitung“

Die Inklusen der C-Lücke stammen fast ausschließlich aus Aufschlüssen in Frankreich, Spanien, Myanmar (Burma), Jordanien, New Jersey, Kanada und Sibirien (Taymyr-Halbinsel). Das Ausmaß der Verteilung der Inklusen einer Familie auf diese nachaptischen Fundregionen beeinflusst sonderbarerweise die Wahrscheinlichkeit, diese Familie schon in Schichten unterhalb der C-Lücke anzutreffen, wie weiter unten gezeigt wird.

3. Prüfung des Einflusses der genannten Parameter

Anhand der folgenden Graphik (Abb. 11) soll untersucht werden, inwieweit die Zuordnung einer Inklusenfamilie zur Gruppe 1 bzw. zur Gruppe 2 tatsächlich in einem Zusammenhang steht

a) mit dem Auftreten oder Fehlen der genannten Merkmale M1 bzw. M2 und

b) mit der Anzahl der geographischen Fundregionen (im Sinne vorstehender Erwähnung), in denen diese Familie nachgewiesen werden konnte.

Schon ein oberflächlicher Blick auf die vorstehende Tabelle zeigt, dass der Anteil alter Familien unter den Inklusen der C-Lücke durchaus sensibel von den beiden genannten Parametern abhängt.

Genauer betrachtet ergibt sich folgender Befund:

A1: Familien, die wenigstens eines der Merkmale M1 bzw. M2 aufweisen, werden signifikant häufiger in alten Schichten nachgewiesen als jene Familien, deren Vertreter ausschließlich im Größenfenster 2–10 mm liegen (weder M1 noch M2 gegeben).

A2: Familien, die M1 und M2 auf sich vereinen, weisen den größten Anteil (nahezu 100 % !) an alten Inklusionen (Gruppe 1) auf.

A3: Merkmal M1 hat einen geringeren Einfluss auf die Zugehörigkeit zur Gruppe 1 als Merkmal M2.

A4: Die in A1 bis A3 genannten Tendenzen zeigen sich in allen Spalten der Tabelle.

A5: Mit der Anzahl der Fundregionen von Inklusionen einer Familie nimmt der Anteil alter Familien zu.

A6: Die in A5 genannte Tendenz zeigt sich allen Zeilen der Tabelle.

Inklusionen, die nur in einer Fundregion nachgewiesen werden konnten und deren Gattungen gleichzeitig ausschließlich Größen zwischen 2 mm und 10 mm annehmen (weder M1 noch M2 vorhanden), weisen also den geringsten Anteil an alten Familien auf. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Familie den Status „alt“ erhält, erhöht sich sowohl mit dem Ausmaß der Erfüllung der Merkmale M1 bzw. M2 als auch mit der Anzahl der Fundgebiete (s.o.), in denen diese Familie nachgewiesen werden konnte.

4. Diskussion des Befundes

- A1 und A2 können nicht auf unterschiedliche Existenzalter der Familien der Gruppe 1 bzw. der Gruppe 2 zurückgeführt werden. Offensichtlich beeinflussen hier die Größen der Vertreter einer Familie die Form der Taphonomie und damit den Zeitpunkt des Erstnachweises.

- Der gegenüber M2 geringere Einfluss von M1 auf die Zuordnung einer Familie zur Gruppe 1 war aufgrund der strengen Kriterien für das Zustandekommen libanesischer Inklusionen zu erwarten (vgl. Anmerkungen zu B1 und B2).

- Trotz der ungünstigen Voraussetzungen für die Überlieferung einer Inklusionenfamilie der C-Lücke durch voralbische Harze des Libanons (s. Anmerkung zu B1) lässt schon allein das Vorliegen von M1 eine Familie deutlich wahrscheinlicher als alt erscheinen als das Fehlen beider Merkmale. Daraus darf gefolgert werden, dass unter günstigeren Bedingungen für eine voralbische Harzeinbettung ein wesentlicher Teil der momentan in der Gruppe 2 erscheinenden Familien der Gruppe 1 zugeordnet wäre.

Die neuen Familien weisen Merkmale auf, durch die sie für frühere Nachweise weniger disponiert sind.

- Bei den hier betrachteten Familien wurde ausnahmslos ein Vorkommen im Bernstein vorausgesetzt. Dadurch werden Familien, in denen große und sehr große Objekte dominieren, relativ stark aus der Betrachtung ausgegrenzt. Gerade aber diese durch M2 charakterisierten Familien sind in alten Gesteinen überaus reich nachgewiesen. Ihr Fehlen in den Inklusionen reduziert den Umfang der Gruppe 1.

- A5 und dessen Bestärkung durch A6 waren keineswegs zu erwarten: Weshalb sollten großräumigere Fundvorkommen einer Familie im Bereich nachaptischer Inklusionenaufschlüsse, die über einen Zeitraum von Dutzenden Millionen an Jahren verteilt liegen (s. Abb. 1), die Wahrscheinlichkeit der Auffindbarkeit dieser Familie unterhalb des Albiums – sei es über die C- oder die A-Dokumentation – begünstigen? In dem der historischen Geologie zugrunde liegenden Zeitrahmen bleiben diese Befunde unverständlich.

Wenn andernfalls die Altersdifferenzen zwischen den Aufschlüssen der C-Lücke und den Ablagerungen des Barremiums bzw. Aptiums sehr gering waren oder die Inklusionen der C-Lücke sogar dem (nahen) Vor-Albium entstammen, erscheinen die genannten Befunde verständlich: Bei etwa gleichzeitiger Entstehung aller Inklusionen der Kreide ist eine Korrelation zwischen der geographischen Verbreitung einer Inklusionenfamilie und der Wahrscheinlichkeit ihrer Auffindbarkeit im libanesischen Bernstein bzw. in damit quasi gleich alten Gesteinen zu erwarten.

Der Aptium-Albium-Übergang aus der Perspektive alter Gesteinsabdrücke

Von den aus dem Barremium/Aptium durch Gesteinsabdruck bekannten ca. 435 Familien erscheinen etwa 200 in den Inklusionen der C-Lücke. Wenn diese aber schon vor dem Albium entstanden sind, so stellt sich die Frage, weshalb die übrigen 235 Familien keine Spuren in den in der C-Lücke gefundenen Harzen hinterließen. Auch hier ist ein Blick auf die Größenverteilungen innerhalb der jeweiligen Familien hilfreich:

Die 200 Familien, die auch im Bernstein der C-Lücke erscheinen, weisen 85 % auch kleine Objekte unter 12 mm auf. Dagegen bestehen die übrigen 235 Familien zu 52 % aus Taxa, deren Vertreter eine Größe von 12

mm ausnahmslos überschreiten. Damit findet die Abwesenheit dieser Familien unter den Inkluden der C - Lücke eine naheliegende Deutung durch die *bei der Harzeinbettung erfolgende Selektion eher kleiner Objekte*.

Was die Taphonomie nicht leistet: Fehlende Gesteinsabdrücke

Sonderbar wirkt nicht nur der Kontrast zwischen dem durch die C-Dokumente angezeigten Massensterben am Ende des Aptiums und dem mit dem Albium einsetzenden Boom der A-Dokumente. Befremdlich erscheint es, dass von den 510 Inkludenfamilien der C-Lücke im gleichen Zeitraum 80 % überhaupt nicht durch Gesteinsabdruck nachgewiesen sind. Da sich unter den 402 hier allein (!) durch A-Dokumente belegten Familien zahlreiche befinden, die auch Taxa mit großen Formen aufweisen bzw. recht häufig vertreten sind, kann ihre gänzliche Abwesenheit unter den Gesteinsabdrücken der C-Lücke nicht einfach auf die Verschiedenartigkeit der jeweiligen Form der Taphonomie zurückgeführt werden.

Dieser fossile Befund kann so gedeutet werden, dass *die Inkluden der C-Lücke schon vor den einschneidenden Aussterbe- und Dezimierungsprozessen entstanden*, die von der C-Dokumentation (s.o.) für das Ende des Aptiums bezeugt werden. Die spärlichen noch verbliebenen Insektenbestände hinterließen während der gesamten C-Lücke nur einen sehr geringen Niederschlag als Gesteinsabdruck. Dagegen liefern die den beiden ersten Stufen der C-Lücke zugeordneten Bernsteinvorkommen (vgl. Abb. 1) mit ihrem extremen Reichtum an Arthropoden-Einschlüssen für das Ende des Aptiums *keinerlei Hinweise* auf Aussterbe- und Dezimierungsprozesse. Diese eher als voralbisch anzunehmenden Harze konnten – mit Ausnahme der libanesischen Inkluden – durch Umlagerung in die Sedimente der C-Lücke gelangen und täuschen hier teilweise eine Präsenz der bereits mit dem Aptium ausgestorbenen Familien vor – auch jener, von denen voralbische Nachweise fehlen.

Abb. 12 *Neliana maculata* aus der Crato-Formation. Maßstab: 2 mm. Die ausgestorbene Netzflügler-Familie *Babinskaiidae* tritt als Gesteinsabdruck mehrfach im Aptium auf (Crato-Formation, Baissa-Formation). Sonderbarerweise ist die Familie oberhalb des Aptiums nur noch aus einigen Inkluden des burmesischen Bernsteins bekannt, nicht aber durch Gesteinsabdrücke. (Aus MAKARKIN et al. 2017; Fig. 5, mit freundlicher Genehmigung)



Im Detail: Das skizzierte Szenario lässt auch die extreme Fundsituation in der Gruppe 2 verständlich erscheinen: Sonderbarerweise sind sogar ca. 96 % dieser in der C-Lücke neu erscheinenden Familien hier gar nicht durch C-Dokumente nachgewiesen. Der Mangel an C-Dokumenten ist bei dieser Gruppe zusätzlich bedingt durch das bei den „neuen“ Familien geringere Auftreten des Merkmals M2 (s.o.). Weiter fällt auf, dass 37 % der Familien der Gruppe 2 aus dem nachfolgenden Känozoikum völlig unbekannt sind. Letzteres lässt sich schwerlich auf ein Aussterben während der C-Lücke zurückführen, da von den während dieses Zeitintervalls durch Gesteinsabdruck überlieferten (bereits stark dezimierten) Familien nur 18 % das Känozoikum nicht erreichen. Die naheliegende Deutung ist, dass auch unter den scheinbar neuen Familien bereits am Ende des Aptiums Aussterbe- und Dezimierungsprozesse erfolgten und sämtliche kretazischen Inkluden nur die Situation vor Beginn der C-Lücke widerspiegeln.

In der Gruppe 1 liegen „nur“ ca. 70 % der Familien während der C-Lücke nicht als Gesteinsabdruck vor. Die in dieser Gruppe gegenüber den neuen Familien stärker vorhandene Repräsentanz unter den Gesteinsabdrücken der C-Lücke erklärt sich aus dem stärkeren Auftreten des Merkmals M2 (s.o.), das andererseits aber gerade die mit 30% hier immer noch recht geringe Repräsentanz nur noch problematischer erscheinen lässt. Im Kontrast dazu sind 80 % der Familien dieser Gruppe im Voralbium durch Gesteinsabdrücke vertreten, was die Annahme einer voralbischen Entstehung dieser Inkluden unterstützt.

Unter alten Inkludenfamilien erscheinen manche Einzelfälle recht sonderbar: Große Netzflügler der Familie Kalligrammatidae treten 16 mal im burmesischen Bernstein (Vgl. Abb. 1) auf, konnten aber sonst oberhalb des Aptiums nie mehr nachgewiesen werden, insbesondere auch nicht unter den Gesteinsabdrücken der C-Lücke, wo man sie – unter genannten Gegebenheiten – durchaus erwarten würde. Als C-Fossil findet sich diese Familie aber weltweit 19mal im Aptium/Barremium. Ihre Nachweise im Bernstein ließen sich besser hier einordnen. Eine recht ähnliche Situation liegt vor bei der Netzflügler-Familie Babinskaiidae (Abb. 12).

Zur Datierung der Inkluden

Angaben zum Alter kretazischer Inkluden beruhen weitgehend auf palynologischen Untersuchungen. Da diese fossilen Harze sonderbarerweise recht arm an Mikroorganismen sind,

versucht man in der Regel die begleitenden Sedimente über eine Analyse der dort vorzufindenden Pollen und Sporen zu datieren (Beispiel: BARRON et al. 2015). Aber weder die harzführenden Ablagerungen noch die in ihnen gefundenen Mikroorganismen können als autochthon betrachtet werden.

Da Koniferen, die bekanntlich Wolken an Pollen freisetzen können, allgemein als Erzeuger der kretazischen Harze betrachtet werden, erscheint die Pollenarmut der Inkluden rätselhaft.

Heute wird weitgehend angenommen, dass die Entstehung dieser Harze auf katastrophische Ereignisse zurückzuführen ist. Nach PERIS (2016) werden besonders Waldbrände als Verursacher des starken Harzflusses in Betracht gezogen. Diese Brände stellt er u.a. in einen Zusammenhang mit einer verstärkten vulkanischen Aktivität während der Kreide. Eine Harzproduktion im Rahmen katastrophischer Szenarien würde das im Bernstein recht spärliche Vorkommen von Relikten der Harzproduzenten, das einer sicheren Bestimmung dieser Vegetation nach wie vor im Wege steht (PERIS 2016), verständlicher machen.

Die zeitliche Einstufung kretazischer Bernsteine geschieht offensichtlich nicht ganz ohne einen Vergleich mit Insektengemeinschaften anderer Fundregionen. „GRIMALDI et al. (2002) verglichen die Fauna des burmesischen Bernsteins mit anderen Bernsteinen, und ordneten so sein Alter ein zwischen dem des spanischen Bernsteins und dem des New Jersey Bernsteins ...“ (MAO et al. 2018).

Schlussbetrachtung

Etwa 170 auch aus dem Känozoikum bekannte Insektenfamilien, die noch im Aptium durch ihre C-Komponente überliefert sind, werden im Albium und in der Oberkreide in dieser Form nicht mehr gefunden. Weitere 125 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 steht in der Oberkreide das Fortbestehen der Inkluden-Familien der frühen Kreide und die massive Zunahme der Familienvielfalt bei den Inkluden in auffälligem Kontrast zu den Lücken bei sedimentärer Einbettung.

Aufgrund dieses paradoxen Erscheinungsbildes, aber auch aufgrund der in der Regel von Verdriftungen gekennzeichneten Lagerungs-

Glossar

allochthon: nicht am Fundort entstanden.

autochthon: am Fundort entstanden.

Bentonit: Ein nach der Benton-Formation (USA) benanntes Gestein.

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)

Impressionsfossil: Abdruck, der nur die äußere Form dokumentiert

Känozoikum: Erdneuzeit; folgt dem geologischen System Kreide und dauert bis heute an.

Kompressionsfossil: Abdruck, der noch organische Substanz anzeigt.

kretazisch: zum geologischen System der Kreide gehörend (vgl. Abb.1).

lakustrin: auf den Bereich eines Süßwassersees bezogen.

marin: zum Meer gehörend

palynologisch: Pollen und Sporen betreffend

phytophage Insekten: Insekten, die sich von pflanzlichen Stoffen ernähren.

Regression: Rückzug des Meeres vom Festland

rezent: heute lebend

sedimentär: in Ablagerungen befindlich.

stratigraphisch: Die Abfolge der (geologischen) Schichten betreffend.

Taphonomie: (griech.: taphos = Grab) beschreibt die Prozesse zwischen dem Tod eines Lebewesens und seiner zum Fundzeitpunkt vorliegenden Erscheinungsform.

terrestrisch: zur festen Landoberfläche gehörig.

Transgression: Vordringen des Meeres über größere Gebiete des Festlands

verhältnisse 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, wonach die geologischen Ereignisse des Mesozoikums als kurzzeitige Katastrophen erscheinen und nur wenig Zeit für Regenerationsprozesse vorhanden war, können die geologischen Veränderungen der Unterkreide 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.

Das Auftreten vieler neuer Familien unter den Inkluden der C-Lücke kann nicht zur Ablehnung einer voralbischen Entstehung dieser Inkluden verwendet werden. Diese Aussage wird nicht nur durch die allgemeine Lückenhaftigkeit des Fossilberichtes gestützt. Vielmehr weisen besonders die neuen Familien Merkmale bzgl. der Größe ihrer Vertreter und der geographischen Verbreitung auf, durch die sie für frühere Nachweise weniger disponiert sind. Ebenso stellt das Fehlen von gut der Hälfte der Familien aus der C-Dokumentation des Bar-

remiums/Aptiums unter den Inkluden der C-Lücke keineswegs einen voralbischen Harzeinschluss dieser Familien in Frage. Hier zeigt sich vermutlich nur eine taphonomisch bedingte Trennung von Familien mit weitgehend unterschiedlich großen Insekten.

In Bereich der C-Lücke erscheinen die Inkludenfamilien eher als ein Fremdkörper:

- Nur ein kleiner Anteil (etwa 20 %) dieser zahlreichen Familien findet sich hier auch als Gesteinsabdruck.

- Während fast die Hälfte der offensichtlich allochthonen Inkluden aus neuen Familien besteht, findet sich unter den als weitgehend autochthon zu betrachtenden Gesteinsabdrücken der C-Lücke nur ein geringer Anteil neuer Familien.

Dagegen lassen sich die Inkluden der C-Lücke problemlos in den Fossilbericht des Barremiums/Aptiums integrieren. Dadurch verschwinden manche Paradoxien im Fossilbericht.

Die Annahme einer Entstehung der kretazischen Inkluden (einschließlich der libanesischen) in weit auseinander liegenden Zeiträumen wird auch durch den Einfluss des Umfanges nachaptischer geographischer Fundregionen von Inkludenfamilien auf die Nachweisbarkeit dieser Familien in barremischen/aptischen Sedimenten in Frage gestellt.

Schon aus Sedimenten unterhalb der C-Lücke sind aus der Insektenwelt über C-Dokumente und die Inkluden des Libanons wenigstens 320 rezente Familien und über 40 rezente Gattungen bekannt. Eine Akzeptanz der voralbischen Entstehung der kretazischen Inkluden beinhaltet, dass auch die unter den neuen Inkludenfamilien anzutreffenden etwa 140 rezenten Familien bereits vor dem Albium existiert haben. Darüber hinaus müssen dann auch sämtliche Gattungen der kretazischen Inkluden, die sich eines Nachweises durch alte Gesteinsabdrücke weitgehend entziehen konnten, als voralbisch eingestuft werden. Unter diesen befinden sich über 150 rezente Insektengattungen.

Damit lag aber bei den Insekten bereits sehr früh eine beachtliche Diversifikation vor mit gleichzeitigem Erscheinen einer beachtlichen Anzahl konservativer Formen.

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, Amman, pp 111–130.
- BARRÓN E, PEYROT D, RODRÍGUEZ-LÓPEZ JP, MELÉNDEZ N, LÓPEZ-DEL VALLE R, NAJARRO M, ROSALES I & COMAS-RENGIFO MJ (2015) Palynology of Aptian and upper Albian (Lower Cretaceous) amber-bearing outcrops of the southern margin of the Basque-Cantabrian basin (northern Spain). *Cretaceous Res.* 52, 292–312.
- 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.
- DELCLÓS X et al. (2007) Fossiliferous amber deposits from Cretaceous (Albian) of Spain. *C. R. Palevol.* 6, 135–149.
- ENGELS MS (2016) Two new genera of Cretaceous dustywings in amber from northern Myanmar (Neuroptera: Coniopterygidae). *Novitates Paleontologicae* No. 17, 1–16.
- GÓMEZ B, MARTÍNEZ-DELCLÓS 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.
- KIREJTSHUK AG & AZAR D, BEAVER RA, MANDELSHTAM MY & NEL A (2009) The most ancient bark beetle known: a new tribe, genus and species from Lebanese amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *Syst. Entomol.* 34, 101–112.
- KIREJTSHUK AG & AZAR D (2013) Current knowledge of Coleoptera (Insecta) from the Lower Cretaceous Lebanese amber and taxonomical notes for some Mesozoic groups. *Terrestrial Arthropod Rev.* 6, 103–134.
- KOEBERL 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 Goldschneck.
- 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. *Amer. Entomol.* 51, 14–29.
- MAKARKIN VN, HEADS SW & WEDMANN S (2017) Taxonomic study of the Cretaceous lacewing family Babinskaiidae (Neuroptera: Myrmeleontoidea: Nymphidoidea), with description of new taxa. *Cretaceous Res.* 78, 149–160.
- 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.
- MAKSOU D, AZAR D, GRANIER B & GÈZE R (2017) New Data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld* 26, 331–338.
- MAO Y (2018) Various amberground marine animals on Burmese amber with discussions on its age. *Palaeontomology* 001 (1): 091–103
- McKELLAR RC, WOLFE AP, TAPPERT R & MUEHLENBACHS K (2008) Correlation of Grassy Lake and Cedar Lake ambers using infrared spectroscopy, stable isotopes, and palaeontomology. *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.
- PERIS D, RUZZIER E, PERRICHOT V & DELCLOS X (2016) Evolutionary and Paleobiological implications of Coleoptera (Insecta) from Tethyan-influenced Cretaceous ambers. *Geosci. Front.* **7**, 695–706.
- 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.
- RASNITSYN AP & QUICKE DLJ (eds) (2002) *History of insects*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht.
- REYNOLDS DR & SUMMERS G (2017) *Natural Resources Institute, News 2017*, University of Greenwich.
- ROSS AJ (2018) Burmese (Myanmar) amber taxa, on-line checklist v.2018.1., 96 pp.
- SHCHERBAKOV DE (2020) New Homoptera from the Early Cretaceous of Buryatia with notes on the insect fauna of Khasurty. *Russian Entomol. J.* **29**, 127–138.
- SMITH DA & ROSS AJ (2018) Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber, Published online by Cambridge University Press.
- STANLEY SM (2001) *Historische Geologie*. Spektrum Akad. Verlag.
- YANG Q, ZHAO Y & REN D (2009) An exceptionally well-preserved fossil Kalligrammatid from the Jehol Biota. *Chin. Sci. Bull.* **54**, 1732–1737.
- ZHANG H, SHIH C, REN D & WANG Y (2020) New *Alavesia* species from mid-Cretaceous Burmese amber highlight genitalic structural homology (Diptera: Empidoidea: Atelestidae). *Cretaceous Res.* **116**, 104573.