

Zeitzeugen eines alttertiären Waldes

Wasserinsekten im Baltischen Bernstein

WILFRIED WICHARD

Eine reichhaltige aquatische Insektenfauna gibt im Baltischen Bernstein Auskunft über längst vergangenes Leben in Flüssen, Seen und Überschwemmungsgebieten und weist auf einen alttertiären Bergwald hin, der von vielen Fließgewässern durchzogen war. Baumharze wurden im Totholz ausgespült, von Flüssen verfrachtet, ins Meer geschwemmt und zu Bernsteinen gewandelt. Ohne Wasser wäre die Genese des Bernsteins nicht denkbar. Wasserinsekten sind dafür sensible Zeitzeugen.

Vom Baltischen Bernstein wissen die Menschen seit Jahrhunderten, wenn nicht seit Jahrtausenden, dass er Einschlüsse von Pflanzen und Tieren in sich birgt. Das bekannteste Zitat aus dem Altertum stammt von dem römischen Geschichtsschreiber Tacitus (55 - 116 n. Chr.): „Dass Bernstein ein Baumharz ist, kann man leicht erkennen, denn oft schimmern allerlei Tierchen durch, wie sie auf dem Boden herumkriechen oder auch herumfliegen. Sie verfangen sich in der flüssigen Masse und werden dann, wenn sie hart wird, mit eingeschlossen.“ (aus: *De origine et situ Germanorum*). Viel später, im 18. Jahrhundert, begann mit dem Arzt und Naturforscher Nathanael Sendel (1686 - 1757) die wissenschaftliche Bestandsaufnahme der Bernstein-Inklusen [9]. Hierfür stand die Bernsteinsammlung des Sachsen-Königs August des Starken zur Verfügung. Sie wurde leider 1849 bei einem Brand des Mineralien- und Naturalienkabinetts im Dresdener Zwinger völlig zerstört. Aber der Anfang war getan und allmählich wächst die Kenntnis über Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernsteinwald beinahe exponential [7, 8, 15, 21].

Der Fliegenfalleneffekt

Circa 99 Prozent aller im Bernstein enthaltenen Tiere zählen zum Stamm der Gliederfüßer (Arthropoda). Davon fallen etwa 75 Prozent auf die Klasse der Insekten. Mindestens 25 Prozent aller Inklusen im Baltischen Bernstein

gehören zu den amphibischen Insekten. Dieser Anteil ist überraschend hoch und deutet darauf hin, dass im Baltischen Bernsteinwald zahlreiche Still- und Fließgewässer vorhanden waren. Amphibische Insekten sind Wasserinsekten, die zumindest als Larven in ihren Gewässern leben; ihre fertilen Imagines sind geflügelt und leben oft zeitweilig oder ständig außerhalb der Gewässer, um sich zu paaren und um neue aquatische Lebensräume aufzusuchen [16, 18]. Der Duft und Glanz des von den Bäumen tropfenden Harzes hat sicher auch die geflügelten Wasserinsekten angezogen. Damals werden die leuchtend gelben Harze bei einfallendem Sonnenlicht im schattigen Eichen-Kiefernwald wie Lichtfallen gewirkt haben. Zudem dürfte der Duft des Harzes im warmen, subtropischen Klima einen verlockenden Effekt erzeugt haben. Wir können davon ausgehen, dass die Harze des Bernsteinbaumes *Pinus succinifera* nicht nur bei den Insekten des Waldes als „Fliegenfänger“ wirkten, sondern auch bei den flugfähigen Imagines der Wasserinsekten.



ABB. 1 | HÄUFIGKEITSVERTEILUNG DER WASSERINSEKTEN

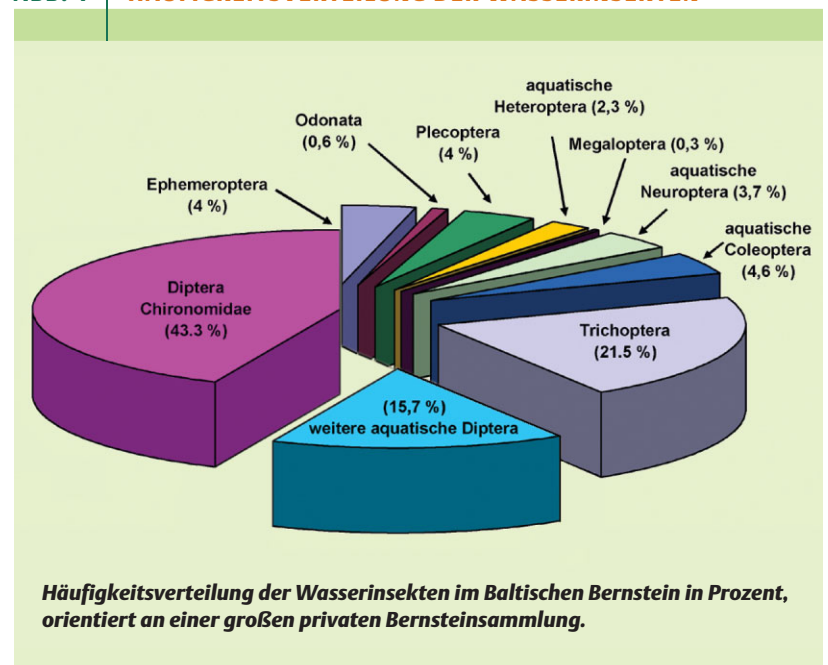




ABB. 2 Köcherfliege mit blauen Augen (*Trichoptera, Polycentropodidae*).



ABB. 6 Schwammfliege (*Neuroptera, Sisyridae*).

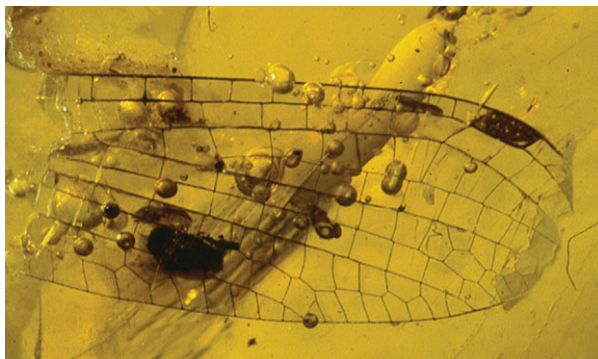


ABB. 3 Flügelrest einer Kleinlibelle (*Odonata, Zygoptera*).

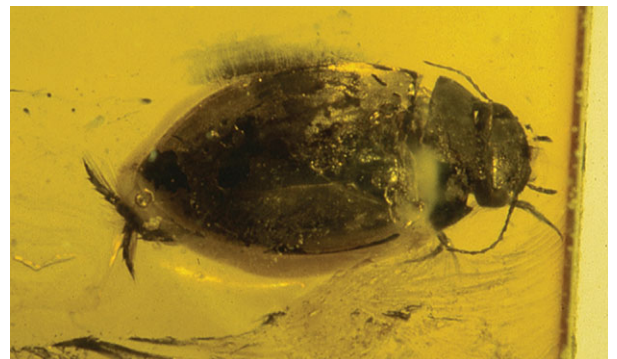


ABB. 7 Schwimmkäfer (*Coleoptera, Dytiscidae*).



ABB. 4 Steinfliege (*Plecoptera, Leuctridae*).

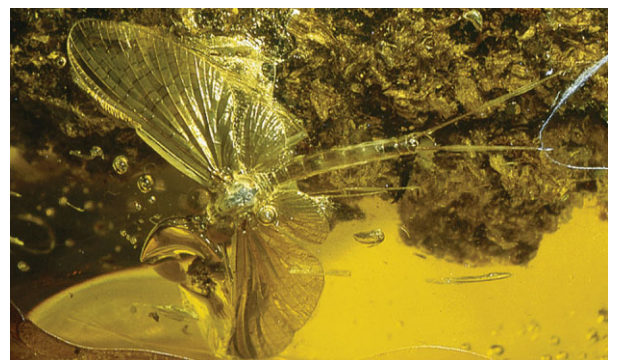


ABB. 8 Eintagsfliege (*Ephemeroptera, Heptageniidae*).

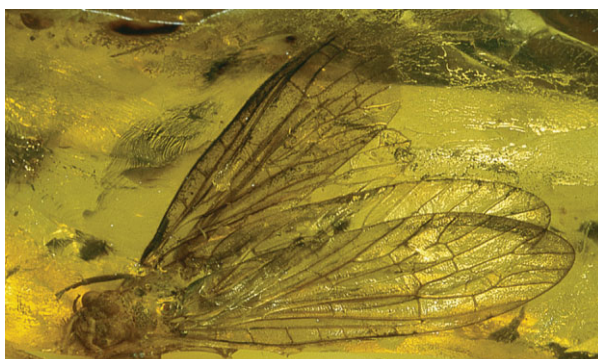


ABB. 5 Schlammfliege (*Megaloptera, Sialidae: Protosialis herrlingi*).

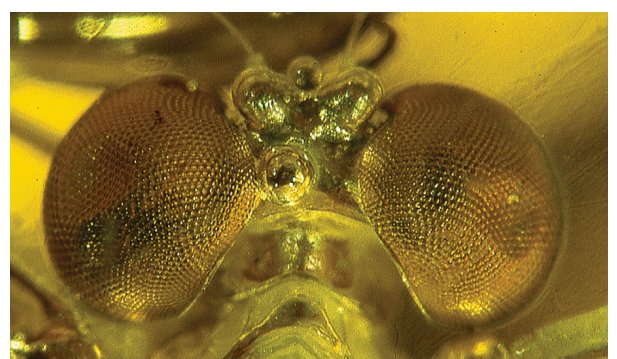


ABB. 9 Augen einer Eintagsfliege (*Ephemeroptera, Heptageniidae*).

WAS IST BERNSTEIN?

Bernsteine sind fossile Baumharze aus alter geologischer Zeit, vor allem aus der oberen Kreide (vor circa 125 – 65 Millionen Jahren) und dem Alttertiär (im Eozän vor 40 – 50 Millionen Jahren und jünger). Älteste Bernsteinstückchen stammen aus dem Karbon vor circa 300 – 350 Millionen Jahren. Die jüngeren, subfossilen Harze der letzten fünf Millionen Jahre nennt man Kopale. Es gibt verschiedene harzproduzierende Bernsteinpflanzen, beispielsweise die Koniferen mit der ausgestorbenen Bernsteinkiefer *Pinus succinifera* des Baltischen Bernsteins oder der tropische Laubbaum der Leguminosen-Gattung *Hymenaea* des Mexikanischen und Dominikanischen Bernsteins.

Bernstein-Lagerstätten sind weltweit verbreitet, unterschiedlich nach pflanzlicher Herkunft und unterschiedlich im Alter. Der bekannteste Bernstein ist der Baltische Bernstein. Seine bedeutendste Lagerstätte ist die so genannte Blaue Erde der Ostseehalbinsel Samland (heute zu Russland). Diese glaukonitreiche, zehn Meter dicke Sandschicht ist eine tertiäre Meeresablagerung, die besonders viel eingeschwemmten Bernstein enthält. Der Bernstein wird hier im Tagebau gewonnen. Marine Bernstein-Lagerstätten sind nicht die Entstehungsorte ihrer Harze. Der Entstehungsort des Baltischen Bernsteinwaldes wird im Bergland Fennoskandiens vermutet. Die im Harz eingeschlossenen und im Bernstein überlieferten Pflanzen und Tiere repräsentieren das Ökosystem des alttertiären Bernsteinwaldes.

Ein Überblick über die Häufigkeitsverteilung der angeflogenen Wasserinsekten zeigt, dass alle zu erwartenden Ordnungen vertreten sind (Abbildung 1). Wenn man Lichtfallen in Gewässernähe zum Nachweis von Wasserinsekten auswertet, kommen Zahlenverhältnisse zustande, die grob vergleichbar sind mit den im Bernstein nachgewiesenen Wasserinsekten. Zweiflügler (Diptera) mit den Zuckmücken (Chironomidae) als größte Familie überwiegen mit 43,3 Prozent, gefolgt von den Köcherfliegen (Trichoptera, Abbildung 2) mit 21,5 Prozent. Beide Ordnungen unterliegen dem Fliegenfalleneffekt und spielen überdies eine dominierende Rolle, weil sie unter den Wasserinsekten zur Schwarmbildung neigen. Im Gegensatz dazu lassen sich Libellen (Odonata, Abbildung 3) von derartigen Fallen nicht beeindruckt und sind mit nur 0,6 Prozent entsprechend seltener. Die meisten Steinfliegen (Plecoptera, Abbildung 4), Schlamm- (Megaloptera: Sialidae, Abbildung 5) und Schwammfliegen (Neuroptera: Sisyridae, Abbildung 6) gelten als träge Tiere; auch Wasserwanzen (Heteroptera: Nepomorpha) und Wasserkäfer (Coleoptera: Dytiscidae, Gyridae, Hydrophilidae, Scirtidae u.a., Abbildung 7) verirren sich eher unwillkürlich in derartige Harz- und Lichtfallen. Ein Ausnahme scheinen Eintagsfliegen (Ephemeroptera, Abbildungen 8 und 9) zu machen. Bei ihnen trifft der grobe Vergleich von Lichtfallen und Harzfallen nicht zu. In Lichtfallen sind sie mit einigen Arten recht häufig, in Harzfallen des Bernsteinwaldes aber deutlich seltener.

Der Baltische Bernstein birgt noch weitere Überraschungen, denn unter den Inkluden befinden sich auch

manche Larven von Wasserinsekten. Sie kamen eher zufällig und sicher nicht unter Wasser mit dem klebrigen Pflanzensaft in Berührung. Das Harz war dünnflüssig und viel flüssiger als Honig. In Gewässer tropfendes Harz wird weiter verdünnt und schnell fortgespült worden sein und hätte Wasserinsekten sicher nicht einbetten können.

Insektenschwärme und Hochzeitsflüge

Die Häufigkeit, mit der Wasserinsekten im Bernstein vorkommen, hat viel mit den Verhaltensweisen der amphibischen Tiere zu tun.

Wenn die Imagines geschlüpft sind und ihre Gewässer verlassen haben, neigen einige Arten zu einer verborgenen Lebensweise. Dazu gehören vor allem Schlamm- (Sialidae) und Schwammfliegen (Sisyridae), sowie viele Steinfliegen. Sie leben in Ufernähe und halten sich unter Steinen, im Totholz und vor allem unter den schattigen Blättern der Uferpflanzen auf. Sie sind meist träge, bevorzugen zur Fortbewegung die Beine und fliegen nur dann fort, wenn sie gestört werden. Sie gehören nicht zu den Insekten, die über Nacht regelmäßig Lichtfallen anfliegen oder auf andere Weise angelockt werden können. Entsprechend findet man sie selten in den Harzfallen des Bernsteinwaldes. Die weni-



ABB. 10 Im Bernstein eingefangener kleiner Teil eines Mückenschwarms.

gen Einschlüsse dieser Tiere im Bernstein machen immerhin deutlich, dass Bernsteinbäume auch in unmittelbarer Nähe der Gewässer standen.

Andere Wasserinsekten leben gesellig und versammeln sich in riesigen Schwärmen zu Hochzeitsflügen. Dazu zählen viele Mücken, Köcher- und Eintagsfliegen. Bei den Eintagsfliegen steigen die Männchen über ihren Gewässern senkrecht nach oben – bei manchen Arten sogar bis über die benachbarten Baumkronen. Danach lassen sie sich fallschirmartig fallen, um anschließend wieder aufzusteigen. Dieses Auf und Ab der schwärmenden Männchen provoziert offenbar die Weibchen, in den Schwarm hineinzufiegen, um sich oft für nur wenige Sekunden mit einem Männchen zu paaren [16]. Köcherfliegen orientieren sich bei ihren Schwarmflügen an den ufernahen Bäumen und Büschen, an denen entlang sie flussaufwärts ziehen [12]. Diese Vorgehensweise wird als Promenadenflug bezeichnet. In einer anderen Variante des Schwarmfluges, der vor allem an stehenden Gewässern beobachtet wird, bleiben die Köcherfliegen überwiegend ortstreu und schwärmen an den Uferbäumen bis in die Wipfelhöhen [11]. Sie bilden oft zu Hunderten einen Schwarm; aber nicht selten scheren einzelne Tiere kurzzeitig aus, um sich auf den Blättern und Zweigen ihres umschwärmten Baumes auszuruhen. Noch größere Schwärme mit mehreren tausend Teilnehmern können Mücken, meist Zuckmücken (Chironomidae), an Flüssen und Seen bilden. Auch hier sind es in der Regel die Männchen, die einen Schwarm bilden, in den die Weibchen zum Hochzeitsflug einfliegen. Wenn diese Schwärme sich nicht an benachbarten Büschen und Bäumen orientieren und sich stattdessen im freien Luftraum bewegen, nehmen sie abgerundete, fast kugelige Formen an und buchten in die Richtung aus, in der sich der Schwarm momentan bewegt. Manchmal bilden Mückenschwärme beeindruckende Rauchsäulen, die in Gewässernähe aufsteigen und schon von weitem zu beobachten sind [16].



ABB. 11 Eintagsfliege (Ephemeroptera, Siphonuridae).



ABB. 12 Zuckmückenpaar (Diptera, Chironomidae).



ABB. 13 Zuckmücken aus einem Schwarm (Diptera, Chironomidae).



ABB. 14 Köcherfliegenpaar (Trichoptera, Philopotamidae: Wormaldia aequalis).

Über den alttertiären Gewässern des Bernsteinwaldes veranstalteten die amphibischen Insekten gesellige Hochzeitsflüge (Abbildung 10). Diese Schwärme bilden den Fundus für die zahlreichen Inkluden von Wasserinsekten im Bernstein. Neben Einzeleinschlüssen kommen bei diesen schwärmenden Insekten Syninkluden von Massenvorkommen und von kopulierenden Paaren vor. Nur die Eintagsfliegen (Abbildung 11) machen eine noch ungeklärte Ausnahme: Von ihnen fehlen bislang Inkluden von Massenvorkommen und kopulierenden Paaren.

Männchen und Weibchen sind als kopulierende Paare im Bernstein generell sehr selten; doch bei Insekten, die zur Schwarmbildung neigen, ist die Trefferwahrscheinlichkeit deutlich höher. Man kann sich vorstellen, dass aus einem großen Schwarm einzelne Paare vom Wind verdriftet, an die nahegelegenen Bernsteinbäume getrieben und dort ins flüssige Harz gedrückt wurden. So werden regelmäßig kopulierende Paare unter anderem von Stelzenmücken (Limoniidae) [6], Gnitzen (Ceratopogoniidae) [21] und vor allem von Zuckmücken (Chironomiden, Abbildung 12) nachgewiesen, die alle auch zum Massenvorkommen im Bernstein neigen. Syninkluden mit vielen Individuen einer Art in einem Bernstein sind neben den nachgewiesenen Pärchen ein weiteres, wichtiges Indiz für die Schwarmbildung (Abbildung 13) und den Hochzeitsflug im eozänen Baltischen Bernsteinwald vor rund 40 bis 50 Millionen Jahren.

Bei den Köcherfliegen ist das Erscheinungsbild im Baltischen Bernstein ähnlich. Auch hier treten häufiger Paare auf, deren Arten zu den Familien Polycentropodidae, Philopotamidae und Psychomyiidae gehören (Abbildung 14). Diese Familien neigen – wie zu erwarten – zu Schwarmflügen, denn bei einigen Arten kommen nicht selten zehn bis 20 Tiere in einem Bernstein vor, der oft kaum größer ist als ein Kubikzentimeter (Abbildung 15). Die meisten Bernsteine sind leider so klein, dass sie nur Bruchstücke des gesamten Massenvorkommens erfassen und wir seine tatsächliche Größe nur errahnen können. Die häufigste schwarmbildende Art im Baltischen Bernstein ist *Lype sericea* (Psychomyiidae), gefolgt von *Holocentropus*- und *Plectrocnemia*-Arten (Polycentropodidae) und von Arten der Gattung *Wormaldia* (Philopotamidae). Beobachtungen und Untersuchungen von Schwarmflügen rezenter Köcherfliegen konzentrieren sich auf ganz andere Familien, die Hydropsychidae, Leptoceridae und Phryganeidae [11, 12]. Im Baltischen Bernstein kommen diese Familien aber recht selten vor und lassen keine Rückschlüsse auf Schwarmbildungen zu. Es ist noch ungeklärt, weshalb die Schwarmbildung von den Psychomyiiden, Polycentropodiden und Philopotamiden im alttertiären Bernsteinwald heute von anderen Familien übertroffen wird.

Die meisten Hochzeitsflüge der heute lebenden Köcherfliegen finden in der Dämmerung statt. Um das seitlich einfallende Streulicht zu nutzen und um weitere Lichtverluste in der Dämmerung zu minimieren, besitzen dämmerungs- und nachtaktive Insekten, so auch die Köcherfliegen, einen Antireflexbelag auf ihren Komplexaugen [1, 5]: Die Cornea-Oberfläche besteht aus schmalen, kegelförmigen, etwa 200 nm hohen Noppen, die im Abstand von etwa 200 nm gleichmäßig verteilt sind und eine so ge-

nannte „raue Cornea“ bilden. Diese gleichmäßig raue Oberfläche sorgt für einen weichen Übergang von dem niedrigbrechenden Medium der Luft ($n = 1,0$) zur hochbrechenden Cuticula der Cornea ($n = 1,5$) und wirkt durch den allmählichen Anstieg des Brechungsindex antireflektierend. Mit einer geschickten Präparation ist es uns gelungen, auch die Cornea-Oberfläche der Komplexaugen von Bernstein-Köcherfliegen zu untersuchen. Rasterelektronenmikroskopische Bilder (Abbildung 16a) von fossilen Komplexaugen zeigen die Struktur einer rauen Cornea-Oberfläche, die wir auch bei den rezenten Köcherfliegen beobachten. Die identische Noppenverteilung weist überzeugend darauf hin, dass Köcherfliegen bereits vor 40 bis 50 Millionen Jahren mit der Anpassung an die Dämmerung ihre abendlichen Hochzeitsflüge veranstalten konnten [19].

Auf der anderen Seite hinterließ die raue Cornea im Bernstein oft siebartige Abdrücke. Wenn nämlich die Komplexaugen durch Trocknung des Körpers während der Fossilisation kaum wahrnehmbar nur wenige Mikrometer schrumpften, dann wurden die Noppen der Cornea aus dem Bernstein herausgezogen (oder sie brachen ab) und hinterließen gleichmäßig gelöcherte Bernsteinoberflächen (Abbildung 16b). Zwischen diesen siebartigen Bernsteinabdrücken und den rauen Oberflächen von Komplexaugen entstanden nun Zwischenräume, die mit Luft gefüllt wurden. Diese Lufträume tragen zur Interferenz effektvoller Farbveränderungen bei und lassen die reflektierenden Augen der Köcherfliegen metallisch grün bis blau erscheinen [14, 19] (Abbildung 17).

Aquatische Larven im Bernstein

Evolutionsbiologisch gesehen haben die ursprünglich landlebenden Insekten frühzeitig in der Erdgeschichte den aquatischen Lebensraum erobert. Bei den meisten handelt es sich um amphibische Insekten, von denen zumindest die Larven ständig im Wasser leben. Sie verfügen über adäquate Atmungsorgane, steuern den osmotischen Wasserfluss, nehmen die Nahrung unter Wasser oft mit differenzierten Mundwerkzeugen auf und verfügen bei vielen Arten über ergänzende Bewegungsmechanismen [16, 18]. Sie sind vollständig dem Leben in ihren Gewässern angepasst – und doch erscheinen aquatische Larven unerwartet als Inkluden im Baltischen Bernstein.

Ein Beispiel sind die Larven von Köcherfliegen (Trichoptera): Sie leben in Bächen, Flüssen, Teichen und Seen, schlüpfen aus den Eiern, die zuvor von den Weibchen in Gewässernähe oder direkt ins Wasser abgelegt wurden, wachsen meist in fünf Stadien heran und verpuppen sich unter Wasser, bis die aus der Puppe geschlüpfte Imago das Gewässer verlässt. Abgesehen von wenigen terrestrischen Arten leben Köcherfliegen-Larven ausschließlich im Wasser. Viele von ihnen bauen sich aus Pflanzenteilen oder Steinchen einen transportablen Köcher, in dem sie den weichen Hinterleib verbergen und vor Verletzungen und Räubern schützen. Durch diesen röhrenförmigen Köcher zieht das Wasser dicht an den Larven vorbei und versorgt sie mit

dem nötigen Sauerstoff, der meist über Kiemen am Hinterleib aufgenommen wird. Die Larven stemmen sich mit Wülsten am ersten Hinterleibssegment gegen die Innenwand ihrer Köcher und bewegen wellenförmig den Hinterleib, um den Durchfluss zu begünstigen [16, 18].

Im Baltischen Bernstein werden immer wieder Larven von Köcherfliegen gefunden [17], obwohl sie wahrscheinlich auch damals ausschließlich im Wasser lebten. Weiter ist verwunderlich, dass diese Larven stets ohne einen schützenden Köcher im Bernstein vorkommen (Abbildung 18). Die zwei oder drei Wülste am ersten Hinterleibssegment belegen aber, dass es sich bei ihnen um köcherbauende Larven der Unterordnung Integripalpia handelt. Jeder Beobachter kennt das typische Verhalten lebender Larven, wenn sie gestört werden: Sie ziehen sich in ihre Köcher zurück. Wenn aber Wasser aus den Köchern fließt, weil der Beobachter die Köcher nicht unter Wasser, sondern außerhalb in der Hand hält, kommen die Larven allmählich wieder hervor und befreien sich schließlich und notgedrungen ganz vom Köcher, sobald er austrocknet. Diese Beobachtungen im Verhalten der Tiere lassen vermuten, dass die köcherlosen Larven im Bernstein von einer Austrocknung ihrer Gewässer überrascht wurden, ihre Köcher verließen und von herabtropfendem Harz der unmittelbar an den Gewässern stehenden Bernsteinbäume eingeschlossen wurden. Intermittierende Gewässer, die zeitweilig und unkontrolliert trocken fallen, können in gleicher Weise erklären, weshalb im Baltischen Bernstein auch Larven von Ruderwanzen (Corixidae) [15, 20] und Schwimmwanzen (Naucoridae, Abbildung 19) zu finden sind, da diese Wanzenlarven ebenfalls ihren aquatischen Lebensraum nicht ohne Not verlassen.

Im Bernstein überraschen auch die Larven von Eintagsfliegen (Abbildung 20), die ausschließlich zur Familie der Heptageniidae gehören [7, 15, 20]. Sie haben strömungsangepasste Lebensformen entwickelt und kommen in Europa gelegentlich im Bran-

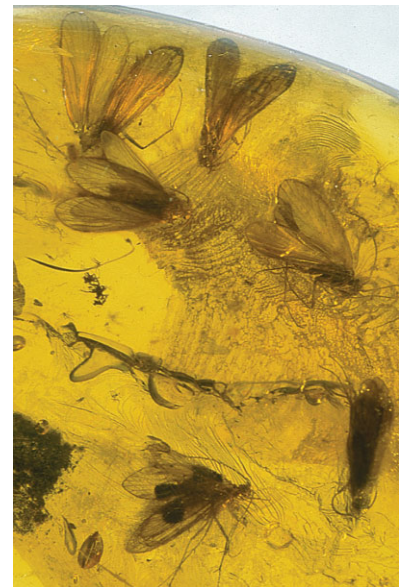


ABB. 15 Köcherfliegen aus einem Schwarm (Trichoptera, Polycentropodidae).

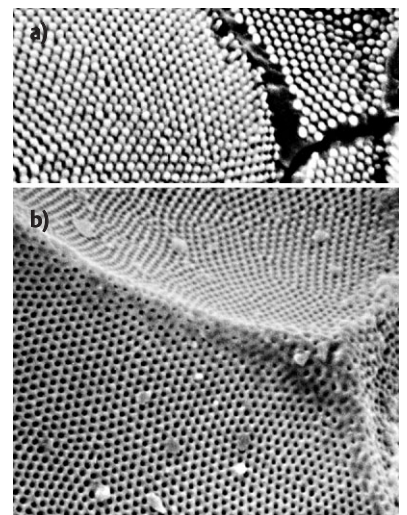


ABB. 16 a) Noppen („raue Cornea“) auf einem Ommatidium des Komplexauges von *Plectrocnemia clavata* (Trichoptera, Polycentropodidae). b) siebartiger Abdruck der rauen Cornea des Komplexauges im Bernstein (Abdruck von drei aneinanderstoßenden Ommatidien).



ABB. 17 Blaues Augenpaar einer Bernstein-Köcherfliege (Trichoptera, Polycentropodidae).

ABB. 18 Larve einer Köcherfliege (*Trichoptera, Phryganeidae*). Die Larve hat den Köcher verlassen.



ABB. 19 Larve einer Schwimmwanze (*Heteroptera, Nepomorpha, Naucoridae*).



ABB. 20 Larve einer Eintagsfliege (*Ephemeroptera, Heptageniidae*).



ABB. 21 Kopf der Eintagsfliegenlarve (*Ephemeroptera, Heptageniidae*).

dungsbereich größerer Seen vor, bewohnen aber vor allem die stärker strömenden Fließgewässer. Der Larvenkörper ist oben und unten (dorsoventral) abgeflacht, die Tiere leisten daher dem Wasser möglichst wenig Widerstand und schützen sich auf diese Weise davor, von der Strömung mitgerissen zu werden. Vorne bildet der flache Kopf einen abgerundeten Schild (Abbildung 21). Dahinter setzt sich die flache Körperform fort und wird durch die seitliche Lage der flach dem Boden aufliegenden Extremitäten noch weiter betont. Die Tiere bewegen sich unter und auf den Steinen im Flussbett und ernähren sich vom Aufwuchs.

Bei dieser Lebensweise der Eintagsfliegen fällt es schwer, sich vorzustellen, wie die strömungsliebenden Larven in die Harzfallen der Bernsteinbäume gelangen konnten. Wenn sich eine ausgewachsene Larve, die Nymphe, zur Subimago häutet, geschieht dies bei den meisten Arten unter Wasser am Gewässergrund. Die flugfähige Subimago steigt aus dem Wasser auf, aber als Larven verlassen die europäischen Heptageniiden ihre Gewässer nicht. Doch aus Asien wird auch von anderen Lebensweisen dieser Larven berichtet. In Japan leben die Heptageniidae-Larven von *Bleptus fasciatus* außerhalb von Fließgewässern auf Felsvorsprüngen, die durch Wasserspritzer vom benachbarten Wasserfall feucht gehalten werden, und aus Burma wird von der Heptageniidae *Epeorus bispinosus* berichtet, deren Nymphen sich tatsächlich mehrere Meter von ihren Gewässern wegbegeben können. Um die Lebensweisen im Baltischen Bernsteinwald vor 40 bis 50 Millionen Jahren verstehen zu können, reicht ein vergleichender Blick in die heimischen Gewässer oft nicht mehr aus. Nicht selten sind die nächsten Verwandten der im Baltischen Bernstein vorkommenden Organismen heute in Südostasien und anderen tropisch-subtropischen Gebieten verbreitet.

Das Vorkommen einer anderen Gruppe von aquatischen Larven im



Bernstein ist einfacher nachzuvollziehen: Wenn Käferlarven oder Larven der Schlammfliegen und sogar die seltenen und meist unvollständig erhaltenen Libellenlarven im Bernstein vorkommen, handelt es sich meistens um ausgewachsene Larven. Sie verlassen ihre Gewässer, um mit dem Wechsel vom Wasser zum Land die terrestrische Phase ihres amphibischen Lebenszyklus zu beginnen. Die Libellenlarven klettern außerhalb der Gewässer an Schilf, an nahen Baumstämmen oder an anderen Anhöhen in Ufernähe empor, um sich bei hinreichender Trockenheit und Wärme zu elegant fliegenden Libellen zu häuten. Wahrscheinlich wurden die im Bernstein überlieferten Larven auf dem Weg zu ihren Häutungsplätzen von herabtropfendem, klebrigen Harz überrascht. Doch vollständig erhaltene Libellenlarven und erwachsene Libellen sind im

Bernstein selten. Diese Tiere sind meist kräftig genug, um sich wieder aus dem Harz zu befreien, auch wenn dabei Flügelreste oder bei den Larven sogar Mundwerkzeuge zurückbleiben [21]. Bei den holometabolen Wasserkäfern und Schlammfliegen wird das Puppenstadium außerhalb der Gewässer verbracht, meist im feuchten, lockeren Erdreich, bis zu fünf Meter von den Gewässern entfernt. Im Bernsteinwald wurden einige schlüpfbereite Larven auf dem Weg zu ihrer Puppenhöhle vom Harz der nahen Bernsteinbäume überschüttet. Davon zeugen Dytisciden- [15] und Gyriniden-Larven (Abbildung 22) und *Sialis*-Larven (Abbildung 23).

Die Genese des Bernsteins

Das Bild, das vor unseren Augen vom Bernsteinwald entsteht [21], zeigt eine Berglandschaft, von deren mittelgebirgigen Höhenlagen viele Bäche zu Tal fließen und sich in den Niederungen zu Fließgewässern vereinigen. In den Bernsteinen finden sich Chironomiden [10], die Quellbäche bewohnen, rheophile Eintagsfliegen, Steinfliegen und vor allem Köcherfliegen, die heutigen Arten nahe verwandt sind und deren Larven in Bergbächen oder talwärts in größeren Fließgewässern leben [13]. Bei genauerer Betrachtung der Genese des Bernsteins sind Fließgewässer und immer wiederkehrende Überschwemmungen unerlässlich. Ohne häufige Überflutungen, die das Harz aus dem Totholz ausschwemmten, im Wasser vor der zerstörerischen Wirkung durch Oxidation und Austrocknung schützen und über Flüsse ins Meer abtransportierten, wäre Baltischer Bernstein nicht entstanden.

Neben Fließgewässern befanden sich im Bernsteinwald auch zahlreiche stehende Gewässer, wovon eine Reihe weiterer Insekteneinschlüsse zeugen: Eintagsfliegen und Köcherfliegen aus Gattungen, deren Larven kleinere Seen oder Tümpel bewohnen, die im Baltischen Bernstein relativ selten anzutreffenden Schlammfliegen (*Sialidae*), deren Lar-

ven in Gewässern mit geringer Fließgeschwindigkeit sowie in Stillgewässern leben, sowie die tümpelbewohnenden Sumpfkäfer und ihre Larven (Scirtidae) [15, 20]. Die Grundlage für unsere Vorstellungen vom Bergwald und seinen Gewässern bildet das Aktualitätsprinzip, nach dem die Gegenwart der Schlüssel der Vergangenheit ist und die Lebensgewohnheiten der rezenter Arten auf ihre nahe verwandten Bernsteinarten derselben Gattungen übertragen werden.

Geologische und paläoklimatische Studien machen wahrscheinlich [2, 3, 4], dass sich der Bernsteinwald über einen Zeitraum von mehr als zehn Millionen Jahren über das eozäne Fennoskandien erstreckte, wobei ein subtropisch-tropisches Klima in den nördliche Breiten vorherrschte. Die Pole waren eisfrei; Spitzbergen hatte eine subtropische Vegetation. Der Temperaturabfall gegen Ende des Eozäns machte den Bernsteinwald in Fennoskandien zunichte und führte Nordeuropa kontinuierlich in die Eiszeit und das gemäßigte Klima unserer heutigen Zeit. Dieser Klimawechsel veränderte auch die aquatische Insektenfauna. Von den Köcherfliegen des subtropischen Bernsteinwaldes beispielsweise zählten knapp 50 Prozent aller Arten zur Familie der Polycentropodidae. Sie erreichen heute nur noch einen Anteil von sieben Prozent an der rezenten Köcherfliegenfauna in Europa. Dafür dominiert die artenreiche Familie der Limnephilidae, die ein gemäßigttes Klima bevorzugt und in der fossilen Fauna des Baltischen Bernsteinwaldes völlig fehlt [13, 15].

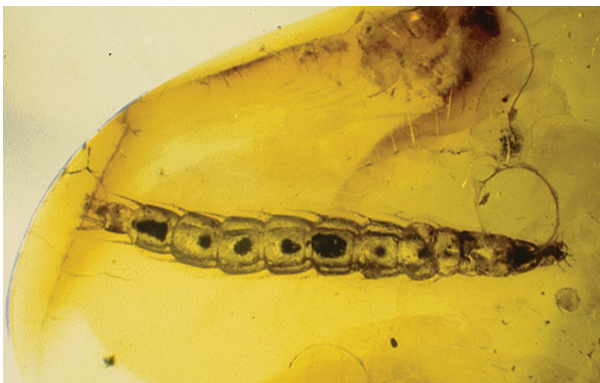


ABB. 22 Larve eines Taumelkäfers (Coleoptera, Gyrinidae).

Zusammenfassung

Wasserinsekten im Baltischen Bernstein sind Zeitzeugen für den gewässerreichen alttertiären Bergwald, in dem sie als amphibische Insekten lebten. Sie weisen auf Still- und Fließgewässer hin und postulieren eine Berglandschaft. Die schwarmbildenden Dipteren und Trichopteren sind überproportional im Bernstein vertreten, während alle weiteren Wasserinsekten und vor allem ihre Larven seltener vorkommen, aber dennoch wertvolle Indikatoren für aquatische Lebensgemeinschaften und Lebensräume in der geologischen Zeit vor 40 bis 50 Millionen Jahren sind.

Literatur

- [1] C.G. Bernhard, W.H. Miller, A.R. Möller, The Insect Corneal Nipple Array, *Acta physiol. scand. Suppl.* **1965**, 243, 1-79.
- [2] B. Buchardt, Oxygen isotope palaeotemperatures from the Tertiary period in the North Sea Area, *Nature* **1978**, 275, 121-123.
- [3] T. Crowley, G. North, *Paleoclimatology*, Oxford University Press, 1991.
- [4] L.A. Frakes, *Climates through Geologic time*, Elsevier, Amsterdam, 1979.
- [5] K. Hamdorf, Sehen, in: M. Gewecke (Hrg.), *Physiologie der Insekten*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1995, 251-312.
- [6] J.W. Janzen, *Arthropods in Baltic Amber*, Ampyx Verlag, Halle, 2002.
- [7] S.G. Larson, *Baltic Amber – a Palaeobiological Study*, *Entomograph*, **1978**, 1, 1-192.
- [8] D. Schlee, W. Glöckner, *Bernstein – Bernsteine und Bernstein-Fossilien*, *Stuttgarter Beitr. Naturk. C* **1978**, 8, 1-72.
- [9] N. Sendel, *Historia succinorum corpora aliena involventium et naturae opere pictorum et caelatorum es Regiis Augustorum cimeliis Dresdae conditis aeri insculptorum conscripta*, Gleditschium, Lipsiae (Leipzig), 1742.
- [10] F. Seredusz, *Wasserinsekten des Baltischen Bernsteins unter besonderer Berücksichtigung der Chironomiden*, Diss. Universität Köln, 2004.
- [11] J.O. Solem, *Swarming and habitat segregation in the family Leptoceridae*, *Norw. J. Entomol.* **1978**, 25, 145-148.
- [12] J.O. Solem, *Adult behaviour of North European Caddisflies*, *Series Entomologica* **1984**, 30, 375-382.
- [13] G. Ulmer, *Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins*, *Beitr. Naturk. Preussens* **1912**, 10, 1-380.
- [14] W. Weitschat, W. Wichard, *Farbeffekte bei Komplexaugen von Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera) im Bernstein*, *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg* **1992**, 73, 223-233.
- [15] W. Weitschat, W. Wichard, *Atlas of Plants and Animals in Baltic Amber*, Pfeil Verlag, München, 2002.
- [16] C. Wesenberg-Lund, *Biologie der Wasserinsekten*, Springer 1943, Reprint, Koeltz Scientific Books, 1989.
- [17] W. Wichard, *The caddisflies (Trichoptera) of Baltic amber – fossil larvae*, *Nova Suppl. Entomologica* **2002**, 15, 81-87.
- [18] W. Wichard, W. Arens, G. Eisenbeis, *Atlas zur Biologie der Wasserinsekten*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1995.
- [19] W. Wichard, A. Gras, H. Gras, D. Dreesmann, *Antireflexbelag und Schillerfarben auf den Augen von Köcherfliegen im Bernstein (Trichoptera)*, *Entomol. Gener.* **2005**, 27 (3/4).
- [20] W. Wichard, W. Weitschat, *Wasserinsekten im Bernstein – eine paläobiologische Studie*, *Entom. Mitt. Löbbecke-Museum + Aquazoo Düsseldorf* **1996**, 4, 1-122.
- [21] W. Wichard, W. Weitschat, *Im Bernsteinwald*, Gerstenberg Verlag, Hildesheim, 2004.

Der Autor



Wilfried Wichard, geboren 1944, nach seiner Promotion 1973 (Prof. Dr. H. Bick, Bonn) wissenschaftlicher Assistent am Institut für Cytologie der Universität Bonn, danach Biologielehrer am Kardinal-Frings-Gymnasium Bonn, seit 1995 C4-Professor für Biologie und ihre Didaktik (Zoologie) an der Universität Köln. Schwerpunkte seiner Forschungsarbeiten sind die Ökophysiologie und Evolutionsbiologie von Wasserinsekten und die Paläobiologie des Bernsteins.

Korrespondenz:

Prof. Dr. Wilfried Wichard, Institut für Biologie und ihre Didaktik, Universität Köln, Gronewaldstr. 2, D-50931 Köln.
Email: Wichard@uni-koeln.de



ABB. 23 Larve einer Schlammfliege (Megaloptera, Sialidae).