

# Santana

## Die Schatzkammer fossiler Insekten

Günter  
Bechly

*Unter den relativ wenigen nennenswerten Fundstellen kreidezeitlicher Insekten ist die Santana-Formation im Nordosten Brasiliens die mit Abstand bedeutendste. Dazu macht sie die große Anzahl der Funde, ihre exzellente Erhaltung und die Vielfalt der Insektenfauna, die bereits wesentlich „moderner“ scheint, als diejenige der oberjurassischen Solnhofener Plattenkalke. In den Plattenkalken der Santana-Formation finden sich die ältesten bekannten fossilen Vertreter einiger Insektengruppen, die zuvor lediglich aus tertiärem Bernstein oder sogar nur rezent bekannt waren. Mehrere Insektengruppen können in dieser Arbeit erstmals für die Santana-Fauna nachgewiesen werden, darunter der erste mesozoische Silberfisch und die erste mesozoische Holzfliege. Zum ersten Mal nachgewiesen wird auch die Ordnung der Geißelskorpione.*

### **Vor 120 Millionen Jahren...**

„Eine Brackwasser-Lagune im Nordosten Brasiliens – die Luft flimmert in der Hitze der Mittagssonne. In der trockenen Ufervegetation tummeln sich zahllose Insekten: Schmetterlinge flattern von Blüte zu Blüte, Wespen und Raubfliegen jagen nach Beute, Singzikaden zirpen, um Partner zu werben, Wanzen saugen an Pflanzenstängeln, Vogelspinnen und Skorpione stellen den zahlreichen Schaben und Heuschrecken nach und am Boden lauern Ameisenlöwen in ihren Fangtrichtern auf unvorsichtige Ameisen. Über den Wasserflächen schwirren Libellen, im Wasser jagen ihre Larven sowie Wasserwanzen und Wasserkäfer.“ Eine Naturstudie aus dem letzten Brasilienurlaub? Keineswegs, denn die

Libellen teilen den Luftraum mit Flugsauriern, an Land suchen Dinosaurier nach Nahrung und Westafrika ist lediglich 150 km entfernt, denn beschrieben wird hier nicht das Brasilien von heute, sondern zur Zeit der Unterkreide, als sich gerade Südamerika und Afrika trennten und dabei den Südatlantik bildeten.

### **Eine herausragende Fundstelle**

Daß diese Beschreibung nicht nur einer lebhaften Fantasie entspringt, sondern auf Fakten beruht, verdanken wir einer einzigartigen Fundstelle, den Plattenkalken der Santana-Formation. Ein besonderer Glücksfall ist, daß sie uns ausgerechnet aus der Kreidezeit eine Vielzahl fossiler Insekten liefert. Noch vor wenigen Jahrzehnten

*Eine große Wanderausstellung mit Fossilien der Santana-Formation, die erstmals anlässlich der Mineralientage vom 21.–23. Nov. '97 in München gezeigt wurde, ist noch bis Mitte Juni im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe zu besichtigen, danach im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. (Mitte Juni–September) und im Museum für Naturkunde in Berlin (Okt.–Dez. '98).*

nämlich schrieb der berühmte deutsche Entomologe Willi HENNIG (1969) in seinem Standardwerk „Die Stammesgeschichte der Insekten“: „Einer der beklagenswertesten Mängel in unseren Kenntnissen der Stammesgeschichte der Insekten ist das fast völlige Fehlen von Fossilfunden aus der Kreide.“

In der Zwischenzeit wurde neben der Santana-Formation eine ganze Reihe weiterer Fundstellen kreidezeitlicher Insekten bekannt, so z. B. in Südeuropa (Weald), Spanien (Sierra de Montsec und Las Hoyas), G. U. S. (Magadan, Süd-Kasachstan und Transbaikal), West-Mongolei, VR China (Gansu, Hebei, Shandong, Liaoning und Innere Mongolei), Botswana (Orapa), Südwest-Ägypten (Abu Ras), U. S. A. (Fox Hill in Colorado), Australien (Koonwarra in Victoria). Kreidezeitliche Insekten lieferten ebenso die Bernsteine aus dem Libanon, Sibirien (Taimyr), Spanien (Alava), Frankreich (Pariser Becken und Bezonais), Kanada (Cedar Lake und Medicine Hat) sowie Alaska und New Jersey (U. S. A.). Von einigen dieser Fundstellen sind jedoch nur wenige Exemplare bekannt geworden. In Abu Ras in Ägypten wurden beispielsweise gerade mal 25 fossile Insekten gefunden und in Koonwarra in Australien nur etwa 70. So erhält die Santana-Formation angesichts der überwältigenden Vielfalt ihrer Insektenfauna (vermutlich mehr als 250 Arten, jedoch erst etwa 140 davon beschrieben) eine herausragende Bedeutung. Hinzu kommen die exzellente Qualität der Erhaltung und die enorme Anzahl: Weit mehr als 15.000 fossile Insekten wurden bislang geborgen und finden sich nun in den Sammlungen des Museu de Zoologia in São Paulo (mehr als 3.000 Exemplare), American Museum of Natural History in New York (etwa 5.000 Exemplare), Museum & Institute of Natural History in Kitakyushu, Tokyo University und National Science Museum in Tokyo (über 1.000 Exemplare), Musée National d'Histoire Naturelle in Paris, Geology Department der Universität Leicester und Natural History Museum in London. Kleinere Sammlungen besitzen auch die Natur-

kundemuseen von Santana do Cariri, Crato, Mailand, Karlsruhe, Frankfurt, Stuttgart und das Jura-Museum Eichstätt. Neben dem baltischen Bernstein ist die Santana-Formation somit die bedeutendste Fundstelle fossiler Insekten überhaupt.

### **Pflanzen, Gliedertiere und Wirbeltiere**

Außer für fossile Insekten und andere Gliederfüßer (z. B. Skorpione, Spinnen, Geißelskorpione, Walzenspinnen und Tausendfüßer) wurde diese Fundstelle auch bekannt für hervorragende fossile Pflanzen und insbesondere für Geoden mit sehr gut erhaltenen Wirbeltieren. Unter den Gefäßpflanzen finden sich Farne, Nadelbäume (z. B. Araukarien) und Gnetatae, aber vor allem auch frühe Blütenpflanzen (Angiospermen) einschließlich Blüten und Früchten.

Bei den Wirbeltieren dominieren zwar die Fische, aber sehr bekannt wurden auch die verschiedenen Flugsaurier, sowie Eidechsen, Schildkröten, Krokodile und wenige Dinosaurier. Neben einigen Vogelfedern wurde von Michael Schwickert (Sulzbachtal) sogar das Bruchstück eines Vogelflügels gefunden, das sich nun im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. befindet.

### **Geographie und Geologie**

Die Santana-Formation ist in einer trockenen Hochlandregion in der Caatinga im Nordosten Brasiliens gelegen, im Süden des Bundesstaates Ceará. Die nächstgelegenen Ortschaften sind Nova Olinda, Santana do Cariri, Tatajuba, Cascatta und Crato. Die nächste größere Stadt ist Juazeiro do Norte. Die Plattenkalk-Steinbrüche ähneln denen von Solnhofen und liegen vor allem in der Umgegend von Nova Olinda, an den nördlichen Abhängen des Araripe-Plateaus mit 225 km Ost-West-Ausdehnung und etwa 75 km Nord-Süd-Ausdehnung sowie einer Höhe von 600–900 m über dem Meeresspiegel.

Die Anhebung des kreidezeitlichen Araripe-Beckens zu dem heutigen tafelartigen Mittelgebirge geschah in der Oberen Kreide, im Zusammenhang mit der Ausbildung des Südatlantiks durch das Auseinanderdriften

des südamerikanischen und afrikanischen Kontinents.

Der Abbau der Santana-Plattenkalke erfolgt hauptsächlich zur Herstellung von Fliesen- und Klinkersteinen. Die als „Nebenprodukt“ gewonnenen Fossilien werden inzwischen auf fast jeder größeren Fossilienbörse angeboten. Die Steinplatten ähneln oberflächlich den Solnhofener Plattenkalken, obwohl sie eine völlig andere Entstehung haben (siehe unten). Die Gesteinsmatrix besteht zu 99% aus Kalzit (= Kalziumkarbonat) bzw. Dolomit, mit Spuren von Apatit (= Kalziumphosphat) und Pyrolusit (= Magnesiumoxid).

Auf präkambrischem Urgestein liegt eine etwa 700 m mächtige Schicht mesozoischer Sedimente, beginnend mit der sogenannten Brotas-Gruppe (= Val do Cariri-Gruppe) mit 300 m mächtigen Sandsteinen und Schiefern des Oberen Jura. Darüber liegt die maximal 400 m mächtige Araripe-Gruppe, mit der Santana-Formation, deren Alter auf der Grundlage von fossilen Pollen, Muschelkrebsen und Fischen auf Untere Kreide (Aptium und Albium) bestimmt wurde. Über der Santana-Formation liegen die rötlichen Sandsteine und Konglomerate der Exu-Formation, die auf Oberes Albium bis Cenoman (unterste Oberkreide) datiert wurde und nahezu fossilfrei zu sein scheint.

Innerhalb der Santana-Formation werden mehrere Schichtglieder unterschieden, die neuerdings auch als eigene Formationen eingestuft werden (MARTILL 1993): Das Crato-Member ist das unterste Schichtglied der Santana-Formation. Es beinhaltet insbesondere feinflaminierte, dolomitische Plattenkalke von 3–8 m Schichtdicke („Nova Olinda-Member“ sensu MARTILL 1993), in denen die Mehrzahl der Insektenfossilien gefunden wurde. Die Ablagerung der Plattenkalke des Crato-Schichtgliedes wurden i.d.R. auf Oberes Aptium bis Unteres Albium datiert, wenngleich von einigen Autoren auch ein erheblich höheres Maximalalter (Unteres Barremium bis Oberes Aptium) vermutet wurde.

Zwischen Crato-Member und Romualdo-Member liegt das Ipubi-Member, eine Schicht von Evaporiten,

bestehend aus Gips und Anhydrit (= Kalziumsulfat), welche eine zunehmende Aussalzung und Austrocknung des Santana-Gewässers belegen.

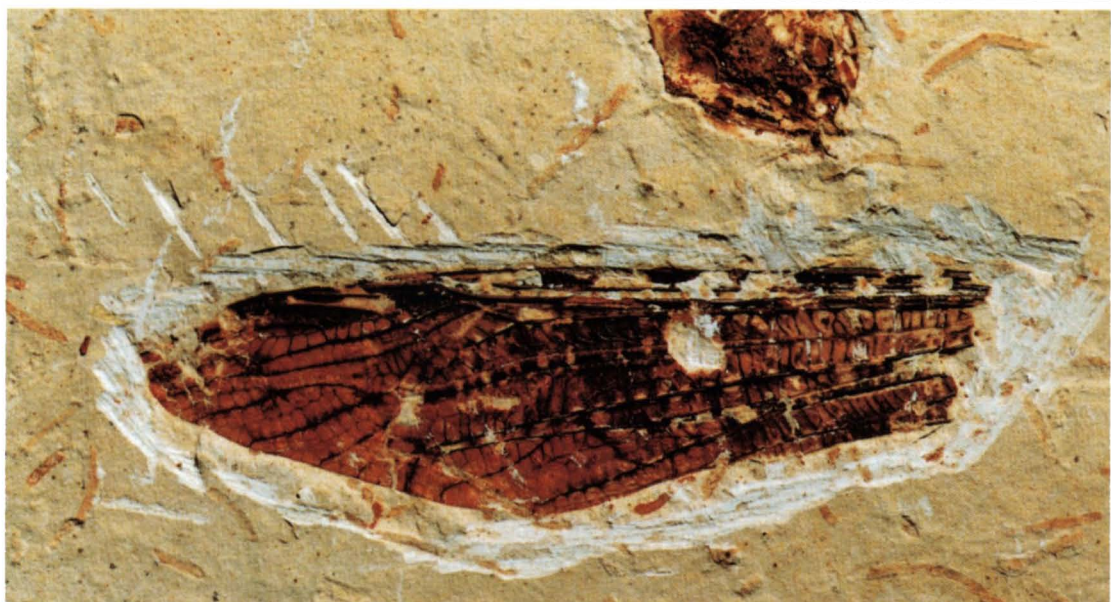
Das oberste Schichtglied der Santana-Formation ist das Romualdo-Member mit wechselnden Schichten von Schiefern, Plattenkalken und Sandsteinen. Es ist nur unzureichend datiert, nach allgemeiner Auffassung aber wohl zwischen dem Oberen Aptium und dem Cenoman in einem küstennahen Meeresbereich entstanden und enthält u. a. die Kalk-Konkretionen (Geoden) mit den berühmten Wirbeltierfossilien (Fische, Flugsaurier, etc.).

### **Fossilien des Crato-Schichtgliedes und Erhaltung der fossilen Insekten**

In den Plattenkalken des Crato-Member werden zahlreiche fossile Pflanzen und Gliedertiere gefunden, jedoch nur wenige Wirbeltiere. Relativ häufig sind lediglich Jungfische von *Dastilbe elongatus*, der zur Familie der Milchfische zählt (Teleostei: Ostariophysi: Gonorynchiformes: Chanidae). Selten sind eine zweite Art der Gattung *Dastilbe* und die Raubfischgattung *Cladocycilus*. Außerdem wurden ein Frosch, drei Flugsaurier (SCHWICKERT, pers. Mitt.; FREY & MARTILL, in Vorber.) und mehrere Vogelfedern gefunden. Laut Michael Schwickert (Sulzbachtal) und Dr. Eberhard Frey (Karlsruhe) kommen gelegentlich auch Reste von Krokodilen, komplette Wasserschildkröten und Eidechsen vor.

Die Insekten finden sich gehäuft zu den Rändern des ehemaligen Araripe-Beckens hin. Ihre Erhaltung ist verblüffend gut, da sie meist vollständig und nur wenig verdrückt sind. Die Mehrzahl der Insekten ist mit limonitisiertem Körper (Brauneisen-Erhaltung) und kalzitgefüllten Hohlräumen überliefert. Einige Stücke sind allerdings organisch erhalten und gelegentlich schwach pyritisiert, was eine Farberhaltung vortäuschen kann, wenngleich eine echte Erhaltung von Pigment- und Strukturfarben durchaus vorkommt. Nicht selten sind bei beiden Erhaltungsformen Feinstrukturen zu erkennen, z.B. Borsten, Facetten der Komplexaugen und sogar Mikroskulpturierungen der Körper-





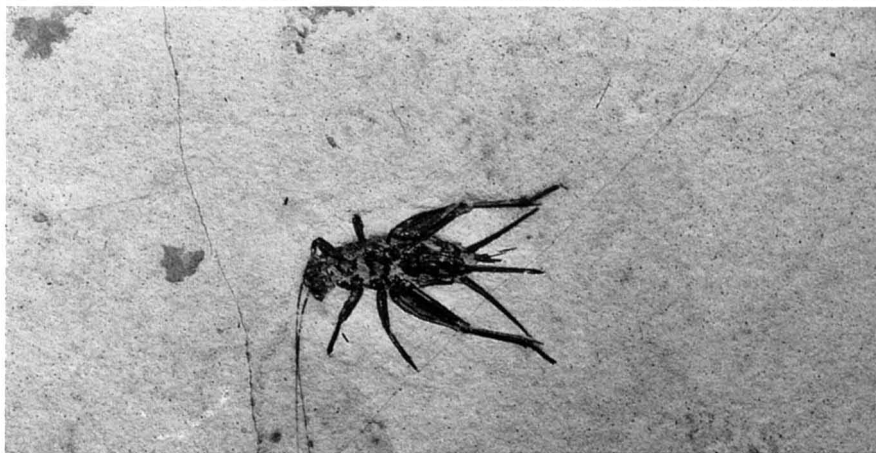




Oben: Eine Riesenswasserwanze (Heteroptera: Belostomatidae), ca. 43 mm, die noch heute im tropischen Südamerika häufig zu finden ist (Exemplar B 122, Senckenberg-Mus.).

Mitte: Sehr schön erhaltene Grille (Saltatoria: Ensifera: Grylloidea) (Exemplar B86, Tokyo Univ.). Körperlänge 15 mm.

Unten: Ein Fadenhaft (Planipennia: Nemopteridae), 24 mm



Linke Seite:  
Oben: Erster neuweltlicher Nachweis eines Vertreters der Netzflüglerfamilie Kalligrammatidae (Planipennia) 71 mm (Exemplar B63, Senckenberg-Mus.).

Mitte: Ein rätselhafter Insektenflügel (54 mm), vermutlich eines Netzflüglers (Exemplar B 124, Tokyo Univ.).

Unten: Eine Ameisenjungfer in Rückenlage (Planipennia: Myrmeleontidae), 47 mm (Exemplar B118, Senckenberg-Mus.).

oberfläche (z. B. auf den Flügelmalen der Kleinlibellen). Sowohl der Erhaltungszustand als auch der ästhetische Reiz durchschnittlicher Insektenfossilien aus Santana ist i. d. R. besser als bei den besten „Sahnestücken“ aus

Solnhofen. Bei den Plattenkalken der Santana-Formation handelt es sich also um eine typische Konservat-Lagerstätte.

(wird fortgesetzt)

# Santana – Forschungsgeschichte und Fauna

Teil 1 dieses Beitrages erschien in Hef 2/1998.

Eine große Wanderausstellung mit Fossilien der Santana-Formation, die erstmals anlässlich der Mineralientage vom 21.–23. Nov. '97 in München gezeigt wurde, ist noch bis Mitte Juli im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe zu besichtigen, danach im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. (Mitte Juli–September) und im Museum für Naturkunde in Berlin (Okt.–Dez. '98).

## Forschungsgeschichte

Entdeckt wurden die Fossilien der Santana-Formation im April 1819 durch die beiden berühmten bayerischen Naturforscher Johann Baptist von SPIX und Carl Friedrich Philipp von MARTIUS bei einer Forschungsreise im Auftrag des Königs Maximilian I. von Bayern. Allerdings fanden sie noch keine fossilen Insekten, sondern „nur“ Geoden mit fossilen Fischen.

Als erste fossile Insekten wurden ein paar Eintagsfliegenlarven von COSTA-LIMA (1950) dokumentiert. Intensive paläoentomologische Studien der Santana-Fauna begannen jedoch erst Mitte der achtziger Jahre durch BRITO (1984) und wurden danach insbesondere von Dr. Rafael MARTINS-NETO (1987–1992) vom Zoologischen Museum in São Paulo fortgesetzt. Aus diesem Grunde sind, mit Ausnahme der Eintagsfliegenlarve *Protoligoneuria limai*, in CARPENTERS (1992) zweibändiger „Bibel“ der Paläoentomologie noch keinerlei Santana-Insekten erwähnt, da in diesem Standardwerk lediglich die Literatur bis 1983 berücksichtigt wurde.

Derzeit werden insbesondere die Libellen der Santana-Formation durch Dr. André Nel (MNHN, Paris) und den Autor dieses Artikels intensiv bearbeitet, was zu einer Verdoppelung der bisher bekannten Artenzahl auf etwa 31 Libellenarten geführt hat, von denen allerdings einige noch nicht beschrieben sind (BECHLY, in Vorber.). Die Mehrzahl der neuen Libellenarten und Neunachweise in dieser Arbeit wurden vom Autor in den umfangreichen Sammlungen von Michael

Schwickert (m.s.-fossil) in Sulzbachtal entdeckt.

## Insektenfauna der Santana Plattenkalke

Inzwischen wurden Vertreter aus fast allen heutigen Insektenordnungen gefunden. Die mit Abstand zahlreichste Gruppe bilden die Heuschrecken, gefolgt von den Schaben und Wanzen. Mit Ausnahme der Eintagsfliegen, Libellen, Heuschrecken, Zikaden und Netzflügler, wurden die Funde zum Großteil noch nicht wissenschaftlich beschrieben. Insbesondere von einer intensiven Bearbeitung der Käfer, Wanzen und Schaben sowie der Fliegen und Wespen sind daher zahlreiche neue Arten zu erwarten.

Eine Liste der bislang nachgewiesenen Insektengruppen findet sich in MARTILL (1993). Abgesehen von den unten näher beschriebenen Neunachweisen fand der Autor inzwischen auch eine Reihe neuer Gruppen (BECHLY unveröffentl.): Doppelschwänze (Diplura), Gottesanbeterinnen (Mantodea), Riesenzikaden (Palaeontinoidea), Bachhafte (Osmylidae), Holzwespen (Siricidae) und die Fliegenfamilie Xylomyidae. Bislang noch nicht nachgewiesen sind lediglich die Notoptera oder Grylloblattodea, deren Vorkommen heute auf einige kalte Gebirgsregionen der Nordhalbkugel beschränkt ist, sowie die kleinen bodenlebenden oder parasitischen Gruppen, wie Beintastler (Protura), Springschwänze (Collembola), Felsenspringer (Archaeognatha), Bodenläuse (Zoraptera), Tarsenspinner (Embioptera), Haarlinge und Federlinge („Mallophaga“), Tierläuse (Anoplura), Fransenflügler (Thysanoptera), Blattflöhe, Blattläuse und Schildläuse (Sternorrhyncha), Fächerflügler (Strepsiptera) und Flöhe (Siphonaptera). Das an-



gebliche Vorkommen von Coleorrhyncha (= Peloridiomorpha), nahe Verwandte der Wanzen, ist noch recht zweifelhaft, zumal die rezenten Vertreter ausschließlich in den feuchtkalten *Nothofagus*-Wäldern Patagoniens, Tasmaniens und Neuseelands vorkommen. Auffällig ist auch das Fehlen „höherer“ Fliegen (Cyclorrhapha), von denen allerdings die meisten Gruppen ohnehin erst seit dem Tertiär bekannt sind, mit Ausnahme weniger Arten aus dem kreidezeitlichen Bernstein Nordamerikas und Sibiriens sowie einer Art aus dem Oberjura von Kasachstan (*Palaeophora*).

Eine Besonderheit der Insektenfauna der Santana-Formation sind die Kamelhalsfliegen (Raphidioptera), die rezent in den Neotropen (Lateinamerika) fehlen. RUMBUCHER (1995) beschrieb zwei neue Netzflüglergattungen, die er den Blattlauslöwen (Hemerobiidae) zuordnete, die ebenfalls zuvor weder fossil noch rezent aus den Neotropen bekannt waren. Diese Arbeit ist allerdings mit einigen Fehlern und Unzulänglichkeiten behaftet. Z. B. meint der Autor bei *Brasilopsychopsis* „keine Spur“ der Hinterflügel zu erkennen, obwohl diese sogar auf dem Foto deutlich zu sehen sind; fast alle aufgezählten fossilen Hemerobiidae gehören zu anderen Familien; bei den Beschreibungen fehlt die Festlegung von Typusart bzw. Holotypus; und schließlich bezeichnet der Autor den Fundort als im „südlichen Brasilien“ gelegen. Da zudem die Beschreibung der beiden Taxa keine brauchbaren Hinweise liefert, ist deren korrekte Einordnung leider kaum möglich, zumal sich die Typusexemplare in einer unzugänglichen Privatsammlung befinden. Immerhin kann jedoch festgestellt werden, daß zwar *Brasilopsychopsis* tatsächlich eine Hemerobiidae zu sein scheint, dies aber für *Cratopsychopsis* mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, da diese Gattung eine sogenannte „vena triplica“ besitzt, die ein abgeleitetes Merkmal der Netzflüglerfamilie Psychopsidae und ihrer fossilen Verwandten ist. Innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe zeigt *Cratopsychopsis* durch den langen und gestreckten Verlauf der „vena triplica“ am ehesten Übereinstimmungen mit der ausgestorbenen Familie Brongniartiellidae, zu der auch die Gattung *Mesopsychopsis* zählt (contra RUMBUCHER 1995, der diese Gattung fälschlich den Hemerobiidae zurechnet). *Cratopsychopsis* wird daher hier als erster kreidezeitlicher Vertreter der Brongniartiellidae angesehen, die zuvor nur im Oberjura von Solnhofen und Kasachstan gefunden wurden.

Zu den erwähnten fossilen Verwandten der Psychopsidae zählen auch die schmetterlingsähnlichen Kalligrammatidae, die bis-

lang ebenfalls nur aus dem Oberjura von Solnhofen und Kasachstan sowie der Unterkreide Spaniens bekannt waren, also zuvor noch nie in der Neuen Welt gefunden wurden. Daher überrascht die Entdeckung, daß diese Familie auch ein Bestandteil der Santana-Fauna war, wie hier erstmals belegt werden kann (Abb. Heft 2/98, S. 98 oben, man beachte die charakteristischen, erhabenen Augenflecken). Das schöne Exemplar befindet sich nun im Senckenberg-Museum in Frankfurt.

Als erstes mesozoisches Exemplar der Ordnung Zygentoma und erstes primär flügelloses Insekt der Santana-Formation wird ein Silberfisch nachgewiesen, der ebenfalls im Senckenberg-Museum aufbewahrt wird. In Abb. 3, S. 154 wird die erste sichere Larve aus der Netzflügler-Überfamilie Myrmeleontoidea gezeigt. Da deren Hinterleib keine seitlichen Auswüchse hat wie etwa bei den Schmetterlingshaften (Ascalaphidae) und Nymphidae und der Brustbereich auch nicht zu einem dünnen „Hals“ verschmälert ist wie bei den Fadenhaften (Nemopteridae), handelt es sich sehr wahrscheinlich um einen Ameisenlöwen, also die Larve einer Ameisenjungfer (Myrmeleontidae). Die von GRIMALDI (1991) und RUMBUCHER (1995: Abb. 6) abgebildete, angebliche Myrmeleontiden-Larve ist wohl eher eine Wanze aus der Familie Cimicidae, was dann ebenfalls ein Neunachweis für die Santana-Fauna wäre.

Unter den Insekten der Santana-Formation finden sich die ältesten oder sogar einzigen bekannten fossilen Vertreter einer Reihe rezenter Gruppen, z. B. der Oligoneuriidae, Potamanthidae und Euthyplociidae (Eintagsfliegen), Hemiphlebiidae (Kleinlibellen; BECHLY et al., im Druck), Achilidae (Zikaden), Hydrometridae (Teichläuferwanzen; NEL, im Druck), Rhopalosomatidae und Tiphidae (Wespen), Asilidae (Raubfliegen) sowie der Fliegenfamilie Xylomyidae und Xylophagidae und vermutlich auch der Wanzenfamilie Macroveliidae (Exemplar B91 in Slg. Tokyo Univ. Agric.). Erstmals kann hier auch das Vorkommen von Singzikaden (Cicadidae), Ameisenwanzen (Miridae) und der ursprünglichen Käfergruppe Archostemmata dokumentiert werden.

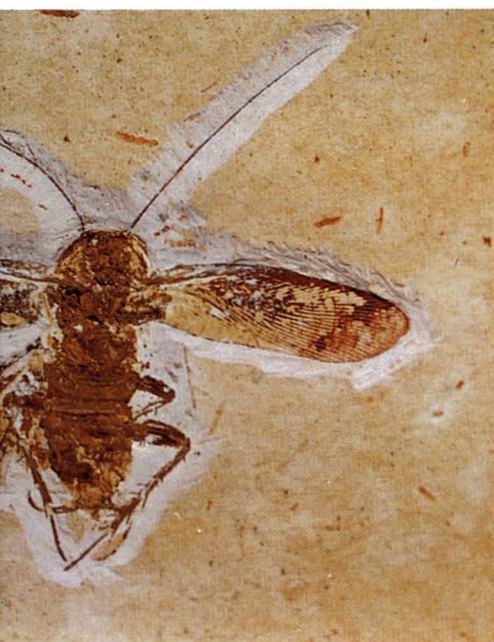
Da in der Santana-Formation Blütenpflanzen und Schmetterlinge gefunden werden, wären eigentlich auch Bienen zu erwarten, zumal die älteste bisher bekannte Biene aus dem Bern-



stein von New Jersey stammt, der allerdings jünger ist (Oberkreide). In der Tat sind in den Santana-Plattenkalken bereits eine ganze Reihe bienenähnlicher Hautflügler gefunden worden.

Hinsichtlich deren Zuordnung zu den Bienen gibt es jedoch ein schwer lösbares Problem: Die echten Bienen (Apidae) sind die nächsten Verwandten der Grabwespen (Sphecidae). Diese haben zum Großteil das Aus-





sehen der gemeinsamen Vorfahren bis heute beibehalten, während die heutigen Bienen einige Neuerungen zeigen, wie z. B. die stärkere Behaarung und die speziellen Pollensammelvorrichtungen an den Hinterbeinen.

1. Eine Großlibelle (Odonata: Gomphidae: Cordulagomphinae), Flügelspannweite 37 mm, und eine Heuschrecke (Saltatoria), gemeinsam eingebettet und vollständig erhalten.
2. Erster Nachweis eines Silberfisches (Zygentoma) für das gesamte Mesozoikum (Exemplar B99, Senckenberg-Mus.), Körperlänge 14 mm.
3. Erster Nachweis einer Singzikade (Auchenorrhyncha: Cicadidae) für die Santana-Formation. Das Insekt hat eine Gesamtlänge von 29 mm!
4. Erster Nachweis eines Geißelskorpions (Arachnida: Uropygi: Thelyphonida) für die Santana-Formation, Körperlänge ca. 30–40 mm. Foto: Bernd Schuster
5. Eine noch unbeschriebene Schabe (Blattodea), Flügelspannweite 57 mm.

Frühe Vorfahren der echten Bienen haben diese Neuerungen jedoch sicherlich noch nicht besessen und sind daher kaum von ursprünglichen Grabwespen zu unterscheiden. Aus diesem Grund wurden die bienenähnlichen Fossilien der Santana-Formation bislang den Grabwespen zugeordnet (z. B. DARLING & SHARKEY 1990), obwohl keineswegs auszuschließen ist, daß sie stammesgeschichtlich den echten Bienen näher stehen.

Interessant ist auch das Vorkommen von Dungkäfern (Scarabaeidae: Aphodiinae). Da es in der Unterkreide noch keine Großsäugetiere gab, könnten diese Käfer ihre Eier in den Kotballen von Dinosauriern abgelegt haben. Als gegen Ende der Kreidezeit die großen Saurier ausstarben und die ersten Großsäuger in deren Fußstapfen traten, haben sich diese Käfer offenbar „umorientieren“ können.

Obwohl sich fast alle Santana-Insekten relativ problemlos bereits bekannten Großgruppen zuordnen lassen, finden sich gelegentlich auch Fossilien bei denen selbst Insektenspezialisten vor einigen Rätseln stehen, da dort die Zuordnung in eine bekannte Gruppe kaum möglich ist. Ein gutes Beispiel für ein solches Problematicum ist der recht große und sehr schön erhaltene Flügel (abgebildet in Heft 2/98, S. 98), der vermutlich zu einer merkwürdigen Gruppe der Netzflügler gehört.

Hundertfüßer und Tausendfüßer wurden zwar bisher noch nicht beschrieben, sind aber laut Dr. Eberhard FREY (Karlsruhe) durchaus vorhanden. Diese scheinen allerdings extrem selten zu sein, denn unter den sehr zahlreichen Santanafossilien, die der Autor untersuchte, fand sich kein einziger Tausendfüßer.

Auch unter den Spinnentieren fehlen noch Nachweise einiger Großgruppen, wie z. B. die Geißelspinnen, Weberknechte, Kapuzenspinnen und Milben, obwohl diese sicherlich vorgekommen sind. Bisher nachgewiesen wurden lediglich Skorpione und Spinnen. In dieser Arbeit kann nun erstmals das Vorkommen von Geißelskorpionen dokumentiert werden, die auch heute noch in den warmen Regionen der Erde weit verbreitet sind. Vor kurzem entdeckte der Autor zudem einen weiteren Geißelskorpion und eine relativ große fossile Milbe, vermutlich aus der Unterordnung Opilioacarida (BECHLY unveröffentl.).

### **Süßwassersee oder Brackwasserlagune?**

Auffällige Vertreter der Santanafossilien sind die wasserlebenden Insekten, wie Eintagsfliegen und Eintagsfliegenlarven (z. B. die sehr häufige Art *Protoligoneuria limai*), Libellen und Libellenlarven, Steinfliegen, diverse Wasserwanzen, sowie Wasserkäfer und Köcherfliegen. Dies veranlaßte einige Autoren (z. B. CARLE & WIGHTON, 1990; RUMBUCHER, 1995), einen autochthonen Ursprung dieser Wasserinsekten für wahrscheinlich zu halten, d. h. die Insekten hätten in dem Gewässer gelebt, in dem sie als Fossilien eingebettet wurden. Es wurde folglich postuliert, das Santana-Gewässer sei ein flacher, nährstoffreicher Süßwassersee gewesen. Hinweise auf einen erhöhten Salzgehalt wurden mit periodischer Überschwemmung durch Meerwasser oder durch Aussalzung auf Grund von Trockenheit erklärt.

Gegen die Hypothese eines flachen Süßwassersees und eines autochthonen Ursprungs der Wasserinsekten sprechen jedoch folgende gewichtige Gründe:

1. Abgesehen von niederen Algen und

Bakterienmatten, gehören die sehr zahlreichen Pflanzenfossilien fast ausschließlich zu Landpflanzen. Die einzige mögliche Ausnahme ist ein Exemplar der Gattung *Ranunculus* (Hahnenfuß), von der zwar einige Arten in stehenden Gewässern vorkommen, jedoch andere Arten sowohl trockene Standorte (z. B. Acker-Hahnenfuß) als auch Fließgewässer (z. B. Fluten der Hahnenfuß) besiedeln.

2. Die Eintagsfliegenlarven und die Libellenlarven gehören mehrheitlich zu Familien, die heute fast ausschließlich in sauerstoffreichen Fließgewässern leben (z. B. gehören über die Hälfte der erwachsenen Libellen und der Libellenlarven zur Familie der Fließjungfer oder Gomphidae).

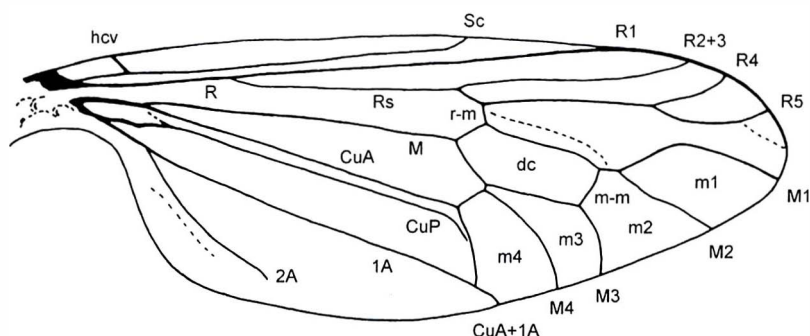
3. Bislang wurden weder Mückenlarven noch Köcherfliegenlarven gefunden, die in einem Süßwassersee in großer Zahl zu erwarten wären, zumal sich durchaus adulte Exemplare dieser Gruppen unter den Fossilien finden. Was hätten die zahlreichen Wasserwanzen und Libellenlarven also fressen sollen? Bei der angeblichen Mückenlarve, die in MARTILL (1993: Taf. 6, Fig. 1) abgebildet ist, handelt es sich um ein Fragment einer adulten Eintagsfliege!

4. Vereinzelt werden in den Plattenkalken auch fossile „Garnelen“ gefunden, was allerdings nicht unbedingt ein schlüssiger Hinweis auf Salzwasser ist, da es auch Süßwassergarnelen gibt. Das gleiche gilt für das Vorkommen von Muschelkrebsen (Ostrakoden). Das regelmäßige Vorkommen von fossilen Conchostraca in der Nähe von Crato ist kein eindeutiger Beleg für ein stehendes Binnengewässer, da diese Muschelschaler-Krebse (wenn auch selten) auch in Brackwassertümpeln zu finden sind.

5. Es werden nur relativ wenige, durchweg marine Fischarten gefunden. Wie bereits erwähnt, sind die häufigsten Fischfossilien Jungfische von *Dastilbe elongatus*, einer kleinen Knochenfischart aus der Familie der Milchfische (Chanidae). Die einzige rezente Art dieser Familie (*Chanos chanos*) lebt in der Hochsee und laicht als anadromer Wanderfisch in Brackwasserlagunen und brackigen Flußdeltas.

6. Die feinlaminieren Plattenkalke des Crato-Member, ohne jede Spur von Bodenleben, sprechen eindeutig gegen ein flaches Gewässer. In einem flachen See wäre ein reiches Bodenleben mit entsprechender Sedimentdurchwühlung (Bioturbation) zu erwarten. Unter derartigen Bedingungen könnten sich jedoch sicherlich keine feinlaminieren Plattenkalke bilden. Hierfür muß die Wassertiefe mindestens 10 m betragen haben, verbunden mit ausgesprochenen Stillwasserbedingungen und Sauerstoffarmut. Denkbar wäre allerdings ein





Zeichnung des Flügelgeäders der Xylophagidae in Abb. 5, S. 154 (Flügelänge 12,2 mm).

meromiktischer See, also ein relativ tiefes Binnengewässer mit einer Schichtung von sauerstoffreichem Süßwasser oben und sauerstoffarmem und leicht hypersalinarem Wasser unten.

7. Die Plattenkalke sind dolomitisiert, was in der Regel auf einen marinen Ursprung der Kalke hindeutet. Allerdings gibt es auch die Möglichkeit einer sekundären Dolomitisierung durch eine spätere Meerwasserüberflutung, und in seltenen Fällen ist sogar die Entstehung von Dolomit in Binnengewässern möglich, jedoch auch hier nur unter hypersalinen Bedingungen.

8. Es werden in den Plattenkalken medusenartige Salz-Pseudomorphosen gefunden, die sich nur in einem salinen Milieu bilden können. Auch das Vorkommen von Pyrit ist eher ein Indiz für Salzwasser.

Gegen einen hochmarinen Lebensraum spricht allerdings das völlige Fehlen typischer Meerestiere, wie Quallen, Korallen, vielborstige Ringelwürmer, Pfeilschwanzkrebse und Meereskrebse, Mollusken (Meeresschnecken und Muscheln, Nautiliden, Tintenfische und Ammoniten etc.), Brachiopoden, Stachelhäuter (z. B. Seeigel, Seelilien und Seesterne), Meeresfische und Ichthyosaurier. Ein merkwürdiges Phänomen ist das völlige Fehlen von Schnecken und zwar sowohl von Land- und Süßwasserschnecken als auch von Meeresschnecken.

Auf Grund der erwähnten Hinweise kann vermutet werden, daß es sich bei dem Santana-Gewässer sehr wahrscheinlich um eine geschützte Brackwasserlagune gehandelt hat (siehe auch MARTILL 1993). In diese Lagune mündeten sicher einige Wasserläufe unterschiedlicher Größe. Später ist diese Lagune wohl zunächst teilweise ausgetrocknet, belegt durch die Evaporite des Ipubi-Member, und danach wieder vom Meer überflutet worden, denn die stenohaline Fischfauna des

Romualdo-Member ist ein deutlicher Hinweis auf hochmarine Bedingungen. Folglich handelt es sich bei den Wasserinsekten zweifellos um allochthone Elemente: Die Fluginsekten wurden vermutlich durch den Wind auf die Wasseroberfläche der Lagune geblasen und ertranken, während die aquatischen Larven und Imagines durch die Wasserläufe eingeschwemmt wurden und im Salzwasser zugrunde gingen. Vermutlich geschah dies im Verlauf von Sturmereignissen. Die erwähnte Häufung von Insektenfossilien in der Nähe der ehemaligen Randbereiche des Araripe-Beckens ist ein weiteres Indiz für die Richtigkeit dieser Hypothese.

### Klima und Vegetation

Die Zusammensetzung der terrestrischen Arthropodenfauna spricht für ein halbtrockenes Klima mit offener Trockenvegetation im Umland der Santana-Lagune, was auch durch Pollen (Gnetatae) und die Geologie (Evaporite) bestätigt wird. Bei den erwähnten, Wärme und Trockenheit anzeigenden Gliedertieren, handelt es sich insbesondere um Skorpione, Walzenspinnen (SELDEN & SHEAR im Druck), Stabheuschrecken und diverse Heuschrecken, Singzikaden, Ameisenwanzen (Miridae), Raubfliegen, Ameisenlöwen bzw. Ameisenjungfern und die, gleichfalls zu den Netzflüglern zählenden Fadenhafte.

### Neue Einblicke in die Evolution der Insekten

Die Insektenfauna der Santana-Formation wirkt schon wesentlich moderner als die der Solnhofener Plattenkalke, da sie Vertreter fast aller







1. Diese fossile Wanze (Körper ca. 5 mm) ist vermutlich der erste Fossilnachweis der Familie Macroveliidae, die zur Verwandtschaft der Wasserläufer (Heteroptera: Gerromorpha) zählt und rezent nur mit drei Arten aus dem westlichen Nordamerika und aus Chile bekannt ist (Exemplar B 91, Tokyo Univ.).

2. Erster sicherer Nachweis einer Ameisenwanze (Heteroptera: Miridae) für die Santana-Formation, Körperlänge 8 mm.

3. Larve (15 mm) eines Netzflüglers der Überfamilie Myrmeleontoidea, sehr wahrscheinlich ein Ameisenlöwe, also die Larve einer Ameisenjungfer (Planipennia: Myrmeleontidae).

4. Erstnachweis der ursprünglichen Käfergruppe Archostemmata, die durch die gitterartigen Deckflügel Körperlänge 12 mm.

5. Erster mesozoischer Nachweis der Holzfliegen (Diptera: Xylophagidae), Körperlänge 14 mm.

6. Ein bienenähnlicher, ca. 11 mm großer Hautflügler (Hymenoptera), der entweder die älteste bekannte echte Biene (Apidae) darstellt oder „nur“ eine ursprüngliche Grabwespe (Sphecidae)?

7. Protoligoneuria limai, die häufigste tagfliegenlarve (Ephemeroptera) der Santana-Plattenkalke (Kitakyushu Mus.; Länge Kopf-Rumpf ca. 12 mm). Foto: B. Schuster.

8. Erstfund einer Steinfliegenlarve (Plecoptera: evtl. Eustheniidae) aus der Santana-Formation (Kitakyushu Mus.), ca. 15 mm,

heutigen Großgruppen überliefert, während typisch mesozoische Elemente wie die „Mesolibellen“ (Tarso-phlebiidae, Stenophlebiidae und Iso-phlebiidae) fehlen. Zu den wenigen Ausnahmen zählen die Libellenfamilie Aeschniidae, die Zikadengruppe Palaeontinoidea, die Netzflüglerfamilie Kalligrammatidae und die Wespenfamilie Ephialtitidae, die alle im Verlauf der Kreidezeit ausgestorben sind. Auch Chresmoda-ähnliche Formen wurden inzwischen nachgewiesen. Dennoch war die Evolution der Insekten in der Unterkreide Brasiliens offensichtlich schon wesentlich weiter fortgeschritten als im Oberjura Europas. Die Fossilien der Santana-Formation liefern somit einen wichtigen Einblick in die Evolution der Insekten, die die mit Abstand artenreichste Gruppe von Lebewesen auf unserem Planeten darstellen.

Eine große Wanderausstellung mit

Fossilien der Santana-Formation, die erstmals anlässlich der Mineralientage vom 21.–23. Nov. '97 in München gezeigt wurde, ist noch bis Mitte Juli im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe zu besichtigen, danach im Senckenberg-Museum in Frankfurt a.M. (Mitte Juli–Sept. '98) und im Museum für Naturkunde in Berlin (Okt.–Nov. '98). Die Ausstellung wurde von m.s.-fossil unter Mitwirkung des Autors gestaltet und ist zweifellos die eindrucksvollste Sammlung von Santana-Fossilien, die je öffentlich präsentiert wurde. Neben zahlreichen fossilen Fischen und Pflanzen werden u.a. auch über 200 fossile Insekten gezeigt, darunter zahlreiche Neunachweise. Ein Besuch lohnt sich daher für den interessierten Fossilien Sammler genauso wie für professionelle Paläontologen.

#### Dank

Mein herzlicher Dank gilt besonders Annesuse und Michael Schwickert (m.s.-fossil, Sulzbachtal), die mir die Untersuchung des phantastischen Materials in ihren Sammlungen ermöglichten, großzügig Material leihweise zur Verfügung stellten und nicht zuletzt ihre Gastfreundschaft gewährten. Besonders bedanken möchte ich mich auch bei Dr. André Nel (Paris), Dr. Herbert Lutz (Mainz), Dr. Jörg Ansohre (Greifswald), Dr. Eberhard Frey (Karlsruhe), Prof. Dr. Carsten Brauckmann (Clausthal), Dr. Erich Weber und Michael Maisch (Tübingen) für interessante Diskussionen und Anregungen sowie bei Dr. Gerd Dietl und Dr. Günter Schweigert (Stuttgart) für Diskussionen und einen Arbeitsplatz am SMfN, Stgt.

#### Literatur

- BECHLY, G. (in Vorber.): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation in north-east Brazil (Insecta: Odonata). Stgt. Beitr. Naturk. Ser. B.
- BECHLY, G., MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., JARZEMBOWSKI, E. A., NEL, A. & ESCUILLÉ, F. (im Druck): The Mesozoic non-calopterygoid Zygoptera: descriptions of new genera and species from the Lower Cretaceous of England and Brazil and their phylogenetic significance (Odonata, Zygoptera, Coenagrionoidea, Hemiplebioidea, Lestoidea). – Cretaceous Res., 18.
- BRITO, I. M. (1984): Nota preliminar sobre os insetos da Formação Santana, Cretáceo inferior da Chapada do Araripe. – XXXIII Congr. Brasil. Geol., Rio de Janeiro: 530–535.

Fotos, soweit nicht anders angegeben: G. Bechly

## m.s. - fossil



**Import + Export + Präparation**  
**Hebelstr. 4**  
**D- 67734 Sulzbachtal**  
**Tel. 06308 99090**  
**Fax. 06308 99092**  
**E-mail: msfossil@t-online.de**



## Fische, Insekten und Pflanzen der SANTANA FORMATION in hervorragender Qualität.

### Preisbeispiele:

Schnabelfisch VINCTIFER SP.

40cm - 650.- DM, 60cm - 1.750.- DM

Frauenfisch BRANNERION SP.

25cm - 380.- DM, 42cm - 2.200.- DM

Beißfisch CLADOCYCLUS SP. 115cm - 3.500.- DM

Kugelfisch NEOPROSCINETES SP.

37cm - 4.900.- DM, Rochen, Quastenflosser

Eintagsfliegenlarven, Grillen, Schaben  
 für 50.- / 90.- / 190.- DM

Eintagsfliegen, Mücken und Fliegen, Zikaden,

Libellenlarven für 90.- / 190.- / 280.- DM

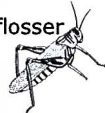
Kamelhalsfliegen, Netzflügler, Wespen, Käfer,

Termiten, Wasserwanzen, Schaben, Spinnen

für 280.- / 380.- / 480.- / 680.- DM

Libellen für 1.100.- / 1.200.- / 1.400.- DM

**Versand ab 300.- DM Bestellwert**



CARLE, F.L. & WIGHTON, D.C. (1990): Odonata. Chapter 3 in: GRIMALDI, D.A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 195: 51-68.

CARPENTER, F.M. (1992): Superclass Hexapoda. In: MOORE, R.C. & KAESLER, R.L. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, 3-4. - XXII + 655 S., Geological Society of America and University of Kansas (Boulder und Lawrence).

COSTA-LIMA, A DA (1950): Ninfa de Efemerideo fossil do Ceará. - Anais Acad. Brasil. Ciências, 22: 419-420.

DARLING, D.C. & SHARKEY, M. (1990): Order Hymenoptera. Chapter 7 in: GRIMALDI, D.A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 195: 123-153.

FREY, E. & MARTILL, D.M. (in Vorber.): A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh.

GRIMALDI, D.A. (1991): The Santana Formation insects. S. 379-406 in: MAISEY, J.G. (Hrsg.) (1991): Santana fossils: an illustrated atlas. - 459 S., Neptune City (T.H.F. Publications).

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. - 436 S. Frankfurt a. M. (Kramer).

MARTILL, D.M., BRITO, P.M., WENZ, S. & WILBY, P.R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. In: JARZEMBOWSKI E.A. (Hrsg.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, 5. - 159 S., London (The Palaeontological Association).

NEL, A. (im Druck): The oldest known fossil Hydrometridae from the Lower Cretaceous of Brazil (Heteroptera: Gerromorpha). - Paleontologia Lombarda.

NEL, A., BECHLY, G., JARZEMBOWSKI, E.A., & MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. (im Druck): A revision of the fossil petalurid dragonflies (Insecta: Odonata: Anisoptera: Petalurida). - Paleontologia Lombarda.

RUMBUCHER, K. (1995): Hemerobiidae (Insecta, Plani-pennia), eine bisher noch nicht entdeckte Familie der Santana Formation aus der brasilianischen Unterkreide. - Berichte Naturf. Gesellsch. Augsburg, 55: 46-61.

SELDEN, P.A. & SHEAR, W.A. (im Druck): First Mesozoic Solifugae (Arachnida), from the Cretaceous of Brazil, and a redescription of the Palaeozoic Solifugae. - Palaeontology.

HINWEIS: Eine vollständige Bibliographie der Santana-Insekten und eine Liste aller nachgewiesenen Ordnungen und Familien kann vom Autor per Post (gegen frankierten Rückumschlag) oder per Email kostenlos angefordert werden: Günter Bechly, Breslauer Str. 30, D-71034 Böblingen (Email: GBechly@aol.com).

Verantwortlich für den Inhalt: Werner K. Weidert. Red.-Assistenz: Monika M. Meinecke. Umschlagentwurf: Creativ GmbH. Gestaltung: Siegfried Fischer. Beratung: Dr. H. Bögel, Dr. Wolfgang Riegraf, Dr. G. Schairer, Dr. R. Wild. Redaktion und Auslieferung: Burghaldenstr. 57, 71384 Weinstadt, Telefon 071 51/6601 19, Telefax 071 51/6607 78

Verlag: Werner K. Weidert, Goldschneck-Verlag, Postfach 1265, 71399 Korb, Telefon 071 51/60 3047

© 1998 Werner K. Weidert, Goldschneck-Verlag, Korb.

Printed in Germany/Imprimé en Allemagne/Satz und Reproduktionen: Typomedia Satztechnik GmbH, Ostfildern; Druck: Pesch Offsetdruck, Grafenberg.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen Beiträge und Abbildungen sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Fossilien erscheint zweimonatlich (6 Hefte im Jahr). Jahresbezugspreis Inland DM 90,30; Ausland DM 95,-; Einzelheft DM 18,- (Ausland DM 19,-), jeweils inkl. Porto und Versandkosten. Das Abonnement verpflichtet zum Bezug von mindestens 6 Heften.

Kündigungen des Abonnements nur unter Einhaltung einer Frist von vier Wochen vor Ablauf. Erfolgt keine Kündigung, verlängert sich das Abonnement automatisch um weitere 12 Monate bzw. um 6 Hefte.

Bankverbindungen: Kreissparkasse in Weinstadt, Konto Nr. 1063 400, BLZ 602 500 10, Postgirokonto Stuttgart 173 21-708, BLZ 600 100 70. Bezug direkt beim Verlag oder durch den Buchhandel. In Lesezirkeln darf Fossilien nur mit Genehmigung des Verlages geführt werden. Kürzungen und Bearbeitung von Beiträgen vorbehalten. Für unverlangt eingesandte Manuskripte wird keine Gewähr übernommen. Durch das Einsenden von Fotografien und Zeichnungen stellt der Einsender den Verlag von Ansprüchen Dritter an diesen Fotografien und Zeichnungen frei. Briefe an die Verfasser werden gerne weitergeleitet.