

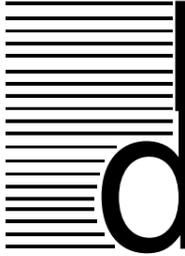
ISBN 978-3-86544-179-9



9 783865 441799

documenta naturae Nr. 179

Christoph Joachim: Biodiversität und Palökologie fossiler Insekten des Randecker Maar

 **documenta**
n a t u r a e | n o . 1 7 9

München 2010



Biodiversität und Palökologie fossiler
Insekten des Randecker Maar
(Unter-Miozän, SW-Deutschland)

Christoph Joachim

DOCUMENTA NATURAE

Nr. 179

2010

ISBN: 978-3-86544-179-9

ISSN 0723-8428

**Herausgeber der Zeitschrift Documenta naturae im
Verlag (Publishing House) Documenta naturae - München (Munich)**

Dr. Hans-Joachim Gregor, Daxerstr. 21, D-82140 Olching
Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding

Vertrieb: Dipl.-Ing. Herbert Goslowsky, Joh.-Seb.-Bach-Weg 2, 85238 Petershausen,
e-mail: goslowsky@documenta-naturae.de

Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten
Geologie, Paläontologie (Lagerstättenkunde, Paläophytologie, Stratigraphie usw.),
Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte u.a.

Die Zeitschrift ist Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen
Arbeitsgruppe (PBA) im Heimatmuseum Günzburg

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst,
antike Nahrungsmittel, Natur-Reiseführer oder sind Neuauflagen alter
wissenschaftlicher Werke oder spezielle paläontologische Bestimmungsbände für
ausgewählte Regionen.

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich,
für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

©copyright 2010 Documenta Verlag. Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist
urheberrechtlich geschützt. Jede Verwendung außerhalb des Urheberrechtsgesetzes
bedarf der Zustimmung des Verlages. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen
jeder Art, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und für Einspeicherungen in
elektronische Systeme.

Gestaltung und Layout: Juliane Gregor und Hans-Joachim Gregor

Umschlagbild: Bild vom heutigen Randecker Maar umrandet von fossilen Insekten
aus den Maarsedimenten

www.palaeo-bavarian-geological-survey.de; www.documenta-naturae.de

München 2010

Biodiversität und Palökologie fossiler Insekten des Randecker Maar (Unter-Miozän, SW-Deutschland)

C. JOACHIM

Kurzfassung: Fossile Insekten können einen einzigartigen Einblick in die prähistorische Umwelt ermöglichen. Diese Arbeit gibt einen ausführlichen Einblick in die Insektentaphozänose der Randecker Maar Lagerstätte (Deutschland) aus dem frühen Miozän. Es wird ein detaillierter Überblick über die vorhandenen Taxa gegeben und die palökologischen Schlussfolgerungen die aus diesen Taxa gezogen werden können erörtert. Die Untersuchungen der Insekten des Randecker Maars weisen auf ein eher semihumides, subtropisches Klima ähnlich dem heutigen Florida (USA) oder Süd-Ost-Asien hin.

Abstract: Fossil insects can provide a unique insight into the prehistoric environment. In this paper, a detailed overview of the insect taphocoenosis from the early Miocene Randecker Maar Lagerstätte (Germany) is given. A detailed survey of the represented taxa is given and the paleologic inferences that can be drawn from these taxa are discussed. Studies on the insects from the Randecker Maar indicate a semihumid and subtropic climate, similar to the present-day Florida (USA) or South-East-Asia.

Schlüsselwörter: Randecker Maar, Deutschland, Insekten, Miozän, Biodiversität, Palökologie

Key words: Randecker Maar, Germany, Insects, Miocene, Biodiversity, Paleology

Adresse des Autors:

Dipl.-Biol. Christoph Joachim
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1
D-70191 Stuttgart

Inhaltsverzeichnis

- 1 Einleitung
- 2 Ludwig Armbruster
- 3 Der miozäne Maarsee
- 4 Geologie und Lage
- 5 Material und Methoden
- 6 Systematischer Teil
 - 6.1 Ordnung Odonata
 - 6.1.1 Unterordnung Zygoptera
 - 6.1.2 Unterordnung Anisoptera
 - 6.1.2.1 Überfamilie Libelluloidea
 - 6.2 Ordnung Isoptera
 - 6.3 Ordnung Orthoptera
 - 6.3.1 Unterordnung Ensifera
 - 6.3.1.1 Überfamilie Tettigonioidea
 - 6.3.1.1.1 Familie Tettigoniidae
 - 6.4 Ordnung Psocoptera
 - 6.5 Ordnung Thysanoptera
 - 6.5.1 Unterordnung Tubulifera
 - 6.5.1.1 Familie Phlaeothripidae
 - 6.5.2 Unterordnung Terebrantia
 - 6.5.2.1 Familie Thripidae
 - 6.6 Ordnung Hemiptera
 - 6.6.1 Unterordnung Auchenorrhyncha
 - 6.6.1.1 Infraordnung Cicadomorpha
 - 6.6.1.1.1 Überfamilie Cercopoidea
 - 6.6.1.1.1.1 Familie Cercopidae
 - 6.6.1.1.2 Überfamilie Cicadoidea
 - 6.6.1.1.2.1 Familie Cicadidae
 - 6.6.1.2 Infraordnung Fulgoromorpha
 - 6.6.1.2.1 Überfamilie Fulgoroidae
 - 6.6.1.2.1.1 Familie Ricaniidae
 - 6.6.1.2.2 Überfamilie Membracoidea
 - 6.6.1.2.2.1 Familie Cicadellidae
 - 6.6.2 Unterordnung Sternorrhyncha
 - 6.6.2.1 Überfamilie Aphidoidea
 - 6.6.2.1.1 Familie Aphididae
 - 6.6.2.1.2 Familie Pemphigidae
 - 6.6.2.2 Überfamilie Psylloidea
 - 6.6.2.2.1 Familie Psyllidae
 - 6.6.3 Unterordnung Heteroptera
 - 6.6.3.1 Infraordnung Leptopodomorpha
 - 6.6.3.1.1 Überfamilie Saldoidea
 - 6.6.3.1.1.1 Familie Saldidae
 - 6.6.3.2 Infraordnung Nepomorpha
 - 6.6.3.2.1 Überfamilie Corixoidae
 - 6.6.3.2.1.1 Familie Corixidae
 - 6.6.3.2.2 Überfamilie Notonectoidae
 - 6.6.3.2.2.1 Familie Notonectidae
 - 6.6.3.3 Infraordnung Cimicomorpha
 - 6.6.3.3.1 Überfamilie Tingoidea
 - 6.6.3.3.1.1 Familie Tingidae
 - 6.6.3.4 Infraordnung Pentatomorpha
 - 6.6.3.4.1 Überfamilie Lygaeoidea
 - 6.6.3.4.1.1 Familie Lygaeidae

- 6.6.3.4.2 Überfamilie Pentatomoidae
 - 6.6.3.4.2.1 Familie Cydnidae
 - 6.6.3.4.2.2 Familie Pentatomidae
- 6.7 Ordnung Raphidioptera
- 6.8 Ordnung Neuroptera
 - 6.8.1.1 Familie Mantispidae
 - 6.8.1.2 Familie Osmylidae
- 6.9 Ordnung Coleoptera
 - 6.9.1 Unterordnung Adephaga
 - 6.9.1.1 Überfamilie Caraboidea
 - 6.9.1.1.1 Familie Carabidae
 - 6.9.1.1.2 Familie Dytiscidae
 - 6.9.2 Unterordnung Polyphaga
 - 6.9.2.1 Infraordnung Cucujiformia
 - 6.9.2.1.1 Überfamilie Chrysomeloidea
 - 6.9.2.1.1.1 Familie Chrysomelidae
 - 6.9.2.1.2 Überfamilie Cucujoidea
 - 6.9.2.1.2.1 Familie Coccinelidae
 - 6.9.2.1.3 Überfamilie Curculionoidea
 - 6.9.2.1.3.1 Familie Curculionidae
 - 6.9.2.1.4 Überfamilie Tenebrionoidea
 - 6.9.2.1.4.1 Familie Anthicidae
 - 6.9.2.2 Infraordnung Elateriformia
 - 6.9.2.2.1 Überfamilie Buprestoidea
 - 6.9.2.2.1.1 Familie Buprestidae
 - 6.9.2.2.2 Überfamilie Byrrhoidea
 - 6.9.2.2.2.1 Familie Dryopidae
 - 6.9.2.2.3 Überfamilie Elateroidea
 - 6.9.2.2.3.1 Familie Cantharidae
 - 6.9.2.3 Infraordnung Staphyliniformia
 - 6.9.2.3.1 Überfamilie Hydrophiloidea
 - 6.9.2.3.1.1 Familie Hydrophilidae
 - 6.9.2.3.2 Überfamilie Staphylinoidea
 - 6.9.2.3.2.1 Familie Staphylinidae
 - 6.10 Ordnung Hymenoptera
 - 6.10.1 Unterordnung Apocrita
 - 6.10.1.1 Sektion Aculeata
 - 6.10.1.1.1 Überfamilie Apoidea
 - 6.10.1.1.1.1 Familie Apidae
 - 6.10.1.1.1.1.1 Unterfamilie Apinae
 - 6.10.1.1.1.1.1.1 Tribus Apini
 - 6.10.1.1.1.1.1.2 Tribus Bombini
 - 6.10.1.1.1.2 Überfamilie Vespoidea
 - 6.10.1.1.2.1 Familie Formicidae
 - 6.10.1.1.2.2 Familie Vespidae
 - 6.10.1.1.2.2.1 Unterfamilie Polistinae
 - 6.10.1.2 Sektion "Terebrantia"
 - 6.10.1.2.1 Überfamilie Chalcidoidea
 - 6.10.1.2.1.1 Familie Mymaridae
 - 6.10.1.2.2 Überfamilie Cynipoidea
 - 6.10.1.2.2.1 Familie Eucoilidae
 - 6.10.1.2.3 Überfamilie Ichneumonoidea
 - 6.10.1.2.3.1 Familie Braconidae
 - 6.10.1.2.3.2 Familie Ichneumonidae
 - 6.11 Ordnung Trichoptera
 - 6.12 Ordnung Lepidoptera

6.13 Ordnung Diptera

6.13.1 Infraorder Culicomorpha

6.13.1.1 Überfamilie Culicoidea

6.13.1.1.1 Familie Chaoboridae

6.13.1.1.2 Familie Culicidae

6.13.1.2 Überfamilie Chironomoidea

6.13.1.2.1 Familie Chironomidae

6.13.2 Infraorder Bibiomorpha

6.13.2.1 Überfamilie Bibionidae

6.13.2.1.1 Familie Bibionidae

6.13.2.2 Überfamilie Sciaroidea

6.13.2.2.1 Familie Cecidomyiidae

6.13.2.2.2 Familie Mycetophilidae

6.13.2.2.3 Familie Sciaridae

6.13.3 Infraorder Tipulomorpha

6.13.3.1 Familie Tipulidae

6.13.4 Unterordnung Brachycera

6.13.4.1 Infraorder Asilomorpha

6.13.4.1.1 Familie Asilidae

6.13.4.1.2 Familie Bombyliidae

6.13.4.1.3 Familie Empididae

6.13.4.2 Infraorder Muscomorpha – Aschiza

6.13.4.2.1 Überfamilie Platypezoidea

6.13.4.2.1.1 Familie Phoridae

6.13.4.2.2 Überfamilie Syrphoidea

6.13.4.2.2.1 Familie Pipunculidae

6.13.4.2.2.2 Familie Syrphidae

6.13.4.3 Infraorder Muscomorpha – Schizophora – Acalyptratae

6.13.4.3.1 Überfamilie Tephritoidea

6.13.4.3.1.1 Familie Platystomatidae

6.13.4.4 Infraorder Stratiomyomorpha

6.13.4.4.1 Familie Stratiomyidae

7 Ergebnisse

8 Taphonomie

8.1 Autochthonie und Allochthonie

8.2 Erhaltung

9 Vergleich der Häufigkeiten von Räuber- und Beuteorganismen

10 Palökologische und paläoklimatische Interpretation

10.1 Tiefer See mit euxinisch, erdalkalisalinem Milieu

10.2 Süßwasserzuflüsse zum Maarsee

10.3 Ufersaum

10.4 Kraterhang

10.5 Malmkalk-Hochfläche

10.6 Paläoklima Neu 10.6, sonst unlogisch

11 Aktualistischer Vergleich und Aussicht

12 Zusammenfassung / Summary (engl.)

Literaturangaben

Tafeln

Anhang

I: Tabelle 1

II: Abbildungsverzeichnis

III: Abkürzungen

IV: Glossar

1. Einleitung und Danksagung

Das Randecker Maar liegt im jungtertiären Urach-Kirchheimer Vulkanfeld am Nordrand der Schwäbischen Alb. 1971 wurde das 110 ha große Gebiet zum Naturschutzgebiet erklärt. Fünfundzwanzig Jahre später, am 12. Mai 2006 erhielt das Trockenmaar das Prädikat „Nationales Geotop“ von der Akademie der Geowissenschaften zu Hannover, da es wegen seiner geologischen Formationen und der großen Bedeutung als Fossilagerstätte große Erkenntnisse über die Entwicklung der Erde und des Lebens liefert.

Schon im 18. Jahrhundert fand man Gestein, das sich von dem auf der Schwäbischen Alb üblichen Weißjurakalk unterschied. Schnell identifizierte man es als vulkanisch, doch die Entdeckung des fossilen Maarsees blieb noch aus. Erst 1857 stieß OSKAR FRAAS (1824-1897), auf der Suche nach Fossilien um diese gewinnbringend zu verkaufen, auf die miozänen Seeablagerungen. Diese, als Dysodil bezeichnete, Blätterkohle ist nach Trocknung leicht entflammbar. Hierin sah er eine neue Einnahmequelle und gewann daraus Petroleum. Ein positiver Nebeneffekt des Abbaus war das Zutagefördern vieler Fossilien.

Seit dieser Zeit sind viele geologische, paläontologische und seit neuester Zeit auch sedimentpetrographische Abhandlungen über das Randecker Maar verfasst worden, jedoch noch keine die sich mit der Biodiversität und der Palökologie der fossilen Insekten befasst. ANSORGE und KOHRING veröffentlichten in ihrer Publikation „Insekten aus dem Randecker Maar“ (1995) eine kleine Auflistung der bisher beschriebenen Arten und gefundenen Familien. Durch einen glücklichen Zufall tauchten im Jahr 2007 an der Universität Hohenheim verschollene Fossilien wieder auf, die 1928 von LUDWIG ARMBRUSTER am Maar gesammelt, aber noch nicht beschrieben wurden. Diese Objekte wurden im Rahmen dieser Arbeit untersucht, lichtmikroskopisch bearbeitet, bestimmt und in einen ökologischen Kontext gestellt. Leider lassen die Objekte größtenteils, auf Grund ihres Erhaltungszustandes, eine Bestimmung oft nur auf Ordnungsniveau zweifelsfrei zu.

Die vorliegende Diplom-Arbeit wurde am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart durchgeführt und vom Institut für Zoologie der Universität Hohenheim betreut.

Ich danke Prof. Dr. Martin Blum, der meine Interessen schon früh erkannt und mich darin sehr unterstützt hat. Dies nicht zuletzt mit dieser spannenden, für die Zoologie in Hohenheim sicher etwas ungewöhnlichen Diplomarbeit.

Ferner danke ich Prof. Dr. Johannes Steidle, von dem ich mich immer sehr verstanden fühlte, für seine besondere Art und seine Fähigkeit einen immer wieder aufs neue mitzureißen.

Ein besonderer Dank gilt meinen beiden Betreuern am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart Dr. Günter Bechly und Dr. Michael Rasser für die vielen großen und kleinen Hilfen.

Ein Dank auch an die Experten aus der Entomologie und Paläoentomologie, Dr. Karin Wolf-Schwenninger, Dr. Wolfgang Schawaller, Dr. Hans-Peter Tschorsnig und Dr. Lars Kroogmann, die mir bei schwierigen Objekten eine große Bestimmungshilfe waren.

Vielen Dank auch an Dr. Günter Schweigert, der mir die Geologie verständlich gemacht hat und in dieser Arbeit auch ein prüfendes Auge darauf hatte.

Des Weiteren möchte ich mich beim gesamten Museum für die große Hilfsbereitschaft und die freundliche und äußerst angenehme Arbeitsatmosphäre bedanken.

Der letzte und größte Dank gebührt meinen Eltern, die mir dieses Studium erst ermöglicht und mir immer den Rücken freigehalten haben.

2. Ludwig Armbruster

Ludwig Armbruster wurde am 7. September 1886 geboren. Zuerst studierte er katholische Theologie in München und Freiburg und war nach seiner Priesterweihe 1909 erst in der Kirche tätig. Nebenher hatte er ein wissenschaftliches Studium mit der Promotion abgeschlossen. Nach wissenschaftlichen Forschungen an Bienen in Potsdam, Freiburg und Berlin war er ab 1923 Leiter des Instituts für Bienenkunde der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin. Während dieser Zeit unternahm er viele Feldexkursionen, in denen er unter anderem auch 1928 am Randecker Maar Fossilien suchte (ARMBRUSTER 1939). Dieses Material unterlag einer genauen Studie seinerseits mit Veröffentlichungen über die fossilen Bienen und Termiten (1938-41). 1934 wurde er jedoch von der nationalsozialistischen Regierung zwangspensioniert, da er nach Aussage des NS-Rektors der Landwirtschaftlichen Hochschule Friedrich Schucht „ausgesprochen judenfreundlich“ sei, weil er freundschaftliche Verhältnisse zu jüdischen Bienenkudlern in Palästina pflegte. 1943 zog er sich nach Lindau am Bodensee zurück und baute dort nach Kriegsende die weltweit größte Bibliothek zur Bienenkunde auf. Laut RÜCKL (2007) geschah dies, da die vom NS-Regime geförderten Wissenschaftler nach Kriegsende ihre Positionen am Berliner Bienenkundeinstitut behalten konnten und Ludwig Armbruster somit nicht seine alte Stelle zurückbekam. Trotz zahlreicher Bemühungen fand er nie wieder in die staatliche Forschung zurück, sondern blieb Zeit seines Lebens Gelehrter in Lindau. Am 4. Juni 1973 starb er. Ludwig Armbruster wurde 1957 mit dem Bundesverdienstkreuz 1. Klasse ausgezeichnet und am 29. April 2007, fast 34 Jahre nach seinem Tod, rehabilitiert (RÜCKL 2007).

3. Geologie und Lage

Das Randecker Maar („Maar“ bezeichnet eine kraterförmige Vertiefung, die durch vulkanische Explosionen entstand) liegt etwa 35 km südöstlich von Stuttgart inmitten des Urach-Kirchheimer Vulkanfeldes auf der Schwäbischen Alb. Momentan sind etwa 350 solcher mit Tuff-, Grund- und vor allem Deckgebirgstrümmern aufgefüllten Ausbruchsröhren bekannt (SCHWEIGERT 1998). Der heute 60 m - 80 m eingesenkte, etwa 1100 m - 1200 m im Durchmesser große Krater liegt auf der Albhochfläche direkt am Albtrauf. Der ehemalige Maarsee steigt von 735 m ü. NN im Südosten sanft auf 755 m ü. NN im Nord-westen an und geht dann in steilere Kuppenhänge über. Die Hänge sind im Norden bewaldet, im Süden tragen sie Trockengrasvegetation. Über dem Schlot findet sich ein von kleinen Bächen zerfurchter Wiesengrund (JANKOWSKI 1981). Der Zipfelbach zapft das Maar von Nordosten her an und räumt langsam durch rückschreitende Erosion die weichen Sedimente der Maarfüllung aus (GEYER & GWINNER, 1968). Dadurch wurde der ehemals geschlossene Krater zum Albvorland hin geöffnet.

Die Entstehung des Randecker Maares lässt sich anhand des Tuffschlotes (Diatrem) gut rekonstruieren. Anders als lange angenommen, entstand es nicht, indem aufsteigende vulkanische Gase explosionsartig an Schwächezonen des Gebirges nach oben drangen (GEYER & GWINNER 1968). Die im Tuffschlot gefundenen Olivin-Melilithit-Vulkanite lassen auf folgendes Szenario schließen: Die Schwäbische Alb ist ein Karstgebiet, bestehend aus den Wohlgeschichteten Kalken (Weißer Jura β), den Felsenkalken und den Oberen Weißjurakalken (Weißer Jura δ - ζ). Im Gebiet des



Abb. 1 Lage des Randecker Maar

heutigen Trockenmaares gab es im Festgestein karstbedingt hydraulisch aktive tektonische Schwächezonen an der Erdoberfläche. Das ultrabasische Olivin-Melilithit-Magma nutzte diese Schwächezonen und wanderte durch die Kruste in Richtung Erdoberfläche. Auf der Höhe der Malm (verkarsteter Kalkstein des oberen Jura) traf es dann auf Grundwasser, und es kam zu einer phreatomagmatischen (Magma trifft auf Wasser) Explosion. Abhängig von der Dauer des Magmaaufstiegs wachsen Diatreme in Tiefe und Durchmesser; sprich, der durch die Explosion entstandene, oberflächliche Krater wird tiefer und breiter. Erneuter Kontakt mit anderen Grundwasserreservoirs, Einbrechen von Randgesteinen und einfließendes Wasser von oben begünstigen diesen Prozess. Wahrscheinlich reicht der Schlot des Randecker Maars 2000 m - 2500 m in die Tiefe. Bei ausklingender Magmatätigkeit kam es zu einer Sackungsbewegung, im Zuge dessen sich die Schlotöffnung verschloss und mit Wasser auffüllte. Es ist nicht ungewöhnlich, dass in Karstgebieten aufsteigendes Magma mit Karstgrundwasser reagiert und Maar-Diatrem-Vulkane entstehen (LUTZ, et al. 2000).

Durch verschiedene Aufschlüsse, Grabungen und Bohrungen konnte man die Geologie des Randecker Maares gut untersuchen. Die genauen stratigraphischen Positionen der Sedimente sind jedoch immer noch sehr spekulativ, da die einzelnen Faziestypen nur aus sehr kleinen Aufschlüssen stammen. Eine Kernbohrserie fehlt bis heute und würde auch der Zustimmung des Naturschutzes bedürfen. Zur Zeit der Maareruptionen bestand die Albhochfläche aus Jurakalken, die durch die vulkanische Aktivität und die Diatremdichte wohl komplett von Tuffiten bedeckt war. Durch Verwitterung wurden diese Schicht und teilweise auch die Juraschichten abgetragen. Um das Randecker Maar herum findet man Kalke und Dolomite aus dem oberen Malm, teilweise auch Schwammriffkuppen. Gleitschollen aus Malmkalken und Malmmergel reichen am Albtrauf bis zu den oberen Doggerschichten herunter. Der Maargrund und die Maarhänge (am Südrand bis zur Verebnungsfläche) bestehen aus Pyroklastika mit darüber liegenden Felsbrocken der so genannten Blockschichten aus Kalk und Dolomit. Diese Blockschichten sind teilweise mehr als fünf Meter mächtig, mit tonigem, teils kreidigem Bindemittel. Die Seesedimente beginnen, von unten, mit geschichteten Asche- und Lapillituffen. Darauf folgen tonartige bis mergelige Schichten, die zum Rand hin in kalkige Schichten übergehen. Diese sind am Südhang kleinräumig als Algenknollenkalke ausgebildet. Die Tone sind in den oberen 23 m meist verlagert, der tiefere Teil jedoch ist deutlich gegliedert. Die mergeligen Schichten sind lagenweise verkieselt und teilweise verfältelt, teilweise sind sie auch als Blätterkohle (Dysodil) ausgebildet (BLEICH 1988). Dieses Dysodil stellt eine bituminöse Fazies dar. JANKOWSKI (1981) bezeichnet diese verfestigten Lagen als aragonitische bzw. calcitische bituminöse Laminite mit hohem Strontiumanteil. Teilweise ist die Blätterkohle an verfältelten Stellen verkieselt. Dies stammt von der Kieselsäure aufgelöster Diatomeen. Der Dysodil ist hier splittrig hart. Zum Beckenrand hin wird der Dysodil durch kalkiges, dolomitisches und aragonitisches Gestein ersetzt. Die Uferkalke sind geschichtete, gebankte Mikrite, sowie Algen- und Ostracodenkalke mit niedrigem Strontiumgehalt. Eine detaillierte Beschreibung der Geologie des Randecker Maar findet sich bei JANKOWSKI (1981), BLEICH (1988) und LUTZ et al. (2000).

Das Alter des Maarsees wurde anhand radiometrischer Untersuchungen von Vulkaniten auf etwa 16 bis 18 Millionen Jahre datiert (LIPPOLT & SCHALL 1987).

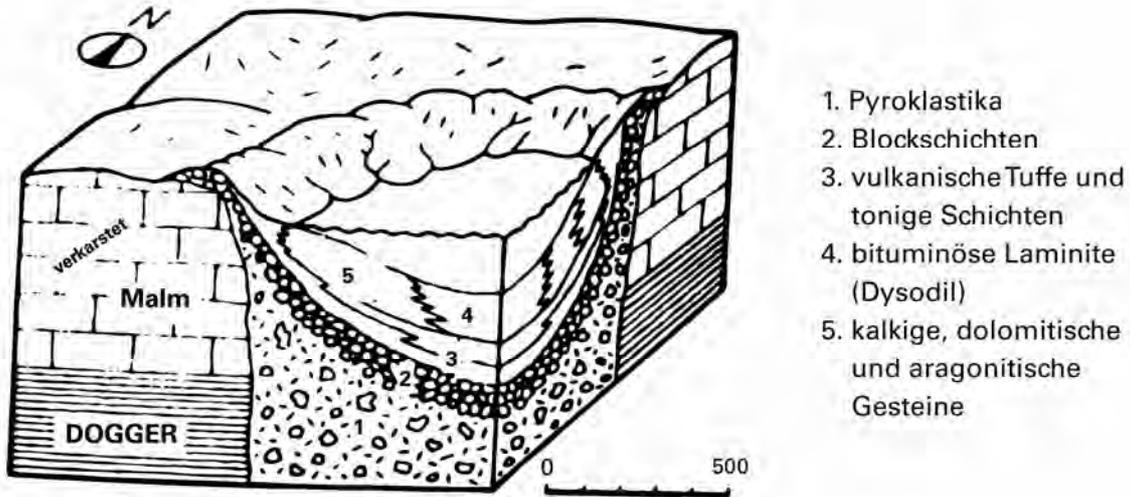


Abb. 2 - Sedimentverteilung im Randecker Maar. Geändert nach GREYER & GWINNER (1991).

4. Der Miozäne Maarsee

Der miozäne Maarsee entwickelte sich (nach JANKOWSKI 1981 und BLEICH 1988) über ein alluviales und oligotroph-lakustrines Anfangsstadium, über ein brackisches eutroph-lakustrines Stadium hin zu einem Süßwasserseestadium. Im Anfangsstadium waren die Sedimentationsverhältnisse zuerst alluvial, dann zunehmend lakustrisch. Es handelte sich um einen oligotrophen See. Interessanter als das typische Anfangsstadium ist jedoch die zweite Phase der Seentwicklung, in der sich die bituminösen Laminite des Zentrums (euxinische Beckenfazies), als auch die laminierten und unlaminierten Karbonate und Mergel des Randes bildeten. Die meisten der gefundenen Fossilien stammen aus diesem Seestadium. Die euxinische Beckenfazies des zu dieser Zeit etwa 120 m tiefen Sees weist eine gleichmäßige Schichtung auf. Dies und die perfekte Erhaltung eingeschwemmter Organismen (MALZAHN 1936 – “Frosch in Todesstellung”) lassen darauf schließen, dass es sich um ein Stillgewässer mit euxinischem Hypolimnion handelte, das frei von Bodenwühlern war. Hohe Evaporation und Auswaschen bestimmter Stoffe wie Magnesium oder Calcium aus dem Gestein führten zu einer schwankenden, teils sehr hohen Salinität des Maarsees. Die bituminösen Laminite weisen heute noch einen hohen Aragonitgehalt auf, was charakteristisch für ein hohes Mg-Ca-Verhältnis ist. Aber auch niedrige Mg-Ca-Verhältnisse lassen sich nachweisen. Aufgrund der Feinzyklen der bituminösen, karbonatischen Laminite mit Einlagerungen von Diatomeen kann man auf eine Jahreszeitenschichtung schließen. Bei einer Gesamtbetrachtung dieses Seestadiums sehen wir einen überwiegend Mg-Ca-salinen See, der eine stabile Wasserschichtung aufweist und somit wahrscheinlich keine Zu- oder Abflüsse besaß. Es handelte sich also um ein in sich geschlossenes System. Fossile Funde von Blättern lassen darauf schließen, dass der Maarsee in diesem Stadium ständig eutroph und euxinisch war. Am Seeboden bildeten sich durch Fäulnisprozesse sauerstoffarmes Tiefenwasser und anaerober Faulschlamm. Die Sedimentart wechselte jahreszeitlich (Diatomeen-Maxima im Frühling, Karbonate im Sommer, mineralischer Feindetritus im Sommer bis Herbst, organisches Material im Winter). Die Alkalinität war vermutlich so hoch, dass sie für höhere

Lebewesen zeitweise toxisch gewesen sein muss. Diese Hypothese wird auch durch die seltenen, auf nur eine einzige Schicht begrenzten Funde von Fischen (Zahnkarpfen *Prolebias* aff. *weileri*; GAUDANT & REICHENBACHER 2002) gestützt. Am Ende dieser zweiten Phase war der See nur noch 60 m – 70 m tief.

Im dritten und letzten Stadium entwickelte sich aus dem wahrscheinlich trüben Brackwassersee ein Süßwassersee. Geologisch sprechen hierfür die Kalke, die oberhalb von 710 m NN nur in der Randfazies erhalten sind, da sie ein sehr niedriges Mg-Ca-Verhältnis aufweisen. Wahrscheinlich führte humideres Klima dazu, dass der See Zuflüsse erhalten hat. Durch Überlauf entstand ein Abfluss. In Folge dessen konnte sich die Salinität nicht mehr durch Evaporation erhöhen. Der Abbau der vorhandenen Salinität erfolgte wahrscheinlich durch Mineralfällung und einer jahreszeitlichen Vollzirkulation, die das brackische Tiefenwasser nach oben beförderte und dieses dann abfließen konnte. Die Salinität sank, toxische Stoffe wurden ausgespült.

Aufgrund der Sedimentationsmächtigkeit der Kraterfüllung und verschiedener jährlicher Sedimentationsraten schwankt die berechnete Abschätzung der Sedimentationsdauer für das Randecker Maar zwischen 20.000 (BLEICH 1988) und maximal 300.000 Jahren (JANKOWSKI 1981).

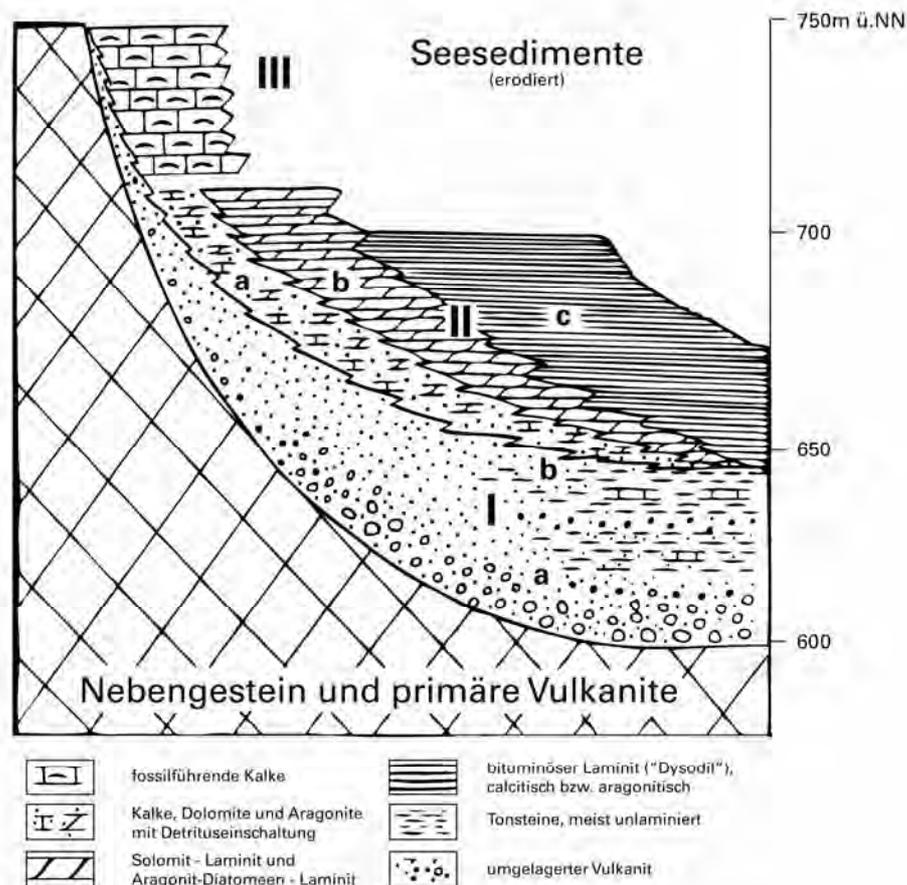


Abb. 3 - Schematischer Querschnitt durch das Randecker Maar. Geändert nach JANKOWSKI (1981).

- | | |
|-----------------|---|
| I. Seestadium | a - alluviale Sedimente |
| | b - Sedimente des oligothropen-lakustrinen Stadiums |
| II. Seestadium | brackisch, eutroph - lakustrin |
| | a - Uferfazies |
| | b - randferne Fazies |
| | c - Beckenfazies |
| III. Seestadium | Randfazies des Süßwassersees |

5. Material und Methoden

Das hier beschriebene Material stammt aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Die ca. 4000 Objekte zählende Sammlung wurde erst im Dezember 2007 im Zuge einer Renovierungsmaßnahme an der Universität Hohenheim, Stuttgart, wiederentdeckt. Gesammelt wurden die Fossilien 1928 von LUDWIG ARMBRUSTER, der teilweise auch schon eine Vorbestimmung des Materials versucht hat. Die Sammlung muss noch wesentlich mächtiger gewesen sein (Laufende Nummern; ARMBRUSTER erwähnt 10.000 Fotos (1939)), der größte Teil ging jedoch über die Jahre verloren. Des Weiteren stand die größtenteils bestimmte Randecker Maar Sammlung des SMNS, mit weiteren 8000 Objekten, zur freien Verfügung.

Viele der bis dato bekannten und dokumentierten Fossilien des Randecker Maares stammen aus kleinen, zufällig entstandenen Aufschlüssen oder wurden aufgesammelt. Planmäßige Grabungen führten REINHOLD SEEMANN und HELMUT HÖLDER (Ende der 1930er Jahre) sowie FRANK WESTPHAL (1962) durch (SCHWEIGERT 1998). Auch das in dieser Arbeit untersuchte Material wurde durch ARMBRUSTER und seinen Mitarbeitern SCHEUTHLE, Dr. HAUFF, SCHEER und SCHEMPP aktiv zutage gefördert. Hierzu leiteten sie extra einen Quellbach um, um aus dem Bachbett noch feuchten, unverwitterten, besterhaltenen Schiefer zu bergen (ARMBRUSTER 1939). Diese Funde wurden von ARMBRUSTER aufgespalten, unter Kanadabalsam auf einem Objektträger mit Deckglas eingeschlossen und fotografiert. Den Kanadabalsam wählte er zum einen, da die Fossilien in trockenem Zustand nicht gut sichtbar sind und er somit ein Unterwasser-Studium umgeht, und zum anderen, weil er sich bei eingelagerten Fundstücken über den hartnäckigen „Museumsstaub“ ärgerte und so nur das Deckgläschen abputzen musste.

Als Fundstelle ist das „echte“ Dysodil angegeben. Da nach BLEICH (1988) aber kaum Fossilien aus diesen Schichten erhalten sein können, weil sich die Blätterkohle beim Trocknen papierartig aufrollt und somit Einschlüsse zerstört, wurden die Funde wohl in dem optisch ähnlichen, verkieselten, kohleartigen Lagen gemacht. „Die meisten der Fossilien stammen offenbar aus den Warvenablagerungen bzw. den karbonitischen Laminiten.“ (KOTTHOFF 2005)

Zur Untersuchung der Fossilien mit einem Binokular, wurden die Deckgläschen mit einem Tuch und teilweise 77%igem Alkohol gereinigt. Bei den wenigen Objekten die nicht in Kanadabalsam eingebettet sind, wurde zur Kontrastverstärkung und um mehr Details sichtbar zu machen ein Tropfen Alkohol auf das Fossil gegeben. Eine Microsoft Access Tabelle mit laufender Nummer, Inventarnummer, Ordnungs-, Familien-, Gattungsname, Erhaltungszustand, erhaltene Körperteile und Notizen wurden angelegt. Ausgewählte Objekte wurden mit einer Leica Digitalkamera unter Verwendung von Leica Automontage aufgenommen.

Bei der Beschreibung eines Vertreters aus den jeweiligen Ordnungen oder Familien beschreibt die angegebene Nummer immer die Inventarnummer des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Dahinter folgt, wenn vorhanden, die laufende Nummer der ARMBRUSTER-Sammlung, gekennzeichnet durch ein vorangestelltes „A“.

Die Flügeladerung ausgewählter Objekte wurde unter Verwendung von Adobe Illustrator CS2 nachgezeichnet und beschriftet.

6. Systematischer Teil

Im Folgenden werden die Ordnungen und Familien aller Funde aufgeführt und kurz beschrieben. Zu jeder Familie wird ein Fossil exemplarisch beschrieben. Die Auflistung der Ordnungen folgt einer phylogenetisch-systematischen Reihenfolge.

6.1 Ordnung Odonata

Die Odonata (Libellen) sind rezent mit etwa 5.000 räubersischen Arten weltweit vertreten (CSIRO 1970). Typisch für diese Ordnung sind zwei Paar in etwa gleiche Flügel, ein Pterostigma in jedem Flügel, eine Reduktion der thorakalen Tergite, bezahnte Mandibeln und Antennen aus einem borstenähnlichen Flagellum. Die Nymphen sind aquatisch, atmen durch tracheale Kiemen und ergreifen mit einem zu einer vorschnellbaren Fangmaske modifizierten Labium Beute. Die Adulten haben oft ein komplexes Paarungsverhalten (u. a. mit Paarungsrade) und eigene Territorien, die sie regelmäßig abfliegen. Da ihre Lebensweise stark an Wasser gebunden ist, findet man sie vorwiegend in der Nähe von Gewässern, Seen oder Bächen (CSIRO 1970).

Am Randecker Maar sind vor allem die Nymphen dieser Ordnung zahlreich bekannt. Manche Lagen bestehen nur aus Libellenlarven. Sie sind somit ebenso, oder sogar noch zahlreicher als Stratiomyidae-Larven (Diptera). Die Adulten sind im Gegensatz dazu sehr selten, allerdings sind Vertreter der Zygoptera und Anisoptera überliefert. Lediglich ein paar komplette Exemplare hat man bis jetzt gefunden (SCHWEIGERT 1998). Bruchstücke von Flügeln gibt es geringfügig häufiger, sie machen trotzdem nur einen kleinen Prozentsatz der Gesamtfauna des fossilen Kratersees aus.

Fossile Odonata sind bereits aus dem oberen Karbon bekannt. Diese hatten teilweise Flügelspannweiten von bis zu 75 cm. Die ersten Vertreter der rezenten Taxa kennt man seit dem späten Jura, Vertreter rezenter Unterordnungen sogar schon seit dem frühen Jura. (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Odonata beläuft sich auf 28 Exemplare, davon konnten sieben auf Unterordnungsniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung 29 weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.1.1 Unterordnung Zygoptera

Die Unterordnung der Zygoptera besteht aus etwa 2.500 Arten weltweit. Diese meist schlechten Flieger erreichen heute eine Flügelspannweite von 20 mm bis 70 mm je nach Art. Die charakteristischen Merkmale der Zygoptera, die sie von den Anisoptera unterscheiden, sind unter anderem ihr breiter Kopf, bei dem die Komplexaugen weiter auseinander liegen als ihr eigener Durchmesser, ein stark abfallender Thorax, relative gleichgestaltete gestielte Vorder- und Hinterflügel, eine viereckige Discoidalzelle, sowie drei caudale Kiemen bei den Nymphen (CSIRO 1970).

In der Ruhe legen sie ihre Flügel entweder leicht dachartig zusammen oder spreizen sie vom Körper ab (CHINERY 2004).

Fossil sind sie in den Ablagerungen der Kreide und des Tertiär äußerst häufig vertreten (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68001 (Mehrfachfund, Tafel 1, Fig. 1)

Beschreibung – Dieses Stück ist in relativ gutem Zustand und zeigt das Fossil in links dorsolateraler Ansicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Zu erkennen ist der Kopf bei dem das langgezogene und schmale Occiput die Augen weit voneinander trennt. Der Thorax ist kompakt und kräftig, von ihm gehen fünf sichtbare Beine ab, die bis zu den Tibiae erhalten sind. Das Abdomen ist lang gestreckt und es sind nur drei Tergite sichtbar. Zwei Paar Flügel sind überlagert und liegen

oberhalb des Abdomens, jedoch ebenfalls nicht komplett erhalten, da der Stein in dem das Fossil liegt, dort abgebrochen ist. Sie beginnen gestielt und verbreitern sich dann. Trotz Überlagerung erkennt man aber, dass Vorder- und Hinterflügel gleichgestaltig sind.

Diskussion – Der Habitus erinnert gleich an eine Libelle, mit dem lang gezogenen Abdomen. Die weit auseinander liegenden Augen und die Gleichgestaltigkeit der Vorder- und Hinterflügel lassen auf die Unterordnung der Zygoptera schließen.

6.1.2 Unterordnung Anisoptera

Die Vertreter dieser Unterordnung zeichnen sich durch einen kompakten Körperbau aus und durch große Augen, die sich (fast) berühren (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Anisoptera bestehen aus rezent etwa 3.000 Arten weltweit. Die neue Einteilung ist noch recht jung und die verschiedenen Grundlagen dazu bei GRIMALDI & ENGEL (2005) nachzulesen. Charakteristisch für diese Unterordnung ist jedoch der „Jetantrieb“ der Nymphen. Diese können durch den Ausstoß von Wasser aus einer rektalen Kammer einen Vorschub erzeugen. Ferner sind die Trennung der Diskoidalzelle in zwei Dreieckszellen und ein kleiner, dunkler aderloser Bereich der Membran nahe der Analzelle kennzeichnend (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Erste fossile Funde von Kronengruppenvertretern dieser Unterordnung, also echte Anisoptera, sind aus dem frühen Jura bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.1.2.1 Überfamilie Libelluloidea

Familie Libellulidae

Die Familie der Libellulidae ist eine kosmopolitische Gruppe mit etwa 1.000 Arten und somit eine der größten innerhalb der Odonata. Diese Arten mit tropischem Ursprung sind recht häufig anzutreffen und bunt gefärbt. Die Weibchen geben ihre Eier entweder direkt ins Wasser ab, oder in den Boden in Ufernähe (CSIRO 1970). So gut wie alle am Randecker Maar gefundenen Libellenlarven sind dieser Familie zuzuordnen (SMNS 68003, Tafel 1, Fig. 2).

SMNS 68000/18; A1559 (Mehrfachfund, Tafel 1, Fig. 3)

Beschreibung – Von dem Tier ist lediglich ein Hinterflügel erhalten. Dieser ist jedoch nicht komplett, sondern nur von der Basis bis etwa zur Hälfte, auf Höhe des Nodus. Die kennzeichnenden Merkmale sind jedoch erhalten. Eine Aussage über das Geschlecht des Tieres lässt sich nicht machen. Die komplette Aderung ist erhalten.

Diskussion – Die Diskoidalzelle ist längs in Dreieck und Supra-Dreieck geteilt und das Analfeld ausgeprägt. Dies belegt eine Zuordnung zu der Unterordnung der Anisoptera. Das Dreieck liegt mit der Basis am Arculus und ist in der Längsrichtung des Flügels sehr weit. Letzteres Merkmale und ein Vergleich mit rezenten Arten lassen auf eine Zugehörigkeit zu der Familie der Libellulidae schließen.

6.2 Ordnung Isoptera

Die Isoptera (Termiten) sind rezent mit schätzungsweise 4.000 Arten weltweit vertreten, 2.600 davon sind bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005). Diese 6 mm bis 15 mm großen Insekten kommen bevorzugt in den Tropen oder Subtropen vor. Kennzeichnend für die Ordnung sind fadenförmige Antennen, lange, membranöse Flügel und zwei kurze Cerci. Die Anatomie und der Habitus hängen stark davon ab, zu welcher sozialen Kaste das Tier gehört. Unterschieden wird in: a) Geflügelte Geschlechtstiere, mit voll sklerotisiertem Körper und dreieckigen Flügelresten nach dem Hochzeitsflug, wenn die Flügel entlang einer Sollbruchstelle abgebrochen sind; b) Soldaten, sterile

Männchen oder Weibchen mit stark sklerotisiertem Kopf und kräftigen Mandibeln, sowie c) Arbeiter, schwach sklerotisierte, sterile Männchen und Weibchen ohne auffallendem Habitus (CSIRO 1970).

Sie leben hochsozial in Kolonien mit teilweise mehreren Millionen Individuen. Manche Arten bauen landschaftstypische Bauten von bis zu drei Metern Höhe, andere bauen sich Gänge in feuchtem Holz. Isoptera ernähren sich von marodem Holz, Gras, Pilzen, Humus, Rinde und den Exkrementen von Herbivoren (CSIRO 1970). Durch die Verwertung eben dieser Stoffe haben sie, neben Bienen, einen hohen ökologischen Stellenwert und haben Einfluss auf geochemische Zyklen (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Vom Randecker Maar sind einige, auch neue, Arten durch ARMBRUSTER (1941) gefunden und beschrieben worden. Sie scheinen aber von der Systematik her revisionsbedürftig (ANSORGE & KOHRING 1995). Fossil sind die Termiten seit der frühen Kreide bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Isoptera beläuft sich auf 35 Exemplare, die auf Ordnungsniveau bestimmt wurden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung sechs weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

SMNS 68000/21; A2001 (Mehrfachfund, Tafel 1, Fig. 4-5)

Beschreibung – Dieses Objekt verwendete ARMBRUSTER (1941) bereits als Illustration in seiner Publikation, ging jedoch nicht näher darauf ein. Er beschrieb das Tier als *Termes scheuthlei*. Das Fossil ist recht gut in ventraler Ansicht erhalten, einzelne Stellen sind jedoch zerquetscht oder zertrümmert. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf ist zwar von den Umrissen her erhalten, es lassen sich aber außer dem linken Auge keine einzelnen Differenzierungen mehr vornehmen. Pro-, Meso- und Metanotum lassen sich unterscheiden. Der Thorax besteht aus zehn Segmenten. Metacoxae und Metatibiae sind schwach zu erkennen, ansonsten fehlen die Extremitäten. Drei Flügel sind erhalten, von denen die Adern, abgesehen von der Costa, aber nicht vorhanden sind. Die Flügel überragen das hintere Ende des Körpers um die Körperlänge.

Diskussion – Der Habitus spricht klar für die Einordnung dieses Objekts in die Ordnung der Isoptera. Da nur die reproduzierenden Tiere Flügel besitzen um den Hochzeitsflug zu begehen, handelt es sich in diesem Fall um eben diese Kaste.

6.3 Ordnung Orthoptera

Die Ordnung der Orthoptera (Geradflügler, Springschrecken) umfasst heute an die 22.500 hemimetabole Arten in zwei Unterordnungen. Sie kommen fast auf der ganzen Welt vor, mit der höchsten Diversität in den Tropen, aber nicht in den kältesten Regionen. Allen Arten gemein ist die laterale Ausweitung des Pronotums über die pleuralen Sklerite (Sattelform), beißend-kauende Mundwerkzeuge, sowie die großen, zu Sprungbeinen umgewandelten Hinterbeine. Bei der letzteren Apomorphie ist der Femur stark vergrößert und muskelbepackt. Die Tibiae der Hinterbeine sind dorsal mit Zahn- oder Dornreihen versehen (GRIMALDI & ENGEL 2005). Die Vorderflügel (Tegmina) sind in der Regel fester als die Hinterflügel, schmal und bei vielen Arten verkürzt oder fehlend (CHINERY 2004). Die Männchen der meisten Arten erzeugen Laute mit ihren Flügeln oder Beinen (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Fossile Funde stammen als erstes aus der späten Perm und der frühen Trias (GRIMALDI & ENGEL 2005). Vom Randecker Maar sind Caelifera (SCHWEIGERT 1998) und ein Vertreter der Tettigoniidae aus der Unterordnung der Ensifera (ANSORGE & KOHRING 1995) bekannt.

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Orthoptera beläuft sich auf fünf Exemplare. Davon konnte eines auf Familienniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung neun weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.3.1 Unterordnung Ensifera

Die Ensifera beinhalten etwa 10.000 Arten in zehn Familien. Kennzeichnend für die etwa 1,5 mm bis 50 mm langen Tiere dieser Unterordnung sind die langen, vielgliedrigen Antennen (CSIRO 1970).

6.3.1.1 Überfamilie Tettigonioidea

Diese Unterordnung enthält nur die Familie Tettigoniidae und wird somit durch diese charakterisiert (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.3.1.1.1 Familie Tettigoniidae

Die einzige Familie der Tettigonioidea umfasst etwa 6.000 rezente Arten weltweit und ist somit die artenreichste der Ensifera. Kennzeichnend sind die langen Antennen, die weit über das Körperende hinausgehen, Tympanalorgane an den Tibiae der Vorderbeine, ein Ovipositor bei den Weibchen, ein unverzweigter CuP (CSIRO 1970).

Die meisten Vertreter sind phyto- und hygrophil, sitzen auf Bäumen oder in Büschen und tarnen sich durch ihre Farbe oder durch Mimikri. Viele ernähren sich von Blattwerk, manche sind aber auch räuberisch (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68009 (Einzelfund, Tafel 1, Fig. 6)

Beschreibung – Dieses Fossil wurde erstmals von ANSORGE & KOHRING (1995) beschrieben. Es handelt sich um ein vollständiges, gut erhaltenes Stück in rechtslateraler Ansicht. Da ein Ovipositor nicht zu erkennen ist, handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um ein Männchen. Der Kopf mit den großen Augen und den vielgliedrigen Antennen ist gut zu erkennen. Der Prothorax ist groß mit einem großen, lateral belappten Pronotum. Die sechs normal entwickelten Beine sind vollständig erhalten, jedoch etwas überlagert. Die Tarsen haben vier Segmente und der Femur ist stark vergrößert. Das Abdomen besteht aus acht Segmenten. Flügel sind nicht erhalten.

Diskussion – Der Habitus mit den langen Hinterbeinen und den verdickten Femur, sowohl die Kopfform erinnern stark an die Ordnung Orthoptera. Die viergliedrigen Tarsi und das Fehlen von Dornen an Vorder- und Hintertibiae lässt eine Einordnung des Fossils in die Familie der Tettigoniidae zu.

6.4 Ordnung Psocoptera

Die Psocoptera (Staub-, Buchläuse) sind rezent mit schätzungsweise 5.500 Arten weltweit vertreten (GRIMALDI & ENGEL 2005). Die 1 mm bis 10 mm großen Tiere haben eine sehr charakteristische, reduzierte Flügeladerung, mit CuA gegabelt und Sc reduziert. Sie besitzen immer einen bauchigen Clypeus, einen kleinen, frei beweglichen Kopf und eine Kreuzung aus kauend-beißenden und stechend-saugenden Mundwerkzeugen. Man findet Vertreter dieser Ordnung auf Blättern, Ästen, unter Steinen, Felsen, in Höhlen oder unter der Rinde von Bäumen. Sie ernähren sich von Pilzhyphen, einzelligen Algen, Hefen oder Flechten (CSIRO 1970).

Die Psocoptera sind vom Randecker Maar bis jetzt noch nicht beschrieben worden und stellen somit einen Erstnachweis für dieses Gebiet dar.

Die ältesten Fossilien aus dieser Ordnung stammen aus Qaratau (Kasachstan) und sind dem Oberen Jura zuzuordnen. Der erste Nachweis rezenter Familien stammt jedoch aus dem Bernstein der Kreide (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Psocoptera beläuft sich auf vier Exemplare, davon konnten alle auf Ordnungsniveau bestimmt werden.

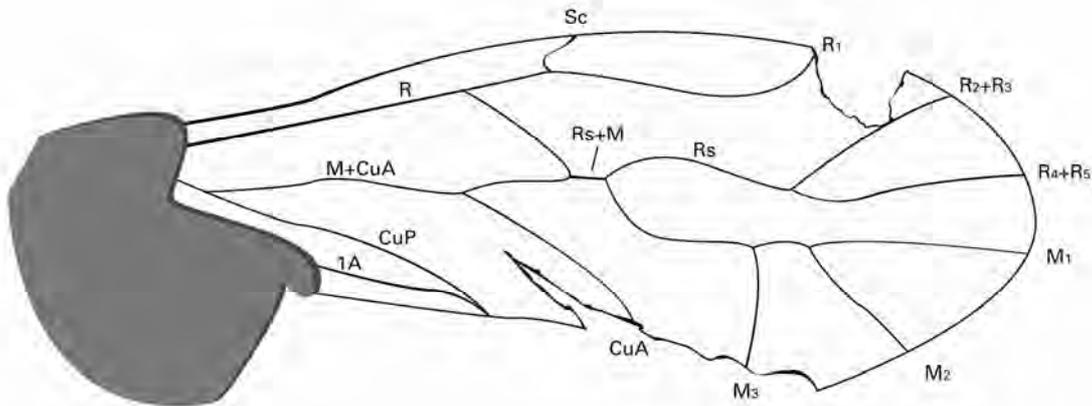


Abb. 4 - Psocoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68000/7). Flügeladerung

SMNS 68000/7; A 13021 (Mehrfachfund, Tafel 1, Fig. 7)

Beschreibung – Das Tier ist in einer dorsalen Ansicht eingebettet, die leicht ins linkslaterale geht. Überliefert ist das komplette Tier, in einem schlechten Erhaltungszustand. Der Kopf ist gut sichtbar, man erkennt die einzelnen Facetten beider Augen, sowie die Basis der Antennen. Die rechte Antenne ist mit Unterbrechungen erhalten. Der Prothorax ist reduziert, der Pterothorax vergrößert. Es gibt eine Einschnürung zwischen Kopf und Thorax. Das Abdomen ist schlecht überliefert und gedrückt. Die Beine sind kaum erhalten, lediglich die Coxae der linken Seite und der Femur des linken hinteren Beines sind zu erkennen. Zwei Paar Flügel sind präsent, die sich aber links und rechts jeweils fast komplett überlagern. Man erkennt die in M1, M2 und M3 gegabelte Media, die gegabelte Rs und ein ungefärbtes Pterostigma.

Diskussion – Allen Vertretern der Ordnung Psocoptera ist eine charakteristische Flügel-aderung gemein. Diese besteht aus der Zelle die Rs und M bilden und von der Flügelmitte bis zum apikalen Rand reicht. Dieses Merkmal in Kombination mit der verzweigten Media und des distal ausgebeulten Stigma ist kennzeichnend für die Ordnung.

6.5 Ordnung Thysanoptera

Aus der Ordnung der Thysanoptera (Fransenflügler) sind derzeit etwa 5.500 rezente Arten in zwei Unterordnungen bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005). Kennzeichnend für diese Gruppe kleiner, schmaler Insekten sind asymmetrische, raspelnd-saugende Mundwerkzeuge, die eine Verwandtschaft zu den Hemiptera vermuten lassen, Tarsen mit je einer ausstülpbaren apikalen Blase und zwei Paar schlanke Flügel mit reduzierter Aderung, die marginale, teilweise lange Fransen aufweisen. Manche Arten sind flügellos (CSIRO 1970).

Die Lebensweise der zwei Unterordnungen ist verschieden. Sie reicht von sozial bis solitär. An warmen, schwülen Sommertagen schwärmen sie aber alle und werden als „Gewitterfliegen“ bezeichnet.

In den Seeablagerungen des Randecker Maars kommen die Thysanoptera mehrfach vor, sind wegen ihrer geringen Größe von durchschnittlich etwa 2 mm aber teilweise sehr leicht zu übersehen.

Die frühesten Fossilien dieser Gruppe stammen aus der Trias von Virginia (USA) und Kasachstan. Stammgruppenvertreter kennt man bereits aus dem Perm (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Thysanoptera beläuft sich auf 43 Exemplare, davon konnten zwei auf Familienniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung acht weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.5.1 Unterordnung Tubulifera

Diese Unterordnung enthält nur die Familie Phlaeothripidae und wird somit durch diese charakterisiert (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.5.1.1 Familie Phlaeothripidae

Die Familie der Phlaeotripidae enthält etwa 3.000 Arten, die dunkler und größer als die der Terebrantia sind. Sie zeichnen sich alle durch eine röhrenförmige Verlängerung des Abdomens aus. Diese Verlängerung besteht aus den Überbleibseln des achten Sternits und dem ausgezogenen zehnten Segment (GRIMALDI & ENGEL 2005). Die größeren Arten kommen vorwiegend in den wärmeren Erdteilen vor.

Die Vertreter dieser Familie sind recht bewegungsaktiv und deshalb sehr sozial, haben verdickte Körperteile und sind meist in Laubstreu oder in Bodennähe anzutreffen. Viele Arten ernähren sich von Pilzsporen oder Myzel. Andere sind Gallbildner (CSIRO 1970).

SMNS 68000/3; A 12408 (Mehrfachfund, Tafel 1, Fig. 8)

Beschreibung – Erhalten ist das ganze Tier, jedoch nicht in so guter Kondition. Die Hälfte scheint auf der fehlenden Gegenplatte erhalten zu sein. Der Kopf ist schlecht überliefert und einzelne Bestandteile nicht differenzierbar. Augen sind keine zu erkennen. Die Antennen bestehen aus sieben Segmenten. Der Thorax weist zahlreiche Löcher auf. Fünf Beine sind zu erkennen, die maximal bis zur Tibia erhalten sind. Der Pterothorax trägt zwei am Körper anliegende Paar gefranste Flügel, deren Fransen sehr gut zu erkennen sind. Das Abdomen besteht aus zehn Segmenten, von denen das letzte röhrenförmig verlängert ist und an der Spitze Borsten trägt.

Diskussion – Die reduzierten Flügel in ihrer fransigen Form sind ein klares Kennzeichen der Thysanoptera. Das verlängerte Endsegment lässt dieses Fossil zweifelsfrei den Tubulifera und somit der einzigen Familie dieser Unterordnung, den Phlaeothripidae, zuordnen.

6.5.2 Unterordnung Terebrantia

Die Unterordnung der Terebrantia besteht aus 9 Familien und etwa 2.500 Arten, von denen die meisten zur Familie der Thripidae gehören. Die Weibchen besitzen einen sägeförmigen Ovipositor, mit dem die Eier in Pflanzengewebe eingestochen werden können. Die Männchen haben ein abgerundetes Abdomen. Die meisten Arten sind auch hier Pflanzensaftsauger, die man z.B. auf Blüten antrifft.

6.5.2.1 Familie Thripidae

Die Familie der Thripidae enthält die meisten Arten der Unterordnung in vier Unterfamilien. Die Flügel sind meist schmal und verjüngen sich zur Spitze hin.

SMNS 68000/19; A 16037 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig.1)

Beschreibung – Dieses Fossil ist äußerst gut erhalten. Selbst kleine Details sind zu erkennen. Am Kopf lassen sich die einzelnen Facetten der Augen, das Ocellenfeld und die Ansatzstellen der

Antennen, sowie sechs Segmente der rechten Antenne ausmachen. Der Thorax trägt zwei Paar stark gefranste, spitz zulaufende Flügel, bei denen man die Feinstruktur gut erkennt. Das Abdomen besteht aus zehn Segmenten, bei denen die letzten zwei (posterior) etwas verdrückt sind, jedoch lässt sich die Behaarung noch erkennen. Die Beine sind angewinkelt und unter dem Körper positioniert. Man erkennt lediglich den verdickten Femur.

Diskussion – Auch hier sprechen die Fransen an den Flügeln für die Zuordnung der Thysanoptera. Da das letzte Hinterleibssegment nicht röhrenförmig verlängert ist, gehört dieses Tier in die Unterordnung Terebrantia. Hier sprechen die schmalen, zugespitzten Flügel und das schmale Abdomen zur Familie der Thripidae.

6.6 Ordnung Hemiptera

Die Ordnung der Hemiptera (Schnabelkerfe) umfasst heute an die 80.000 hemimetabole Arten weltweit. Allen Arten gemein sind die stechend-saugenden Mundwerkzeuge und die Ernährung von rein flüssiger Nahrung. Die Mundwerkzeuge bestehen aus zwei Paar sklerotisierten, flexiblen Stiletten (mandibular und maxillar Stilet), die in einer ventralen Rille in einem aus ein bis vier Segmenten bestehenden Labium liegen. Das Labium dient sozusagen als Gleitschiene für den Stechapparat (CSIRO 1970). Die Systematik der Hemiptera hat in der letzten Zeit einen großen Umschwung erlebt. In dieser Arbeit wird für die Hemiptera die Systematik von BOURGOIN & CAMPBELL (2002) verwendet und somit auf die Unterordnung der Homoptera verzichtet.

Fossil sind die ersten Hemiptera aus der Karbon-Perm Grenze bekannt. Vom Randecker Maar sind bis jetzt vor allem Nymphen und Imagines der Gattung Corixidae beschrieben worden (*Diacorixa germanica*, POPOV 1989), aber auch Vertreter der Gattungen Notonectidae, Saldidae, Cydnidae und Pentatomidae (POPOV 1989). Ebenso konnten die Stenorrhyncha und Auchenorrhyncha schon an dem fossilen Kratersee nachgewiesen werden (ANSORGE & KOHRING 1995).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Hemiptera beläuft sich auf 541, davon konnten 88 auf Ordnungsniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung 58 weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.6.1 Unterordnung Auchenorrhyncha

Zur Unterordnung der Auchenorrhyncha (Zikaden) gehören etwa 40.000 rezente Vertreter weltweit. Im Gegensatz zu den Sternorrhyncha liegt bei dieser Gruppe das Rostrum zwar auch ventral am posterioren Ende des Kopfes, aber nicht so weit hinten, sondern direkt an der Kehle. Weitere Kennzeichen sind der Besitz von kurzen Antennen, drei Tarsen-gliedern und einer eher dachförmigen Flügelstellung. Die meisten Arten sind sehr aktiv und bekannt für ihre Lauterzeugung (MCGAVIN 1993).

6.6.1.1 Infraordnung Cicadomorpha

6.6.1.1.1 Überfamilie Cercopoidea

6.6.1.1.1.1 Familie Cercopidae

Die Familie der Cercopidae umfasst heute weltweit etwa 2.500 Arten in vier Unterfamilien. Diese Pflanzensaft saugenden Vertreter sind meist unter 14 mm groß und vor allem in wärmeren Regionen (besonders den Tropen) anzutreffen. Kennzeichnend für diese Gruppe sind die Schaum-Gebilde, in denen die Nymphen zu finden sind. Hierzu lassen sie ihren Speichel an ihrem ganzen Körper entlang laufen und blasen die ausgeatmete Luft in diesen hinein. So entsteht die schaumige Konsistenz, die durch Mucopolysaccharide aus den malphigischen Gefäßen stabilisiert wird. Auf der ventralen Seite münden verlagerte Stigmen in einem nach außen offenen Atemkanal, die diesen Effekt noch

verstärken. Parasitäre Wespen stechen mit ihrem Legestachel meist durch diesen Schaum hindurch. Viele Arten gelten als Pflanzenschädlinge an Kulturpflanzen (MCGAVIN 1993). Fossil sind die Cercopidae seit dem frühen Jura bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68010/1 (Einzelfund, Tafel 2, Fig. 2)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Lage erhalten, geschlechtsspezifische Merkmale sind nicht zu erkennen. Der Kopf ist im Verhältnis zum Körper recht klein, mit großen lateral sitzenden, rundlichen Augen. Das Pronotum ist sehr groß, das Scutellum klein und langgestreckt. Die Beine scheinen eher kurz. Das vordere und mittlere Beinpaar ist ab den kurzen Tibiae sichtbar. Die Tarsen sind dreigliedrig mit je zwei Krallen. Die schwach geaderten Flügel bedecken den kompletten Hinterleib und sind apikal abgerundet.

Diskussion – Der Habitus mit dem dreieckigen Scutellum und den dreigliedrigen Tarsen lässt direkt auf Auchenorrhyncha schließen. Die kurzen, nicht verdickten Beine schließen andere Familien der Cicadomorpha aus, bei denen meist ein Beinbestandteil immer verdickt oder verlängert ist. Die charakteristische Bedornung der Metatibiae lässt sich nicht als Familienmerkmal heranziehen, da diese nicht erhalten sind.

6.6.1.1.2 Überfamilie Cicadoidea

6.6.1.1.2.1 Familie Cicadidae

Die Familie der Cicadidae umfasst etwa 2.250 Arten in warmen Regionen, vor allem in den Tropen und Subtropen. Diese zwischen 10 mm und 100 mm großen Tiere sind bekannt für ihre Laute, die die Männchen durch ihr Tymbal (Trommelorgan) erzeugen. Viele sind unauffällig gefärbt, doch die Arten in den Tropen können sehr farbenfroh sein. Am Kopf tragen die Cicadidae kurze, borstenförmige Antennen und große Augen. Die Flügeladerung ist sehr kennzeichnend, da die Adern nicht den Flügelrand berühren, so dass einige Zellen und ein kleiner aderloser Rand entsteht. Die Hinterbeine sind nicht zum Springen umgebildet. Die Vertreter dieser Gruppe sind phytophag, die Adulten ernähren sich von Pflanzensäften. Nachdem die Nymphen aus den Eiern gekrochen sind, fallen sie auf den Boden, graben sich in die Erde und saugen Wurzelsäfte (MCGAVIN 1993).

Der erste Fund einer echten Cicadidae stammt von Gestein aus dem frühen Jura von England (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68000/5; A13003 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig. 3)

Beschreibung – Erhalten ist ein Bruchstück eines Vorderflügels. Ob es ein Männchen oder Weibchen ist, lässt sich nicht sagen. Die Adern sind gut erhalten, am anterioren Rand befindet sich die verdickte Ader Sc+C, von der R3 abgeht. Die anderen Adern von R3+4 bis CuA sind gut erhalten, reichen alle jedoch nicht an den Flügelrand heran, sondern enden davor und bilden so einen kleinen aderlosen Rand.

Diskussion – Aderlose Randbereiche der Vorderflügel sind auch bei Syrphidae (Diptera) bekannt, dort reichen aber die Venen R4+5+M1 und CuA+1A bis an den Flügelrand heran und die Randzellen sind nicht abgerundet, sondern treppenförmig übereinandergestellt. Hier reicht keine Ader an den Rand heran, die Zellen sind schön abgerundet und Richtung proximal verlängert. Somit können die Syrphidae ausgeschlossen werden. Ferner ist die Verdickung von Sc+C bei anderen Auchenorrhyncha, mit ebenfalls aderlosen Randbereichen, nicht zu erkennen. Dies lässt eine Stellung zur Familie Cicadidae zu.

6.6.1.2 Infraordnung Fulgoromorpha

6.6.1.2.1 Überfamilie Fulgoroidae

6.6.1.2.1.1 Familie Ricaniidae

Die Familie der Ricaniidae enthält mehr 400 Arten mit einer Flügelspannweite zwischen 12 mm und 40 mm. Sie kommen im tropischen Afrika, Asien und Australien, sowie wärmeren Regionen der Alten Welt vor, dort eher in der Östlichen Hemisphäre. Ihre Flügel sind durchscheinend und viele der Tiere ernähren sich von giftigen oder halluzinogenen Pflanzen (MCGAVIN 1993).

SMNS 68010/6 (Einzelfund, Tafel 2, Fig. 4)

Beschreibung – Das Fossil ist in ventraler Ansicht erhalten. Eine Geschlechtsbestimmung ist nicht möglich, da keine Merkmale vorhanden sind. Der Kopf fehlt, auf dem Thorax erkennt man alle Coxae, jedoch sind die restlichen Beinsegmente nur bei Meso- und Metacoxa bis zu den Tarsen überliefert. Die Mesocoxae liegen voneinander entfernt und sind leicht verlängert. Die Metatibiae haben eine Reihe von spitzen Fortsätzen. Die Tarsen sind dreigliedrig. Die Flügel sind lediglich sehr zart erhalten und weisen viele dichte Längsadern auf. Eine Farberhaltung durch zwei pigmentierte Banden ist ebenfalls zu sehen.

Diskussion – Da die Tarsen dreigliedrig sind ist die Unterordnung Auchenorrhyncha klar definiert. Kennzeichnend für die Infraordnung Fulgoromorpha sind die weit auseinander liegenden Mesocoxae. Die Enden des zweiten Metatarsensegments sind abgerundet und nicht spitz oder mit einem Dorn besetzt. Dies lässt auf die Familie der Ricaniidae schließen.

6.6.1.2.2 Überfamilie Membracoidea

6.6.1.2.2.1 Familie Cicadellidae

Die Familie der Cicadellidae umfasst rezent um die 25.000 Arten in 36 Unterfamilien auf der ganzen Welt, besonders den Tropen. Die Familie ist die artenreichste der Hemiptera. Vertreter dieser in Farben vielfältigen Gruppe sind meist unter 14 mm lang, schlank und verjüngen sich nach hinten. Kennzeichnend sind die Tibien, die mit einer oder mehreren Reihen von kleinen Dornen besetzt sind. Alle Vertreter sind Pflanzensauger an den Blättern praktisch jeder Pflanze. Sie verletzen die Pflanzen, indem sie Xylem und Phloem verstopfen, Eier in kleinere Stängel legen und den Saft übermäßig aussaugen. Es gibt mono-, aber auch oligo- und polyphage Arten, die teilweise große Schäden an Kulturpflanzen anrichten (MCGAVIN 1993).

Fossil sind die Cicadellidae mit drei monotypischen Gattungen von der frühen Kreide aus Brasilien bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68007 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig 5)

Beschreibung – Trotz vorhandener Objekte in der ARMBRUSTER Sammlung wurde aus fototechnischen Gründen ein Fossil aus der bereits vorhandenen Sammlung des SMNS verwendet. Das Fossil wurde von ANSORGE & KORING (1995) bestimmt. Es ist in dorsaler Aufsicht in mittelmäßigem Zustand erhalten. Eine Geschlechtsbestimmung lässt sich nicht vornehmen. Das Pronotum und Scutellum sind sehr ausgeprägt und gut sichtbar. Die dreieckige Ansatzstelle für die Augen ist noch sichtbar, es fehlt aber ein beträchtlicher Teil des Kopfes, es lässt sich aber eine abgerundete Form vermuten. Das Abdomen ist schlecht erhalten und nicht wirklich differenzierbar. Die Metafemora sind teilweise vom Körper überlagert, andere Beine sind nicht überliefert. Die beiden Vorderflügel sind länger als der Körper und stark geadert, sowie pigmentiert.

Diskussion - ANSORGE & KORING bestimmten dieses Fossil als Cicadellidae. Für eine Stellung zu den Hemiptera spricht das dreieckige Scutellum, zu den Auchenorrhyncha der Habitus. Die

Stellung zu den Cicadellidae belegt der Habitus, die Gestalt der Vorderflügel und die Lage und Größe der Augen.

6.6.2 Unterordnung Sternorrhyncha

Die Sternorrhyncha (Pflanzenläuse) sind mit ca. 8.000 Arten weltweit vertreten. Charakteristisch für diese Unterordnung ist, wie bei den anderen Unterordnungen auch, die Ansatzstelle des Rostrums. Hier liegt sie, wie der Name schon sagt, ventral am posterioren Ende des Kopfes, zwischen den Vordercoxen. Diese Ansatzstelle ist am posteriorsten bei allen Hemiptera und es entsteht der Eindruck, der Rüssel entspringt aus dem Bauch. Bei manchen Arten dieser äußerst diversen Gruppe fehlt das Rostrum. Ferner sind die Antenne sehr vielgestaltig von lang über recht kurz bis hin zu fehlend, die Tarsen sind ein- oder zweigliedrig und die Vorderflügel dünnhäutig (MCGAVIN 1993).

6.6.2.1 Überfamilie Aphidoidea

Die Überfamilie der Aphidoidea umfasst elf Familien mit an die 5.000 Arten weltweit. Diese kleinen 1 bis 6 mm großen Tiere mit einer kennzeichnenden Flügeladerung leben vorwiegend in Regionen mit gemäßigttem Klima. Die Lebenszyklen sind teilweise sehr komplex und beinhalten oft zwei Arten von Pflanzen, eine krautige und eine hölzerne (MCGAVIN 1993).

Die Aphidoidea sind fossil seit der Trias bekannt. Die ältesten Fossilien finden sich in Stein, aber sie machen auch einen hohen Teil der Insektenfunde in Sibirischem, New Jersey und Kanadischem Bernstein aus (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.6.2.1.1 Familie Aphididae

Die Familie der Aphididae umfasst ungefähr 3.800 Arten weltweit. Kennzeichnend für diese Familie ist eine Kombination aus fünf bis sechs segmentierten Antennen, ein Vorderflügel mit der Ader Rs, die Media aus zwei Ästen sowie ein freier Kopf, der nicht mit dem Prothorax verwachsen ist (CSIRO 1970). Ein weiteres unverkennbares Merkmal dieser Gruppe ist das Paar Abdominaldrüsen (Siphone) am fünften oder sechsten Abdominalsegment. Bei einem Angriff scheiden sie ein Abwehrsekret aus.

Die Pflanzensaft saugenden Tiere treten häufig in großen Gruppen auf und können so leicht zu Schädlingen an den Wirtspflanzen werden, da sie übermäßig viel Phloem saugen. (MCGAVIN 1993). Die Aphididae besitzen bis zu sieben Generationenzyklen pro Jahr, abhängig von der Temperatur, und sind spezifisch auf einer Pflanzenart oder nahen Verwandten. Sie leben auf den Blättern, den Sprossen oder den Knospen und gehen mutualistische Beziehungen mit Ameisen ein, die Sie vor z.B. Coccinilidae (Coleoptera) schützen und dafür Honigtau (die Ausscheidungsprodukte der Aphididae) „ernten“ (CSIRO 1970).

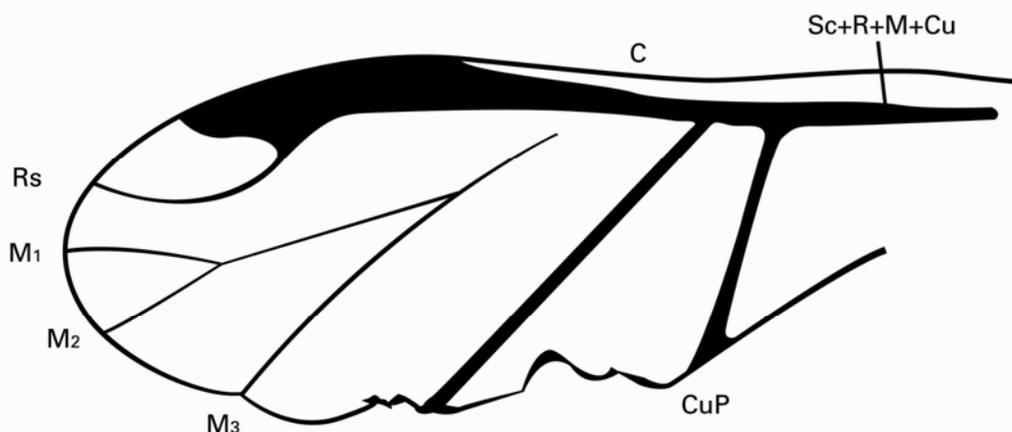


Abb. 5 - Aphididae gen. et sp. indet (SMNS 68000/13). Flügelzeichnung

SMNS 68000/13; A 13112 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig. 6)

Beschreibung – Erhalten ist bei diesem Fossil lediglich ein Vorderflügel. Deswegen lassen sich keine Aussagen über das Geschlecht machen. M, R und Cu sind zu einer großen Vene verschmolzen, die in einem großen Stigma enden, Rs ist anwesend, M zweifach gegabelt und CuA und CuP entspringen unterschiedlichen Punkten.

Diskussion – Die verschmolzenen Venen in Kombination mit dem Stigma sprechen für eine Aphidoidea. Das Vorhandensein von Rs und die zweifache Gabelung von der Media kommen nur bei der Familie der Aphididae vor.

6.6.2.1.2 Familie Pemphigidae

Die Familie der Pemphigidae umfasst ca. 270 rezente Arten. Diese Gruppe war ehemals eine Unterfamilie der Aphididae und hat somit ähnliche Charakteristika. Jedoch sind die Fühler recht kurz, haben nur einzwanzigstel bis einfüntel der Körperlänge und besitzen oft nur fünf Segmente. Die Siphone sind kurz oder fehlen ganz. Im Lebenszyklus wechseln die Tier je nach Stadium zwischen primärer und sekundärer Wirtspflanze. Viele Induzieren Gallen, an denen sie saugen (CSIRO 1970).

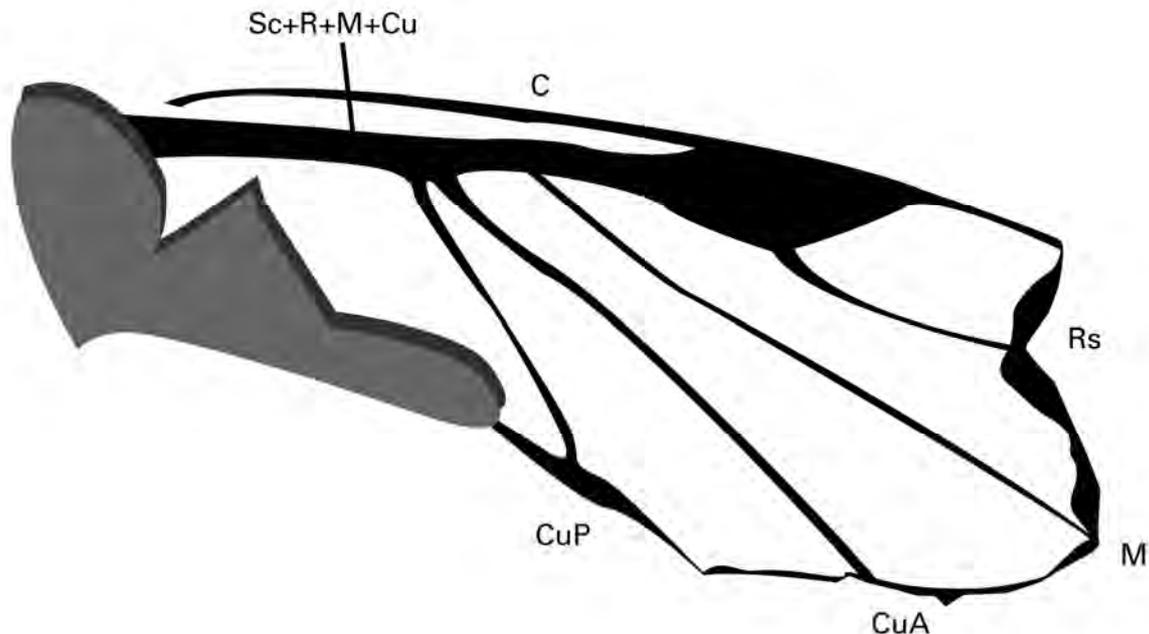


Abb. 6 - Pemphigidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/34). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/34; A 7507 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig. 7)

Beschreibung – Erhalten ist ein komplettes Tier in ventraler Ansicht. Das Geschlecht kann nicht bestimmt werden. Der Kopf verschmilzt leicht mit dem Thorax, deswegen lassen sich Einzelheiten kaum erkennen. Das Rostrum liegt in der Mitte des Thorax, mit der Ansatzstelle recht weit posterior zwischen den Procoxae. Die Antennen weisen fünf Glieder auf. Alle sechs Beine sind teilweise von der Coxa bis zum Tarsus erhalten, einzelne Tarsalglieder lassen sich aber nicht ausmachen. Die Aderung ist stark reduziert. Ein großes Stigma ist ausgebildet. Das Abdomen besitzt keine sichtbaren Siphone.

Diskussion – Die Aderung ist markant für die einer Aphidoidea mit dem großen Stigma und der charakteristischen Ader aus der Fusion von M, R und Cu. Rs ist anwesend und M einfach ausgebildet. Die Abwesenheit von Siphonen ist ein weiteres Merkmal, das für die Familie Pemphigidae spricht.

6.6.2.2 Überfamilie Psylloidea

Die Psylloidea umfassten damals nur die Psyllidae, aber nach neueren Erkenntnissen wurden sechs Unterfamilien der Status Familie zugesprochen (MCGAVIN 1993).

6.6.2.2.1 Familie Psyllidae

Die Familie der Psyllidae umfasst weltweit mehr als 1.250 Arten in 150 Gattungen. Diese fünf bis sechs Millimeter großen Tiere haben meist Antennen aus zehn Segmenten, ein Rostrum aus drei Segmenten und zwei Paar häutige Flügel mit einer charakteristischen Flügelzeichnung, die in Ruhestellung dachförmig über den Körper ragen. Alle bekannten Arten saugen an dem Phloem der Wirtspflanze und sind teilweise mit Gallbildung assoziiert. Manche Arten haben mutualistische Beziehungen mit Ameisen, die den Honigtau der Psyllidae „ernten“ und sie im Gegenzug vor Feinden schützen (MCGAVIN 1993).

Fossil sind die Psyllidae seit dem frühen Jura bekannt, jedoch recht selten zu finden, selbst im Tertiär (GRIMALDI & ENGEL 2005).

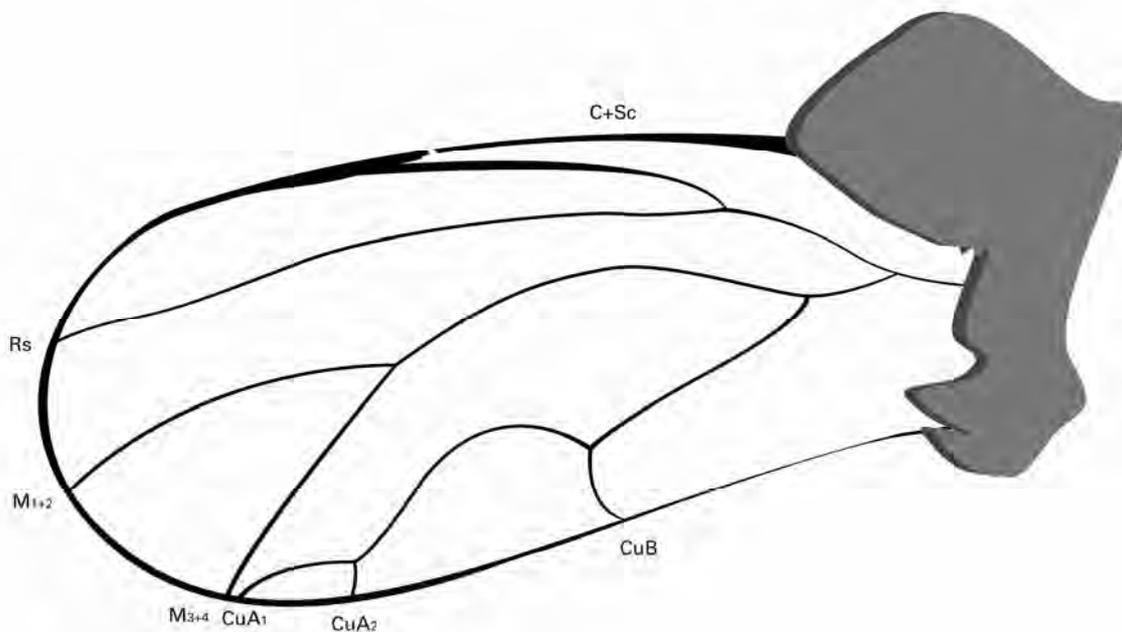


Abb. 7 - Psyllidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/35). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/35; A 7513 (Mehrfachfund, Tafel 2, Fig. 8)

Beschreibung – Das Objekt ist in schräg linkslateraler Ansicht komplett erhalten, der Körper jedoch in schlechtem Zustand. Der Kopf weist zwei große, ehemals kugelige Augen auf und dünne, filiforme Antennen, von denen lediglich vier Flagellomere zu erkennen sind. Der Thorax ist stark beschädigt und lässt keine feinere Differenzierung erkennen. Zwei Flügel sind zu erkennen, von denen einer teilweise vom Abdomen überlagert ist und der andere komplett frei liegt. Die Adern sind perfekt erhalten, Zellen nicht vorhanden, Cu, R und M jeweils einmal gegabelt. Die Beine der linken Körperseite sind teilweise bis zu den Tibiae erhalten, der Rest und die Beine der rechten Körperhälfte sind vom Körper verdeckt. Vom Abdomen sind sechs Segmente sichtbar.

Diskussion – Die reduzierte Flügeladerung ohne Stigma mit gegabelter Media und gegabeltem Cubitus ist sehr charakteristisch für die Psyllidea. Eine tiefere systematische Beschreibung ist nicht möglich, da der dafür wichtige Meracanthus, wenn er vorhanden wäre, an einer Stelle liegt, die in diesem Objekt verdeckt ist.

6.6.3 Unterordnung Heteroptera

Die Unterordnung der Heteroptera besteht aus rezent 37.000 beschriebenen Arten weltweit, vorwiegend in den Tropen und Subtropen. Kennzeichnend für diese Gruppe ist die ventral relativ weit anterior liegende Ansatzstelle des Rostrums am Kopf. Daneben sind die Vorderflügel zu Hemielytren mit einem verdickten basalen Corium und einer apikalen Membran umgebildet. Die Männchen besitzen längere Flügel als die Weibchen, die deshalb oft äußerst verschieden aussehen. Das Halsschild ist meist sehr groß, dreieckig und lässt das Insekt sehr schnell den Heteroptera zuordnen. Die Vertreter sind vorwiegend phytophag, können aber auch parasitisch leben und Wirbeltierblut saugen. Alle Wasser bewohnenden Arten der Hemiptera gehören zu dieser Unterordnung. Die ehemalige Unterteilung der Heteroptera in Geocorisae, Amphibiocorisae und Hydrocorisae wurde in den letzten Jahren durch die Verwendung von sieben Infraordnungen abgelöst (WACHMANN et al. 2006).

Generell ist es schwer fossile, kompaktierte Landwanzen mit Sicherheit zu bestimmen und einer Familie zuzuordnen, da viele Bestimmungsmerkmale für Familien teils dreidimensional sind – z.B. Drüsen oder Genitalien.

6.6.3.1 Infraordnung Leptopodomorpha

Die Infraordnung der Leptopodomorpha ist weltweit mit etwa 300 Arten in vielen Uferbiotopen und Tidenbereichen vertreten. Sollte ihr Habitat zeitweise überfluten, graben sich Vertreter dieser Gruppe schnell in das Substrat ein und können so kurzweilig überleben. Sie bevorzugen vegetationsfreie Fläche (WACHMANN et al. 2006).

6.6.3.1.1 Überfamilie Saldoidea

6.6.3.1.1.1 Familie Saldidae

Die Familie der Saldidae umfasst weltweit etwa 260 Arten, von denen über die Hälfte aus der Holarktis stammt. Diese dunkel gefärbten, ovalen Wanzen zwischen 2 und 6 mm sind räuberisch oder Aasfresser in Bodennähe. Sie besitzen große, gut sichtbare Augen und ein langes Labium bis zur mittleren Coxa. Man findet die schnellen Läufer an den Uferregionen von Süß- oder Salzwasser, sei es nun an Meeresküsten oder auch an Bächen, Seen sowie Meeressarmen. Die Weibchen legen die Eier in Gras, Moos und anderen langsam wachsenden Pflanzen ab (MCGAVIN 1993). POPOV erwähnt mit *Oligosaldina* sp. Vertreter dieser Familie vom Randecker Maar (1989).

SMNS 68000/33; A 7355 (Einzelfund, Tafel 3, Fig. 1)

Beschreibung – Das Tier ist in schlechtem Zustand in dorsaler Aufsicht überliefert. Der Kopf ist überlagert oder nicht erhalten. Die Habitus ist oval und das Pronotum von normaler Größe, sich nach anterior verjüngend. Das Scutellum ist kompakt und ebenfalls von nicht auffälliger Gestalt. Die Flügel weisen eine einfache, reduzierte Längstaderung auf, die jeweils aus vier Adern besteht. Ein auf der linken Körperseite liegendes Bein weist keine bestimmungsrelevanten Besonderheiten auf, keine Dornen, Haare oder ähnliches sind erhalten. Das Abdomen scheint leicht durch die Flügel hindurch.

Diskussion – Der Habitus entspricht den der Heteroptera. Innerhalb dieser Unterordnung spricht gerade die Form des Fossils mit dem sich verjüngenden Pronotum und der kennzeichnenden Flügeladerung für die Stellung zu der Familie Saldidae. Der Kopf, der eine Identifizierung einfacher machen würde, ist nicht überliefert.

6.6.3.2 Infraordnung Nepomorpha

Zur Infraordnung der Nepomorpha gehören etwa 1.500 rezente Arten weltweit. Zu dieser Gruppe gehören alle unter Wasser lebenden Heteroptera. Neben etwa 2 mm kleinen Arten gehören auch bis zu

100 mm große tropische Arten zu den Nepomorpha. Allen gemein ist der Lebensraum Wasser und die dazugehörigen morphologischen Anpassungen wie ein stromlinienförmiger Körper, Schwimm- oder Ruderbeine (WACHMANN et al. 2006).

Diese Gruppe ist fossil seit dem mittleren Jura bekannt und so oft wie keine andere Infraordnung der Heteroptera vertreten (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.6.3.2.1 Überfamilie Corixoidae

6.6.3.2.1.1 Familie Corixidae

Zu den Corixidae zählen etwa 500 Arten weltweit und ist somit die größte Familie der Wasserwanzen (WACHMANN et al. 2006). Ihre Habitate reichen von sumpfigen Tümpeln, Teichen oder Seen über langsam fließende Bäche bis hin zu Brack- oder starkem Salzwasser. In den vorwiegend stehenden Gewässern halten sie sich bevorzugt am Gewässergrund auf und kommen nur ab und zu an die Oberfläche. Vom Habitus sind sie den Notonectidae sehr ähnlich, jedoch mit unter 12 mm um einiges kleiner. Sie haben einen verlängerten Körper mit großen Augen, sowie kurzen Antennen. Sie schwimmen mit der dorsalen, flachen Seite nach oben. Jedes Beinpaar hat eine andere Funktion und somit ein anderes Aussehen. Die Hinterbeine sind mit Schwimmhaaren besetzt und paddelförmig, die Mittleren sind dünner und dienen mehr dem Festhalten an Pflanzen. Die Vorderbeine sind stark kellenförmig modifiziert und werden zum festhalten der Nahrung eingesetzt (MCGAVIN 1993). Vom Randecker Maar sind viele Fossilien dieser Familie beschrieben worden, allen voran *Diacorixa germanica* (POPOV 1989).

SMNS 68000/31; A 7237 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 2)

Beschreibung – Das Tier ist in dorsaler Ansicht eingebettet und gut erhalten. Die Fossilien dieses Tieres sind neben Odonata-Nymphen, Stratiomyidae-Larven (Diptera) und Puppen niederer Diptera die häufigsten Vertreter des Randecker Maars. Diese Tiere wurden von POPOV (1989) beschrieben und der Name *Diacorixa germanica* verliehen. Das Fossil ist länglich oval und der trapezförmige Kopf mit zwei großen, rundlichen Augen versehen. Die Flügelpolster, sowie Mesonotum und Metanotum sind stark behaart. Neun unbehaarte Abdominalsegmente sind zu erkennen. Mittel- und Vorderbeine fehlen, die Hinterbeine sind aber sehr gut erhalten. Metafemora, -tibiae und -tarsi sind mit langen Haaren besetzt.

Diskussion – Die Einordnung dieses Fossils fällt leicht, da es die Form einer Nymphe der Heteroptera hat. Die ovale Form und die mit langen Haaren besetzten Hinterbeine lassen auf eine Wasser bewohnende Art schließen. Der Habitus gleicht neben den Corixoidea auch den Notonectoidea. Jedoch können hier nicht die Vorderbeine als Hauptunterscheidungsmerkmal greifen, da sie so gut wie nie überliefert sind. Der Kopf ist jedoch nicht in den Prothorax hinein gesetzt, welches zusammen mit der geringen Größe eher für eine Zuordnung zu den Corixidae spricht.

6.6.3.2.2 Überfamilie Notonectoidae

6.6.3.2.2.1 Familie Notonectidae

Die Familie der Notonectidae ist mit ca. 350 rezenten Arten weltweit verbreitet (WACHMANN et al. 2006). Sie kommen vorwiegend in ruhigem Süßwasser vor. Wohl ein Grund warum sie am fossilen Maarsee zahlenmäßig gegenüber den Corixidae stark zurückliegen.

Vom Habitus sind sie den Corixidae sehr ähnlich, haben aber eine konvexe Dorsalseite und schwimmen auf dem Rücken, mit der Ventralseite nach oben. In ventralen Haaren sowie unter den Deckflügeln wird die Atemluft getragen. Die Vordertarsen sind nicht kellenförmig modifiziert und die Körpergröße reicht bis zu 15 mm (MCGAVIN 1993).

SMNS 26544 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 3)

Beschreibung – Das Tier wurde von YURI A. POPOV für eine nicht bekannte Publikation beschrieben und zur Gattung *Anisopinae* gestellt. Das adulte Tier ist in ventraler Lage eingebettet. Die Augen kann man in dem zerdrückten Kopf-Thorax-Komplex als sehr groß erahnen. Der Kopf scheint nah am Thorax zu liegen. Das Pronotum schließt sich etwas lateral um die Seiten, ein Rostrum ist zu erahnen. Genauere Differenzierungen können hier jedoch nicht gemacht werden. Der Körper ist sehr schmal und verzüngt sich nach posterior zu einer Spitze. Sechs Abdominalsegmente sind präsent. Die Hinterbeine sind lang ausgestreckt, komplett erhalten und leicht in einer Richtung behaart. Die anderen Beinpaare sind nicht erhalten.

Diskussion – Der Habitus mit den langen behaarten Beinen erinnert sofort an die Wasser bewohnenden Heteroptera. Die schräge Einbettung lässt darauf schließen, dass der Körper sehr gekielt gewesen war. Dies und die paddelförmigen Schwimmbeine, zusammen mit dem in den Prothorax eingelassenen Kopf weisen auf die Notonectoidea hin. In dieser Überfamilie ist für die Notonectidae unter anderem die Form der Hinterbeine mit einer Kralle, die Größe über 4 mm und die Haare kennzeichnend. Somit lässt sich dieses Fossil zu den Notonectidae zählen.

6.6.3.3 Infraordnung Cimicomorpha

Die Cimicomorpha sind mit etwa 20.000 Arten die größte Gruppe der Heteroptera. Neben vielen Pflanzensaugern sind hier vor allem parasitische und räuberische Arten anzutreffen (z. B. die Familie Reduviidae) (WACHMANN et al. 2006).

6.6.3.3.1 Überfamilie Tingoidea

6.6.3.3.1.1 Familie Tingidae

Die Familie der Tingidae ist mit über 2.000 Arten auf der ganzen Welt, aber mit erhöhter Diversität in den Tropen, vertreten. Das charakteristischste Merkmal dieser 2 bis 5 mm großen Tiere ist die netzartige Struktur der Elytren und des Pronotums, sowie das stark verbreiterte Halsschild (WACHMANN et al. 2006).

Die Tingidae sind recht bewegungsaktiv, treten meist an den Blattunterseiten der Wirtspflanze auf und legen ihre Eier tief in deren Gewebe hinein. Die Arten sind mono- oder oligophag (MCGAVIN 1993).

SMNS 68000/32; A 7237 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 4)

Beschreibung – Das Tier ist in ventraler Ansicht erhalten. Geschlechtsmerkmale lassen sich nicht erkennen. Das Fossil ist sehr zerdrückt und zerquetscht mit einem nicht differenzierbaren Thorax. Der Kopf ist beim Herauslösen aus dem Stein entfernt worden. Der Thorax ist, wie schon erwähnt, nicht gut erhalten und näher beschreibbar. Die Beine sind deplatziert und nicht komplett erhalten. Man erkennt am rechten Vorderbein Femur und Tibia, am Mittelbein Coxa und Femur und am Hinterbein die Tibia und den zweigliedrigen Tarsus mit zwei apikalen Anhängen/Krallen. Das Abdomen ist ebenfalls schlecht erhalten und es sind nur vier Segmente sichtbar. Die Flügel sind größtenteils vom Körper verdeckt, es lässt sich aber eine sehr starke Aderung mit vielen kleinen Zellen ausmachen. Diese, wahrscheinlich dem Deckflügel zuzuordnenden Muster, erstrecken sich an der rechten Körperseite weiter nach oben und die Zellen werden perlschnurartig immer kleiner. Des Weiteren sind noch fünf weitere Adern über dem Abdomen erkennbar, die aber evtl. zu den Hinterflügeln gehören könnten.

Diskussion – Da viele Details nicht erkennbar sind, ist eine genaue Zuordnung schwierig. Die Zugehörigkeit zu den Heteroptera ist durch den Habitus und den vergleichenden Formen von „Vorder- und Hinterflügel“ gegeben. Innerhalb der Heteroptera sprechen die apikal sitzenden Krallen, die

zweigliedrigen Tarsen und die Netz-/Gitterstruktur der Vorderflügel für eine Zuordnung zu den Tingidae.

6.6.3.4 Infraordnung Pentatomorpha

Die Pentatomorpha umfassen weltweit ca. 12.000 fast ausschließlich phytophage Arten. Kennzeichnend für diese Gruppe sind die abdominalen Trichobothrien (GRIMALDI & ENGEL 2005). Fossil treten Vertreter dieser Infraordnung im späten Jura auf, die rezenteren Arten aber erst in der Kreide (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.6.3.4.1 Überfamilie Lygaeoidea

6.6.3.4.1.1 Familie Lygaeidae

Die Lygaeidae sind eine Familie mit weltweit etwa 3.000 Arten verschiedenster Größe, Gestalt und Farbe. Während die meisten um 12 mm groß sind, gibt es auch größere um die 20 mm. Kennzeichnend für die Gruppe sind fünf sichtbare Adern im membranösen Teil der Vorderflügel voll beflügelter Arten sowie ein dreieckiger Kopf. Die meisten Vertreter saugen an trockenen oder reifen Samen verschiedenster Pflanzen, oder sie saugen Pflanzensaft. Wenige ernähren sich von den Jugendstadien oder den Eiern von Motten (Lepidoptera), Drosophilidae (Diptera) oder Coccoidea (Hemiptera: Sternorrhyncha) (MCGAVIN 1993).

SMNS 68010/3 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 5)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Aufsicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf ist von dreieckiger Gestalt und zeigt zwei viergliedrige Antennen (das erste Segment kurz und verdickt, die drei weiteren dünner und lang gezogen). Unter der Hälfte des Kopfes sitzen zwei große, runde Augen, anterior davon die Ansatzstellen der Antennen. Das Pronotum ist stark vergrößert, am anterioren Rand posterior konkav und es ziehen sich anterior links und rechts kleine Spitzen neben dem Kopf aus. Das Abdomen ist sehr schlecht erhalten und es fehlt ein großer Teil. Die Beine sind ebenfalls nicht überliefert, lediglich ein Teil der vier Femora schauen unter dem Körper hervor.

Diskussion – Die Vorbestimmung von Unbekannt als Lygaeidae trifft zu. Vom Habitus kommen entweder Coleoptera oder Heteroptera in Frage. Die Fühler sind jedoch lediglich 3 bzw. 4 gliedrig. Somit lässt sich das Tier den Heteroptera zuordnen. Die dreieckige, aber nicht zu spitze Kopfform, die Größe und die Form des Pronotums sprechen für die Überfamilie Lygaeoidea, in der wiederum die Dicke der Fühler und die Größe für die Familie der Lygaeidae spricht.

6.6.3.4.2 Überfamilie Pentatomoidae

6.6.3.4.2.1 Familie Cydnidae

Aus dieser Familie sind weltweit etwa 400 Arten bekannt, meist kleiner als 15 mm groß. Kennzeichnend für die Gruppe sind ihre runde Form und die stark bedornten Beine. Die Vertreter graben sich in den Erdboden ein, manchmal bis zu einem Meter in die Tiefe. Dort ernähren sie sich von Wurzelsäften. Die Nymphen leben oberirdisch in der Nähe der Wirtspflanze. Viele Arten leben auch unter Steinen oder in Streu.

SMNS 26496 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 6)

Beschreibung – Das Tier wurde von YURI A. POPOV für eine nicht bekannte Publikation beschrieben. Es gleicht vom Habitus her der hier schon erwähnten Pentatomidae. Dieses Tier ist in dorsaler Ansicht erhalten. Geschlechtsspezifische Merkmale lassen sich nicht finden. Das Insekt ist von ovaler Form, der Kopf in einer Aussparung des Pronotums gelegen. Dieses ist recht breit und folgt

der Form. Das gezahnte Scutellum ist ebenfalls breit, jedoch vorn nicht richtig spitz zulaufend. Eher ähnelt die Form einem gleichseitigen Dreieck mit stark posterior abgerundeter Spitze. Durch den Thorax scheint ganz leicht das Rostrum durch. Der Hinterleib besteht aus acht erkennbaren Segmenten. An der rechten Seite erkennt man etwas, das an eine stark bedornete Mesotibia erinnert.

Diskussion – Das dreieckige Scutellum spricht für die Zuordnung zu den Heteroptera. Der Habitus mit dem großen und breiten Pronotum und Scutellum erinnert an die Pentatomoidea. Die geringe Größe, die Form und Lage des Scutellums in Kombination mit der bedorneten Mesotibia lassen eine Zugehörigkeit zu den Cydnidae vermuten.

6.6.3.4.2.2 Familie Pentatomidae

Mit etwa 5.000 rezenten Arten weltweit sind die Pentatomidae die drittgrößte Familie der Heteroptera. Besonders häufig sind sie in den wärmeren Regionen der Südhalbkugel. Das große, dreieckige Scutellum bedeckt fast die Hälfte des Abdomens. Die Antennen bestehen aus fünf Segmenten, die dorsale Körperseite ist recht flach, die ventrale leicht konvex. In Farbe und Größe variieren die Pentatomidae sehr stark, haben aber alle eine einigermaßen runde oder ovale Gestalt. Vertreter dieser Familie produzieren übel riechende, flüchtige, teils giftige Repellentien in ihren Thorakal- oder Abdominaldrüsen. Fast alle Vertreter sind phytophag, einige wenige räuberisch an Lepidoptera- und Coleoptera-Larven (MCGAVIN 1993).

SMNS 68010/2 (Mehrfachfund, Tafel 3, Fig. 7)

Beschreibung – Das Tier ist in einer Dorsalansicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf des Insekts ist tief in einer Aussparung des Pronotums eingelassen und recht klein. Ansatzstellen für die Augen lassen sich ausmachen. Das Pronotum an sich ist breit und mächtig und verjüngt sich leicht nach anterior. Das Scutellum scheint riesig und reicht weit in das Abdomen hinein und verjüngt sich nach innen geschwungen. Sechs Hinterleibssegmente sind auszumachen, die über einen fiktiven Flügelrand hinausgehen (Farbveränderung). Beine und Flügel sind nicht erhalten.

Diskussion – Das dreieckige Scutellum und die Breite des Körpers spricht für die Heteroptera. Der eichelförmige Habitus mit dem großen Scutellum und breiten Pronotum erinnert an die Pentatomoidea. Die Gestalt des Pronotums und der Abdominalsegmente innerhalb der Überfamilie wiederum an die Pentatomidae.

6.7 Ordnung Raphidioptera

Die Raphidioptera (Kamelhalsfliegen) sind eine recht kleine Ordnung mit etwa 220 heute lebenden Arten in zwei Familien. Diese baumbewohnenden Insekten brauchen rezent in ihrer Entwicklung mindestens eine Kältephase mit Temperaturen um den Nullpunkt. Deswegen ist ihre Verbreitung auf warm-gemäßigte Klimate der Nordhalbkugel beschränkt. Es ist aber bekannt, dass ihre ausgestorbenen Vorfahren bis zur Eozän-Oligozän Grenze, an der es einen klimatischen Wandel gab, auch wärme tropische und sub-tropische Wälder bewohnt haben (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Kennzeichnend für diese holometabole Gruppe ist der verlängerte Prothorax, der optisch an einen langen Hals erinnert, ein langer Ovipositor bei den Weibchen sowie eine unverwechselbare Flügeladerung, bei der die Subcosta im anterioren Flügelrand endet (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Fossil sind die Raphidioptera zweifelsfrei aus dem frühen Jura bekannt, aber es wird angenommen, dass sie auch schon in der Trias vorkamen und ihre Stammgruppe aus dem Paläozoikum stammt. Da die Insekten aus dem Mesozoikum weltweit so artenreich bekannt sind, wird angenommen, dass sie dort ihre Blütezeit besaßen und rezent nur noch die Arten existieren, deren Vorfahren besser an den Temperaturabfall an der Eozän-Oligozän Grenze angepasst waren (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Vom Randecker Maar ist bis jetzt noch kein Vertreter dieser Art beschrieben worden. Dies ist somit ein Erstnachweis für dieses Gebiet.

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Raphidioptera beläuft sich auf ein Exemplar. Davon konnte das eine lediglich auf Ordnungsniveau bestimmt werden.

SMNS *nicht vergeben*; A 2002 (Einzelfund, Tafel 3, Fig. 8, Tafel 4, Fig. 1)

Belegt durch Fotos.

Beschreibung – Das Objekt ist nicht mehr in der überlieferten Sammlung zu finden und wohl über die Jahre verschollen. Als einziger Beweis gelten vier Fotos in dorsaler Ansicht, die LUDWIG ARMBRUSTER in den 30er Jahren aufgenommen hat. Erhalten ist ein Weibchen, mit einem langen, gut sichtbaren Ovipositor. Der Kopf ist mit den großen Augen und den Antennen gut erhalten geblieben. Der Prothorax ist verlängert ausgezogen, einzelne Abdominalsegmente sichtbar. Zwei Beine sind ebenfalls erhalten, aber nur bis zu den Tibiae. Alle vier Flügel sind stark geadert. Zahlreiche Queradern, sowie ein Stigma sind zu erkennen. Teilweise überlagern sich die Flügel aber sehr stark, so dass man manche Details nicht einwandfrei einem bestimmten Flügel zuordnen kann.

Diskussion – Die großen, stark quergeaderten Flügel, die den Rezenten 1:1 gleichen, lassen in Verbindung mit dem verlängerten Prothorax eine eindeutige Bestimmung dieser Ordnung zu. Da aber durch die Qualität der Fotos bedingt die Gattungsmerkmale (Ozellen vorhanden oder fehlend, Querader im Pterostigma vorhanden oder fehlend) nicht zu 100% erkennbar sind, ist lediglich eine Bestimmung auf Ordnungsniveau zweifelsfrei gegeben.

6.8 Ordnung Neuroptera

Die Ordnung der Neuroptera (Netzflügler) besteht aus etwa 5.500 rezenten Arten. Sie sind recht alte, ursprüngliche Vertreter der Holometabolen und heute wohl nicht mehr so häufig wie in der Vergangenheit. Neuroptera kommen in allen zoogeographischen Regionen der Erde vor, sind aber in den Tropen und Subtropen wesentlich zahlreicher anzutreffen. Die Neuroptera treten in vielen terrestrischen Gebieten auf, vorwiegend aber in den wärmeren und trockeneren Teilen. Kennzeichnend für diese Ordnung sind die Larven mit kräftigen Saugkiefen und einem abgewandeltem Verdauungskanal. Charakteristisch für die ausgewachsenen Tiere ist die spezielle Aderung der transparenten Flügel. Sie besitzen meist viele Adern mit einer Vielzahl von Queradern und Zellen. Viele der Adern enden in kleinen Verästelungen (CSIRO 1970).

Die Adulten und die Larven sind meist räuberisch und ernähren sich von kleinen, weichen Insekten wie z.B. von Sterorrhyncha (Hemiptera) (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Vom fossilen Randecker Maarsee sind aus dieser Ordnung noch keine Funde überliefert oder beschrieben. Diese beiden Funde stellen somit etwas Außergewöhnliches dar und erweitern die miozäne Fauna dieser Region.

Der älteste fossile Fund stammt vom späten Perm aus Eurasien, der wahrscheinlich eine Stammgruppe repräsentiert (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Neuroptera beläuft sich auf zwei Exemplare aus zwei Familien, von denen beide auf Familienniveau bestimmt werden konnten.

6.8.1 Unterordnung Hemerobiiformia

Diese heterogene Gruppe zeichnet sich durch eine bestimmte Anatomie der Larven aus, die einen modifizierten Kopf besitzen, bei dem die Unterseite fast komplett aus Maxillarskleriten besteht.

6.8.1.1 Familie Mantispidae

Die Mantispidae kommen in vier Unterfamilien mit 400 Arten auf der ganzen Welt, gehäuft aber in den Tropen vor. Kennzeichnend für diese räuberischen Insekten mit einer Flügelspannweite zwischen 10 mm und 50 mm ist der Habitus, der den Mantodea ähnelt. Die Vorderbeine sind zu Fangbeinen umgebildet, der Prothorax ist verlängert und die Flügel besitzen einige Queradern zwischen R und Rs (CSIRO 1970).

Die Gruppe enthält hoch spezialisierte Parasiten von Spinnen (Arachnida) oder sozialen Hymenoptera. Die Adulten sind schlechte Flieger (CSIRO 1970).

Die frühesten, jetzt ausgestorbenen Vertreter dieser Familie sind aus dem späten Jura aus Kasachstan (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68000/9; A 13042 (Einzelfund, Tafel 4, Fig. 2)

Beschreibung – Überliefert ist ein fast kompletter Vorderflügel. Lediglich die apikale Spitze und die Basis fehlen. Eine Geschlechtsbestimmung lässt sich anhand der Gegebenheiten nicht durchführen. Die Adern sind in regelmäßigem Abstand mit kleinen Haaren oder Borsten besetzt. Ein dunkel gefärbtes Stigma, sowie sechs hantelförmige, geschwungene Zellen in der Mitte des Flügels sind zu erkennen. Die Ader Rs gabelt sich einmal, bevor sie auf den Flügelrand trifft.

Diskussion – Die Flügelmorphologie spricht für die Zuordnung der Neuroptera, mit den vielen Zellen und der starken Gabelung der Adern. Das große Stigma und die im Gegensatz zu den anderen Neuroptera recht reduzierte Äderung, lassen eine Stellung des Objekts zu den Mantispidae zu. Der Flügel gleicht sehr der rezenten Gattung *Mantispa*, die als einzige Gattung in Europa vorkommt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.8.1.2 Familie Osmylidae

Die Familie der Osmylidae ist mit rezent etwa 300 Arten in sechs Unterfamilien vertreten. Am zahlreichsten kommt sie in der Alten Welt vor, in der Nearktis überhaupt nicht und in Südamerika mit nur zwei Unterfamilien (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Tiere haben eine Flügelspannweite zwischen 30 mm und 55 mm, filamentöse Antennen sowie als einzige der Neuroptera Ozellen. Die Adulten bevorzugen feuchte Habitate in der Nähe von Wasser. Sie sind, genau wie die Larven, räuberisch. Die Lebensweise der Larven ist unterschiedlich. Larven mancher Arten sind semiaquatisch und jagen im Wasser Chironomidae-Larven (Diptera - Culicomorpha), andere wiederum schlüpfen und leben an Land im Uferbereich und fressen eine Vielzahl an Insektenlarven (CSIRO 1970).

Fossile Vertreter dieser Familie sind seit dem späten Jura bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS *nicht vergeben*; A 2003 (Einzelfund, Tafel 4, Fig. 3)

Belegt durch Fotos.

Beschreibung – Auch diese Art ist nur durch vier Fotos, von LUDWIG ARMBRUSTER in den 1930er Jahren aufgenommen, überliefert. Das Originalobjekt ist in der wieder aufgetauchten Sammlung nicht zu finden. Abgebildet ist ein Vorderflügel. Das Geschlecht lässt sich anhand der Fotos nicht bestimmen. Die Flügelspitze ist nur bruchstückhaft und die Basis gar nicht erhalten. Radius 1 reicht von der Basis bis an die distale Flügelspitze heran. Die Subcosta ist stark verzweigt, mit einer höheren Dichte Richtung Flügelspitze, und zum anterioren Rand hin gegabelt. Es ist eine Vielzahl von Zellen erkennbar, von denen die in der Flügelmitte recht kompakt und sechseckig, und die zur Spitze hin langgezogen sind. Cubitus und Media sind zum posterioren Flügelrand ebenfalls stark gegabelt.

Diskussion – Die klaren Flügel, ohne Haare oder Schuppen, mit den vielen einzelnen Zellen und gegabelt auslaufenden Adern, spricht für die Ordnung Neuroptera. Die markante Gabelung der Adern Richtung Flügelrand schließt einige Familien aus. Dies, kombiniert mit der Gestalt der Zellen, lässt auf Osmylidae schließen. Der Flügel gleicht erstaunlich genau der rezenten Bachhaften (*Osmylus fulvicephalus*).

6.9 Ordnung Coleoptera

Die Coleoptera (Käfer) stellen heute mit ungefähr 350.000 beschriebenen Arten in 170 Familien die größte Insektenordnung dar. Die geschätzte Artenzahl liegt zwischen fünf und acht Millionen. Fast 40% aller Insekten sind Käfer (CSIRO 1970). Typisch für diese äußerst diverse Ordnung sind eine feste, sklerotisierte Körperhülle, kauende Mundwerkzeuge, eine holometabole Entwicklung, je ein Beinpaar an jedem Brustsegment und zu ledrigen Flügeldecken umgebildete Vorderflügel (Elytren), die meist das ganze Abdomen bedecken (ZHRADNÍK 1985). Die Coleoptera werden in vier Unterordnungen unterteilt, die Archostemata, die Myxophaga, die Adephaga und die Polyphaga. Die ersten beiden machen einen verschwindend geringen Teil der Arten aus, die beiden letzteren stellen knapp 100%.

Die Käfer machen im Vergleich zu ihrem rezenten Vorkommen einen recht kleinen Teil der Randecker Maar Sammlung aus. SCHAWALLER (1986) gab erstmals einen Überblick über die am Maar vorkommenden Familien, von denen die meisten übernommen wurden. ANSORGE & KOHRING (1995) stellten erstmals einen Vertreter der Cerambycidae vor, der jedoch durch SCHWEIGERT (1998) revidiert und zur Familie der Cantharidae gestellt wurde. Fossil sind die Coleoptera seit dem Perm bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Coleoptera beläuft sich auf 83, davon konnten 39 nur auf Familienniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung 115 weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.9.1 Unterordnung Adephaga

Die Unterordnung der Adephaga umfasst ungefähr 10% aller rezenten Käferarten weltweit und somit um die 40.000 Arten in 10 Familien. Charakteristisch für diese Gruppe sind die unbeweglichen Coxae, die mit dem Metasternum fest verbunden sind, sowie eine sichtbare notopleurale Naht an der lateroventralen Seite des Prothorax. Die Flügeladerung ist kennzeichnend durch eine geschlossene Zelle im Hinterflügel, durch Quervernetzung der Media und der CubitusAnterior, und eine weitere Zelle durch Verzweigung der Radia am Rand der Costa. Die Adephaga besitzen des Weiteren sechs sichtbare Abdominalsternite, bei denen die ersten drei verwachsen sind, und eine 5-5-5 Segmentierung der Tarsen. Die Larven haben fünfgliedrige Beine mit ein oder zwei Klauen und kleine Mola auf den Mandibeln. Die Adephaga sind meist räuberisch (CSIRO 1970).

6.9.1.1 Überfamilie Caraboidea

6.9.1.1.1 Familie Carabidae

Die Familie der Carabidae besteht weltweit aus ca. 40.000 rezenten Arten in einigen dutzend Unterfamilien. Die 2 mm bis 30 mm großen unauffällig schwarz bis schwarz-braunen und sehr oft metallisch gefärbten Tiere können aber in einer Art auch 60 mm groß werden. Die Tibia der Vorderbeine besitzt immer einen Putzapparat, die Beine sind lang und vom Laufbeintyp. Elytren sind fast immer gestreift, aber von unterschiedlichster Form. Das Halsschild ist so breit wie die Flügeldecken oder etwas schmaler (CSIRO 1970).

Die Carabidae sind räuberisch und ernähren sich von Diptera-Larven an frischem Aas, anderen Insektenlarven, Würmern und Schnecken (ZÁHRADNÍK 1985). Die Biologie und die Habitate sind sehr mannigfaltig. Die von SCHAWALLER (1986) bestimmten Tiere stellt er in die *Bembidion/Tachys*-Verwandschaft, die rezent an feuchten Uferbereichen und stehenden sowie fließenden Binnengewässern vorkommen.

SMNS 61186 (Mehrfachfund, Tafel 4, Fig. 4)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt ist gut erhalten und wurde bereits von SCHAWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Das Fossil hat einen stark ausgeprägten, dreieckigen Kopf, mit großen, zangenförmigen Mandibeln. Lateral erkennt man zwei länglich ovale Augen. Zwischen Augen und Mandibeln setzen die dünnen Antennen an, die nur bruchstückhaft überliefert sind. Pronotum mit drei zapfenförmigen Auswüchsen, zwei außen und einer in der Mitte anterior. Die Elytren nehmen zweidrittel der Körperlänge ein und weisen gepunktete Längslinien auf. Alle Beinpaare sind durch die Femora präsent, lediglich die linke Mesotibia ist zu erkennen. Die Beine scheinen im Verhältnis zum Körper recht dünn.

Diskussion – Die gut ausgeprägten Elytren sprechen klar für die Ordnung Coleoptera. Alleine der Habitus spricht für eine Stellung des Tieres zu den Carabidae. Die ausgeprägten Mandibeln, die dünnen Antennen in Kombination mit den dünnen Beinen, die Zeichnung der Elytren und der Form des Pronotums bekräftigen diese Vermutung.

6.9.1.1.2 Familie Dytiscidae

Die Familie der Dytiscidae besteht aus weltweit ca. 4.000 rezenten Arten in fünf Unterfamilien. Diese räuberischen Wasserkäfer zwischen 2 mm und 25 mm besitzen elfgliedrige Fühler, einen tief in das Halsschild eingebetteten Kopf, einen bootförmigen Körper und abgeflachte Hinterbeine mit Schwimmhaaren auf den Tarsen. Dytiscidae findet man in kleineren stehenden oder fließenden Gewässern mit hoher Pflanzendichte, ab und an auch mal in brackischem Wasser. Sie ernähren sich von kleinen Lebewesen wie Mückenlarven (Diptera - Culicomorpha) oder Aas. Die Eier werden an Blattwerk unter Wasser oder im Detritus am Gewässergrund abgelegt. Die Larven sind aquatisch und wie die Adulten räuberisch (ZÁHRADNÍK 1985).

Auffallend ist die geringe Häufigkeit am Randecker Maar. Genauso wie die Corixidae (Hemiptera: Heteroptera) sollten sie im Sediment viel zahlreicher auftreten. SCHAWALLER (1986) führt das auf die hohe Anzahl an Odonata-Larven zurück, die evtl. erfolgreicher bei ihren Raubzügen waren.

SMNS 61188 (Mehrfachfund, Tafel 4, Fig. 5)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in ventraler Ansicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt ist gut erhalten und wurde bereits von SCHAWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Das Tier ist länglich oval, mit einem vorn abgerundeten Kopf, der leicht in das Pronotum eingelassen ist. Lateral erkennt man die Augen als kleine, schwarze Kreise. Antennen sind nicht zu erkennen. Das Pronotum wirkt aus dieser Sicht geschwungen hantelförmig und erstreckt sich bis auf Augenhöhe. Das Abdomen besteht aus einer nicht zählbaren Anzahl von Segmenten, bei denen die letzten drei an der Basis einen Haarbogen besitzen. Das zweite Sternit wird durch die Hintercoxae in zwei laterale Teile geteilt. Am posterioren Ende des Tieres erkennt man zwei Elytren, die leicht über den Körperrand herausreichen. Das rechte Hinterbein ist komplett erhalten. Die Metatibia weist einen Dorn am apikalen Ende auf, der Tarsus ist verlängert und ebenfalls verdickt, sowie fein von Haaren besetzt.

Diskussion – Die posterior hervorstehenden Elytren und der Habitus sprechen für eine Zuordnung zu den Coleoptera. Die Lage der Metacoxae weist auf die Unterordnung Adephaga hin. Dass es sich um ein Wasser bewohnendes Tier handeln muss, sagt das kräftige Hinterbein mit dem behaarten Tarsus. Die ausgeprägte Tibia und die ovale Form sind des Weiteren kennzeichnend für die Dytiscidae.

6.9.2 Unterordnung Polyphaga

Die Unterordnung der Polyphaga umfasst ca. 90% rezenten Coleoptera weltweit. Die bei den Adephaga beschriebenen Flügelzellen sind hier nicht ausgebildet. Ebenso ist die notopleurale Naht nicht mehr sichtbar. Die Coxae sind kaum mit dem Metasternum verwachsen und somit frei beweglich. Die Tarsenzahl ist variabel. Larven der Polyphaga besitzen viergliedrige Beine mit einer Krallen, oder weniger als viergliedrig, oder sie fehlen ganz (CSIRO 1970).

6.9.2.1 Infraordnung Cucujiformia

Die Infraordnung der Cucujiformia ist mit 82 Familien die größte Infraordnung der Coleoptera. Kennzeichnend für diese Gruppe ist ein cryptonephridisches Exkretionssystem (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.9.2.1.1 Überfamilie Chrysomeloidea

6.9.2.1.1.1 Familie Chrysomelidae

Diese Familie besteht weltweit aus etwa 35.000 Arten. Die 1 mm bis seltener 20 mm großen Chrysomelidae sind in Form und Farbe äußerst vielgestaltig und besitzen oft Pigmentfarben und metallischen Glanz. Der Habitus reicht von rund-oval über langgestreckt-zylindrisch bis hin zu schildartig abgeflacht. Die Fühler sind meist elfgliedrig und halb so lang wie der Körper. Das Halsschild ist meist breiter als lang und oft schmaler als die Flügelbasis. Die Flügeldecken sind oft gewölbt und an den Enden abgerundet. Alle Arten der Chrysomelidae sind phytophag und fressen vornehmlich an Blättern. Sie kommen in den verschiedensten Habitaten vor, daneben auch Ufervegetation und Wasserpflanzen (ZÁHRADNÍK 1985).

Nach SCHAWALLER (1986) stammen die meisten Käferfunde von dieser Familie. Im Rahmen dieser Arbeit stehen sie mit den Staphilinidae in der Häufigkeit gleich (je 30 Tiere).

SMNS 68000/27; A 4012 (Mehrfachfund, Tafel 4, Fig. 6)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Aufsicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich nicht feststellen. Das Tier ist recht kompakt, oval und die Elytren von metallischem Glanz. Der Kopf des Tieres ist recht klein, mit weit auseinander stehenden Augen und wird vom Pronotum leicht überdeckt. Dieses ist sehr mächtig und breit, beide ebenfalls mit metallischem Glanz. Da die Elytren zum Flug ausgebreitet sind, erkennt man fünf Sternite, zwei große Metacoxae, verdickte Metafemora und viergliedrige Tarsen, bei der das dritte Segment lappig vergrößert erscheint. Die Elytren sind regelmäßig mit vielen kleinen Löchern gepunktet. Die membranösen Hinterflügel sind sichtbar, aber die Äderung schlecht erhalten.

Diskussion – Innerhalb der Coleoptera erinnert der Habitus stark an die der Chrysomelidae. Für eine Zuordnung zu den Chrysomeloidea sprechen die viergliedrigen Tarsen (eigentlich immer 5-5-5, aber das vierte ist so klein, dass man es nicht erkennen kann), mit der Deformation des dritten Gliedes, sowie die fünf sichtbaren Sternite. Innerhalb dieser Gruppe sprechen der ovale Habitus mit dem metallischen Glanz und der Form des Pronotums und das Fehlen tibialer Bedornung für die Stellung zu den Chrysomelidae.

6.9.2.1.2 Überfamilie Cucujoidea

6.9.2.1.2.1 Familie Coccinelidae

Die Familie der Coccinelidae umfasst weltweit ca. 5.000 wärmeliebende Arten. Die Hauptverbreitung liegt in den Tropen und Subtropen. Die 1 mm bis 9 mm großen Tiere sind meist sehr auffällig gefärbt mit roten, schwarzen, gelben oder weißen Punkten. Sie besitzen einen runden bis ovalen Habitus mit acht- bis elfgliedrigen Antennen mit einer deutlichen Keule. Die Tarsen sind viergliedrig, das zweite Glied lappenartig ausgezogen, das dritte sehr klein und kaum sichtbar. Die Käfer und Larven sind überwiegend carnivor und jagen je nach Art vorwiegend Aphidoidea (Hemiptera – Sternorrhyncha) und Coccoidea (Hemiptera – Sternorrhyncha), aber auch seltener die Larven von Thysanoptera, Hymenoptera und Lepidoptera. Sie kommen in den unterschiedlichsten Lebensräumen vor, von trockenen bis feuchten Gebieten, über Wälder und Wiesen sowie von Tälern bis Gebirgen (ZAHRADNÍK 1985).

SCHAWALLER (1986) beschreibt zwei Arten aus dem Randecker Maar auf Ordnungsniveau

SMNS 68004 (Mehrfachfund, Tafel 4, Fig. 7)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Ansicht eingebettet. Eine Bestimmung des Geschlechts ist nicht möglich. Der Körper des Tieres ist schlecht erhalten. Der Kopf ist größtenteils von einem großen, breiten Pronotum verdeckt. Vom Abdomen erkennt man drei Segmente, sowie das komplette linke Hinterbein sowie ansatzweise das mittlere Beinpaar, jedoch ohne Details der Tarsenglieder. Die Elytren sind ausgebreitet und jeweils mit fünf ganzen und zwei halben deutlich dunkleren Punkten versehen.

Diskussion – Die Anatomie dieses Fossil gibt nicht allzu viel her. Die Elytren erlauben aber eine Stellung zu den Coleoptera. Dort sprechen die gedrungene, runde Form und die gepunkteten Elytren im rezenten Vergleich für die Familie der Coccinelidae.

6.9.2.1.3 Überfamilie Curculionoidea

6.9.2.1.3.1 Familie Curculionidae

Die Familie der Curculionidae ist mit weltweit zwischen 50.000 und 60.000 Arten die größte der Coleoptera. Das kennzeichnende Merkmal dieser 1 mm bis 20 mm, häufig 2 mm bis 3 mm großen Käfer ist der in ein Rostrum ausgezogene Kopf, an dessen Ende die Mundwerkzeuge liegen. Die elfgliedrigen Fühler besitzen eine drei- bis viergliedrige Keule. Die Tarsenzahl ist 4-4-4, die Unterseiten der Tarsen oft stark behaart. Die Curculionidae besiedeln viele Lebensräume, darunter Wälder, Steppen, Wiesen, aber auch Meeresküsten und Ufer von Binnengewässern. Alle sind phytophag und bohren z. T. Samen und Früchte an (ZAHRADNÍK 1985).

SCHAWALLER (1986) beschreibt mindestens zwei Arten aus den Maarablagerungen. Eine aus der *Apion*- (SNMS 61239) und eine andere aus der *Phyllobius*-Verwandschaft (SNMS 61238).

SMNS 68000/20; A 16094 (Mehrfachfund, Tafel 4, Fig. 8)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in rechtslateraler Ansicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf des Tieres weist ein mittellanges Rostrum auf, welches leicht nach unten gebogen ist. Die Ansatzstelle der Antennen lässt sich unter den Augen auf dem Rostrum ausmachen, Flagellomere sind jedoch nicht zu erkennen. Der Prothorax ist schmal. Die gestreiften Elytren kuppelförmig, darunter drei sichtbare Sternite. Die apikalen Spitzen der Elytren fehlen. Die Vorderbeine sind erhalten, jedoch nicht besonders gut und detailgenau.

Diskussion – Die Elytren und das Rostrum stellen das Tier recht eindeutig innerhalb der Coleoptera zu den Curculionoidea. Innerhalb der Überfamilie spräche die runde Gestalt des Abdominalkomplexes für die Zuordnung zu den Apionidae, jedoch kann sich das Abdomen aber auch mit Wasser

vollgesogen haben, bevor das Tier unterging. Das aber im rezenten Vergleich mit Apionidae kürzere Rostrum kommt sehr selten vor und ist in der vorliegenden Länge und vor allem Dicke eher zu den Curculionidae zu stellen. Dafür spräche auch die Ansatzstelle der Antennen.

6.9.2.1.4 Überfamilie Tenebrionoidea

6.9.2.1.4.1 Familie Anthicidae

3.000 Arten werden weltweit zu dieser Familie zusammengefasst. Diese 1,5 mm bis 6 mm, vorwiegend 2,5 mm bis 3,5 mm großen Käfer sind häufig gelb, braun oder dunkel gefärbt. Die Anthicidae sind schlanke, lange Tiere mit einem großen, flachen Kopf, der breiter als das Halsschild ist. Letzteres ist kugelig und oft schmaler als die Elytren an der Basis. Die Tazenzahl ist 5-5-4. Die vorwiegend auf Wiesen und in Wäldern vorkommenden Käfer leben auf Blüten, unter Detritus (ZAHRADNÍK 1985) sowie an Fluss- und Teichufern (SCHAWALLER 1986).

SCHAWALLER (1986) beschreibt einen Vertreter dieser Familie für den fossilen Maarsee.

SMNS 61210 (Einzelfund, Tafel55, Fig. 1)

Beschreibung – Erhalten ist das Tier in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt wurde bereits von SCHWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Das Fossil ist in moderatem Zustand und von ameisenähnlicher Gestalt. Der Kopf ist relativ rund, mit einer leichten anterioren Verjüngung. Oberhalb der Mittellinie sind zwei runde Augen positioniert. 500 µm vom Kopf entfernt erkennt man ein viergliedriges Stück einer Antenne. Der Prothorax ist in etwa so breit und groß wie der Kopf, aber etwas verlängert. Der rechte Profemur ist verdickt und teilweise vom Thorax überlagert. Die Form der beiden Elytren zusammen ist reisförmig. **Diskussion** – Innerhalb der Coleoptera spricht die ameisenartige Habitus mit den Einschnürungen bei Kopf und Pronotum und die Größe des Prothorax im Vergleich zum Kopf für eine Stellung zu den Anthicidae.

6.9.2.2 Infraordnung Elateriformia

Die Larven der heterogenen Infraordnung der Elateriformia sind im Gegensatz zu den Adulten recht langlebig, und ihre Lebensweise variiert von ektoparasitisch bis aquatisch freilebend. Die Imagines haben entweder ein komplexes System das die Pro- mit den Mesothoraxsegmenten verbindet, oder sie sind aposematisch und verteidigen sich mit chemischen Abwehrstoffen (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.9.2.2.1 Überfamilie Buprestoidea

6.9.2.2.1.1 Familie Buprestidae

Die Familie der Buprestidae hat eine Größe von weltweit ca. 16.000 Arten, vorwiegend in den Tropen oder Subtropen. Sie erreichen eine Länge zwischen 1,5 mm und 33 mm und sind in der Regel bunt, metallisch gefärbt. Der Kopf ist teilweise in das Halsschild eingebettet, die Fühler elfgliedrig gekeult oder gesägt. Die Flügeldecken sind reich skulpturiert und deshalb sehr charakteristisch. Die Tazenzahl ist 5-5-5. Die Käfer kommen vorwiegend in Laubwäldern vor, in denen sie auf Blüten oder Sträuchern sitzen und Pollen und an Pflanzen fressen (ZAHRADNÍK 1985).

SMNS 61796 (Einzelfund, Tafel 5, Fig. 2)

Beschreibung – Erhalten ist die rechte Flügeldecke in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt ist gut erhalten und wurde bereits von SCHWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Die Elytre ist von metallischem Glanz und durch Punkte/Löcher

in Längsrichtung zehnfach gestreift. Er verjüngt sich apikal recht stark und wirkt basal kompaktiert oder skulpturiert.

Diskussion – Die Form des Flügels in Kombination mit dem metallischen Glanz und der Skulpturierung lassen eindeutig auf die Buprestidae schließen.

6.9.2.2.2 Überfamilie Byrrhoidea

6.9.2.2.2.1 Familie Dryopidae

Vertreter der kleinen Familie der Dryopidae haben eine Größe zwischen 2,7 mm und 5,7 mm und sind auf der Ober- und Unterseite meist dicht behaart und dunkel gefärbt. Die Fühler sind neun- bis zwölfgliedrig, wobei das zweite groß, asymmetrisch und an einer Ecke lang gezogen ist. Die Elytren sind meist fein gepunktet, vereinzelt aber gestreift. Die Tarsenzahl ist 5-5-5. Die Käfer leben im Wasser und am Ufer, schwimmen nicht, sondern halten sich mit den Krallen an Pflanzen fest. Die Larven, sowie die Adulti ernähren sich phytophag (ZÁHRADNÍK 1985).

SCHAWALLER (1986) beschreibt einen Vertreter der *Elminthini*.

SMNS 61206 (Einzelfund, Tafel 5, Fig. 3)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt ist gut erhalten und wurde bereits von SCHWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Der Kopf ist recht klein und fast vollständig unter dem Pronotum versteckt und nimmt etwa nur die Hälfte deren Breite ein. Die Augen sind ansatzweise zu erkennen, die Ansatzstellen für die Antennen nicht. Das Pronotum ist auffällig geformt und evtl. skulpturiert. Die gestreiften Elytren bedeckten wahrscheinlich den ganzen Körper und liefen in Ruhestellung posterior spitz zu. Die Beine sind alle mindestens bis zu den Femora erhalten. Leider liegt etwas unter dem Objekt, so dass man Einzelheiten nicht ausmachen kann.

Diskussion – Auch hier lassen die Elytren eine einwandfreie Stellung zu den Coleoptera zu. Die geringe Größe des Tieres, sowie die Form der Elytren und des Pronotums mit dem teils verborgenen Kopf erinnern an die Familie der Dryopidae.

6.9.2.2.3 Überfamilie Elateroidea

6.9.2.2.3.1 Familie Cantharidae

Die etwa weltweit 4.000 Arten starke Familie besteht aus 1,4 mm bis 18 mm großen, oft bräunlich gefärbten Käfern. Der Kopf ist gut sichtbar und hinter den Augen leicht verjüngt. Die Fühler sind elfgliedrig und lang fadenförmig. Die Elytren sind weich und bedecken den ganzen Hinterleib. Die Tarsen sind fünfgliedrig. Die Cantharidae leben teils räuberisch, unter anderem auch an Blattläusen (Hemiptera – Sternorrhyncha – Aphidoidea), teils phytophag. Sie leben in Wäldern, Wiesen und Feldern, sind rezent auch recht häufig auf Blüten zu finden (ZÁHRADNÍK 1985).

SMNS 68002 (Mehrfachfund, Tafel 5, Fig. 4)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in dorsaler Ansicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Tier weist Farberhaltung auf und scheint somit zu Lebzeiten einen gelblich-braunen Körper und dunkelbraune Elytren gehabt zu haben. Der Kopf ist dreieckig, tropfenförmig, lateral mit großen ovalen Augen. Die dünnen, langen Antennen entspringen anterior der Augen in kleinen Gruben. Das Pronotum ist etwas breiter als der Kopf und rechteckig. Die Elytren sind lang und bedecken fast das ganze Abdomen, lediglich eine Spitze des letzten Segmentes schaut hervor. Am basalen Ansatz liegt ein kleines Scutellum zwischen ihnen. Die Elytren sind basal breiter als das Pronotum und wirken zusammen wie ein Rechteck mit abgerundeten Ecken. Die Beine sind fast alle bis zu den Tibiae erhalten. Lediglich der rechte Mesotarsus ist mit fünf Segmenten präsent.

Diskussion – Der lange dünne Habitus mit den parallel verlaufenden lateralen Kanten der ungestreiften Elytren erinnert stark an die Cantharoidae. Eine Stellung innerhalb dieser Überfamilie zu den Cantharidae wird bestätigt durch die Form des Kopfes mit den Gruben für die Antennen und die Tarsen, bei der das letzte Glied lappig vorliegt.

6.9.2.3 Infraordnung Staphyliniformia

Diese Infraordnung beinhaltet über 60.000 Arten weltweit in vor allem terrestrischen, bodennahen Habitaten. Meist leben sie unter Blättern oder zerfallendem Holz, in der Erde oder in Humus. Die Staphyliniformia zeichnen sich durch einen Federmechanismus aus, mit dem sie die Hinterflügel falten und entfalten, sowie einer basalen Artikulation der Urogomphi. Viele Arten sind sowohl als Larve, als auch als Imago räuberisch (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.9.2.3.1 Überfamilie Hydrophiloidea

6.9.2.3.1.1 Familie Hydrophilidae

Die etwa 2.800 Vertreter der Hydrophilidae sind kleine, zwischen 2 mm und 6 mm große, meist unauffällig gefärbte Tiere. Die rundlich bis ovalen Käfer besitzen meist eine neungliedrige, keulige Antenne, gepunktete Elytren, eine Tarsenzahl von 5-5-5 und teilweise Schwimmhaare an den Mittel- und Hinterbeinen. Alle Arten benötigen eine gewisse Feuchtigkeit und leben ganz in der Nähe von oder in vorwiegend stehenden Gewässern. Die Imagines fressen Pflanzen oder Faulstoffe, die Larven sind Pflanzenfresser oder Räuber, die am Gewässergrund jagen (ZAHRADNÍK 1985).

SMNS 61199 (Mehrfachfund, Tafel 5, Fig. 5)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Das Objekt ist gut erhalten und wurde bereits von SCHWALLER bestimmt und für seine Publikation (1986) verwendet. Das Geschlecht des Tieres lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf ist leicht zerdrückt, man erkennt jedoch das linke Auge und etwas, was Antennen oder Maxillen sein könnten. Die Flügeldecken sind mit Längsstreifen versehen und gehen posterior leicht auseinander. Beine, Flügel und Abdominalsegmente sind nicht überliefert.

Diskussion – Die stark sklerotisierten Elytren weisen auf die Ordnung Coleoptera hin, der Habitus lässt die Hydrophiloidea vermuten. Innerhalb dieser Überfamilie weist die Form des Pronotums und die Zeichnung der Flügeldecken auf eine Zugehörigkeit mit der Familie Hydrophilidae hin.

6.9.2.3.2 Überfamilie Staphylinoidea

6.9.2.3.2.1 Familie Staphylinidae

Die Familie der Staphylinidae umfasst weltweit um die 46.000 rezenten Arten. Die 0,5 mm bis 32 mm großen Tiere sind meist unauffällig schwarz bis braun gefärbt. Auffälligstes Merkmal sind die verkürzten Elytren, die nur zwei Abdominalsegmente bedecken. Der Kopf ist meist vorgestreckt, die Fühler vielgestaltig, der Hinterleib aus zehn Segmenten aufgebaut. Auch die Staphylinidae brauchen eine gewisse Feuchtigkeit in ihrem Lebensraum, deshalb sind sie rezent oft in Gängen an Gewässerrändern, in feuchtem Moos, verwesendem Laub, Torf oder am Meeresstrand zu finden. Das Nahrungsspektrum ist sehr vielgestaltig und reicht von räuberischen, carnivoren Arten, die u. a. Diptera-Larven fressen, über saprophage Arten bis hin zu rein phytophagen Vertretern (ZAHRADNÍK 1985).

SCHWALLER (1986) erwähnt drei verschiedene Arten, von denen wohl eine in die *Tachyporus*-Gruppe und die anderen zu *Bledius* zu rechnen sind. Die meisten der bestimmten Coleoptera gehören dieser Familie an (22 Fossilien).

SMNS 68000/1; A 10110 (Mehrfachfund, Tafel 5, Fig. 6)

Beschreibung – Das Tier ist in dorsaler Ansicht erhalten. Das ganze Tier ist in einem sehr guten Erhaltungszustand, der Kopf oval gestaucht mit zwei, anterior der Mittellinie sitzenden, runden Augen. Fünf Glieder der rechten Antenne sind erhalten. Die Mundwerkzeuge scheinen ausgeprägt, jedoch sind sie nicht gut zu erkennen. Das Pronotum des Thorax ist langgezogen und schmal. Die Elytren sind sehr kurz und bedecken ungefähr ein Drittel des Abdomens. Sieben Abdominalsegmente liegen frei. Das Letzte verjüngt sich und trägt zwei haarige Cerci. Alle Beinpaare sind erhalten, das vordere rechte Bein jedoch nur bis zu den Femora, da der Rest vom Körper überlagert wird. Die Femora sind leicht verdickt, die Tibia schlank und die sichtbaren Tarsen 5-gliedrig.

Diskussion – Die zwei behaarten Elytren erlauben zweifelsfrei eine Stellung zu den Coleoptera. Die starke Verkürzung dieser, erinnert an die Familie Staphylinidae. Dies wird durch die Abdominalanhänge und die Gestalt der Mundwerkzeuge untermauert. Die Anzahl der sichtbaren Sternite und die Lage der Antennen sprechen für die Zuordnung zu den Oxytelinae.

6.10 Ordnung Hymenoptera

Die Hymenoptera (Hautflügler) stellen heute mit über 110.000 beschriebenen Arten eine der vier Insektenordnungen mit der größten Artendiversität dar (GOULET & HUBER 1993). Typisch für diese Ordnung sind zwei Paar häutige Flügel, bei denen die Hinterflügel wesentlich kleiner sind als die vorderen. Die Flügeladerung ist bei den Hymenopteren mit oft großen und teils fast rechteckigen Zellen sehr charakteristisch. Am anterioren Rand des Vorderflügels findet man distal gelegen nicht selten ein Stigma (Pterostigma) und davor zur Spitze hin die meist langgezogene Radialzelle (CHINERY 1986).

Die Hymenopteren machen einen beachtlichen Teil der fossilen Randecker Maar Insekten aus. Am zahlenmäßig bedeutendsten sind bis jetzt die Ameisen überliefert (ANSORGE & KOHRING 1998), die u. a. aus den Gattungen *Lasius*, *Aneleus*, *Prenolepis* und *Camponotus* stammen. ARMBRUSTER (1938) beschrieb neben den Ameisen (1941) 72 Arbeiterinnen der Biene *Hauffapis scheuthlei*, die durch ZEUNER (1976) zu *Apis* gestellt wurde.

Da Ameisen und Bienen wahrscheinlich von LUDWIG ARMBRUSTER für eigene Publikationen vorsortiert wurden, treten diese beiden Familien bei den in dieser Arbeit untersuchten Objekten nicht, bzw. nicht so häufig auf.

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Hymenoptera beläuft sich auf 353, davon konnten 50 auf Ordnungsniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung 59 weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.10.1 Unterordnung Apocrita

Das auffälligste Merkmal der Apocrita ist wahrscheinlich die „Wespentaille“. Was bei den anderen Insekten das erste Tergum des Abdomens ist, ist bei dieser Unterordnung in den Thorax gewandert, hat sich mit dem Metanotum verbunden und wird nun als Propodeum bezeichnet. Das zweite und die daran anschließenden Abdominalsegmente werden als Metasoma bezeichnet, das Protoneum und der Thorax als Mesosoma. Bei Formicidae sind auch das 2. und 3. Abdominalsegment verjüngt – man spricht hier von einem Petiolus, den anschließenden breiteren Teil des Abdomens nennt man Gaster. Durch die Verlängerung des Thorax, werden auch die dorsalen Flugmuskeln verlängert und bis ins Protoneum gelegt (KÖNIGSMANN 1978a). Der Artenreichtum der Apocrita ist im Gegensatz zur anderen Hymenoptera-Unterordnung Symphyta, viel größer. Am Randecker Maar wurden bis auf eine Ausnahme nur Hautflügler dieser Unterordnung gefunden. Die einzige im Museumskatalog aufgelistete Symphyta ist aber, auch nach langer Suche, nicht im Magazin gefunden worden. Viele der

im Zuge dieser Arbeit untersuchten Objekte konnten nur auf dem Niveau dieser Unterordnung bestimmt werden, da außer der typischen Taille nichts erhalten geblieben ist, was eine weitere Bestimmung ermöglichte.

6.10.1.1 Sektion Aculeata

Bei den Aculeata ist anstatt des Legebohrers ein Wehrstachel ausgeprägt. Alle sozial lebenden Hymenoptera, wie Ameisen, Bienen, Wespen, etc., gehören dieser Gruppe an. Die Aculeata sind monophyletisch (KÖNIGSMANN 1978b).

6.10.1.1.1 Überfamilie Apoidea

Die Überfamilie der Apoidea wird nach FINNAMORE & MICHENER (1993) in die zwei Serien Spheciformes und Apiformes mit insgesamt 20 Familien unterteilt die rund 28.000 Arten beinhalten. Als grobes Unterscheidungsmerkmal der Serien dienen die Nahrung der Larven und die Behaarung der Adulten. Die Spheciformes („Grabwespen“) bieten ihren Larven tierische Nahrung und haben unverzweigte Körperhaare (Setae). Die Apiformes („Bienen“) sammeln Pollen und Nektar und haben verzweigte Setae (FINNAMORE & MICHENER 1993). Die Apoidea besitzen eine gut entwickelte Flügeladerung mit 9 bzw. 10 geschlossenen Zellen im Vorder- und 2 geschlossenen Zellen im Hinterflügel, die Jugalader fehlt. Für die Überfamilie charakteristisch ist die posterolaterale Erweiterung des Pronotums zu einem ausgeprägten Lappen (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.10.1.1.1.1 Familie Apidae

Die Familie der Apidae enthält ca. 1.000 rezente Arten in drei Unterfamilien, darunter auch die hoch sozialen Bienen. Sie kennzeichnen sich nach FINNAMORE & MICHENER (1993) unter anderem durch eine lange Zunge, sowie das Fehlen von pygidialen oder basitibialen Platten aus. Das Labrum ist breiter als lang.

Das älteste Fossil einer Apidae stammt aus New Jersey Bernstein der späten Kreide aus dem Osten Nordamerikas. Während die Häufigkeit von Funden aus der Kreide relativ selten und verwirrend sind (fossile Nester und Blattfraßschäden durch Blattschneidebienen vom Ende der Mittleren Kreide), wächst die Diversität im frühen bis mittleren Tertiär durch Einschlüsse in Baltischem Bernstein drastisch an (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.10.1.1.1.1.1 Unterfamilie Apinae

Die Unterfamilie der Apinae wird in 19 Triben unterteilt, darunter die Honigbienen, Hummeln, Prachtbienen, Stachellose Bienen und Grabbienen. Manche Vertreter sammeln Pflanzenöle anstatt Nektar und Pollen, um ihre Larven zu ernähren. Von einigen männlichen Vertretern kennt man nächtliche Aggregationen auf Pflanzen.

6.10.1.1.1.1.1.1 Tribus Apini

Der Tribus der Apini enthält die bekannten Honigbienen (*Apis*). Sie sind rezent von der ganzen Welt bekannt und ihre Vertreter stellen die wichtigsten Blütenbestäuber. Vom Randecker Maar beschrieb ARMBRUSTER (1938) drei neue *Apis* und fand an die einhundert Exemplare dieser Gattung.

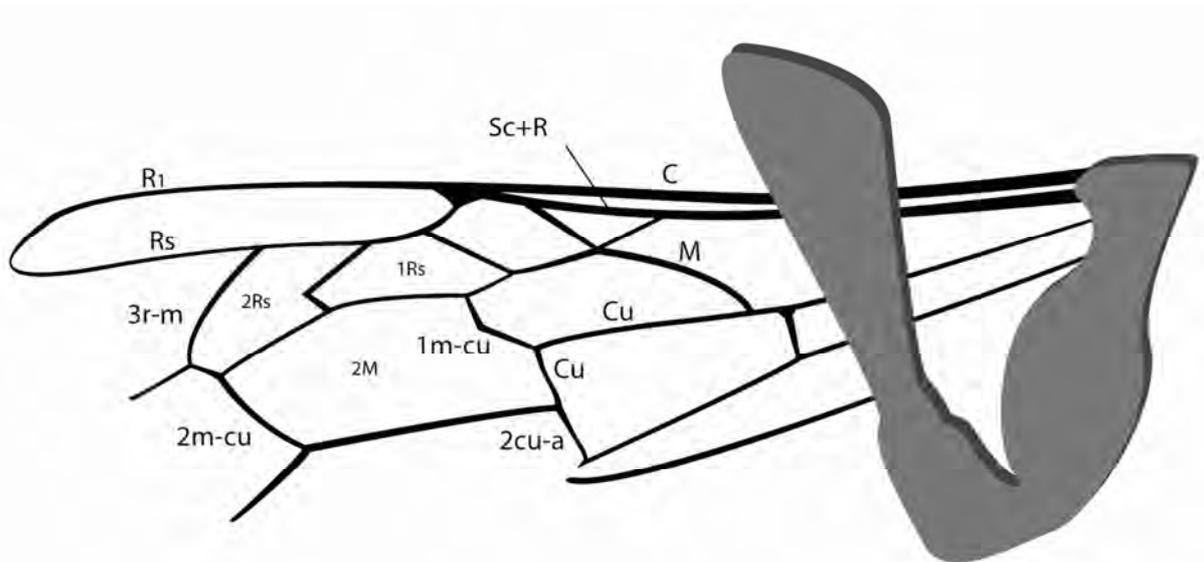


Abb. 8 - Apini gen. et sp. indet (SMNS 68005). Flügelzeichnung.

SMNS 68005 (Mehrfachfund, Tafel 5, Fig. 7)

Beschreibung – Das Fossil ist in ventraler Ansicht erhalten. Der Kopf ist anterior abgebrochen, man erkennt jedoch kleine Teile der großen Augen. Der Thorax ist schlecht erhalten und nicht differenzierbar. Fünf Beine sind erhalten, von denen drei abgebrochen sind, eins unter dem Thorax verborgen und eines ausgestreckt und gut erhalten ist. Letzteres hat eine apikal stark verbreiterte Tibia mit einem sichtbaren Tibiadorne. Das erste Tarsensegment ist ebenfalls stark vergrößert und dreieckig. Die Vorderflügel sind mit vielen Zellen versehen, das Abdomen gut sichtbar.

Diskussion – Der Habitus lässt gleich auf die Hymenoptera und innerhalb dieser Ordnung auf die Apocrita schließen. Die Scopa und die Gestalt der Haare grenzt die Identifizierung auf die Apiformes ein. Hier sprechen das Fehlen einer Pygidialplatte und die Scopa für die Apidae.

6.10.1.1.1.1.2 Tribus Bombini

Dieser Tribus besteht aus zwei Gattungen: *Psithyrus* und *Bombus*. Die erste parasitiert die Nester der letzteren. Die Bombini treten hauptsächlich in der Holarktis auf, ihre Verbreitung erstreckt sich jedoch bis nach Südamerika und Java (FINNAMORE & MICHENER 1993).

Fossile Vertreter der Hummeln sind, wenn auch rezent in Süddeutschland weit verbreitet, aus dem Randecker Maar bis jetzt noch nicht überliefert. Dies stellt somit einen Ersthinweis dar.

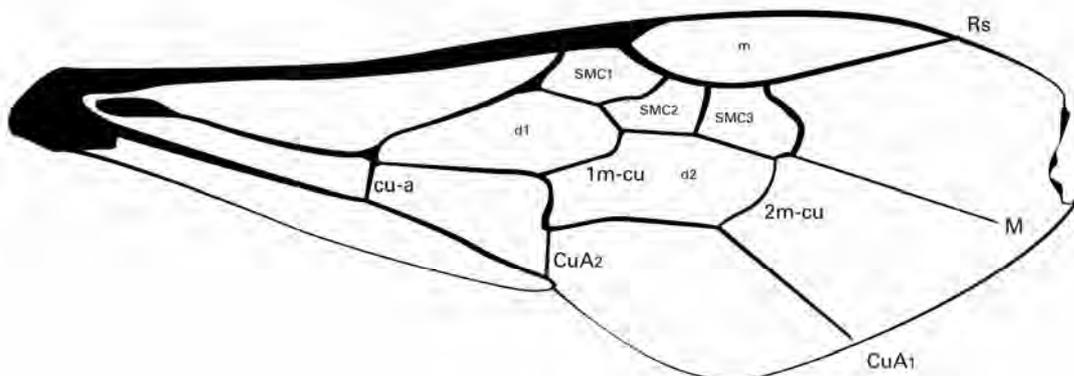


Abb. 9 - Bombini gen. et sp. indet (SMNS 68000/28). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/28; A 5119 (Mehrfachfund, Tafel 5, Fig. 8)

Beschreibung – Das Fossil besteht nur aus einem überlieferten Vorderflügel und einem Rest, der aber nicht eindeutig dem Flügel zugeordnet werden kann. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Die komplette Flügeladerung, sowie farbige Schattierungen sind erhalten geblieben.

Diskussion – Die gut entwickelte Flügeladerung des Vorderflügels mit zehn geschlossenen Zellen spricht für die Apoidea. Die drei geschlossenen, zugespitzten Submarginalzellen (SM) sind in ihrer Größe fast gleich. Die posteriore Breite der ersten, im Vergleich zur zweiten Zelle und die Ansatzstelle für die Querader in der ersten Submarginalzelle, sprechen für den Tribus Bombini.

6.10.1.1.2 Überfamilie Vespoidea

Die Überfamilie der Vespoidea enthält an die 48.000, meist tropische Arten, von denen die Hälfte noch unbeschrieben ist. Unterteilt wird in zehn Familien. Charakteristisch für die Vespoidea sind Antennen mit zehn oder elf Flagellomeren, eine gut ausgeprägten Flügeladerung mit neun oder zehn geschlossenen Zellen im Vorder- und zwei im Hinterflügel, sowie häufig einer Einschnürung zwischen dem ersten und zweiten Segment des Metasoma (BROTHERS & FINNAMORE 1993). Die Vespoidea haben eine Vielzahl unterschiedlicher Lebensweisen, unter anderem enthält die Überfamilie mit den Vespidae und Formicidae neben den Bienen (Hymenoptera: Apoidea) und den Termiten (Isoptera) Insekten mit der höchsten Sozialität.

Die Vespoidea sind seit der frühen Kreide durch Vertreter der Familie Sierolomorphidae bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005). Am Randecker Maar wurden vor allem Faltenwespen und Ameisen gefunden.

6.10.1.1.2.1 Familie Formicidae

Die Formicidae sind eine kosmopolitische Familie mit an die 12.000 Arten in mindestens 18 Unterfamilien. Kennzeichnend für sie sind unter anderem ein Metasoma mit Petiolus und anschließendem Gaster, eine Metathorakaldrüse, gekniete Fühler und eine Wespentaille mit zwei Knoten oder senkrechter Schuppe. Diese hochsozialen Tiere von starker ökologischer Bedeutung leben zu zehntausenden in generationsübergreifenden Nestern. Der Giftstachel ist in dieser Familie bei manchen Arten zurückgebildet, die Giftdrüsen mit Ameisensäure (Methansäure) sind aber immer vorhanden (BROTHERS & FINNAMORE 1993).

Fossil treten die ersten Vertreter der Ameisen in der frühen Kreide auf. In Bernstein aus der ganzen Welt findet man Formicidae (GRIMALDI & ENGEL 2005). Vom Randecker Maar sind viele Funde durch ARMBRUSTER (1941) gesammelt und dokumentiert. Sie stellen neben den Odonata-Larven, den Stratiomyidae-Larven (Diptera) und Diptera-Puppen die meisten Fossilien.

SMNS 68000/29; A 6715 (Mehrfachfund, Tafel 6, Fig. 1)

Beschreibung - Das Tier ist in linkslateraler Ansicht eingebettet. Eine Bestimmung des Geschlechts ist nicht möglich. Der Kopf ist klein, rund und weißt neben den Augen auch die Mundwerkzeuge auf. Die Antennen sind sehr schwach erhalten und teilweise von Strukturen des Kopfes überdeckt. Der Thorax ist schmaler als der Kopf, das Metasoma Segment 1 und 2 noch kleiner und abgeschnürt. Der Rest des Metasomas ist groß und kugelig ausgebildet. Drei Beine sind bis zu den Tarsi erhalten, weisen aber keine Besonderheiten auf.

Diskussion – Der Habitus erinnert sofort an den einer Formicidae. Der Petiolus mit dem anschließenden Gaster ist kennzeichnend für diese Gruppe und erlaubt eine schnelle Bestimmung des Fossils auf Familienniveau.

6.10.1.1.2.2 Familie Vespidae

Die Familie der Vespidae enthält fast 5.000 meist tropische Arten in sechs Unterfamilien. Die meisten Arten sind solitär, es gibt aber auch einige soziale. Am bekanntesten sind die Vespinae und Polistinae, die relativ große Nester aus Papier bauen um dort ihren Nachwuchs aufzuziehen (BROTHERS & FINNAMORE 1993).

Am Randecker Maar sind bis jetzt noch keine Vertreter der Vespinae beschrieben worden, was verwunderlich ist, da sie rezent häufig in dieser Region vorkommen.

6.10.1.1.2.2.1 Unterfamilie Polistinae

Die Polistinae enthalten um die 700 rezente Arten in 25 Gattungen. Die Vertreter sind eusozial und bauen kompakte, hüllenlose Papiernester. Die Larven werden mit anderen Insekten wie Rauben der Lepidoptera, aber auch mit Termiten gefüttert (BROTHERS & FINNAMORE 1993).

Fossil sind die Polistinae aus dem Baltischen Bernstein und dem Dominikanischen Bernstein (Miozän) bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005). KOTTHOFF (2005) beschrieb erstmals Vertreter dieser Unterfamilie vom Randecker Maar.

SMNS 68006; KOTTHOFF 64674/4 (Mehrfachfund, Tafel 6, Fig. 2)

Beschreibung – Das Tier wurde von ULRICH KOTTHOFF (2005) bestimmt. Das Fossil ist in dorsaler Ansicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich anhand der Merkmale nicht rekonstruieren. Der Kopf ist nicht erhalten oder überlagert, das Mesoscutum des Thorax nach vorne verschoben (KOTTHOFF 2005). Die Flügel weisen eine schlecht erhaltene Aderung auf, die lediglich die Adern C und Sc+R gut erkennen lassen, das Stigma ist langgezogen. Am Femur des linken und rechten Mittelbeines erkennt man je einen Basalring, Tibialdornen sind vorhanden. Das Metasoma besteht aus sechs Tergiten. Das erste Tergum verjüngt sich eben nach anterior.

Diskussion – Der Habitus erinnert stark an die der Vespoidea. Durch das Fehlen eines Gasters kann die Familie Formicidae ausgeschlossen werden. Die Länge der vorhandenen Adern, die Basalringe am Metafemur und die Tibiabadornung weisen auf die beiden Unterfamilien Vespinae und Polistinae hin. Da das erste Metasomatergit nicht scharf abschneidet sondern sich langsam verjüngt, spricht alles für eine Zuordnung zu den Polistinae.

6.10.1.2 Sektion “Terebrantia”

Die “Terebrantia” (auch „Terebrantes“ oder „Parasitica“) sollen sich von den Aculeata durch ihren Legebohrer und ihre parasitische Lebensweise unterscheiden. Jedoch kommt Parasitismus auch bei Aculeata vor, und manche “Terebrantia” benutzen ihren Legebohrer zur Abwehr. Es gibt keine scharfe Trennung zwischen den beiden Gruppen – einen Übergang bilden z.B. die Crysididae (KÖNIGSMANN 1978a). Die “Terebrantia” werden als paraphyletische Gruppe angesehen. Durch eben diese schmale Grenze zwischen “Parasitica” und Aculeata ist die systematische Berechtigung der “Terebrantia” fragwürdig und steht vor dem Auslaufen (MASON & HUBER 1993). Jedoch wird auch heute noch der Begriff verwendet, um eine Differenzierung zu den Aculeata zu erreichen (LARS KROGMANN, pers. Mitteilung 2008).

6.10.1.2.1 Überfamilie Chalcidoidea

Die Überfamilie der Chalcidoidea enthält etwa 22.500 bekannte Arten in 19 rezenten Familien und 3.300 Gattungen weltweit, von den Tropen bis in die nördlichsten Tundren. Man rechnet jedoch mit 60.000 bis zu 500.000 unbeschriebenen Arten. Diese Überfamilie ist somit möglicherweise eine der artenreichsten Insektengruppen überhaupt. Kennzeichnend für diese Gruppe ist die stark reduzierte Flügeladerung. Meist tritt nur ein Aderkomplex im Vorderflügel auf. Viele besitzen auch ein

sattelförmiges Pronotum, ein mesothorakales Atemloch am dorsalen Rand des Pronotums, sowie einen metallischen Glanz. Die meisten Chalcidoidea sind Parasiten, oder Räuber nicht adulter Stadien von Insekten, Arachnida oder Nematoden. Wenige Vertreter dieser Gattung sind phytophag und bilden Gallen oder ernähren sich von Samen. Trotz ihrer Häufigkeit ist über die Biologie dieser Überfamilie sehr wenig bekannt (GIBSON 1993).

Fossil sind die ersten Chalcidoidea erstmals aus der frühen Kreide bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.10.1.2.1.1 Familie Mymaridae

Die meist kleiner als 1,5 mm großen Tiere sind mit 1.400 Arten in 100 Gattungen weit verbreitet. Kennzeichnend neben der Größe ist für diese Familie die Länge der Antennen, die länger sind, als die der anderen Familien innerhalb der Überfamilie. Mymaridae sind durchweg Parasitoide, meist in Eiern. Als Wirte dienen Homoptera, Hemiptera, Psocoptera, Coleoptera, Orthoptera und Diptera (GIBSON 1993).

SMNS 68000/4; A 12422 (Einzelfund, Tafel 6, Fig. 3-4)

Beschreibung – Das Fossil ist sehr gut und fast komplett in dorsaler Ansicht erhalten, es lässt sich jedoch keine Aussage über das Geschlecht machen. Der Kopf ist ohne weitere Details überliefert, die linke Antenne weist 12 Flagellomere auf. Das Mesosoma ist leicht zerdrückt und etwas überlagert. Die fünf Segmente des Metasomas lassen sich gut erkennen. Die Vorderflügel sind bis ins kleinste Detail erhalten und zeigen neben einer stark reduzierten Aderung auch kleinste Haare. Beine sind nicht erhalten.

Diskussion – Die „Wespentaille“ ist ein markantes Merkmal für die Apocrita. Die Flügeladerung weist eine starke Reduktion auf, bei der die Costa an der Basis des anterioren Flügelrandes fehlt, lediglich eine Ader ist präsent. Diese Merkmale in Verbindung mit der geringen Größe bestätigen die Einordnung in die Familie der Mymaridae.

6.10.1.2.2 Überfamilie Cynipoidea

Die kleine Überfamilie der Cynipoidea umfasst momentan ca. 3.000 rezente Arten in sechs Familien. Unter ihren Vertretern gibt es zwar auch sekundär phytophage Arten (u. a. Cynipidae – Gallwespen), die meisten sind jedoch Parasitoide (RITCHIE 1993).

Viele bereits ausgestorbene Arten aus der Kreide sind aus Asien beschrieben. Weitere Cynipoidea fand man in den Lagen des Tertiärs. Charakteristisch für diese Überfamilie ist die Media des Vorderflügels und das Fehlen der Costa (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.10.1.2.2.1 Familie Eucoilidae

Die Familie der Eucoilidae ist die größte Familie der Cynipoidea. Sie sind Endoparasiten calyptrater Diptera-Larven. Die genaue Zahl der Arten ist unbekannt, die meisten stammen aber aus tropischen Regionen (RITCHIE 1993).

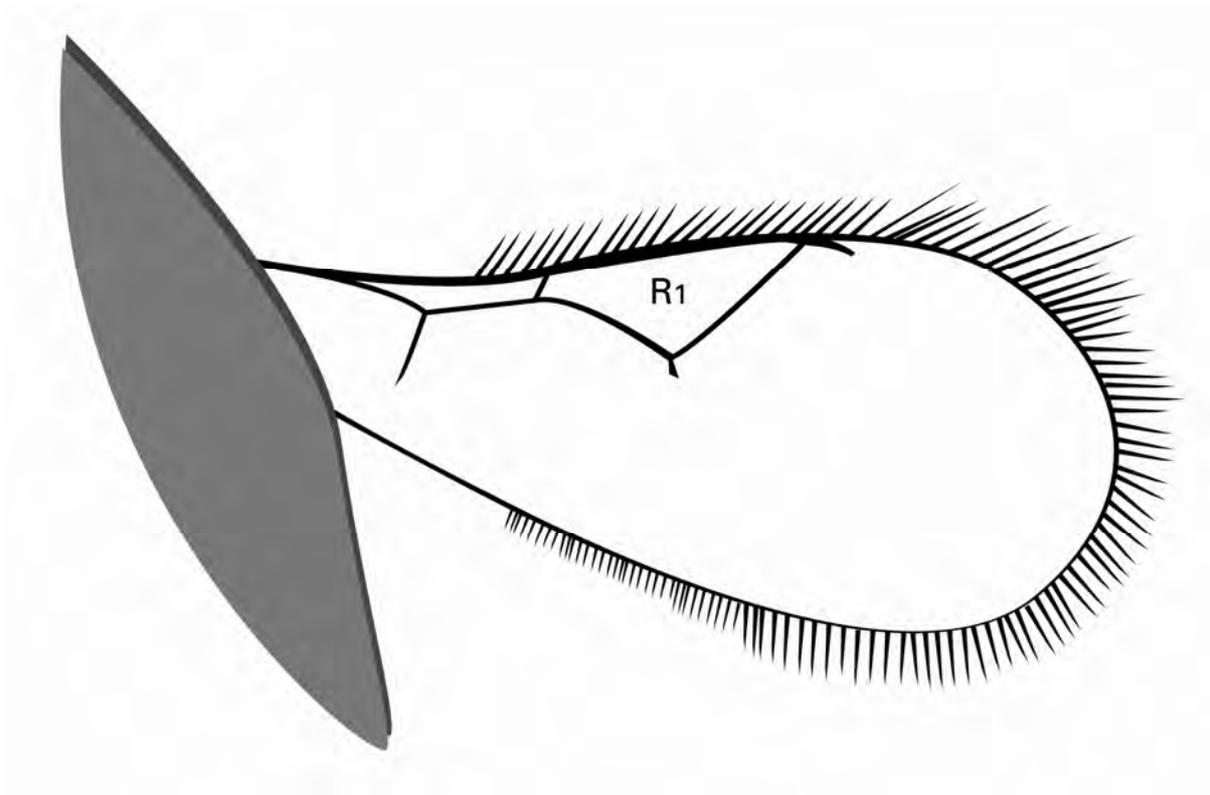


Abb. 10 - Eucoilidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/2). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/2; A 12178 (Einzelfund, Tafel 6, Fig. 5)

Beschreibung – Das Tier ist nicht komplett erhalten und leicht fragmentarisch in linker dorsolateraler Lage. Die Geschlechtsfrage lässt sich nicht beantworten. Der Kopf besitzt Antennen mit 11 bis 13 Flagellomeren, die nicht alle erhalten sind. Vom Mesothorax ist außer dem Mesoscutum nicht viel erhalten. Die fünf Segmente des Abdomens sind sichtbar. Ein Vorderflügel ist mit Behaarung und stark reduzierter Aderung gut erhalten. Beine sind nicht überliefert.

Diskussion – Der kleiner als 3 mm große Körper, kombiniert mit der Anzahl der Flagellomeren und der dreieckigen Radialzelle des Vorderflügels, sprechen für eine Zuordnung des Insektes in die Überfamilie der Cynipoidea. Die Größe der Zelle R1 und die Form des Metasoma sprechen für die Unterfamilie Eucoilidae.

6.10.1.2.3 Überfamilie Ichneumonoidea

Die Überfamilie Ichneumonidea enthält die Familien Ichneumonidae (Schlupfwespen) und Braconidae (Brackwespen). Die Familie der Ichneumonidae enthält annähernd 60.000 rezente Vertreter in 34 Unterfamilien und die Braconidae 40.000 in 29 Unterfamilien (WAHL & SHARKEY 1993). Die Ichneumonoidea haben eine parasitoiden Lebensweise mit einem bemerkenswert breiten Spektrum an Wirten und Wirtfindungsmethoden. Diese Überfamilie ist in Fossilbelegen seit der frühen Kreide aus Asien und Australien bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

6.10.1.2.3.1 Familie Braconidae

Die Wirte der Braconidea sind meistens die Larven holometaboler Insekten. Im Gegensatz zu den Ichneumonidae sind Vertreter der Braconidae Parasitoide von hemimetabolen Nymphen, aber auch von holo-, sowie hemimetabolen Adulten. Die Familie ist aus der frühen Kreide aus der Mongolei, sowie aus Bernstein der späteren Kreide bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

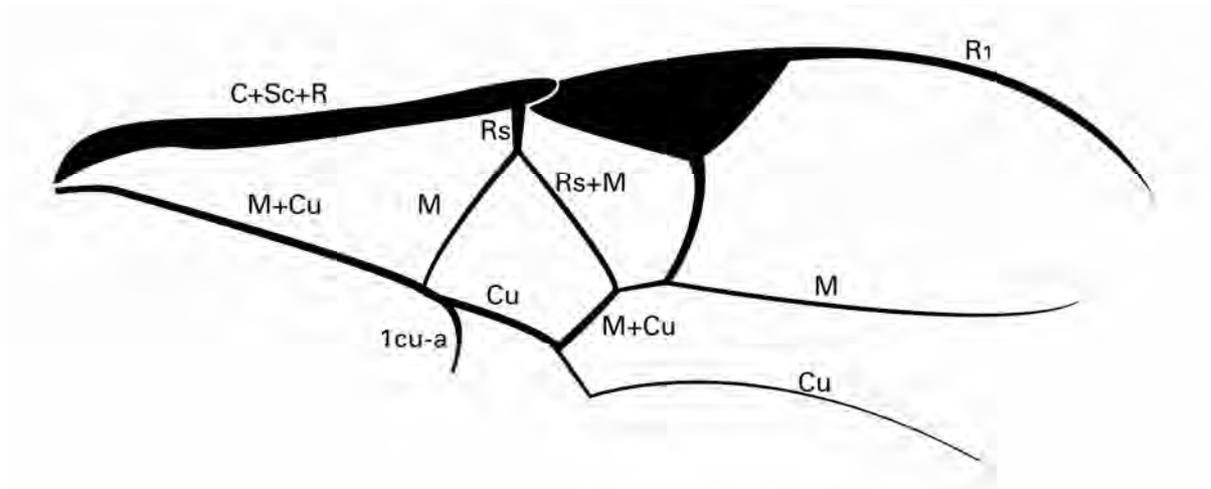


Abb. 11 - Braconidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/11). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/11; A 13071 (Einzelfund, Tafel 6, Fig. 6)

Beschreibung – Das Tier ist in einem mittelmäßigen Zustand in dorsaler Aufsicht erhalten. Aussagen über das Geschlecht lassen sich nicht machen. Der Kopf ist lediglich zu Hälfte erhalten, zehn Flagellen der rechten Antenne kann man, trotz Unterbrechung, dem Tier eindeutig zuordnen. Das Mesosoma ist zwar komplett erhalten, aber eine Differenzierung der einzelnen Abschnitte ist schwierig. Das Metasoma zeigt alle fünf Hinterleibsabschnitte. Fünf Beine sind teilweise bis zur den Tibiae erhalten. Alle vier Flügel sind sichtbar, die Aderung des linken Vorderflügels am stärksten, jedoch fehlt diesem Flügel 1/3 und ist leicht überlagert. Der rechte Vorderflügel zeigt das dreieckige Stigma und eine sehr schwache Aderung. Die Hinterflügel sind nur durch Umrisse erkennbar.

Diskussion – Anhand der „Wespentaille“ ist das Tier leicht den Aporciti zuzuordnen. Die ausgeprägte Flügeladerung, das Stigma und der Schatten einer Discoidalzelle im rechten Vorderflügel sprechen für die Überfamilie Ichneumonoidea. Das Vorhandensein der Vene 1/Rs+M, welche die Zellen 1M und 1R1 voneinander trennt spricht klar für die Familie der Braconidae.

6.10.1.2.3.2 Familie Ichneumonidae

Die Arten der Ichneumonidae parasitieren hauptsächlich die Larven holometaboler Insekten und hier vornehmlich Schmetterlingsraupen (Lepidoptera) und die Larven der Pflanzenwespen (Symphyta). Aber auch die Larven von Coleoptera, Diptera, Rhabdioptera, Trichoptera, Hymenoptera und sogar Spinnen (Arachnida) dienen als Wirte (WAHL & SHARKEY 1993). Als autapomorphes Merkmal dieser Familie gilt die Discocubitalzelle (KÖNIGSMANN 1978a).

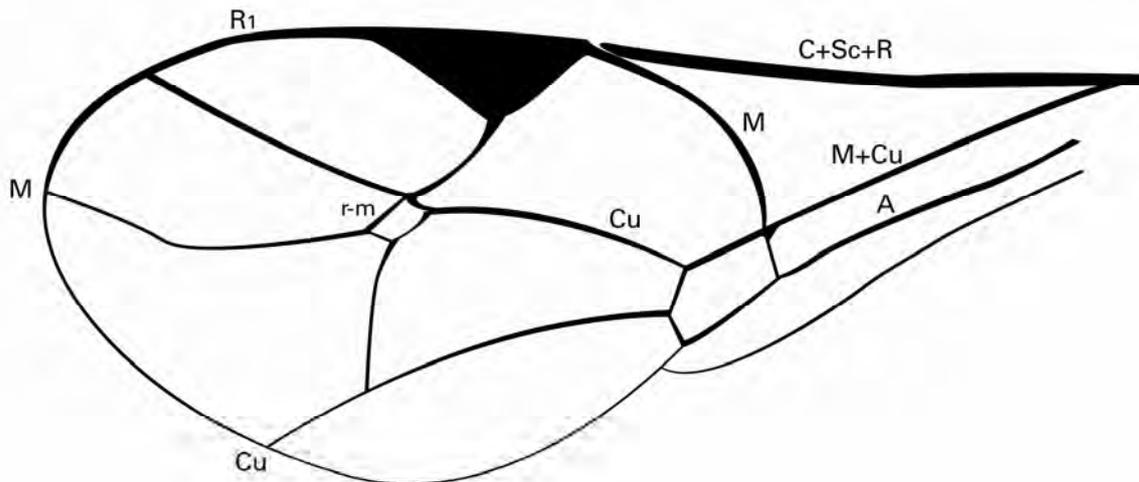


Abb. 12 - Ichneumonidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/14). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/14; A 13180 (Mehrfachfund, Tafel 6, Fig. 7)

Beschreibung - Von dem Fossil ist lediglich ein Vorderflügel erhalten. Dieser ist jedoch von sehr guter Qualität, so dass man noch feinste Haare auf dem Flügel, sowie die komplette Flügeladerung erkennen kann. Das Stigmadreieck ist ausgebildet, eine Discoidalzelle sichtbar.

Diskussion - Das Geschlecht lässt sich nur anhand des Flügels nicht bestimmen. Das Vorhandensein einer Discoidalzelle spricht für die Überfamilie der Ichneumonoidea. Das Fehlen der Ader 1/Rs+M, die die Zellen 1M und 1R1 trennen würde und das Vorhandensein der Zelle 1M+1R1, lässt ebenfalls auf die Familie Ichneumonidae schließen.

6.11 Ordnung Trichoptera

Die Trichoptera (Köcherfliegen) kommen heute mit etwa 11.500 Arten weltweit vor. Kennzeichnend für diese Ordnung sind neben einer charakteristischen Flügeladerung, bei der die Analader gebogen, die Ader CuA gegabelt und die Flügel behaart sind, auch die reduzierten Mundwerkzeuge, die beweglichen Spornen an den Tibiae und der Lebensstil der Larven (CSIRO 1970).

Die adulten Tiere leben in der Nähe von Frischwasser, an Bächen, Seen, Tümpeln oder Flüssen. Auch eine marine Art ist vertreten, die sich an Salzwasser angepasst hat. Sie sind meist nachtaktiv und ernähren sich von wenig Nektar aus Blumen. Die Larven sind aquatisch und viele bauen sich aus kleinsten Partikeln den Körper umschließende Wohnröhren, andere leben frei (CSIRO 1970).

Aus dem fossilen Randecker Maarsee sind sie äußerst selten bekannt (SCHWEIGERT 1998). Erste Funde dieser Ordnung stammen jedoch schon aus dem frühen Jura (GRIMALDI & ENGEL 2005).

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Trichoptera beläuft sich auf null Exemplare. Zur statistischen Erhebung wurden jedoch zwei schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

SMNS 68010/4 (Einzelfund, Tafel 6, Fig. 8, Tafel 7, Fig. 1)

Beschreibung – Das Fossil ist ein komplett erhaltener Vorderflügel. Das Geschlecht lässt sich alleine am Flügel nicht feststellen. Die einzelnen Adern sind schwach, aber gut sichtbar. Die Flügel sind über und über mit Haaren besetzt, und teilweise in Bandenmustern pigmentiert. Es lassen sich keine Queradern erkennen.

Diskussion – Das kennzeichnende an den Flügeln von Tieren dieser Ordnung sind die stark behaarten Flügel in Kombination mit einer einfachen, geradlinigen Flügeladerung. Das macht eine Zuordnung zu dieser Gruppe recht leicht.

6.12 Ordnung Lepidoptera

Die Lepidoptera (Schmetterlinge) sind mit über 180.000 beschriebenen rezenten Arten neben den Coleoptera (über 300.000) und den Hymenoptera (ca. 100.000) die Insektengruppe mit der größten Artenvielfalt. Charakteristisch für diese holometabole Ordnung sind die zwei häutigen Paar, in der Regel mit Schuppen besetzten Flügel und fast immer ein aus dem Labium bestehender Saugrüssel. Interessanterweise erkennt man diese Vielfalt am fossilen Randecker Maarsee nicht. Neben lediglich zwei beschriebenen Arten aus der Familie der Zygaenidae (REISS 1936, NEUMANN 1987), finden sich nur ein paar Schmetterlingspuppen, die zahlenmäßig jedoch weit in den Hintergrund treten. Den ältesten Nachweis für die Ordnung der Schmetterlinge fand man in England, in Gestein aus dem frühen Jura.

Die Einteilungen in Tag- und Nachtfalter oder in Groß- und Kleinschmetterlinge hat wissenschaftlich keine Basis. Von KRISTENSEN et al. (2007) gibt es jedoch ein sehr gut begründetes phylogenetisches System der Lepidoptera.

Die Zahl der im Rahmen dieser Arbeit beschriebenen Lepidoptera beläuft sich auf ein Exemplar, davon konnte das eine nur auf Ordnungsniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung zwei weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

SMNS 68000/16; A 13191 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 2)

Beschreibung – Das Tier ist in dorsaler Ansicht, äußerst schlecht erhalten. Über das Geschlecht lassen sich keine Aussagen treffen. Am Kopf erkennt man zwei große Facettenaugen und evtl. Teile des Labiums. Der Thorax ist gut erhalten und in die einzelnen Bestandteile differenzierbar. Der Metatorax ist behaart. Drei Beine sind einmal nur durch einen Femur und zweimal durch Femur und Tiba präsent. Die Flügelladerung ist so gut wie nicht erhalten, eine Benennung wäre demnach lediglich spekulativ, ein vager Umriss des rechten Vorderflügels ist jedoch erhalten. Bei diesem erkennt man auch Ansatzweise drei Adern, die leicht beschuppt sind.

Diskussion – Lediglich der Habitus mit dem sich verjüngendem Abdomen, die großen Augen und die Form der leicht beschuppten Flügel weisen auf die Ordnung der Lepidoptera hin. Eine Bestimmung auf Familienniveau ist nicht möglich. Jedoch ist eine Stellung des Insekts anhand der Größe in die nichtwissenschaftliche Einheit der Kleinschmetterlinge wahrscheinlich.

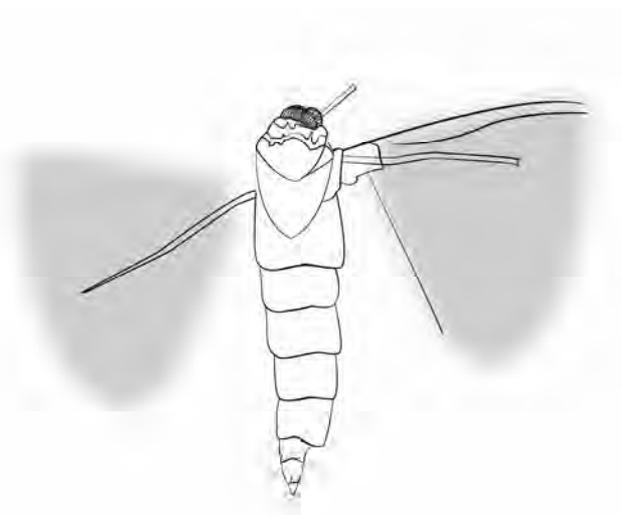


Abb. 13 - Lepidoptera fam., gen. et sp. indet (SMNS 68000/16). Habituszeichnung.

6.13 Ordnung Diptera

Die Diptera (Zweiflügler) sind mit 120.000 rezenten beschriebenen Arten eine der vier größten Insektenordnungen und die wahrscheinlich ökologisch diverseste. Es gibt im Gegensatz zu den Hymenoptera jedoch keine Arten mit sozialer Lebensweise (GRIMALDI & ENGEL 2005). Charakteristisch für die Diptera sind die zu Halteren umgebildeten Hinterflügel, die als Lagesinnesorgane dienen. Das Paar Vorderflügel ist häutig ausgebildet (CHINERY 1986).

Die Diptera machen einen großen Anteil an der miozänen Insektenfauna des Randecker Maars aus. Jedoch sind wesentlich mehr aquatische Larven und Puppenstadien als adulte Tiere beschrieben worden. ANSORGE & KOHRING (1995) schildern ein großes Vorkommen von Stratiomyidae, Culicidae und Chironomidae in den Ablagerungen des fossilen Sees. Auch Imagines von Sciaridae, Mycetophilidae und Bibionidae sind nicht selten in den Gesteinen anzutreffen (ARMBRUSTER 1938). Es fällt auf, dass die niederen Diptera deutlich häufiger auftreten als Brachycera und Cyclorhapha.

Die Systematik folgt der von YEATES et al. (2007), die auf die Unterordnung Nematocera, wegen ihrer stark paraphyletischen Zusammenfügung, verzichten. Die Infraordnungen dieser niederen Diptera werden mit der Unterordnung Brachycera gleichgestellt.

Die niederen Diptera enthalten die ursprünglichsten und ältesten Familien der Zweiflügler und sind fossil seit dem Jura bekannt. Es wird vermutet, dass sie den ersten Diptera sehr gleichen (CSIRO 1970).

Die Zahl der beschriebenen Diptera beläuft sich auf 698, davon konnten 243 nur auf Ordnungsniveau bestimmt werden. Ferner wurden zur statistischen Erhebung 89 weitere, schon bestimmte Objekte aus dem SMNS hinzugezogen.

6.13.1 Infraorder Culicomorpha

Die Infraordnung der Culicomorpha beinhaltet zwei Superfamilien und acht Familien. Synapomorphien sind nach WOOD & BORKENT (1989) unter anderem die verkümmerten oder fehlenden Ozellen, die fehlende Discalzelle, das Fehlen der Media 3 und der Radia-Sektor mit lediglich drei Verzweigungen.

6.13.1.1 Überfamilie Culicoidea

Zur Überfamilie der Culicoidea gehören vier Familien. Die Antennen der Larven niederer Diptera sind im Allgemeinen recht kurz und dünn. Die der Culicoidea hingegen aber im Vergleich zur Körpergröße recht kompakt und lang (WOOD & BORKENT).

6.13.1.1.1 Familie Chaoboridae

In drei Unterfamilien sind bei den Chaoboridae derzeit nur 50 rezente Arten weltweit bekannt. Die Familie ähnelt stark den Culicidae und besitzt büschelige Antennen. Die Flügel der 1,4 mm bis 10 mm großen Tiere erreichen nicht das Hinterleibsende. Die Larven und Puppen leben aquatisch. Die Puppen ähneln alle sehr den Culicidae, der Cephalothorax misst weniger als ein Drittel der gesamten Körperlänge. Das Respirationsorgan ist trompeten- oder spindelförmig ausgebildet. Imagines leben vornehmlich in Wassernähe. Die Larven ernähren sich von tierischem Plankton und nehmen die Luft über die Haut auf (COOK 1981).

Aus Europa und Nordamerika sind Chaoboridae fossil häufig überliefert. Gefunden wurden Adulten in Bernstein sowie Larven und Puppen in Blätterkohle aus Deutschland. Die Frühesten stammen aus dem Oligozän (COOK 1981).

SMNS 68000/38; A 9041 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 3)

Beschreibung – Erhalten ist die Puppe in rechtslateraler Ansicht. Das Fossil ist recht gut erhalten. Man erkennt den Kopf, mit einer leicht tropfenförmigen Verjüngung. Am Thorax sitzen zwei große, spindelförmige Respirationsorgane. Die Antennen sind nur Ansatzweise zu erkennen. Am posterioren Ende des Thorax sitzen zwei große Lappen die posterolateral ausgerichtet sind. Das Abdomen besteht aus sechs sichtbaren Segmenten die vom Thorax aus gerade nach unten gehen.

Diskussion – Der Habitus spricht klar für eine Puppe der niederen Diptera. Innerhalb dieser Unterordnung sind nach JOHANNSEN (1934-37) vor allem der Umriss der Augen, die Position des Abdomens unter dem Thorax und die Form der Respirationsorgane in der Kombination kennzeichnend für die Familie der Chaoboridae und grenzt sie zu den Culicidae mit ähnlichen Puppen ab.

6.13.1.1.2 Familie Culicidae

Die Culicidae umfassen 35 Gattungen mit ca. 2.700 rezenten Arten. Diese kleinen, schlanken Diptera erreichen eine Länge von 3 mm bis 9 mm mit einer charakteristischen Flügelerung und teilweise beschuppten Flügelladern. Viele Arten besitzen verlängerte Mundwerkzeuge, die die typische Proboscis formen.

Die Familie der Culicidae ist kosmopolitisch. Die nicht adulten Stadien sind ausnahmslos aquatisch. Die Larven und Puppen sind aktive Schwimmer in Stehgewässern, wie Sümpfen, Regentonnen, Baumlöcher, Marschland, Pfützen, Seen ohne Zu- und Abflüsse. Die weiblichen Imagines sind meistens Blutsauger an Wirbeltieren, die eine Blutmahlzeit vor der Eiablage benötigen. Daher sind sie auch nicht selten Vektoren für bestimmte Krankheiten und somit von gesundheitlicher Bedeutung (CSIRO 1970).

Fossil sind die frühesten Culicidae aus dem Bernstein der späten Kreide aus dem Westen Kanadas und dem Norden von Myanmar bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68008 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 4)

Beschreibung – Das Fossil wurde von ANSORGE & KOHRING bestimmt und für ihre Veröffentlichung (1995) verwendet. Es handelt sich um eine schwach fossilisierte Larve in lateraler Lage. Der Kopf ist leicht fünfeckig und man kann ein Auge erkennen. Buschige Anhänge sind erhalten die vom Kopf abgehen. Der Thorax ist rundlich, stark mit Borstengruppen versehen und äußerst schwach erhalten. Genau wie der Thorax ist auch das Abdomen beschaffen. Einzelne Segmente lassen sich nur vermuten. Durchweg ist aber die Beborstung präsent. Das letzte Segment ist weist einen Büschel Borsten und den Ansatz eines Respirationsorgans auf.

Diskussion – Die röhrenförmige Larve ohne Beine und mit abgesetzter Kopfkapsel spricht für die Diptera. Laut JOHANNSEN (1934) ist der Habitus mit den vielen Büscheln von Borsten charakteristisch für die Familie der Culicidae. Die Vorbestimmung von ANSORGE & KOHRING kann als richtig angesehen werden.

6.13.1.2 Überfamilie Chironomoidea

Diese Überfamilie beinhaltet vier Familien mit einem Merkmal, dass es außerhalb dieser Gruppe nicht gibt. Im Larvenstadium ist bei allen Vertretern am Prothorax ein so genanntes „proleg“ [engl.] ausgebildet, welches der Fortbewegung dient (WOOD & BORKENT).

6.13.1.2.1 Familie Chironomidae

Die Chironomidae vereinnahmen weltweit etwa 5.000 rezente Arten in sechs Unterfamilien. Die Tiere sind etwa 1 mm bis 10 mm lang und haben ausgeprägt haarige Antennen. Die Puppen haben die Form eines Komma-Zeichens, mit einem vergrößerten Cephalothorax. Das Abdomen trägt apical ein Paar Lappen.

Die Larven/Puppen-Stadien kommen in fast jedem nassen oder feuchten Habitat der Welt vor. Von Uferbereichen der Meere, über Seen hin zu Erdböden. Bis zu drei Jahre verbringen die Zuckmücken in diesen Stadien, als Adulte leben sie nur einige Wochen bevor sie sterben. Da viele Arten charakteristisch für bestimmte Gewässertypen sind (warm-kalt, Salzwasser-Süßwasser, sauerstoffarm–

sauerstoffreich, ...), dienen sie teilweise als Indikator für das trophische Level oder die Verschmutzungsrate eines Sees (OLIVER 1981).

Fossil sind die Chironomidae als Inklusionen aus dem Bernstein der späten Kreide bekannt. Hier stellen sie bis zu 10% aller Insekteneinschlüsse (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68000/36; A 8344 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 5)

Beschreibung – Erhalten ist die Puppe in rechtslateraler Ansicht. Das Fossil ist recht gut erhalten. Der Thorax mit dem Kopf setzt sich farblich sehr von dem gerade ausgestreckten Abdomen ab. Ein rundes Auge ist im Kopf sichtbar, darüber entspringen die Antennen und verlaufen hinter dem Auge in posteriorer Richtung. Darüber erkennt man noch eine weitere, kurze, aber längliche Struktur die evtl. umgeklappt ist. Der Thorax ist etwas breiter als das Abdomen, welches sich lang und dünn in neun Segmenten nach posterior erstreckt. Ein Lappen am apikalen Rand des Thorax erstreckt sich bis zum dritten Abdominalsegment.

Diskussion – Auch hier ist der Habitus sehr kennzeichnend für eine Puppe der niederen Diptera. Die röhrenförmige Struktur über den Augen auf dem Cephalothorax könnten „Hörner“ sein, die in Kombination mit anderen Merkmalen charakteristisch für die Chironomidae sind. Bei einem Vergleich mit den Fossilien aus der Publikation von ANSORGE & KOHRING (1995) stimmen alle Merkmale der von ihnen bestimmten Chironomidae, wie Lage und Länge des Lappens, Habitus des Thorax, Augenform, etc. mit dem Objekt überein. Daher ist dieses Fossil den Chironomidae zuzuordnen.

6.13.2 Infraorder Bibiomorpha

Zu den Bibiomorpha werden in drei Überfamilien fünf Familien zusammengefasst. Diese kleinen, oft kompakten Diptera besitzen eine Reduktion der Costa am posterioren Rand des Flügels, sowie eine meist dreigeteilte Media. Die Larven sind nicht aquatisch sondern ausschließlich terrestrisch (WOOD & BORKENT 1989).

6.13.2.1 Überfamilie Bibionoidea

Die Bibionoidea enthält nur eine Familie – die Bibionidae. Die Charakteristika sind nachfolgend bei der Familie aufgezeigt. Bei allen Dipterenlarven ist jedes Segment mit einer durchgehenden, intersegmentalen Fissur umgeben. Einzigartig für die Gruppe der Bibionoidea ist unter anderem eine Trennung und Verlagerung des dorsalen und ventralen Teils der Fissur (WOOD & BORKENT 1989).

6.13.2.1.1 Familie Bibionidae

Die Familie der Bibionidae umfasst ca. 700 Arten. Charakteristisch für diese meist dunkel gefärbten Diptera ist ihre Kopfform. Die Bibionidae besitzen einen ausgeprägten Sexual-dimorphismus, bei dem die Männchen teils riesige holoptische Augen besitzen, die Augen der Weibchen jedoch weit getrennt voneinander liegen.

Rezente Imagines sind oft schlechte Flieger. Die Larven der Märzfliegen findet man meist in verrottendem organischem Material. Die meisten Arten leben in Wäldern (HARDY 1981).

Vereinzelte fossile Nachweis der Familie stammt aus dem Mesozoikum, sie erlebten aber ihre Blütezeit im mittleren und späten Tertiär, wo sie in großen Mengen in Seeablagerungen gefunden wurden (GRIMALDI & ENGEL 2005).

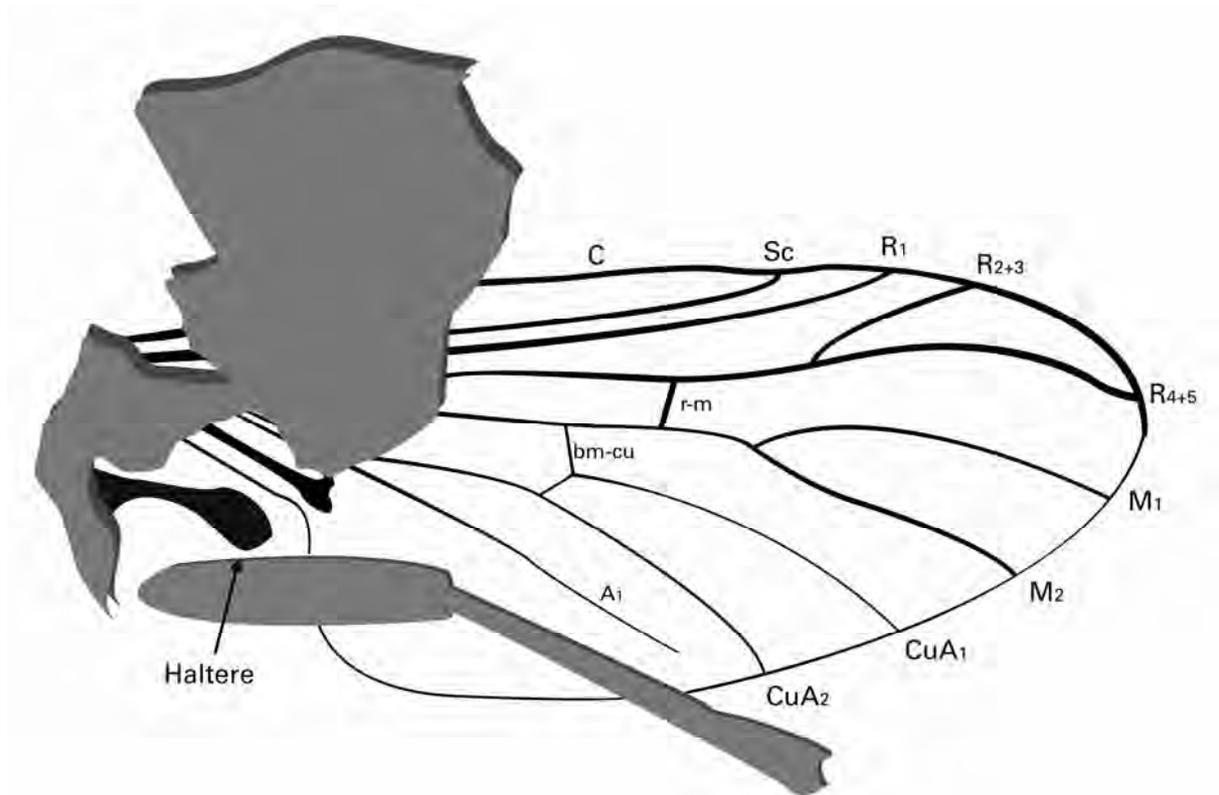


Abb. 14 - Bibionidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/23). Flügelzeichnung

SMNS 68000/23; A 3007 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 6)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Ansicht recht gut erhalten. Ein Flügel ist ausgestreckt, der andere eng am Körper anliegend. Am kleinen Kopf sitzen lateral zwei riesige Komplexaugen, die über die ganze Kopflänge gehen. Zwischen den Augen ist die Ansatzstelle für die Antennen, an deren linker man vier Flagellomere erkennt. Das Scutum scheint verlängert und strukturiert. Am Thorax sitzt ein Paar häutiger Flügel, dessen Aderung wie folgt erhalten ist: Sc geht über zwei Drittel der Flügellänge, R1 endet kurz dahinter, Rs ist gegabelt, R2+3 beschreibt einen leichten Bogen nach anterior, die Media ist in zwei Adern geteilt, CuA1 und CuA2 sind deutlich sichtbar, CuP neben CuA2 nur schwach zu erkennen. Zwei Beinpaare sind erhalten, das Vordere fehlend. Das lange, schlanke Abdomen besteht aus acht sichtbaren Segmenten.

Diskussion – Das eine Paar Flügel und dessen Aderung sprechen klar für die Diptera. Hier ist die Flügeladerung mit den oben beschriebenen Merkmalen zweifelsfrei den Bibionidae zuzuordnen. Dies bestätigte sich im ebenfalls im rezenten Vergleich. Die kurzen Antennen, mit den eher kurzen und kompakten Flagellomeren, sprechen für die Gattung *Pleciinae*. Innerhalb der Gattung lässt die kurze, gebogenen Vene R2+3 auf die Art *Plecia* vermuten.

6.13.2.2 Überfamilie Sciaroidea

Die Überfamilie der Sciaroidea fasst drei Familien zusammen. Charakteristisch für diese Gruppe ist der sekundäre Verlust der Tracheen im Larvenstadium, welche die Bibionidae zum Beispiel noch besitzen (WOOD & BORKENT 1989).

6.13.2.2.1 Familie Cecidomyiidae

Die Cecidomyiidae enthält 3.000 rezente beschriebene Arten in drei Unterfamilien. Charakteristisch für die kleinen, etwa 1 mm bis 5 mm großen Tiere ist die reduzierte Flügeladerung bei der die Costa

gewöhnlich einmal um den haarigen Flügel läuft, mit einer kleinen Unterbrechung an der Stelle, an der R5 an den Flügelrand stößt. Eine Tibiabadornung fehlt (GAGNÉ 1981). Viele der kosmopolitischen Cecidomyiidae leben in Gallen oder anderen Deformationen in Pflanzen, als Aasfresser in verrottendem organischem Material, als Räuber von Aphiden oder als Endoparasiten (CSIRO 1970). Fossile Vertreter der Gallmücken sind zahlreich und seit der frühen Kreide bekannt (GAGNÉ 1981).

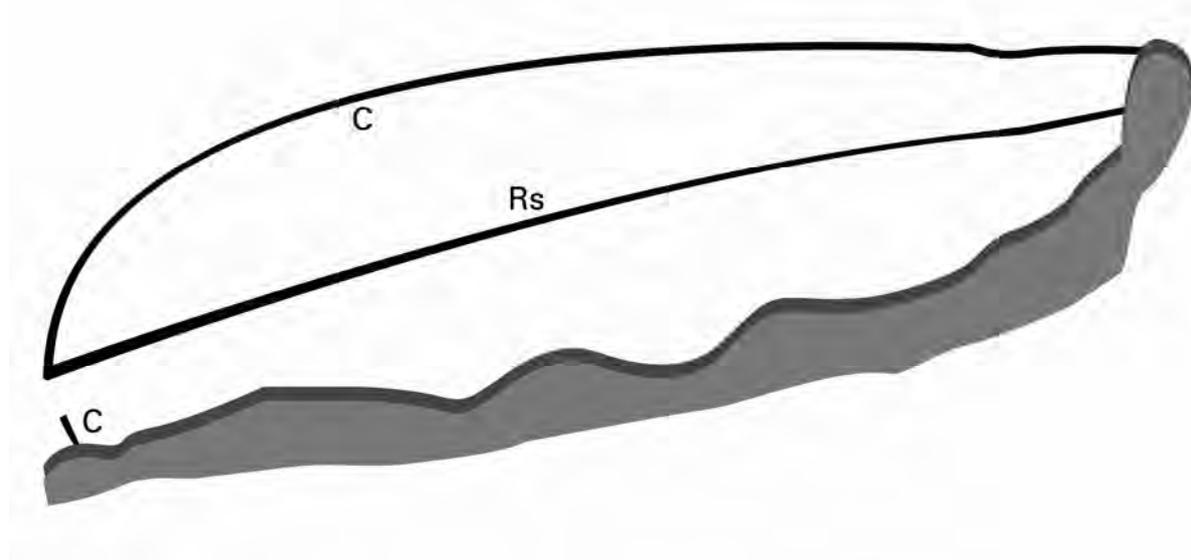


Abb. 15 - Cecidomyiidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/10). Flügelzeichnung

SMNS 68000/10; A 13047 (Einzelfund, Tafel 7, Fig. 7)

Beschreibung – Das Fossil ist in linkslateraler Aufsicht erhalten und weist noch viele Details auf. Das Abdomen verjüngt sich nach hinten, was ein weibliches Geschlecht vermuten lässt. Der Kopf ist antennenlos und scheint vom Thorax abgeschnürt zu sein. Die Augen sind riesig und gehen wahrscheinlich einmal um den Kopf herum. Das Scutum ist groß und gewölbt, der Thorax an sich aber im Verhältnis zum restlichen Körper kompakt und in etwa quadratisch. Die Metacoxa scheint recht groß, der Metafemur sehr lang. Ein senkrecht über dem Thorax stehender Flügel ist sichtbar. Die Adern der Flügel sind nur sehr rudimentär überliefert, die Costa läuft um den gesamten Flügel herum und trifft sich an der apikalen Spitze mit der Radia 5, die unverzweigt parallel zur Costa läuft. An der Stelle, an der sich beide Adern treffen, ist eine Unterbrechung der Costa zu erahnen. Das Abdomen besteht aus neun sichtbaren Segmenten. Es ist sehr breit und scheint sich mit Wasser vollgesogen zu haben bevor es sank.

Diskussion – Wegen der relativ schlechten Flügelerhaltung ist es schwer zweifelsfrei eine Einordnung vorzunehmen. Der Habitus und das eine Flügelpaar sprechen für eine Zuordnung zu den Diptera. Die reduzierte Flügelladerung, ohne sichtbare Zellen und Verzweigungen und der Lücke der Costa beim Zusammentreffen mit R5 sprechen für die Familie Cecidomyiidae. Dies wird untermauert durch die Kombination aus Habitus, den langen Beinen und der Einschnürung des Kopfes.

6.13.2.2.2 Familie Mycetophilidae

Die Mycetophilidae bilden eine Familie mit ungefähr 3.000 beschriebenen Arten. Die Pilzmücken erreichen eine Größe zwischen 2,2 mm und 13,3 mm, oft mit starken Borsten an Thorax und Tibia. Die Flügel sind nicht selten charakteristisch gezeichnet. Die meisten Larven entwickeln sich, wie der Name schon vermuten lässt, in Pilzen, aber auch unter Rinde und in Vogelnestern findet man Vertreter. Die Mycetophilidae sind am häufigsten in humiden Habitaten anzutreffen, wo sich die

Adulten tagsüber in feuchten, dunklen Plätzen aufhalten. Oft in der Nähe von Bächen oder zwischen Baumwurzeln (VOCKEROTH 1981).

Der älteste Nachweis einer Diptera die eindeutig zu dieser Familie gehört, stammt aus Bernstein der späten Kreide aus Kanada. Der baltische Bernstein aus dem frühen Tertiär ist sehr reich mit Mycetophilidae (GRIMALDI & ENGEL 2005).

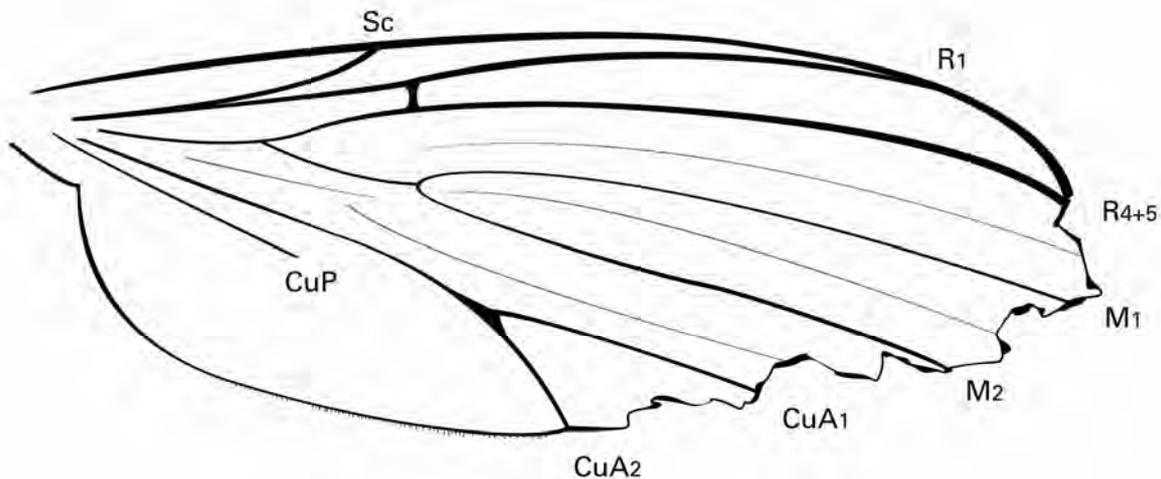


Abb. 16 - Mycetophilidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/24). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/24; A 3136 (Mehrfachfund, Tafel 7, Fig. 8)

Beschreibung – Erhalten ist das Fossil in linkslateraler Ansicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf ist recht klein, undifferenzierbar und unter dem Thorax gelegen. Antennen sind nicht erhalten, jedoch lassen sich zwei runde Augen erkennen, die im Verhältnis zum Kopf recht groß sind. Der Thorax ist rundlich kompakt. Auch hier lässt die Erhaltung keine Details erkennen. Die Procoxa ist groß und verlängert, die Femora, Tibiae und die Segmente der Tarsen sind dünn und stark verlängert. Alles in allem ergibt dies sehr lange Beine. Die Flügeladerung ist sehr ausgeprägt. Das Abdomen ist sehr schmal und langgezogen. Die letzten Segmente sind überlagert.

Diskussion – Innerhalb der Diptera lassen die langen, dünnen Beine mit langen, apikalen Dornen der Tibiae auf die Familie der Mycetophilidae schließen. Der Habitus und die stark ausgeprägten Aderung der Flügel mit charakteristischen Merkmalen bestätigt diese Vermutung und lässt eine zweifelsfreie Stellung zu dieser Familie zu.

6.13.2.2.3 Familie Sciaridae

Die Familie der Sciaridae umfasst bislang ca. 1.800 Arten. Die Vertreter sind zwischen 1 mm und 11 mm lang und besitzen ein zylindrisches Abdomen, welches sich bei den Weibchen nach hinten verjüngt. Charakteristisch bei der Flügeladerung ist, dass die Costa zwischen Radia4+5 und Media1 endet und sich die Media glockenförmig in M1 und M2 aufspaltet (STEFFAN 1981).

Die rezenten Sciaridea findet man in vielen Gebieten der Erde. Von warmen bis kalten Gebieten, aber vorzugsweise in feuchten und schattigen Lebensräumen, wie im Unterholz von Wäldern. Dort machen sie teilweise 70% der Diptera aus. Die Larven ernähren sich von Totholz, Exkrementen, Pilzen oder abgestorbenen Pflanzenmaterial und sind wichtige Laubzersetzer in Wäldern (CSIRO 1970).

Das früheste Fossil dieser Familie stammt aus dem späten Jura. In den Schichten der Kreide sind sie nur recht selten zu finden, im tertiären Bernstein dafür umso häufiger (GRIMALDI & ENGEL 2005).

SMNS 68000/8; A 13035 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 1)

Beschreibung – Das Fossil ist in linkslateraler Ansicht gut erhalten. Die Form des Abdomens kennzeichnet ein weibliches Tier. Der Kopf wirkt sehr dunkel mit einer großen Aussparung, wo ehemals die Augen saßen. Die Antennen sind doppelt so lang wie der Kopf und bestehen aus vielen Flagellomeren. Der Thorax und die Beine sind in vielen Details erhalten. Ein Paar häutige Flügel stehen über dem Thorax. Die verbreiterte Costa reicht fast bis zur apikalen Flügelspitze und ist leicht bezahnt. Sc ist nicht auszumachen, R1 reicht bis zur Hälfte und geht dann in die Costa über. Die Media ist in M1 und M2 gegabelt. CuA1 erreicht den Flügelrand, CuA2 ist recht schlecht erhalten. Die Sternite und Tergite des Abdomens sind gut zu sehen, das Abdomen verjüngt sich nach hinten hin.

Diskussion – Der Habitus und die Flügel sprechen für eine Stellung zu den Diptera. Innerhalb dieser Ordnung sind der Habitus und die reduzierte Aderung der Flügel kennzeichnend für diese Familie. Die Position an der die Costa endet und die Form von M1 und M2 lassen eine zweifelsfreie systematische Einordnung zu.

6.13.3 Infraorder Tipulomorpha

Die Tipulomorpha bestehen nach MCALPINE (1989) nur aus fünf Familien. Das gemeinsame Kennzeichen, was alle Arten dieser Infraordnung ausmacht, ist der mehr oder minder stark eingezogene Kopf der Larven in Verbindung mit dem desklerotisierten posterioren Rand der Kopfkapsel. Dieses charakteristische Merkmal ist einzigartig unter den niederen Diptera.

6.13.3.1 Familie Tipulidae

Die Familie der Tipulidae fasst schätzungsweise 14.000 Arten zusammen, die sich unter anderem durch ihre schlanke Körperform und die langen Beine auszeichnen. Ferner sind unter anderem eine V-förmige Naht auf dem Mesonotum, lange, schmale Flügel und zwei komplette Analadern charakteristisch. Die Tipulidae sind rezent in fast allen Habitaten der Welt vorzufinden, in Gebirgen, nördlichen Gebieten der Antarktis, Regenwäldern, an Küsten und im Flachland. Die meisten Arten bevorzugen aber feuchtere, temperierte Umgebung wie gewässernahe Wälder (ALEXANDER & BYERS 1981).

Fossil sind Vertreter der Tipulidae seit dem frühen bis mittleren Jura bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

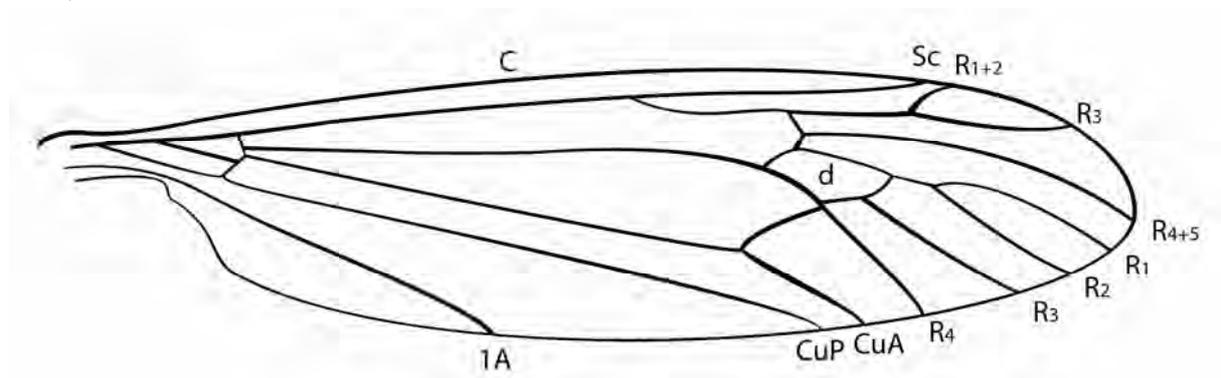


Abb. 17 - Tipulidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/15). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/15; A 13191 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 2)

Beschreibung – Erhalten ist der komplette Vorderflügel. Das Fossil ist in dorsaler oder ventraler Ansicht erhalten, eine Geschlechtsbestimmung kann nicht vorgenommen werden. Die Basalzellen machen etwa zwei Drittel der Flügellänge aus, zehn Venen erreichen den Flügelrand. Rs teilt sich viermal, zwei Analvenen sind vorhanden.

Diskussion - Die Gestalt des Flügels erinnert sehr an die niederen Diptera. Die verschiedenen Merkmale, wie die Größe der Basalzellen und das starke Verzweigen der Adern im vorderen Drittel, die zwei Analadern, die kurze Ader Sc und die viergeteilte Ader Rs, erlauben zweifelsfrei eine Zuordnung zu den Tipulidae.

6.13.4 Unterordnung Brachycera

Die Brachycera sind im Gegensatz zu den niederen Diptera oft kräftiger und größer gebaut. Fünf Merkmale sind charakteristisch für diese Unterordnung: Der posteriore Teil der Larvenkopfkapsel ist vergrößert und reicht posterior in den Thorax hinein, die Mandibeln der Larven bewegen sich auf einer vertikalen Ebene, die Flagellomeren der Antennen sind auf acht oder weniger reduziert, der maxillare Palpus ist zweigeteilt und die Flügeladern CuA2 und A1 bilden die fast geschlossene Zelle cup (Analzelle). Die Infraordnungen Xylophagomorpha, Straiomyomorpha, Asilomorpha und Tabanomorpha sind orthorrhaph, das bedeutet, dass die Fliegen durch einen Längsspalt oder T-förmigen Spalt aus ihrer Mumienpuppe schlüpfen, ähnlich den niederen Diptera. Sie sind deshalb als ursprünglich anzusehen. Die Muscomorphen sind cyclorrhaph, was beudet, dass die Fliegen mit ihrer Stirnblase den Deckel ihrer Tönnchenpuppe absprengen und so in Freie gelangen (WOODLEY 1989).

6.13.4.1 Infraorder Asilomorpha

Die Asilomorpha umfassen sechs Familien. Allen Arten dieser Infraordnung ist gemein, dass die posteriore Trachee ihrer Larve augenscheinlich im vorletzten Abdominalsegment liegt (WOODLEY 1989).

6.13.4.1.1 Familie Asilidae

Die Assilidae sind eine der größten Insektenfamilien und bestehen rezent momentan aus etwa 7.000 beschriebenen Arten in 530 Gattungen. Sie können 3 mm bis 50 mm groß sein, der Durchschnitt liegt aber zwischen 9 mm und 15 mm. Die Raubfliegen haben eine sehr charakteristische Kopfform, sind behaart, besitzen starke Beine und einen kräftigen Thorax. Typisch ist auch die Flügeladerung. Sie gleicht zwar in gewisser Weise der der Tabanidae, doch gibt es Unterschiede: Radius und Media sind jeweils vierfach verzweigt, R2+3 unverzweigt. Die Adulten findet man vorwiegend auf offenen, sonnigen Fläche, wie Wiesen, Grasland, offene Waldgebiete oder Täler. Selten findet man sie in dunklen, kalten Wäldern, da sie auf die Temperatur angewiesen sind. Ihr Äktivitätsfenster liegt meist in den wärmsten Stunden des Tages. Dort fangen sie im Flug andere, auch stechende Insekten, wie Bienen oder Wespen. Die Beute wird mit dem Hypopharynx zwischen Caput und Thorax, den Augen oder den Abdominalgliedern gestochen und der lähmende Speichel mit zersetzenden Enzymen injiziert. Nach kurzer Zeit können die Asilidae den Körperbrei aufsaugen. Die Larven leben versteckt im Erdboden oder verrottendem Holz (WOOD 1981).

Fossil kennt man die Asilidae seit dem frühen Eozän. Die Funde nehmen aber im Miozän stark zu (WOOD 1981).

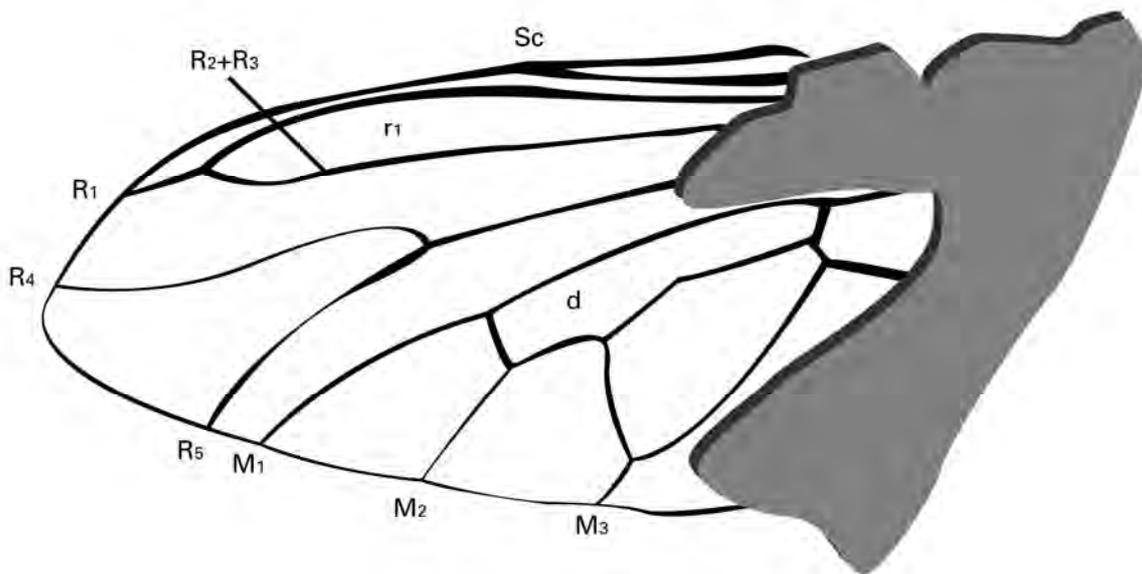


Abb. 18 - Asilidae gen. et sp. indet (SMNS 68010/5). Flügelzeichnung.

SMNS 68010/5 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 3)

Beschreibung – Das Objekt ist in dorsolateraler Lage eingebettet. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf und der Thorax des Tieres sind sehr überlagert und durcheinander. Es lassen sich jedoch große runde Komplexaugen ausmachen. Vier Beine sind überliefert, die alle stark verdickte Femora aufweisen, behaart sind und apikal am letzten Tarsalglied zwei große Krallen besitzen. Der überlieferte Flügel ist nicht sehr modifiziert und weist eine viergeteilte Radia auf, A1 und CuA2 treffen sich vor dem Flügelrand, die Media ist in drei Venen verzweigt. Vom fast zylindrischen Abdomen, das etwas schmäler als der Thorax ist, sind nur fünf Segmente erhalten geblieben.

Diskussion – Die Flügeladerung ist sehr kennzeichnend für den Tabanidae-Rhagionidae-Asilidae-Therevidae Komplex und in diesen zu stellen. Der Habitus mit den kräftigen, mit Borsten besetzten Beinen ist aber nur bei den Asilidae zu finden. Somit ist das Objekt der Familie der Asilidae zuzuordnen.

6.13.4.1.2 Familie Bombyliidae

Die Familie der Bombyliidae umfasst ca. 5000 rezente Arten in 15 Familien. Diese kleinen, oft ausgesprochen haarigen und/oder schuppigen Fliegen variieren je nach Art in ihrer Flügelspannweite zwischen 3,5 mm und 70 mm. Die Bombyliidae besitzen eine charakteristische Flügeladerung, bei der unter anderem die Ader m-cu immer fehlt, sowie eine teilweise artspezifische Flügelgefärbung. Eine lange, dünne Proboscis ist bei vielen, aber nicht allen Arten ausgeprägt. Vertreter dieser Familie trifft man weltweit an, jedoch häufiger in den wohl temperierten, ariden Klimaten und nicht in den kälteren Bereichen der Nord- und Südhalbkugel. Die Larven sind Parasiten an Eiern oder Larven von Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera, Orthoptera und Diptera. Die Adulten bevorzugen sonnige Plätze und ernähren sich von Nektar (CSIRO 1970).

Fossil traten die Bombyliidae erstmals im späten Jura auf, die verlängerte Proboscis allerdings wahrscheinlich erst mit Vertretern im frühen Tertiär (GRIMALDI & ENGEL 2005).

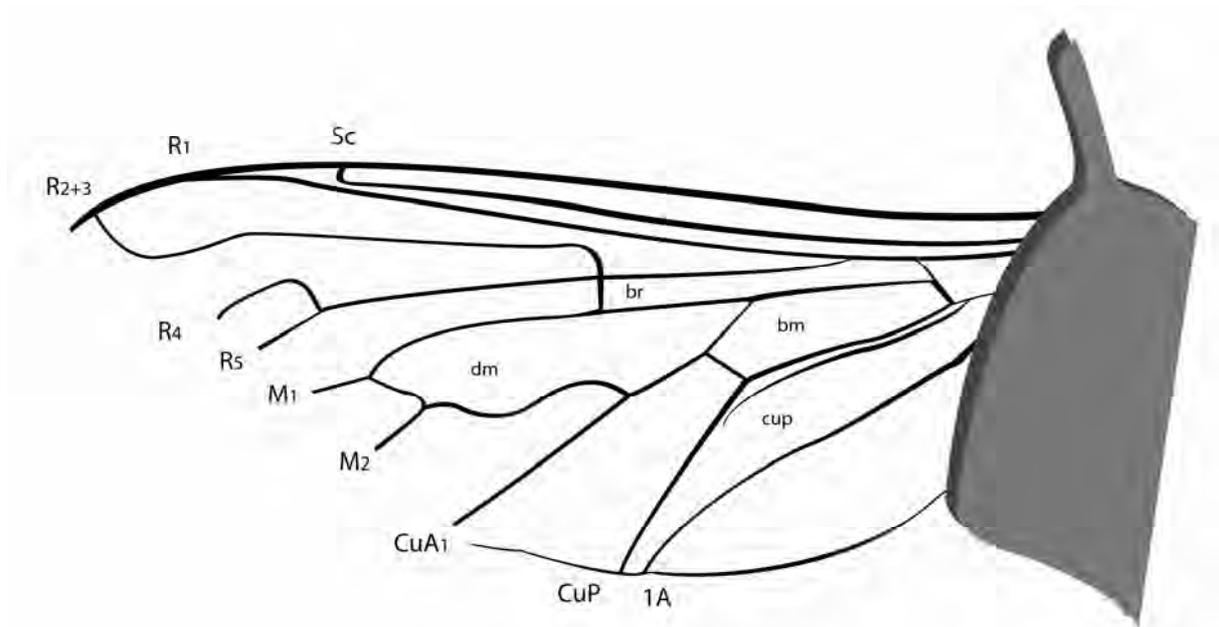


Abb. 19 - Bombyliidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/6). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/6; A 13016 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 4)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsaler Aufsicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf und der Thorax, sowie drei schlanke, unbehaarte Beine bis zu den Tibiae sind überliefert, aber in schlechter Qualität. Die Flügel dieses Objekts sind aber umso besser erhalten. Sie weisen folgende Merkmale auf: Eine große geschwungene Zelle d, sowie eine basale Zelle 2b, die Adern R2+3 und R4 sind vorhanden, R3 reicht in einem geschwungenen Bogen bis an den Flügelrand, die Media ist zweigeteilt und CuP und A1 laufen aufeinander zu, treffen sich aber nicht. Viele Adern laufen sehr geschwungen.

Diskussion – Die Aderung der Bombyliidae ist sehr charakteristisch und einzigartig. Verwandte Familien haben zwar teilweise eine ähnliche, aber dennoch deutlich differenzierbare Aderung der Flügel. Die geschwungene Zelle d in Verbindung mit anderen Merkmalen des Aderverlaufs stellen das Fossil eindeutig zu den Bombyliidae.

6.13.4.1.3 Familie Empididae

Die Familie dieser räuberischen 1,5 mm bis 12 mm großen Fliegen umfasst weltweit um die 2.500 rezente Arten in neun Unterfamilien. Die Empididae sind vom Körperbau äußerst vielgestaltig, meistens aber dunkel bis schwarz gefärbt. Die Beine sind gewöhnlich dünn, bei manchen Arten jedoch verdickt oder zu Greifbeinen umgebildet. Die Adulten besitzen oft große Augen und eine verlängerte Proboscis. Trotz der großen Diversität bilden sie aber eine klar abgegrenzte Gruppe durch ihre Flügeladerung und die räuberische Lebensweise. Die Larven kommen sowohl aquatisch, wie auch terrestrisch, in verrottendem Holz, Laubstreu oder im Erdboden vor. Die Imagines findet man an feuchten Plätzen auf der Vegetation, oft an Flussläufen oder Gewässern. Als Nahrung dienen schwärmende oder schlüpfende Diptera, oder seltener in manchen Arten auch Pollen oder Nektar. Zur Fortpflanzung bilden die Männchen vieler Arten einen Schwarm, in den die Weibchen hereinfliegen und sich begatten lassen (STEYSKAL & KNUTSON 1981).

Die Empididae sind aus dem Bernstein seit der Mittleren Kreide und aus Gesteinen seit der frühen Kreide bekannt (GRIMALDI & ENGEL 2005).

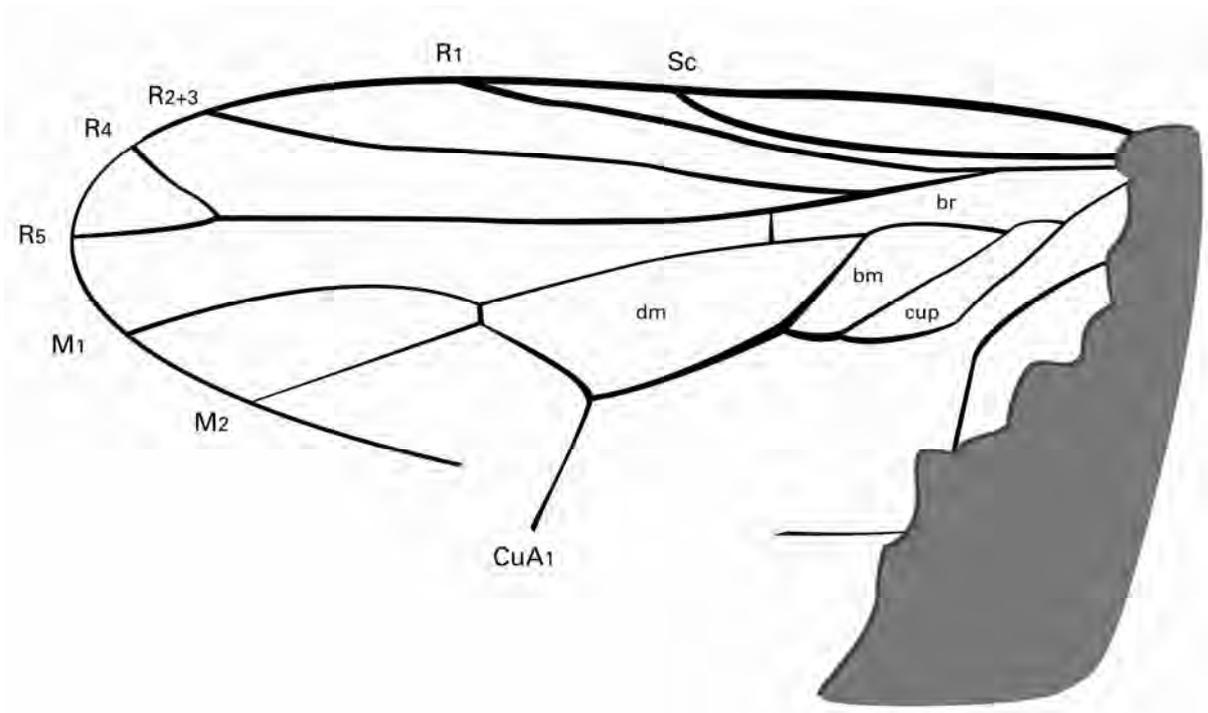


Abb. 20 - Empididae gen. et sp. indet (SMNS 68000/26). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/26; A 3221 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 5)

Beschreibung – Eingebettet ist das Fossil in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf des Tieres ist entweder nicht überliefert oder vom Thorax verdeckt. Letzterer lässt keine genauen Details erkennen. Beine sind ebenfalls nicht erhalten. Der linke Vorderflügel ist ausgebreitet und der rechte lateral an den Körper angelegt. Auffällig ist die Ader CuA2, die nicht den Flügelrand berührt, sondern sich stark krümmt und in die basale Hälfte von A1 läuft. So entsteht im posterioren, basalen Bereich ein aderloses Feld. Von der Zelle d gehen drei Adern ab, CuA1 und die nah beieinander liegenden Adern M1 und M2. Die Radia gabelt sich in R5 und R4 und anterior davon in R2+3. Das schlanke Abdomen ist mit zehn Segmenten überliefert.

Diskussion – Innerhalb der Diptera spricht die Aderung mit der gebogenen Ader CuA2, die somit die Zelle CuP formt, als Familienmerkmal für die Empididae. Der Habitus und die restliche Aderung sind im Einklang mit dieser systematischen Positionierung.

6.13.4.2 Infraorder Muscomorpha – Aschiza

Die Infraordnung der Muscomorpha enthält, wie vorangegangen schon erwähnt, nur cyclorraphe Brachycera. Die Larven der Muscomorpha haben nur noch drei Larvenstadien anstatt vier oder mehr und die Kopfkapsel ist nicht mehr sklerotisiert, sondern eher membranös. Diese und weitere kennzeichnende Merkmale können als autapomorph angesehen werden (MCALPINE 1989). Die Mandibeln sind in Adulten reduziert, basale und apikale Teile fest verschmolzen, der Clypeus ist reduziert und U-förmig, die Costa endet an der meist zweifach verzweigten Media.

Die Muscomorpha werden in zwei weitere große Gruppen unterteilt. Zum einen die Aschiza, die sich dadurch auszeichnen, dass sie kein Ptilinum besitzen, und die Schizophora, die eines besitzen. Ein Ptilinum ist ein zwischen den Antennen der Tiere hervorstehendes Säckchen, welches mit Hämolymphe gefüllt wird, um den Deckel der Puppenhülle aufzubrechen (MCALPINE 1989).

6.13.4.2.1 Überfamilie Platypezoidea

Die fünf Familien umfassende Überfamilie der Platypezoidea zeichnet sich durch eine stark geborstete Stirn sowie den Verlust der Ader sc-r aus (MCALPINE 1989).

6.13.4.2.1.1 Familie Phoridae

Zur Familie der Phoridae werden über 2500 rezente Arten in 225 Gattungen gezählt. Diese kleinen, etwa 0,5 mm bis 5,5 mm großen Fliegen sind meist dunkel gefärbt und besitzen einen buckeligen Thorax. Charakteristisch für die Familie ist die gefiederte Beborstung am Kopf, den Beinen und dem Körper. Die Costa ist stark und robust ausgebildet und reicht ungefähr bis zur Hälfte des Flügels. R4+5 endet sehr nah an oder in der distalen Spitze der Costa. M1 und M2 liegen oft frei an der Basis. Adulte Phoridae kommen hauptsächlich an klammigen, feuchtkalten Orten vor – auf verrottenden Pflanzen und Wirbeltieren (auch auf menschliche Leichen), Pilzen, Nagetierbauten, Vogel-, Wespenestern, Bienenstöcken, in Höhlen. Die Larven sind neben den oben genannten Habitaten auch noch auf Gastropoden oder als innere Parasiten von Ameisen, Termiten oder Spinnen zu finden.

Fossile Phoridae kennt man aus dem Bernstein der Kreide aus Kanada, dem Baltischen Bernstein aus dem späten Eozän und dem myozänen Florissant Shale aus Colorado (PETERSON 1987).

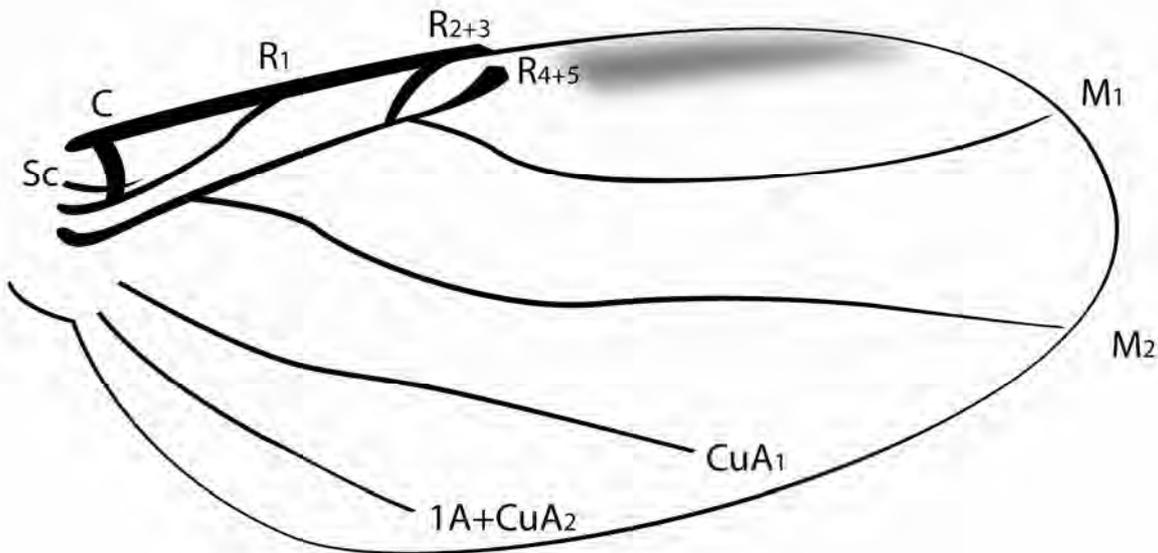


Abb. 21 - Phoridae gen. et sp. indet (SMNS 68000/12). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/12; A 13097 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 6)

Beschreibung – Relativ gut erhalten ist ein Tier in dorsaler Aufsicht. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf ist sehr klein im Vergleich mit dem restlichen Körper. Augen oder Antennen sind nicht zu erkennen, jedoch sind auf der Frons ein paar große Borsten. Der Thorax ist groß, behaart und scheint gewölbt gewesen zu sein. Es ist lediglich ein Bein bis zur Protibia erhalten, aber in schlechtem Zustand. Die Flügel sind groß und der markante Cubitus reicht bis in die Mitte des Flügels. R1 ist kurz und reicht bis zur Mitte von C. R4+5 ist ebenfalls verdickt und endet in der apikalen Spitze von C. M1, M2 und CuA1 sind ebenfalls überliefert und gehen bis zum Flügelrand. Das Abdomen ist gut entwickelt und konisch.

Diskussion – Das stark verdickte „Dreieck“ aus C und R4+5, welches bis zur Mitte des anterioren Flügelrandes reicht ist das Familienmerkmal der Phoridae. Somit ist die Zuordnung zweifelsfrei.

6.13.4.2.2 Überfamilie Syrphoidea

Die Überfamilie der Syrphoidea umfasst zwei leicht zu erkennende Familien. Charakteristisch für diese Gruppe ist das mehr oder weniger kugelförmige Pupprium und die Tatsache, dass sich die Spitzen der Venen R4+5 und M1 fast treffen.

6.13.4.2.2.1 Familie Pipunculidae

Aus der Familie der Pipunculidae sind bis jetzt ungefähr 1400 Arten beschrieben worden. Charakteristisch für diese etwa 3,4 mm bis 4 mm kleinen Fliegen sind ihre kugelförmigen Augen, die fast den ganzen Kopf einnehmen und ihre typische Flügeladerung. Die Adulten haben eine ähnliche Flugweise wie die Syrphidae und können ebenfalls bewegungslos in der Luft stehen (HARDY 1987). Sie ernähren sich von Nektar und teilweise auch von Sekreten der Sternorrhyncha. Die Weibchen fliegen gezielt Homoptera, besonders Cicadellidae und Delphacidae an, halten sie fest und legen ein Ei im Inneren des Tieres ab. Die Larve entwickelt sich als Endoparasit im Wirt und füllt kurz vor dem Schlüpfen die ganze Leibeshöhle aus. Nach dem Schlüpfen fällt die Larve zu Boden und verpuppt sich im Erdreich. Pipunculidae bewohnen viele terrestrische Habitats, sind jedoch in Wäldern und Waldrändern besonders häufig anzutreffen (SKEVINGTON & MARSHALL 1998).

Die frühesten fossilen Belege dieser Familie stammen aus dem Oligozän in Baltischem Bernstein (HARDY 1987).

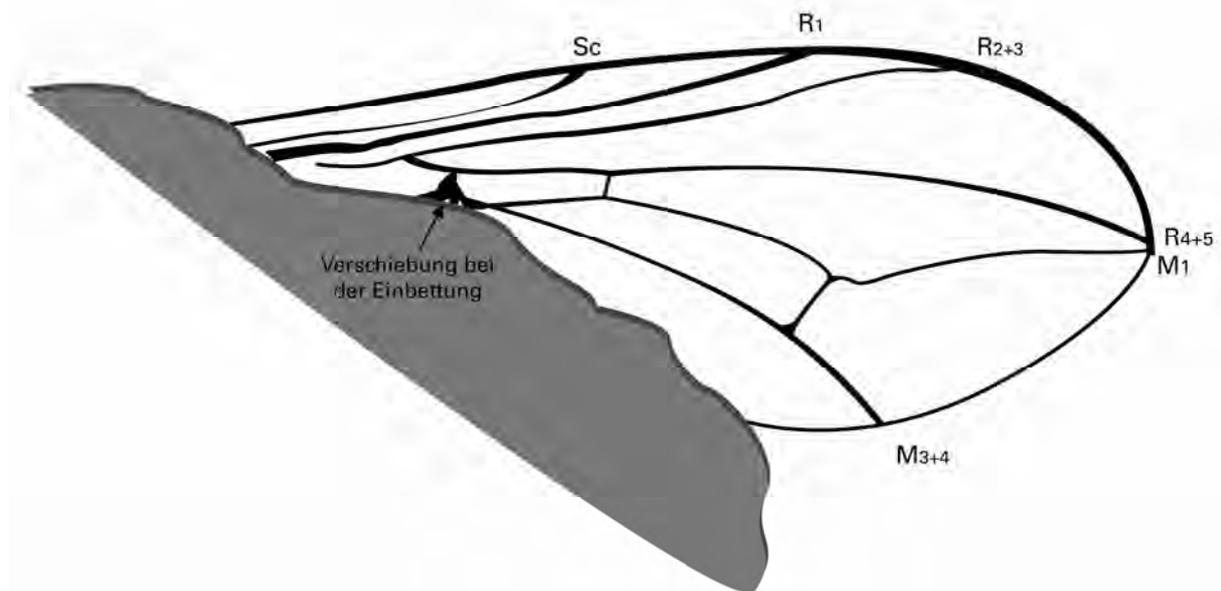


Abb. 22 - Pipunculidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/25). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/25; A 3186 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 7)

Beschreibung – Das Fossil ist in linkslateraler Ansicht überliefert. Das Geschlecht lässt sich nicht sicher bestimmen. Der Kopf mit den Augen ist nicht sichtbar, lediglich zwei Reihen feiner Facetten lassen sich ausmachen. Der Thorax ist kompakt, mit zwei Beinen bis zu den Tibiae. Die Flügel sind lang, R1 und R2+3 enden am anterioren Flügelrand, R4+5 und M1 laufen an der apikalen Flügelspitze fast zusammen, M1 mit einem Knick auf der Hälfte der Strecke. Der anale Teil wird vom Abdomen überdeckt. Dieses ist an der Basis wesentlich schmaler als der Thorax, verbreitet sich aber zum Ende hin ein wenig und wird leicht tropfenförmig.

Diskussion – Der Habitus mit der Gestalt der Flügel lässt das Fossil klar den Diptera zuzuordnen. Die Größe und die Form des Abdomens erinnern mit dem kompakten Thorax an die Pipunculidae. Die

Flügeladern bestätigen diese Vermutung, mit den sich fast in der Spitze treffenden Venen R4+5 und M1, welche einen charakteristischen Knick aufweist.

6.13.4.2.2 Familie Syrphidae

Ungefähr 6.000 Arten in 180 Gattungen sind zu der Familie der Syrphidae zusammengefasst. Diese 4 mm bis 25 mm großen, meist schwarz/gelb gezeichneten Fliegen, kommen auf der ganzen Welt, außer der Antarktis und anderen sehr kalten Gebieten vor. Die Flügel der Adulten sind sehr charakteristisch, mit Variationen in kleinen Details. Die Costa endet am Apex von Radius4+5, die Media ist meist so stark gebogen, dass sie in R4+5 endet und nicht den Flügelrand berührt. Viele Arten betreiben Mimikri von Hymenoptera.

Die Syrphidae sind sehr gute Flieger und können bewegungslos in der Luft stehen bleiben. Sie sind sehr aktiv und fliegen teilweise sehr lange Strecken. Da sich diese Familie von Pollen und Nektar ernährt spielen sie auch eine große Rolle in der Bestäubung von Pflanzen. Bei den Larven der Schwebfliegen gibt es große Unterschiede bei der Nahrung und im Habitat. Manche Arten leben ausschließlich in Ameisennestern, andere fressen Aphidoidea oder Homoptera, oder ernähren sich von jungen Thysanoptera, Coleoptera oder Lepidoptera. Man nimmt an, dass sie somit auch als Schädlingsbekämpfer dienen.

Fossil sind die Syrphidae seit dem frühen Tertiär, dem Eozän bekannt (VOCKEROTH & THOMPSON 1987).

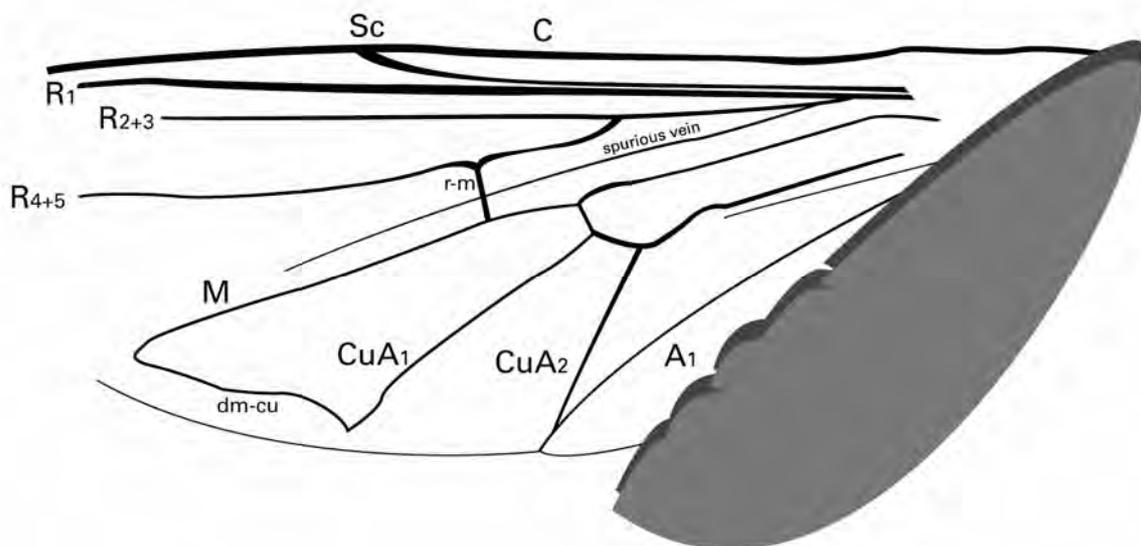


Abb. 23 - Syrphidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/21). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/21; A 20000 (Mehrfachfund, Tafel 8, Fig. 8)

Beschreibung – Das Fossil ist in dorsolateraler Aufsicht erhalten. Das Geschlecht lässt sich nicht bestimmen. Der Kopf weist sehr große, kugelige Augen auf. Rechts davon erkennt man die ausgestülpten Mundwerkzeuge. Der Thorax ist eher quadratisch und doppelt so lang wie der Kopf. Beine sind nicht erhalten. Die Vorderflügel liegen lateral leicht an und werden durch die Objektgröße begrenzt und somit teilweise abgeschnitten. Die Aderung ist auffällig, Media und Cubitus berühren nicht den Flügelrand, sondern sind stark gebogen – mit der Querader dm-cu. Die Querader r-m wird von einer weiteren Ader durchbrochen. Das Abdomen ist sehr schön erhalten, mit sechs sichtbaren Tergiten.

Diskussion – Die auffällige Flügeladerung, bei der die Media und der Cubitus den Flügelrand nicht berühren und somit einen aderlosen Randstreifen lassen, kommt nicht so häufig vor. Ausnahmen bilden noch unter anderem manchen Bombyliidae, Calliphoridae oder Oestridae. Diese charakteristische Aderung in Kombination mit dem Habitus (Augengröße, Abdomenform, genauere Betrachtung der Aderung) lässt aber eine Stellung zu der Familie der Syrphidae eindeutig zu.

6.13.4.3 Infraorder Muscomorpha – Schizophora – Acalypratae

Die Schizophora werden noch einmal in zwei weitere Gruppen eingeteilt: Die Acalypratae und die Calypratae. Die Calypratae zeichnen sich dadurch aus, dass sie die Halteren durch eine Calyptra bedeckt haben. Diese Calyptra besteht aus zwei posterioren Lappen des posterioren Flügelrands der Vorderflügel. Bei den Acalypraten liegen die Halteren frei (MCALPINE 1989).

6.13.4.3.1 Überfamilie Tephritoidea

Diese Überfamilie besteht aus neun Familien mit einer Unterbrechung oder Verdünnung des Humerus der Costa (MCALPINE 1989).

6.13.4.3.1.1 Familie Platystomatidae

Die Familie der Platystomatidae zählt um die 1.000 Arten in 50 Gattungen, mit der größten Verbreitung in Afrika, Asien und Australien. Die 3,25 mm bis 12 mm großen Fliegen haben meist eine helle oder metallische Färbung. Die eher langen und dünnen Flügel sind oft stark gemustert. Die Costa hat eine Unterbrechung am Humerus, aber nicht an der Subcosta. R1 ist dorsal mit kleinen Borsten besetzt (STEYSKAL 1987). Über die Lebensweise dieser Familie ist noch recht wenig bekannt. Viele sind in feuchteren, bewaldeten Gebieten zu finden. Vertreter Australiens findet man auch in den subtropischen

Regenwäldern, sowie auf den trockeneren Höhenlagen des Süd-Ostens. Die Larven treten in lebendem und totem Pflanzenmaterial auf (CSIRO 1970).

Fossil sind die Platystomatidae erst seit dem Pleistozän oder Holozän aus Tansania (Internationaler Katalog Fossiler Diptera: <http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/fossplatystom.html>, Stand 1. Mai 2008). Somit ist dieser Fund um ca. 12 Mio. Jahre älter, als die bis jetzt älteste beschriebene Platystomatidae.

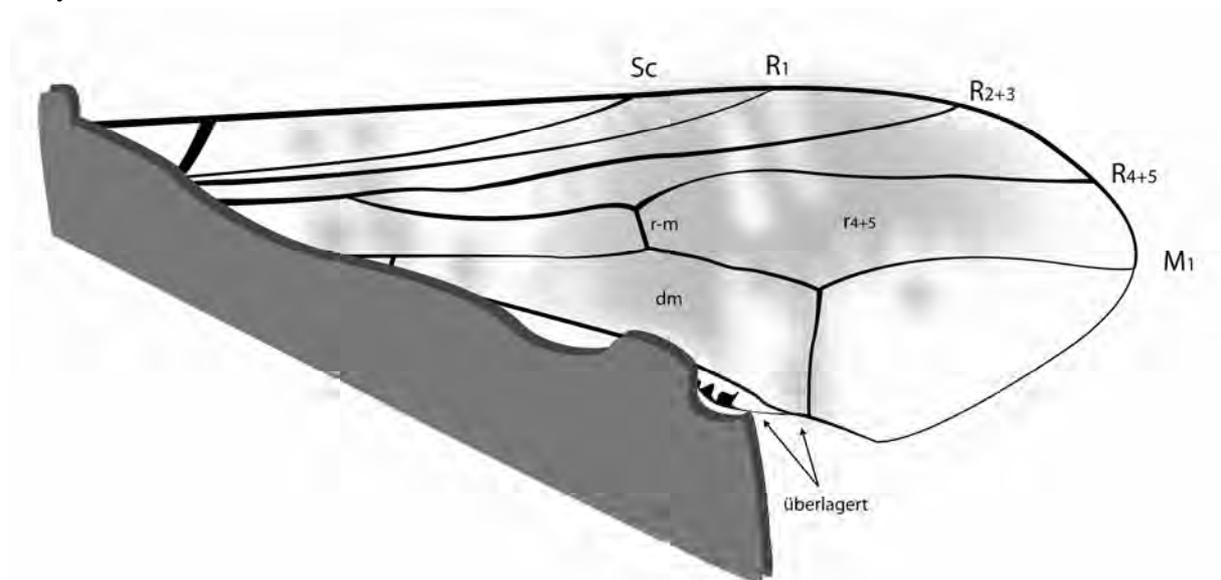


Abb. 24 - Platystomatidae gen. et sp. indet (SMNS 68000/17). Flügelzeichnung.

SMNS 68000/17; A 15002 (Einzelfund, Tafel 9, Fig. 1)

Beschreibung – Das Objekt ist in dorsaler Ansicht eingebettet und in sehr gutem Zustand mit Farberhaltung überliefert. Der Kopf ist ausgeprägt, Mundwerkzeuge sind zu sehen. Der Thorax ist lang und apikal verbreitert. Die Flügel weisen ein Farbmuster auf, Sc ist komplett und endet nach einer leichten Biegung in C, die Radia ist in R1, R2+3 und R4+5 gespalten, die Media in M1+2 und M3+4. An den Stellen, an denen die Media den Flügelrand berührt, sind kleine Einkerbungen im Flügel. Zwei Beine sind erhalten, weisen aber keine Besonderheiten auf. Das Abdomen ist schmaler als der Thorax und wirkt aufgedunsen. Die letzten zwei Segmente sind stark verkleinert.

Diskussion – Die Färbung der Flügel erinnert an die Familie der Platystomatidae. Dies wird durch verschiedene Merkmale des Habitus und der Flügeladern bestätigt.

6.13.4.4 Infraorder Stratiomyomorpha

Dies Stratiomyomorpha beinhalten zwei Familien, die die Sporen an den Tibia der Vorderbeine verloren haben. Des Weiteren ist eine Verkürzung der Costa kennzeichnend für diese Gruppe (WOODLEY 1989).

6.13.4.4.1 Familie Stratiomyidae

Etwa 2.000 Arten in 400 Gattungen sind rezent weltweit aus der Familie der Stratiomyidae bekannt. Diese 2 mm bis 18 mm großen Fliegen haben eine große Variation an Farben, können allerdings in der Regel durch die charakteristische Flügeladerung identifiziert werden. Die ledrigen Larven bestehen aus elf Segmenten, die durch Einlagerungen von Kalziumkarbonat verstärkt sind. Die Kopfkapsel hat eine charakteristische Form, da Maxille und Mandibel verschmolzen sind.

Die Stratiomyidae bewohnen Grassflächen, aber auch sumpfige Vegetation in der Nähe von Bächen oder Tümpeln und ernähren sich von Blüten. Die Larven leben aquatisch, aber es gibt auch Arten, deren Larven terrestrisch leben. Die aquatischen Arten ertragen teilweise hohen Temperaturen heißer Quellen oder hohen Salzgehalt. Die terrestrischen Arten leben in abgestorbenem pflanzlichen oder tierischen Material, Kot oder unter modrigem Holz (JAMES 1981).

Die frühesten fossilen Überlieferungen stammen aus der frühen Kreidezeit (JAMES 1981).

SMNS 68000/37; A 8382 (Mehrfachfund, Tafel 9, Fig. 2)

Beschreibung – Das Fossil ist in ventraler oder dorsaler Ansicht erhalten. Dies lässt sich schwer sagen, da lediglich die Larve erhalten ist. Von dieser Familie wurden keine adulten Tiere gefunden. Das Geschlecht lässt sich nicht ermitteln. Der Körper besteht aus elf Segmenten und ist recht lang. Die Kopfkapsel ist sehr ausgeprägt und verlängert. Maxillen und Mandibeln sind verschmolzen und gut erkennbar. Am letzten Abdominalsegment sind kleine Setae an der apikalen Spitze.

Diskussion – Der Habitus gleicht der einer Diptera-Larve, ohne Beine oder sonstiger Anhänge, aber mit gut sichtbarer Kopfkapsel. Die Einteilung in die Familie der Stratiomyidae ist recht einfach, da die Larven die einzigen sind, die so kennzeichnende Mundwerkzeuge besitzen, die bei einem flüchtigen Blick aus drei Röhren zu bestehen scheinen.

7. Ergebnisse

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden durch die Bestimmung von 2323 Objekten aus der ARMBRUSTER Sammlung und ausgewähltem Material (409 Fossilien) aus dem SMNS 53 Familien in 13 Ordnungen aus den miozänen Seeablagerungen des Randecker Maar nachgewiesen. Die Käfer (Coleoptera) sind mit den Familien Anthicidae, Buprestidae, Cantharidae, Carabidae, Coccinellidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Dryopidae, Dytiscidae, Hydrophilidae und Staphylinidae vertreten.

Hier sind vor allem die Chrysomelidae und die Staphylinidae sehr zahlreich vertreten. Unter den Zweiflüglern (Diptera) findet man die Familien Asilidae, Bibionidae, Bombyliidae, Cecidomyiidae, Chaoboridae, Chironomidae, Culicidae, Empididae, Mycetophilidae, Phoridae, Pipunculidae, Platystomatidae, Sciaridae, Stratiomyidae, Syrphidae und Tipulidae. Die meisten der im Larven- oder Puppenstadium erhaltenen Diptera stammt aus der Familie der Stratiomyidae und den Infraordnungen der niederen Diptera. Sehr häufig bei den Imagines sind die Sciaridae und Bibionidae vertreten. Viele Individuen aus dieser Ordnung sind sehr gut erhalten, konnten aber im Rahmen dieser Arbeit nicht näher bestimmt werden. Die Schnabelkerfe (Hemiptera) sind präsent mit den Familien Aphididae, Pemphigidae und Psyllidae in der Unterordnung Sternorrhyncha, mit Cercopidae, Cicadellidae und Cicadidae und Ricaniidae in der Unterordnung Auchenorrhyncha und mit den Familien Corixidae, Cydnidae, Lygaeidae, Notonectidae, Pentatomidae, Saldidae und Tingidae in der Unterordnung Heteroptera. Die zahlenmäßig häufigste Familie ist die der Corixidae, deren Nymphen eine beachtliche Summe ausmachen. Aber auch Vertreter der Aphidoidea sind nicht selten. Die Hautflügler (Hymenoptera) sind vertreten mit den Familien Apidae, Braconidae, Eucilidae, Formicidae, Ichneumonidae, Mymaridae und Vespidae. In dieser Ordnung sind vor allem die Formicidae am besten überliefert und übersteigen in ihrer Anzahl die der anderen Hymenopteren zusammen. Innerhalb der Netzflügler (Neuroptera) sind die Familien Osmyliidae und Mantispidae zu finden, innerhalb der Libellen (Odonata) die Libellulidae (Anisoptera), bei den Geradflüglern (Orthoptera) die Tettigoniidae und innerhalb der Tripsen (Thysanoptera) die Familien Phlaeothripidae und Tripidae. Die Köcherfliegen (Trichoptera), Termiten (Isoptera), Schmetterlinge (Lepidoptera), Kamelhalsfliegen (Rhapidioptera) und Staubläuse (Psocoptera) konnten nur auf dem Ordnungsniveau nachgewiesen werden. Ferner wurden in der ARMBRUSTER Sammlung noch vereinzelte Spinnen (Arachnida), Hundertfüßler (Chilopoda) und viele Pflanzenreste nachgewiesen, bei letzteren neben Blüten und Blattresten vor allem die Fruchtkörper der Salde (Ruppiaceae).

Von den 2.269 Objekten aus der Armbruster Sammlung konnten 217 Fossilien nicht auf Ordnungsniveau bestimmt werden, auf 78 der Gesteinsstücke war kein Fossil zu finden. Neben vielen vom Randecker Maar bereits bekannten Taxa, fanden sich in der Sammlung viele Neue, die auf eine reichhaltige Fauna des miozänen Maarsees schließen lassen. Bei intensiverer Untersuchung des Materials lässt sich bestimmt noch die ein oder andere Neuheit finden. Gerade die Ordnung der Diptera scheint vielversprechend.

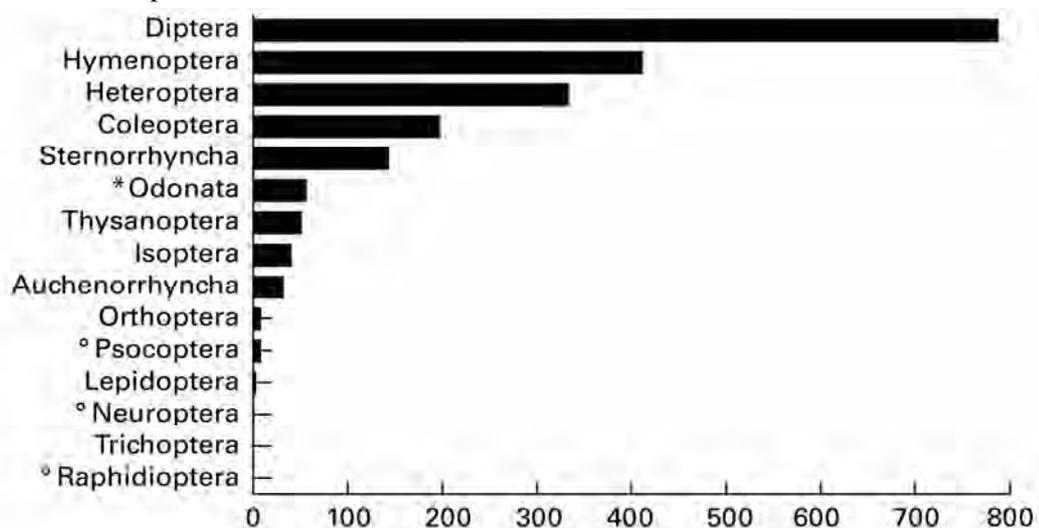


Abb. 25 - Absolute Häufigkeitsverteilung der Individuen der beschriebenen Ordnungen.

* = Nymphen aufgrund der Häufigkeit nicht quantitativ erfasst

° = Neu nachgewiesene Ordnungen

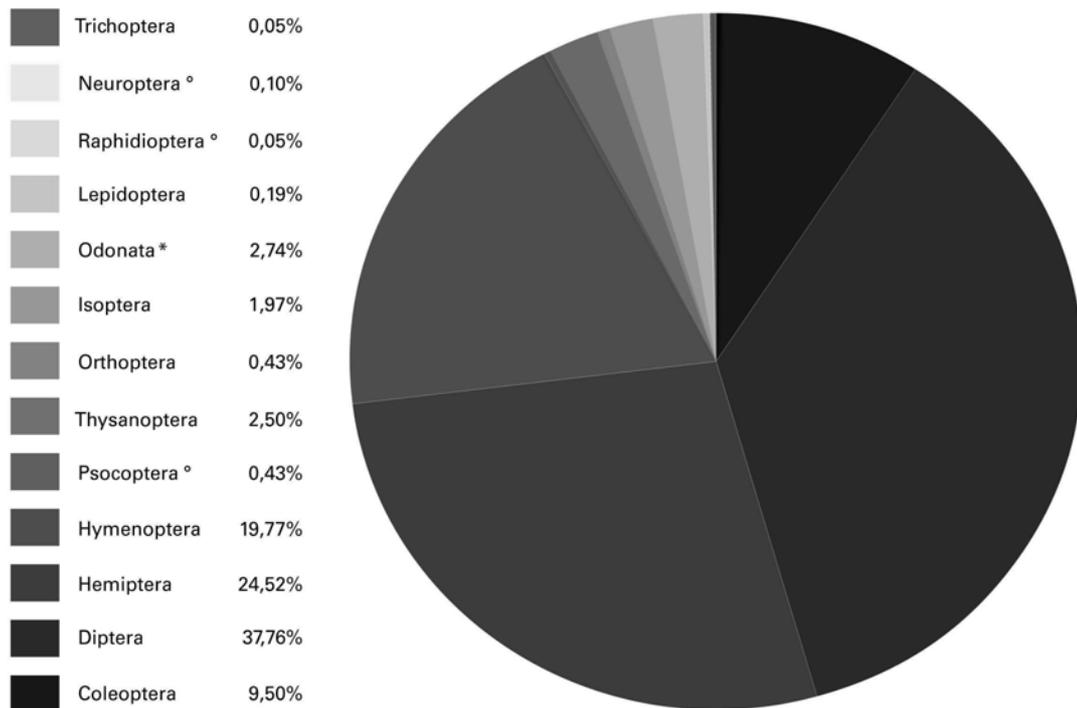


Abb. 26 - Prozentuale Verteilung der nachgewiesenen Ordnungen.

* = Nymphen aufgrund der Häufigkeit nicht quantitativ erfasst

° = Neu nachgewiesene Ordnungen

8. Taphonomie

8.1 Autochthonie und Allochthonie

Als autochthone Elemente werden hier die Wasser bewohnenden Insektentaxa bezeichnet, die direkt in dem See lebten. Alle Seezonen werden als eine autochthone Einheit angesehen, da keine Details über die Fundorte der Fossilien bekannt sind. Durch Zuflüsse eingetragene Taxa sind allochthon, sowie Taxa, die nur für eine kurze Zeit, z.B. auf der Durchreise, innerhalb des Sees auftreten, nicht als absolut autochthon gelten können.

Unter den autochthonen Elementen findet sich eine große Anzahl präimaginaler, aquatischer Insektenstadien. Unter den Dipteren findet man viele Nematocera-Larven und -Puppen, mit Vertretern aus den Familien der Chironomidae, der Culicidae und der Chaoboridae. Mit besonderer Häufigkeit sind auch die Larven der Stratiomyidae (Diptera) anzutreffen. Mit den zahlenmäßig stark vertretenen Odonata-Larven und den Nymphen der Corixidae stellen sie den präimaginalen Anteil der Insektentaphozönose dar. Vertreter adulter autochthoner Stadien findet man innerhalb der Heteroptera bei den Corixidae und den Notonectidae, ebenso innerhalb der Coleoptera bei den Dytiscidae und Hydrophilidae, deren rezente Arten vorzugsweise stehende Gewässer bewohnen.

Neben autochthon und allochthon gibt es die Klassifizierung parautochthon. Dies bezeichnet nicht rein autochthone, aber auch nicht rein allochthone Taxa. In dem Fall des Randecker Maar gehören hierzu die Ufer bewohnenden Arten, die nicht direkt im See gelebt haben, aber auf ihn in gewisser Weise angewiesen waren, die ohne eine Wasserquelle an diesem Ort nicht existieren konnten. Hierzu gehören die adulten Odonata und die Saldidae (Heteroptera). Manche rezente Vertreter der Anthicidae

(Coleoptera) werden mit Fluss- und Teichufern assoziiert, welche somit als parautochthon, aber auch als allochthon gelten könnten.

Die Insektentaxa, deren rezente Vertreter schnelle bis gemäßigte Fließgewässer bewohnen, wie die Trichoptera und die Dryopidae (Coleoptera), müssen als allochthone Elemente gelten, da sie mit großer Wahrscheinlichkeit nicht im Maarsee selbst gelebt haben, sondern vermutlich durch einen der Zuflüsse im dritten Seestadium eingespült wurden. Zudem gehören die übrigen Vertreter der gefundenen Insektenordnungen in diese Gruppe, da sie die Steilhänge oder Wälder der Hochfläche besiedelten. Flugfähige Taxa gelangten wohl entweder witterungsbedingt (LUTZ 1988) oder während der Wasseraufnahme (ANSORGE & KOHRING 1995) zu einem großen Teil direkt in den See. Viele der flugunfähigen oder bodenbewohnenden Arten wurden womöglich durch Regen eingeschwemmt oder durch Wind eingeweht.

8.2 Erhaltung

Der äußere Erhaltungszustand der Fossilien der ARMBRUSTER Sammlung schwankt sehr stark, ohne eine bestimmte Präferenz der einzelnen Ordnungen feststellen zu können. Neben Objekten mit sehr schlecht erhaltenen Thorax- und Abdominalbrückstücken, findet man einige bei denen morphologische Details in kleinstem Maßstab erhalten sind, wie Flügeladerung, Flügelbehaarung, Borsten auf dem Körper oder Fransen am Flügel. Die Individuen liegen jedoch meist mehr oder weniger kompaktiert vor. In den seltensten Fällen gibt es Strukturhaltung. Dies ist meist bei Käfern der Fall, deren stark sklerotisierten Elytren oft noch die aus Löchern oder Wellen bestehenden Muster plastisch aufweisen. In den seltensten Fällen ist durch mineralische Einlagerung das gesamte Tier dreidimensional erhalten (Coleoptera – Larve, SMNS 68000/39; A 9066). Durch diese Schwankung der Erhaltungszustände ist oft nur eine Bestimmung auf Ordnungs- bzw. Familienniveau eindeutig möglich.

Hinweise auf Verletzungen der Flügel oder des Körpers auf Grund von Insekten fressenden Prädatoren, wie Vögel oder Fledermäuse, waren nicht festzustellen.

Bei wenigen Fossilien sind Weichteilerhaltungen von Darm, Ovarien oder Haut überliefert, wie z.B. beim Objekt SMNS 68000/30 (A 7190), einer Corixidae (Heteroptera). Bei anderen sind sklerotisierte Organe wie zum Beispiel Stachel (SMNS 68005: Hymenoptera – Apidae) erhalten.

Bei ein paar Dutzend Tieren haben sich die ursprünglichen Strukturfarben, sowie teilweise auch die Pigmentfarben erhalten. Die Farbskala reicht von rot, über braun-gelb bis hin zu metallisch buntem Glanz. Die Pronota und Elytren von manchen Käfern glänzen oder weisen Muster auf, die Flügel tragen Bandenmuster oder der Thorax einiger weniger Dipteren ist gefärbt.

Zur Biostratonomie von Insektenleichen unternahm LUTZ (1988) einige Versuche, die zeigten, dass die individuelle Ernährung der Individuen, die Aktivität und die Wassertemperatur, sowie abiotische Faktoren wie Wind, Wellengang und Regen, das Sinken des Tieres und somit die Fossilisation beeinflussen. Leichte und filigrane Tiere, wie manche Dipteren, schwimmen länger an der Oberfläche bevor sie die Oberflächenspannung durchbrechen und sinken. Hier ist die Chance sehr groß, dass sie durch Oberflächentransport aus dem Sedimentationsraum entfernt werden. Neben der Chance auf Fossilisation ist die Schwimmphase ebenfalls entscheidend für den postmortalen Zerfall (LUTZ 1988). Zuerst schwimmt das Tier aktiv bis zum Tod an der Oberfläche. Danach nimmt es eine bestimmte Todeshaltung ein, die unter anderem auch mit der Temperatur zu tun hat, und wird von der Oberflächenspannung getragen. Mit beginnender Fäulnis kommt es zu einer Streckung der Extremitäten und mit fortschreitender Zersetzung zu einem Aufblähen und Verlängern des Abdomens. Währenddessen zerfallen allmählich die Gliedmaßen und fallen nach und nach ab. Im Folgenden löst sich der Kopf und das Abdomen vom Thorax. In jedem dieser Zerfallsstadien kann das Individuum zu

Boden sinken und von Sediment bedeckt werden, wobei der entsprechende Erhaltungszustand bewahrt wird. Eine vollständige Erhaltung ist nach LUTZ (1988) nur möglich, wenn das lebende oder gerade gestorbene Tier die Oberflächenspannung schnell überwindet (z.B. durch Regen) und rasch in eine Tiefe absinkt, in der sich auf Grund von Druckverhältnissen keine Fäulnisgase bilden können, die das Tier wieder nach oben treiben.

Im Fall des Randecker Maars scheinen viele Tiere für längere Zeit an der Oberfläche geschwommen zu sein, da sich teilweise die Beine abgelöst und die Abdomen aufgeblasen haben. Auch KOTTHOFF (2005) beschreibt die Vergrößerung der Abdomen bei Hymenoptera. Er schließt daraus, dass sie sich in der Schwimmphase mit Wasser voll gesogen haben und aufquollen. Alle Erhaltungszustände sind jedoch in dieser Arbeit präsent.

Das häufige Massenaufreten von präimaginalen sowie adulten Insekten in bestimmten Lagen führt BLEICH (1988) auf Massensterben zurück. Der Abbau pflanzlichen Detritusses verbrauchte so viel Sauerstoff, dass Mikroorganismen zur Bedarfsdeckung Nitrite, Eisenoxide und Kohlendioxide heranzogen. Diese wandelten sie in Stickstoffgase und Methan um und machten das Maar somit zu einer Gaslagerstätte. Durch periodische Erschütterungen und dem damit verbundenen Aufsteigen der Gase kam es somit zu einer Vergiftungskatastrophe. Für die zeitliche Abfolge sprechen auch die erhaltenen Larven- und Puppenstadien der Insekten, sowie die beflügelten Schwarm- und Hochzeitsindividuen (BLEICH 1988). Andere Hypothesen für diese Art von Massensterben liefert BÖTTCHER in SCHWEIGERT (1998), in der er den Austritt vulkanischer Emissionen oder jahreszeitliche Algenblüte für die periodisch lebensfeindlichen Bedingungen verantwortlich macht. Auch bei manchen Fundstücken aus der ARMBRUSTER Sammlung trifft man auf eine große Ansammlung von Fossilien auf kleinstem Raum.

9. Vergleich der Häufigkeit von Räuber und Beuteorganismen

Ein Vergleich der Räuber und Beuteorganismen gestaltet sich schwierig, da die Fossilien lediglich auf Ordnungs- bzw. Familienniveau bestimmt wurden. Selbst innerhalb einzelner Familien gibt es starke Schwankungen bezüglich des Nahrungsspektrums, von rein phytophag über räuberischen Nahrungserwerb bis hin zu einer parasitoiden Lebensweise. Oft ernähren sich die präimaginalen Stadien weitaus anders als die adulten Tiere und sind im Gegensatz zum Imago oft räuberisch. Eine weitere Schwierigkeit ist die dünne Linie zwischen Räuber und Beutetier. Genau genommen können alle am miozänen Randecker Maar vorkommenden Räuber auch als Beutetier angesehen werden. So zum Beispiel jagen Odonata eigentlich alles was in ihrer unmittelbaren Umgebung aufhält und sie fassen können. Jedoch ist bei manchen Odonata-Arten Kannibalismus auch Teil des Nahrungserwerbes.

Das einzige Unterscheidungsmerkmal ist die komplexe artspezifische Nahrungs- und Beutepräferenz. Diese ist allerdings durch die Identifizierung auf dem Level der Familie nicht hinreichend gegeben. Deswegen wurden alle Räuber auch als potentielle Beuteorganismen gewertet, auch wenn nur manche Vertreter der Familie tatsächlich räuberisch leben, oder bestimmte Vertreter eher selten als potentielles Beutetier ausgewählt werden. Die Daten stützen sich auf eine Analyse des Nahrungserwerbes der nachgewiesenen Familien; sie sind somit nur begrenzt aussagekräftig, zeigen aber eine gewisse Tendenz. Ein Räuber-Beute-Schema findet sich in der Tabelle im Anhang. Nicht alle aufgeführten Räuber- und Beutetaxa der jeweiligen Familie sind gleich häufig oder zeigen die präferierten Konstellationen, sondern stellen einen breiten Überblick über rezenten Beziehungen dar.

Die autochthone Häufigkeit von Räubern zu potentiellen Beutetieren beträgt 35% zu 65%, unter der Voraussetzung der interfamiliären Beutesuche. Dies ist jedoch gerade bei den Heteroptera recht selten.

In der Betrachtung der gesamten Taphozönose ist die Häufigkeit mit 32% zu 68% zu Gunsten der Beuteorganismen annähernd gleich und entspricht erwarteten Werten (BECHLY, pers. Mitteilung 2008).

10. Palökologische und Paläoklimatische Interpretation

Die Ablagerungen des Randecker Maars zeichnen sich durch eine reichhaltig überlieferte Tier- und Pflanzenwelt aus. Neben den fossilen Insekten dominieren auch Pflanzenreste. Wirbeltierfunde sind sehr viel seltener, aber von sehr guter Qualität. Die Überlieferung einer so individuenreichen Taphozönose lässt auf wenige bis gar keine großen räuberischen Arten innerhalb des Gewässers schließen.

Die miozäne Ökologie des Maarsees (insbesondere Gewässer, Vegetation und Klima) wurde anhand der Insektentaphozönose rekonstruiert, anschließend mit anderen wissenschaftlichen Forschungen über die Flora und Fauna des Maars verglichen und in einen Gesamtkontext gestellt.

Nach LÖFFLER & WESTPHAL (1982) lässt sich die Topographie des Kratersees und dessen Umgebung im zweiten Seestadium in fünf Zonen einteilen.

- *Tiefer See mit euxinischem, erdalkalisalinem Milieu*
- *Süßwasserzuflüsse zum Maarsee*
- *Ufersaum*
- *Kraterhang*
- *Malmkalk-Hochfläche*

10.1. Tiefer See mit euxinisch, erdalkalisalinem Milieu

Die autochthonen Elemente dieses Bereichs sind, wie in Kapitel 8.1 schon erwähnt, Odonata-Nymphen, vornehmlich aus der Familie der Libellulidae, Corixidae (Heteroptera), Notonectidae (Heteroptera), Stratiomyidae-Larven (Diptera), zahlreiche Larven und Puppen von Nematocera (Diptera), sowie Dytiscidae und Hydrophilidae (beides Coleoptera). Das massenhafte Auftreten von Libellulidae und Stratiomyidae lässt eine sehr genaue Charakterisierung zumindest der Uferbereiche zu. Wie in der Einleitung zur Maarseeentwicklung schon erwähnt wurde, ergibt sich aus der Geologie des fossilen Sees, dass die Salinität verhältnismäßig hoch gewesen sein und ein euxinisches Milieu aufgewiesen haben muss, weshalb Bodenwühler fehlten. Die Nymphen rezenter Vertreter der Familie Libellulidae sind vorwiegend thermophile Stillwasserbewohner, die die Lichtdurchfluteten, sommerwarmen Bereiche der warmen Flachwasserzone besiedeln. Die starke Aggregation, die man auf manchen Gesteinsplatten aus dem Gebiet kennt, erinnert an die rezente Art *Libellula depressa*, Linnè 1758, die sich in großer Anzahl unter Wasser versammeln und sich auf weichem, allochthonem organischen Material aufhalten. Auch andere Arten dieser Familie bevorzugen diese Art von Substrat. Auf Grund dessen standen vermutlich größere Pflanzen in unmittelbarer Nähe des Sees, so dass die abfallenden Blätter in das Wasser fielen und eine dickere Schicht aus organischem Material bildeten. Da sich Libellulidae nur in recht flachen, lediglich einige Zenti- bis Dezimeter tiefem Gewässer aufhalten, spricht das für ein flaches Litoral, welches im aktualistischem Habitatvergleich wahrscheinlich eine üppige Vegetation aus Wasserpflanzen jeglicher Art besaß. Der Zustand des Sees war aufgrund der Habitatpräferenz dieser Odonata-Familie mesotroph bis eutroph mit einem geringen Sauerstoffgehalt. Viele heute lebende

Arten vertragen hohe Salinitäten (STERNBERG & BUCHWALD 2000). Die ebenfalls auffallend hohe Zahl an fossilen Stratiomyidae-Larven bestätigt diese Hypothese, da die aquatischen Vertreter besonders Stehgewässer mit einem flachen Litoral bevorzugen, in dem sie sich vor allem von verfaulender Vegetation und Algen ernähren (PETERSON 1960). Die präadulten Stadien der niederen Diptera sprechen ebenfalls für einen eutrophen See, in dem Larven der Chironomidae (Diptera) die anaerobe Faulschlammschicht besiedeln. Auch die Larven der Culicidae und Chaoboridae (beides Diptera) bevorzugen flaches, warmes Stehgewässer in denen sie sich von anderen Insektenlarven oder kleinen Crustaceae ernähren (Peterson 1960). Die Vielzahl der präsenten Diptera-Familien mit ausgeprägtem Atemrohr lässt vermuten, dass der See variierende oder schlechte Sauerstoffverhältnisse besaß (ANSORGTE & KOHRING 1995). Die rezenten Vertreter der Hydrophilidae bevorzugen ebenfalls die litoralen Bereiche von ruhigen Gewässern mit einer stark ausgeprägten Ufervegetation, in denen sie sich verstecken und jagen können (PETERSON 1960). Sie vertragen, genau wie die Corixidae und Notonectidae, das saline Milieu recht gut.

Diese neuen Erkenntnisse fügen sich sehr gut mit Literaturdaten zusammen. Die Freiwasserzone war wohl so gut wie unbewohnt. Das brackische Milieu bot keine gute Umgebung für Wirbeltiere, wie z.B. Fische. Diese sind erst im dritten Süßwasserstadium mit der Gattung *Prolebias* nachweisbar (SCHWEIGERT 1998). Vertebratenfunde aus dem Dysodil sind entweder eingeschwemmt oder stammen aus dem dritten Seestadium. Lediglich Diatomeen waren wohl ständige Wasserbewohner und sind teilweise gesteinsbildend. Ebenso sind Ostracoda (Crustacea) omnipräsent in den Gesteinen (SCHWEIGERT, pers. Mitteilung 2008), überdies Wasserschnecken, wie die Gattung *Hydrobia*, deren rezente Vertreter leicht salzige Gewässer bevorzugen. Zum Pflanzenbestand des Sees gehörten neben verschiedenen Algen aus den Familien der Characeae (RÜFFLE 1963) und der Chrysophyceae (SCHWEIGERT 1998) auch unter anderem das Litoral bewachsende Familien wie Alismataceae, Hydrocharitaceae, Ruppiaceae (GREGOR 1986) und Nymphaeaceae (KOTTIK 2002), die eine dichte Ufervegetation bildeten. Die nachgewiesene *Ruppia* aus der Familie der Ruppiaceae ist ebenfalls mit salzigen Gewässern assoziiert.

Hieraus ergibt sich das Bild eines wahrscheinlich dunkel gefärbten, eutrophen, salinen Kratersees mit warmen Flachwasserzonen, die mit zahlreichen Wasserpflanzen bewachsen sind. Das Litoral ist sehr artenreich im Gegensatz zu der wahrscheinlich eher individuenarmen, tiefen Seemitte.

Im dritten Seestadium sind viele Wirbeltierfunde überliefert. Neben Schildkröten haben im Miozän auch Krokodile den Randecker Maarsee bewohnt (SEEHUBER 1994).

10.2. Süßwasserzuflüsse zum Maarsee

Verschiedene Funde lassen sich dem Maarsee nicht direkt zuordnen, sind aber auf jeden Fall semi-aquatisch bis aquatisch. Hierunter fallen Individuen von Trichoptera, Osmylidae (Neuroptera) und Dryopidae (Coleoptera).

Da Vertreter der Ordnung Trichoptera vorwiegend mit Fließgewässern in Verbindung gebracht werden die Süßwasser führen, ist anzunehmen, dass es sich hierbei um ein allochthones Element handelt. Dafür spricht auch die relative Seltenheit dieser Ordnung in den Sedimenten des Randecker Maars. Zwar wäre es nach SCHWEIGERT (1998) auch möglich, dass sie aufgrund ihrer Größe schlecht oder langsam sanken oder von Räubern gefressen wurden während sie an der Oberfläche trieben, und sie somit zu den autochthonen Elementen des Sees zu zählen wären. Dagegen spricht aber das Fehlen von räuberischen Wirbeltieren im zweiten Seestadium im See selbst und das Fehlen von Köchern, die demnach neben Odonata-Nymphen und Stratiomyidae-Larven sehr gut erhalten geblieben sein müssten. Dies spricht eher für eine Eintragung der Organismen in den See z.B. durch Wind oder durch kleine Zuflüsse. Für diese Theorie spricht auch das Vorhandensein einer einzigen

Osmylidae. Diese Tiere treten rezent vorwiegend in größeren Gruppen in der Nähe von Fließgewässern auf (ASPÖCK et al. 1980). Die Larven leben semiaquatisch an den Uferzonen von Bächen und ernähren sich räuberisch von Wasserinsekten, z.B. Chironomidae-Larven (Diptera). Auch waldbewohnende Arten sind bekannt. Falls das gefundene Fossil eine solche wäre, wäre ein Einzelfund unwahrscheinlich, da die Osmylidae in hohen Populationsdichten auftreten. Der Fund von Coleoptera-Vertretern der Familie Dryopidae weist auf langsam fließendes Süßwasser hin, in Form eines Baches zum Beispiel. Da sie kein Salzwasser bewohnen, ist dieses Tier auf keinem Fall mit dem miozänen Maar zuschreibbar, sondern spricht für eine Eintragung durch einen Süßwasserzufluss, eine Einwehung oder das Verschleppen durch mobile Tiere, wie Vögel. Da ansonsten klassische Fließgewässer-Vertreter wie Plecoptera oder Ephemeroptera komplett fehlen, die auch in Seen mit Durchflüssen vorkommen, aber sauberes und unverschmutztes Wasser benötigen (CSIRO 1970), kann ein Süßwasserzufluss rein anhand der Insektentaphozönose nicht angenommen werden.

Betrachtet man jedoch weitere Tier- und Pflanzentaxa, scheint ein Süßwasserzufluss doch wahrscheinlich. Neben einigen Süßwasserschnecken (KOTTIK 2002) stammt auch der vermehrte Fund von *Palaeobatrachus hauffianus* aus der Ordnung der Anura (Amphibia) aus dem Sediment des zweiten, euxinischen Seestadiums (SEEHUBER 1994). Diese aquatischen Vertreter der ausgestorbenen Familie der Palaeobatrachidae waren wohl Lauerjäger im Süßwasser im Bereich der Zuflüsse, da sie das euxinische Milieu nicht überlebt hätten. Auch unter den Pflanzen finden sich Gattungen die rezent hauptsächlich feuchte Standorte neben Flüssen und kleinen Bächen besiedeln, wie *Alnus*, *Ulmus*, *Engelhardia*, *Pterocarya*, *Liquidambar* und *Distylium* (KOTTIK 2002). Da von diesen Vertretern nur Pollen und Früchte gefunden wurden, die leicht im Wasser oder durch Wind transportiert und weggetragen werden können, kann nach KOTTIK (2002) angenommen werden, dass der See einen Zufluss hatte. Die bloßen Insektenfunde geben keinen Hinweis darauf.

10.3. Ufersaum

Der Ufersaum war auf Grund der steilen Kraterwände wahrscheinlich recht schmal. Die aufgrund der Larven erwartete große Anzahl an adulten, niederen Diptera bleibt jedoch aus. Lediglich hin und wieder finden sich einzelne in den Gesteinen. Somit wanderten diese entweder auf die Malmhochfläche um dort Wirbeltierblut zu suchen, wurden von Vögeln oder Amphibien in großer Anzahl gefressen oder sind nicht fossil erhalten. Die Vegetation am Ufer war wahrscheinlich nicht sehr dicht, da Vertreter der Uferwanzen (Heteroptera - Saldidae) und Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) etwas offenere Uferflächen bevorzugen (Miller 1971). Die von SCHAWALLER (1986) in die *Bembidion/Tachys*-Verwandschaft gestellten Carabidae bevorzugen neben etwas freieren Uferflächen, auf denen sie Schnecken, Insekten oder Aas suchen, auch waldnahe Uferbereiche, was auf einen starken Baumbewuchs in der Nähe des Ufersaumes schließen lässt. Somit müssen neben verschiedenen Insekten auch Landschnecken und andere Arthropoden im Ufersaum gelebt haben. Rezente Vertreter des beschriebenen Tieres aus der Familie der Staphylinidae bewohnen ufernahe Gänge und Höhlen und ernähren sich von Algen. Die Algen des Maarsees müssen somit bis an den Gewässerrand vorgedrungen sein. Adulte Odonata sind sehr selten in den Maarsedimenten. Speziell Tiere aus der Familie der Libellulidae sind erhalten. Heute lebende Libellulidae bleiben überwiegend in der näheren Umgebung zu Stehgewässern, wo sie auf exponierten Ästen, Halmen oder Schilfrohr der Ufervegetation rasten, bevor sie wieder patrouillen und nach potentieller Beute Ausschau halten (STERNBERG & BUCHWALD 2000). Die Ufervegetation muss also neben kleineren Pflanzen auch aus hohen Gräsern oder Schilfrohr bestanden haben.

Mit Blick auf die nachgewiesenen Pflanzentaxa bestätigt sich diese Vermutung. Vor allem halophile Pflanzen, die mit dem hohen Salzgehalt des miozänen Sees zurechtkamen, siedelten sich hier an.

Neben Samen von Chenopodiaceae und Caryophyllaceae wuchsen an der offenen, dünnen Uferzone Poaceae, *Ephedra* und *Selaginella* (KOTTIK 2002). Funde der Gattung *Phragmites* belegen eine von Odonata genutzte Schilfzone. Neben Insekten bewohnten auch Spinnen diese Zone des Maarses. Diese aus der Familie Lycosidae und Salticidae stammenden Vertreter waren vor allem herumstreifende Jäger, die keine Netze bauten (SCHAWALLER & ONO 1979).

10.4. Kraterhang

In der Vegetation der Kraterhänge haben wahrscheinlich, neben den Wasserbewohnern, die meisten der erhaltenen Insekten gelebt und wurden nach ihrem Tod in den See eingeweht oder eingespült.

Aus der Ordnung der Diptera finden sich viele Vertreter aus den Familien Sciaridae, Mycetophilidae und Bibionidae. Alle rezenten Arten dieser Familien bevorzugten bewaldete Habitate, die Sciaridae vor allem schattiges, feuchtes Unterholz mit dichtem Bewuchs. Die Imago rezenter Mycetophilidae bevorzugten ebenfalls humide Plätze in der Nähe von Bächen oder Gewässern, wo sie sich in Bodennähe aufhalten. Das häufige fossile Auftreten spricht zum einen für die Nähe des Habitates der Familien zum See und zum anderen für einen dichten Hangwald mit hohem Laub und Humusanteil auf dem Boden, den die Larven der Bibionidae bewohnten. Für eine dichte Vegetation im Unterholz spricht auch das Auftreten der Familie Phoridae (Diptera), deren rezente Arten feucht-kalte, klamme Verstecke in bodennaher Vegetation aufsuchen. Die Habitatpräferenz der heute lebenden Verwandten der Tipulidae (Diptera), Platystomatidae (Diptera) und Empididae (Diptera) waren ebenfalls bevorzugt feuchte, gewässernahe Wälder. Vertreter der Pipunculidae (Diptera) bewohnen Wälder, aber bevorzugt Waldränder, was auch zur Annahme einer relativ kurzen Entfernung zwischen Waldrand und Ufersaum passt. In verrottendem Holz entwurzelter Bäume, die den Kraterhang hinunterrutschten, lebten Milichiidae (Diptera). Die Phylloxeridae aus der Ordnung Sternnorhyncha (Hemiptera) leben heute auf hölzernen, sommergrünen Bäumen und Sträuchern, deren Schwesterfamilie, die Aphididae auf hölzernen und krautigen Pflanzen. Die Cynipidae (Hymenoptera) leben als Gallbildner meist auf Eichen, was für ein Vorhandensein dieser Bäume an den Hängen des miozänen Sees spricht. Viele weitere Familien und Ordnungen belegen den hier skizzierten Waldtyp, wie die Raphidioptera und Isoptera.

Andere Familien scheinen jedoch nicht in dieses Bild eines schattigen, feuchteren Waldes zu passen. Die Adulten von Asilidae (Diptera) und Bombyliidae (Diptera) bevorzugten eher sonnige Plätze, offene, lichtdurchströmte Wälder und aride Klimate. Diesen Habitattyp präferieren auch die Cicadidae (Hemiptera - Auchenorrhyncha) und die Apidae (Hymenoptera), sowie die Lepidopterafamilie Zyganidae. Auch die Mantispidae sind rezent in trocken-warmen Lebensräumen zu finden.

Diese zwei unterschiedlichen Typen lassen sich mit der Topographie des Maarsees erklären. Die nach Süden hin ausgerichteten Hänge waren fast den ganzen Tag der Sonne exponiert. Durch die erhöhte Sonneneinstrahlung kam es zu einer offeneren Vegetation mit einem ariden Mikroklima und trockeneren Böden (KOTTIK 2002). Die Südhänge waren nach Norden hin orientiert und wurden höchstens in den frühen Morgen- oder späten Abendstunden beschienen. So konnte sich im Süden des Sees ein dichter sommergrüner Wald mit feuchtem, dichtem Unterholz entwickeln, der, im Gegensatz zu dem gegenüberliegenden Hang, eine etwas andere Fauna beherbergte. Ebenfalls könnten auch größere Weisjura-Felsköpfe aus der Kraterwand herausgestanden haben, die hoch über dem Maarsee ebenfalls ein anderes, sonnenbeschieneneres Klima aufwiesen. Auf solchen Köpfen finden sich rezent unter anderem Zyganidae (Lepidoptera).

Vergleicht man dieses nun mit paläobotanischen Forschungen am Randecker Maar sieht man einige Parallelen, aber auch neue Erkenntnisse. Die Vegetation des miozänen Maarsees war sehr reichhaltig. KOTTIK (2002) beschreibt einen dichten Wald mit vorwiegend sommergrünen, aber auch

immergrünen Elementen am Südrand, wie *Carya*, *Tilia*, *Craigia*, *Carpinus*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus*, *Trigonobalanopsis*, sowie Ulmaceae und Sapocaeae. Diese sind durch viele Pollen und Blattreste erhalten, die manchmal sogar gesteinsbildend sind. Dominiert haben wohl *Berchemia*, *Juglans* und einige Vertreter der Ulmaceae. Das Unterholz bestand aus *Ilex*, Rutaceae, Araliaceae und Styraceae. Auch Lianen wurden anhand von Pollenuntersuchungen nachgewiesen. Die nach Süden ausgerichteten Nordhänge wurden überwiegend von *Pinus* besiedelt, die ufernahe Strauchschicht von *Parrotia*, *Myrica* und *Zanthoxylum* (KOTTIK 2002). Dies spiegelt, abgesehen von den immergrünen Elementen, das wieder, was die Insektentaphozönose aussagt.

Die Wälder des Kraterrandes boten vielen Tieren einen Lebensraum. Neben den zahlenmäßig am häufigsten auftretenden Insekten bewohnten auch Spinnen, Reptilien, Vögel und Säugetiere dieses Biotop. Neben Eidechsen, Blindschleichen, Chamäleons und Landschildkröten (BÖTTCHER 1998) fand man viele Kleinsäuger wie Gleithörnchen, Eichhörnchen, Stachelbilche, Bilche, Blindmäuse, Hamster, Pfeifhasen, Bulldogfledermäuse und Igel (HEIZMANN 1998). Im dritten Seestadium kamen auch Großsäuger wie Zitzenelefanten, Giraffenartige, Hirschartige und Urpferde zum See um zu trinken (HEIZMANN 1998).

10.5. Malmkalk-Hochfläche

Über diesen Bereich lässt sich anhand der fossilen Insekten nichts aussagen. Man könnte nur vermuten, dass die eher thermophilen Arten, die direkte Sonneneinstrahlung und offene Flächen wie Wiesen oder Grasland bevorzugen, auf dieser Hochfläche gelebt haben könnten. Zu diesen Vertretern zählen die Bombyliidae (Diptera), Asilidae (Diptera), Cicadidae (Hemiptera - Sternorrhyncha), Zyganidae (Lepidoptera) und Tettigoniidae (Orthoptera). Somit ergibt sich für Malmkalk-Hochfläche eine Landschaft mit offenen, weiten Flächen, ähnlich der der Heidelandschaften, oder ein sehr lichter Wald. Da aber eindeutige Schlüsselorganismen fehlen und das Gebiet für eine hohe Eintragung von Insekten auch zu weit vom See entfernt liegt, lässt sich nur anhand der Insektentaphozönose keine ökologische Charakterisierung dieses Habitats machen.

LÖFFLER & WESTPHAL (1982) nahmen aufgrund von Pferdefunden an, dass die Hochfläche verkarstet und savannenartig war. SEEHUBER (1994) widersprach ihnen aber in so fern, dass das fossile Uhpferd der Gattung *Anchitherium* auch in lichten Wäldern vorkommen kann. Pollenfunde (KOTTIK 2002) sprechen ebenfalls für eine dünn bewaltete Hochfläche, mit Meerträubel (*Ephedra*), Götterbäumen (*Ailanthus*) und Kiefern (*Pinus*). Auch waren eventuell einige Palmen am Kraterrand vertreten (KOTTIK 2002).

10.6 Paläoklima

Der miozäne Randecker Maarsee stellt durch seine Topographie einen speziellen Standort dar. Zahlreiche Mikroklimata sind durch die unterschiedlichen Vegetationen, der Ausrichtungen der einzelnen Hänge, der großen Wasseroberfläche und den „Tal-Charakter“ vorhanden. Somit konnten Tiere unterschiedlicher Kleinklima-Präferenz den See und dessen Umgebung besiedeln. Das macht eine Klimarekonstruktion des gesamten Gebiets schwierig. Durch die Verdunstung des Wassers war die Luftfeuchtigkeit an den Hängen wahrscheinlich recht hoch, auf der verkarsteten Malmkalk-Hochfläche auf Grund des Kalkgesteins wohl eher trocken (KOTTIK 2002). Betrachtet man jedoch die Vertreter der Insektentaphozönose als Ganzes, dann erkennt man, dass es in Zeiten der fossilen Seeablagerungen wärmer war als heute.

Als wichtigster Klimaindikator dient bei den Insekten die Ordnung der Isoptera. Diese kommen rezent, abgesehen von den ver- und eingeschleppten Arten, nur etwa bis zum vierzigsten nördlichen Breitengrad vor, sowie in den warmen bis tropischen Regionen der Erde, wie z.B. Australien, Afrika

und Amerika mit einem gewissen Hang zur Humidität. Da es sich am Anfang des Miozäns eher nicht um eine eingeschleppte Art handelt, kann davon ausgegangen werden, dass die Temperaturen vor etwa 17 Mio. Jahren im Jahresdurchschnitt um ein paar Grad höher waren als heute. Auch die Mantispidae kommen vorwiegend in wärmeren Regionen vor - in Europa vornehmlich im Mittelmeerraum. Die wenigen in Mitteleuropa vorkommenden Arten leben in klimatisch Begünstigten Habitaten (ASPÖCK 1980). Des Weiteren treten heute lebende Vertreter der in der Sammlung enthaltenen Gattung *Plecia*, aus der Familie der Bibionidae (Diptera), nur in den Subtropen auf (MOE & SMITH 2005). Die Buprestidae (Coleoptera) und Syrphidae (Diptera) kommen zwar auch in Mitteleuropa vor, haben ihre höchste Diversität jedoch, wie viele andere nachgewiesenen Familien auch, in den winter- und immerfeuchten Subtropen. Das Fehlen von Symphyta (Hymenoptera), die rezent in den nördlicheren, gemäßigteren Klimaten vorkommen, kann indirekt ebenfalls als Beweis für ein wärmeres Klima gelten.

Funde von der Notonectidae-Gattung *Anisopinae* (Hemiptera – Heteroptera) belegen ein eher subtropisches, denn tropisches Klima (BROOKS 1951) und weisen mit den Chironomidae (Diptera) auf temperiertes bis warmes Wasser hin.

Entgegen dieser Klimaeinschätzung steht augenscheinlich der Fund einer Raphidioptera, deren rezente Arten zum Überleben kalte, frostige Winter brauchen und nicht in humiden, tropischen Lebensräumen vorkommen. Doch fossile Bernsteinfunde in Burmesischem Bernstein zeigen, dass sie auch in den tropischsten der Bernstein produzierenden Wäldern auftraten. Auch in den Unterkreide Plattenkalken der Crato Formation in Brasilien kommen fossile Raphidioptera häufig vor. Das damalige Klima war zwar trocken aber auch heiß. Diese subtropischen bis tropischen Arten lebten bis ins frühe Tertiär hinein (GRIMALDI & ENGEL 2005). Auch in der Sammlung des SMNS wurde eine, noch unbeschriebene sehr ähnliche Art im Libanon Bernstein (Unterkreide) gefunden (BECHLY, pers. Mitteilung 2008). Insofern sprechen die Raphidioptera nicht gegen ein wärmeres Klima.

Da keine der nachgewiesenen Familien Indikator für ein arides bis semiarides Klima ist, und die vorherigen Schlussfolgerungen zur Vegetation dies auch nicht zulassen, ergibt sich anhand der Insektenfunde ein semihumides, subtropisches Klima ähnlich dem heutigen Kaukasus, Florida oder Süd-Ost-Asien. Damit liegen die Funde und deren Interpretation im Einklang mit Autoren wie GREGOR (1986 – warmgemäßigt bis subtropisch), KRAUTTER & SCHWEIGERT (1991 – humid bis semihumid und subtropisch), KOTTIK (2002 – humides, subtropisches Cfa-Klima) und im Widerspruch zu BLEICH (1988 – mediterran und kontinental). Nach GREGOR (1986) lagen die Jahresdurchschnittstemperatur des Randecker Maars im Miozän bei 15°C und die jährliche Niederschlagsmenge bei ca. 1.500mm.

Nicht alle der nachgewiesenen Insektenfamilien eignen sich zur Klimarekonstruktion. Viele kommen je nach Gattung in den verschiedensten Habitaten und in den verschiedensten Klimazonen, manche aber auch überall, ohne spezifische Präferenz vor. Bei einer Identifikation auf Gattungs- oder besser noch Art-Niveau ist eine Klimarekonstruktion leichter als bei einer Bestimmung auf Familienlevel, da man bei letztem auf klare Schlüsselordnungen oder -familien angewiesen ist, die eine einheitlich stenöke Lebensweise besitzen. Miozäne Insekten eignen sich im Gegensatz zu fossilen Pflanzen relativ wenig zur Bestimmung genauer Temperaturbereiche, vielmehr eignen sie sich für Aussagen über die klimatische Gesamtsituation und über den jahreszeitlichen Temperaturverlauf (RUST 1999).

11. Aktualistischer Vergleich und Ausblick

Aufgrund des Erhaltungszustandes der Individuen und dessen mangelnde Möglichkeit der systematischen Einteilung auf Gattungsniveau ist ein aktualistischer Vergleich auf dem Niveau des Sees und seines Umfelds nicht möglich. Ferner ist die überlieferte limnische Taphozönose äußerst speziell in ihrer Überlieferung und lässt sich schlecht mit Sammlungen und statistischen Erhebungen rezenter Habitats vergleichen - gerade durch die hohe Anzahl von Odonata-Nymphen, Stratiomyidae-Larven und Corixidae-Nymphen.

Jedoch zeigt die Rekonstruktion von Gelände, Vegetation und Klima in etwa die Flora und Fauna eines oligo- bis eutrophen Sees in subtropischen Klimaten, wie etwa in Südost-Asien oder im Südosten der USA.

Um die miozäne Ökologie des Randecker Maars noch besser zu verstehen wäre eine genauere Bestimmung der einzelnen Individuen wünschenswert. Dazu gehört auch ein gezieltes Sammeln von Fossilien zur genauen Rekonstruktion der Süd- und Nordhänge, sowie der einzelnen Seezonen. Ferner wäre das Erstellen eines *Mutual Climate Range* (MCR) anhand der Insektenfunde, und somit eine recht genaue Klimarekonstruktion, erstrebenswert. Diese ließe sich ebenfalls auf andere, zeitlich verwandte Habitats anwenden und in einen gemeinsamen Konsens stellen.

12. Zusammenfassung / Summary

Das Randecker Maar ist Teil des miozänen Urach-Kirchheimer Vulkanfeldes am Nordrand der Schwäbischen Alb. Der miozäne See entstand vor rund 16 - 18 Mio. Jahren, als aufsteigende Magma mit dem Grundwasser in Kontakt kam. Der Maarsee entwickelte sich über drei Stadien. Eine große Anzahl Fossilien aus den verschiedensten Organismengruppen wurden bis jetzt gefunden, die meisten in Sedimenten des zweiten Seestadiums.

Diese besondere Lagerstätte erlaubt einen einzigartigen Einblick in die Ökologie des mittleren Miozäns. Die wieder entdeckte Sammlung von LUDWIG ARMBRUSTER aus dem Jahre 1928 enthält ca. 4.000 Fossilien aus dem Randecker Maar. Im Rahmen dieser Arbeit wurde die Palökologie der fossilen Insekten, welche das am häufigsten vertretene Taxon darstellen, untersucht. Über 2.000 Individuen wurden auf dem Niveau der Ordnung oder der Familie bestimmt. 53 Familien in dreizehn Insektenordnungen konnten nachgewiesen werden.

Viele Ordnungen und Familien wurden gefunden, die von dieser Region noch nicht bekannt waren, wie z.B. Psocoptera (Staubläuse), Raphidioptera (Kamelhalsfliegen), Osmylidae (Neuroptera). Außerdem konnte hier der älteste Fossilnachweis von Platystomatidae (Diptera) erbracht werden. Die höchste Diversität der rezent lebenden, oft hygrophilen Vertreter dieser Familien findet sich in den wärmeren Klimaten der Erde, wie den Tropen und den Subtropen.

Die Insektentaphozönose wurde auf palökologische und paläoklimatische Interpretationen des Randecker Maars hin untersucht. Es entstand das Bild eines eutrophen Kratersees mit erhöhter Salinität. Die warmen, lichtdurchfluteten Flachwasserzonen dieses Stehgewässers waren mit zahlreichen Wasserpflanzen dicht bewachsen, aus dem Wasser ragte Schilf. Hier lebten vor allem Wasserwanzen, Schwimmkäfer, Waffenfliegenlarven und Libellennymphen. Der Ufersaum war eher spärlich bewachsen und bot einiges an Freifläche. Hier waren wahrscheinlich Laufkäfer und Uferwanzen anzutreffen. Der Südrand des Kraters war dicht bewaldet und bot durch viel Unterholz und Laub Schatten. Hier kamen vor allem Trauer- und Pilzmücken, sowie Haarmücken vor, die in der dichten Vegetation lebten. Der offene bewaldete Nordrand wies freie, sonnenbeschienene Flächen auf und war etwas wärmer. In diesem Bereich traf man wohl auf Raubfliegen, Fanghafte und

Wollschweber. Durch die Funde von Köcherfliegen und Hakenkäfer ist ein Frischwasserzufluss im zweiten Seestadium denkbar, aber nicht bewiesen.

Das Klima des Miozäns am Randecker Maar war im Jahresdurchschnitt ein paar Grad höher als heute und eher mit subtropisch, semihumiden Klimaten zu vergleichen, wie sie etwa in Florida (USA) oder dem Südosten Asiens vorkommen.

The Randeck Maar is situated in the Miocene Urach-Kirchheimer volcano field at the northern margin of the Swabian Alb. This Miocene lake, famous for its numerous well-preserved fossils, was formed by an explosion about 16-18 million years ago, when ascending magma came in contact with the ground water. The maar lake development shows three stages. Most of the fossils are found in sediments of the second stage.

This outstanding locality provides special insights into the ecology of the Miocene environments. The rediscovered collection of Ludwig Armbruster from the year 1928 contains about 4,000 fossils from this area. This paper focuses on the biodiversity and the paleocology of the fossil insects, which is the most abundant taxon found. More than 2,000 objects had been identified on the order-, or family-level, respectively. 53 families in 13 insect orders have been found.

Several orders and families so far unknown from this region, are described for the first time, e.g. Raphidioptera (snake flies), Osmylidae (osmylids, Neuroptera), Mantispidae (mantidflies, Neuroptera) or Platystomatidae (Diptera), the latter being the oldest known fossil of this family. The highest diversity of the extant relatives of this often hygrophilous fossil insects, occur in the tropics and subtropics.

The insect taphocenosis was examined with a focus on a paleoecological and paleoclimatic interpretation of the Randeck Maar. The image of a eutrophic crater lake with an increased salinity was created. The warm, sundrenched, shallow water zones of this calm lake were covered by numerous water plants, such as reed sticking out of the water. This area was inhabited by waterbugs, swimming beetles, dragonfly nymphs and larvae of soldier flies. The shore banks were sparsely vegetated with lots of open space, where ground beetles may have lived. The southern edge of the crater was densely forested and the understory and foliage spent much shade. These areas were probably inhibited by fungus gnats, dark-winged fungus gnats and march flies. The more open wooded northern edge of the crater featured more free and sun-exposed areas and was a bit warmer than the opposite edge. This was the habitat of snakeflies, osmylids and bee flies. Based on findings of caddisflies and long-toed water beetles, a freshwater inlet in the second stage of the lake development is conceivable, but not proven.

Based on the ecological requirements of the described fossil insects, the climate of the Miocene Randeck Maar area comprised an annual average that was a few degrees Celsius higher than today and is rather comparable with the subtropical, semi humid climates of today's Florida (USA) or south-east Asia.

Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, C. P. & BYERS, G. W. (1981): Tipulidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 153-190; Ottawa, Ontario.
- ANSORGE, J & KOHRING, R. (1995): Insekten aus dem Randecker Maar. – Fossilien, 1995 (2): 80-90; Korb.
- ARMBRUSTER, L. (1938): Versteinerte Honigbienen aus dem obermiocänen Randecker Maar. – Archiv für Bienenkunde, **19**: 1-48; Berlin.
- ARMBRUSTER, L. (1939): Eine miocäne Insectenfauna (mit meinem Präparierverfahren). – Verhandlungen des VII. Internationalen Kongresses für Entomologie Berlin 1938, **2**: 1365-71; Berlin.
- ARMBRUSTER, L. (1941): Über Insektenstaaten der Vorwelt. I. Miocäne Randecker Termiten. – Archiv für Bienenkunde, **22**: 3 – 43; Berlin.
- ARMBRUSTER, L. (1941): Über Insektenstaaten der Vorwelt. II. Miocäne Randecker Ameisen: A. Allgemeines. – Archiv für Bienenkunde, **22**: 115-126; Berlin.
- ASPÖCK, H., ASPÖCK, U. & HÖLZEL, H. (1980): Die Neuropteren Europas. – Goecke & Evers: 1-495; Krefeld.
- ASPÖCK, H. (1986): The Raphidioptera of the World: A Review of Present Knowledge. – In: GEPP, J., ASPÖCK, H. & HÖLZEL, H. (HRSG.) (1986): Recent Research in Neuropterology. Proc. 2nd International Symposium of Neuropterology Hamburg: 15-30; Graz, Austria.
- BLEICH, K.E. (1988): Entwicklung und Umwelt des miozänen Randecker Maarsees (schwäbische Alb, SW-Deutschland. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **177**: 263-288; Stuttgart.
- BÖTTCHER, R. (1998): Fische, Amphibien und Reptilien. – In: SCHWEIGERT, G. (1998): Das Randecker Maar – ein fossiler Kratersee am Albtrauf. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, **43**: 1-70; Stuttgart.
- BOURGOIN, T. & CAMPBELL, B.C (2002): Inferring a phylogeny for Hemiptera: Falling into the “autapomorphic trap”. - In: HOLZINGER, W. & GUSENLEITNER, F. (Hrsg.) (2002): Zikaden. Leafhoppers, planthoppers and cicadas (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha). - Oberösterreichisches Landesmuseum: 67–82; Linz, Österreich.
- BROOKS, G.T. (1951). A revision of the genus *Anisops* (Notonectidae: Hemiptera). – University of Kansas Science Bulletin, **34**: 301-519; Lawrence, Kansas, USA.
- BROTHERS, D. J. & FINNAMORE, A. T. (1993): Superfamily Vespoidea. – In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication **1894/E**: 521-536; Ottawa.
- CHINERY, M. (2004): Pareys Buch der Insekten. – Franckh-Kosmos Verlags GmbH & Co. KG: 1-327; Stuttgart.
- COLE, F. R. (1969): The Flies of Western North America, by Frank R. Cole with the collaboration of Evert I. Schlinger. - University of California Press, 1-693; Berkley und Los Angeles.
- COOK, E. F. (1981): Chaoboridae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 335-340; Ottawa, Ontario.

- CSIRO (1970): The insects of Australia: a textbook for students and research workers. - Melbourne University Press: 1-1029; Carlton, Victoria.
- FINNAMORE, A. T. & MICHENER, C. D. (1993): Superfamily Apoidea. – In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication **1894/E**: 521-536; Ottawa.
- GAGNÉ, R. J. (1981): Cecidomyiidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 257-292; Ottawa, Ontario.
- GAUDANT, J. & REICHENBACHER, B. (2002): Anatomie et affinités des *Prolebias* aff. *weileri* VON SALIS (Poissons téléostéens, Cyprinodontidae) du Miocène inférieur à moyen du Randecker Maar (Wurtemberg, Allemagne). - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B, **331**: 1-11; Stuttgart.
- GEPP, J., ASPÖCK, H. & HÖLZEL, H. (HRSG.) (1986): Recent Research in Neuropterology. Proc. 2nd International Symposium of Neuropterology Hamburg: 1-176; Graz, Austria.
- GEYER, O. F. & GWINNER, M. P. (1968): Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg, 2. Auflage. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: 1-228; Stuttgart
- GIBSON, G. A. P. (1993): Superfamilies Mymarommatoidea and Chalcidoidea. – In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication **1894/E**: 570-655; Ottawa.
- GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication **1894/E**: 1-668; Ottawa.
- GREGOR, H. J. (1986): Zur Flora des Randecker Maares (Miozän, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **122**: 1-24; Stuttgart
- GRIMALDI, D & ENGEL, M.S. (2005): Evolution of the Insects. – Cambridge University Press: 1-755; Cambridge.
- HARDY, D. E. (1981): Bibionidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 217-222; Ottawa, Ontario.
- HARDY, D. E. (1987): Pipunculidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 745-748; Ottawa, Ontario.
- HEIZMANN, E. P. J. (1998): Säugetiere. – In: SCHWEIGERT, G. (1998): Das Randecker Maar – ein fossiler Kratersee am Albtrauf. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, **43**: 1-70; Stuttgart.
- JAMES, M. T. (1981): Stratiomyidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 497-511; Ottawa, Ontario.
- JAMES, M. T. (1981): Xylophagidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 489-492; Ottawa, Ontario.
- JAMES, M. T. & TURNER, W. J. (1981): Rhagionidae. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 483-488; Ottawa, Ontario.

- JANKOWSKI, B. (1980): Die Geschichte der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar. – Bochumer geologische und geotechnische Arbeiten, **6**: 1-315; Bochum.
- JOHANNSEN, O. A. (1934): Aquatic Diptera Part I: Nematocera, Exclusive of Chironomidae and Ceratopogonidae. - Cornell University Agriculture Experimental Station, Ithaca; New York.
- JOHANNSEN, O. A. (1935): Aquatic Diptera, Part II. Orthorrhapha-Brachycera and Cyclorhapha. - Cornell University Agriculture Experimental Station, Ithaca; New York.
- JOHANNSEN, O. A. (1937): Aquatic Diptera, Part III. Chironomidae: Subfamilies Tanypodinae, Diamesinae. - Cornell University Agriculture Experimental Station, Ithaca; New York.
- JOHANNSEN, O. A. (1937): Aquatic Diptera, Part IV. Chironomidae: Subfamily Chironominae. - Cornell University Agriculture Experimental Station, Ithaca; New York.
- KIRSTENSEN, N. P., SCOBLE, M. & KARSHOLD, O. (2007): Lepidoptera phylogeny and systematics: The state of inventory moth and butterfly diversity. - In: ZHANG, Z.-Q. & SHEAR, W. A. (Hrsg.) (2007): Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. Zootaxa 1668: 699-747.
- KÖNIGSMANN, E. (1978a): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). – Deutsche Entomologische Zeitschrift, **25**: 1-55; Berlin.
- KÖNIGSMANN, E. (1978b): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). – Deutsche Entomologische Zeitschrift, **25**: 365-435; Berlin.
- KOTTHOFF, U. (2005): Über einige Hymenoptera (Insecta) aus dem Unter-Miozän des Randecker Maars (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **355**: 1-25; Stuttgart
- KOTTIK, S., (2002): Die Palynologie des Randecker Maars. - Diplomarbeit Universität Wien: 1-58; Wien.
- LIPPOLT, H. J. & SCHALL, G. (1987): Fortschrittsbericht “Ar-Isotopen-Systematik an Unterkrustenxenolithen in Vulkangestein (Tuffen)”. - Protokoll zum Schwerpunkt “Stoffbestand, Struktur und Entwicklung der Kontinentalen Unterkruste”, Tagung in Neustadt / Weinstraße, März 1987, Deutsche Forschungsgesellschaft: 1-3; Bonn-Bad Godesberg.
- LÖFFLER, T. & WESTPHAL, F. (1982): Eine Salamandriden-Larve aus dem Jungtertiär des Randecker Maars (Schwäbische Alb). – Jahreshefter der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **137**: 55-63; Stuttgart.
- LOOK, E.-R. & FELDMANN, L. (2006): Faszination Geologie. Die bedeutendsten Geotope Deutschlands. –Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: 1-179; Stuttgart.
- LUTZ, H. (1988): Die Arthropoden-Thanatozönose vom “Eckfelder Maar”. Ein erster Überblick. – Mainzer naturwiss. Archiv 26: 154-155; Mainz.
- LUTZ, H., NEUFFER, F. O., HARMS, F.-J., SCHAAL, S., MICKLICH, N., GRUBER, G., SCHWEIGER, G. & LORENZ, V. (2000): Tertiäre Maare als Fossilagerstätten: Eckfeld, Messel, Randeck, Höwenegg, Öhning. – Mainzer naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **24**: 125-160; Mainz.
- MCALPINE, J. F. (1989): Phylogeny and Classification of the Muscomorpha. – In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH,

- J.R., D.M. WOOD (1989): Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. Agriculture Canada Monograph, **32**: 1397-1520; Ottawa, Ontario.
- MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 1-674; Ottawa, Ontario.
- MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 675-1332; Ottawa, Ontario.
- MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1989): Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. Agriculture Canada Monograph, **32**: 1333-1581; Ottawa, Ontario.
- MCGAVIN, G. C. (1993): Bugs of the World. – Blandford Press: 1-192; London, UK.
- MILLER, N. C. E. (1971): The Biology of the Heteroptera. – E. W. Classey LTD: 1-207; Middlesex, England.
- MOE, A.P. & SMITH, D.M. (2005): Using pre-Quaternary Diptera as indicators of paleoclimate. - Paleogeography, Paleoclimate, Paleoecology, **221**: 203-214; Elsevier.
- OLIVER, D. R. (1981): Chironomidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 423-458; Ottawa, Ontario.
- PETERSON, A. (1960): Larvae of Insects. Part II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonoptera, Mecoptera, Trichoptera. – Brothers Inc.: 1-416 ; Columbus, Ohio.
- PETERSON, B. V. (1987): Phoridae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 689-712; Ottawa, Ontario.
- POPOV, Y. A. (1989): On the Miocene bug genus *Diacorixa*, with description of a new fossil species from Southern Germany (Insecta: Heteroptera, Corixidae). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **156**: 1-12; Stuttgart.
- RITCHIE, A. J. (1993): Superfamily Cynipoidea. – In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication **1894/E**: 521-536; Ottawa.
- ROSS, A. (1998): Amber: The natural time capsule. - Harvard University Press, The London Natural History Museum: 1-73; London.
- RÜCKL, S. (2007): Ludwig Armbruster – von den Nationalsozialisten 1934 zwangspensionierter Bienenkundler der Berliner Universität. Eine Dokumentation. - Humboldt-Universität zu Berlin, Working Paper Nr. **77**:1-93; Berlin.
- RÜFFLE, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. - Paläontologische Abhandlungen, **1**: 139-298; Berlin.
- RUST, J. (1999): Biologie aus dem ältesten Tertiär Nordeuropas. – Habilitationsschrift, Biologische Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen: 1-482; Göttingen.
- SABROSKY, C. W. (1987): Milichiidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 903-908; Ottawa, Ontario
- SABROSKY, C. W. (1987): Chloropidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 1049-1068; Ottawa, Ontario.

- SCHAWALLER, W. (1986): Fossile Käfer aus miozänen Sedimenten des Randecker Maars in Südwest-Deutschland (Insecta: Coleoptera). - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **126**: 1-9; Stuttgart.
- SCHAWALLER, W. & ONO, H. (1979): Fossile Spinnen aus miozänen Sedimenten des Randecker Maars in SW-Deutschland (Arachnida: Araneae). - Jahrbefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **134**: 131-141; Stuttgart.
- SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. (1995): True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). - Comstock Publishing Associates, Cornell University Press: 1-337, Ithaca, New York.
- SCHWEIGERT, G. (1996): Vergleichende Faziesanalyse, Paläoökologie und paläogeographisches Umfeld tertiärer Süßwasserkarbonate auf der westlichen Schwäbischen Alb und im Hegau (Baden-Württemberg). - Profil, **9**, 1-100; Stuttgart.
- SCHWEIGERT, G. & BECHLY, G. (2001): Bibliographie zur Geologie und Paläontologie der Randecker Maars (Unter-Miozän, Südwestdeutschland) 1825-200. - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **126**: 1-12; Stuttgart.
- SCHWEIGERT, G. (1998): Das Randecker Maar - ein fossiler Kratersee am Albtrauf. - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, **43**: 1-70; Stuttgart.
- SEEHUBER, U. (1994): Die miozäne Wirbeltierfauna des Randecker Maars. - Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Schwaben, **98**: 9-23; Augsburg.
- SEEMANN, R. (1936): Die geologische Geschichte des Randecker Maars. - Blätter des Schwäbischen Albvereins, **48**, 185-188; Tübingen.
- SKEVINGTON, J. & MARSHALL, S. A. (1998): Systematics of New World Pipunculus (Diptera: Pipunculidae). - Entomological Society of America, Lanham, Maryland.
- SPENCER, K. A. (1987): Agromyzidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 869-880; Ottawa, Ontario.
- STEFFAN, W. A. (1981): Scaridae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 247-255; Ottawa, Ontario.
- STERNBERG, J. & BUCHWALD, R. (HRSG.) (2000): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2 - Großlibellen. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart Hohenheim: 1-711; Stuttgart.
- STEYSKAL (1987): Platystomatidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 809-812; Ottawa, Ontario.
- STEYSKAL, G. C. & KNUTSON, L. V. (1981): Empididae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 607-624; Ottawa, Ontario.
- VOCKEROTH, J. R. (1981): Mycetophilidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 223-246; Ottawa, Ontario.
- VOCKEROTH, J. R. & THOMPSON, F. C. (1987): Syrphidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 713-743; Ottawa, Ontario.

- WACHMANN, E., MELBER, A. & DECKERT, J. (2004): Wanzen. Band 2. Cimicomorpha: Microphyidae (Flechtenwanzen), Miridae (Weichwanzen) (Teil 2). - Neubearbeitung der Wanzen Deutschlands, Österreichs und der deutschsprachigen Schweiz. – Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. – Goecke & Evers, **75**: 1-288; Keltern.
- WACHMANN, E., MELBER, A. & DECKERT, J. (2006): Wanzen. Band 1. Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha (Teil 1). - Neubearbeitung der Wanzen Deutschlands, Österreichs und der deutschsprachigen Schweiz. – Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. – Goecke & Evers, **77**: 1-264; Keltern.
- WAHL, B. D. & SHARKEY, M. J. (1993): Superfamily Ichneumonidea. – In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the World: an identification guide to families. – Agriculture Canada, Publication 1894/E: 358-509; Ottawa.
- WHEELER, M. R. (1987): Drosophilidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1987): Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Agriculture Canada Monograph, **28**: 1011-1018; Ottawa, Ontario.
- WOOD, D. M. & BORKENT, A. (1989): Phylogeny and Classification of the Nematocera. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1989): Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. Agriculture Canada Monograph, **32**: 1333-1370; Ottawa, Ontario.
- WOOD, G. C. (1981): Asilidae. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1981): Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Agriculture Canada Monograph, **27**: 549-574; Ottawa, Ontario.
- WOODLEY, N. E. (1989): Phylogeny and Classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. - In: MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEWELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R., D.M. WOOD (1989): Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. Agriculture Canada Monograph, **32**: 1371-1396; Ottawa, Ontario.

Tafeln

Das hier abgebildete Material stammt aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS). Die angegebene Nummer ist die Inventarnummer des Museums und setzt sich aus dem Museumskürzel (SMNS) und einer laufenden Nummer zusammen. Die hier abgebildeten photographischen Aufnahmen der Objekte wurden alle von Christoph Joachim gemacht.

Tafel 1

Fig. 1 - Zygoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68001).

Fig. 2 - Libellulidae gen. et sp. indet. (SMNS 68003). Nymphe.

Fig. 3 - Libellulidae gen. et sp. idet. (SMNS 68000/3).

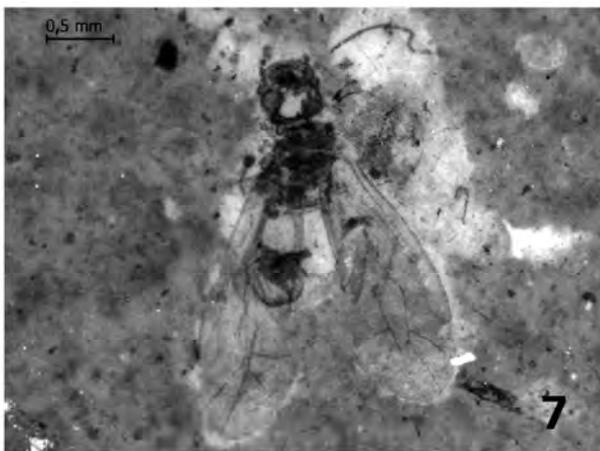
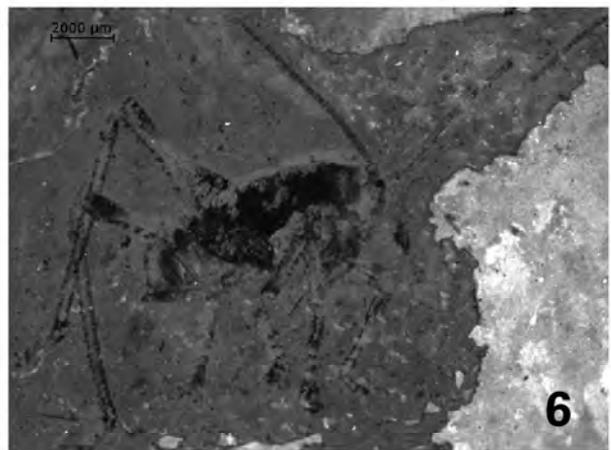
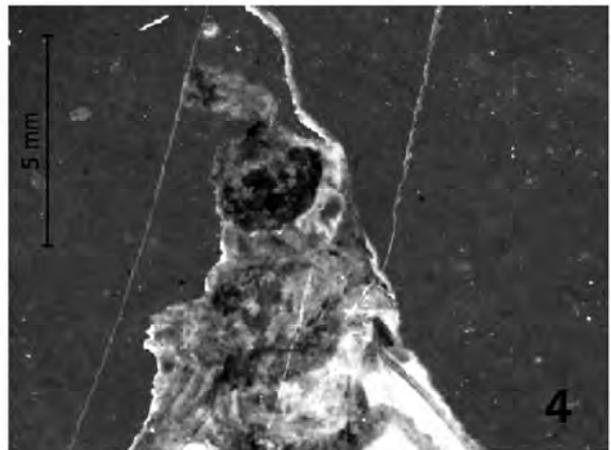
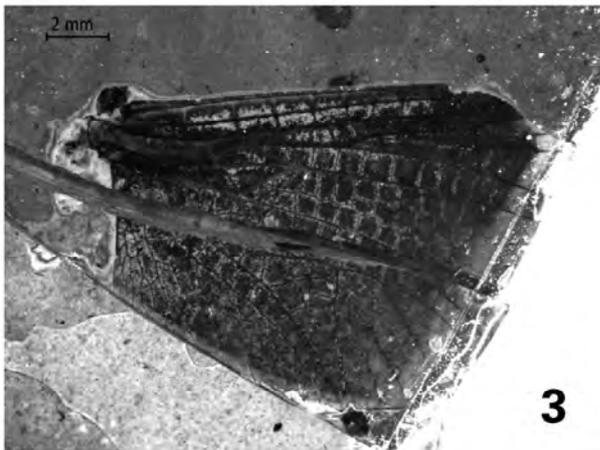
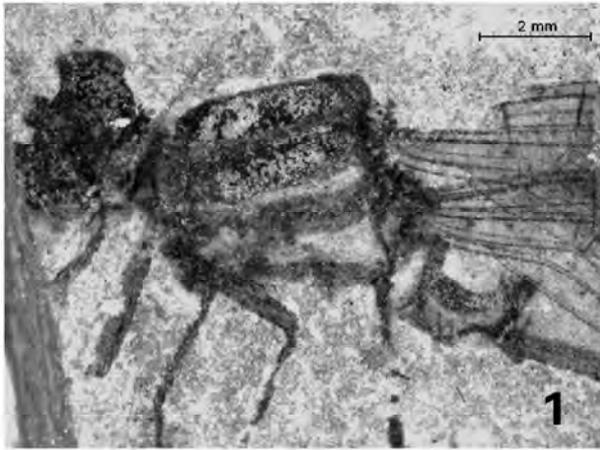
Fig. 4 - Isoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68000/21). Kopf, Thorax.

Fig. 5 - Isoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68000/21). Abdomen, Flügel.

Fig. 6 - Tettigoniidae gen. et sp. indet. (SMNS 68009).

Fig. 7 - Psocoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68000/7).

Fig. 8 - Phlaeotripinae sp. indet. (SMNS 68000/3).



Tafel 2

Fig. 1 - Thripidae sp. indet (SMNS 68000/19).

Fig. 2 - Cercopidae gen. et sp. indet. (SMNS 68010/1).

Fig. 3 - Cicadidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/5).

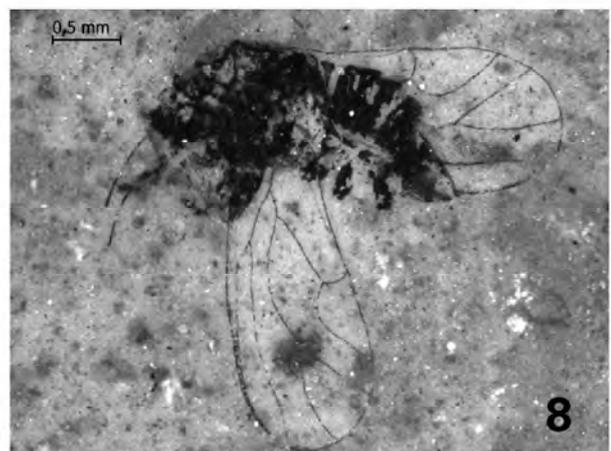
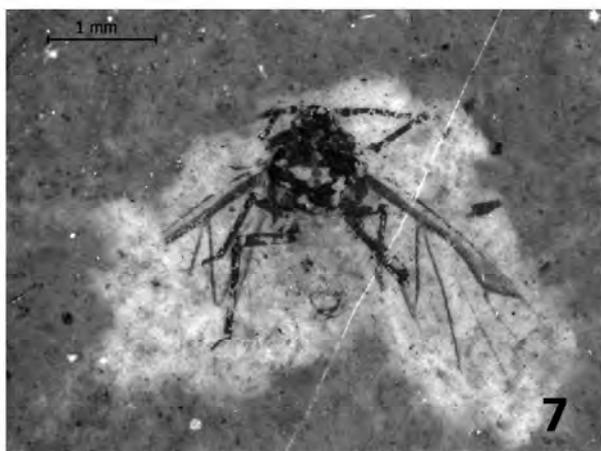
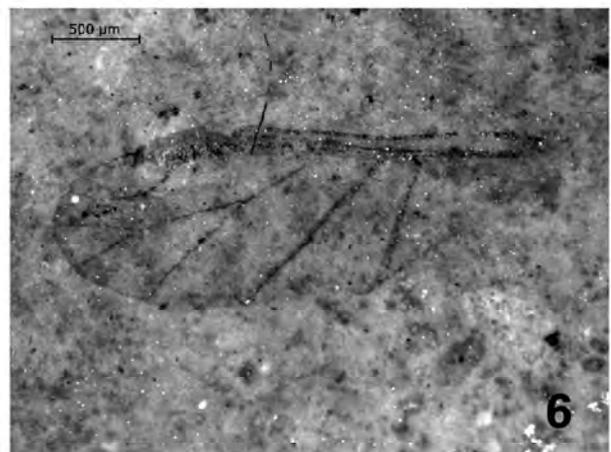
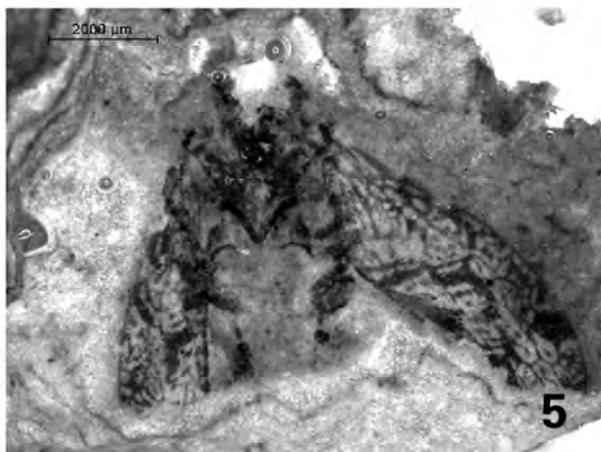
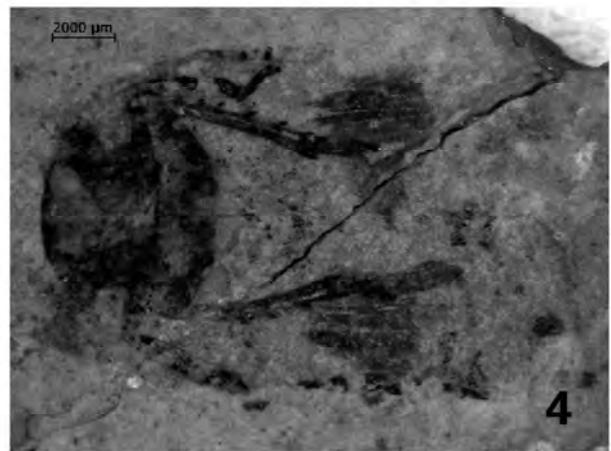
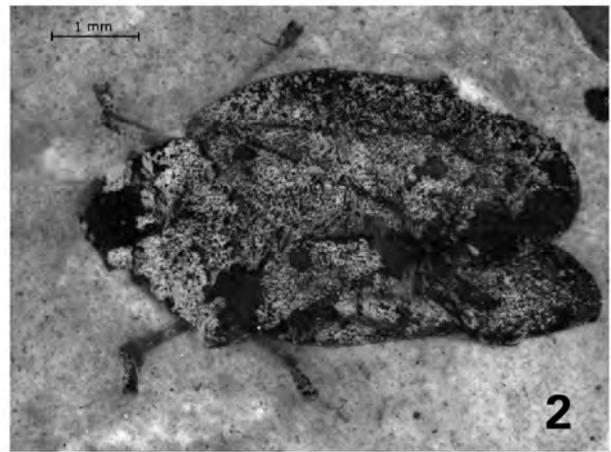
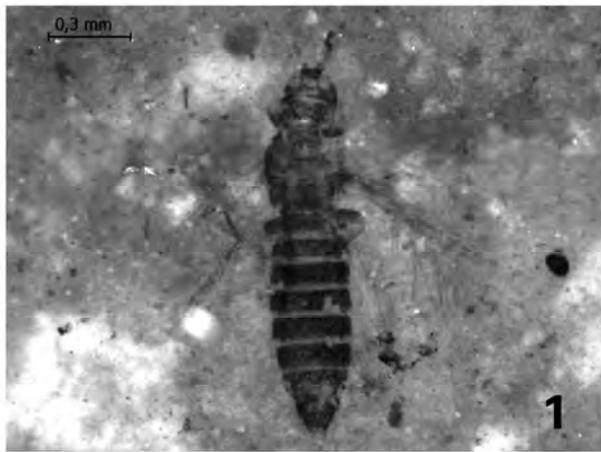
Fig. 4 - Ricaniidae gen. et sp. indet. (SMNS 68010/6).

Fig. 5 - Cicadellidae gen. et sp. indet. (SMNS 68007).

Fig. 6 - Aphididae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/13).

Fig. 7 - Pemphigidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/34).

Fig. 8 - Psyllidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/35).



Tafel 3

Fig. 1 - Saldidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/33). ?

Fig. 2 - Corixidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/31).

Fig. 3 - Notonectidae gen. et sp. indet (SMNS 26544).

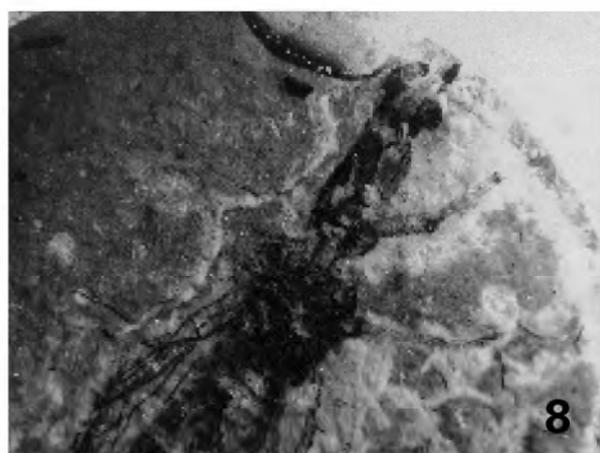
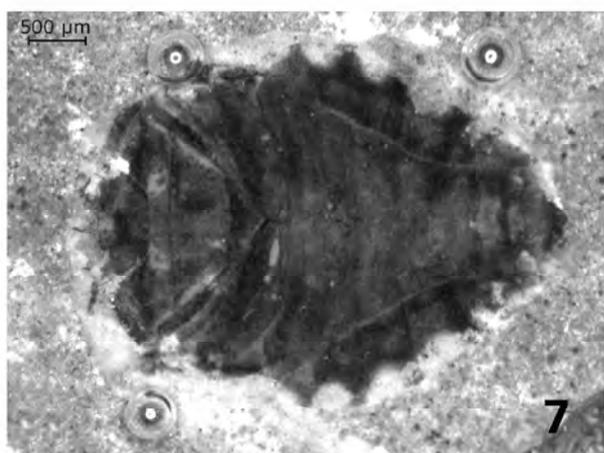
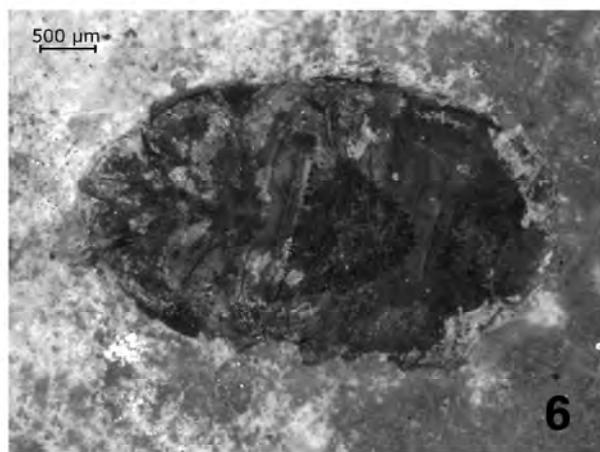
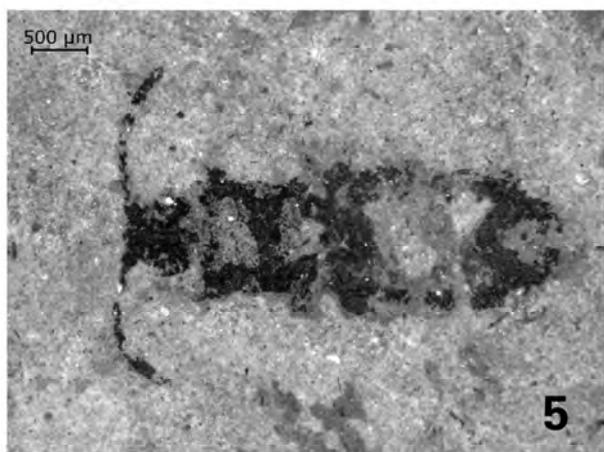
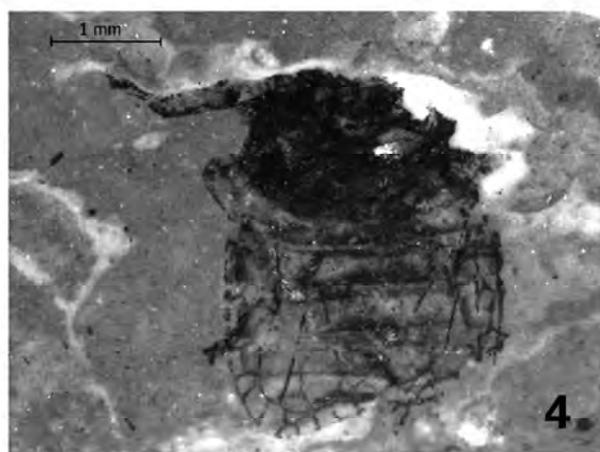
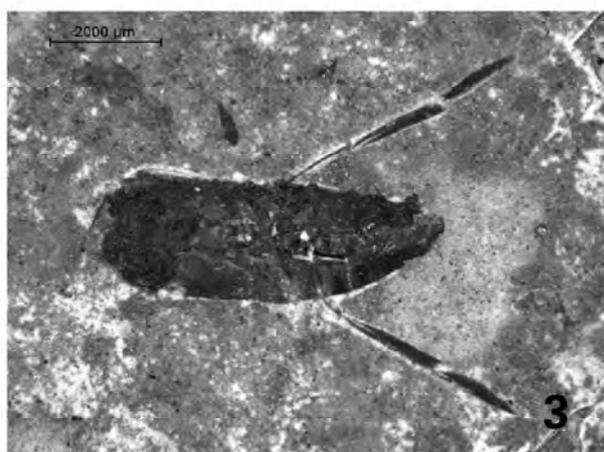
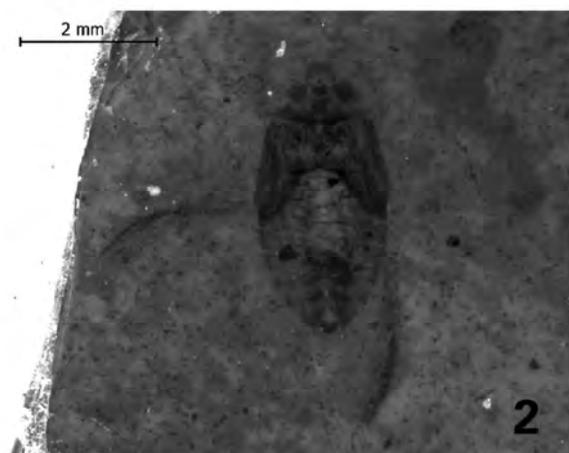
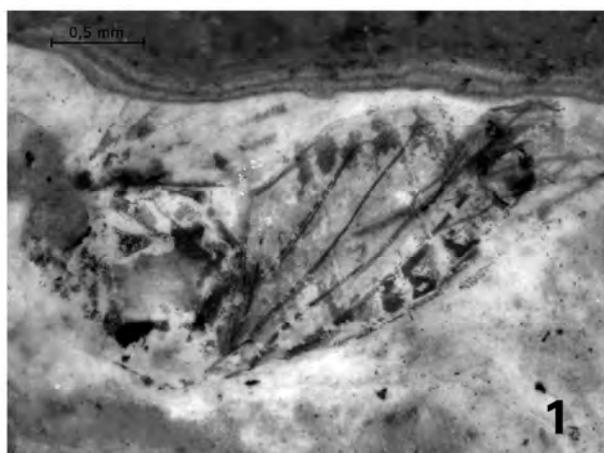
Fig. 4 - Tingida gen. et sp. indet (SMNS 68000/32).

Fig. 5 - Lygaeidae gen. et sp. indet. (SMNS 68010/3).

Fig. 6 - Cydnidae gen. et sp. indet. (SMNS 26496).

Fig. 7 - Pentatomidae gen. et sp. indet. (SMNS 68010/2).

Fig. 8 - Raphidioptera fam., gen. et sp. indet. (A 2002). Kopf, Thorax.



Tafel 4

Fig. 1 - Raphidioptera fam., gen. et sp. indet. (A 2002). Abdomen, Flügel.

Fig. 2 - Mantispidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/9).

Fig. 3 - Osmylidae gen. et sp. indet. (A 2003).

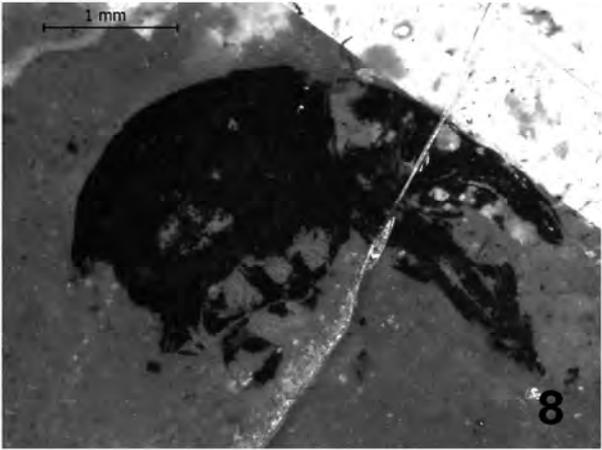
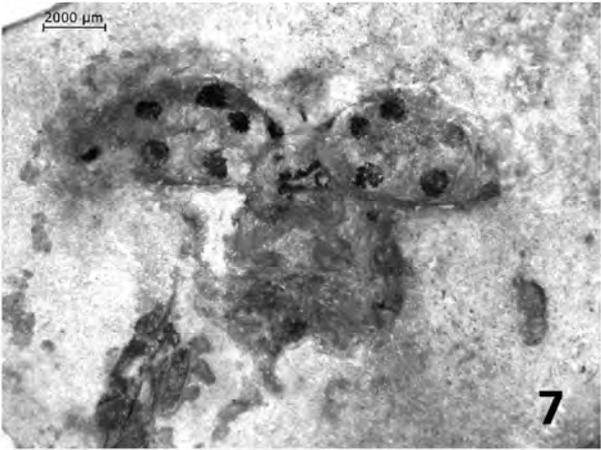
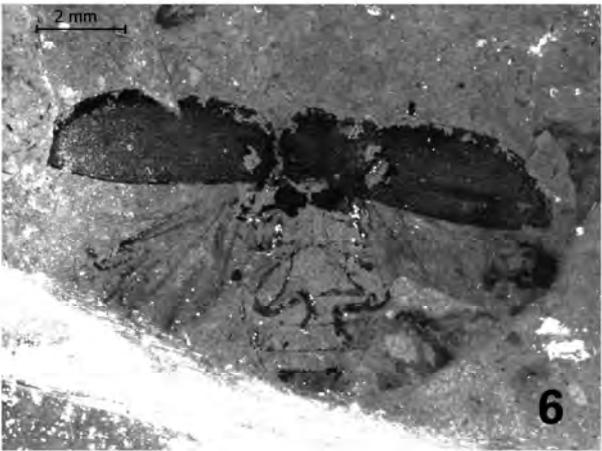
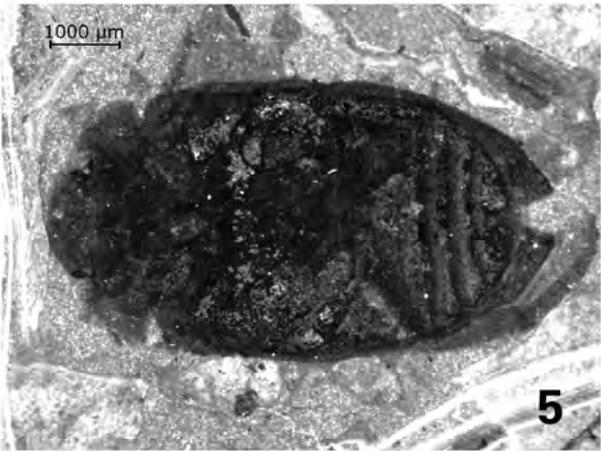
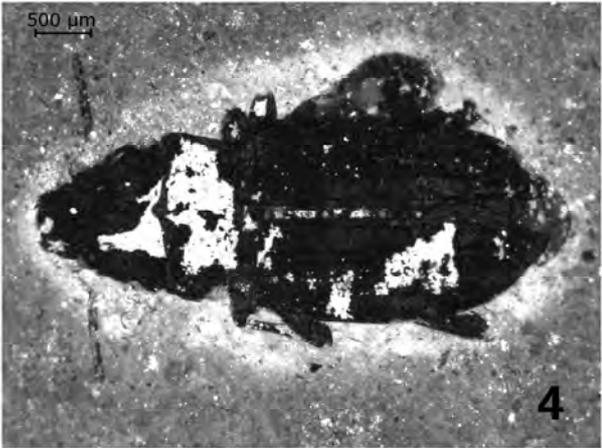
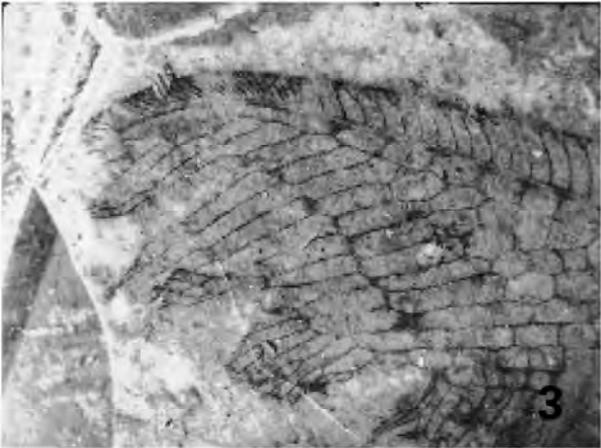
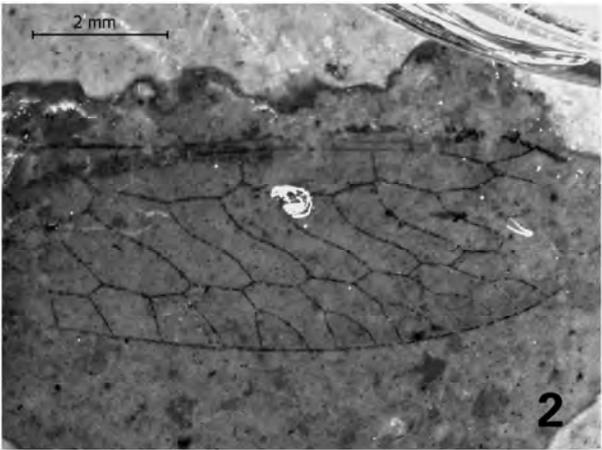
Fig. 4 - Carabidae gen. et sp. indet. (SMNS 61186).

Fig. 5 - Dytiscidae gen. et sp. indet. (SMNS 61188).

Fig. 6 - Chrysomelidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/27).

Fig. 7 - Coccinelidae gen. et so. indet. (SMNS 68004).

Fig. 8 - Curculionidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/20).



Tafel 5

Fig. 1 - Anthicidae gen. et sp. indet. (SMNS 61210).

Fig. 2 - Buprestidae gen. et sp. indet. (SMNS 61279).

Fig. 3 - Dryopidae gen. et sp. indet. (SMNS 61206).

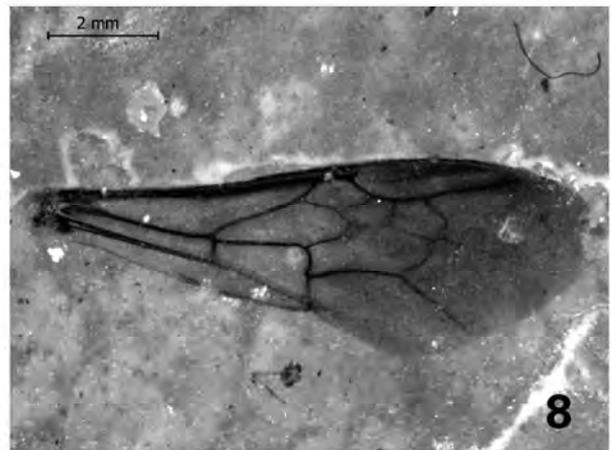
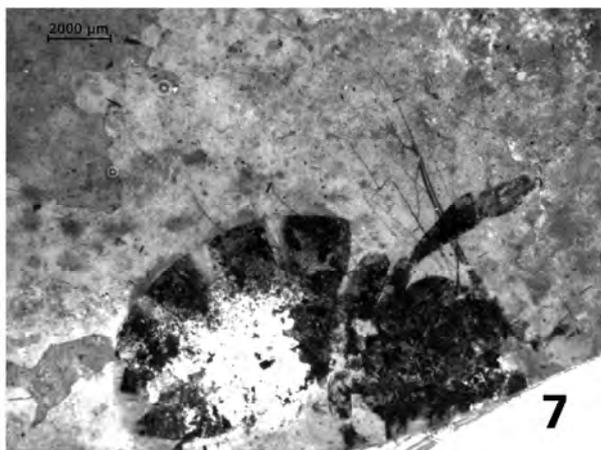
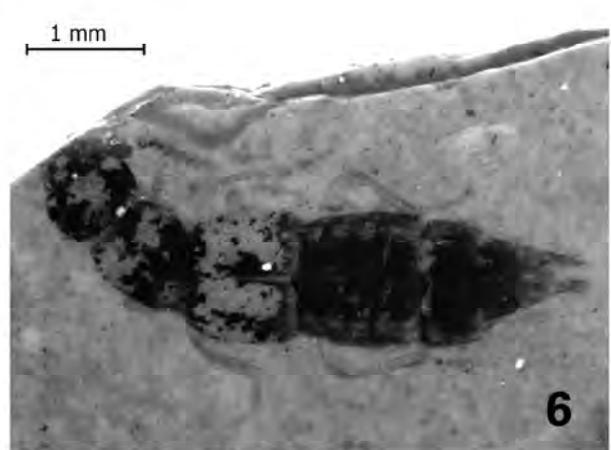
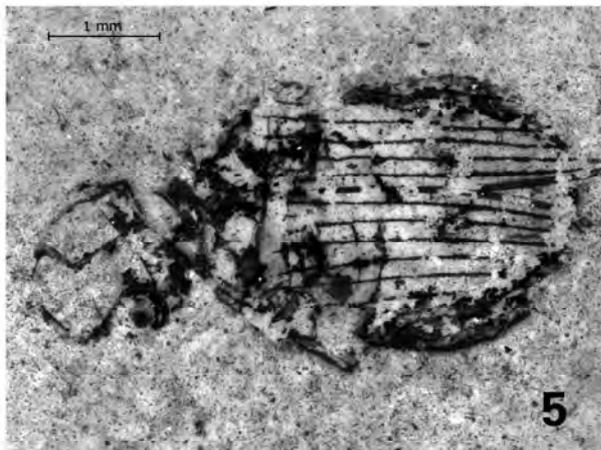
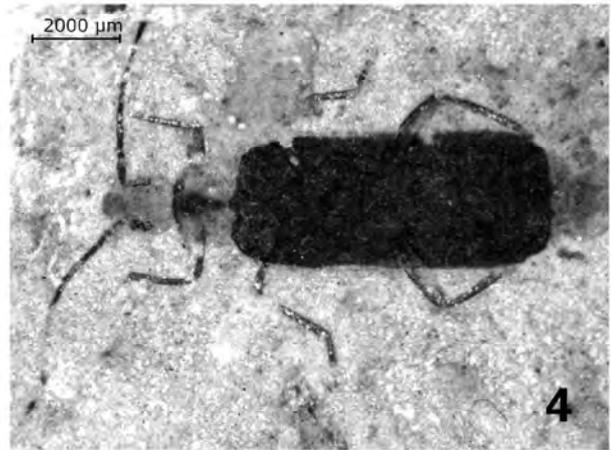
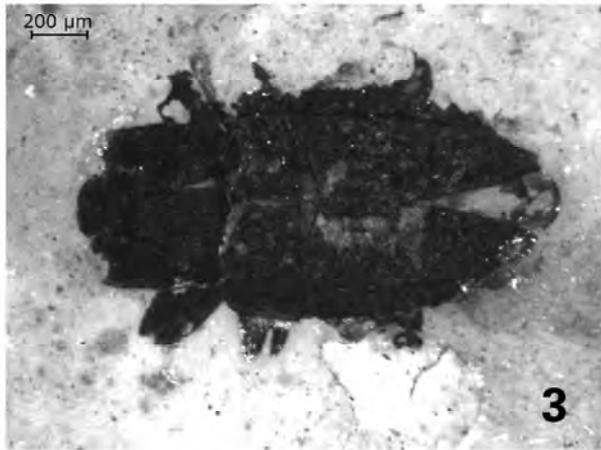
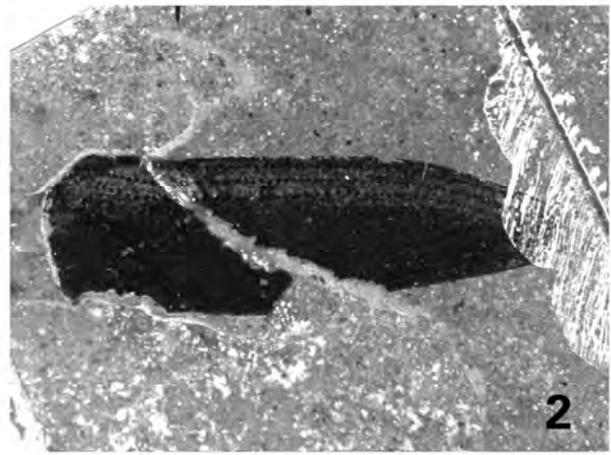
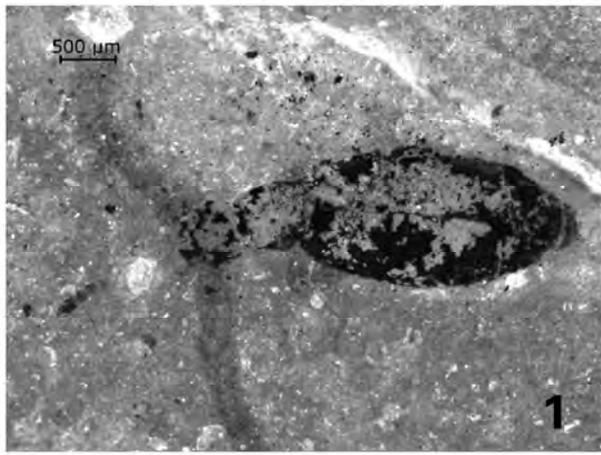
Fig. 4 - Cantharidae gen. et sp. indet. (SMNS 68002).

Fig. 5 - Hydrophilidae gen. et sp. indet. (SMNS 61199).

Fig. 6 - Staphylinidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/1).

Fig. 7 - Apini gen. et sp. indet. (SMNS 68005).

Fig. 8 - Bombini gen. et sp. indet. (SMNS 68000/28).



Tafel 6

Fig. 1 - Formicidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/29).

Fig. 2 - Polistinae gen. et sp. indet. (SMNS 68006).

Fig. 3 - Myrmecidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/4).

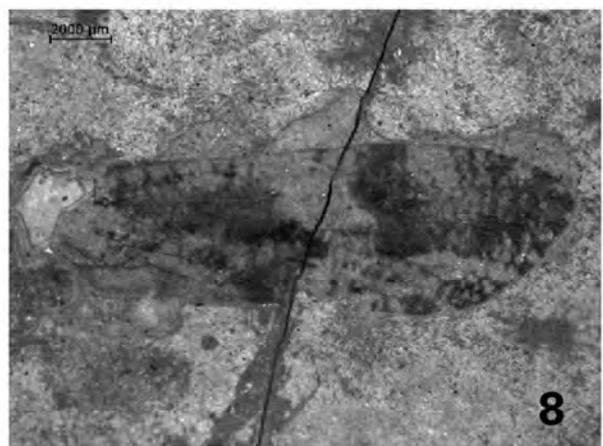
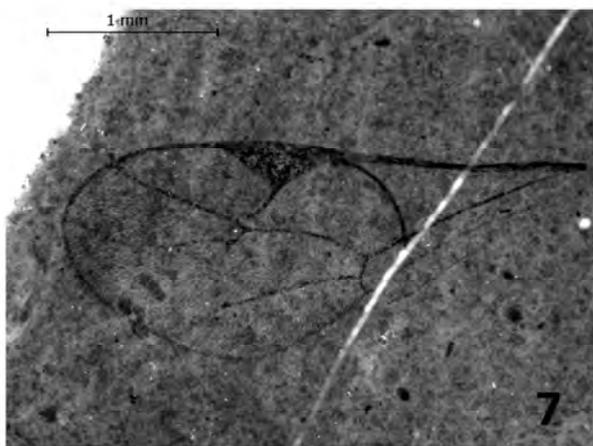
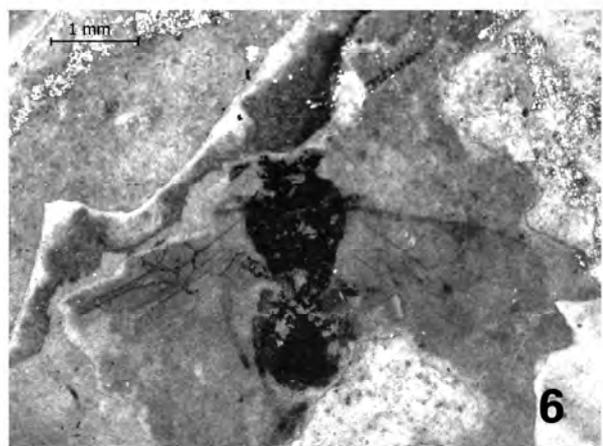
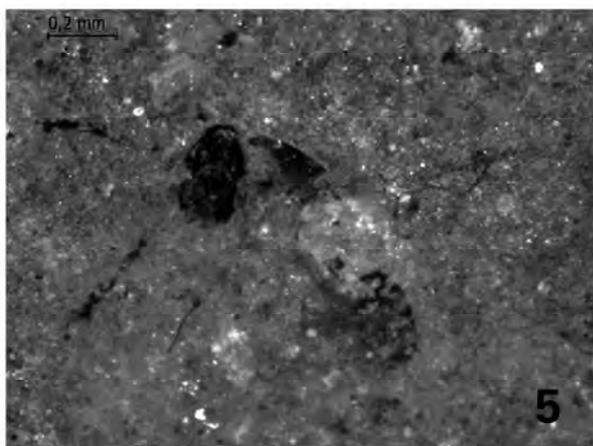
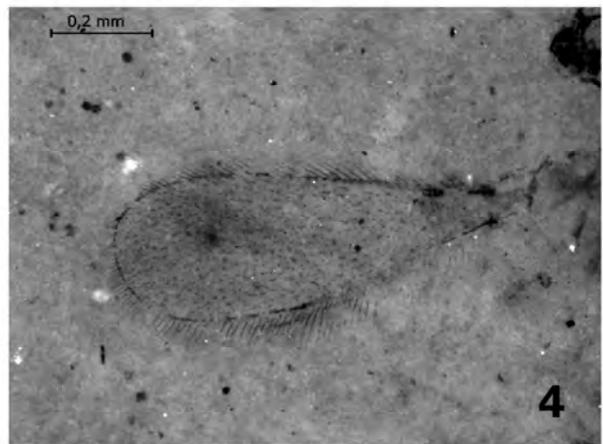
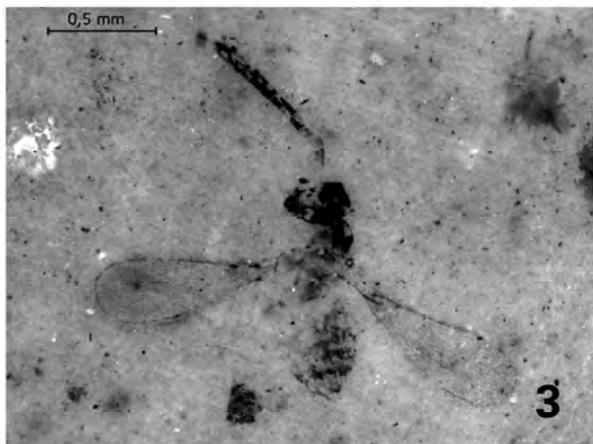
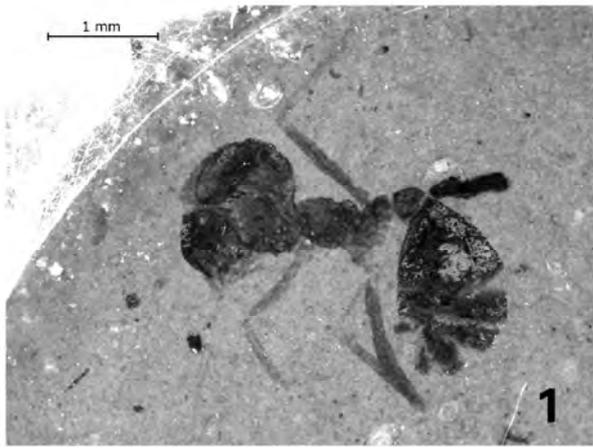
Fig. 4 - Myrmecidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/4). Flügel Nahaufnahme.

Fig. 5 - Euclyptidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/2).

Fig. 6 - Braconidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/11).

Fig. 7 - Ichneumonidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/14).

Fig. 8 - Trichoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68010/4).



Tafel 7

Fig. 1 - Trichoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68010/4). Flügelausschnitt.

Fig. 2 - Lepidoptera fam., gen. et sp. indet. (SMNS 68000/16).

Fig. 3 - Chaoboridae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/38). Puppe.

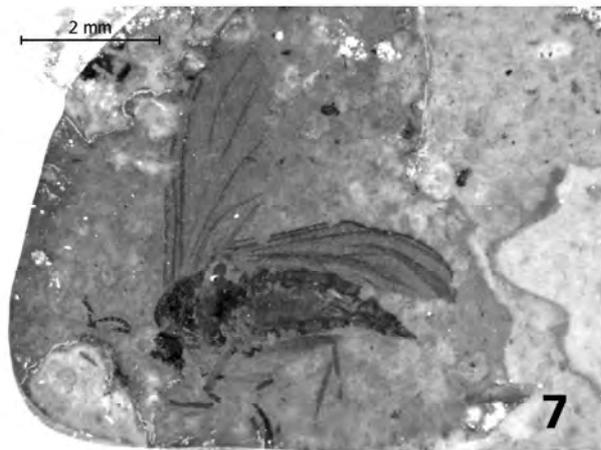
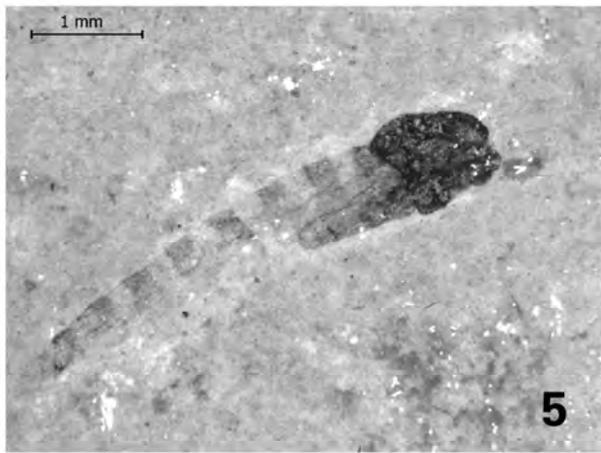
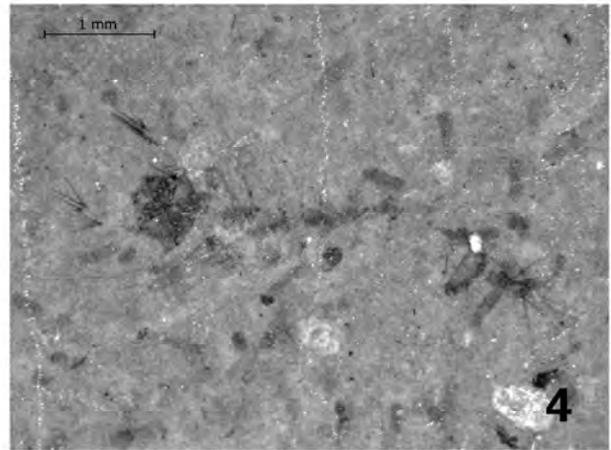
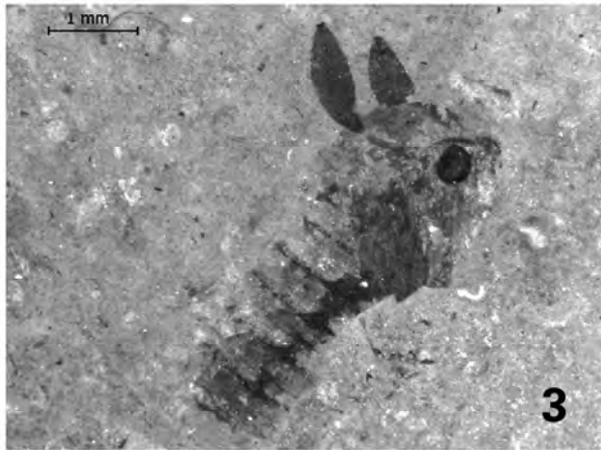
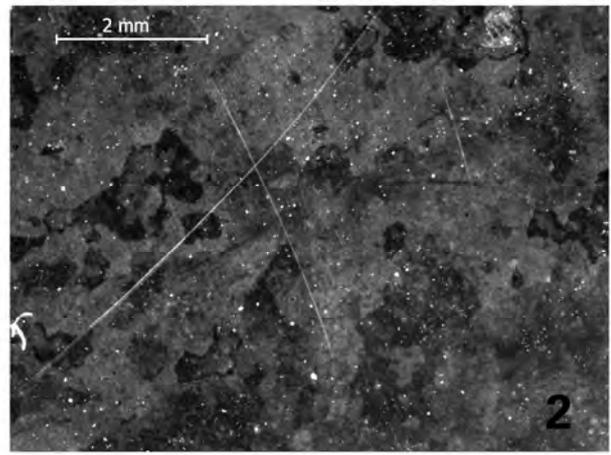
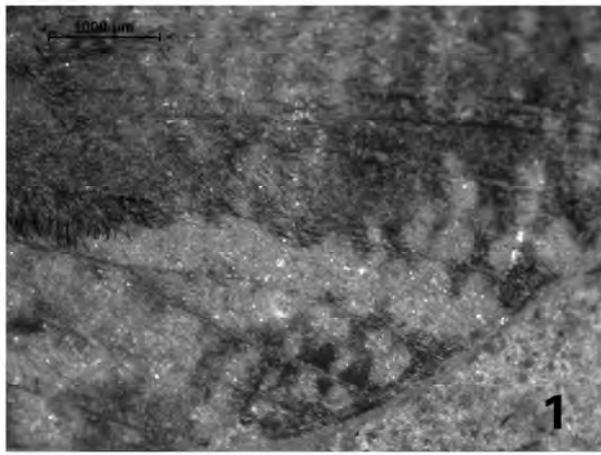
Fig. 4 - Culicidae gen. et sp. indet. (SMNS 68008). Larve.

Fig. 5 - Chironomidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/36). Puppe.

Fig. 6 - Bibionidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/23).

Fig. 7 - Cecidomyiidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/10).

Fig. 8 - Mycetophilidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/24).



Tafel 8

Fig. 1 - Sciaridae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/8).

Fig. 2 - Tipulidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/15). Flügel.

Fig. 3 - Asilidae gen. et sp. indet. (SMNS 68010/5).

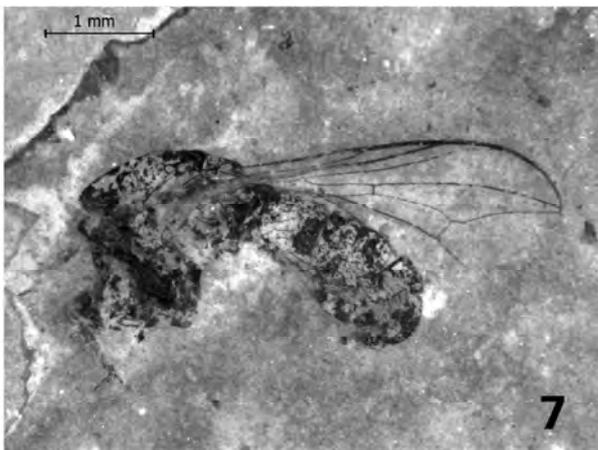
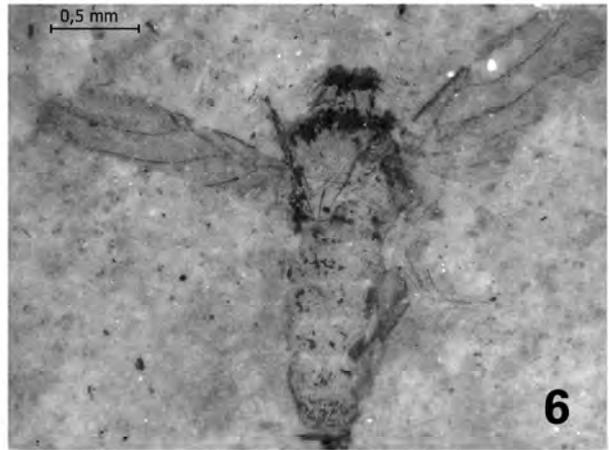
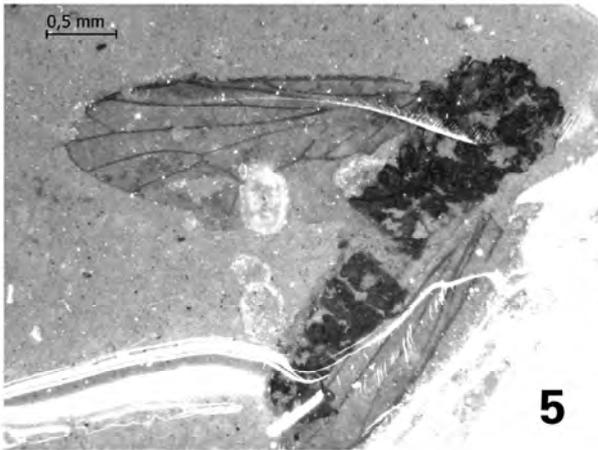
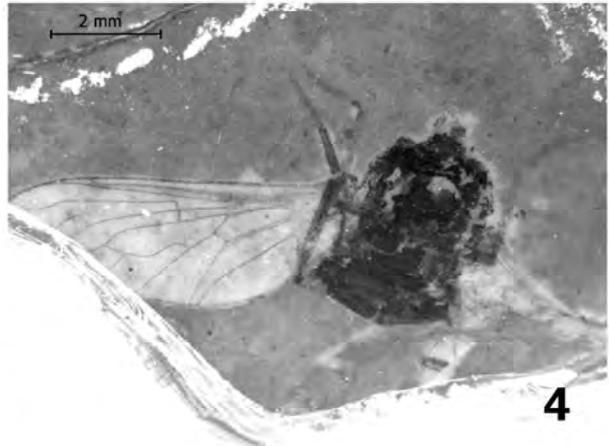
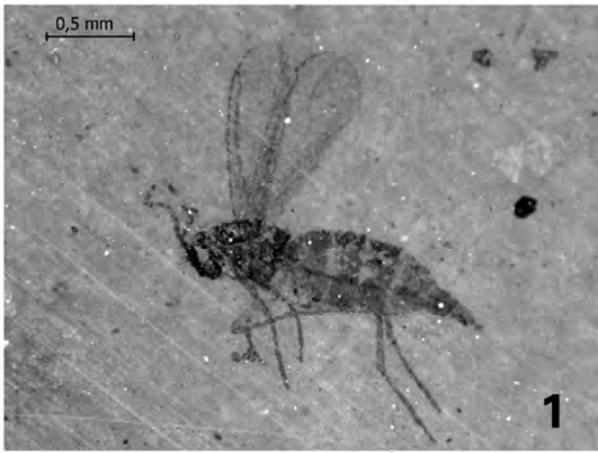
Fig. 4 - Bombyliidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/6).

Fig. 5 - Empididae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/26).

Fig. 6 - Phoridae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/12).

Fig. 7 - Pipunculidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/25).

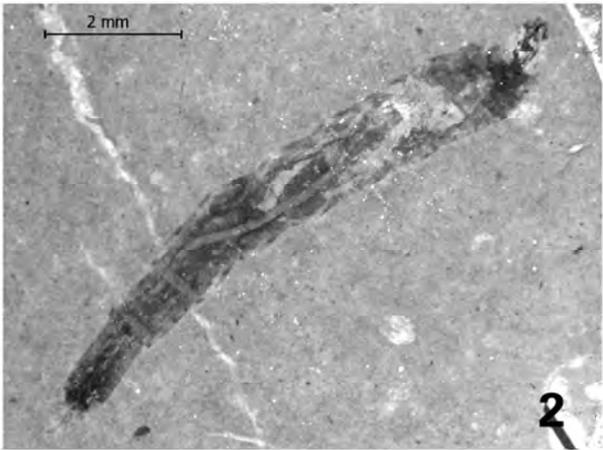
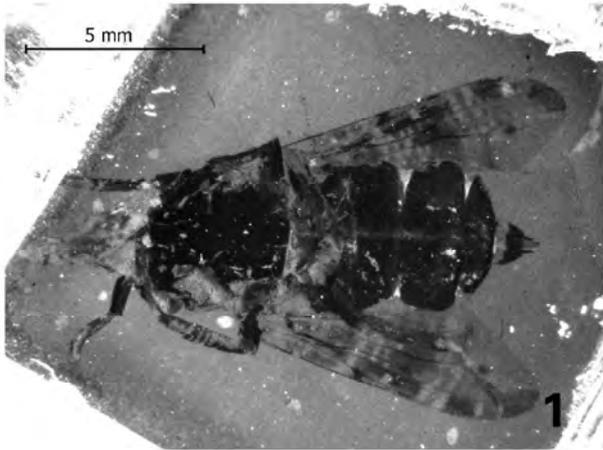
Fig. 8 - Syrphidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/21).



Tafel 9

Fig. 1 - Platystomatidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/17).

Fig. 2 - Stratiomyidae gen. et sp. indet. (SMNS 68000/37). Larve.



ANHANG

Anhang I: Tabelle 1: Räuber-Beute-Beziehungen

Anhang II: Abbildungsverzeichnis

Anhang III: Abkürzungen

Anhang IV: Glossar

| Ordnung | Unterordnung | Familie | Räuber von | Beute von |
|---------------|-----------------|-----------------------|---|--|
| Odonata | Zygoptera | | Insekten jeder Art | Wasserinsekten, Formicidae, Vespidae, Odonata |
| | Anisoptera | | Insekten jeder Art | Wasserinsekten, Formicidae, Vespidae, Odonata |
| Isoptera | | | | Formicidae, Odonata |
| Orthoptera | Ensifera | Tettigoniidae | | Formicidae, Asilidae, Bombyliidae (Eierparasitoid) |
| Psocoptera | | | | Neuroptera-Larven, Formicidae, Vespidae, Mymaridae, Thysanoptera |
| Thysanoptera | | | Psocoptera, Sternorrhyncha | Hymenoptera, Heteroptera |
| Hemiptera | Auchenorrhyncha | Cercopidae | | Diptera (Pipunculidae - Parasitoid) |
| | | Cicadidae | | Diptera |
| | | Cicadellidae | | Syrphidae, Pipunculidae |
| | Sternorrhyncha | Aphidoidea (Überfam.) | | Coleoptera, Raphidioptera, Diptera, Heteroptera, Hymenoptera |
| | | Psylloidea (Überfam.) | | Coleoptera, Raphidioptera, Diptera, Heteroptera, Hymenoptera |
| | Heteroptera | Saldidae | kleine Diptera | andere Heteroptera, Diptera |
| | | Corixidae | Larven andere Wasserwanzen und
niedere Dipteralarven | andere Wasserwanzen |
| | | Notonectidae | Larven andere Wasserwanzen | andere Wasserwanzen |
| | | Tingidae | | andere Heteroptera, Diptera |
| | | Lygidae | | andere Heteroptera, Diptera |
| | | Cydnidae | kleine Diptera | andere Heteroptera, Diptera |
| | | Pentatomidae | Larven von Landwanzen | andere Heteroptera, Diptera |
| Raphidioptera | | | Sternorrhyncha aller Art | Hymenoptera, Diptera |
| Neuroptera | Mantispoidea | | Insekten jeder Art | Hymenoptera |
| | Osmolyoidea | | Nematocera, Chironomidae (Diptera) | Hymenoptera, Heteroptera |
| Coleoptera | Carabidae | | Insektenlarven, Curculionidae | Hymenoptera |
| | Dytiscidae | | Wasserinsektenlarven | Mymaridae (Hymenoptera - Parasitoid) |
| | Chrysomelidae | | | Syrphidae (Diptera), Hymenoptera |
| | Coccinellidae | | Sternorrhyncha, Käferlarven | Hymenoptera, Diptera |
| | Curculionidae | | | Coleoptera |

| | | | | |
|-------------|-------------------------|-----------------|---|----------------------------------|
| | Anthicidae | | kleine Insekten | Hymenoptera, Diptera |
| | Buprestidae | | | Hymenoptera |
| | Dryopidae | | | Heteroptera, Diptera |
| | Cantharidae | | Sternorrhyncha, Insektenlarven | Hymenoptera, Diptera |
| | Hydrophilidae | | Larven niederer Diptera | Hymenoptera |
| | Staphylinidae | | Diptera, Diptera-Larven | Hymenoptera, Diptera |
| | | | | |
| Hymenoptera | Apocrita | Apidae | | Hymenoptera, Diptera, Coleoptera |
| | | Formicidae | Sternorrhyncha, Isoptera, Coleoptera, Hymenoptera | Hymenoptera, Neuroptera, Diptera |
| | | Mymaridae | Ektoparasitoid an Hemimetabolen, Psocoptera | Diptera, Hymenoptera |
| | | Eucoilidae | Ektoparasitoid an u.a. Diptera | Diptera, Hymenoptera |
| | | Braconidae | Parasitoid an Sternorrhyncha | Diptera, Hymenoptera |
| | | Ichneumonidae | Parasitoid an Holometbolen | Diptera, Hymenoptera |
| | | | | |
| Lepidoptera | | | | Hymenoptera, Diptera, Coleoptera |
| | | | | |
| Diptera | Culicomorpha (Infra O.) | Chaoboridae | | Coleoptera, Heteroptera |
| | | Culicidae | | Coleoptera, Heteroptera |
| | | Chironomidae | | Coleoptera, Heteroptera |
| | Bibiomorpha (Infra-O.) | Bibionidae | | Hymenoptera |
| | | Cecidomyiidae | Eier, Nymphen, Adulte von Aphiden | Hymenoptera |
| | | Ceratopogonidae | Larven anderer Wasserinsekten | Coleoptera, Heteroptera |
| | | Mycetophilidae | | Hymenoptera |
| | | Sciaridae | | Hymenoptera |
| | Tipulomorpha (Infra-O.) | Tipulidae | | Hymenoptera |
| | Brachycera | Asilidae | Insekten jeder Art | Hymenoptera |
| | | Bombyliidae | Parasitoide bei Ichneumon., Apidae, Lepidoptera | Hymenoptera |
| | | Empididae | Insekten jeder Art | Hymenoptera |
| | | Phoridae | Parasitoid an Hymenoptera, Isoptera, Diptera,
Coleoptera, Orthoptera | Hymenoptera |
| | | Pipunculidae | Parasitoid von Zikaden | Hymenoptera |
| | | Syrphidae | Parasitoid an Hymenoptera, Auchenorrhyncha, | Hymenoptera |
| | | | Crysomelidae (Coleoptera) | |
| | | Platystomatidae | Larven räuberisch | Hymenoptera |

Anhang II: Abbildungsverzeichnis

| | |
|---------|---|
| Titel | Bild vom heutigen Randecker Maar umrandet von fossilen Insekten aus den Maarsedimenten (Randecker Maar Fotografie mit freundlicher Genehmigung von „Schwäbische Alb Tourismus“, Fossilie Insekten: C. Joachim). |
| Abb. 1 | Lage des Randecker Maar. |
| Abb. 2 | Sedimentverteilung im Randecker Maar.
Geändert nach GREYER & GWINNER (1991). |
| Abb. 3 | Schematischer Querschnitt durch das Randecker Maar.
Geändert nach JANKOWSKI (1981). |
| Abb. 4 | Psocoptera fam., gen. et sp. indet.
(SMNS 68000/7). Flügeladerung |
| Abb. 5 | Aphididae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/13). Flügelzeichnung. |
| Abb. 6 | Pemphigidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/34). Flügelzeichnung. |
| Abb. 7 | Psyllidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/35). Flügelzeichnung. |
| Abb. 8 | Apini gen. et sp. indet
(SMNS 68005). Flügelzeichnung. |
| Abb. 9 | Bombini gen. et sp. indet
(SMNS 68000/28). Flügelzeichnung. |
| Abb. 10 | Eucoilidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/2). Flügelzeichnung. |
| Abb. 11 | Braconidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/11). Flügelzeichnung. |
| Abb. 12 | Ichneumonidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/14). Flügelzeichnung. |
| Abb. 13 | Lepidoptera fam., gen. et sp. indet
(SMNS 68000/16). Habituszeichnung. |
| Abb. 14 | Bibionidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/23). Flügelzeichnung. |
| Abb. 15 | Cecidomyiidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/10). Flügelzeichnung. |
| Abb. 16 | Mycetophilidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/24). Flügelzeichnung. |
| Abb. 17 | Tipulidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/15). Flügelzeichnung. |
| Abb. 18 | Asilidae gen. et sp. indet
(SMNS 68010/5). Flügelzeichnung. |
| Abb. 19 | Bombyliidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/6). Flügelzeichnung. |
| Abb. 20 | Empididae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/26). Flügelzeichnung. |
| Abb. 21 | Phoridae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/12). Flügelzeichnung. |
| Abb. 22 | Pipunculidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/25). Flügelzeichnung. |
| Abb. 23 | Syrphidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/21). Flügelzeichnung. |

- Abb. 24 Platystomatidae gen. et sp. indet
(SMNS 68000/17). Flügelzeichnung.
- Abb. 25 Absolute Häufigkeitsverteilung der Individuen
der beschriebenen Ordnungen.
- Abb. 26 Prozentuale Verteilung der nachgewiesenen
Ordnungen.

Anhang III: Abkürzungen

| | |
|-----------------|--|
| % | Prozent |
| & | und |
| °C | Grad Celsius |
| 1/3 | ein Drittel |
| 1/Rs | Erster Radialsektor |
| 1A | Analader 1 |
| 1M | Erste Medialzelle |
| 1R1 | Erste Radialzelle 1 |
| 2A | Analader 2 |
| A | Analader |
| A (vor Nummern) | Armbruster |
| Abb. | Abbildung |
| bm | basale Medialzelle |
| br | basale Radialzelle |
| bzw. | beziehungsweise |
| C | Costa |
| Ca | Calcium |
| ca. | circa |
| Cfa | humides, subtropisches Klima |
| cm | Zentimeter |
| c-sc | Querader zwischen Costa und Subcosta |
| Cu | Cubitus |
| CuA | Anteriore Verzweigung des Cubitus |
| CuA1, CuA2 | Anteriore Verzweigungen des Cubitus Anterior |
| CuP | Posteriore Verzweigung des Cubitus |
| cup | posteriore Cubitalzelle |
| d | Diskoidalzelle |
| d.h | das heißt |
| dm | distale Medialzelle |
| dm-cu | Querader zwischen der distalen Media und dem Cubitus |
| et | und |
| et al. | et alii |
| etc. | et cetera |
| fam. | Familie |
| Fig. | Figur |
| gen. | Gattung |
| indet. | unbestimmt |
| µm | Mikrometer |
| M | Media |
| m | Meter |
| M1, M2, M3, M4 | Posteriore Verzweigung der Media |
| MCR | Mutual Climate Range |

| | |
|----------------|---|
| m-cu | Querader zwischen Media und Cubitus |
| Mg | Magnesium |
| Mio. | Millionen |
| mm | Milimeter |
| Nr. | Nummer |
| pers. | persönliche |
| r | Querader zwischen den verzweigten Radia |
| R | Radius |
| R1 | Anteriore Verzweigung des Radius |
| R2, R3, R4, R5 | Posteriore Verzweigungen des Radius |
| r-m | Querader zwischen Radius und Media |
| Rs | Radialsektor |
| Sc | Subcosta |
| SM | Submarginalzelle |
| SMNS | Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart |
| sp. | Art |
| u.a | unter anderem |
| USA | Vereinigte Staaten von Amerika |
| usw. | Und so weiter |
| z.B. | zum Beispiel |

Anhang IV: Glossar

| | |
|---------------------|---|
| Alluvial | Geol. für "angeschwemmt". Meist im Zusammenhang mit angeschwemmten Land. |
| Anterior | Am Vorderende oder in Richtung des Kopfes gelegen. |
| Apikal | Auf die Spitze bezogen, an der Spitze von. |
| Apomorphie | Abgeleitetes Merkmal. Ein Merkmal, das im Vergleich zum Vorfahren der betrachteten Stammlinie neu erworben wurde. |
| Aragonit | Ein Mineral. Modifikation vom Calciumkarbonat. |
| Aragonitisch | Aus Aragonit bestehend. |
| Arculus | Eine an der Basis zwischen Radius und Cubitus sitzende Querader bei den Odonata. |
| Bitumen | „Erdpech“. Natürlich vorkommende Mixtur aus organischen Flüssigkeiten, die schwarz und klebrig ist. |
| Brackisch | Aus, von, mit Brackwasser. Salzgehalt: 0,1-1%. |
| Clypeus | Teil des Kopfschildes bei Insekten (Stirnplatte). Liegt mittig direkt über dem Labrum. |
| Corium | Teil der Hemielytren der Heteroptera. |
| Coxa | Hüfte. |
| Diatreme | Geol. Ausdruck für einen Vulkanschlot, der durch die explosive Energie gasgeladener Magma meist flachliegende, sedimentäre Gesteinsschichten der Erdoberfläche durchdringt. |
| Distal | Vom Körper weg gerichtet oder von Körpermitte entfernt liegend. |
| Dolomit | Bezeichnung für ein Calcium-Magnesium-Karbonat. Bei Karbonat-Gesteinen mit geringem Dolomitanteil, spricht man von dolomitischem Kalkstein. |
| Dorsal | Zum Rücken gehörig, rückenseitig. |
| Eozän | Vor etwa 55,8 Mio. bis vor etwa 33,9 Mio. Jahre. Zweite Serie des Paläogens. Es folgte das Oligozän und das Paläozän ging voraus. |

| | |
|--------------------------|---|
| Eusozial | Staaten bildend. |
| Eutroph | Nährstoffreich. Z.B. Gewässer mit hoher Produktion von Biomasse. |
| Euxinisch | Als euxinisch bezeichnet man sauerstoffarme oder -freie, schwarz gefärbte Schlämme am Boden von Gewässern. |
| Fazies | Gesamtheit aller Eigenschaften eines Gesteins, die auf seiner Entstehungsgeschichte beruhen. |
| Femur | Schenkel des Beines. |
| Fissur | Einkerbung, Rinne, Spalte. |
| Flagellomer | Segmentartige Unterteilung des Flagellum. |
| Flagellum | Der dritte, mehrgliedrige Teil der Antenne moderner Insekten.. Es sitzt auf dem Pedicellus und dieses auf dem Scapus. |
| Frons | Stirn des Insektenkopfes, Bereich oberhalb des Clypeus. |
| Gaster | Bei Formicidae (Hymenoptera) der breitere Teil des Abdomens hinter dem Petiolus. |
| Geotop | Vielgestaltige, erdgeschichtliche Gebilde der unbelebten Natur, die Erkenntnisse über die Entwicklung der Erde und der Entstehung des Lebens vermitteln. |
| Hygrophil | Feuchtigkeit liebend. |
| Hypolimnion | Dichte, unterste und bei 3,98 °C homogen kalte Wasserschicht eines geschichteten, stehenden Sees. |
| Karst | Landformen, die durch Auflösungen und Verwitterung von Gesteinen entstanden sind. |
| Labrum | Oberlippe bei Insekten. Stellt den vorderen Abschluss der Mundwerkzeuge dar. |
| Lakustrin | In Seen gebildet. |
| Laminite | Bezeichnet Sedimentgestein, das aus millimeterfeinen Lagen besteht. |
| Lapilli | Geol. für 2–64 mm große Auswürfe, die bei einem explosiven Vulkanausbruch gefördert werden. |
| Lateral | Die Seiten betreffend, seitlich. |
| Meracanthus | Dornenförmiger Auswuchs an den Metacoxae der Psyllidae (Hemiptera). |
| Meso | Griechische Vorsilbe. Bedeutet Mitte oder mittig. In Kombination mit anderen Worten um die mittige (oft zweite) Lage einer Struktur anzudeuten. |
| Mesozoikum | Vor 251 Mio. bis vor 65,5 Mio. Jahren. Wird in Trias, Jura und Kreide geliedert. Es folgt das Känozoikum und das Paläozoikum ging voraus. |
| Meta | Griechische Vorsilbe. Bedeutet hintere oder posterior. In Kombination mit anderen Worten um die posteriore (meist dritte) Lage einer Struktur anzudeuten. |
| Mikrite | Verfestigter Kalkschlamm mit Kalkpartikeln kleiner 0,062 mm. |
| Miozän | Vor etwa 23,03 Mio. bis vor etwa 5,33 Mio. Jahren. Es folgt das Pliozän, vorausgegangen ist das Oligozän. |
| Monophyletisch | Eine Gruppe hat eine gemeinsame Stammform und umfasst alle Untergruppen, die sich von dieser Stammform herleiten sowie die Stammform selbst. |
| Nodus | Markante kurze Querader im Vorder- und Hinterflügel bei Odonata. |
| Notopleurale Naht | Vertiefung die das Mesonotum vom Mesopleuron trennt. |
| Notum | Vorderer sklerotisierter Teil des Tergum. Gewöhnlich in Scutum und Scutellum unterteilt. |

| | |
|-----------------------------|--|
| Occiput | Posteriorer Teil des Kopfes. |
| Oligotroph | Nährstoffarm. Z.B. Gewässer mit niedriger Produktion von Biomasse |
| Oligozän | Vor etwa 33,9 Mio. bis vor etwa 23,03 Mio Jahren. Es folgte das Miozän, das Eozän ging voraus. |
| Paläozoikum | Vor 542 Mio. bis vor 251 Mio. Jahren. Es folgt das Mesozoikum. |
| Paraphyletisch | Eine Gruppe hat zwar eine gemeinsame Stammform, enthält aber nicht alle Gruppen eines Monophylums. |
| Perm | Vor etwa 299 Mio. bis vor etwa 251 Mio. Jahren. Es folgt die Trias, vorausgegangen ist das Karbon. |
| Petiolus | Schmäler, verdünnter Teil des Mesosomas. Normalerweise das 1. Segment des Metasomas. |
| Phytophag | Pflanzenfressend. |
| Pleuron | Lateraler Teil der Körpersegmente, üblicherweise der Thorakalsegmente. |
| Posterior | Hinter etwas, oder am hinteren Körperende gelegen. |
| Pro | Griechische Vorsilbe. Bedeutet Anfang oder anterior. In Kombination mit anderen Worten um die anteriore (oft erste) Lage einer Struktur anzudeuten. |
| Proboscis | Rüssel. Röhrenförmiges Organ zum Saugen von z.B. Nektar. |
| Prolegs | “Falsche Beine” bei Fliegenlarven. Sie helfen der Larve zu Krabbeln oder sich durch Erdreich zu bewegen. |
| Pronotum | Dorsale Fläche des 1. Thoraxsegmentes. |
| Propodeum | Bezeichnet bei Apocrita (Hymenoptera) das 1. Segment des Abdomens. Es verjüngt sich nach hinten und formt somit die charakteristische „Taille“. |
| Proximal | Zur Körpermitte hin gelegen. |
| Pterostigma | Flügelmal. Kleine, schmale, dunkle Zelle am äußeren Flügelrand Richtung Flügelspitze. |
| Pyroklastika | Alle lockeren oder verfestigten Ablagerungen von vulkanischen Auswurfprodukten. |
| Rostrum | Verlängerung des Kopfes, wie etwa die Verlängerung der Mundpartie. |
| Schlot | Geol. für einen mehr oder weniger senkrechten Aufstiegskanal von vulkanischen Produkten aus dem Erdinneren zu einem Eruptionszentrum an der Erdoberfläche. |
| Scopa | Schienenbürste bzw. Körbchenhaare, die dem Transport von Pollen dienen. |
| Scutellum | Der zweite und kleinere Rückenschild auf dem Thorax nach dem Scutum |
| Sedimentpetrographie | Gesteinskunde der Sedimente. |
| Setae | Körperhaare. |
| Sternit | Sklerotisiertes Segment auf der Unterseite des Abdomens. Unterabschnitt des Sternums. |
| Sternum | Der ventrale Abschnitt der Körpersegmente. |
| Stigma | Pterostigma |
| Synapomorphie | Gemeinsame Besitz einer Apomorphie auf der Ebene von Schwestertaxa. |
| Taphonomie | Lehre von der Entstehung von Fossilien. |
| Taphozönose | Gruppe fossiler Lebewesen, die im selberrn Fundhorizont einer Sedimentabfolge vorkommen. |
| Tarsus | Fuß. Bei Insekten der letzte, mehrgliedrige Teil des Beins. |
| Tergit | Sklerotisiertes Segment auf der Oberseite des Abdomens. Unterabschnitt des Ternums. |
| Tergum | Der dorsale Abschnitt der Körpersegmente. |

| | |
|----------------------|--|
| Tibia | Schienbein. Bei Insekten zwischen Femur und Tarsus. |
| Trias | Vor etwa 251 Mio. bis vor etwa 199,6 Mio. Jahren. Es folgte der Jura, das Perm ging voraus. |
| Trichobotrien | Einfaches Tastsinnesorgan bei vielen Arthropoden. |
| Tuffite | Feinkörniges, lockeres Mischsediment aus vulkanogenem Tuff und klastischen Sedimenten. |
| Tuff | Anhäufung zunächst lockerer fester Pyroklastika, die sich mit der Zeit verfestigen |
| Urogomphi | Mit den Cerci anderer Endopterygoten homologe Strukturen, die bei manchen Coleoptera-Larven dem 9. Abdominalsegment entspringen. |
| Ventral | Zum Bauch gehörig, bauchseitig. |
| Vulkanite | Durch rasche Abkühlung einer Gesteinsschmelze an der Erdoberfläche entstandenes Gestein. |