



REKONSTRUKCJE KLIMATYCZNE NA PODSTAWIE INKLUZJI

Jacek Szwedo
Iwona Kania

Czy na podstawie inkluzje można wnioskować o warunkach siedliskowych i warunkach klimatycznych, w których wyciekające z drzew żywice „tworzyły” bursztyny? Odpowiedź jest twierdząca, mimo wielu zastrzeżeń i wątpliwości. Przeprowadzając rekonstrukcje paleośrodowiskowe i paleoklimatyczne w oparciu o materiał inkluzji w bursztynie trzeba uwzględnić wtórny charakter większości złóż bursztynów. Trzeba uwzględnić też m.in. czas tworzenia się bursztynu, jego późniejszego transportu, ukształtowania terenu, wysokości nad poziomem morza i rekonstrukcji cieków wodnych. Pomocne są tu metody modelowania cyfrowego.

Wiele grup owadów współczesnych, uznawanych za „tropikalne” to w rzeczywistości relikty i formy potomne owadów, które kiedyś miały znacznie szersze zasięgi, zaś współczesne formy ‘borealne’ są potomkami owadów z cieplejszych okresów historii Ziemi.

Epizod *Azolla*

W środkowym i późnym eocenie, około 49 mln lat temu, rozpoczęło się ochładzanie klimatu Ziemi i ekspansja lądolodu Antarktydy. Jedną z przyczyn tego przełomu mógł być tzw. epizod *Azolla*. Ocean Arktyczny został odcięty barierą lądową od oceanu światowego, a jego wody uległy wysłodzeniu. Na-

CLIMATIC RECONSTRUCTIONS BASED ON INCLUSIONS

Jacek Szwedo
Iwona Kania

Can inclusions be used to determine the habitat and climatic conditions, where the resins flowing out from trees “created” amber? In spite of many caveats and doubts, the answer is affirmative. When carrying out paleo-environmental and paleo-climatic reconstructions based on amber inclusions, one needs to consider the secondary nature of most amber deposits. One also needs to consider such factors as the time it took the amber to form, its later transport, the topography of the land, altitude above sea level and the reconstruction of watercourses. Digital modelling methods are helpful here.

Many groups of contemporary insects considered to be “tropical” are in fact relics and descendant forms of insects which were once much more widespread, whereas the contemporary “boreal” forms are the descendants of insects from warmer periods in the Earth’s history.

The *Azolla* Episode

In the Middle and Late Eocene, ca. 49 million years ago, the Earth’s climate began to cool and the Antarctic continental glacier began to expand. One of the reasons for this revolution could be what is referred to as the *Azolla* Episode. A land barrier cut off the Arctic Ocean from the world ocean and its waters became more fresh. The Ocean became mas-

stąpiło masowe zasiedlanie oceanu przez paproć wodną z rodzaju *Azolla*, która wiązała atmosferyczny CO₂ (BRINKHUIS & SCHOUTEN 2006). Martwe szczątki tych wodnych paproci opadając na dno uwięziły w osadach morskich ogromne ilości węgla, co z kolei skutkowało spadkiem stężenia CO₂ z 3500 ppm do 650 ppm (spadek emisji o 80%), w wyniku czego doszło do obniżenia temperatury wód Oceanu Arktycznego z 13°C do współczesnych -2°C, a w rezultacie „przełączenia” klimatu z „cieplarnianego” na „zamrażarkowy”. Epizod *Azolla* trwał około 800 tysięcy lat, ale z jego skutki odczuwamy do dziś. Po tym wydarzeniu wystąpił długotrwały okres ochłodzenia, trwający z nielicznymi wahaniami przez około 15 mln lat, aż do późnego eocenu, a tropikalne warunki klimatyczne panujące wcześniej w średnich szerokościach geograficznych półkuli północnej już nigdy nie powróciły. Ochłodzenie klimatu w eocenie nadal postępowało, około 42–41 mln lat temu na półkuli południowej nastąpił krótki okres ocieplenia (BOHATY & ZACHOS 2003). Ten cieplejszy moment w dziejach Ziemi, znany jako środkowo-eoceńskie optimum klimatyczne (MECO – Middle Eocene Climatic Optimum) wystąpił, podobnie jak poprzednie epizody ocieplenia, po znacznym wzroście zawartości CO₂ w atmosferze (BOHATY & ZACHOS 2003, PEARSON 2010, DORIA *et al.* 2011). Wahania klimatyczne wywoływane i wzmacniane były m. in. przez zmiany tektoniczne, np. wypiętrzanie Tybetu, zamknięcie oceanicznej cyrkulacji wokółrównikowej, powstanie zimnego prądu wokółantarktycznego, a także zlodowacenie najpierw Antarktydy, później Arktyki (GARZIONE 2008, SIEGERT *et al.* 2008).

Powstanie złóż bursztynu w środkowo-eoceńskim optimum klimatycznym

W tym czasie, w eocenie powstawały złoża bursztynu bałtyckiego we wszystkich jego odmianach takich jak np. bursztyn bitterfeldzki, czy bursztyn ukraiński, ale także złoża innych żywic kopalnych jak bursztynu z Cambay (Indie), bursztynu z Oise (Francja) czy bursztynu z Fushun (Chiny). Z początków eocenu z czasów PETM

sively populated by the *Azolla* water fern, which bonded atmospheric CO₂ (BRINKHUIS & SCHOUTEN 2006). When they sank down to the bottom of the ocean, the dead remains of these water ferns trapped vast amounts of carbon in the marine sediment, which in turn led to a drop in CO₂ concentration from 3500 ppm to 650 ppm (an 80% emission drop), which in turn led to a drop in the temperature of the Arctic Ocean from 13°C to today’s -2°C and to a “switch” from a “greenhouse” climate to a “freezer” climate. The *Azolla* Episode lasted about 800,000 years and we feel its consequences to this day. This event was followed by a long period of cooling which lasted, with some fluctuation, for about 15 million years until the Late Eocene, while the tropical climatic conditions which had been prevalent earlier in the middle latitudes of the Northern Hemisphere were never to return. The cooling of the climate in the Eocene continued, while some 42–41 million years ago a short period of climate warming took place in the Southern Hemisphere (BOHATY & ZACHOS 2003). This warmer spell in the Earth’s history, known as the MECO – Middle Eocene Climatic Optimum – took place, just like the previous climate warming episodes, following a considerable spike in the CO₂ content in the atmosphere (BOHATY & ZACHOS 2003, PEARSON 2010, DORIA *et al.* 2011). These climatic fluctuations were caused and amplified by such factors as tectonic shifts, e.g. the uplift of Tibet, the closing of the equatorial oceanic circulation, the emergence of the cold Antarctic current and the glaciation of first Antarctica, then the Arctic (GARZIONE 2008, SIEGERT *et al.* 2008).

The origin of amber deposits in the Middle Eocene Climatic Optimum

At the time, in the Eocene, the deposits of all the varieties of Baltic Amber formed, including Bitterfeld Amber and Ukrainian Amber, but also the deposits of other fossil resins such as Cambay Amber (India), Oise Amber (France) or Fushun Amber (China). Oise Amber comes from the Early Eocene, from the time of the PETM. Fushun Amber

znany jest bursztyn pochodzący z Oise. Nieco później, prawdopodobnie tuż po wczesnoeocenicznym ochłodzeniu po PETM, po epizodzie *Azolla*, powstawał bursztyn z Fushun, a jeszcze później bursztyn bałtycki. Szczyt wydzielania ogromnych ilości żywicy przez występujące wówczas na Ziemi rośliny, często datowany jest na środkowo-eoceniczne optimum klimatyczne.

Różne typy lasów bursztynodajnych

Trzeba też podkreślić, że lasy, w których powstawała żywica zmieniona później w bursztyn reprezentowały różne typy, w zależności od położenia geograficznego i warunków, w których rosły, różne też były rośliny macierzyste żywicy. Bursztyn z Oise to sfosylizowana żywica drzewa okrytozalążkowego z rodziny brezykowatych *Caesalpiniaceae* (Fabales), bursztyn z Cambay pochodzi od żywicy drzew okrytozalążkowych z rodziny *Dipterocarpaceae*, bursztyn z Fushun od nagozalążkowego z rodziny cyprysowatych (*Cupressaceae*), a macierzysta roślina bursztynu bałtyckiego wciąż nie jest znana, ale wiadomo, że drzewa te należały do nagozalążkowych (NEL & BRASERO 2010, RUST *et al.* 2010, SZWEDO 2012, WANG *et al.* 2014).

Lasy „bursztynodajne” nie reprezentowały też jednego typu lasu, były to zwykle lasy tropikalne i paratropikalne, z przewagą drzew liściastych, jak i wiecznie zielone lasy mieszane czy mieszane lasy mezofityczne z dużym udziałem drzew szpilkowych i nagozalążkowych.

Czy w tej sytuacji na podstawie inkluzji można wnioskować o warunkach siedliskowych i warunkach klimatycznych, w których wyciekające z drzew żywice „tworzyły” bursztyn?

Dylemat Wheelera

Najwięcej informacji o inkluzjach owadów i innych inkluzjach organicznych można uzyskać na podstawie analizy wyników badań bursztynu bałtyckiego. Już ponad sto lat temu William Morton WHEELER (1910), w oparciu o badania nad mrówkami zaobserwował, iż rodzaje mrówek występujące obecnie w okolicach biegunów (np. *Leptothorax*)

formed somewhat later, probably right after the Early Eocene post-PETM cooling, following the *Azolla* Episode, while Baltic Amber formed even later than that. The peak of the vast production of resin by the plants of the day is often dated at the Middle Eocene Climatic Optimum.

Various types of amber-bearing forests

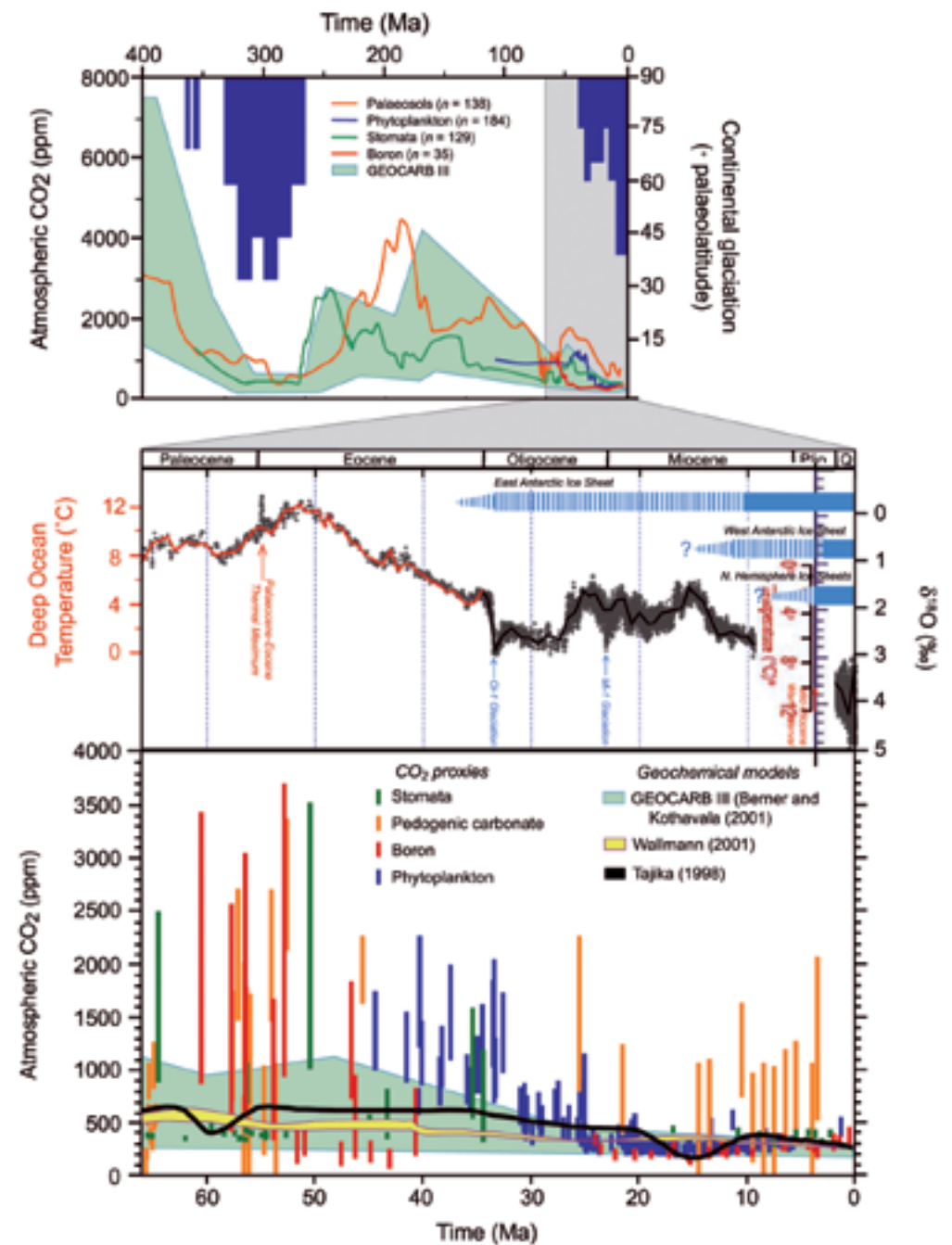
It also needs to be emphasised that the resin which later turned into amber originated from different types of forests, depending on their geographical location and the conditions in which they grew; the resins' parent plants were also diverse. Amber from Oise is the fossilised resin of an angiospermous tree of the family *Caesalpiniaceae* (Fabales), amber from Cambay comes from angiospermous trees of the family *Dipterocarpaceae*, amber from Fushun from gymnospermous trees of the cypress family (*Cupressaceae*), while the parent plant of Baltic amber still remains a mystery, although it is known to have been gymnospermous (NEL & BRASERO 2010, RUST *et al.* 2010, SZWEDO 2012, WANG *et al.* 2014).

The “amber” forests did not represent a single type of forest; they were usually tropical and paratropical forests with a majority of deciduous trees, as well as mixed evergreen forests or mixed mesophytic forests with a large share of coniferous and gymnospermous trees.

Can, therefore, an inference be made, based on inclusions, about the habitat and climatic conditions in which the resins flowed out of the trees to “create” amber?

Wheeler's Dilemma

The most information about insect inclusions and other organic inclusions can be inferred by analysing research on Baltic amber. As early as over a hundred years ago, based on his research on ants, William Morton WHEELER (1910) observed that the genera of ants found today in the polar regions (e.g. *Leptothorax*) co-exist in Baltic amber with exclusively tropical species (e.g. *Gesomyrmex*). Wheeler wrote: “The mixture of arctic and tropical



- 1 | Atmosferyczny CO₂ i zlodowacenia lądowe w czasie 400 milionów lat temu po współczesność. Pionowe niebieskie słupki oznaczają czas trwania i zasięg paleogeograficznego pokrywy lodowej. (Środek) Temperatura oceanu na podstawie zapisu izotopu 18O z głębokomorskich osadów otwornic bentosy. Jasnoniebieskie poziome linie oznaczają obecność pokrywy lodowej tak dużej jak współcześnie lub większej. Linie przerywane oznaczają efemeryczne pokrywy lodowe lub pokrywy mniejsze niż współcześnie. (Dół) Szczegółowy zapis zawartości CO₂ w atmosferze dla ostatnich 65 milionów lat.

Wg SOLOMON *et al.* (2007), zmienione

Atmospheric CO₂ and continental glaciation 400 Ma to present. Vertical blue bars mark the timing and palaeolatitudinal extent of ice sheets. (Middle) Global compilation of ocean temperature based on deep-sea benthic foraminifera 18O isotope records. Light blue bars solid bars represent ice sheets of modern or greater size, while the bars are dashed, they represent periods of ephemeral ice or ice sheets smaller than present. (Bottom) Detailed record of CO₂ for the last 65 Myr.

After SOLOMON *et al.* (2007), modified

współwystępują w burszynie bałtyckim z przedstawicielami wyłącznie tropikalnymi (np. *Gesomyrmex*). Wheeler pisał: „Mieszanka form arktycznych i tropikalnych w burszynie, szczególna cecha, która charakteryzuje tak inne owady i rośliny, w stopniu nie mniejszym niż Formicidae, nie została w satysfakcjonujący sposób wytłumaczona.” Proponowane były różne tłumaczenia tej tezy, znanej jako dylemat Wheelera, najbardziej przekonująca wydaje się propozycja przedstawiona przez ARCHIBALD & FARRELLA (2003), którzy zasugerowali, że przyczyną „mieszanego” charakteru tafocenozy burszyny bałtyckiego, w skład której weszły elementy tropikalne i borealne, była większa jednorodność klimatu w eocenie i niższe różnice temperatur sezonowych.

Hipoteza Janzena

Owady zachowane w burszynie są liczne i bardzo zróżnicowane. Jednym z powodów tak silnego zróżnicowania mogło być zjawisko, które określane jest mianem hipotezy Janzena (1967). Sformułowana została ona następująco: „Ta sama różnica wysokości pomiędzy dnem doliny a przełęczą (w różnych szerokościach geograficznych) stanowi większą fizjologiczną barierę dla migracji i w konsekwencji prowadzi do większego zróżnicowania w tropikach w porównaniu ze strefą umiarkowaną”. Hipoteza ta była dyskutowana zarówno w odniesieniu do faun współczesnych (GHALAMBOR *et al.* 2012) jak i kopalnych (ARCHIBALD *et al.* 2013). Burszyna bałtycki, tworzący się na obszarze Fenno-Sarmacji, powstawał również na obszarach górskich i podgórskich (POPOV *et al.* 2004; CLOETINGH *et al.* 2005), stąd obserwowane zróżnicowanie i mieszany charakter tafocenozy burszyny bałtyckiego mogą być związane z hipotezą Janzena. Trzeba pamiętać o tym, że tafocenoza burszyny bałtyckiego zawiera materiał wymieszany, znajdujący się na złożach wtórnych (SZWEDO & SONTAG 2009). Wyciekająca żywica jest pułapką selektywną, nie wszystkie formy obecne w ekosystemie mają szansę być w niej zatopione, a te, które wpadły w pułapkę nie zawsze się zachowują, zaś nawet te uwięzione w burszynie mogą

forms in the amber, a peculiarity which characterises other insects and plants no less than the *Formicidae*, has not been satisfactorily explained.” Various explanations for this thesis, known as Wheeler’s Dilemma, have been put forward, the most convincing of which seems to be that by ARCHIBALD & FARRELL (2003), who suggested that the reason for the “mixed” nature of the Baltic amber taphocenosis, which includes tropical and boreal elements, was the greater uniformity of the Eocene climate and smaller seasonal temperature differences.

The Janzen Hypothesis

There are many insects preserved in amber and they are very diverse. One of the reasons for such great diversity could be the phenomenon known as the Janzen Hypothesis (1967). It was formulated in this way: “The same elevation difference (at different latitudes) between a valley bottom and a mountain pass would constitute a stronger physiological dispersal barrier and consequently promote greater beta diversity in the tropics compared to temperate latitude.” This hypothesis has been discussed relevant to both contemporary (GHALAMBOR *et al.* 2012) and fossil (ARCHIBALD *et al.* 2013) fauna. Baltic amber, which formed in Fenno-Sarmatia, also developed in mountainous and foothill areas (POPOV *et al.* 2004; CLOETINGH *et al.* 2005), which is why the observed diversity and mixed character of the amber may be related to the Janzen Hypothesis. One should remember that the Baltic amber taphocenosis contains mixed material found in secondary deposits (SZWEDO & SONTAG 2009). Flowing resin is a selective trap, not all forms present in an ecosystem would become embedded in it, and those that did fall into the resinous trap were not always preserved, while even those that did get trapped in the amber may have been destroyed during its formation process (ZHERIKHIN *et al.* 2009). The road from a biota to a collection is long and complicated. However, it is palaeontology’s aim to most fully reconstruct the original state, with the end result of this “sifting” as its basis. Taphonomy turns palaeontology from a hodgepodge of diverse data about

ulec zniszczeniu w trakcie formowania się burszyny (ZHERIKHIN *et al.* 2009). Droga od bioty do kolekcji jest długa i skomplikowana, jednak cel paleontologii polega na tym, żeby można jak najlepiej rekonstruować stan pierwotny, mając jako podstawę końcowy rezultat „przesiewania”. Tafonomia przestacza paleontologię ze zbiorowiska różnorodnych danych o organizmach kopalnych w naukę o biotopach minionych czasów. Inkluzje w żywicach kopalnych są ważnym źródłem informacji paleontologicznej, bardzo tafonomicznie odrębnym od wszystkich innych (ZHERIKHIN *et al.* 2009).

Stanowisko Menat we Francji

Czy w przypadku pozostałych stanowisk owadów kopalnych, o tym samym co burszyna bałtycki, bądź podobnym wieku możemy mówić o tzw. mieszance form borealnych i (sub)tropikalnych? Czy obecność i liczba okazów owadów reprezentujących poszczególne grupy może pomóc w rekonstrukcji warunków klimatycznych? Do tej pory znamy kilka bogatych stanowisk owadów kopalnych z eocenu, o różnym bądź zbliżonym wieku do wieku tafocenozy burszyny bałtyckiego. Najstarsze z nich, to stanowisko Menat we Francji, pochodzące z końca paleocenu. Zachowały się w nim liczne odciski owadów, w większości spokrewnione z współczesnymi owadami występującymi w strefach subtropikalnej i tropikalnej. Wciąż jednak stosunkowo niewiele wiadomo o owadach kopalnych z Menat. Nieco młodsze pochodzące z wczesnego eocenu stanowisko Fur i Ølst (Mo-clay) w Danii, jest bardzo bogate, z bardzo liczną reprezentacją owadów ‘tropikalnych i subtropikalnych’ (RUST 1999). Co ciekawe, poza dowodami tafonomicznymi, niewielka ilość odnalezionych tu mszyc, przemawia za bardziej ciepłym i wilgotnym klimatem panującym w okresie tworzenia się tych skamieniałości.

Inkluzje w burszynie z Oise

Burszyna z Oise we Francji pochodzi z tego samego czasu, co osady formacji Fur i Ølst, wyraźnie dominują w nim formy ciepłolubne, tropikalne. Wśród inkluzji w burszynie z Oise niemal nie ma

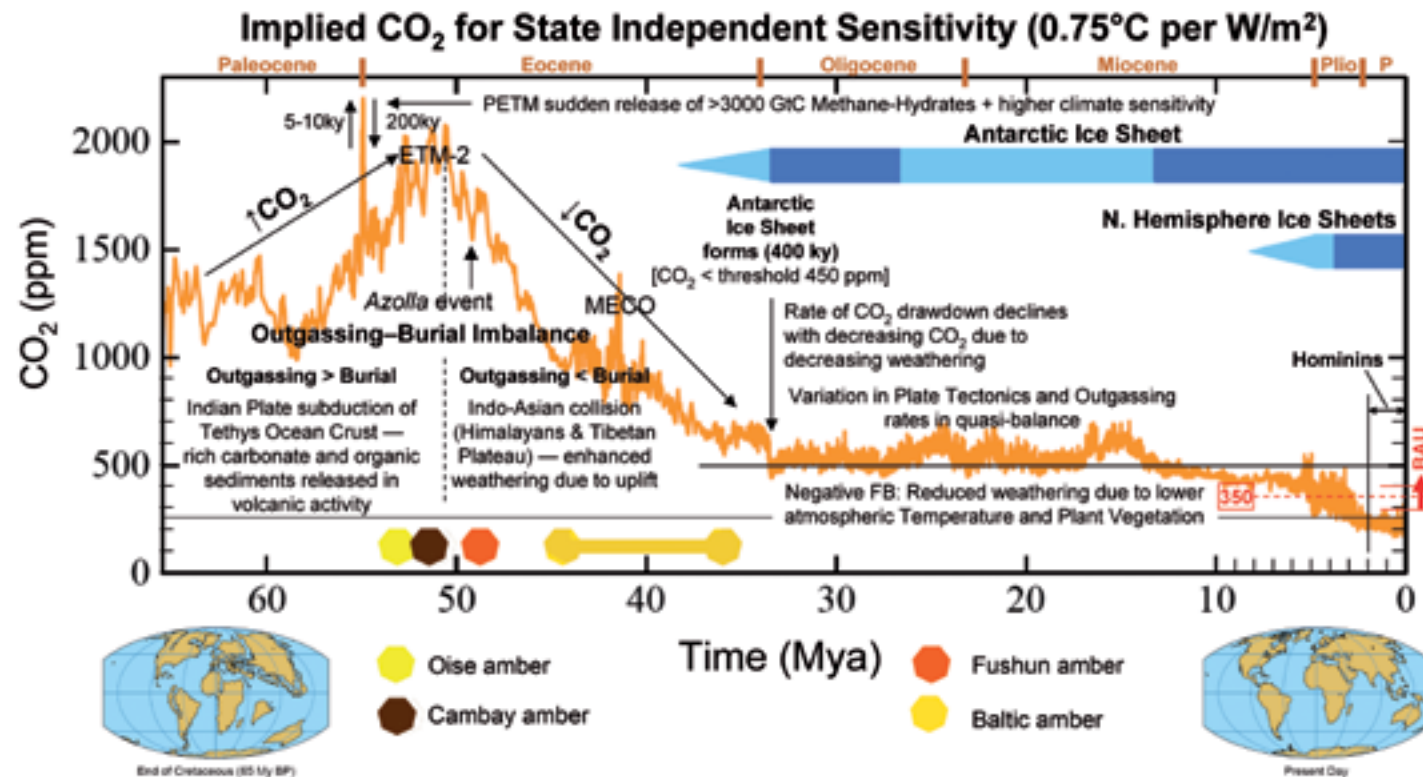
fossil organisms into a science of the biotopes of a long-gone time. The inclusions in fossil resins are an important source of paleontological information, taphonomically very distinct from any others (ZHERIKHIN *et al.* 2009).

The Menat site in France

Can one speak of a mixture of boreal and (sub)tropical forms in the case of other sites with fossil insects which are the same or a very similar age to Baltic amber? Can the presence and number of specimens of insects that represent distinctive groups help in reconstructing the climatic conditions of the time? To date we know of several rich sites with fossil insects from the Eocene, of a different or similar age to the age of the Baltic amber taphocenosis. The oldest of these, which comes from the late Palaeocene, is located in the Menat site in France. The site contains many imprints of fossil insects, most of them related to contemporary insects living in subtropical and tropical zones. However, comparatively little is yet known about the fossil insects from Menat. The somewhat younger Early Eocene Fur and Ølst (Mo-clay) site in Denmark is very rich and has a very abundant representation of ‘tropical and subtropical’ insects (RUST 1999). Interestingly enough, besides the taphonomic evidence, the small number of aphids found here points to a warmer and more humid climate prevalent when these fossils formed.

Inclusions in Oise amber

The amber from Oise, France comes from the same period as the deposits from the Fur and Ølst formation and its inclusions are clearly dominated by thermophilic tropical forms. The Oise amber inclusions contain hardly any aphids but very numerous whiteflies (DROHOJOWSKA & SZWEDO 2013). This large number and great diversity of whiteflies (Aleyrodidae) is evidence of a clearly (sub)tropical climate of the biota of the Oise amber-bearing forest. Today, aphids are numerous and highly diverse in the cool temperate climate zone (chiefly in the northern hemisphere), while there are not many



- 2 Czas powstawania eoceńskich bursztynów i zmiany poziomu atmosferycznego CO₂ w kenozoiku oraz zjawiska geologiczne i geochemiczne wpływające na globalne temperatury. Wg ROUTLEDGE (2013), zmienione. Origin of Eocene ambers and global atmospheric CO₂ levels during the Cenozoic, and geological and geochemical events influencing global temperatures. Afer ROUTLEDGE (2013), modified

mszyc, za to bardzo liczne są mączliki (DROHOJOWSKA & SZWEDO 2013). Znaczna liczba i zróżnicowanie mączlików (Aleyrodidae) świadczy o wyraźnie (sub)tropikalnym klimacie biot lasu bursztynowego Oise. W faunie współczesnej mszycy są liczne i mocno zróżnicowane w strefie umiarkowanej i chłodnej (głównie na półkuli północnej), zaś liczba mączlików jest w tej strefie niewielka. Przeciwnie, w strefach subtropikalnej i tropikalnej liczba gatunków mączlików i ich zróżnicowanie jest bardzo wysokie, zaś tylko wyspecjalizowane grupy mszyc obecne są w tych strefach klimatycznych (BINK-MOENEN & MOUND 1990, DIXON *et al.* 1987, HEIE 1994).

Drugą grupą owadów jednoznacznie świadczą o znacznie wyższych temperaturach w lasach

whiteflies in this zone. By contrast, the number and diversity of whiteflies in the subtropical and tropical zones are very high, whereas only specialised groups of aphids live in these climate zones (BINK-MOENEN & MOUND 1990, DIXON *et al.* 1987, HEIE 1994). Termites are the second group of insects that are clear evidence of much higher temperatures in the amber-bearing forests of Fenno-Sarmatia than the present-day temperatures in the Scandinavian Peninsula. The representatives of four families of termites – Isoptera (ENGEL *et al.* 2007), found to date in Baltic amber, have got extant cousins in today's tropics and subtropics. Besides the presence of termites, the much warmer climate when Baltic amber formed is also evidenced the occur-

bursztynowych Fenno-Sarmacji niż współczesne temperatury Półwyspu Skandynawskiego to termity. Przedstawiciele czterech rodzin termitów – Isoptera (ENGEL *et al.* 2007), obecność których stwierdzono dotychczas w bursztynie bałtyckim mają swych wciąż żyjących krewniaków w subtropikach i tropikach świata współczesnego. Podobnie jak obecność termitów, występowanie ich krewniaków – karaczanów (Blattodea) i modliszek (Mantodea) w bursztynie bałtyckim świadczą o znacznie cieplejszym klimacie w momencie tworzenia się tej fosylnej żywicy. Inną grupą o wyraźnie „ciepłolubnym” rodowodzie są gladiatorki Mantophasmatidae (Notoptera) – owady po raz pierwszy odkryte wśród inkluzji w bursztynie bałtyckim, później odnalezione na różnych stanowiskach w Republice Południowej Afryki i Namibii, a niedawno wśród jurajskich skamieniałości w północno-wschodnich Chinach (ARILLO & ENGEL 2006; HUANG *et al.* 2008).

Rozsiedlenie owadów w okresie tworzenia się bursztynu bałtyckiego

Należy również pamiętać o czynnikach, które wpływały na rozsiedlenie owadów w okresie tworzenia się bursztynu bałtyckiego i innych żywic kopalnych. Po pierwsze, bursztyn bałtycki tworzył się przez wiele milionów lat, na ogromnym obszarze geograficznym, o bardzo zróżnicowanych warunkach środowiskowych, różnej szerokości geograficznej, wysokości nad poziomem morza, nasłonecznieniu i opadach, itp. Dlatego też, nie powinna dziwić obecność wśród inkluzji w bursztynie bałtyckim obecność form, których współcześni krewniacy występują np. w górach strefy subtropikalnej czy w strefie umiarkowanej. Przyczyny takiej różnorodności mogą być różne – zmiana wymagań i dostosowanie się do bardziej surowych współczesnych warunków klimatycznych, wynikająca być może już z preferencji siedliskowych form eoceńskich, które mogły występować na dalekiej północy lasów bursztynowych czy w obszarach górskich i podgórskich. Przykładem takiej grupy mogą być piewiki z podrodziny Bathysmatophorinae (Hemiptera: Cicadellidae), poza inkluzjami

rence of their cousins: cockroaches (Blattodea) and mantises (Mantodea) in the fossil resin. Another group of clearly thermophilic provenance are the Mantophasmatidae gladiator (Notoptera) – insects that were first discovered in Baltic amber inclusions and later found in various sites in South Africa and Namibia, and recently among the Jurassic fossils in north-eastern China (ARILLO & ENGEL 2006; HUANG *et al.* 2008).

The dispersal of insects during the period of the forming of Baltic amber

One should also remember about the factors, which had an impact on the dispersal of insects at the time when Baltic amber and other fossil resins formed. First of all, Baltic amber formed over many millions of years across an enormous geographical area under very diverse environmental conditions, at various latitudes, altitudes above sea level, insolation, precipitation etc. Therefore, it should come as no surprise that Baltic amber inclusions contain forms whose present-day cousins live e.g. in subtropical mountains or temperate climate zones. The reasons for such a diversity may be manifold – a change in requirements and adaptation to the more severe present-day climatic conditions, resulting perhaps already from the habitat preferences of the Eocene forms, which might have lived in the far north of the amber-bearing forests or in mountainous and foothill areas. An example of such a group are the leafhoppers of the sub-family Bathysmatophorinae (Hemiptera: Cicadellidae) which, besides in Baltic amber inclusions, are found today in isolated sites in northern Finland, in the mountainous and foothill areas of Central Asia, the Far East and the North American West Coast (SZWEDO 2005). Fossil and contemporary snakeflies (Raphidioptera) of the families Raphidiidae and Inocelidae also have a similar dispersal (ASPÖCK 1998). Sometimes the interpretation of the habitat links between fossil forms in Baltic amber and contemporary forms is highly complicated. Short-palped crane flies (Limoniidae) of the genus *Dicranomyia* are an example of this. A few

w bursztynie bałtyckim, współcześnie występujące na izolowanych stanowiskach w północnej Finlandii, na obszarach górskich i podgórskich Azji Środkowej, Dalekiego Wschodu i zachodniego wybrzeża Ameryki Północnej (SZWEDO 2005). Podobne rozszedlenie mają też kopalne i współczesne wielbłądki (Raphidioptera) z rodzin Raphidiidae oraz Inocelidae (ASPÖCK 1998). Czasami interpretacja powiązań siedliskowych pomiędzy formami kopalnymi, z bursztynu bałtyckiego i współczesnymi jest bardzo skomplikowana. Przykładem mogą być muchówki sygaczowate (Limoniidae) z rodzaju *Dicranomyia*. Nieliczne gatunki znane są z bursztynu bałtyckiego (KANIA *et al.* 2013), zaś ponad 1000 gatunków współcześnie występuje w różnych regionach geograficznych. Chociaż dostępne dane na temat biologii tych muchówek nie są jednoznaczne, wiele wskazuje, że w regionach subtropikalnych i tropikalnych preferują one siedliska górskie.

Liczne występowanie w bursztynie bałtyckim mszyc (HEIE & WEGIEREK 2011) może mieć wielorakie przyczyny: preferowane nieco chłodniejsze stanowiska, np. w górach i jednocześnie znacznie większe prawdopodobieństwo uwięzienia w żywicy owadów niewielkich, licznie występujących i często przenoszonych przez prądy powietrzne lub masowe występowanie w eoceńskich okresach ochłodzenia, np. w czasie epizodu Azolla.

Muchówki i mszyce w bursztynie z Fushun

Muchówki i mszyce to dwie grupy owadów, które dominują wśród inkluzji w bursztynie z Fushun. Bursztyn ten powstawał najprawdopodobniej w czasie epizodu Azolla lub tuż po jego zakończeniu, stąd znacznie liczniej reprezentowane są w nim formy o mniejszych wymaganiach termicznych, zaś formy ciepłolubne (np. karaczany) są spotykane bardzo rzadko (WANG *et al.* 2014). Jednocześnie, w przypadku bursztynu z Fushun, wyraźnie większy wpływ na zachowanie owadów w postaci inkluzji mogła mieć wyraźna sezonowość klimatu tego obszaru w okresie tworzenia się bursztynu.

Geologiczną historię globu ziemskiego, sięgającą 4,54 miliarda lat wstecz, tworzą okresy mniej

species are known from Baltic amber (KANIA *et al.* 2013), whereas there are over 1000 species living today in various geographical regions. Even though the available information on the biology of these dipterans remains ambiguous, there is much to indicate that in subtropical and tropical regions, they prefer mountainous habitats.

There may be many diverse reasons for the numerous occurrences of aphids in Baltic amber (HEIE & WEGIEREK 2011): their preference for somewhat colder habitats, e.g. in mountainous areas, the much higher probability of smaller and numerous insects that were often carried by air currents being trapped in resin and their mass occurrence during the Eocene cooling periods, e.g. during the Azolla Episode.

Dipterans and aphids in Fushun amber

Dipterans and aphids are two groups of insects that dominate among Fushun amber inclusions. Most likely, this amber formed during the Azolla Episode or right after it had ended, which is the reason why it contains significantly more forms with lesser thermal requirements, whereas thermophilic forms (such as cockroaches) are very seldom found (WANG *et al.* 2014). At the same time, in the case of Fushun amber, the clear seasonality of the climate of this area when the amber formed could have had a much greater impact on the preservation of the insects in the form of inclusions.

The Earth's geological history, which dates back to 4.54 billion years ago, consists of periods of more or less clear, sometimes even dramatic environmental fluctuations, including climate change. It is almost certain that life appeared on Earth relatively early, probably within the first 700 million years of the planet's existence. Today, palaeontologists assume that life began between 4.4 and 4.2 billion years ago (HEDGES & KUMAR 2009, WACEY 2009) and assumed the form of prokaryotic organisms shortly afterwards. This dating is based on so-called molecular clocks. These, however, are not always precise (DONOGHUE & BENTON 2007).

i bardziej wyraźnych, czasem wręcz dramatycznych wahań środowiska, w tym także zmian klimatycznych. Jest niemal pewne, że życie pojawiło się na Ziemi stosunkowo wcześnie, prawdopodobnie w ciągu pierwszych 700 mln lat jej istnienia. Obecnie paleontolodzy przyjmują, że życie powstało pomiędzy 4,4 a 4,2 mld lat temu (HEDGES & KUMAR 2009, WACEY 2009) i wkrótce potem osiągnęło formę organizmów prokariotycznych. Datowanie to oparte jest na tak zwanych zegarach molekularnych, jednak nie zawsze precyzyjnych. (DONOGHUE & BENTON 2007).

Skamieniałości najstarszych organizmów

Zupełną pewnością dotyczącą momentu pojawienia się życia na Ziemi dają nam skamieniałości najstarszych organizmów. I tu napotykamy pewne ograniczenia związane przede wszystkim z pojawiającymi się lukami w zapisie kopalnym, powodującymi, że znalezienie szczątków pierwszych osobników jakiegokolwiek gatunku staje się bardzo trudne lub niemal niemożliwe. Zatem można przypuszczać, że życie na Ziemi powstało wcześniej niż mówi nam o tym datowanie oparte na wieku najstarszych znanych szczątków organicznych (DONOGHUE & BENTON 2007). Skały liczące ponad 3,5 mld lat są zwykle zmetamorfizowane (przeobrażone), co oznacza, że żadne szczątki organiczne nie mogły się w nich zachować. Wyjątek stanowią tzw. granitoidy, skały które nie uległy procesom metamorficznym ale tutaj też nie znajdziemy skamieniałości. Prawda leży zapewne gdzieś pośrodku, pomiędzy datowaniami uzyskanymi z wykorzystaniem zegarów molekularnych a znaleziskami paleontologicznymi. Najstarsze skamieniałości organiczne liczą około 3,49 mld lat i pochodzą z terenu dzisiejszej północno-zachodniej Australii (WACEY 2009). Nie oznacza to jednak, że nigdy nie uda się nam znaleźć śladów życia na Ziemi starszych niż 3,5 mld lat. Liczące ponad 3,7 mld lat skały z jednostki Isua na Grenlandii niosą pierwsze geochemiczne ślady życia na Ziemi, dane wskazują również na udział organizmów żywych w trakcie powstawania tych skał, jednych z najstar-



3 Muchówka sygaczowata *Dicranomyia (Dicranomyia) alexandri* KANIA, 2013 (Limoniidae) z bursztynu bałtyckiego
Short-palped crane fly *Dicranomyia (Dicranomyia) alexandri* KANIA, 2013 (Limoniidae) from Baltic amber

The fossils of the oldest organisms

The absolute certainty about the moment when life began on Earth is provided by looking at the fossils of its oldest organisms. Here, we encounter certain limitations related primarily to the gaps that appear in the fossil record which make finding the fossils of any first individuals of any species very difficult or even almost impossible. Therefore, one may assume that life on Earth began earlier than the dating based on the age of the oldest known organic remains tells us (DONOGHUE & BENTON 2007). Any rock that is over 3.5 billion years old has been usually metamorphosed (transformed), which means that no organic remains could survive in them. The exception here are the so-called granitoids – rocks that did not undergo the processes of metamorphosis. However, we will not find any fossils in them either. The truth certainly resides somewhere in between the dating obtained with molecular clocks and paleontological finds.

szych na całej planecie (NUTMAN *et al.* 2010, CZAJA *et al.* 2013).

Ślady wahań klimatycznych

W ciągu ostatnich dwu miliardów zaobserwowano znaczne wahania klimatyczne, Ziemia zmieniła się z lodowatej śnieżnej kuli po gorącą cieplarnię (STANLEY 2009). Ślady wahań klimatycznych zawarte są w pokładach geologicznych, takich jak złoża soli, gipsów i piaskowców, pokłady węgla kamiennego, formy i osady pozostawione przez lądolody, itd., ale także kopalnych pozostałościach roślin i zwierząt, pyłkach, osadach planktonu, oraz w różnicach zawartości izotopów tlenu i węgla w osadach. ROYER (2006), podczas swoich badań,

The oldest organic fossils are ca. 3.49 billion years old and come from what today is north-western Australia (WACEY 2009). However, this does not mean that we will never find any traces of life on Earth older than 3.5 billion years. The over 3.7 billion-year-old rocks from the Isua Belt in Greenland contain the first geochemical traces of life on Earth; the data also indicates the presence of living organisms during the formation of these rocks, which are some of the oldest on the entire planet (NUTMAN *et al.* 2010, CZAJA *et al.* 2013).

Traces of climate fluctuation

Significant climate fluctuations have been observed over the last two billion years; the Earth



4 | Piewik Cicadellidae: Bathysmatophorinae z bursztynu bałtyckiego
Leafhopper Cicadellidae: Bathysmatophorinae from Baltic amber

przeprowadziła analizy 490 zbiorów danych pośrednich (tzw. proxy), które pozwoliły odtworzyć zmieniające się stężenia CO₂ w atmosferze w eonie zwanym fanerozoikiem, obejmującym ostatnie 540 milionów lat.

Od świata-cieplarni do świata-zamrażarki

Klimat zmieniał się w zależności od wielu czynników. Globalne temperatury wahały się w odpowiedzi na zmiany stężenia CO₂ i innych gazów cieplarnianych w atmosferze, wzmożonego wulkanizmu, zmieniającego się układu tektonicznego płyt kontynentalnych, przemieszczania się wód oceanicznych, a także pionowej i poziomej cyrkulacji mas atmosferycznych.

Ostatnie 66 mln lat, przypadających na paleogen i neogen, to czas intensywnych, wielokrotnych zmian klimatycznych i okres przejścia od warunków „świata-cieplarni”, bez pokryw lodowych tzw. greenhouse, do „świata-zamrażarki”, zlodowaczonego tzw. icehouse, w którym powstawały lądolody. W tym czasie kształtował się świat współczesny, rozkład mórz i lądów, jak i zasiedlająca go fauna i flora. Od początków paleogenu klimat na Ziemi stopniowo się ochładzał, lecz zdarzały się epizody tak ciepłe, że Alaskę i Grenlandię porastały palmy.

Momenty ocieplenia

Na przełomie paleocenu i eocenu, około 56 mln lat temu miało miejsce tak zwane paleoceńsko-eoceńskie maksimum termiczne (Paleocene-Eocene Thermal Maximum – PETM). Zjawisko to trwało dość krótko, bo około 200 tysięcy lat. W tym czasie nastąpił wzrost temperatury wód oceanicznych aż o 6°C, w Arktyce temperatura dochodziła wówczas do 22°C (RÖHL *et al.* 2007, ZACHOS *et al.* 2008). Organizmy tropikalne, zarówno morskie, jak i lądowe, przesunęły swój zasięg występowania w rejony biegunów (RÖHL *et al.* 2000, SLUIJS *et al.* 2009).

W oceanie, aż do strefy okołobiegunowej, doszło do masowego zakwitów ciepłolubnego rodzaju *Apectodinium* – roślinnego planktonu z gromady Dinoflagellata. Wtedy też wymarło 30–50 procent bentosu, organizmów żyjących na dnie mórz, a tak-

would turn from an icy snowball to a hot greenhouse (STANLEY 2009). The traces of these climate fluctuations can be found in geological strata, such as salt, gypsum and sandstone deposits, hard (bituminous) coal beds, forms and sediments left by glaciers etc., but also in the fossil remains of plants and animals, pollen, plankton deposits and in the differences in oxygen and carbon isotope content in the sediments. In his research, ROYER (2006) analysed 490 collections of proxy data, which allowed her to reconstruct the changing CO₂ content in the atmosphere in the geologic eon called the Phanerozoic, which covers the last 540 million years.

From Greenhouse Earth to Icehouse Earth

The climate would change due to a variety of reasons. Global temperatures would vary depending on changes in the concentration of CO₂ and other greenhouse gases in the atmosphere, intensified volcanic activity, tectonic shifts in the arrangement of the continental plates, movement of the ocean waters, and the vertical and horizontal circulation of atmospheric masses.

The last 66 million years, which include the Paleogene and Neogene periods, were a time of intense, recurring climatic changes and a time when the Earth would turn from a greenhouse world without ice caps, to a glacial icehouse world with continental glaciers. This is when our contemporary world, the arrangement of its seas and lands, and the fauna and flora that inhabited it, developed. From the beginning of the Palaeogene, the Earth's climate gradually cooled. However, there were incidents of such warmth that Alaska and Greenland were covered with palm trees.

Warmer spells

Some 56 million years ago, at the turn of the Palaeocene and the Eocene, Palaeocene-Eocene Thermal Maximum (PETM) took place. This phenomenon did not last long, only ca. 200,000 years. In this period, the temperature of the ocean waters rose by as much as 6°C, with the temperature in the Arctic reaching as much as 22°C (RÖHL *et al.* 2007,

że koralowców i niektórych gatunków otwornic (McINERNEY & SMITH 2011). Przyczyn tego globalnego ocieplenia upatruje się w uwolnieniu do oceanów i atmosfery gazów cieplarnianych zawierających węgiel (C) w postaci dwutlenku węgla i metanu, co było związane z topnieniem hydratów metanu na dnie oceanów na skutek rozpadu superkontynentu Pangei (BITZE & MAROTZKE 2002, HIGGINS & SCHRAG 2006). Kolejny okres ocieplenia miał miejsce później, około 53,7 mln lat temu możemy mówić o tzw. eoceńskim maksimum termicznym – ETM-2 (LOURENS *et al.* 2005, NICOLO *et al.* 2007, SLUIJS *et al.* 2009, STAP *et al.* 2010). Nieco później występowały krótsze okresy ocieplenia, następujące po sobie 53,6 mln lat temu, 53,3 mln lat temu, 52,8 mln lat temu. Pojawiające się 59–50 milionów lat temu momenty ocieplenia w dziejach Ziemi, określane jako tzw. wczesno-eoceńskie optimum klimatyczne (EECO – Early Eocene Climatic Optimum) były najcieplejszymi w erze kenozoicznej.

Piśmiennictwo

- ARCHIBALD S.B., GREENWOOD D.R., MATHEWES R.W. (2013) Seasonality, montane beta diversity, and Eocene insects: Testing Janzen's dispersal hypothesis in an equable world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **371**, 1–8. doi:10.1016/j.palaeo.2012.10.043
- ARILLO A., ENGEL M.S. (2006) Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *American Museum Novitates*, **3539**, 1–10.
- ASPOCK H. (1998) Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: Updated facts and new hypothesis. *Acta Zoologica Fennica*, **209**, 33–44.
- BICE K.L., MAROTZKE J. (2002) Could changing ocean circulation have destabilized methane hydrate at the Paleocene/Eocene boundary. *Paleoceanography*, **17**, 2, 1018, 8-1–8-9. doi:10.1029/2001PA000678
- BOHATY S.M., ZACHOS J.C. (2003) A significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology*, **31**, 11, 1017–1020.
- CHARLES A.J., CONDON D.J., HARDING I.C., PÄLIKE H., MARSHALL J.E.A., CUI Y., KUMP L., CROUDACE I.W. (2011) Constraints on the numerical age of the Paleocene-Eocene boundary. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* **12**, 6, 1–19. doi:10.1029/2010GC003426.

ZACHOS *et al.* 2008). Both marine and terrestrial tropical organisms shifted their habitats to the polar regions (RÖHL *et al.* 2000, SLUIJS *et al.* 2009).

In the ocean, as far as up to the polar zone, there was a mass blooming of the thermophilic genera *Apectodinium* – a botanical plankton of the phylum Dinoflagellata. That was also when 30–50 percent of the benthos, the community of organisms living on the seabed, along with the Anthozoa and some species of the Foraminifera became extinct (McINERNEY & SMITH 2011). The reason for this global warming is thought to be the release of carbon dioxide and methane, greenhouse gasses containing carbon (C), into the atmosphere which was related to the melting of methane hydrates at the bottom of the ocean caused by the disintegration of the Pangea supercontinent (BITZE & MAROTZKE 2002, HIGGINS & SCHRAG 2006). The next warming period took place later, ca. 53.7 million years ago, when we can speak of the Eocene Thermal Maximum – ETM-2 (LOURENS *et al.* 2005, NICOLO *et al.* 2007, SLUIJS *et al.* 2009, STAP *et al.* 2010). Somewhat later, there were further shorter period of warming, which took place 53.6, 53.3 and 52.8 million years ago. The warmer spells which took place in the Earth's history 59–50 million years ago, called the EECO – Early Eocene Climatic Optimum, were the warmest in the Cenozoic Age.

References

- ARCHIBALD S.B., GREENWOOD D.R., MATHEWES R.W. (2013) Seasonality, montane beta diversity, and Eocene insects: Testing Janzen's dispersal hypothesis in an equable world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **371**, 1–8. doi:10.1016/j.palaeo.2012.10.043
- ARILLO A., ENGEL M.S. (2006) Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *American Museum Novitates*, **3539**, 1–10.
- ASPOCK H. (1998) Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: Updated facts and new hypothesis. *Acta Zoologica Fennica*, **209**, 33–44.
- BICE K.L., MAROTZKE J. (2002) Could changing ocean circulation have destabilized methane hydrate at the Paleocene/Eocene boundary. *Paleoceanography*, **17**, 2, 1018, 8-1–8-9. doi:10.1029/2001PA000678

- CLOETINGH S., ZIEGLER P.A., BEEKMAN F., ANDRIESEN P.A.M., MATENCO L., BADA G., GARCIA-CASTELLANOS D., HARDEBOL N., DÉZES P., SOKOUTIS D. (2005) Lithospheric memory, state of stress and rheology: neotectonic controls on Europe's intraplate continental topography. *Quaternary Science Reviews*, **24**, 241–304.
- CZAJA A.D., JOHNSON C.M., BEARD B.L., RODEN E.E., LI W., MOORBATH S. (2013) Biological Fe oxidation controlled deposition of banded iron formation in the ca. 3770 Ma Isua Supracrustal Belt (West Greenland). *Earth and Planetary Science Letters* **363**, 192–203. doi:10.1016/j.epsl.2012.12.025
- DIXON A.F.G., KINDLMANN P., LEPS J., HOLMAN J. (1987) Why There are So Few Species of Aphids, Especially in the Tropics. *The American Naturalist*, **129** (4), 580–592.
- DONOGHUE P.C.J., BENTON M.J. (2007) Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 8, 424–431. doi:10.1016/j.tree.2007.05.005
- DORIA G., ROYER D.L., WOLFE A.P., FOX A., WESTGATE J.W., BEERLING D.J. (2011) Declining atmospheric CO₂ during the Late Middle Eocene climate transition. *American Journal of Science*, **311**, 63–75.
- DROHOJOWSKA J., SZWEDO J. (2013) Whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) from the Lowermost Eocene Oise amber. *Zootaxa*, **3636** (2), 319–347. doi:10.11646/zootaxa.3636.2.5
- ENGEL M.S., GRIMALDI D.A., KRISHNA K. (2007) A synopsis of Baltic amber termites (Isoptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B (Geologie und Paläontologie)*, **372**, 1–20.
- GARZIONE C.N. (2008) Surface uplift of Tibet and Cenozoic global cooling. *Geology*, **36**, 12, 1003–1004. doi: 10.1130/focus122008.1
- GHALAMBOR C.K., HUEY R.B., MARTIN P.R., TEWKSBURY J.T., WANG G. (2012) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46** (1), 5–17. doi:10.1093/icb/iccj003
- HEDGES S.B., KUMAR S. (Eds.) (2009) *The timetree of life*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- HEIE O.E., WEGIEREK P. (2011) A list of fossil aphids (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha). *Monographs of the Upper Silesian Museum*, **6**, 1–83.
- HIGGINS J.A., SCHRAG D.P. (2006) Beyond methane: Towards a theory for the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, **245**, 523–537. doi:10.1016/j.epsl.2006.03.009
- HUANG DIYING, NEL A., ZOMPRO O., WALLER A. (2008) Mantophasmatodea now in the Jurassic. *Naturwissenschaften*, **95** (10), 947–952. doi:10.1007/s00114-008-0412-x
- JANZEN D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101** (919), 233–249.
- KANIA I., PENAR A., KRZEMIŃSKI W. (2013) A new species of *Dicranomyia* Stephens, 1829 from Baltic amber (Diptera:

- BOHATY S.M., ZACHOS J.C. (2003) A significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology*, **31**, 11, 1017–1020.
- CHARLES A.J., CONDON D.J., HARDING I.C., PÄLIKE H., MARSHALL J.E.A., CUI Y., KUMP L., CROUDACE I.W. (2011) Constraints on the numerical age of the Paleocene-Eocene boundary. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* **12**, 6, 1–19. doi:10.1029/2010GC003426.
- CLOETINGH S., ZIEGLER P.A., BEEKMAN F., ANDRIESEN P.A.M., MATENCO L., BADA G., GARCIA-CASTELLANOS D., HARDEBOL N., DÉZES P., SOKOUTIS D. (2005) Lithospheric memory, state of stress and rheology: neotectonic controls on Europe's intraplate continental topography. *Quaternary Science Reviews*, **24**, 241–304.
- CZAJA A.D., JOHNSON C.M., BEARD B.L., RODEN E.E., LI W., MOORBATH S. (2013) Biological Fe oxidation controlled deposition of banded iron formation in the ca. 3770 Ma Isua Supracrustal Belt (West Greenland). *Earth and Planetary Science Letters* **363**, 192–203. doi:10.1016/j.epsl.2012.12.025
- DIXON A.F.G., KINDLMANN P., LEPS J., HOLMAN J. (1987) Why There are So Few Species of Aphids, Especially in the Tropics. *The American Naturalist*, **129** (4), 580–592.
- DONOGHUE P.C.J., BENTON M.J. (2007) Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 8, 424–431. doi:10.1016/j.tree.2007.05.005
- DORIA G., ROYER D.L., WOLFE A.P., FOX A., WESTGATE J.W., BEERLING D.J. (2011) Declining atmospheric CO₂ during the Late Middle Eocene climate transition. *American Journal of Science*, **311**, 63–75.
- DROHOJOWSKA J., SZWEDO J. (2013) Whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) from the Lowermost Eocene Oise amber. *Zootaxa*, **3636** (2), 319–347. doi:10.11646/zootaxa.3636.2.5
- ENGEL M.S., GRIMALDI D.A., KRISHNA K. (2007) A synopsis of Baltic amber termites (Isoptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B (Geologie und Paläontologie)*, **372**, 1–20.
- GARZIONE C.N. (2008) Surface uplift of Tibet and Cenozoic global cooling. *Geology*, **36**, 12, 1003–1004. doi: 10.1130/focus122008.1
- GHALAMBOR C.K., HUEY R.B., MARTIN P.R., TEWKSBURY J.T., WANG G. (2012) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46** (1), 5–17. doi:10.1093/icb/iccj003
- HEDGES S.B., KUMAR S. (Eds.) (2009) *The timetree of life*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- HEIE O.E., WEGIEREK P. (2011) A list of fossil aphids (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aphidomorpha). *Monographs of the Upper Silesian Museum*, **6**, 1–83.
- HIGGINS J.A., SCHRAG D.P. (2006) Beyond methane: Towards a theory for the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, **245**, 523–537. doi:10.1016/j.epsl.2006.03.009

- Limoniidae). *Annales Zoologici*, **63** (1), 143–148. doi:10.3161/000345413X666183
- MCINERNEY F.A., WING S.L. (2011) The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **39**, 489–516. doi:10.1146/annurev-earth-040610-133431
- NUTMAN A.P., FRIEND C.R.L., BENNETT V.C., WRIGHT D., NORMAN M.D. (2010) ≥ 3700 Ma pre-metamorphic dolomite formed by microbial mediation in the Isua supracrustal belt (W. Greenland): Simple evidence for early life? *Precambrian Research* **183**, 4, 725–737. doi:10.1016/j.precamres.2010.08.006
- PEARSON P.N. (2010) Increased atmospheric CO₂ during the Middle Eocene. *Science*, **330**, 6005, 763–764. doi:10.1126/science.1197894
- POPOV S.V., RÖGL F., ROZANOV A.Y., STEININGER F.F., SHCHERBA I.G., KOVAC M. (Eds.) (2004) Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps Late Eocene to Pliocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **250**, 1–46.
- RÖHL U., BRALOWER T.J., NORRIS R.D., WEFER G. (2000) New chronology for the late Paleocene thermal maximum and its environmental implications. *Geology*, **28**, 10, 927–930. doi:10.1130/0091-7613(2000)28<927:NCFTLP>2.0.CO;2
- RÖHL U., WESTERHOLD T., BRALOWER T.J., ZACHOS J.C. (2007) On the duration of the Paleocene-Eocene thermal maximum (PETM). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **8**, 12, 1–13. doi:10.1029/2007GC001784
- ROUTLEDGE R. (2013) Deep Time: The Story of Mother Earth. <http://www.alpineanalytics.com/Climate/DeepTime.html>
- ROYER D.L. (2006) CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **70**, 5665–5675. doi:10.1016/j.gca.2005.11.031
- RUST J. (1999) Fossil insects from the Fur and Olst Formations (“Mo-clay”) of Denmark (upper Paleocene/lowermost Eocene). *Proceedings of the First International Palaeontological Conference, Moscow 1998*. AMBA projects AM/PFICM98/1.99 – Bratislava, pp. 135–139.
- RUST J., SINGH H., RANA R.S., MCCANN T., SINGH L., ANDERSON K., SARKAR N., NASCIBENE P.C., STEBNER F., THOMAS J.C., SOLÓRZANO KRAEMER M., WILLIAMS C.J., ENGEL M.S., SAHNI A., GRIMALDI D. (2010) Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 43, 18360–18365. doi:10.1073/pnas.1007407107
- SIEGERT M.J., BARRETTA P., DECONTO R., DUNBAR R., Ó COFAIGH C., PASSCHIERA S., NAISH T. (2008) Recent advances in understanding Antarctic climate evolution. *Antarctic Science*, **20**, 4, 313–325. doi:10.1017/S0954102008000941
- SLEIJS A., SCHOUTEN S., DONDEERS T.H., SCHOON P.L., RÖHL U., REICHAERT G.-J., SANGIORGI F., KIM J.-H., SINNINGHE DAMSTE

- HUANG DIYING, NEL A., ZOMPRO O., WALLER A. (2008) Mantophasmatodea now in the Jurassic. *Naturwissenschaften*, **95** (10), 947–952. doi:10.1007/s00114-008-0412-x
- JANZEN D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101** (919), 233–249.
- KANIA I., PENAR A., KRZEMIŃSKI W. (2013) A new species of *Dicranomyia* Stephens, 1829 from Baltic amber (Diptera: Limoniidae). *Annales Zoologici*, **63** (1), 143–148. doi:10.3161/000345413X666183
- MCINERNEY F.A., WING S.L. (2011) The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **39**, 489–516. doi:10.1146/annurev-earth-040610-133431
- NUTMAN A.P., FRIEND C.R.L., BENNETT V.C., WRIGHT D., NORMAN M.D. (2010) ≥ 3700 Ma pre-metamorphic dolomite formed by microbial mediation in the Isua supracrustal belt (W. Greenland): Simple evidence for early life? *Precambrian Research* **183**, 4, 725–737. doi:10.1016/j.precamres.2010.08.006
- PEARSON P.N. (2010) Increased atmospheric CO₂ during the Middle Eocene. *Science*, **330**, 6005, 763–764. doi:10.1126/science.1197894
- POPOV S.V., RÖGL F., ROZANOV A.Y., STEININGER F.F., SHCHERBA I.G., KOVAC M. (Eds.) (2004) Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps Late Eocene to Pliocene. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **250**, 1–46.
- RÖHL U., BRALOWER T.J., NORRIS R.D., WEFER G. (2000) New chronology for the late Paleocene thermal maximum and its environmental implications. *Geology*, **28**, 10, 927–930. doi:10.1130/0091-7613(2000)28<927:NCFTLP>2.0.CO;2
- RÖHL U., WESTERHOLD T., BRALOWER T.J., ZACHOS J.C. (2007) On the duration of the Paleocene-Eocene thermal maximum (PETM). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **8**, 12, 1–13. doi:10.1029/2007GC001784
- ROUTLEDGE R. (2013) Deep Time: The Story of Mother Earth. <http://www.alpineanalytics.com/Climate/DeepTime.html>
- ROYER D.L. (2006) CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **70**, 5665–5675. doi:10.1016/j.gca.2005.11.031
- RUST J. (1999) Fossil insects from the Fur and Olst Formations (“Mo-clay”) of Denmark (upper Paleocene/lowermost Eocene). *Proceedings of the First International Palaeontological Conference, Moscow 1998*. AMBA projects AM/PFICM98/1.99 – Bratislava, pp. 135–139.
- RUST J., SINGH H., RANA R.S., MCCANN T., SINGH L., ANDERSON K., SARKAR N., NASCIBENE P.C., STEBNER F., THOMAS J.C., SOLÓRZANO KRAEMER M., WILLIAMS C.J., ENGEL M.S., SAHNI A., GRIMALDI D. (2010) Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 43, 18360–18365. doi:10.1073/pnas.1007407107

- J.S., BRINKHUIS H. (2009) Warm and wet conditions in the Arctic region during Eocene Thermal Maximum 2. *Nature Geoscience*, **2**, 777–780. doi:10.1038/ngeo668
- SOLOMON S., QIN DAHE, MANNING M., CHEN ZHENLIN, MARQUIS M., AVERYT K.B., TIGNOR M., MILLER H.L. (Eds.) (2007) Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- STANLEY S.M. (2009) *Earth System History*. 3rd edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- SZWEDO J. (2005) *Jantarivacanthus kotejai* gen. et sp. n. from Eocene Baltic amber, with notes on the Bathysmatophorini and related taxa (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadellidae). *Polskie Pismo Entomologiczne / Polish Journal of Entomology*, **74** (3), 251–276.
- SZWEDO J. (2012) Życie w eoceńskich lasach bursztynowych / Life in the Eocene forests, pp. 60–74. World Amber Council Seminar. Gdańsk the World Amber Capital, Gdańsk, May 18–19, 2012. Mayor’s Office for City Promotion, City Hall of Gdańsk.
- SZWEDO J., SONTAG E. (2009) The traps of the ‘amber trap’. Amber-trapped insects trap scientists with enigmas, pp. 155–169. In: Berning B., Podenas S. (Eds.), Amber: Archive of the deep time. *Denisia*, **26**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie 86. Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- WACEY D. (2009) *Early Life on Earth. A Practical Guide*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- WANG BO, RUST J., ENGEL M.S., SZWEDO J., DUTTA S., NEL A., FAN YONG, MENG FANWEI, SHI GONGLE, JARZEMBOWSKI E.A., WAPPLER T., STEBNER F., FANG YAN, MAO LIM, ZHENG DARAN, ZHANG HAICHUNG (2014) A diverse paleobiota in Early Eocene Fushun amber from China. *Current Biology*, **24** (14), 1606–1610. doi:10.1016/j.cub.2014.05.048
- WESTERHOLD T., RÖHL U., RAFFI I., FORNACIARI E., MONECHI S., REALE V., BOWLES J., EVANS H.F. (2008) Astronomical calibration of the Paleocene time. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, **257**, 4, 377–403. doi:10.1016/j.palaeo.2007.09.016.
- ZACHOS J.C., DICKENS G.R., ZEEBE R.E. (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, **451**, 7176, 279–283. doi:10.1038/nature06588
- ZHERIKHIN V.V., SUKATSHEVA I.D., KULICKA R. (2009) Inkluzje w żywicach kopalnych i współczesnych (aspekt tafonomiczny i paleontologiczny). *Acta entomologica silesiana*, **17**, 5–10.

- SIEGERT M.J., BARRETTA P., DECONTO R., DUNBAR R., Ó COFAIGH C., PASSCHIERA S., NAISH T. (2008) Recent advances in understanding Antarctic climate evolution. *Antarctic Science*, **20**, 4, 313–325. doi:10.1017/S0954102008000941
- SLEIJS A., SCHOUTEN S., DONDEERS T.H., SCHOON P.L., RÖHL U., REICHAERT G.-J., SANGIORGI F., KIM J.-H., SINNINGHE DAMSTE J.S., BRINKHUIS H. (2009) Warm and wet conditions in the Arctic region during Eocene Thermal Maximum 2. *Nature Geoscience*, **2**, 777–780. doi:10.1038/ngeo668
- SOLOMON S., QIN DAHE, MANNING M., CHEN ZHENLIN, MARQUIS M., AVERYT K.B., TIGNOR M., MILLER H.L. (Eds.) (2007) Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- STANLEY S.M. (2009) *Earth System History*. 3rd edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- SZWEDO J. (2005) *Jantarivacanthus kotejai* gen. et sp. n. from Eocene Baltic amber, with notes on the Bathysmatophorini and related taxa (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadellidae). *Polskie Pismo Entomologiczne / Polish Journal of Entomology*, **74** (3), 251–276.
- SZWEDO J. (2012) Życie w eoceńskich lasach bursztynowych / Life in the Eocene forests, pp. 60–74. World Amber Council Seminar. Gdańsk the World Amber Capital, Gdańsk, May 18–19, 2012. Mayor’s Office for City Promotion, City Hall of Gdańsk.
- SZWEDO J., SONTAG E. (2009) The traps of the ‘amber trap’. Amber-trapped insects trap scientists with enigmas, pp. 155–169. In: Berning B., Podenas S. (Eds.), Amber: Archive of the deep time. *Denisia*, **26**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie 86. Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- WACEY D. (2009) *Early Life on Earth. A Practical Guide*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- WANG BO, RUST J., ENGEL M.S., SZWEDO J., DUTTA S., NEL A., FAN YONG, MENG FANWEI, SHI GONGLE, JARZEMBOWSKI E.A., WAPPLER T., STEBNER F., FANG YAN, MAO LIM, ZHENG DARAN, ZHANG HAICHUNG (2014) A diverse paleobiota in Early Eocene Fushun amber from China. *Current Biology*, **24** (14), 1606–1610. doi:10.1016/j.cub.2014.05.048
- WESTERHOLD T., RÖHL U., RAFFI I., FORNACIARI E., MONECHI S., REALE V., BOWLES J., EVANS H.F. (2008) Astronomical calibration of the Paleocene time. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, **257**, 4, 377–403. doi:10.1016/j.palaeo.2007.09.016.
- ZACHOS J.C., DICKENS G.R., ZEEBE R.E. (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, **451**, 7176, 279–283. doi:10.1038/nature06588
- ZHERIKHIN V.V., SUKATSHEVA I.D., KULICKA R. (2009) Inkluzje w żywicach kopalnych i współczesnych (aspekt tafonomiczny i paleontologiczny). *Acta entomologica silesiana*, **17**, 5–10.