

(chaetae) bezitten. Dit zijn de **Polychaeta**, een klasse waartoe o.a. de bekende recente zeeper, *Arenicola marina*, behoort (zie afb. 94).

Sommige Annelida bezitten aan de mondzijde een tweetal hoornachtige kaakjes, de zgn. **scolecodonten**, die een redelijke kans op fossilisatie hebben. Complete fossiele wormen zijn uiterst zeldzaam. Ze worden alleen aangetroffen in afzettingen die onder buitengewone omstandigheden zijn ontstaan, vrijwel steeds in een anaeroob milieu, zoals de Middenkambrische Burgess Shales in Canada of de Bovenjurassische Solnhofen plaatkalken in Beieren. Taxonomisch zijn de Annelida van groot belang, omdat ze beschouwd worden als de voorouders van de

Arthropoda of geleedpotigen, die hierna behandeld worden. Wormen zijn ook zeer belangrijk doordat ze enorme hoeveelheden sediment kunnen omwoelen. Meer dan 200.000 wormen per hectare zijn geen uitzondering en per jaar kunnen ze per hectare miljoenen kilogrammen sediment door hun spijsverteringssysteem voeren. Daarmee veranderen ze de oorspronkelijke sedimentaire structuren en tevens de chemische samenstelling van het sediment.

Ze leven in groten getale, zowel op het land als marien, zelfs tot grote diepten. Bij het bestuderen van sedimentstructuren moeten we dan ook steeds erop verdacht zijn, dat deze van organogene aard (en vaak door wormen veroorzaakt) kunnen zijn.

Arthropoda (geleedpotigen)

De geleedpotigen vormen de biologisch meest succesvolle diergroep die we kennen. Ze bezitten het grootste aantal soorten en ook het grootste aantal exemplaren per soort. Ze leven over enorme oppervlakten verspreid, in de meest uiteenlopende milieus, nemen meer voedsel tot zich dan alle andere diersoorten tezamen en hebben door hun **uitwendige skelet** de beste verdediging van alle dieren! Van alle beschreven diersoorten behoort meer dan driekwart tot de Arthropoda.

De lichaamsbouw van de Arthropoda kan ruwweg omschreven worden als een verbetering en specialisatie van de gesegmenteerde, bilateraal symmetrische bouw van de hiervoor genoemde Annelida.

Primitieve Arthropoda bestaan uit een serie gelijkvormige segmenten die ieder weer gelijkvormige aanhangsels dragen. Bij de hoger ontwikkelde Arthropoda is echter vrijwel elk segment iets anders gebouwd dan het voorgaande en heeft dan ook meestal een andere structuur en functie.

De **cuticula** die bij de Annelida nog een dun vliesje vormde, is bij de Arthropoda tot een dikke laag ontwikkeld, die een beschermende functie heeft. De buitenoppervlakte van de cuticula bestaat uit een dunne, wasachtige laag die de huid "water-proof" maakt.

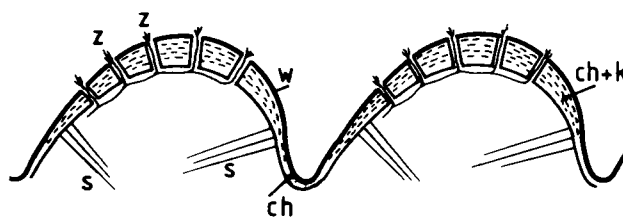
Daaronder bevindt zich een dikkere laag die bestaat uit proteïnen en **chitine**, een buigzame, hoornachtige stof, die aan het uitwendige skelet een grote elasticiteit verleent. Deze flexibele, chitineuze laag is op sommige plaatsen geïmpregneerd met kalkzouten, zoals calciumcarbonaat of calciumfosfaat. Op die plaatsen is het skelet niet meer flexibel, maar juist uitermate stevig. Aan de binnenzijde van deze verstevigde plaatsen grijpen de spieren aan, waardoor de verstevigde gedeelten, via de niet verstevigde tussenliggende gedeelten, ten opzichte van elkaar kunnen scharnieren, zie afb. 95.

Dit chitineuze uitwendige skelet met de wasachtige buitenste laag beschermt niet alleen tegen water en regen, maar vooral tegen uitdrogen van de inwendig gelegen weke delen. Daarom zijn de Arthropoda zo succesvol als groep, niet alleen in de zee, maar vooral ook op het land en in de lucht.

De cuticula vormt niet alleen het verstevigde skelet, maar tevens de kaken, de kauwvlakken, de boor- en tastorganen, de ooglenzen, de looppoten, de klauwen, de zwemorganen, de voortplantingsorganen, de vleugels en talrijke andere organen bij de hooggespecialiseerde insekten.

Bij vele Arthropoda kan het lichaam ruwweg in drie gedeelten worden onderverdeeld: een **kopgedeelte** (het **cephalon**), een **rompgedeelte** (de **thorax**) en een **staartgedeelte** of achterlichaam (het **abdomen**), dit laatste al of niet met een gespecialiseerd achterste segment, het zgn. **telson**.

Vele Arthropoda vervellen of ondergaan in de loop van hun leven een metamorfose (het kokerjuffertje wordt een libel en de rups een vlinder). Vooral bij de uitgestorven groep van de trilobieten hebben de vervellingsstadia vrijwel dezelfde kansen om te fossiliseren als



Afb. 95. Schematische doorsnede van de cuticula van twee segmenten van een Arthropode.

ch = chitine, buigzame laag door aanwezigheid van hoornachtige vezels; ch + k = chitine, geïmpregneerd met kalkzouten. Niet buigzaam, hard en stevig; s = spierbundels, die aangrijpen aan de binnenkant van de niet-buigzame, harde delen; w = wasachtige, dunne buitenlaag, die beschermt tegen invloeden van buitenaf; z = zenuwuiteinden. Deze steken door de harde cuticula vrij naar buiten.

(N.B. Door gebruik van DDT of spuitbussen met neurotoxinen is het daardoor makkelijk het zenuwstelsel van insekten te ontregelen en hen te doden)

een dode trilobiet, ze zijn alleen steeds kleiner dan een volwassen exemplaar, omdat de groei, met steeds opnieuw een versteviging van het uitwendige skelet, in trappen plaatsvindt.

Het Phylum Arthropoda kan onderverdeeld worden in een vijftal subphyla:

Trilobitomorpha: Een uitgestorven groep van trilobieten en trilobietachtige vormen. Ze bezitten een enkel paar antennes.

Chelicerata: Deze bezitten geen antennes. Ze hebben een enkel paar extremiteten in de vorm van klauwen vóór de mond.

Crustacea: Meestal in het water levende Arthropoda die twee paar antennes bezitten en bij de mond drie paar klauwen, die als kaken dienen.

Myriapoda: Deze Arthropoda hebben een langgerekt, wormachtig lichaam, met vele vrijwel identieke segmenten.

Hexapoda (insekten): Meestal terrestrische, op het land levende Arthropoda, die veelal vleugels bezitten en drie paar poten hebben.

Deze vijf subphyla zullen hier behandeld worden, met speciale aandacht voor de Trilobitomorpha en Chelicerata.

TRILOBIETEN

Subphylum Trilobitomorpha Cambrium tot Perm

Bij vertegenwoordigers van dit subphylum draagt elk lichaamssegment een enkel paar looppoten, waarbij vanuit het basale element van elke looppoot tevens een kieuwtak ontspringt.

Klasse Trilobitoidea

Cambrium tot Devoon

Dit zijn de trilobietachtigen, zeer gevarieerd van vorm en alle sterk afwijkend van de hierna te behandelen "echte" trilobieten. Ze vormen een kleine groep, waarvan hier geen voorbeeld gegeven wordt.

Klasse Trilobita

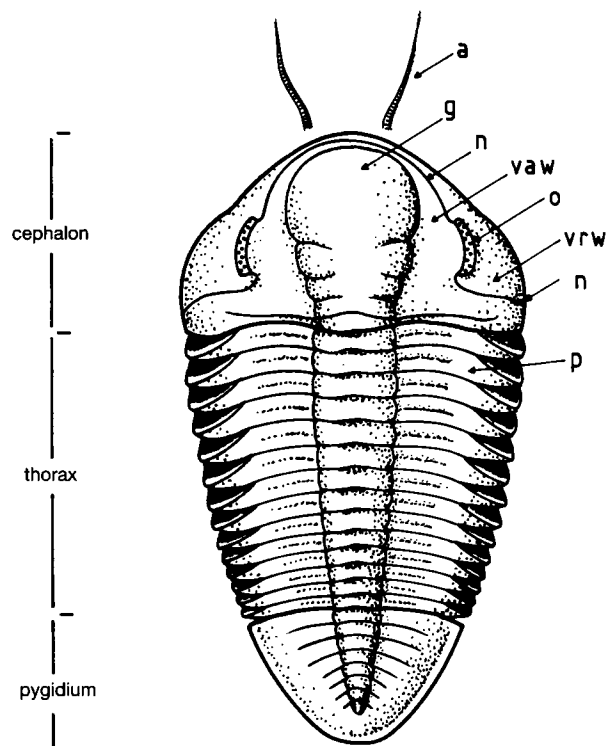
Cambrium tot Perm

Vertegenwoordigers van deze klasse vertonen een opvallende driedeling van het lichaam en wel in een kopgedeelte (het **cephalon**), daarachter een rompgedeelte (de **thorax**), bestaande uit twee of meer ongeveer gelijke segmenten, en tenslotte een achterlichaam (hier **pygidium** genaamd).

Ook dwars op de lengterichting is er een driedeling: alle drie genoemde gedeelten dragen een wat sterker gewelfd centraal gedeelte met aan de twee flanken naar beneden buigende gedeelten. Afb. 96.

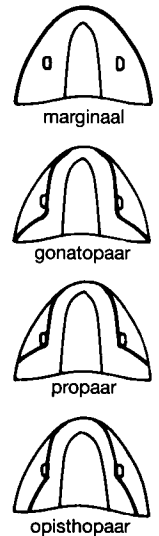
Alle Trilobita waren mariene vormen met afmetingen variërend van enkele millimeters tot ongeveer 70 cm. De meeste trilobieten waren bodembewoners.

Verkalking van de cuticula vond alleen plaats aan de bovenkant, de dorsale kant. Aan de onderkant van het cephalon lag de mond.



Afb. 96. Schematische tekening van een trilobiet in bovenaanzicht en in dwarsdoorsnede over één van de rompsegmenten. *a* = antenne; *g* = glabella, het opgewelfde middengedeelte van het kopschild; *k* = kieuwtak, boven de loopspoot gelegen; *l* = loopspoot, bestaande uit verscheidene segmenten; *n* = gezichtsnaad of vervellingsnaad; *o* = oog, meestal een facet oog, soms ontbrekend; *p* = pleuron, het zijgedeelte van een rompsegment; *vaw* = vaste wang, het kopgedeelte tussen glabella en gezichtsnaad; *vrw* = vrije wang, het kopgedeelte buiten de gezichtsnaad.

Afb. 97. Schematische tekening van de vier typen van de vervellingsnaad op het cephalon van de trilobieten. In veel gevallen duikt de vervellingsnaad aan de voorrand van de kop weg naar de onderzijde en volgt daar de voorrand van een voor de mond gelegen plaatje



De segmenten van de romp (de thorax-segmenten) droegen aan de onderzijde één paar loopspooten en één paar kieuwtakken.

Bij sommige trilobieten was er de mogelijkheid om via de onderling goed beweeglijke thorax-segmenten een opgerolde vorm aan te nemen. Dit was waarschijnlijk een bescherming bij sterke bodemstroming of plotselinge bedekking door sediment. In opgerolde vorm sloot dan het pygidium tegen de onderzijde van het cephalon aan.

Hoewel sommige soorten geen of zeer eenvoudige ogen hadden, bezaten de meeste trilobieten goede, hoog ontwikkelde facetogen.

Trilobieten vervelden vaak verscheidene keren in hun leven. De gezichtsnaad speelde daarbij een belangrijke rol. Via deze naad werd de zgn. vrije wang losgemaakt van het middendeel van het cephalon. Vier belangrijke typen van de gezichtsnaad zijn (zie afb. 97):

- **marginaal**: de gezichtsnaad volgt de buitenomtrek van het cephalon;
 - **gonatopaar**: de vervellingsnaad, rondlopend langs de voorrand van het cephalon, buigt af naar de ogen en van daaruit naar de hoekpunten van de min of meer recht verloopende achterrand van het cephalon;
 - **propaar**: als bij gonatopaar, maar met dit verschil dat de naad vanaf de ogen op de zijrand van het cephalon, dus iets vóór de achterrand, uitmondt;
 - **opisthopaar**: de vervellingsnaad loopt achter de ogen naar de min of meer rechte achterrand van het cephalon.
- Opgemerkt kan worden dat in veel gevallen zowel het centrale deel van het cephalon, de **glabella**, als ook het centrale deel van het pygidium een aantal insnoeringen vertoont. Deze insnoeringen wijzen erop dat cephalon en pygidium elk zijn opgebouwd uit een aantal oorspronkelijk losse geledingen.

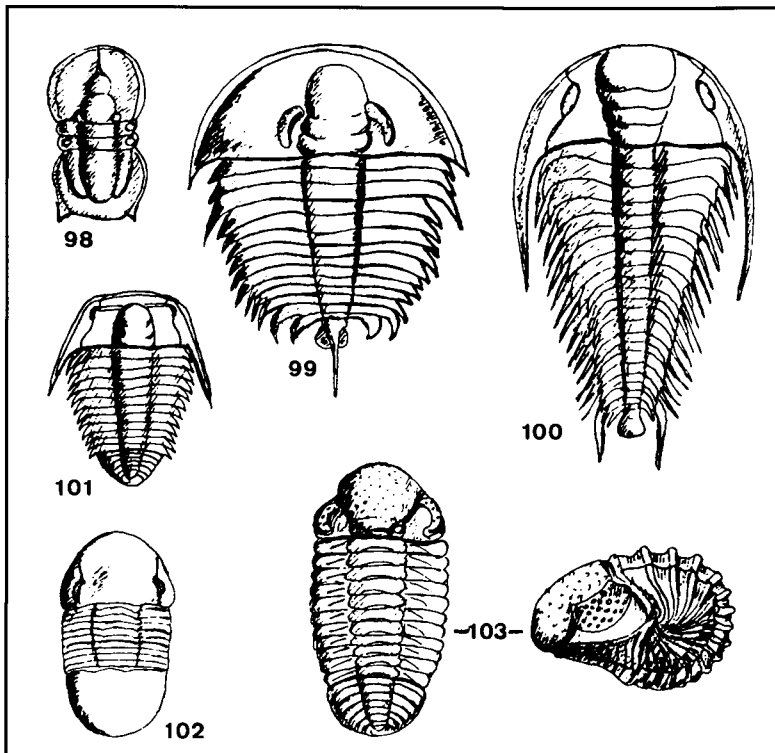
Voorbeelden Trilobita:

Agnostus sp., afb. 98 Boven-Cambrium
Klein, ongeveer 8 mm. Bezit geen ogen en heeft geen gezichtsnaad. De thorax heeft slechts twee segmenten. Er is een lengtegroefje aan de voorzijde van het cephalon. Het pygidium is vrijwel even groot als het cephalon, doch heeft een centraal gedeelte dat uit drie naast elkaar liggende opwellingen bestaat.

Olenellus sp., afb. 99 Onder-Cambrium
Bezit een relatief groot cephalon met stekels op de hoekpunten. Grote, halvemaanvormige ogen. Een gezichtsnaad is niet zichtbaar. Pleura (zijdelingse uitlopers) van het derde rompsegment zijn opvallend langer dan de andere pleura. Het pygidium is zeer klein en bestaat uit slechts één enkel segment.

Paradoxides sp., afb. 100 Midden-Cambrium
Ook hier een relatief groot cephalon met zeer lange stekels aan de hoekpunten. De glabella wordt naar voren toe breder en reikt tot de voorrand van het cephalon. De gezichtsnaad is van het opisthopare type. De thorax-segmenten worden naar achteren toe geleidelijk kleiner. Er zijn 16 tot 21 rompsegmenten en een relatief klein pygidium.

Olenus sp., afb. 101 Boven-Cambrium tot Ordovicium
Het brede cephalon draagt ook hier hoekstekels en heeft een smalle, omhooggewelfde voorrand. De ogen zijn middelmatig groot en onderling verbonden via een ruggetje. De gezichtsnaad van *Olenus* is ook weer opisthopaar. Het pygidium is relatief klein en driehoekig van vorm.



- Afb. 98. *Agnostus* sp., afm. 7 mm. Boven-Cambrium.
 Afb. 99. *Olenellus* sp., afm. 12 cm. Onder-Cambrium.
 Afb. 100. *Paradoxides* sp., afm. 14 cm. Midden-Cambrium.
 Afb. 101. *Olenus* sp., afm. 32 mm. B.-Cambrium tot Ordovicium.
 Afb. 102. *Illaenus* sp., afm. 7 cm. Ordovicium.
 Afb. 103. *Phacops* sp., afm. 4½ cm. Siluur tot Devoon.

Illaenus sp., afb. 102 Ordovicium
 De thorax bestaat uit 10 segmenten van ongeveer gelijke grootte. De ogen zijn matig groot. Het pygidium is vrijwel even groot als het cephalon. Beide zijn vrijwel glad: de glabella en het centrale deel van het pygidium zijn nauwelijks te onderscheiden. De gezichtsnaad heeft een opisthopare vorm.
Illaenus wordt vaak in opgerolde toestand aangetroffen.

Phacops sp., afb. 103 Siluur tot Devoon
 De glabella wordt naar voren toe breder en welt over de voorrand van het cephalon heen. Het vrij grote pygidium past in opgerolde toestand in een groef langs de voorrand van het cephalon. De ogen zijn zeer groot en staan ver naar voren. *Phacops* heeft een propare gezichtsnaad, deze loopt uit op de zijanten van het cephalon.
Phacops wordt vaak in opgerolde toestand gevonden.

Subphylum Chelicerata Cambrium tot Recent
 Vertegenwoordigers van dit subphylum bezitten een voorlichaam, een **prosoma**, dat bestaat uit de aaneengegroeide kop en thorax van de andere Arthropoda. Achter dit prosoma volgen twaalf meest onderling beweeglijke segmenten plus een lepel- of stekelvormig dertiende segment. Deze dertien segmenten vormen gezamenlijk het achterlichaam, de **opisthosoma**. Aan het eerste segment van de prosoma is altijd een paar gelede scharen (**chelicaera**) aanwezig. Deze liggen vóór de mond.
 De Chelicerata worden ingedeeld in twee klassen:

Klasse Merostomata
 Tot deze klasse behoren de in het water levende Chelicerata; zij hebben vaak grote afmetingen. Indeling in twee subklassen:

Subklasse Xiphosura Cambrium tot Recent

Hiertoe behoort de recente pijlstaartkreeft of degenkrab *Limulus*. Deze heeft een zeer groot, half rond prosoma. Over de flanken van het prosoma lopen twee lichtgevoelige ruggen die aan de voorkant samenvallen. In het midden van deze twee ruggen liggen samengestelde ogen. Deze ogen bevatten vele lenzen, maar zijn van een andere bouw dan de ogen van trilobieten.

Het achterlichaam bestaat uit één geheel, dat kan scharnieren ten opzichte van het prosoma. Het achterlichaam draagt een lange, rechte, beweeglijke stekel, het **telson** genaamd. Achter de chelicaera, onder het prosoma, bevinden zich vijf paar looppoten langs de mond gerangschikt. Het achterlichaam draagt aan de onderzijde vijf paar kieuwen. *Limulus* leeft langs ondiepe kusten en kan zich gedeeltelijk in los sediment ingraven. Hij kan zwemmen en doet dit meestal ondersteboven; hij is ook in staat op het land te komen. Hij verdraagt eveneens wisselingen in het zoutgehalte.

Nauw verwant met *Limulus* is de Bovenjurassische vorm *Mesolimulus* uit de Solnhofen Plaatkalken. Van *Mesolimulus* zijn ook de graafactiviteiten en loopsporen bekend. Afb. 104.

Andere verwante vormen zijn al vanaf het Onder-Cambrium bekend. De recente *Limulus* wordt dan ook terecht een "levend fossiel" genoemd. Het is mogelijk, dat juist het feit dat de verwanten van *Limulus* waren aangepast aan een breed scala van

milieu-omstandigheden, heeft gemaakt dat de groep van de Xiphosura alle grote faunagrenzen (denk aan de Krijt-Tertiair-grens!) heeft kunnen overleven.
 Voorbeeld Xiphosura:

Mesolimulus sp., afb. 104 Boven-Jura

Subklasse Eurypterida Ordovicium tot Perm

Hoewel vertegenwoordigers van deze subklasse zeldzame vondsten zijn, zijn het spectaculaire fossielen. Ze worden aangetroffen in brak- tot zoetwater-afzettingen. Hoewel meestal kleiner dan 20 cm, worden er ook soorten gevonden die lengten bereikten van wel twee meter.

Het **prosoma** is trapeziumvormig en draagt twee grote, samengestelde ogen. Aan de onderzijde van het prosoma bevinden zich achter de chelicaera vijf paar extremiteiten, die naar achteren toe groter worden. Het achterste paar extremiteiten is aan de uiteinden sterk verbreed tot een soort roeipeddels.

Het achterlichaam bestaat uit een reeks van twaalf, naar achteren toe steeds kleiner wordende segmenten, plus een dertiende segment, het **telson**, dat of de vorm van een lepel, of de vorm van een stekel kan hebben.

Eurypterida waren actieve, roofzuchtige bodembewoners. Van de grote vormen wordt aangenomen dat ze leefden van kleinere Eurypterida en van pantserservissen.
 Voorbeeld Eurypterida:

Eurypterus sp. (= *Baltoeurypterus* sp.), afb. 105. Boven-Siluur

Klasse Arachnida Siluur tot Recent

Dit zijn voornamelijk terrestrische, op het land levende Chelicerata. Hiertoe behoren de spinnen, mijten en schorpioenen. Zij worden slechts zelden fossiel aangetroffen, behalve misschien op de Eurypterida, maar zijn hiermee niet direct verwant. Ook schorpioenen bezitten een trapeziumvormige **prosoma**, dat aan de bovenkant ogen heeft. Aan de onderzijde zitten, behalve het paar chelicaera, ook weer vijf paar extremiteiten. Hiervan is het voorste paar voorzien van extreem zware klauwen, de daarachter gelegen vier paar zijn als looppoten ontwikkeld. Achter het prosoma liggen weer twaalf beweeglijke segmenten, de voorste

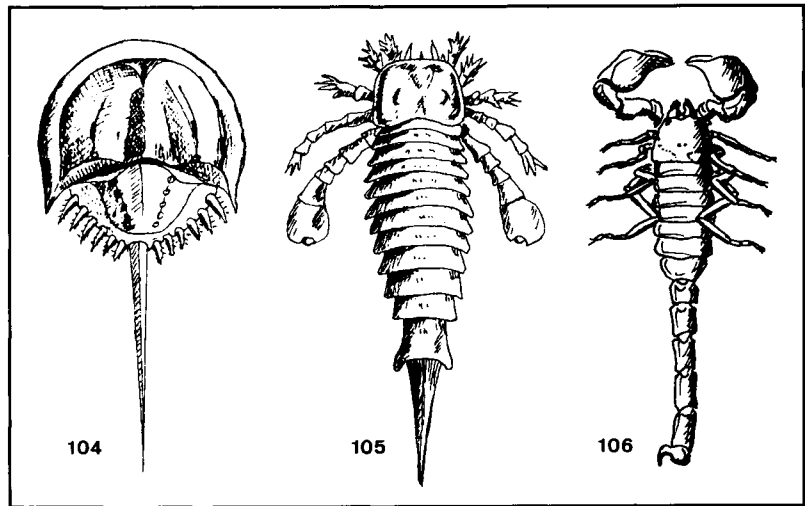
zeven tamelijk breed, de achterste vijf lang en smal. Tenslotte is er dan het laatste segment, het telson, dat aan weerszijden een gifklier bezit. Recente schorpioenen leven in tropische en subtropische gebieden en jagen op spinnen en insecten.

Interessant is het om er hier op te wijzen dat de mineralisatie, het impregneren van de cuticula van schorpioenen met carbonaat en fosfaat, zodanig is dat deze mineralen oplichten onder ultraviolet licht (zie ook Artis Geologisch Museum). Door van deze fluorescentie gebruik te maken, kunnen levende schorpioenen 's nachts opgespoord worden.

Ook de schorpioenen behoren tot de "levende fossielen". Ze zijn, hoewel schaars als fossiel, tot in details bekend vanaf het Siluur en deze oudste vormen zijn in bouw vrijwel identiek aan de recente. Het enige opvallende verschil is, dat de Silurische vormen **marien** waren.

Voorbeeld Arachnida:

Scorpio sp., afb. 106



Afb. 104. **Mesolimulus sp.**, afm. ca. 40 cm. Boven-Jura.

Afb. 105. **Eurypterus sp.** (= **Baltoeurypterus sp.**), afm. ca 70 cm. Boven-Siluur.

Afb. 106. **Scorpio sp.**, afm. 8 cm. Recent.

Recent

Subphylum Crustacea

Cambrium tot Recent

De Crustacea zijn voornamelijk in het water levende, aquatische dieren. Ze bezitten twee paar antennes en drie paar extremiteiten achter de mond, die gebruikt worden als kaken. Het uitwendige skelet bestaat uit chitine en is soms weer versterkt met calciumcarbonaat of calciumfosfaat. Het lichaam bestaat uit ongeveer 20 segmenten, waarvan sommige samengegroeid zijn tot een kopgedeelte, het cephalon, of zelfs tot een cephalothorax, waarbij ook rompsegmenten in het kopgedeelte verenigd zijn.

Enkele klassen zijn:

Klasse Ostracoda

Ordovicium tot Recent

Dit zijn kleine, tot enkele millimeters grote Crustacea die zowel in zoet- als in zoutwater leven. Niet alleen het lichaam, maar ook de extremiteiten liggen opgesloten in een tweekleppig schaalpje. In sommige formaties worden ze in grote aantallen aangetroffen, ook in zoetwater-afzettingen. Alhoewel het goede gidsfossielen en faciës-indicatoren zijn, worden ze hier niet verder behandeld.

Klasse Cirripedia

Ordovicium tot Recent

Deze klasse wordt gevormd door de zeepokken en eendmossels. Zeepokken beginnen hun levenscyclus als vrijzwemmende larvaalstadia die na twee of drie keer vervellen de vorm aannemen van een kleine, tweekleppige ostracode. Deze bewegen zich naar de oppervlakte van de zee, maar bij de druk van branding op een harde rotskust bewegen ze naar de bodem en zetten zich vast. De twee klepjes worden losgelaten en in plaats daarvan groeien van de ondergrond een aantal stevige platen omhoog die gezamenlijk een kegel vormen. De opening bovenop deze kegel kan bij laagwater worden afgesloten met twee driehoekige plaatjes. Bij hoogwater of op wat diepere plaatsen kunnen de extremiteiten buiten de kegelvorm een waterstroom naar de binnenin gelegen mond in stand houden.

Sommige vroeg-Paleozoïsche vormen bereikten een veel langgerektere kegelvorm, doordat verscheidene series kalkplaatjes dakpansgewijs over elkaar werden aangelegd.

Klasse Malacostraca

?Cambrium, Ordovicium tot Recent

Hier toe behoren alle bekende krabben, kreeften en garnalen. Het lichaam bestaat - ondanks de vaak grote verschillen in uiterlijk - vrijwel steeds uit 20 segmenten: zes in het kopgedeelte, acht in de thorax en zes in het abdomen. Soms is er nog een extra telson aan het achtereind.

De naam Malacostraca betekent zachte of weke schaal (malaco = zacht; ostracon = schaal). Dit slaat niet alleen op het stadium tijdens het vervellen, maar tevens op het feit dat vele

Malacostraca nooit een versterkte cuticula hebben. In zulke gevallen zijn de kansen op fossilisatie gering.

Krabben onderscheiden zich van kreeften door sterke verkorting van het rompedeelte en de afwezigheid van een uitwaaiend staartgedeelte. Het abdomen ligt bij krabben teruggeslagen onder het lichaam, passend in een hol gedeelte. Juist krabben hebben een redelijke kans op fossilisatie en hun fossielen zijn vanaf de Jura vrij algemeen.

Subphylum Myriapoda

Siluur tot Recent

Myriapoda lijken door hun langgerekte lichaam, bestaande uit vele identieke segmenten, elk uitgerust met een paar extremiteiten, veel op wormen. Ze omvatten de duizendpoten (Siluur tot Recent) en de miljoenpoten (Carboon tot Recent), en zijn paleontologisch gezien een onbelangrijke groep.

Subphylum Hexapoda (insekten)

Devoon tot Recent

De insecten worden getypeerd door het bezit van drie paar poten. Meestal zijn ook vleugels aanwezig. De meeste insecten zijn landbewoners.

Hoewel de insecten recent niet alleen wat soortenrijkdom, maar ook wat betreft hun aantallen per soort verreweg de belangrijkste groep van de ongewervelden vormen, zijn ze fossiel veel minder belangrijk. Hun fossilisatiekansen zijn uiterst gering en alleen onder bijzondere omstandigheden zijn er insecten gefossiliseerd. De bekendste vorm van fossilisatie is die ingebed in barnsteen (verharde boomhars). Bekend is de Tertiaire barnsteen van het Oostzeegebied en die van het Caribische gebied. Hierin heeft men zelfs copulerende insecten aangetroffen, tijdens hun liefdesspel vastgeraakt in de toen nog kleverige hars!

Fossiele insecten, vaak kakkerlak-achtigen, worden ook wel aangetroffen op plaatsen waar aardolie door natuurlijke oorzaak is uitgevloeid en tot een teerachtige massa is verhard. Zulke gebieden vinden we bij Rancho la Brea in Californië en bij Starunia in de westelijke Oekraïne.

Nog zeldzamer zijn fossiele insecten, gefossiliseerd onder mariene omstandigheden. Zulke vondsten komen voor in de Solnhofen Plaatkalken (Boven-Jura) en in de Exu-member van de Santana-formatie in NO-Brazilië (Onder-Krijt). Hierbij moet de gehele waterkolom boven het sediment vergiftigd zijn geweest, want dode insecten drijven eerst enkele dagen aan het wateroppervlak voordat ze bezinken. In normale omstandigheden zouden deze dode insecten al lang door andere organismen zijn verorberd!