



Wydział Biologii
Uniwersytetu Gdańskiego

mgr Błażej Piotr Bojarski

**Tafonomia żywic kopalnych w oparciu o dane
ichnologiczne i paleobiologiczne**
**Taphonomy of fossil resins based on ichnological and
palaeobiological data**

Praca przedstawiona
Radzie Dyscypliny Nauki biologiczne Uniwersytetu Gdańskiego
celem uzyskania stopnia doktora
w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych
w dyscyplinie nauki biologiczne

Promotor: dr hab. Jacek Szwedo, prof. UG
Katedra Zoologii Bezkręgowców i Parazytologii

GDĄŃSK 2025

“How between the various layers of stone are still to be found
the tracks of worms that crawled about upon them when it was not yet dry”

(Leonardo da Vinci, 1510, Kodeks Leicester)

Podziękowania

Serdecznie dziękuję Panu dr hab. Jackowi Szwedo, prof. UG za wkład w powstanie niniejszej rozprawy doktorskiej. W szczególności za wielogodzinne konsultacje pomysłów, które wtedy mogły nie wydawać się obiecującymi kierunkami badań.

Specjalne podziękowania kieruję do pracowników Katedry Zoologii Bezkręgowców i Parazytologii, w szczególności dr Elżbiety Sontag, która to sprawiła, że spojrzałem na bursztyn jako obiekt paleobiologicznych badań, równie (a czasami nawet bardziej) intrygujący jak skamieniałości w skałach.

Dziękuję również rodzinie i najbliższym, za wyrozumiałość, szczególnie w przypadku mojej absencji, kiedy to terminy goniły a kolejne okazje do spotkania przepadały – jeszcze wszystko nadrobię! W tym miejscu chciałbym Ci podziękować za „Sama-Wiesz-Co”, bo bez Twojego nieustającego wsparcia byłbym teraz w zupełnie innym miejscu.

Na koniec chciałbym podziękować osobom, które przyczyniły się do powstania tej pracy, a lista tych osób jest naprawdę długa: Piotrowi Twardowskiemu, za współpracę i udostępnienie tysięcy kilogramów materiału do badań oraz przekazanie na rzecz naszego Muzeum (i moich badań) licznych okazów, Michałowi i Agnieszce Kosior z firmy Amber Experts, kolejnym osobom z którymi konfrontowałem moje pomysły, za materiały oraz widma; właścicielom i pracownikom firmy BJ Minerals za materiał i nieoceniony wkład w moje zrozumienie tego czym jest bursztyn lubelski; prywatnym kolekcjonerom, w szczególności Dougowi Lundbergowi, właścicielowi firmy Amberica West, za bardzo rzadkie i cenne materiały w bursztynie z Chiapas; Erykowi Popkiewiczowi za udostępnienie kolekcji „dziur” w bursztynie i wielu innym osobom, którym bardzo dziękuję za wszelkie wsparcie, jakie okazali mi i moim badaniom.

SPIS TREŚCI

Streszczenie	9
Abstract	11
Wprowadzenie	13
Rozprawa doktorska	27
Publikacja 1. Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution	29
Publikacja 2. <i>Teredolites clavatus</i> borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber	57
Publikacja 3. Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite)	71
Publikacja 4. Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation	95
Oświadczenia określające wkład doktoranta w powstanie artykułów	107
Oświadczenia określające wkład współautorów w powstanie artykułów	113
Suplement	125

STRESZCZENIE

Żywice kopalne to polimery pochodzenia roślinnego, które w wyniku fosylizacji zachowują informacje biologiczne w postaci inkluzji. Choć te potocznie nazywane „bursztynem” kawałki żywicy wydają się być dobrze poznane, to ich naukowe rozumienie różni się w zależności od dziedziny – paleobiologii, geochemii czy petrologii. Niniejsza rozprawa doktorska prezentuje interdyscyplinarne podejście do tego zagadnienia, integrując dane ichnologiczne, paleontologiczne i petrograficzne.

Dotychczasowe badania paleobiologiczne nad żywicami kopalnymi koncentrowały się głównie na inkluzjach organizmów w nich utrwalonych, natomiast w tej pracy uwaga została skupiona na skamieniałościach śladowych – zarówno na powierzchni, jak i wewnątrz żywicy (określonych w pracy jako ichnoinkluzje). Ślady te dokumentują aktywność organizmów oraz zmienność środowisk w jakich one żyły. Wskazują też na sukcesywną kolonizację żywicy przez organizmy lądowe, a następnie morskie. Wprowadzono pojęcie ichnocenozy Resinites, jako charakterystycznego zespołu śladów kopalnych związanych z żywicami w czasie ich wydzielania przez drzewa – ichnologiczny odpowiednik biocenozy.

W celu zweryfikowania założonych hipotez badaniami objęto ponad trzy tony bursztynu bałtyckiego z różnych stanowisk oraz próbki żywicy kopalnych całego świata w tym bursztynu meksykańskiego (Chiapas), etiopskiego, libańskiego i innych.

Wyniki przedstawiono w czterech publikacjach, a całą pracę wieńczy obszerny suplement opisujący relacje badań nad żywicami kopalnymi z badaniami petrologicznymi złóż lignitu (węgla brunatnego). W tym miejscu zaproponowano nowy sposób na interpretację procesów tafonomicznych jakim mogła podlegać żywica w czasie fosylizacji – obrazowanie poziomu diagenety żywicy na tzw. diagramie van Krevelena.

Przed wszystkim w wyniku przeprowadzonych badań został zaproponowany model tafonomiczny dla żywicy kopalnych, ze szczególnym uwzględnieniem bursztynu bałtyckiego oraz przy udziale materiałów z różnych kontynentów. Model ten opisuje ścieżki dystrybucji żywicy kopalnych w różnych środowiskach, formowanie ich złóż oraz sukcesji ichnoskamieniałości, uwzględniający charakterystyczne ślady dla każdego z etapów modelu. Dodatkowo w pracach zaproponowano szereg nowych ichnotaksonów, w tym nowe ichnorodziny, rodzaje i gatunki. Ponadto opisano najstarsze znane z żywicy kopalnych wiercenia *Teredolites clavatus* w bursztynie kredowym z Libanu, wraz z interpretacją środowiska w jakich tworzyły się te ślady. Udokumentowano pierwszy znany przypadek inkluzji pąkli (Balanomorpha) w żywicach

kopalnych w postaci dziewięciu pancerzyków tych wąsonogów zachowanych w bursztynie z Chiapas. W tej samej żywicy znaleziono ponad setkę inkluzji skałotoczy – małży z rodziny Pholadidae, oraz przedstawiono interpretację środowiska namorzynowego, w którym organizmy te zostały „utrwalone” przez żywiczną pułapkę.

Opracowano również opis nowego ichnorodzaju i ichnogatunku związanego ze skamieniałym drewnem – śladów owadów ksylofagicznych zachowanych w unikatowym kawałku ksylitu z rejonu Zatoki Gdańskiej. Ten skamieniały fragment pędu okazał się być najbardziej kompletnym znaleziskiem drzewa, którego żywica była prekursorem (przynajmniej części) złóż bursztynu bałtyckiego.

Wyniki prezentowanych badań wskazują, że żywice kopalne to nie tylko pasywny nośnik inkluzji, ale również, podatny na bioerozję, aktywny substrat tafonomiczny.

Rozprawa stanowi kompleksowe opracowanie tafonomii i ichnotaksonomii żywic kopalnych. Wyniki mają znaczenie dla interpretacji osadów bursztynonośnych na całym świecie – od kredowych żywic Libanu i Mjanmy, przez eocen Europy, po miocen Ameryki Środkowej. Badania te wzbogacają wiedzę o paleobiologii żywic, ukazując ich złożoną historię w paleobiosferze i litosferze.

ABSTRACT

Fossil resins are plant-derived polymers which, through fossilisation, preserve biological information in the form of inclusions. Although commonly referred to as “amber” these resinous fragments are understood differently depending on the scientific discipline—palaeobiology, geochemistry, or petrology. This doctoral dissertation presents an interdisciplinary approach to the topic, integrating ichnological, palaeontological, and petrographic data.

While most paleobiological studies on fossil resins have focused on the inclusions of preserved organisms, this work emphasizes trace fossils—both on the surface and within the resin (referred to herein as ichnoinclusions). These traces document the activity of organisms and the environmental variability in which they lived. They also indicate a successive colonization of resin by terrestrial, followed by marine, organisms. The ichnocoenosis *Resinites* is introduced as a characteristic assemblage of trace fossils associated with resins during their secretion by trees—an ichnological equivalent of a biocoenosis.

To test the proposed hypotheses, over three tons of Baltic amber from various localities were analysed, alongside comparative samples of fossil resins from around the world, including Mexican (Chiapas), Ethiopian, and Lebanese ambers.

The results are presented in four scientific publications, and the dissertation is supplemented by a comprehensive annex describing the relationship between fossil resin research and the petrology of lignite (brown coal) deposits. A new method for interpreting the taphonomic processes affecting resin during fossilisation is proposed—using the van Krevelen diagram to visualise the degree of resin diagenesis.

The primary outcome of this research is a taphonomic model for fossil resins, with particular emphasis on Baltic amber and incorporating material from multiple continents. The model outlines resin distribution pathways across different depositional environments, the formation of amber-bearing deposits, and ichnofossil succession. Characteristic traces are identified for each stage of the model. The study also proposes several new ichnotaxa, including new ichnofamilies, genera, and species.

Among the key discoveries is the identification of the oldest known *Teredolites clavatus* borings in Cretaceous amber from Lebanon, providing insights into the environments where these traces formed. The first documented case of barnacle (Balanomorpha) inclusions in fossil resins was recorded in the form of nine individuals preserved in Chiapas amber. The same resin also yielded over one hundred piddock (Pholadidae) inclusions, interpreted as having been preserved in a mangrove-like coastal environment through entrapment in resin.

The dissertation further describes a new ichnogenus and ichnospecies associated with fossilised wood—traces of xylophagous insects preserved in a unique piece of xylite from the Gdańsk Bay region. This fossilised plant stem turned out to be the most complete record to date of a tree whose resin contributed—at least in part—to the formation of Baltic amber deposits.

The results of this research demonstrate that fossil resins are not merely passive carriers of inclusions, but also bioerosion-prone, active taphonomic substrates.

This dissertation constitutes a comprehensive study of the taphonomy and ichnotaxonomy of fossil resins. The findings are relevant for interpreting amber-bearing deposits worldwide—from the Cretaceous resins of Lebanon and Myanmar, through the Eocene of Europe, to the Miocene of Central America. These investigations expand current knowledge of resin palaeobiology and illuminate their complex history at the interface of the palaeobiosphere and lithosphere.

WPROWADZENIE

Żywice kopalne to sfosylizowane polimery pochodzenia roślinnego. Niektóre z nich są potocznie nazywane „bursztynami”. Podejście i nomenklatura używana przy prowadzeniu badań naukowych obejmujących zagadnienia związane z kopalnymi żywicami zależy od dziedziny nauki, której te analizy mają dotyczyć. Mimo, że właściwie dotyczą tych samych szczątków roślinnych i ich pozostałości, takich jak np. żywice i woski, to rzadko kiedy stosuje się interdyscyplinarne podejście skupiające badania paleobiologiczne, geochemiczne i petrologiczne.

Jednym z najlepiej poznanych złóż żywic kopalnych jest tzw. bursztyn bałtycki. Nazwa ta jest określeniem potocznym używanym w odniesieniu do eoceńskich, wielokrotnie redeponowanych żywic kopalnych pochodzących z terenów Europy Środkowej i Wschodniej (Kosmowska-Ceranowicz 2017). W zależności od ujęcia, w jakim zostało wykorzystane przez autorów prac naukowych, można je rozumieć jako zespół tych żywic, lub wydzielać poszczególne depozyty jako podtypy bursztynu bałtyckiego (np. bursztyn bitterfeldzki, bursztyn ukraiński, bursztyn lubelski). W niniejszym opracowaniu bursztyn bałtycki nie będzie referowany jako żadne z powyższych, a jedynie wspominany w celu wyjaśnienia zależności w nazewnictwie i implikacji dla badań paleontologicznych. Dlatego też poszczególne formy żywic kopalnych, uznawane za bursztyn bałtycki, będą opisywane oddzielnie od nazwy złóż z jakich są wydobywane.

Żywice kopalne wyjątkowo dobrze zachowują informacje paleobiologiczne – same będąc formami kopalnymi, zawierają w sobie skamieniałości stanowiące unikatowy zapis minionych ekosystemów. Utrwalają one drobne organizmy w trójwymiarowej formie, co ma ogromne znaczenie dla paleoentomologii, paleobotaniki i innych dziedzin paleobiologii. Skamieniałości te, zachowane w polimerach żywicznych, nazywane są inkluzjami (Aldrovandi 1648; Costanzo i in. 2023; Giebel 1856; Hartmann 1677; Presl 1820; Sendelius 1742). Dotychczasowe badania żywic kopalnych koncentrowały się głównie na inkluzjach organicznych, szczątkach organizmów, jednak coraz większą uwagę zwracają również skamieniałości śladowe (ichnoskamieniałości) związane z żywicami. Ichnoskamieniałości to ślady działalności organizmów (np. drażnienia, nory, gniazda czy odchody) zachowane w materiale kopalnym – stanowią one zapis zachowań i interakcji biotycznych pomimo braku zachowanego ciała organizmu (Dzik 2023; Gingras 2021). W przypadku żywic kopalnych ślady te mogą występować zarówno na powierzchni bryłki żywicy, jak i wewnątrz niej. Skamieniałości śladowe zachowane wewnątrz macierzy żywicy nazywane są w niniejszej pracy ichnoinkluzjami (Bojarski i Cierocka 2020).

Zdecydowana większość badań związanych z żywicami kopalnymi skupia się na opisywaniu inkluzji w nich znalezionych. Inkluzje w żywicach kopalnych można podzielić na dwa główne

typy – nieorganiczne i organiczne. Do tych pierwszych zaliczamy głównie wytrącenie pirytu w formie markazytu i pęcherzyki gazów, czasem wypełnione płynem (Costanzo i in. 2023; Flamini i in. 1975; Koivula 1981). Z kolei inkluzje organiczne to znaczące źródło wiedzy na temat paleośrodowisk w których dochodziło do formowania się żywic kopalnych (Azar i in. 2003). Szczątki grzybów, roślin czy zwierząt zachowane w takiej formie niosą ze sobą znacznie więcej informacji o ich budowie, a także biologii, niż skamieniałości zachowane w formie odcisków i odlewów w skałach osadowych, co sprawia, że sporządzone opisy taksonomiczne oraz rekonstrukcje środowiska życia czy śmierci organizmów są dokładniejsze (Bojarski i Cierocka 2020). Analizy te można dodatkowo wesprzeć badaniami tafonomicznymi – działem paleontologii rekonstruującym losy szczątków organizmów od chwili ich śmierci, poprzez pogrzebanie, fosylizację i inne procesy postdepozycyjne, aż do momentu ich odkrycia (Efremov 1940, 1950; Lyman 2010). Tafocenoza to kopalny odpowiednik biocenozy, który opisuje zespół współpogrzebanych szczątków organizmów (Efremov 1940, 1950). Badania tafonomiczne są bardziej skomplikowane niż analiza współczesnych biocenoz, ponieważ szczątki organizmów mogły ulec różnorodnym zmianom, które należy uwzględnić. Przede wszystkim istotne jest określenie relacji pogrzebanych szczątków względem warstw osadów skalnych w których zostały znalezione. Stosuje się tu terminologię, która opiera się na stopniu zgodności środowiska życia organizmu ze środowiskiem jego depozycji i fosylizacji. W tym celu wyróżnia się skamieniałości autochtoniczne, paraautochtoniczne, semiautochtoniczne oraz allochtoniczne. (Behrensmeyer i in. 2000; Brett i Baird 1986; Fürsich 1978; Kidwell i Bosence 1991) [Definicje stosowanych terminów znajdują się w suplemencie Suplemencie 1]

Istotnym elementem rozważań nad procesem fosylizacji żywic kopalnych jest zwrócenie uwagi na szczątki rośliny żywiciącej, ponieważ tafonomia żywicy produkowanej przez taką roślinę jest przynajmniej częściowo z nią powiązana. W przypadku autochtonicznych żywic uwęglone (lub zwęglone) pozostałości roślin zachowane są w formie lignitu w tej samej warstwie. W tym punkcie dochodzi do spotkania się podejścia petrologicznego i paleobiologicznego do analiz takiego materiału kopalnego. Wiele informacji na temat samej żywicy można wyczytać z zachowanych szczątków roślinnych, dlatego też w pracach wchodzących w skład rozprawy doktorskiej zastosowano ujęcie i terminologię petrologiczną do klasyfikacji żywic [Definicje stosowanych terminów oraz szczegółowy opis zagadnień związanych z klasyfikacją żywic kopalnych w ujęciu petrologicznym znajdują się w suplemencie Suplemencie 2].

Inkluzje, zarówno przed, w trakcie, jak i po procesie fosylizacji, będą ulegały procesom wpływającym na ich stan zachowania (jakość niesionej informacji). Do takich procesów, zaliczamy abrazję, fragmentację, deformację, diagenezę czy bioerozję (Alison i Botijer 2011).

Abrazja i fragmentacja to procesy niszczenia mechanicznego bryłki, na którą najbardziej podatna jest zewnętrzna warstwa, podobnie jest w przypadku bioerozji, jednak tu za uszkodzenia żywicy odpowiedzialne są organizmy żywe. Deformacja i diagenеза to procesy, które zachodzą już wewnątrz osadu. Pierwszy z nich odbywa się pod wpływem ciśnienia, jakie generowane jest przez nakład osadów ponad warstwą w której jest pogrzebana. W takich warunkach, w czasie fosylizacji, dochodzi też do zmian diagenetycznych (rekrytalizacji) inkluzji, najczęściej w postaci pirytyzacji szczątków (Allison i Botijer 2011; Dzik 2023).

Procesom zachodzącym w obrębie osadu podlegać będzie również sama żywica. Właściwa ich interpretacja pozwala na wskazanie warunków fosylizacji, a co za tym idzie, zmian tafonomicznych.

Badaniami pilotażowymi do pracy doktorskiej objęto przede wszystkim bursztyn bałtycki, z różnych lokacji, jako materiał o najbardziej skomplikowanej historii geologicznej. Ponadto, przeanalizowano różnej wielkości próby następujących żywic kopalnych: bursztyn dominikański, bursztyn meksykański (Chiapas), bursztyn etiopski, bursztyn z Zhangpu (Chiny), bursztyn z Fushun (Chiny), bursztyn z Mjanmy (różne depozyty), bursztyn z Cedar Lake (Kanada), kredowy i jurajski bursztyn libański, bursztyn sachaliński, kredowy bursztyn z Bułgarii, bursztyn ukraiński, bursztyn biterfeldzki.

W trakcie wstępnych badań zestawionych z danymi literaturowymi, zaobserwowano, że ichnoskamieniałości zachowane w żywicach kopalnych są bardzo słabo poznanym i rzadko poruszonym aspektem prac paleobiologicznych (Bojarski i in. 2024; Poinar 1998). Brak opracowania ichnologicznego znajdowanych inkluzji oraz śladów na bryłkach prowadzi do wielu błędnych interpretacji tych skamieniałości. Najczęstszym błędem jest identyfikowanie wierceń jako skamieniałości grzybów, ale też bywają one interpretowane jako szczątki zwierzęce (Bolotov i in. 2021; Martínez-Delclòs i in. 2004; Poinar 2001, 2016; Poinar i Brown 2003; Poinar i Mastalerz 2000). Zdarzają się również nieprawidłowości przy klasyfikacji ichnoinkluzji i opisywanie ich w ujęciu taksonomii klasycznej (Sobczyk i Kobbert 2009; Sohn i in. 2013). Natomiast informacje niesione przez wiercenia i drążenia morskich organizmów są najczęściej pomijane przy interpretowaniu warunków w jakich powstawały depozyty żywic kopalnych, a klasyfikacja ichnoinkluzji praktycznie nie istnieje, mimo, że ślady lądowych organizmów wydają się odgrywać równie znaczącą rolę w interpretacji tafonomii żywic. Ponadto, zaobserwowano tendencję do opisywania żywic kopalnych z pominięciem współtowarzyszących szczątków roślinnych w tym złoż różnych rodzajów lignitu.

Na podstawie przeprowadzonych analiz postawiono następujące hipotezy badawcze:

- I. Żywica kopalna mogła być kolonizowana przez organizmy morskie i zachowuje ślady aktywności organizmów lądowych w postaci inkluzji, natomiast pozostawione przez nie ichnoskamieniałości będą różnić się w zależności od momentu, w jakim żywice były dostępne dla tych organizmów. Ślady bioerozji mogą służyć jako wskaźniki transportu żywicy przez środowiska wodne, a analiza tych ichnoskamieniałości pozwoli odróżnić, czy złoża żywicy kopalnej powstało pierwotnie w warunkach lądowych czy wodnych.
- II. Żywice kopalne, jako substrat dla organizmów wiercących jest elementem ichnofacji determinowanych przez rodzaj tego substratu – żywice kopalne będą zachowywać ślady charakterystyczne dla ichnofacji w jakiej występują na danym etapie swojej tafonomii.
- III. W grupie śladów zachowanych w żywicach, jak i na ich powierzchni, występują nieznane i nieopisane wcześniej ichnotaksony.

Zasadniczym celem badawczym pracy doktorskiej, służącym weryfikacji wyżej wymienionych hipotez, było opracowanie modelu tafonomicznego żywicy bazującego na wykazanych procesach (fosylizacja żywicy wraz ze szczątkami rośliny żywiczującej) i interakcjach (zarówno w ekosystemie lądowym, jak i morskim) towarzyszącym powstawaniu żywicy kopalnych i ich złóż, a także na prawidłowej identyfikacji skamieniałości śladowych zachowanych na oraz w tych żywicach. Dodatkowym celem było zweryfikowanie już istniejących, jak i wyznaczenie nowych ichnotaksonów oraz zebranie ich w spójny system ichnologiczny żywicy kopalnych.

Rozprawa doktorska ma formę cyklu publikacji, na który składają się prace opublikowane i manuskrypty na różnym etapie publikowania, a także suplement przedstawiający żywice kopalne jako element tafonomii pokładów węgla brunatnych (różnych rodzajów lignitu) wraz z nowatorskim ujęciem problematyki przy wykorzystaniu diagramu van Krevelena.

W ramach pracy doktorskiej badaniami objęto bryłki żywicy kopalnych (bursztynów) z różnych okresów geologicznych i regionów świata. Przebadano próby pochodzące z dwóch kopalni kruszywa – zupełnie nieselekcjonowanego bursztynu bałtyckiego pochodzącego z czwartorzędowych złóż w rejonie Morza Bałtyckiego (blisko 3000 kg) oraz wstępnie selekcjonowanego (rozmiar oraz tzw. klasa jubilerska) bursztynu lubelskiego (ok. 300 kg; wiek ok. 36–38 mln lat). Dodatkowo analizowano mniejsze próbki (od kilku okazów po kilka kilogramów) bursztynu libańskiego (barrem, kreda 125–130 mln lat), bursztynu birmańskiego (cenoman, późna kreda, ok. 99 mln lat), a także bursztynu młodszego niż eocen – m.in. bursztynu dominikańskiego i etiopskiego (oligocen–miocen) oraz bursztynu meksykańskiego (simojowelitu) z Chiapas (wczesny miocen, ok. 23–20 mln lat). Osobnym, unikatowym okazem badanym w ramach pracy jest fragment skamieniałego drewna drzew iglastych z osadów paleogeńskich,

zawierający w sobie bursztyn bałtycki (sukcynit). Metody badawcze obejmowały szczegółową analizę makroskopową i mikroskopową skamieniałości śladowych występujących na powierzchni bursztynów oraz wewnątrz nich (ichnoinkluzji). Identyfikacja śladów została przeprowadzona na podstawie analizy ich morfologii oraz porównań z danymi literaturowymi, w tym z wykorzystaniem klasyfikacji typów wierceń (Kelly i Bromley 1984). Badano rozmieszczenie i układ przestrzenny śladów na poszczególnych bryłkach żywicy – m.in. skupienie i kierunek otworów drążonych przez skałotocze – co pozwoliło wnioskować o orientacji danej bryły w osadzie oraz o ewentualnych zmianach warunków sedymentacji, przejawiających się sukcesją ichnoskamieniałości. Uwzględniano także kontekst sedymentologiczny warstw bursztynonośnych (skład litologiczny osadu, obecność szczątków roślinnych, itp.) w celu interpretacji środowiska depozycji żywicy. Dane paleontologiczne (ichnoskamieniałości i inkluzje) zintegrowano z danymi sedymentologicznymi, aby odtworzyć paleoekologiczne warunki powstawania złóż żywic kopalnych i stworzyć model tafonomiczny dystrybucji bursztynu w obrębie redeponowanych osadów. Istotnym zagadnieniem badawczym było ustalenie, czy badane złoża bursztynu miały pochodzenie pierwotnie lądowe czy wodne, gdyż warunkuje to charakter zachowanych śladów.

Poniżej przedstawiono streszczenia czterech publikacji naukowych (opublikowanych oraz manuskryptów na różnych etapach prac redakcyjnych i publikacji), które stanowią integralne części rozprawy i dokumentują uzyskane wyniki badań:

- 1) **Bojarski B.***, Cierocka K., Szewdo J. Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution. *Papers in Palaeontology* (złożone do redakcji)

Pierwsza praca przedstawia kompleksowe ujęcie znaczenia skamieniałości śladowych zachowanych zarówno w żywicach kopalnych, jak i na ich powierzchni, dla rekonstrukcji dróg transportu żywicy oraz procesów powstawania złóż żywic, w szczególności bursztynu bałtyckiego. Wykazano, że morskie ślady bioerozji mogą pełnić rolę skamieniałości przewodnich w rekonstrukcjach paleośrodowiskowych – na przykład obecność ichnorodzaju *Teredolites* na powierzchni żywicy wskazuje na bliskość wybrzeża lub strefy działalności rzecznej – delty lub estuarium w pobliżu lasu bursztynodajnego, a obecność ichnorodzajów *Petroxestes* i *Gastrochaenolites* wskazuje na ekspozycję żywicy na bioerozję po zajściu zmian diagenetycznych żywicy i osadów.

Ślady te dostarczają informacji o szlaku transportu bursztynu, np. ponownego, w przypadku ichnorodzaju *Teredolites* – żywica musiała dostać się do środowiska morskiego i w krótkim czasie (rzędu kilku dni do tygodni) została zasiedlona przez małże, które wywierciły w niej swoje korytarze mieszkalne, które następnie były stosunkowo szybko pogrzebane i nie uległy erozji czy

abrazji. Istotnym rezultatem pracy było zademonstrowanie, że omawiane zjawisko nie miało charakteru jednostkowego – występowało wielokrotnie w zapisie kopalnym i ograniczało się wyłącznie do złóż żywic kopalnych powstających przy znaczącym udziale transportu rzeczno szczątków rośliny bursztynotwórczej.

W ramach badań opisano nie tylko zespoły wierceń morskich organizmów, ale również zespół inkluzji śladowych (ichnoinkluzji) zebranych w ichnocenozę nazwaną Resinites. Opisywane skamieniałości śladowe znaleziono w różnych żywicach kopalnych, m.in. w bursztynie bałtyckim, kredowym bursztynie libańskim oraz bursztynie meksykańskim. Praca ta wprowadza również ogólny model tafonomiczny dystrybucji bursztynu, integrujący dane paleontologiczne i sedimentologiczne. Wyróżniono dwa modelowe scenariusze depozycji bursztynu:

Depozyt lądowy – żywica powstaje w wyniku reakcji drzewa na stresowe czynniki środowiska (np. aktywność owadów, infekcję grzybową czy stres termiczny) lub na zmiany tych czynników w obrębie śródlądowych bagien, torfowisk. Żywica gromadzi się w glebie u podstawy drzewa, często wraz z jego szczątkami (fragmentami pędów, drewna, pni). Tam może dochodzić do częściowego uwęglenia (rzadziej zwęglenia, np. w czasie pożarów) pozostałości roślin oraz rozpoczęcia procesów fosylizacji samej żywicy (polimeryzacji i utwardzenia, prowadzących w perspektywie czasu do powstania żywicy kopalnej w obrębie tworzącego się złoża lignitu).

Depozyt wodny – żywica jest transportowana i deponowana w środowisku wodnym. Bryły żywicy są przenoszone (np. poprzez spływ wód powierzchniowych, transport rzeczny, wahania poziomu zbiorników wodnych) i trafiają do osadów wraz ze szczątkami roślinnymi. Kluczowe jest ustalenie, czy żywica dostała się do środowiska wodnego przed pełnym utwardzeniem – jeśli tak, mogła zostać skolonizowana przez organizmy wierzące, pozostawiające w niej skamieniałości (inkluzje) organizmów wierzących. Wiercenia morskich małży (Pholadidae i Teredinidae) w bursztynie są morfologicznie zbliżone do wierceń w drewnie czy w podłożu skalnym, więc ich rozpoznanie wymaga uwzględnienia kontekstu osadu (np. w bursztynie bałtyckim spotyka się zarówno formy *Teredolites* i *Apectoichnus* typowe dla drażenia w drewnie, jak i *Gastrochaenolites* typowe dla drażenia w podłożu skalnym). Redeponowane (przemieszczone wtórnie) żywice ulegają procesom zmniejszającym ilość i jakość zachowanych informacji paleobiologicznych – erozja i abrazyjne obtaczanie bryłek prowadzą do uszkodzenia, a nawet całkowitego usunięcia inkluzji w zewnętrznych warstwach żywicy.

- 2) **Bojarski B.**, Cierocka K., Azar S., Szwedo J.* *Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber. *Palaeoworld* (złożona, po recenzjach).

Następna praca koncentruje się na kredowym bursztynie libańskim, najstarszej żywicy kopalnej z zachowanymi śladami wierceń (wiek ok. 125-130 mln lat). Opisano w niej występowanie wierceń *Teredolites clavatus* na obtoczonych bryłkach żywicy (otoczakach) znalezionych w warstwach bogatych w szczątki roślinne. Analiza tych struktur wskazuje, że lasy produkujące żywicę znajdowały się w pobliżu wybrzeża morskiego, jednak złoża bursztynu tworzyły się początkowo w środowisku lądowym – świadczy o tym brak inkluzji samych skałotoczy czy innych organizmów wiercących w żywicy, co sugeruje, iż nie doszło do przeniesienia żywicy do środowiska morskiego na tyle szybko, by małże mogły zostać zachowane. Żywica była natomiast redeponowana – obecność obtoczonych bryłek wskazuje na ich przemieszczanie i późniejsze pogrzebanie w osadzie. Nie ma jednak dowodów na to, aby była przenoszona na znaczne odległości, więc musiała być stosunkowo szybko ponownie pogrzebana (o czym świadczy brak uszkodzeń wierceń). Z paleoekologicznego punktu widzenia, ślady na bursztynie libańskim stanowią dowód na swoisty tafonomiczny „most” łączący las bursztynowy z organizmami morskimi, czyli sekwencję od depozycji lądowej do morskiej. Praca ta dostarcza zatem danych o środowisku powstawania najstarszych złóż żywicy kopalnej z zachowanymi wierceniami. Wskazuje, że już we wczesnej kredzie żywica mogła być przenoszona do środowiska morskiego, gdzie kolonizowały ją organizmy wierzące.

3. **Bojarski B.***, Cierocka K., Szwedo J. Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite). *Acta Paleontologica Polonica* (złożona, zaakceptowana)

Kolejna praca dotyczy wczesnomiocenckiego bursztynu z Chiapas w Meksyku i analizuje go pod kątem tafonomicznym. Po raz pierwszy szczegółowo opisano tafonomię organizmów morskich zachowanych w tej żywicy kopalnej. W jednej z przebadanych bryłek odkryto pąkle (Balanidae) zachowane *in situ* w postaci inkluzji – okazy te zostały zalane żywicą na plaży mioceńskiej i pogrzebane w osadzie, co stanowi pierwszy znany przypadek utrwalenia pąkli w żywicy kopalnej. Ponadto, w zaledwie sześciu bryłkach znaleziono około setki skałotoczy (podrodzina Martesiinae, Pholadidae) zakonserwowanych jako inkluzje. Małże te zachowały się wewnątrz żywicy i nie pozostawiły po sobie śladów drążenia (poza jednym wyjątkiem), co wskazuje, że larwy osiadły na dryfujących fragmentach drewna z kieszeniami żywicznymi lub na

miękkiej, na wpół utwardzonej żywicy i zaczęły w niej wiercić, lecz zostały uwięzione przez żywicę. Dokumentuje to po raz pierwszy, w takiej skali, obecność małży drążących, zachowanych w bursztynie i stanowi dowód interakcji między drewnem a organizmami morskimi w środowisku przybrzeżnym miocenu Meksyku. Stwierdzone organizmy morskie (pąkle i skałotocze) są typowe dla strefy litoralnej, co mocno wspiera interpretację, że bursztyn z Chiapas został zdeponowany w środowisku wybrzeża (np. delta, estuarium lub laguna połączona z morzem w zasięgu namorzynów). Tafonomia bursztynu z Chiapas okazuje się zbliżona do bursztynu birmańskiego, choć różni się składem ichnotaksonomicznym organizmów: w bursztynie birmańskim odnotowano głównie ślady wierceń oraz liczne inkluzje małży, natomiast w simojowelicie przeważają liczne inkluzje małży przy relatywnie mniejszej liczbie zachowanych ich śladów.

4) **Bojarski B.***, Cierocka K., Szewdo J. 2025. Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation. *Palaeoentomology*, **8** (2), 147–156. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.8.2.5>

Publikacja ta opisuje odkrycie unikatowego okazu, który pozwolił rozważyć powiązania między aktywnością owadów z genezą złóż żywic kopalnych. W osadach bursztynonośnych na obszarze Zatoki Gdańskiej znaleziono fragment skamieniałego drewna drzew iglastych (tzw. ksylit) z zachowanym wewnątrz sukcyntem. W okazie tym odkryto również system tuneli wydrążonych przez owady, zalanych żywicą. Ślady te zostały opisane jako nowy ichnorodzaj i ichnogatunek. Odnotowane drążenia charakteryzują się dwoma poziomami korytarzy: podłużnymi tunelami w drewnie, połączonymi poprzecznymi odgałęzieniami i komorami, które morfologicznie przypominają żerowiska korników (Scolytinae). Co niezwykle istotne, wokół tych tuneli zachowała się reakcja obronna drzewa: widoczne są tzw. traumatyczne kanały żywiczne wypełnione zastygłą żywicą. Zaobserwowano także strzępki grzybni porastające ściany korytarzy, wskazujące na możliwe zarażenie drzewa grzybami powodującymi rozkład celulozy i ligniny, które współcześnie powiązane są z występowaniem chrząszczy żyjącymi z nimi w symbiozie. Na podstawie tego okazu zaproponowano zrekonstruowany ciąg zdarzeń: owady drążące (ksylofagiczne) rozpoczęły żerowanie na drzewie – być może wcześniej żywicującym, osłabionym stresem środowiskowym – na skutek czego, roślina zaczęła intensywnie wydzielać żywicę w uszkodzonych tkankach. Wydzielina ta zalała korytarze owadzie, jak i grzyby rozwijające się w drewnie. Następnie fragment tak uszkodzonego i przesyconego żywicą drewna został zachowany w warunkach beztlenowych bagna lub torfowiska, stając się częścią tworzącego się złoża lignitu, przyszłego osadu bursztynonośnego.

Jest to pierwszy opisany w literaturze przypadek zachowania interakcji owad–drewno–grzyb–żywica w jednym okazie kopalnym. Wprowadzenie nowego ichnotaksonu wskazuje nieznaną dotąd różnorodność sfosylizowanych struktur żerowania związanych z żywicą i drewnem, a zarazem stanowi empiryczne potwierdzenie hipotezy, że aktywność owadów drążących drewno mogła być jednym z czynników stymulujących masowe wytwarzanie żywicy przez drzewa. Odkrycie to bezpośrednio wiąże genezę części bursztynu bałtyckiego z działaniem owadów ksylofagicznych, ukazując paleoentomologiczny kontekst powstawania żywic kopalnych – biologiczny stres drzew, być może spowodowany zmianami środowiskowymi sprzyjającymi gradacjom szkodników. Ponadto, opisany okaz pozwolił powiązać informacje paleobotaniczne (dotyczące drzewa i żywicy) z danymi paleontologicznymi (ślady aktywności owadów ksylofagicznych) oraz petrologicznymi (warunki formowania złóż węgla brunatnych, w tym ksyolitów). Dowody współwystępowania owadów (czy też ich śladów) i grzybów z żywiczującym drzewem – gospodarzem dostarczone przez ten okaz zwracają także uwagę na znaczenie takich szczątków w badaniach żywic kopalnych dla rekonstrukcji paleośrodowiskowych lasów bursztynowych.

Podsumowanie i wnioski

1. Opisano formy śladów kopalnych związanych z żywicami, co poszerza spektrum znanych ichnoskamieniałości. Pozwala to również powiązać te ślady z konkretnymi środowiskami sedymentacji, łącząc rozproszone dane paleontologiczne w spójną interpretację tafonomiczną.

2. Zaproponowano koncepcję zespołu śladów organizmów utrwalonych w żywicy (określonych w pracy terminem „ichnoinkluzje”), nazwaną Resinites. Taka ichnocenoza odzwierciedla różnorodność tzw. pułapek żywicznych oraz sposobów wydzielania żywicy przez drzewa – od wewnętrznych kieszeni żywicznych w pniu po zewnętrzne wycieki żywicy mające kontakt ze środowiskiem. Takie ujęcie pomaga zrozumieć, jak różne procesy żywicowania przekładały się na odmienne zespoły przechwyconych w żywicy organizmów (i ich śladów), ukazując bogactwo tafonomii żywic kopalnych.

3. Wykazano, że żywica może funkcjonować jako element stałego podłoża (ang. hardground) lub podłoża drzewnego/węglowego (ang. woodground) dla organizmów drążących. Rozszerza to klasyczne pojęcia ichnofacji bez konieczności wyodrębniania bursztynu jako osobnego typu substratu (ang. amberground). Tym samym żywice kopalne dołączają do listy podłoży branych pod uwagę w analizach ichnologicznych, co wskazuje na potrzebę uwzględniania ich obecności przy interpretacji zespołów śladów (np. w osadach morskich, gdzie obok wierceń w drewnie czy skale mogą wystąpić również w kopalnych żywicach).

4. Opisane odkrycia dowodzą istnienia złożonych sieci interakcji między żywicującymi drzewami a zespołami organizmów, kolonizującymi sukcesywnie zarówno żywe drzewa, jak i ich szczątki – od środowiska lądowego aż po depozycję żywicy w osadzie na przestrzeni co najmniej 125 mln lat. Stratygraficznie, obecność określonych śladów (zarówno ichnoskamieniałości na żywicach, jak i ichnoinkluzji wewnątrz nich) pozwala lepiej określić genezę osadów bursztynonośnych (np. rozpoznać wpływ zmian zasięgu morza czy rolę transportu rzecznoego) oraz potencjalnie korelować warstwy osadów (zwłaszcza tam, gdzie bursztyn jest przemieszczony i redeponowany). Ponadto, zestawienie danych tafonomicznych z klasycznymi danymi paleontologicznymi o inkluzjach umożliwia dokładniejsze odtworzenie warunków depozycji żywicy kopalnych i ich zmian w czasie.

Przeprowadzone badania poszerzyły wiedzę o tafonomii i ichnotaksonomii żywicy kopalnych. Wykazano, że bursztyn nie jest wyłącznie pasywnym medium utrwalającym organizmy (elementy paleobiocenozy czy tafocenozy), lecz stanowi także aktywny substrat tafonomiczny – na jego powierzchni i wewnątrz niego zostały utrwalone ślady rozmaitych procesów biologicznych od momentu powstania żywicy do jej ostatecznego pogrzebienia w osadzie. Innymi słowy, procesy biologiczne oddziaływały na żywicę w toku jej subfosylnej części dziejów, a następnie „spłotyły się” z procesami geologicznymi formującymi złoża tych żywicy. Obserwacje te ukazują swoisty dualizm żywicy kopalnych jako obiektu badań należącego jednocześnie do paleobiosfery (jako zachowany ekosystem mikrohabitatów) i do litosfery (jako element osadu, w szczególności współwystępujących złóż lignitu).

Podsumowując, prace zebrane w ramach niniejszej rozprawy doktorskiej dostarczają całościowego spojrzenia na tafonomię żywicy kopanych, łącząc wnioski wynikające z perspektywy lądowej i morskiej. Wprowadzono do literatury szereg nowych pojęć i ichnotaksonów związanych ze skamieniałościami śladowymi żywicy. Uzyskane rezultaty mają znaczenie dla interpretacji tafonomii bursztynonośnych osadów na całym świecie – od kredowych żywicy Libanu i Mjanmy, przez eocen Europy, po miocen Ameryki Środkowej. Przedstawione wyniki i wnioski mogą służyć jako narzędzia paleoekologiczne do odtwarzania minionych biocenoz: pozwalają lepiej zrozumieć, w jakich warunkach powstawała żywica, jak była transportowana i deponowana, oraz jakie organizmy zetknęły się z nią w trakcie jej drogi przez różne środowiska. Przekłada się to na bogatszą interpretację tafocenoz zapisanych w żywicach. Ostatecznie, badania te wzbogacają wiedzę na temat paleobiologii żywicy i stanowią solidny fundament do dalszych badań nad ewolucją interakcji między organizmami a żywicą w przeszłości geologicznej.

Literatura

- Aldrovandi. U. 1648. Musaeum metallicvm in libros IIII distributum. Bononiae. Typis Io. Battista Ferronij.
- Allison P.A., Bottjer D.J. [red.] 2011. Taphonomy: process and bias through time. 2nd edition, Springer.
- Azar D., Nel A., Gèze, R. 2003. Use of Lebanese amber inclusions in paleoenvironmental reconstruction, dating and paleobiogeography. *Acta zoologica cracoviensia*, 46 (suppl. – Fossil Insects): 393–398.
- Behrensmeyer A.K., Kidwell S.M., Gastaldo R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 26: 103–147.
- Bolotov I.N., Aksenova O.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Chapurina Y.E., Kondakov A.V. 2021. A new fossil piddock (Bivalvia: Pholadidae) may indicate estuarine to freshwater environments near Cretaceous amber-producing forests in Myanmar. *Scientific Reports* 11: 1–14.
- Bojarski B., Cierocka K. 2020. Taphonomy of Baltic amber inclusions. 2nd Palaeontological Virtual Congress. May, 2020. Book of Abstracts. Palaeontology in the virtual era: 32.
- Breithaupt A. 1820. *Kurze Charakteristik des Mineral-Systems*. [wydane nakładem własnym], Freiberg.
- Brett C.E., Baird G.C. 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios* 1: 207–227.
- Costanzo A., Bojarski B., Kosior M., Klikowicz-Kosior A. 2023. Baltic amber and its inclusions: an insight into the origin and nature of the trapped material. 37th International Gemmological Conference IGC. September 2023, Tokyo, Japan. IGC 2023 Book of Abstracts: 161-162.
- Dzik J. 2023. *Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Efremov I.E. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74: 81–93.
- Efremov I.E. 1950. Tafonomiya i geologicheskaya letopis. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta* 24: 1–178.
- Flamini A., Graziani G., Grubessi O. 1975. Inorganic inclusions in amber. *Archaeometry* 17: 110–112.
- Florjan S., Worobiec G. 2016. *Skamieniałości roślinne: zarys tafonomii roślin*. Instytut Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk, Kraków.

- Frau C., Saint Martin J., Saint Martin S., Mazière B. 2021. An overview of the Santonian amber-bearing deposits of the Sainte-Baume Massif, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1–14.
- Fürsich F.T. 1978. The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia* 11: 243–250.
- Giebel C.G. 1856. *Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere. Zweiter Band. Gliderthiere. Erste Abtheilung: Insecten und Spinnen.* F.A. Brockhaus, Leipzig.
- Gingras M.K. 2021. *Ichnology*. W: (D. Alderton, S.A. Elias, red.) *Encyclopedia of geology* (Second edition). Vol. 2. Elsevier Inc., Academic Press, London.
- Hartmann P.J. 1677. *Succini prussici physica et civilis historia cum demonstratione ex autopsia et intimiori rerum experientia deducta.* Francofurti, typis Johannis Andreae.
- Havelcová M., Sýkorová I., Trejtnarová H., Šulc, A. 2012. Identification of organic matter in lignite samples from basins in the Czech Republic: Geochemical and petrographic properties concerning lithotype. *Fuel* 99: 129–142.
- ISO 7404-3. 2009. *Methods for the petrographic analysis of coals. Part 3: Method of determining maceral group composition.* ISO, 7.
- Kelly S.R.A., Bromley R.G. 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology* 27: 793–807.
- Kidwell S.M., Bosence D.W.J. 1991. *Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas*. W: (P.A. Allison, D.E.G. Briggs red.) *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record.* Plenum Press.
- Koivula J.I. 1981. The hidden beauty of amber: new light on an old subject. *Gems i Gemology*, 17: 34–36.
- Kosmowska-Ceranowicz B. 2017. *Bursztyn w Polsce i na świecie / Amber in Poland and in the World.* Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Kruszewska K., Dybova-Jachowicz S. 1997. *Zarys petrologii węgla.* Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.
- Lyman R.L. 2010. What taphonomy is, what it isn't, and why taphonomists should care about the difference. *Journal of Taphonomy* 8: 1–16.
- Martínez-Delclòs X., Briggs D.E., Peñalver E. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 19–64.
- Matuszewska A. 2010. *Bursztyn i inne żywice kopalne, subfossylne i współczesne.* Uniwersytet Śląski. Oficyna Wydawnicza Wacław Walasek, Katowice.

- Néraudeau D., Saint Martin J.-P., Saint Martin S., Moreau J.-D., Philippe M., Polette F., Gendry D., Brunet J., Treguier J. 2020. Amber- and plant-bearing deposits from the Cenomanian of Neuville (Mayenne, France). *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 191: 1–19.
- Poinar G. Jr. 1998. Trace fossils in amber: A new dimension for the ichnologist. *Ichnos* 6: 47–52.
- Poinar G.O. Jr., Mastalerz M. 2000. Taphonomy of fossilized resins: determining the biostratigraphy of amber. *Acta Geologica Hispanica*, 35: 171–182.
- Poinar G.O. Jr. 2001. Fossil puffballs (Gasteromycetes: Lycoperdales) in Mexican amber. *Historical Biology* 15: 219–222.
- Poinar G., Brown A.E. 2003. A non-gilled hymenomycete in Cretaceous amber. *Mycological Research* 107: 763–768.
- Poinar G. Jr. 2016. Fossil fleshy fungi (“mushrooms”) in amber. *Fungal Genomics & Biology*, 6: 1–5.
- Presl J.S. 1822. *Additamenta ad Faunam protogaeam, sistens descriptiones aliquot animalium in succino inclusorum. Deliciae pragenses historiam naturalem spectantes*, 1, Pragae: 191–210.
- Ryka W., Maliszewska A. 1991. *Słownik petrograficzny*. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- Saint Martin J.-P., Dutour Y., Ebbo L., Frau C., Mazière B., Néraudeau D., Saint Martin S., Tortosa T., Turini E., Valentin X. 2021a. Reassessment of amber-bearing deposits of Provence, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1–22.
- Saint Martin J.-P., Dutour Y., Ebbo L., Frau C., Mazière B., Néraudeau D., Saint Martin S., Tortosa T., Turini E., Valentin X. 2021b. Erratum to: Reassessment of amber-bearing deposits of Provence, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1.
- Savkevich S.S. 1983. Processy prevrashcheniya yantarya I yantarepodobnykh iskopaemykh smol (gedano-suktsynita) [Processes of transformation of amber and amber-like fossil resins (Gedano-succinite)]. *Transactions of VNIIGeoSystem* 100: 1–160.
- Sendellius N. 1742. *Historia succinorum corpora aliena involventium et naturae opere pictorum et caelatorum*. Lipsiae, Apud Io. Fridericum Gleditschium, A.O.R.
- Smith R.D.A., Ross A. 2017. Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 107: 239–247

- Sobczyk T., Kobbert M. J. 2009. Die Psychidae des baltischen Bernsteins. *Nota lepidopterologica* 32: 13–22.
- Sohn J.C., Labandeira C.C., Davis D.R., Mitter, C. 2012. An annotated catalog of fossil and subfossil Lepidoptera (Insecta: Holometabola) of the world. *Zootaxa*: 1–132.
- Stout E.C., Beck C.W., Anderson K.B. 2000. Identification of rumanite (Romanian amber) as thermally altered succinite (Baltic amber). *Physics and Chemistry of Minerals* 27: 665–678.
- Suárez-Ruiz I., Crelling, J.C. [red.] 2008. *Applied coal petrology: the role of petrology in coal utilization*. Academic Press.
- Taylor G.H., Teichmüller M., Davis A., Diessel C.F.K., Littke R., Robert P. 1998. *Organic petrology*. Gebriider Borntraeger, Berlin.
- Van Krevelen D.W., Schuyer J. 1959. *Węgiel. Chemia węgla i jego struktura*. PWN, Warszawa.
- Van Krevelen D.W. 1993. *Coal: Typology-physics-chemistry-constitution*. Elsevier Science, Third Edition, Amsterdam.
- Vávra N. 2009. Amber, fossil resins, and copal: Contributions to the terminology of fossil plant resins. *Denisia* 26: 213–222.
- Vávra N. 2015. Mineral names used for fossil resins, subfossil resins and similar materials. W: *Atlas. Infrared Spectra of the World's Resins. Holotype Characteristics*. PAN, Muzeum Ziemi, Warszawa: 215–280.

CYKL PUBLIKACJI

Tafonomia żywie kopalnych w oparciu o dane ichnologiczne i paleobiologiczne

W zakres cyklu wchodzi cztery publikacje o znaczeniu wiodącym oraz dwa suplementy do niniejszego opracowania.

1. **Bojarski B.***, Cierocka K., Szwedo J. Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution. *Papers in Palaeontology* (złożone do redakcji). Q1; 100 pkt.
2. **Bojarski B.**, Cierocka K., Azar S., Szwedo J.* *Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber. *Palaeoworld* (złożona, po recenzjach). Q2; 70 pkt.
3. **Bojarski B.***, Cierocka K., Szwedo J. Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite). *Acta Paleontologica Polonica* (złożona, po recenzjach). Q2; 100 pkt.
4. **Bojarski B.***, Cierocka K., Szwedo J. 2025. Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation. *Palaeoentomology*, **8** (2), 147–156. Q1; 20 pkt.

I

Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution

Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution

Błażej Bojarski^{1*}; Karolina Cierocka²; Jacek Szwedo¹

¹University of Gdańsk, Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

²University of Gdańsk, Laboratory of Parasitology and General Zoology, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

Email: blazej.bojarski@ug.edu.pl

Conflict of interest statement:

None of the authors have a conflict of interest to disclose.

Key words: amber, fossil resins, ichnology, new ichnotaxa, taphonomy

Abstract

Fossil resins are an important medium for preserving both body fossils and trace fossils. The presented study results show the comprehensive ichnological framework for resin-hosted trace fossils, distinguishing between ichnofossils formed on resin surfaces and ichnoinclusions embedded within the resin matrix. Based on nearly 3,500 kg of fossil resin samples, including Baltic, Lublin, Ethiopian, Mexican (Simojovelite), and Burmese (Kachin) ambers, this study documents fossil records of ichnotaxa representing multiple ichnofacies. The work describes a new ichnospecies within the genera *Petroxestes* and *Gastrochaenolites* from Baltic amber, and introduces the ichnofamilies Serichnidae (webs and silk cases) and Xylofrassidae (excremental frass) to categorize ichnoinclusions. These traces reflect the behavioral activity of organisms interacting with resin-producing trees in terrestrial and marine environments, which is a part of the proposed model of fossil resin taphonomy.

Introduction

Fossil resins, such as Baltic amber, provide information on past ecosystems with their ability to preserve fossilized organisms in the form of inclusions. Such fossils preserve much more detailed morphology compared to compressed fossils, forming a specific fossillagerstätte (Gabbott 2005). In general geological classification, fossil resins are considered mineraloids (Lambert 2015). Those are the subjects of various scientific studies. Lignite (brown coal) related studies consider cooccurring resins as lignite macerals, named resinites (Taylor et al. 1998). Resinities can occur in various kinds of compressed and xyloid lignite beds and be referred to either as resinities, fossil resins, or ambers (Fergusson 2005; Florjan and Worobiec

2016)). More confusion regarding the concept of "fossil resin" is related to differences in the classification of brown coal and its macerals in English and non-English scientific literature. For instance, the term *liptobiolithes* is used mainly in the classification of carbonaceous rocks in Central European literature, including Polish, Czech, Slovakian, and Russian sources (Florjan and Worobiec 2016), and refers to carbonaceous rocks that contain a significant proportion of degradation-resistant organic matter (mainly plant-derived biopolymers, such as fossil resins), sometimes with a transitional character between peat and bitumen.

In general view, fossil resins are a type of fossil originating from resin-producing trees, that fossilized along with co-buried plant material. In a given time and locality, different types of resin-producing trees could form a fossil resin deposit. These resins often contain fossils of organisms that were trapped during the resin secretion or shortly afterward, before diagenesis, when the resin had not yet stabilized (hardened or polymerized) and was still capable of preserving fossils. The assemblage of inclusions trapped within the resin matrix forms a taphocenosis. When the original resin is buried in the deposit, such an aggregation of future "ambers" should be considered as a part of a separated taphocenosis formed *in situ* (autochthonous) or later redeposited (allochthonous and semi or paraautochthonous). The redeposition of such fossil resin forms a challenge for researchers potentially leading to misinterpretation of the taphocenosis (Kocsis et al. 2020; Seyfullah et al. 2018), which among all fossil resins, Baltic amber suffers the most.

Among these inclusions lies a fascinating, yet rarely studied group – ichnofossils (trace fossils). This particular type of preservation refers to the traces of activity of living organisms, not their body fossils (Tapanila 2008; Walker and Miller 1992). Ichnofossils offer a unique opportunity to study the behaviors of organisms that inhabited aquatic, terrestrial, or semi-terrestrial environments (Poinar 1994). Moreover, trace fossils can be used as a tool for analyzing the taphonomic processes of the fossil resins. This article aims to clarify the terminology and current state of knowledge concerning ichnofossils in the form of inclusions and those preserved on amber. It presents a taphonomical model of an ichnological succession of traces on fossil resins and the formation of their deposits.

Material and methods

Baltic amber is a collective term for the group of fossil resins deposited in Baltic the region. Among these fossil resins, the most abundant is succinate, followed by so-called accessory resins such as gedano-succinite, gedanite, Baltic stantienite, Bitterfeld stantienite, glessite, siegburgite and more (Lambert et al 2015; Vávra 2015). Baltic amber can be found throughout Poland and in the Kaliningrad Oblast, occurring in Quaternary deposits as well as in the oldest known Eocene deposits, dated to the Priabonian. However, these are not the primary deposits of this resin, which suggests that at least some of the resins found in Baltic amber deposits are not autochthonous and may be older than the Priabonian in age.

Material for a study:

- Baltic amber close to 3,000 kg of raw, unselected, previously unexamined material, provided since 2016 by a sand-mining company in batches of 30-50kg each; Quaternary, marine deposits of the Gulf of Gdansk area; fossils relevant for this and other studies have been deposited in the Collection of Amber Inclusions University of Gdańsk (MAIG); the remaining material was returned to the owner.
- Baltic amber from Lublewo, – 15 kg of raw, size and quality selected material. It originated from a Holocene deposit formed on the basis of Upper Eocene xenoliths, moved during the Pomeranian phase of Pleistocene Ice Age, and subsequently washed and deposited in the form of a kame terrace.
- Lubin amber approximately 300 kg of raw, size and quality selected material, from Priabonian glauconite deposits. Fossils relevant to this and other studies have been placed in the Collection of Amber Inclusions University of Gdańsk (MAIG) the remaining material was returned to the owner.
- Ethiopian amber approximately 5 kg, donated to MAIG and purchased on local market. The amber originates from early Miocene mudstone deposits.
- Simojovelite, 6 pieces of Miocene Mexican amber, containing borings and piddocks (Martesiinae) inclusions.
- Kachin amber, several, selected pieces containing ichnofossils.

Results

In the present study, the classification of ichnofossils follows the approach proposed by Wisshak et al. (2019) was used. This states that substrate rules at the generic level, but only until morphology clearly says otherwise.

This work recognized two types of ichnofossils preservation, those preserved as inclusions within the resin matrix, called ichnoinclusions, and regular ichnofossils found on the fossil resin surface. Although both forms can occur within the same piece of amber, they originate from different taphonomic moments and distinct environmental contexts. In each type of fossil resin examined, at least one form of ichnofossil or ichnoinclusion was identified (Tab. 1). The descriptions of both previously known (especially those previously not reported from resins) and newly proposed ichnotaxa, are provided with characters that help identify those preserved in the fossil resins.

Ichnotaxonomy of resin-related *Teredolites* ichnofaceis

Ichnogenus: *Teredolites* Leymerie, 1842.

Type species: *Teredolites clavatus* Leymerie, 1842

Teredolites clavatus Leymerie, 1842; in fossil resins

Description: clavate borings with short necks and rounded chambers filled with external deposits were recognised as *Teredolites clavatus*. Such borings are the most abundant in Kachin amber (Fig. 1A–B), but can be also found in e.g. simojovelite, amber from Jordan or Lenase amber.

Remarks: *T. clavatus* on fossil resin can be used to determine if the xylic remains were moved to the marine environment with already hardened resin (in other cases, such fossil resin preserving pholads inclusions) and rather rapid burial of such remains if the boring underwent through terrestrial inclusions (e.g. arthropods) which would be abraded if driftwood would be present in the littoral zone for too long.

Ichnogenus: *Apectoichnus* Donovan, 2018

Type ichnospecies: *Teredolites longissimus* Kelly and Bromley, 1984

Apectoichnus longissimus (Kelly and Bromley, 1984); in fossil resins

Description: elongated, smooth, straight or sinuous borings with a calcareous lining and oval cross-section (Fig. C). Substrate is fossil resin originating within a tree trunk, usually without inclusions or with plant tissue, and fungal hyphae.

Remarks: these borings are recognized as feeding traces of Teredinidae bivalvians and in most cases the neck region is preserved in fossil resin, rarely the chamber is present with the part of the neck region. This kind of fragmentary preservation is the result of the boring behaviour of shipworms, which feed through the wood trunk leaving only a partial boring within the resin.

Apectoichnus lignummasticans Melnyk, Packer, Zonneveld and Gingras, 2020

Original description: elongate borings in xylic substrata and associated resins, nearly circular in cross-section, with an approximately constant diameter (Fig. 1 D–E). Borings are straight to sinuous or contorted and intertwined and predominantly occur parallel to the fibers of xylic substrata.

Remarks: original description includes morphology of borings in amber; taphonomic description similar to the *T. clavatus*.

Fossil resins as a lithic or hardground material

Woodground borings could be preserved on fossil resins, as those are much more resistant to lignite biodegradation. These traces could be formed on a lignite bed or clast lignite material and should be assigned to Teredolites ichnofacies and respective ichnogenera. With further redeposition, progression of erosion and abrasion of amber pebbles, the traces would be damaged and less abundant. The succession of ichnofossils on such material would progress with the formation of new bedrock, and lithification of such deposits with fossil resin fragments. Such bedrock, when bioeroded, was recognized as Trypanites ichnofacies and this scenario was recognized in “Baltic amber” deposits.

Ichnotaxonomy of resin-related Trypanites ichnofacies

Ichnogenus *Petroxestes* Wilson and Palmer, 1988

Type ichnospecies: *Petroxestes pera* Wilson and Palmer, 1988.

Petroxestes balticum ichnosp. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Fig. 2 A

Diagnosis: elongated and rounded boring with a straight or slightly curved outline in fossil resin. It is distinctly longer than it is wide, with the length increasing as the height increases from bottom to top. In the transverse section, it has the shape of a truncated semicircle to a semi-ellipse. The arrangement of the drillings shows no directionality or organization, yet they do not overlap each other either.

Remarks: the morphology of the boring bears a similarity to the *Petroxestes pera*, yet the substrate, shape and outline distinguishes it from those borings. It also differs from *Asthenopodichnium* ichngen. in following features: by trace arrangement and substrate from *A. xylobiontum* (Thenius and Klaus 1979) and *A. lignorum* (Genise et al. 2012) which are arranged parallel to wood fiber, and by substrate from *A. ossibiontum* (Thenius 1988) (recognized as *Osteichnus ossibiontum* by Höpner and Bertling 2017) as traces in bones and *A. lithuanicum* (Uchman et al. 2007) for coral substrate.

Those traces are usually interpreted as a “bark” amber, which is supposed to be an imprint of the bark on the resin surface, yet not even one of the collected specimens holds actual imprints or a part of plant tissue on the surface, as it is common in this formations of amber nuggets.

Substrate: redeposited fossil resin.

Etymology: the name refers to Baltic amber; from Latin *Mare Balticum* (Baltic Sea).

Occurrence: Baltic and Lublin amber.

Type specimen: MAIG 7227

Ichnogenus: *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842

Type ichnospecies: *Gastrochaenolites lapidicus* Kelly and Bromley, 1984

Gastrochaenolites succini ichnosp. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Fig. 2 B–J

Diagnosis: clavate borings with a rounded or pointed base (Fig. 2 B–D). Chamber distinct, rounded flask shape or elongated and flattened, may bear bioglyph or xenoglyph, which can be determined by the presence of resin layers collateral to xenoglyph (Fig. 2 E). Neck region is long or short and appressed (elliptical) or

round in axis (Fig. 2 F), with singular or dual aperture (Fig. 2 G–J). Borings can cross and overlap each other, calcareous lining is absent.

Remarks: the morphology of the boring bears similarities to the *Gastrochaenolites* in lithic substrates, and the fossil resin is treated in this case as such. Yet, occurrence at fossil resins and general morphology lacking a typically club-shaped, as usually highly eroded, distinguishes the described ichnospecies from the known traces.

Substrate: redeposited fossil resin.

Etymology: from Latin *succinum* (amber).

Occurrence: Baltic and Lublin amber.

Type specimen: MAIG 7229

Resinites ichnocenosis – a way to study ichnoinclusions

Ichnoinclusions are trace fossils, such as arachnid webs, coprolites, frass, fecal pellets, etc. preserved within a fossil resin matrix. These ichnoinclusions form associations (ichnoceonosis) that are proposed to be called Resinites. This ichnocenosis forms on land or semi-aquatic terrains, such as wetlands, mangrove forests, and peatlands, when the resin-producing tree endures severe conditions that caused the production of resin.

Ichnotaxonomy of Resinites ichnocenosis

Webs and threads

Serichnidae ichnofam. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Fig. 3 A–B

Diagnosis: filamentous, thread-like or tubular biogenic structures preserved predominantly in fossil resins, formed by arthropods such as arachnids or insects. Trace fossils assigned to this family include silk threads, larval cases (including bagworm cases), cocoons, and web-like structures. These are typically unmineralized, smooth or frayed filaments, often unbranched but occasionally forming web-like or reticulate structures. Threads may exhibit environmental, organic encrustations (e.g., stellate hairs, detritus) and are commonly associated with spinning, web-building, or cocoon-forming behavior. Some members form compact tubes or cases constructed with exogenous material (e.g., plant fragments, detritus), often aligned in distinctive patterns.

Remarks: those traces may be mistaken for fungal mycelium, yet morphologically, these traces are distinct from fungal hyphae by their lack of regular apical branching, their association with behavioral placement, and the presence of encrusting or attached organic elements. Structures can occur singly (threads) or in bundles, and frequently retain curvature and irregularities indicative of silk or architectural behavior. Size

ranges from micrometers to centimeters. Larval cases such as those of Psychidae exhibit constructional patterns with plant fragments or inorganic materials arranged longitudinally or transversely.

Etymology: from Latin *sericum* (made of silk) and Greek *ichnos* (trace), in reference to filamentous structures interpreted as traces of silk or fiber produced by arthropods.

Type ichnogenus: *Frangofilum* ichnogen. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Occurrence: fossil resins

Frangofilum ichnogen. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Fig. 3 A–B

Diagnosis: threads with frayed surface, lacking cellular structure, usually single, and unbranched; branched threads may form a web and other structures.

Remarks: arachnid or insect threads, webs and other structures preserved in fossil resins. Threads can be easily mistaken for mycelium, but threads in comparison to mycelium lack cellular structure. Usually, threads were sunken in resin with organic material attached to the thread (e.g. stellate hairs), while mycelium is in the form of hyphae that were growing within the resin matrix and usually does not include such organic “incrustation”. Well-developed mycelium is smooth and in the form of highly branching, densely composed hyphae.

Etymology: from Latin *frangere* (to shatter) and *filum* (thread).

Type ichnospecies: *Frangofilum distinctum* ichnogen. and ichnosp. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Frangofilum distinctum ichnogen. and ichnosp. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedo 2025

Fig.3 A

Description: single or uncompacted webs formed by easily distinguishable threads, such as spider webs (Fig. 3 A).

Etymology: from Latin *distinctus* (distinct, separate).

Occurrence: fossil resins

Type specimen: MAIG 7230

Fig. 3 B

Description: highly compacted webs with non-distinguishable threads, forming nests, cocoons and similar structures; can be organized in various architectures with the occurrence of tunnels.

Etymology: from Latin *densus* (dense).

Occurrence: fossil resins

Type specimen: MAIG 7231

Sucinopsyche (as ichnogenus)

Fig. 3 C–D

Sucinopsyche Sobczyk, 2011: 309. = *Palaeopsyche* Sobczyk and Kobbert, 2009: 17. A junior homonym of *Palaeopsyche* Perkins, 1905 [Lepidoptera: Epipyropidae]. Type species: *Palaeopsyche secundum* Sobczyk and Kobbert, 2009. = *Baltopsyche* Sohn in Sohn et al., 2012: 37. syn. nov. An unnecessary replacement name for *Palaeopsyche* Sobczyk and Kobbert, 2009.

Diagnosis: arthropod larval cases built with incrustation of organic or inorganic materials.

Remarks: this an unusual case when an inclusion can be described as ichno- and regular taxon, thanks to a case-building behavior and material selection of the Trichoptera and Psychidae larval stages, bearing even a species-specific level of characteristics.

Occurrence: fossil resins.

Fecal pellets, coprolites and frass as inclusions.

Ichnofamily Coprulidae Knaust, 2008

Diagnosis: Rounded, isolated coprolites.

Type ichnogenus. *Coprulus* Mayer, 1952.

Ichnogenus: *Coprulus* Mayer, 1952.

Type ichnospecies. *Coprulus oblongus* Mayer, 1952(= *C. sphaeroideus* Mayer, 1952; *Tibikoia fudoensis* Hatai et al., 1970; *C. maastrichtensis* van Amerom, 1971; *T. sanctacrucensis* Bałuk and Radwanski, 1979; *T. parva* Bischoff, 1990; *T. silurica* Bischoff, 1990)

Diagnosis: Ovoid or spheroidal coprolite with homogeneous fill.

Coprulus oblongus Mayer, 1952

Fig. 3 E–G

Diagnosis: Ovoid or spheroidal coprolite with homogeneous fill. Preserved in the form of inclusion in fossil resins.

Remarks: arthropod coprolites

Substrate: various, including fossil resins

Occurrence: fossil resins

Xylofrassidae ichnofam. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedó 2025

Fig. 3 H

Diagnosis: trace fossils of insect origin, consisting primarily of frass (partially digested or undigested plant material) excreted or mechanically dislodged by xylophagous insects, especially coleopteran larvae. These structures typically occur as distinct, often angular to sub-rounded pellets or splinters, embedded in resinous or sedimentary matrices. The frass particles may appear in linear arrays, dispersed accumulations, or dense layers, often co-occur with xylitic tunnels or galleries and as ichnoinclusions in fossil resins.

Remarks: frass elements may exhibit parallelogrammatical, spheroidal, or irregular forms, depending on the mode of deposition and the anatomy of the insect producer. Compositionally, the structures reflect the host substrate, and often retain cellular details of tracheids or lignified tissues.

Etymology: from Latin *xylo-* (wood), and *frass* from German *frasz*, from the root of *fressen* "to devour, to eat as a beast does".

Occurrence: fossil resins

Type ichnogenus: *Lignocoprurus* ichnogen. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedó 2025

Lignocoprurus ichnogen. nov. Bojarski, Cierocka and Szwedó 2025

Fig. 3 H

Diagnosis: excremental or frass-derived structures formed by insect larvae, particularly xylophagous beetles, preserved in fossil resins or fossilized wood. Characterized by discrete, often angular or pellet particles composed of mechanically fragmented (nondigested) or partially digested plant material, commonly occurring as aggregates and clusters.

Etymology: from Latin *lignum* (wood), and Greek *kopros* (faeces).

Occurrence: fossil resins

Type ichnospecies: *Lignocoprurus angularis* ichnogen. and ichnosp. nov.

Lignocoprurus angularis ichnogen. and ichnosp. nov. Bojarski, Cierocka and Szewdo 2025

Fig. 3 H

Diagnosis: frass composed of parallelogram-shaped, angular wood particles, usually ranging from 0.5 to 2 mm in size, arranged in disordered clusters or linear series within the resin. Particles are sharp-edged, light-colored, and exhibit minimal digestion traces.

Remarks: Frequently found in association with layered resin flow and as aggregations on the floor of the fossil resins, may be preserved as a fraction of detritus dispersed by sedimentation within those remains in resin.

Etymology: from Latin *angularis* (having angles or corners).

Occurrence: fossil resins

Type specimen: MAIG 7232

Taphonomic model for the origin and redeposition of fossil resins based on ichnofossil evidence

Stage 0 — Primary resin secretion and *in-situ* burial

Fossil resins are secreted by trees growing in periodically or permanently waterlogged terrestrial wetlands, such as tidal marshes, swamps, bogs, and pocosins of marine, estuarine, riverine, or lacustrine origin. The resin accumulates *in situ* alongside xylitic remains, which subsequently undergo carbonization. Three primary sources of resin secretion are recognized: internal trunk secretions (e.g., resin pockets), external flows coating the bark, which form so-called resin traps and preserve the highest diversity of biological inclusions, and below-ground root secretions forming so-called “amber nuggets” within the soil profile. Because no significant erosional processes occur between secretion and burial, autochthonous amber preserves the richest and least disturbed inclusion assemblages.

Stage 1 — First-order redeposition on xylitic and woodground substrates

Amber-bearing deposits in aquatic (primarily marine) environments could be paraautochthonous, semiautochthonous or allochthonous and only rarely. Autochthonous settings are considered when the lignite beds containing fossil resins remain undisturbed. Exposure of such beds through river incision or sea-level fluctuations can result in the erosion, fragmentation, and short-distance transport of xylitic clasts containing

fossil resin. The woodground clasts are treated as carbonite substrates and constitute a *Teredolites* ichnofacies, characterised by *Teredolites clavatus*, with more advanced transport stages featuring *Apectoichnus longissimus* and *Apectoichnus lignumasticans*. High frequencies of *T. clavatus* indicate paraautochthonous origin, while a higher *A. longissimus* to *T. clavatus* ratio suggests a semiautochthonous setting, evidenced by initial surface abrasion and preserved borings. Once these clasts of bored substrate are redeposited, the fossil resin is no longer considered autochthonous.

Stage 2 — Transition from woodground to firmground and lithic substrates

After initial, short-range reworking on woodground clasts, fossil resin nuggets become deposited above the storm wave basin in littoral sands. While these sands remain unconsolidated, the clasts undergo mainly mechanical abrasion and *Skolithos* ichnofacies burrowing dominates the sediment, where no new borings form on the fossilized resin, as *Skolithos* hosts firmground ichnofossils (burrows) and at this stage the substrate available to endolithic organisms exclusively. Once the sandy bed is buried and lithifies with undergoing diagenesis, the former firmground and rarely woodground is replaced by a lithified, hardground substrate – the resin is now part of a siliciclastic sandstone that can be exposed again during subsequent shoreline migration. Accordingly, the ichnoassemblage recorded on fossil resin surfaces shifts from *Teredolites*-dominated to *Trypanites* ichnofacies characterised by *Petroxestes* and *Gastrochaenolites* borings. The earliest lithic borings, along with surface abrasion, overprint, truncate, or ream out pre-existing *Teredolites* and *Apectoichnus*; intense surface abrasion may even obliterate *T. clavatus* completely. Distinguishing fragmented *Gastrochaenolites* from *A. longissimus* requires inspection of morphological features such as bioglyph or calcite linings. Calcite linings of borings in fossilized resin are an indicator of *A. longissimus* while preserved may occur in lining-less *Apectoichnus* or *Gastrochaenolites succini*, yet the second would present a much shorter neck region. Co-occurring borings in the surrounding sandstone or the presence of so-called “ghost logs” in the form of loose or fragmented calcite linings, support the interpretation of an ichnocoenosis.

Firmground formation creates a taphonomic gap in the boring record on resins, as those can occur only after lithification, the presence of *Gastrochaenolites* and *Petroxestes*, together with partially abraded woodground traces, provides an indicator of multi-step reworking at the studied outcrop. The stages of such ichnofacies transformation would be:

- “liberation” of fossil resins from lignite beds and its clasts, ending the *Teredolites* ichnofacies;
- temporary storage of those resins and lithification in littoral sand; succession of *Trypanites* ichnofacies caused by colonization of lithic borers;
- burial and possibly reworking this sediment into newly developing *Trypanites* ichnofacies.

Where energy levels remain very high (e.g., open-coast foreshore), fossil resin pebbles or those embedded in lignite clasts are typically destroyed before the “stage 2” cases formation of *Trypanites* ichnofacies

borings. In such cases, Teredolites ichnofossils may develop in the littoral zone of a paleoshore, where xylic material attracts piddocks and other boring organisms. This scenario is characterized by rounded resin pebbles bearing mostly *T. clavatus* borings.

The degree of surface abrasion and the relative abundance of *Gastrochaenolites* compared to *Apectoichnus* constitute the main taphonomic proxies for estimating transport distance and residence time in the littoral zone. At this stage, inclusion diversity may be significantly reduced due to mechanical spalling of the resin surface.

Stage 3 — Multi-cycle redeposition and final burial

Continued burial of allochthonous resin in sandstones is marked by the deformation of preserved borings. Overbuilding deposits raise temperature and pressure, driving diagenesis toward the ketogenesis stage, manifested by compaction of secretion laminae and compression of organic and inorganic inclusions. If resin production resumes in an overlying ecosystem, a younger autochthonous amber generation may accumulate atop the older allochthonous bed. Reworking of the older resin into newly formed assemblages in stage 3 pebbles that exhibit heavily abraded *Gastrochaenolites* and *Petroxestes* borings, co-occurring with Stage 0 resin. Recognition of the ichnosuccession and the preservation state of individual borings is therefore critical to reconstructing the taphonomic history of any amber-bearing bed.

At any stage of this model (but most likely during stage 3) a new, younger fossil resin assemblage can develop atop older deposits. Even multiple new amber-bearing lignite beds could be formed alongside the first stage redeposition on the shore and over the allochthonous - oldest deposit. The oldest resin deposits within the stratigraphic sequence can serve as a source of amber, leading to further redeposition and mixing of fossil resins of different ages within the same strata.

Discussion

Ichnology of fossil resins: why substrate matters

The findings presented in studies of the borings and ichnoinclusions in amber give a new perspective on the debate over morphology versus substrate-controlled ichnotaxonomy (Donovan 2018; Genise 2017; Knaust 2012; Miller 2011). Fossil resin studies suggest a pragmatic middle ground: the substrate is a diagnostic character (ichnotaxobase) at the ichnofacies level and may be optional at the ichnospecies level, provided that morphology is unambiguous. Fossil resin as an ichnotaxobase has typically been treated as a form of xylic substrate preserving exclusively Teredolites borings. However, the Trypanites borings – *Gastrochaenolites succini* ichnosp. nov. and *Petroxestes balticum* ichnosp. nov., described from Baltic amber material, show a relationship between resins and lithified substrates, such as sandstone. Borings on fossil resins represent distinct ichnofacies that trace the taphonomic journey of the same resin pebble.

Resins in the fossil record are typically associated with lignite-bearing deposits, as autochthonous resin beds must have formed on a base of decaying remains of resin-producing trees. With the transition from autochthonous to allochthonous deposits, the fossil record of tree remains might be lost due to decay and bioerosion. However, the resin may be transported alongside these remains and persist longer due to its resistance to such processes, and become remnants of eroded *Teredolites* ichnofacies formed on woodground substrates as exemplified by so-called “ghost logs”, which are now recorded only by isolated calcite linings of borings (Savrda et al. 1993). Under appropriate conditions such as those illustrated in stage 3 of the taphonomic model, the resin would accumulate, persist and become more abundant within the sedimentary basin, increasing the likelihood of boring organisms exploiting the fossil resins in the substrate.

Substrate controlled ichnofacies – xylite, woodground and lithic borings

In this study, the “amberground” (Smith and Ross, 2017) substrate was not used intentionally, as the aim was to interpret resin-related ichnofossils within a broader lithological framework used to study taphonomic processes in sedimentary basins. Each boring-type ichnofossil was categorized based on its morphology, succession stage, and substrate. Appropriate ichnogenera were used based on characters exclusively for occurrence in fossil resins. When the resinous substrate was recognized as a lithic substrate, traces were attributed to *Gastrochaenolites* or *Petroxestes*, and to *Teredolites* or *Apectoichnus* in the case of clavate (club-shaped) borings in xylic and woodground substrates.

Both external and internal resin assemblages (e.g. layered resin exudation or resin socket) can be considered as an xylic ichnotaxobase when the resin was still a part of a bioeroded xylic material. Such borings occur in wooden material deposited in such environments as river estuaries, where waterlogged wood logs were excavated by aquatic organisms such as Piddocks (Álvarez-Parra et al., 2024; Bandel et al. 1997; Bromley 1996; Smith and Ross, 2018; Kelly and Bromley 1984; Kocsis et al., 2020; Mayoral et al., 2020; Balashov, 2021;), or when woodground (e.g. lignite bed) was exposed to a marine environment, e.g. during transgression and regression cycles, sea over a paleo-shore (Bandel et al. 1997; Maksoud et al. 2017). These borings belong to the *Teredolites* ichnofacies. Once that same woodground becomes eroded, resin pebbles are buried in sediment that lithifies with time, and it can no longer host new *Teredolites*, although traces from the earlier wood-stage may still be visible; from this point on, it functions exclusively as a hardground for a new succession of borings, and the next borers produce a *Trypanites* ichnofacies (or locally a *Gastrochaenolites*) assemblage instead. Samples from Baltic and Lublin amber demonstrate that deposits of these fossil resins host *Trypanites* ichnofacies – an indicator of stage 3 taphonomy. In these resin-bearing deposits, alongside *Trypanites* ichnofacies were reported, a well-preserved xylitic lignite (Bojarski et al. 2025), and “ghost logs” calcite lining (in this work), supporting the interpretation of multicycle deposition of resins of different ages. In summary, when the resin is eroded from the sandstone bed and redeposited, as observed in Baltic amber, the resin pebbles are washed out from the amber-bearing layers and accumulate

along the modern shoreline. This leads to the formation of a new Holocene amber deposit along the Baltic Sea shoreline and littoral zone, containing both redeposited Baltic amber and newly forming fossil resins that have not yet undergone fossilization. In addition, a new ichnocenosis is formed, as Baltic amber is commonly found with attached bryozoans or barnacles (Kosmowska-Ceranowicz 2008). Similar redeposition events have been reported from Borneo amber beds (Kocsis et.al 2020; Labandeira 2014).

Ichnocenosis Resinites

While ichnofascies present in the sedimentary rock allow researchers reach to palaeoenvironmental details preserved in this fossil record and follow the organism-sediment relations, the fossil resin ichnocenosis is based on the organism-resin relationship of fossil resin origin. The ichnocenosis Resinites, as proposed in this study, introduce a new ichnological concept focused on trace fossils preserved within the resin matrix, termed ichnoinclusions. This proposal addresses a longstanding terminological and conceptual gap in amber studies. These structures mostly represent behavioral remnants of arthropods, as well as other organisms interacting with resin-producing trees and their microenvironments, and they reflect the type of the so-called “amber trap” (Szwedo and Sontag 2009). This ichnocenosis provides a new way to study inclusions in fossil resin – a behavioral window into terrestrial and semi-terrestrial ecosystems of “resin forests” such as humid woodlands, mangroves, and peatlands, where resin secretion acted as both preservational medium and ecological trap.

The term ichnoinclusions is introduced here to distinguish trace fossils preserved inside resins (e.g., coprolites, web threads, larval cases) from conventional, body fossil inclusions. This distinction marks a conceptual advance in resin taphonomy, positioning fossil resin as both a preservational substrate and a trace-bearing sedimentary medium (Genise 2017; Seyfullah et al. 2018; Penney 2010). Similar to mineral substrates, the resin may preserve traces, but three-dimensional behavioral structures like defecating insects (Fig. 3 E–F), are almost exclusively found as ichnoinclusions (Poinar 1994; Seilacher 1967), allowing detailed study of trace-producing organisms.

The ichnocenosis Resinites is formally characterized by several ichnofamiliae introduced in this study, including Serichnidae ichnofam. nov. and Xylofrassidae ichnofam. nov. Members of Serichnidae ichnofam. nov. include thread- and web-like structures produced most likely by spiders and lepidopteran larvae, preserved as filamentous, frequently encrusted or detritus-laden strands. These can be mistaken for fungal hyphae (Brasier et al. 2009; Saint Martin et al. 2014), but their behavioral architecture, lack of cellular structure and presence of constructional elements such as larval detrital casing differentiate them (Dunlop 2018). The type ichnogenus *Frangofilum* ichnogen. nov. morphotypes ranging from delicate webs (*F. distinctum*) to dense, cocoon-like constructs (*F. densum*). These structures represent the first systematic ichnotaxonomic treatment of web and silk-related behavioral traces in fossil resins.

Structures such as larval cases constructed by psychid moths (Psychiidae) are a significant yet underrepresented component of amber taphonomy (Fig. 3 C–D). Taxa like *Palaeopsyche* (Sobczyk and

Kobbert, 2009), currently treated as junior synonyms of *Sucinopsyche*, were originally described as ichnotaxa based solely on larval cases preserved without identifiable larval or adult remains. This ichnotaxonomic classification complied fully with Article 1.2.1 of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999), which explicitly allows for names based on the fossilized work of organisms.

While the current treatment of *Sucinopsyche* as a zoological taxon relies heavily on analogical reasoning and presumed taxonomic affinity with extant Psychiidae, the complete absence of preserved larval bodies, exuviae, or images precludes a definitive assignment. Therefore, these remains should be more appropriately classified as behaviorally-derived trace fossils—not biological body fossils. This study proposes returning to the original ichnotaxonomic framework and formally integrating *Sucinopsyche* into the ichnofamily Serichnidae ichnofam. nov., alongside thread-like traces. These structures, though complex and often taxonomically informative, meet all criteria for trace fossils, being externalized results of organismal behavior rather than anatomical preservation.

Similarly, *Xylofrassidae* ichnofam. nov. organizes excremental trace, structures derived from wood-feeding insect larvae (notably Coleoptera), preserved as discrete frass particles or pellets within the resin. It may represent a functional and preservational category of ichnofossils critical for reconstructing taphonomic and behavioral aspects of fossil resin biocoenoses, providing direct evidence of xylophagous insect activity on resin-producing trees. The proposed family is especially relevant in contexts such as studies related to factors causing tree resinification, where insect behavior is more often inferred from indirect evidence. The type ichnogenus *Lignocoprus* ichnogen. nov. reflects the substrate specificity of these traces and their diagnostic potential for reconstructing xylophagous behavior (Nuorteva and Kinnunen 2008). These traces are significant for palaeoentomological reconstructions of amber forests

In summary, the ichnocoenosis Resinites and its component ichnofossils reveal the behavioral richness of the amber fossil record. The proposed methodology introduces a new approach to trace fossils in fossil resins and offers an interpretative toolset for resolving taphonomic and paleoecological scenarios in ichnoinclusion-bearing resins.

Conclusions

This study demonstrates that fossil resins serve as trace-bearing substrates capable of recording complex taphonomic and ecological interactions. The ichnofossils preserved both within (ichnoinclusions) and on the surfaces of fossil resins reflect a wide range of organismal behaviors and environmental processes, including colonization, bioerosion, and substrate reworking. The integration of ichnological, sedimentological, and paleobiological data reveals that fossil resins undergo a dynamic post-secretion history that is traceable through the succession of ichnofacies.

This study proposes a taphonomic model of resin transformation and redeposition, comprising three major stages: in-situ secretion and burial (stage 0), first-order redeposition and woodground colonization (stage 1), and lithification with subsequent colonization by hardground borers (stage 2), followed by multi-cycle reworking and burial (stage 3). The model shows how ichnofossils such as *Teredolites clavatus*, *Apectoichnus longissimus*, *Gastrochaenolites succini* ichnosp. nov., and *Petroxestes balticum* ichnosp. nov. reflect taphonomical changes such as resin transport, exposure time, and diagenetic history.

In addition, this work introduces a ichnocenosis Resinites, gathering ichnofossils preserved within resins. Two new ichnofamiliae with respected ichnotaxa are described: Serichnidae ichnofam. nov., encompassing silk threads, webs, larval cases, and Xylofrassidae ichnofam. nov., which includes excremental traces of wood-boring insects. These ichnofossils provide a behavioral record of terrestrial organisms interacting with resin-producing trees.

This work highlights ichnotaxonomic significance of resin as a substrate occurring in ichnofacies such as Teredolites and Trypanites ichnofacies and establishes a comprehensive ichnological and taphonomic model for fossil resins studies, providing new tools for interpreting resin-hosted trace fossils.

Literature

1. Bandel, K. Shinaq, R. and Wetschat, W. (1997). First insect inclusions from the amber of Jordan (Mid Cretaceous). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 80, 213-223.
2. Bojarski, B., Cierocka, K., and Szwedo, J. (2025). Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation. *Palaeoentomology*, 8(2), 147–156. <https://doi.org/10.11646/PALAEOENTOMOLOGY.8.2.5>
3. Bolotov, I. N., Aksenova, O. V., Vikhrev, I. V., Konopleva, E. S., Chapurina, Y. E., and Kondakov, A. V. (2021). A new fossil piddock (Bivalvia: Pholadidae) may indicate estuarine to freshwater environments near Cretaceous amber-producing forests in Myanmar. *Scientific Reports*, 11(1), 6646.
4. Brasier, M., Cotton, L., and Yenney, I. (2009). First report of amber with spider webs and microbial inclusions from the earliest Cretaceous (c. 140 Ma) of Hastings, Sussex. *Journal of the Geological Society*, 166(6), 989-997.
5. Bromley, R.G. (1996). *Trace fossils: Biology, taphonomy and applications*. Chapman and Hall, Londyn, 378.
6. Castañeda-Posadas, C., Trujillo-Hernández, A., and Zúñiga-Mijangos, L. A. (2021). Especie nueva del género *Martesia* (Bivalvia: Pholadidae) incluida en el ámbar de Chiapas como indicador de un ambiente estuarino. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92
7. Donovan, S. K. (2018). A new ichnogenus for *Teredolites longissimus* Kelly and Bromley. *Swiss Journal of Palaeontology*, 137, 95-98.
8. Dunlop, J. A., Selden, P. A., Pfeffer, T., and Chitimia-Dobler, L. (2018). A Burmese amber tick wrapped in spider silk. *Cretaceous Research*, 90, 136-141.
9. Fergusson, D. K. (2005). Plant taphonomy: ruminations on the past, the present, and the future. *Palaios*, 20 (5), 418–428.
10. Florjan, S., and Worobiec, G. (2016). *Skamieniałości roślinne: zarys tafonomii roślin* [Plant fossils: an outline of plant taphonomy]. Instytut Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk, Kraków, 220 pp. [In Polish]
11. Gabbott, S. E. (2005). Lagerstätten. In: Selley, R.C., Cocks, L.R.M., Plimer, I.R. *Encyclopedia of Geology*. Elsevier Academic, Amsterdam.
12. Genise, J. F. (2017). Ichnoentomology—insect traces in soils and Paleosols. *Topics in Geobiology* 37. Springer, Heidelberg Berlin, 55–70
13. Jochum, A., Yu, T., and Neubauer, T. A. (2021). Mother snail labors for posterity in bed of mid-Cretaceous amber. *Gondwana Research*, 97, 68-72.
14. Kelly, S. R. A., and Bromley, R. G. (1984). Ichological nomenclature of clavate borings. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 33, 115–144.

15. Knaust, D., (2012). Trace-fossil systematics. In: Knaust D, Bromley RG (eds) Trace fossils as indicators of sedimentary environments. *Developments in Sedimentology*, 64, 79–10.
16. Kocsis, L., Usman, A., Jourdan, A. L., Hassan, S. H., Jumat, N., Daud, D., Briguglio, A., Slik, F., Rinyu, L., and Futó, I. (2020). The Bruneian record of “Borneo Amber”: A regional review of fossil tree resins in the Indo-Australian Archipelago. *Earth-science reviews*, 201, 103005.
17. Kosmowska-Ceranowicz, B. (2008). Glowing stone: Amber in Polish deposits and collections. *Przegląd Geologiczny*, 56(8/1), 604-610.
18. Labandeira, C. C. (2014). Amber. In *Reading and Writing of the Fossil Record: Preservational Pathways to Exceptional Fossilization: Presented as a Paleontological Society Short Course at the Annual Meeting of the Geological Society of America, Vancouver, British Columbia, October 18, 2014*. Paleontological Society.
19. Lambert, J. B., Santiago-Blay, J. A., Wu, Y., and Levy, A. J. (2015). Examination of amber and related materials by NMR spectroscopy. *Magnetic Resonance in Chemistry*, 53(1), 2-8.
20. Lambert, J. B., Santiago-Blay, J. A., Wu, Y., and Levy, A. J. (2015). The History and Structure of Stantienite. *Bulletin for the History of Chemistry*.
21. Maksoud, S., Azar, D., Granier, B., and Gèze, R., (2017). New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld* 26 (2), 331–338. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2016.03.003>
22. Miller III, W. (Ed) (2011). *Trace fossils: concepts, problems, prospects*. Elsevier, Amsterdam, 611 pp.
23. Nuorteva, M., and Kinnunen, K. A. (2008). Insect frass in Baltic amber. *Bulletin of the Geological Society of Finland*, 80(2), 105-124.
24. Penney, D. (Ed.) (2010) *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 304 pp.
25. Poinar, G. O. (1994). Fossils in amber. *Current Science*, 66(6), 417-420.
26. Poinar Jr, G. (2016). Fossil fleshy fungi (“mushrooms”) in amber. *Fungal Genomics Biol*, 6(142), 10-4172.
27. Ross, A. J., Mellish, C. J., Crighton, B., and York, P. V. (2016). A catalogue of the collections of Mexican amber at the Natural History Museum, London and National Museums Scotland, Edinburgh, UK. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68(1), 45-55.
28. Savrda, C. E., Ozalas, K., Demko, T. H., Huchison, R. A., and Scheiwe, T. D. (1993). Log-grounds and the ichnofossil Teredolites in transgressive deposits of the Clayton Formation (Lower Paleocene), western Alabama. *Palaios*, 8(4), 311–324. <https://doi.org/10.2307/3515263>
29. Saint Martin, J. P., Saint Martin, S., Bolte, S., and Néraudeau, D. (2014). Spider web in Late Cretaceous French amber (Vendée): The contribution of 3D image microscopy. *Comptes Rendus Palevol*, 13(5), 463-472.

30. Seilacher, A. (1967). Bathymetry of trace fossils. *Sedimentology*, 7(4), 267–298.
[https://doi.org/10.1016/0025-3227\(67\)90051-5](https://doi.org/10.1016/0025-3227(67)90051-5)
31. Seyfullah, L. J., Beimforde, C., Dal Corso, J., Perrichot, V., Rikkinen, J., and Schmidt, A. R. (2018). Production and preservation of resins—past and present. *Biological Reviews*, 93(3), 1684-1714.
32. Shipway, J. R., Rosenberg, G., Concepcion, G. P., Haygood, M. G., Savrda, C., and Distel, D. L. (2019). Shipworm bioerosion of lithic substrates in a freshwater setting, Abatan River, Philippines: Ichnologic, paleoenvironmental and biogeomorphical implications. *PloS one*, 14(10), e0224551.
33. Szvedo, J., and Sontag, E. (2009). The traps of the “amber trap”. How inclusions could trap scientists with enigmas. *Denisia*, 26(86), 155-169.
34. Smith, R. D., and Ross, A. J. (2017). Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 107(2-3), 239-247.
35. Tapanila, L. (2008). The endolithic guild: an ecological framework for residential cavities in hard substrates. In M. Wisshak and L. Tapanila (Eds.), *Current developments in bioerosion* (pp. 3–30). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77598-0>
36. Taylor G. H., Teichmüller M., Davis A., Diessel C. F. K., Littke R., Robert P. (1998). *Organic petrology*. Gebriüder Borntraeger, Berlin.
37. Vávra N., (2015). Mineral names used for fossil resins, subfossil resins and similar materials. W: *Atlas.Infrared Spectra of the World’s Resins. Holotype Characteristics*. PAN, Muzeum Ziemi, Warsaw: 215–280.
38. Walker, S. E., and Miller, W. (1992). Organism-Substrate Relations: Toward a Logical Terminology. *PALAIOS*, 7(2), 236. doi:10.2307/3514934

Tab. 1. Ichnofossils occurrence in studied fossil resins.

Resin type / Ichnotaxon	Baltic amber	Lublin amber	Ethiopian amber	Simojovelite	Katchin amber
<i>Teredolites clavatus</i>	+	+	—	+	+
<i>Apectoichnus longissimus</i>	+	+	—	—	—
<i>Apectoichnus lignumasticans</i>	+	—	—	—	—
<i>Petroxestes balticum</i>	+	+	—	—	—
<i>Gastrochaenolites succini</i>	+	+	—	—	—
<i>Frangofilum distinctum</i>	+	+	+	+	—
<i>Frangofilum densum</i>	+	+	—	—	—
<i>Sucinopsyche</i>	+	—	—	—	—
<i>Coprulus oblongus</i>	+	+	+	+	+
<i>Lignocoprus angularis</i>	+	+	—	—	—

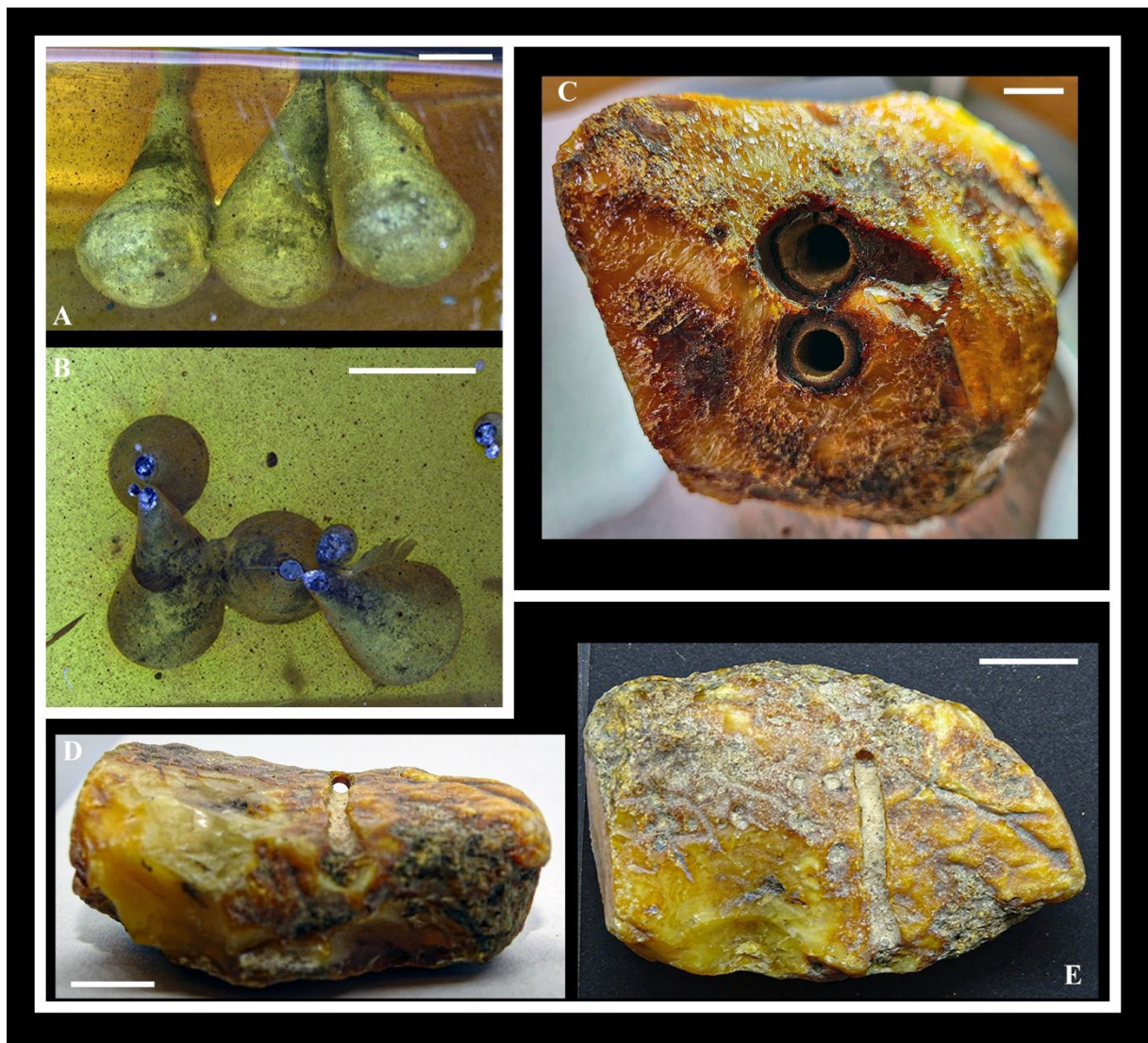


Fig. 1. Ichnofossils of the Teredolites ichnofacies.

A–B, MAIG 7233 with *Teredolites clavatus* borings in Kachin amber; A, lateral view; B, dorsal view; C, *Apectoichnus longissimus* from private Baltic amber collection, with dual aperture and calcite lining (confirmed by HCl test); D–E, MAIG 7234 *Apectoichnus lignummasticans* from Lublewo deposit of Baltic amber; D, lateral view showing the opening; E, dorsal view showing possible co-occurrence of other borings.

Scale bars: A: 1 mm; B: 2 mm; C–E: 1 cm.



Fig. 2. Ichnofossils of the Trypanites ichnofacies.

A, MAIG 7227 *Petroxestes balticum* ichnosp. nov. holotype from Lublewo deposit of Baltic amber; B–D, *Gastrochaeonolites succini* ichnosp.; B–C, MAIG 7229 *Gastrochaeonolites succini* ichnosp. nov. holotype from Baltic amber; B, ventral view of holotype showing multiple co-occurring borings, white arrow showing partially preserved chamber; C, dorsal view of holotype, white arrow showing same boring with preserved opening and short neck; D, MAIG 7235 *G. succini* ichnosp. nov. from Lublewo deposit; E–F, MAIG 7236 *G. succini* ichnosp. nov. showing elongated neck region; E, lateral view showing the inner bioglyph (white arrows) and xenoglyph (red arrows); F, bioglyph on the surface of the boring; G–J, *G.*

succini ichnosp. nov. with dual aperture; G–I, MAIG 7237 with two, dual–apertured borings; showing the transition from singular to dual opening (Lublewo deposit); J, MAIG 7238 *G. succini* ichnosp. nov. showing openings with different sizes (Baltic amber).

Scale bars: A–D and G–I: 1 cm; E–F: 2 mm.

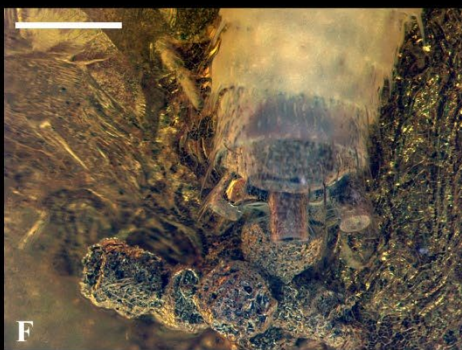
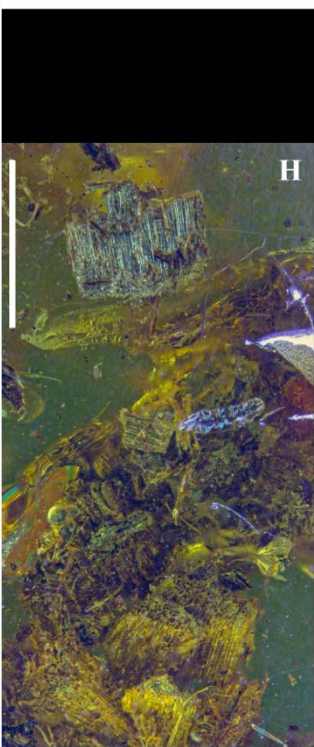
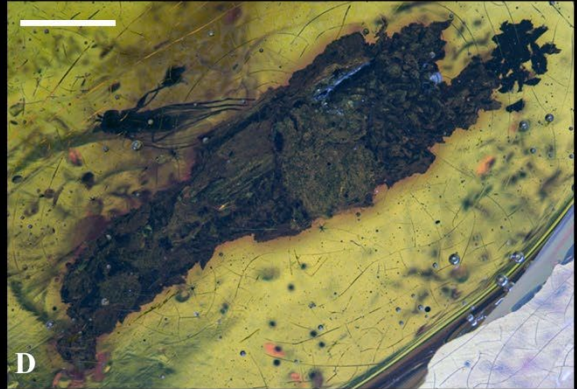
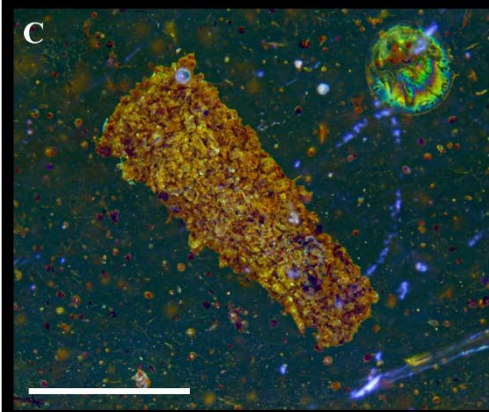
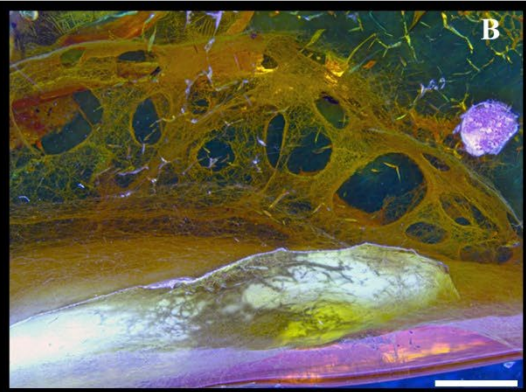
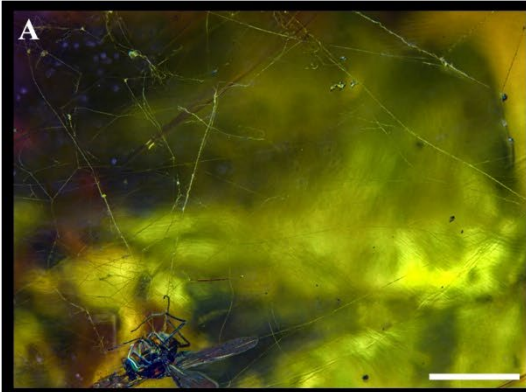


Fig. 3. Resinites ichnoinclusions.

A, MAIG 7230 *Frangofilum distinctum* ichnogen. and ichnosp. nov., holotype, web–web-structured threads with Chironomids fly caught by the trap (Baltic amber); B, MAIG 7231 *F. densum* ichnogen. and ichnosp. tunnels and cocoon built with threads (Baltic amber); C–D, *Sucinopsyche* larval cases; C, MAIG 7239, a case built with same-sized grains and same type material; D, MAIG 3843, a case built with different type–material and sized grains; E–G, *Coprulus oblongus* in fossil resins; E–F, MAIG 5816 defecating Archeognatha; E, general view on the defecating arthropod; F, close view on the *C. oblongus* produced by caught arthropod; G, MAIG 6013 isolated *C. oblongus* in Ethiopian amber; H, MAIG 7232 *Lignocoprurus angularis* ichnogen. and ichnosp., holotype showing different-sized, angular frass.

Scale bars: A: 1 mm; B–E and H: 2 mm; F: 500 μ m; G: 200 μ m.



Fig. 4. Resin co-occurring borings.

A–B, sandstone with glauconite and clavate *Gastrochaenolites* borings collected from the same deposit as Lublewo amber material; A, lateral view showing partially preserved chambers; B, dorsal view showing characteristic green color glauconite; C–E; so-called “ghost-log”, possible *Apectoichnus longissimus* calcite linings from Lublin amber deposit; C; lateral view; D, dorsal view showing filling sediment; E; fragments of the linings collected from the sediment sample.

Scale bars: A–E: 1 cm.

II

***Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its
significance – a new data from Cretaceous
Lebanese amber**

Running title: *Teredolites* borings in Lebanese amber

***Teredolites clavatus* borings in fossil resins and their significance – new data from Cretaceous Lebanese amber**

Błażej Bojarski^{1,*}; Karolina Cierocka²; Sahar Azar³; Jacek Szwedo^{1,*}

¹ *University of Gdańsk, Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland; e-mail: blazej.bojarski@ug.edu.pl; BB ORCID <https://orcid.org/0000-0001-6301-7959>; e-mail: jacek.szwedo@ug.edu.pl; JS ORCID <https://orcid.org/0000-0002-2796-9538>*

² *University of Gdańsk, Laboratory of Parasitology and General Zoology, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland; e-mail: karolina.cierocka@ug.edu.pl; KC ORCID <https://orcid.org/0000-0003-2615-4609>*

³ *Lebanese University, Faculty of Science II, Fanar, Natural Sciences Department, Fanar - El-Matn, PO Box 26110217, Lebanon; e-mail: sahar.azar@hotmail.com; SA ORCID <https://orcid.org/0000-0003-1760-7901>*

Corresponding authors: blazej.bojarski@ug.edu.pl; jacek.szwedo@ug.edu.pl

Abstract

This study presents the occurrence of *Teredolites clavatus* borings within Lower Cretaceous Lebanese amber from the Hammana-Mdeirij outcrop, offering new insights into the taphonomy of a fossil resin. These findings represent one of the oldest known examples of this ichnospecies in fossil resins and are similar in age to borings known from Jordanian amber. The club-shaped borings produced by marine wood-boring bivalves (most probably piddocks) are interpreted as domichnia belonging to the *Teredolites* ichnofacies. Four amber pebbles containing well-preserved borings were examined, one of which retains a distinct bioglyph on its interior surface. The impact of interpretation fossil resins as a xylitic or lithic substrate is presented, in ichnotaxonomical and palaeoenvironmental contexts. The studied specimens support a taphonomic model in which bored amber fragments were reworked and deposited, together with xylite material, during a regressive phase along the Tethyan shoreline. The absence of *Apectoichnus* and other woodground borings corroborates this interpretation. This study demonstrates the feasibility of using trace fossils in

amber for reconstructing depositional environments and supports the ichnological and paleoecological framework of Lebanese amber-bearing sequences with new data.

Key words: amber borings; amberground; fossil resin; Lebanese amber; taphonomy; *Teredolites clavatus*

1. Introduction

Teredolites clavatus (Leymerie, 1842) is an ichnospecies of club-shaped boring trace fossils found in xylic substrates. It represents the domichnia (dwelling burrows) of wood-boring marine bivalves (shipworms and piddocks) that penetrate waterlogged wood. These traces occur as single or clusters of short, clavate (club-like) or flask-shaped tubes bored into driftwood or other xylic material. They typically have a narrow entry point on the wood surface and expand into a wider chamber inward. This burrow reflects the development of bivalves that lived inside. In some cases, a characteristic bioglyph (traces of the latest stage of burrow excavation) is left on the inner walls of a bored substrate (Bromley et al., 1984). *T. clavatus* is the type ichnospecies of the ichnogenus *Teredolites* Leymerie, 1842, distinguishing xylic borings from similar borings in rock (which are classified as *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842 in lithic substrates). This trace fossil has long been recognized as a reliable indicator of marine or brackish influence in sedimentary deposits and is important in ichnofacies analysis and sequence stratigraphy.

Lebanese amber is mainly found within the Lower Cretaceous “Grès du Liban” Formation. Historically, the amber-bearing strata of this unit were assigned an Aptian age, but biostratigraphic data presented by Maksoud et al. (2017) have revised them downward to the Barremian (~125 Ma). Within the upper part of the formation, three discrete amber-rich intervals can now be recognised: a lower interval situated below a regional pisolitic layer (Early Barremian or possibly older); a middle interval located between the pisolitic layer and an oolitic limestone bed known as the “Banc de Mrejatt” (Mrejatt Bed), dated to the Early Barremian; and an upper interval lying between the Banc de Mrejatt and an overlying unconformity that defines the base of the “Jezzinian” unit, assigned to the Late Barremian. Works presented by Maksoud et al. (2017, 2022) deliver a more detailed explanation of the geological setting of these amber-bearing beds.

Club-shaped borings comparable in size and morphology to those reported in this work were previously recorded from mid-Cretaceous Jordanian amber collected in the Wadi Zerqa area (Amber Member, Subeihi Formation, Kurnub Group). They are attributed to marine pholadid bivalves that bored resin pebbles redeposited in near-shore sands and lignitic beds. Although no

bioglyphs were preserved, and no ichnospecific recognition was given, the trace morphology matches *Teredolites clavatus*.

When fossil resin is considered a xylic substrate, as in the case of bivalve borings classified as *Teredolites* Leymerie, 1842 or *Apectoichnus* Donovan, 2018 (Smith and Ross, 2018; Kocsis et al., 2020; Mayoral et al., 2020; Balashov, 2021; Álvarez-Parra et al., 2024) it reflects a different taphonomic setting and related ichnofacies. In this work, the *T. clavatus* borings from the Cretaceous Lebanese amber are recognized as a member of *Teredolites* ichnofacies and presented as an important source of data revealing the taphonomy of amber-bearing beds as well as the oldest occurrence of this ichnospecies in fossil resins (Mayoral et al., 2020).

2. Material and methods

An examined sample consisting of four specimens (coll. Dany Azar, acquisition numbers 1315, 1333, 1371, and 1374, deposited in the Natural History Museum of the Lebanese University, Faculty of Sciences II, Fanar, Lebanon) of Lebanese amber in size under 1 cm. Amber pieces originate from the Hammana-Mdeyrij outcrop and revealed a presence of club-shaped borings. For ichnotaxonomical identification, the basic characters of the borings, such as size and shape, were compared with works of Mayoral et al., (2020) and Kelly, Bromley, R.G. (1984). The transmitted and reflected light microscopy using a Leica M205A stereoscopic microscope, equipped with a Leica DFC 495 digital camera and operated via Leica Application Suite 3.7 software was used for photographic documentation. Helicon 8.2.2 software was used for focus stacking, while Photoshop 25.7 was employed for color, texture, and light corrections.

3. Ichnotaxonomy

Ichnofamily Gastrochaenolitidae Wisshak, Knaust and Bertling, 2019

Palaeoclavariaceae Poinar and A.E. Brown, 2003 [as family in Fungi: Hymenomycetes: Aphyllophorales]

Ichnogenus *Teredolites* Leymerie, 1842

Type ichnospecies: *Teredolites clavatus* Leymerie, 1842; by original designation and monotypy.

†*Martesites* Vitális, 1960

Type ichnospecies. *Martesites vadaszi* Vitális, 1961; by original designation and monotypy.

†*Palaeoclavaria* Poinar & A.E. Brown, 2003

Type ichnospecies: *Palaeoclavaria burmitis* Poinar and A.E. Brown, 2003; by original designation and monotypy.

Diagnostic characters (after Mayoral et al., 2020): Macroborings in xylic substrates and their derivate copal, amber or similar solid resins, clavate, straight or slightly curved, circular to oval in cross-section, narrowing from the base of the main chamber to the aperture, either abruptly and symmetrically, or gradually and less symmetrically.

Ichnospecies *Teredolites clavatus* Leymerie, 1842

Martesites vadaszi Vitális, 1961

Trypanites vadaszi (Vitalis, 1961)

Diagnostic characters (after Mayoral et al., 2020): *Teredolites* predominantly perpendicular to the fibres in woody substrates or the resin surface, having a length/width ratio of less than 5.

In the studied amber sample four club-shaped *T. clavatus* borings were found (Fig. 1B-F). Borings in specimens 1315; 1371 and 1374 are fully preserved and measure respectively: 4 mm, 3 mm, and 1.6 mm in length (Fig. 1B, D-E). The largest boring found in amber 1333, missing about 1/3 of its length (Fig. 1C). This incomplete boring measures 5.2 mm, and it is estimated to be about 6 mm in full length. Additionally, the bioglyph is preserved in amber specimen 1374 (Fig. 1F).

4. Amber as a substrate

An important aspect of ichnological and taphonomic studies of trace fossils in and on fossil resins is the interpretation of amber as a substrate. The classification of these trace fossils based on ichnotaxobase (morphological characters used for ichnotaxonomic identification) may result in different ichnotaxonomic assignments depending on whether the amber substrate is considered lithic or xylic, which complicates accurate taphonomic interpretation. In 2018, Smith and Ross proposed the term “amberground” to define fossil resin as a substrate for piddock borings. This term has been used in later studies of Kachin amber in reference to both trace fossils and body fossils associated with amber surfaces (Mao et al., 2018; Zhang and Huang, 2024). The challenge in the interpretation of isolated amber specimens and their relation to associated ichnofossils lies in determining the origin and depositional context of the fossilized resin. For example, an elongated bivalve boring in amber might be attributed to the ichnogenus *Gastrochaenolites* if amber is considered a lithic substrate, or to *Apectoichmus* if interpreted as a xylic substrate (waterlogged wood or woodground). These ichnogenera are associated with different ichnofacies, and thus, the proper interpretation of such leads to a much clearer understanding of amber

taphocoenosis. Examples such as Baltic and Lublin amber preserve trace fossils like *Petroxestes* Wilson and Palmer, 1988 and *Gastrochaenolites*, attributed to the Trypanites ichnofacies, typically associated with hardground (lithic) substrates. Fossil resin itself could potentially represent distinct ichnofacies, characterized by aggregation of ichnoinclusions, which should not be interpreted as amberground-related traces (Bojarski et al., work in progress). To date, borings have been reported from multiple fossil resins, including simojovelite (Chiapas amber), Borneo amber, succinite (Baltic amber), Kachin amber, Hkamti amber, San Just amber, La Dehesa amber and Lebanese amber (Table 1). Moreover, several piddock-related borings and inclusions in amber have been misidentified in earlier works – for example, *Lycoperdites tertiarius* Poinar, 2001 (Poinar, 2001; Smith and Ross, 2018), described as the fossil fungus; ichnofossils interpreted as entomopathogenic fungi of the order Hypocreales Lindau, 1897 (Arroyo-Sánchez et al., 2023); or believed to represent neonates of the snail *Cretatortulosa gignens* Jochum, Yu & Neubauer, 2021 (Jochum and Neubauer, 2021). These data are under detailed scrutiny now (Bojarski et al., work in progress), highlighting the necessity for careful substrate interpretation and comparative morphology in ichnological studies of amber.

5. Paleoenvironmental interpretations

The presence of trace fossils in sediment is a key feature for paleoenvironmental interpretation, especially analysis of the ichnodiversity of the preserved facies. In the studied amber-bearing beds, only *Teredolites clavatus* borings in amber have been reported. The trackmakers in the presented case were most likely piddocks; however, shipworms or other related bivalves may also produce similar borings. These organisms require brackish to fully marine conditions to survive and develop. The occurrence of *Teredolites* has been correlated with salinity gradients, as the morphological characteristics of borings vary from upper-estuarine settings (~0.5–10‰ salinity) to fully marine settings (~20–35‰), reflecting different bivalve communities and colonization intensities (Buntin et al., 2022). The studied area is characterized by low ichnodiversity with a low abundance of borings, which suggests formation under oligohaline to alpha-mesohaline paleosalinities (~ 0.5–10‰). Considering presented data with lithological characteristics of the area (Maksoud et al., 2017, 2022), the lignite beds with amber were formed as estuary deposits.

The occurrence of amber pebbles in middle and upper amber-lignite-bearing beds has been interpreted as reworked material originating from older amber layers, likely excavated by piddocks in association with waterlogged wood – the precursor of lignite beds. This, combined with regional lithology, suggests the deposition of both amber and lignite on a palaeo-shoreline during a regression phase of the Tethys. This interpretation can be further supported by the exclusive

occurrence of *Teredolites* borings, with the absence of *Apectoichnus*. Morphologically distinct *Apectoichnus* borings typically formed when shipworms (Teredinidae) excavated waterlogged xylitic substrates, including hardened resin. These borings are characteristic of more open marine settings with higher salinity. In contrast, *Teredolites*, often attributed to piddocks – especially members of the genus *Martesia* G.B. Sowerby I, 1824 – are most commonly associated with littoral environments.

Similar occurrences of such borings have been reported on the Jordanian amber belonging to the Lower Cretaceous Kurnub Group, which comprises three regressive–transgressive sequences deposited between the late Neocomian and middle Albian. Amber accumulates in the tidal-flat to coastal-swamp facies of the Amber Member (Subeihi Formation) and locally re-enters overlying shallow-marine sandstones during subsequent transgressions. Pholadid-bored amber clasts occur both in situ within lignitic beds and as lags in near-shore-originated sandstones (Khoury 1986; Amireh 1997; Bandel et al. 1997).

The depositional sequence and ichnofossils presence reflects the transgressive-regressive evolution of the basin. During transgression, previously deposited lignite woodground would become a substrate for shipworm and piddock excavations, leading to facies characterized by both *Teredolites* and *Apectoichnus* (Villegas-Martín et al., 2023). The presence of bored amber in presented samples from lignite beds that lack such trace fossils further suggests that these beds formed during a regressive phase of the sedimentary basin, through the deposition of freshly accumulated plant material alongside previously bored amber fragments. If the bored amber had been deposited within an older lignite formation, it would be associated with woodground borings.

The oligohaline to lower-mesohaline conditions inferred for the Lebanese locality match the tidal-flat to coastal-swamp salinity window reconstructed for the Kurnub Group amber beds, suggesting that similar estuarine embayments fringed the southern Tethys shoreline from present-day Lebanon to Jordan during the Early Cretaceous (Khoury 1986; Amireh 1997; Bandel et al. 1997).

6. Conclusions

The presented findings of *Teredolites clavatus* boring in Lebanese amber samples from lignite beds. The occurrence of these piddock borings is characterized by a low ichnodiversity and low abundance, and indicates these borings originated under oligohaline to alpha-mesohaline paleosalinities (~ 0.5–10 ppt). The borings are reported exclusively from fossilized resin, not the woodground. Ontogenetic changes within the lignite beds—such as lignification, fragmentation, and bioerosion—can alter the visibility of borings, and fossilized resin is more resistant to such

processes, offering a more stable record of bivalve bioerosion. Nevertheless, it does not completely prevent the loss of traces. A more diverse ichnofaunal assemblage is preserved in younger, Jezzinian-age sediments, where borings are also recorded in lithified limestone substrates. Therefore, the presented borings are recognized as members of *Teredolites* ichnofacies.

Acknowledgements

Authors wish to thank Professor Dany Azar, Lebanese University in Beirut, Lebanon for encouragement in this study and opportunity to study the material.

CRedit

BB Conceptualization; Investigation; Methodology; Project administration; Supervision; Validation; Writing – original draft

KC Investigation; Visualization; Writing – review & editing

SA Resources; Visualization; Writing – review & editing

JS Investigation; Validation; Writing – review & editing

Conflict of interest

The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

References

- Álvarez-Parra, S., Buenocebollada, C.A., Barrón, E., Pérez-Cano, J., Paredes-Aliaga, M.V., Rubio, C., Rodrigo, A., Meléndez, N., Delclòs, X., Peñalver, E., 2024. Taphonomy and palaeoenvironmental interpretation of a new amber-bearing outcrop from the mid-Cretaceous of the Maestrazgo Basin (E Iberian Peninsula). *Spanish Journal of Palaeontology* 39 (1), 32–32.
<https://doi.org/10.7203/SJP.28426>
- Amireh, B.S., 1997. Sedimentology and palaeogeography of the regressive-transgressive Kurnub Group (Early Cretaceous) of Jordan. *Sedimentary Geology*, 112(1-2), 69-88
- Arroyo-Sánchez, D.K., Víctor, J., Córdova-Tabares, V.M., Hernández-Damián, A.L., Estrada-Ruiz, E., 2023. Entomopathogenic fungi (Ascomycota: Hypocreales) on a termite (Blattodea: Mastotermitidae) trapped in Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Historical Biology* 37 (1), 113–119.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2291769>.

- Balashov, I., 2021. The first records of mollusks from mid-Cretaceous Hkamti amber (Myanmar), with the description of a land snail, *Euthema myanmarica* n. sp. (Caenogastropoda, Cyclophoroidea, Diplommatinidae). *Journal of Paleontology* 95 (5), 994–1003.
<https://doi.org/10.1017/JPA.2021.26>
- Bandel, K., Shinaq, R., Weitschat, W., 1997. First insect inclusions from the amber of Jordan (Mid Cretaceous). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 80, 213–223.
- Bolotov, I.N., Aksenova, O.V., Vikhrev, I.V., Konopleva, E.S., Chapurina, Y.E., and Kondakov, A.V., 2021. A new fossil piddock (Bivalvia: Pholadidae) may indicate estuarine to freshwater environments near Cretaceous amber-producing forests in Myanmar. *Scientific Reports* 11, 6646, 1–14.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-86241-y>
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G., Rahmani, R.A., 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology* 58 (2), 488–498.
<http://www.jstor.org/stable/1304797>
- Buntin, R.C.C., Hasiotis, S.T., Flaig, P.P., 2022. Evaluating the ichnofossil *Teredolites* as an indicator of salinity and paleoenvironment. *Palaios* 37 (3), 53–72.
<https://doi.org/10.2110/palo.2020.074>
- Donovan, S.K., 2018. A new ichnogenus for *Teredolites longissimus* Kelly and Bromley. *Swiss Journal of Palaeontology* 137, 95–98.
<https://doi.org/10.1007/s13358-017-0142-9>
- Hasiotis, S., Villamil, T. 1993. Miniature *Teredolites* in amber and associated microborings, Late Turonian, Columbia. Geological Society of America Section Meeting, 133.
- Jochum, A., Yu, T., Neubauer, T.A., 2021. Mother snail labors for posterity in bed of mid-Cretaceous amber. *Gondwana Research* 97, 68–72.
<https://doi.org/10.1016/j.gr.2021.05.006>
- Kelly, S.R.A., Bromley, R.G. (1984) Ichnological, nomenclature of clavate borings. *Palaeontology* 27, 793–807.
- Kocsis, L., Usman, A., Jourdan, A.L., Hassan, S. H., Jumat, N., Daud, D., Briguglio, A., Slik, F., Rinyu, L., Futó, I., 2020. The Bruneian record of “Borneo Amber”: A regional review of fossil tree resins in the Indo-Australian Archipelago. *Earth-Science Reviews*, 201, 103005, 1–21.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.103005>

- Khoury H.N. 1986. Depositional environment and diagenesis of the lower part of the Kurnub Sandstone Formation (Lower Cretaceous), Mahis area, Jordan. *Sedimentary Geology* 49: 129–141.
[https://doi.org/10.1016/0037-0738\(86\)90018-7](https://doi.org/10.1016/0037-0738(86)90018-7)
- Leymerie, A., 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du Département de l'Aube. Second partie. *Mémoires de la Société Géologique de France* 5, 1–34.
- Mao, Y., Liang, K., Su, Y., Li, J., Rao, X., Zhang, H., Xia, F., Fu, Y., Cai, C., Huang, D., 2018. Various amberground marine animals on Burmese amber with discussions on its age. *Palaeoentomology* 1 (1), 91–103.
<https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.1.1.1>
- Maksoud, S., Azar, D., Granier, B., Gèze, R., 2017. New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld* 26 (2), 331–338.
<https://doi.org/10.1016/j.palwor.2016.03.003>
- Maksoud, S., Granier, B.R.C., Azar, D., 2022. Palaeoentomological (fossil insects) outcrops in Lebanon. *Carnets de Geologie* 22 (16), 699–743.
<https://doi.org/10.2110/carnets.2022.2216>
- Mayoral, E., Santos, A., Vintaned, J. A.G., Wisshak, M., Neumann, C., Uchman, A., Nel, A., 2020. Bivalve bioerosion in Cretaceous-Neogene amber around the globe, with implications for the ichnogenera *Teredolites* and *Apectoichnus*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 538, 109410, 1–15
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109410>
- Poinar, Jr, G., 2001. Fossil puffballs (Gasteromycetes: Lycoperdales) in Mexican amber. *Historical Biology* 15 (3), 219–222.
<https://doi.org/10.1080/10292380109380593>
- Poinar, G.O., Jr., Brown, A.E., 2003. A non-gilled hymenomycete in Cretaceous amber. *Mycological research* 107 (6), 763–768.
<https://doi.org/10.1017/s0953756203007895>
- Ross, A.J., Mellish, C.J., Crighton, B., York, P.V., 2018. A catalogue of the collections of Mexican amber at the Natural History Museum, London and National Museums Scotland, Edinburgh, UK. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 68, 45–55.
- Smith, R.D., Ross, A.J., (2018) Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal*

- Society of Edinburgh* 107 (2-3), 239–247.
<https://doi.org/10.1017/S1755691017000287>
- Sowerby I, G.B., 1821-1834. The genera of recent and fossil shells, for the use of students, in conchology and geology. Published in 42 parts. Vol. 1, pls 1–126 [1821-1825]; vol. 2, pls 127–262 + text (unpaginated) [1825-1834]. G.B. Sowerby, London.
 Available online at <https://www.biodiversitylibrary.org/page/45486673>
- Villegas-Martín, J., Serrano-Brañas, C.I., Rojas-Consuegra, R., Arano-Ruiz, A., Verde, M., Borges-Sellen, C.R., 2023. Bored log-grounds by teredinid bivalves in marine deposits from the Monos Formation (Upper Cretaceous) in central Cuba. *Geological Society Special Publication* 522, 59–75.
<https://doi.org/10.1144/sp522-2021-125>
- Vitális, S., 1961 (1960). Lebensspuren im Salgótarjánér Braunkohlenbecken. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae, Sectio Geologica* 4, 121–132.
- Wilson, M.A., Palmer, T.J., 1988. Nomenclature of a bivalve boring from the Upper Ordovician of the midwestern United States. *Journal of Paleontology* 62 (2), 306–308.
<https://doi.org/10.1017/S0022336000029978>
- Wisshak, M., Knaust, D., Bertling, M., 2019. Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies* 65 (2), 24, 1–39.
<https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>
- Zhang, Y.Y., Huang, D.Y., 2024. Amberground serpulid polychaetes on mid-Cretaceous Burmese amber. *Mesozoic*, 1 (3), 309–314.
<https://doi.org/10.11646/mesozoic.1.3.11>

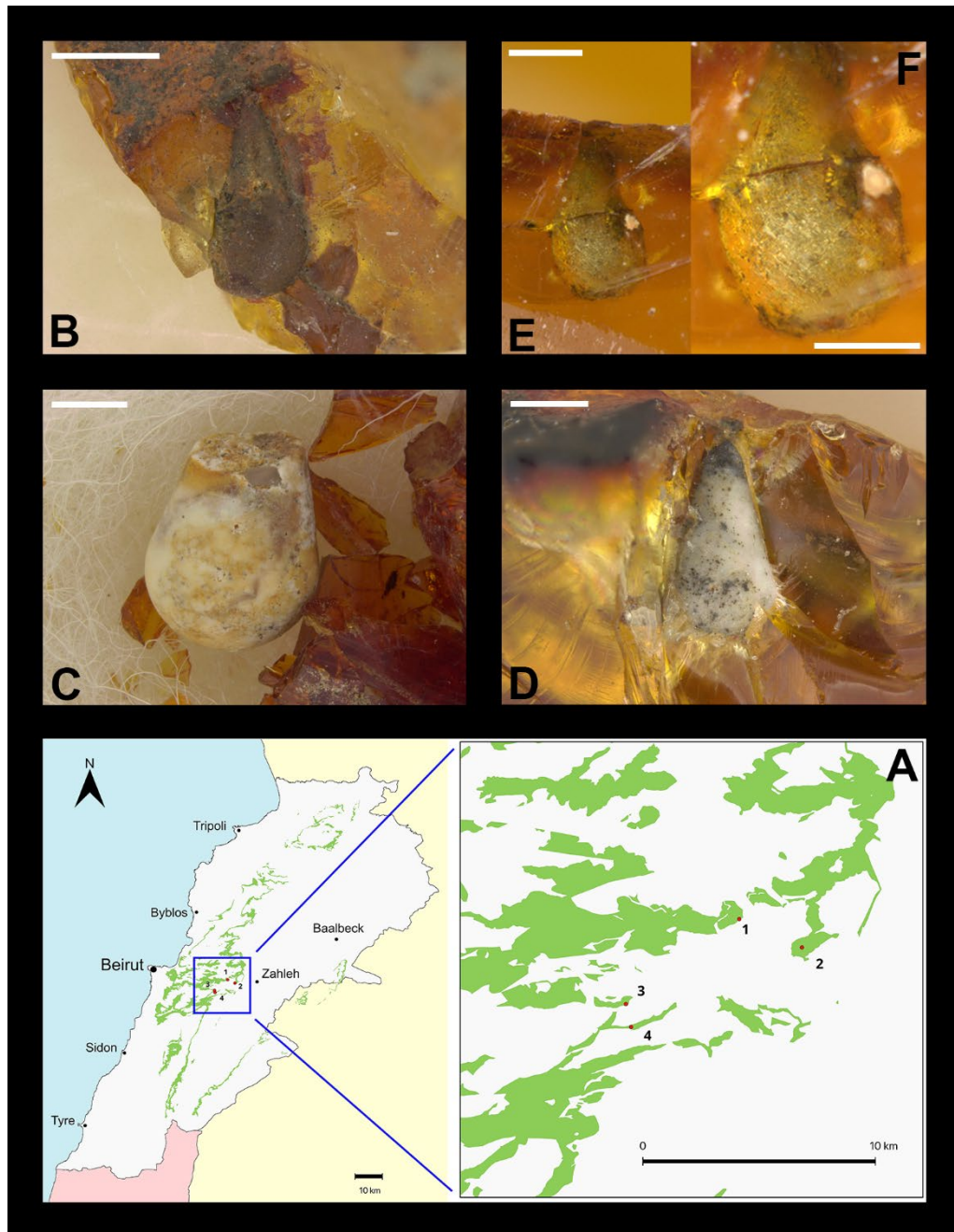


Figure 1. Details of *Teredolites clavatus* presented in the studies and its occurrence in Lebanese amber.

A; map of the Lebanese amber outcrops marked as green areas; amber bored specimens are found in localities, 1 Kfar Selouan, 2 Bouarej, 3 Mdeyrij-Hammana, 4 Ain Dara. **B-F;** shape and size of studied borings; **B;** amber specimen no. 1315 with weathered surface; **C,** scattered amber specimen no. 1333 with broken boring; **D,** amber specimen no. 1371 with boring on fresh fracture showing non-weathered sediment inner-cast; **E,** amber specimen no. 1374, **F,** bioglyph in form of curved, longitudinal grooves, preserved on boring cast 1374.

Scale bars: B,C 2 mm; D-E, 1 mm; F, 500 µm.

Table 1. Occurrence of boring in various fossil resins.			
Fossil resin	Type of boring referred	Age	Location
Borneo amber	Martesia boring (<i>Teredolites clavatus</i> ?)	Miocene	Brunei (Kocsis et al. 2020)
Chiapas amber (Mexican amber)	<i>Teredolites clavatus</i> ; Martesia borings	Miocene	Mexico (Bojarski et al. in publish; Mayoral et al. 2020; Ross et al. 2016;)
Baltic amber	<i>Teredolites clavatus</i> (?)	Eocene	Poland (Mayoral et al. 2020)
Baltic amber	<i>Apectoichnus longissimus</i> ; <i>Peytroxestes</i> sp. <i>Gastrochaenolites</i> sp.	Eocene	Poland (work in progress Bojarskie et al.)
Archingeay amber	<i>Teredolites clavatus</i>	Cretaceous	France (Mayoral et al. 2020)
Colombian amber	<i>Teredolites clavatus</i>	Cretaceous	Colombia (Hasiotis and Villamil 1993)
Hkamti amber	<i>Teredolites clavatus</i>	Cretaceous	Myanmar (Balashov 2021)
Jordanian amber	Pholadid boring (<i>Teredolites clavatus</i> ?)	Cretaceous	Jordan (Bandel et al. 1997)
Kachin amber (Burmese amber)	<i>Teredolites clavatus</i> ; Pholadid borings	Cretaceous	Myanmar (Bolotov et al. 2021; Mao et al. 2018; Smith and Ross 2018)
La Dehesa amber	<i>Teredolites clavatus</i>	Cretaceous	Spain (Álvarez-Parra et al. 2024)
Lebanese amber	<i>Teredolites clavatus</i> ; Pholadid borings	Cretaceous	Lebanon (Maksoud et al. 2017, Mayoral et al. 2020; present study)
San Just amber	<i>Teredolites clavatus</i>	Cretaceous	Spain (Mayoral et al. 2020)
Spanish Amber	<i>Apectoichnus longissimus</i>	Cretaceous	Spain (Mayoral et al. 2020)

III

Early Miocene Coastal Taphonomy: Piddock and Barnacle Inclusions from Simojovelite (Chiapas amber)

Early Miocene Coastal Taphonomy: Piddock and Barnacle Inclusions from Simojovelite (Chiapas amber).

Błażej Bojarski^{1*}; Karolina Cierocka²; Jacek Szwedo¹

¹University of Gdańsk, Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

²University of Gdańsk, Laboratory of Parasitology and General Zoology, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

Email: blazej.bojarski@ug.edu.pl

Conflict of interest statement

None of the authors have a conflict of interest to disclose.

Abstract

Piddocks (Pholadidae) are bivalves specialized for excavating substrates such as wood, rocks, and fossil resins. While associated with their behavior trace fossils (*Teredolites* and *Apectoichnus*) are well-documented, their body fossils are rarer in the fossil record, particularly as amber inclusions. This work reports inclusions of fossilized piddocks and the first known barnacle inclusions from the Early Miocene simojovelite (Chiapas amber). We examined seven amber specimens containing over 90 piddock inclusions, representing at least five distinct morphotypes. The amber preserved various developmental stages, from juveniles with open pedal gaps to fully mature individuals with well-developed accessory plates. Taphonomic analysis, observed orientations, and the presence of diagenetically altered inclusions suggest that these piddocks inhabited waterlogged *Hymenaea* wood and possibly semi-hardened resin before entrapment.

This study shows fossil resins as an overlooked preservational medium for marine invertebrates, providing new data on piddock behavior, fossil resin taphonomy, and the Miocene coastal environments of the Chiapas region.

Introduction

Piddocks, members of the family Pholadidae (Bivalvia: Pholadoidea) are a widely distributed group of marine bivalves. They are known for their boring behaviour, which allows them to excavate substrates such as rocks, bones, shells, corals, and xylic material (wood, seeds, and fossil resins). Piddocks bore primarily for shelter, whereas other representatives of the superfamily—such as members of families Teredinidae and Xylophagaidae—use xylic materials primarily as a

food source. These bivalves can attack not only floating or sunken wood but also living mangrove (Alyakrinskaya 2005; Ansell and Nair 1969a,b; Bartsch and Rehder 1945; Kennedy 1974; Monari 2009; Turner 1966; Borges 2014; Tapanila et al. 2004; Wisshak et al. 2019; Voight 2015). The burrows they leave behind in xylic substrates are preserved as ichnofossils and are assigned to the ichnogenera *Teredolites* and *Apectoichnus*, which are significant for reconstructing marine paleoenvironments. These ichnofossil types have been present in the fossil record since the Jurassic period (Buntin et al. 2022; Evans 1999; Donovan 2018).

Among the most abundant borings found in fossil resins are those attributed to bivalves belonging to the extant genus *Martesia* Sowerby, 1824 (Bolotov et al. 2021; Castañeda-Posadas et al. 2021; Kocsis et al. 2020; Smith and Ross 2016). The genus *Martesia* includes 19 described species, 12 of which are known exclusively from the fossil record (Maury 1917; MolluscaBase 2024). These bivalves range in size from less than 12 mm to 60 mm (Brearley et al. 2003). Although *Martesia* frequently burrows into wood and other plant materials, it lacks the ability to digest them (Srinivasan 1960). Its burrows serve exclusively as shelter, and excavation is completed once the bivalve reaches maturity (Pournou 2020).

Currently, only two species of piddock, both assigned to the subfamily Martesiinae, have been discovered in fossilized resins, preserved as inclusions. *Martesia mazantica* Castañeda-Posadas, Trujillo-Hernández and Zúñiga-Mijangos, 2021 was described from the Early Miocene Chiapas amber, *Palaeolignopholas kachinensis* Bolotov, Aksenova, Vikhrev, Konopleva, Chapurina and Kondakov, 2021, assigned to a monospecific extinct genus, was reported from Cenomanian Kachin amber. Palaeoenvironmental reconstructions of the taphocoenoses of the Chiapas and Kachin ambers suggest that both species inhabited waterlogged or floating wood in brackish environments, such as estuaries and mangroves (Bolotov et al. 2021; Castañeda-Posadas et al. 2021). Another fossil piddock specimen, also from Chiapas amber, was misidentified as a fossil puffball and described as *Lycoperdites tertiarus* Poinar, 2001 (Poinar 2001; Smith and Ross 2016). The specimen shows well-preserved valves with rasping teeth at an anterior slope, callum, and mesoplax. Additionally, the original work mentions immature forms of *L. tertiarus* which appear to be borings assigned to the ichnospecies *Teredolites clavatus* Leymerie, 1842. However, the taxonomic status of *L. tertiarus* needs revision, as the specimen may in fact represent a species of *Martesia*. Similar borings were likely misinterpreted as entomopathogenic fungus belonging to the order Hypocreales Lindau, 1897, described as growing on termites in Chiapas amber (Arroyo-Sánchez et al. 2023). Likewise, *T. clavatus* borings were erroneously identified as neonates of the snail *Cretatortulosa gignens* Yu, Wang and Pan, 2018, and the earliest known fossilized viviparity

phenomenon found in Kachin amber (Jochum and Neubauer 2021). The borings in question, however, exhibit bioglyphs consistent with piddock morphology found in respective fossil resins.

The simojovelite (commonly known as Chiapas amber or Mexican amber) deposits are located near the cities of Simojovel, Totolapa, and Estrella de Belén in Chiapas, Mexico. These amber-bearing beds are intercalated with limestone, sandstone, siltstone, marl, shale, and lignite (Riquelme et al. 2014; 2024). The mined simojovelite originates from the Mazantic Shale formation, dated to 23-24 million years old and early Miocene, though some studies suggest parts of the deposit may correlate with the late Oligocene (García-Villafuerte et al. 2022; Riquelme et al. 2024).

The original resin of simojovelite was produced by an extinct species of *Hymenaea*, a genus of leguminous trees (Fabaceae), closely related to extant members of the genus (Solórzano-Kraemer 2010; Penney 2010; Poinar and Brown 2002; Riquelme et al. 2014). Modern *Hymenaea* species still grow in forests near mangrove environments in Chiapas (Solórzano-Kraemer 2010). Extant *Martesia* and *Lignopholas* inhabit floating wood in shallow, warm, littoral and brackish waters, including lagoons, estuaries, and mangroves (Turner and Santhakumaran 1989). It is hypothesized that extinct representatives of *Lignopholas*, *Palaeolignopholas*, and *Martesia*, found as inclusions in amber, were likewise associated with estuarine and mangrove environments (Bolotov et al. 2021; Castañeda-Posadas et al. 2021; Smith and Ross 2016), — the type of brackish waters where wood is most abundant (Voight 2015).

In this study, we present new findings supporting this hypothesis and describe possible mechanisms of piddock entrapment in amber. Additionally, we report extraordinary barnacles inclusions, which expand the taphonomic interpretation of the Miocene Chiapas coastal ecosystem.

Materials and methods

The study focused on seven pieces of simojovelite from the Montecristo amber mine in the Simojovel region (Mexico), located near the town of Simojovel de Allende (Fig. 1A-C). The fossil resin excavated from this mine originates from the Miocene Mazantic Shale formation (Fig. 1D).

The specimens are housed in the Museum of Amber Inclusions University of Gdańsk under the catalogue numbers MAIG 6820, MAIG 7070-7073, MAIG 7189, and MAIG 7190.

To enhance specimen visibility, the amber pieces were cut, ground, and polished. The preparation process utilized the following equipment: a water-cooled HITECH 22-321 table saw with a diamond plate, water-cooled AVALON SW1mini and SW1F grinding machines, and a

custom-built AVALON polishing machine. Manual finishing and separating cuts were performed on MAIG 6820 using a razor blade.

The specimens were examined under transmitted and reflected light microscopy using a Leica M205A stereoscopic microscope, equipped with a Leica DFC 495 digital camera and operated via Leica Application Suite 3.7 software. Photographic documentation was obtained using the same Leica microscope and Canon EOS 90D DSLR camera. Helicon 8.2.2 software was used for focus stacking, while Photoshop 25.7 was employed for color, texture, and light corrections.

Results

More than 90 fossil piddock inclusions were identified, representing five distinct morphotypes. Each specimen is assigned to the Pholadidae family based on valve morphology and the presence of accessory plates and callum (Table 1).

MAIG 6820

Fig. 2A-B

Assigned taxa: Martesiinae – juvenile of morphotype 1 (M1?) and morphotype 2 (M2); Pholadidae (?).

Description.

This amber specimen contains a fully preserved juvenile and a damaged, mature representative of Martesiinae. The juvenile measures 12.7 mm in length, is widely gaping, and lacks a callum, fully developed mesoplax and other accessory plates (Fig. 2A). The second piddock, positioned close to the juvenile, covers its dorsal side. This specimen preserves the full length of the posterior slope and part of the anterior slope, including the umbonal area, but lacks the beak and measures 6.5 mm. It shows a partially preserved dorsal extension of the callum and partially visible mesoplax and metaplex. Both specimens display an umbonal-ventral sulcus (groove), rasping teeth on the anterior slope, and apophyses (Fig. 2B). A third possible specimen is either a highly compressed young pholadid or fragments of the juvenile valve, but its preservation does not allow further identification.

Notes.

The inclusions are covered by organic debris resulting from the bivalve body's decomposition. Two additional puzzling structures are preserved. First structure, located above the juvenile specimen, resembles a third, strongly compressed pholadid valve with preserved anterior and posterior slopes. However, its position suggests it might be a displaced periostracum of the juvenile. The second structure, partially preserved at the amber's edge, appears calcareous, significantly bulkier than the preserved valves, and resembles an overlapping plates of

siphonoplax. The presence of pressed gas bubbles in the resin matrix suggests high pressure and potential heating during fossil diagenesis. Both specimens are oriented in the same direction.

MAIG 7190

Fig. 2C-D

Assigned taxa: Martesiinae – morphotype 3 (M3); *Teredolites clavatus*.

Description.

This amber specimen preserves six piddocks (Fig. 2C), four most likely mature, based on their size (2.6 mm and 3 mm for the two fully preserved valves). Two considered juveniles are smaller, approximately 1 mm in length. The anterior slopes are slightly damaged due to pressure, making it difficult to determine the presence of a callum, but rasping teeth are observable (Fig. 2D). Both adult specimens have a mesoplax, and the posterior and anterior slopes are divided by a single umbonal-ventral sulcus on each individual.

Notes.

This amber contains six piddocks and one boring assigned to ichnotaxon – *T. clavatus* (Fig. 2C). It is the only amber piece in this study that preserves both valves and the trace fossils of piddocks. All fossils are oriented in the same direction.

MAIG 7189

Fig. 2E-J

Assigned taxon: Martesiinae – morphotype 3 (M3)

Description.

The valve morphology closely matches that of inclusions in MAIG 7190, supporting their classification as the same morphotype. Yet, inclusions differs in measurements - the largest valve reaches 5 mm and presence of the callum. The degree of callum development varies, ranging from fully open pedal gapes to completely closed by callum (Fig. 2E). The amber contains piddocks at different developmental stages.

Notes.

This amber piece contains over 70 individual specimens, covering every surface of the amber (Fig. 2F). All piddock inclusions are positioned near the surface (Fig. 2G), with none embedded in deeper layers. This high density of inclusions hinders measurement and detailed analysis, as cutting or grinding would damage the specimens.

MAIG 7070

Fig. 3A-C

Assigned taxon: Martesiinae – morphotype 4 (M4) and possible morphotype 3 (M3?)

Description.

A fully mature Martesiinae inclusion, measuring 22.7 mm, is preserved in single amber specimen (Fig. 3A-B). It has a broad, rounded mesoplax (Fig. 3A) and a fully developed callum (Fig. 3B-C). The posterior and anterior slopes are separated by a shallow umbonal-ventral sulcus, with rasping teeth on the anterior slope. The right valve is intact but covered with decomposition debris, while the left valve has collapsed at the posterior slope, likely due to pressure (Fig. 3B). Decayed, fossilized body preserved inside shell. A second inclusion consists of a partially preserved anterior slope of valve disc's, resembling morphotype M3 (Fig. 3B).

Notes.

Debris obscures details of the sculpture, umbonal-ventral sulcus, and rasping teeth, though some areas of the right valve remain visible. This is the largest specimen studied, alongside a fully developed callum and mesoplax it is confirming its mature status.

MAIG 7072

Fig. 3D-F

Assigned taxon: Martesiinae – morphotype 1 (M1)

Description.

Amber specimen contain piddock inclusions presenting a various degrees of damage, with two shells entirely collapsed (Fig. 3D). Two piddocks have a at least one fully preserved disc - anterior slope and posterior slope intact. The distinct umbonal-ventral sulcus is clearly visible one inclusion (Fig. 3E). All piddocks belong to the same morphotype, with a wide, divided mesoplax and a callum that does not extend over the beak (Fig. 3F). At least four of the inclusion exhibit siphonoplax (Fig. 3D). This and the presence of mesoplax and callum indicating full maturity. The most complete specimen measures 14.5 mm in length (without siphonoplax).

Notes.

The amber contains ten piddock inclusions, with different levels of damage caused by pressure. All oriented in the same direction, with their posterior slopes reaching the amber surface.

MAIG 7073

Fig. 3G-I

Assigned taxa: Pholadidae: Martesiinae?; morphotype 5 (M5)

Description.

Two inclusions are present in this amber (Fig 3G-H). One piddock is partially damaged, missing about 1/3 of the valve length in posterior part of a disc (Fig. 3G). This remains of the piddock are preserved in highly altered state (see Note). The second valve appears fully intact, with a shell length of 13.5 mm (Fig. 3H-I). The umbonal-ventral sulcus is visible, and the partially preserved mesoplax is the only accessory plate observed (Fig. 3I). This and missing callum hinders taxonomical classification. By comparison of the pedal gape shape, both were considered to represent the same morphotype.

Notes.

The remaining part of this fossil (Fig. 3G-H) shows an altered original shell material. The shell shape is preserved through pseudomorphosis. It appears to have formed either by recrystallization of the shell material or by infilling with sediment after the shell dissolved. This is evident from the clear difference in colour and texture between the inner sediment (or fossilized body) and the material that partially later filled the pseudomorph. Both structures face the same direction and reach the surface of the amber.

MAIG 7071

Fig. 3J-M

Assigned taxon: Balanomorpha.

Description.

First-known amber specimen with nine Balanomorpha inclusions (Fig. 3J). Two inclusions show a fully preserved carina (Fig. 3K), measuring 7.4 mm and 6.9 mm in base width or height (the aperture is not visible, and basal plates are moved so it is difficult to determine their arrangement). Seven barnacles are partially preserved. All inclusions lack scutum and tergum plates.

Notes.

The studied amber specimen is unique, featuring an formed *in situ* resin-sediment boundary. This boundary lacks a typical weathered layer, and some fossils are preserved within both the resin and the surrounding sandstone (Fig. 3K-M). The resinous pebble or resin flow likely covered the original sandy substrate, trapping shell fragments that were lying on the surface. Notably, each observed barnacle inclusion has its aperture submerged in the sediment, suggesting that the organisms were already dead when they were encapsulated in the resin. The shells are partially infilled with sediment (Fig. 3K), further supporting the interpretation that the barnacles were post-mortem inclusions. The sediment surrounding amber is composed of quartz sandstone with mica and contains isolated shell fragments (Fig. 3M), including a single tergum or scutum plate.

Discussion

Specimens development

The underdeveloped callum, wide posterior gape partially covered by a chitinous hood, or underdeveloped mesoplax indicate that the specimen is a juvenile *Martesiinae*, in the “working stage”—a phase during which young piddocks actively drill through wood. In contrast, mature piddocks enter the “resting stage”, where they inhabit a chamber at the end of their boring, developing a callum and accessory plates. However, the mesoplax is an obligatory plate present from the juvenile stage onward (Turner 1955; Kennedy 1974; Lloyd 1897). The studied specimens are therefore mature or maturing, as indicated by the presence of mesoplax, a partially or fully developed callum, and, in some cases, siphonoplax and other accessory plates.

Most of the amber specimens examined contain at least one piddock exhibiting both juvenile and adult characteristics of *Martesiinae*, with the exception of MAIG 7070 and MAIG 7073, where preservation was too poor for reliable interpretation. In specimens where multiple individuals of the same morphotype co-occur, differences in callum development, size, and shape are observed. The callum, when preserved, appears to grow from the anterior margin of the shell toward the center of the pedal gape, eventually closing it—a pattern seen in MAIG 7189, which contains both juveniles and mature specimens.

The estimated growth rate for the genus *Martesia* is approximately 0.383 mm/day (Turner 1954; Smith and Ross 2016), with a minimum rate of 0.19 mm/day during the first 30 days post-larval settlement (Mann and Gallagher 1984). This rate is sufficient for the smallest specimens to develop a callum, marking their transition from the working to the resting stage (Turner 1954). Based on these growth rates, the estimated ages (since metamorphosis) at the time of entrapment in fossil resin are: 2–5 and 2–4 weeks old, for morphotypes M2 and M3, respectively; 5–11 weeks old for morphotypes M1 and M5; 8–17 weeks old for morphotype M4. These findings suggest that morphotypes M1, M4, and M5 may have exhibited faster growth rates than modern representatives of *Martesia*. Those morphotypes could have developed on a floating wood log, with growth rates estimated above, as waterlogged wood can remain afloat for approximately 6 to 17 months (Voight 2015). However, this scenario is less likely, as the amber specimens were preserved within the same taphocoenosis, suggesting that the wooden material likely originated from the same sedimentary source (Kennedy 1974).

Taphonomy

The studied piddock inclusions are considered wood borers, however, their excavation substrate may have also included drifting pieces of semi-hardened *Hymenaea* resin. This scenario is

particularly supported by the distribution pattern observed in MAIG 7189, where piddocks are present on all surfaces of the specimen. Such a pattern suggests that larvae had access to the entire specimen, indicating that the resin was solid enough to support piddock growth while still sufficiently viscous to encapsulate the organisms without preserving excavation traces (bioglyphs). In nearly all studied amber specimens—except MAIG 7189 and 7190—the presence of gas bubbles in the resin matrix suggests that the resin underwent pressure treatment. Most of these bubbles are squashed, elongated, and curved, with some forming worm-like structures rather than collapsing completely. This form of liquid inclusion preservation likely resulted from diagenetic pressure applied to semi-fossilized resin while the matrix was still semi-liquid. These diagenetic changes may be linked to volcanic activity associated with the Mazantic Shale Formation, particularly evident in the Totolapa area, where volcanic tuffs and sandstones have been observed above the amber-bearing beds. These deposits indicate that volcanic activity coincided with or followed the deposition of the Mazantic Shale (Breton et al. 2014; Riquelme et al. 2024). The pressure and/or thermal alteration of the resin may have significantly influenced the preservation state of these inclusions.

The piddocks preserved in amber are all oriented in the same direction, with their posterior ends positioned at the amber surface and directed inward. This uniform arrangement, along with the aforementioned taphonomic observations, suggests that the piddocks were trapped as a direct result of their excavation activity, rather than being entrapped post-mortem by resin secreted from a plant stem or immobilized in a semi-liquid resinous pebble, as observed in the case of the barnacle inclusions.

This scenario aligns with a brackish-water environment, where aquatic organism entrapment in resin has been documented in modern swamps (Schmidt and Dilcher, 2007). This further supports the hypothesis that these piddocks were actively boring into resinous material rather than being passively embedded post-mortem (Kennedy 1974).

The absence of pholad inclusions in the planktonic larval stage (veliger) suggests a high survivability rate for individuals that successfully colonized a wooden-resin substrate. Martesiinae are incapable of relocating once they begin excavating a piece of wood (Ansell and Nair 1969b; Kennedy 1974), meaning veliger larvae would have settled directly on the outer layers of future fossilized wood or amber. Their absence could also be attributed to the degradation of *Hymenaea* wood over time, which likely underwent successional colonization by other borers, such as piddocks, shipworms, gribbles, and pill bugs. This bioerosion, combined with mechanical degradation (abrasion), would have erased traces of early-stage pholads.

The observed abundance of mature piddocks in amber may also be linked to substrate degradation. Piddocks in the resting stage typically do not bore further into the substrate; however, upon exposure of their burrow to external conditions, they are known to resume drilling to cover themselves (Ansell and Nair 1969b; Buntin et al. 2022; Nishimoto et al. 2015; Pournou 2020; Turner 1955). This behavior could explain the high proportion of mature and maturing piddocks preserved in amber.

The presence of wood-boring pholads as inclusions raises questions about how they were entrapped. These bivalves had to inhabit brackish waters, and a resin-producing tree or its remains had to be present nearby to allow the larvae to develop on a *Hymenaea*-derived resin substrate. The mother resin tree must have grown in proximity to such an environment to ensure that its resin retained the ability to trap aquatic organisms in waterlogged stems. The tree could have reached this area via rivers, encountering piddocks in a river estuary.

Plant remains may also have been accessible to boring organisms in the open sea, but only if the wood was not waterlogged for an extended period before the resin stabilized (Buntin et al. 2022; Nishimoto et al. 2015). Long-drifting or sunken wood with hardened resin would have lost its ability to preserve these organisms as inclusions, as the piddocks would have continued to bore through the resin, leaving behind the same characteristic boring patterns found in other xylic substrates.

Both extinct and extant Martesiinae leave conical excavations with a rounded bottom (Kelly and Bromley 1984; Kelly 1988; Kennedy 1974)), typically formed near the surface of submerged wood. Over time, as wood degrades, these borings become less abundant, while teredinid borers progressively dominate, leaving borings *Apectoichnus longissimus* (Kelly et Bromley, 1984; Kelly 1988) in the substrate (Buntin et al. 2022; Nishimoto et al. 2015; Voight 2015). The findings presented in this study, along with previous reports of *T. clavatus* in Chiapas amber (Ross et al. 2016; Mayoral et al. 2020), further support the presence of Martesiinae in this paleoenvironment.

Conclusion

The abundance of piddock inclusions in the studied amber, alongside *M. mazantica* specimens from the same fossil resin, as well as barnacle inclusions and fossil mollusks from the Mazantic Shale Formation in the same region (del Carmen Perrilliat et al. 2010), supports the hypothesis of a shallow, warm lagoon and river estuary adjacent to a mangrove forest. The presented data expands our understanding of the paleoenvironmental conditions of the region during the Miocene and its paleobiodiversity.

Further analysis of piddock co-occurrence should enable more detailed reconstructions of the studied paleoenvironment. Wood-boring bivalves form communities by spawning seasons, reproductive strategies, temperature and salinity tolerance, and the depth at which larvae attach to sunken wood (Buntin et al. 2022). Understanding these ecological interactions helps with the reconstruction of the marine and estuarine dynamics of the Miocene period in this region.

Acknowledgements

We would like to appreciate Doug Lundberg, Amberica West, for providing access and supplying amber specimens, his contribution has been invaluable in facilitating the data collection process and enabling the analysis conducted in this study. We would like to give heartfelt appreciation to the anonymous peer reviewers who generously dedicated their time and expertise to review and provide constructive feedback on this paper.

References

1. Alyakrinskaya, I. (2005) Functional significance and weight properties of the shell in some mollusks. *Biology Bulletin* **32**(4):397–418. <https://doi.org/10.1007/s10525-005-0118-y>.
2. Ansell, A.D., and Nair, N.B. (1969a) A comparative study of bivalves which bore mainly by mechanical means. *American Zoologist* **9** (3): 857–868. <https://doi.org/10.1093/icb/9.3.857>.
3. Ansell, A.D., and Nair, N.B. (1969b) The mechanisms of boring in *Martesia striata* Linné (Bivalvia: Pholadidae) and *Xylophaga dorsalis* Turton (Bivalvia: Xylophaginidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **174** (1034): 123–133. <https://doi.org/10.1098/rspb.1969.0084>.
4. Arroyo-Sánchez, D.K., Víctor, J., Córdova-Tabares, V.M., Hernández-Damián, A.L., and Estrada-Ruiz, E. (2023) Entomopathogenic fungi (Ascomycota: Hypocreales) on a termite (Blattodea: Mastotermitidae) trapped in Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Historical Biology* **37** (1): 113–119. <https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2291769>.
5. Bartsch, P., and Rehder, H.A. (1945) The west Atlantic boring mollusks of the genus *Martesia*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **104**: 1–16.

6. Blakey, R. (2006) Global paleogeographic views of earth history: Late Precambrian to Recent. Accessed at: https://earth.google.com/gallery/kmz/global_paleogeographic_n.kmz on 2024-06-13.
7. Bolotov, I.N., Aksenova, O.V., Vikhrev, I.V., Konopleva, E.S., Chapurina, Y.E., and Kondakov, A.V. (2021) A new fossil piddock (Bivalvia: Pholadidae) may indicate estuarine to freshwater environments near Cretaceous amber-producing forests in Myanmar. *Scientific Reports* **11**: 6646. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86241-y>.
8. Borges, L.M.S. (2014) Biodegradation of wood exposed in the marine environment: Evaluation of the hazard posed by marine wood-borers in fifteen European sites. *International Biodeterioration and Biodegradation* **96**: 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.10.003>.
9. Brearley, A., Chalermwat, K., and Kakhai, N. (2003) Pholadidae and Teredinidae (Mollusca: Bivalvia) collected from mangrove habitats on the Burrup Peninsula, Western Australia In *The marine flora and fauna of Dampier, Western Australia*. Western Australian Museum, Perth; Wells F.E., Walker D.I., Jones D.S. Eds.; **2**: 345–361.
10. Breton, G., Serrano-Sánchez, M.D.L., and Vega, F.J. (2014) Filamentous micro-organisms, inorganic inclusions and pseudo-fossils in the Miocene amber from Totolapa (Chiapas, Mexico): taphonomy and systematics. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **66** (1): 199–214.
11. Buntin, R.C.C., Hasiotis, S.T., and Flaig, P.P. (2022). Evaluating the ichnofossil *Teredolites* as an indicator of salinity and paleoenvironment. *Palaios* **37**: 53–72. <https://doi.org/10.2110/palo.2020.074>.
12. Castañeda-Posadas, C., Trujillo-Hernández, A., and Zúñiga-Mijangos, L.A. (2021) Especie nueva del género *Martesia* (Bivalvia: Pholadidae) incluida en el ámbar de Chiapas como indicador de un ambiente estuarino. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **92**, e923600: 1–6. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3600>.

13. del Carmen Perrilliat, M., Vega, F.J., and Coutiño, M.A. (2010) Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* **30**: 111–119. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2010.04.005>.
14. Donovan, S.K. (2018) A new ichnogenus for *Teredolites longissimus* Kelly and Bromley. *Swiss Journal of Palaeontology* **137**: 95–98. <https://doi.org/10.1007/s13358-017-0142-9>.
15. Evans, S. (1999) Wood-boring bivalves and boring linings. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* **45**: 130–134.
16. García-Villafuerte, M.Á., Carbot-Chanona, G., Rivera-Velázquez, G., de Bonilla, E.P.D., and Matamoros, W.A. (2022) The first fossil record of the genus *Phycosoma* (Araneae, Theridiidae) from the lower Miocene Mexican amber, with the description of a new species. *Journal of Paleontology* **96**: 1346–1353. <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.44>.
17. Jochum, A., Yu, T., and Neubauer, T.A. (2021) Mother snail labors for posterity in bed of mid-Cretaceous amber. *Gondwana Research* **97**: 68–72. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2021.05.006>.
18. Kennedy, G.L. 1974. West American Cenozoic Pholadidae (Mollusca: Bivalvia). *San Diego Society of Natural History Memoirs* **8**: 2–127.
19. Kelly, S.R.A., and Bromley, R.G. (1984) Ichnological, nomenclature of clavate borings. *Palaeontology* **27**: 793–807.
20. Kelly, S.R.A. (1988) Cretaceous wood-boring bivalves from western Antarctica with a review of the Mesozoic Pholadidae. *Palaeontology*, **31**, 341–372.
21. Kocsis, L., Usman, A., Jourdan, A.L., Jumat, N., Daud, D., Briguglio, A., Hassan, S.H., Jumat, N., Slik, F., Rinyu, L., and Futó, I. (2020) The Bruneian record of “Borneo Amber”: A regional review of fossil tree resins in the Indo-Australian Archipelago. *Earth-Science Reviews* **201**: 103005. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.103005>.
22. Lloyd, F.E. (1897) On the mechanisms in certain lamellibranch boring molluscs. *Transactions of the New York Academy of Sciences* **16**: 307–316.

23. Mann, R., and Gallager, S.M. (1984) Physiology of the wood boring mollusc *Martesia cuneiformis* Say. *The Biological Bulletin* **166**: 167–177.
24. Maury, C.J. (1917) Santo Domingo type sections and fossils. Part I *Bulletins of American Paleontology* **5**: 165–415.
25. Mayoral, E., Santos, A., Vintaned, J.G., Wisshak, M., Neumann, C., Uchman, A., and Nel, A. (2020) Bivalve bioerosion in Cretaceous-Neogene amber around the globe, with implications for the ichnogenera *Teredolites* and *Apectoichnus*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **538**: 109410. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109410>.
26. MolluscaBase Eds. (2024) MolluscaBase. *Martesia*, G.B. Sowerby, I., 1824. Accessed at: <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=156864> on 2024-06-13.
27. Monari, S. (2009) Phylogeny and biogeography of pholadid bivalve *Barnea* (*Anchomasa*) with considerations on the phylogeny of Pholadoidea. *Acta Palaeontologica Polonica* **54**: 315–335. <https://doi.org/10.4202/app.2008.0068>.
28. Nishimoto, A., Haga, T., Asakura, A., and Shirayama, Y. (2015) An experimental approach for understanding the process of wood fragmentation by marine wood borers in shallow temperate waters. *Marine Ecology Progress Series* **538**: 53–65. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps11454>.
29. Penney, D. (2010) Dominican amber. In *Biodiversity of fossils in amber from the major World deposits*; Penney, D. Ed.; *Siri Scientific Press*: 22–41.
30. Poinar, Jr G. (2001) Fossil puffballs (Gasteromycetes: Lycoperdales) in Mexican amber. *Historical Biology* **15**: 219–222. <https://doi.org/10.1080/10292380109380593>.
31. Poinar, Jr G., and Brown, A.E. (2002) *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical journal of the Linnean Society* **139**: 125–132. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00053.x>.
32. Pournou, A. (2020) Biodeterioration of wooden cultural heritage: Organisms and Decay Mechanisms in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Cham: Springer International Publishing*.

33. Riquelme, F., Ruvalcaba-Sil, J.L., Alvarado-Ortega, J., Estrada-Ruiz, E., Galicia-Chávez, M., Porras-Múzquiz, H., Stojanoff, V., Siddons, D.P., and Miller, L. (2014) Amber from México: coahuilite, simojovelite and bacalite. *MRS Online Proceedings Library* **1618**: 169–180. <https://doi.org/10.1557/opl.2014.466>.
34. Riquelme, F., Ortega-Flores, B., Estrada-Ruiz, E., and Córdova-Tabares, V. (2024) Zircon U-Pb Ages of the Chiapas Amber-Lagerstätte (Mexico: Chiapas: Simojovel). *SSRN preprint article*. <https://doi.org/10.2139/SSRN.4778409>
35. Ross, A.J., Mellish, C.J., Crighton, B., and York, P.V. (2016) A catalogue of the collections of Mexican amber at the Natural History Museum, London and National Museums Scotland, Edinburgh, UK. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **68**: 45–55.
36. Schmidt, A.R., and Dilcher, D.L. (2007) Aquatic organisms as amber inclusions and examples from a modern swamp forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:16581–16585. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707949104>.
37. Smith, R.D., and Ross, A.J. (2016) Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **107**: 239–247. <https://doi.org/10.1017/S1755691017000287>.
38. Srinivasan, V.V. (1960) Ciliary currents and associated organs of *Martesia fragilis*, a wood boring pholad of Madras. *Journal of the Marine Biological Association of India* **2**:186–193.
39. Solórzano-Kraemer M.M. (2010) Mexican amber. In *Biodiversity of fossils in amber from the major World deposits*; Penney D. Ed.; Siri Scientific Press: 42–56.
40. Tapanila, L., Roberts, E.M., Bouare, M.L., Sissoko, F., and O’Leary, M.A. (2004) Bivalve borings in phosphatic coprolites and bone, Cretaceous–Paleogene, northeastern Mali. *Palaios* **19**: 565–573. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2004\)019<0565:BBIPCA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019<0565:BBIPCA>2.0.CO;2).

41. Turner, R.D. (1954) The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific, Part I – Pholadinae. *Johnsonia* **3**: 1–63.
42. Turner, R.D. (1955) The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific, Part II – Martesiinae, Jouannetiinae and Xylophaginae. *Johnsonia* **3**: 65–160.
43. Turner, R.D. (1966) A survey and illustrated catalogue of the Teredinidae (Mollusca: Bivalvia). *Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.*
44. Turner, R.D., and Santhakumaran, L.N. (1989) The genera *Martesia* and *Lignopholas* in the Indo-Pacific (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae). *Ophelia* **30**: 155–186. <https://doi.org/10.1080/00785326.1989.10430842>.
45. Voight, J.R. (2015) Xylotrophic bivalves: aspects of their biology and the impacts of humans. *Journal of Molluscan Studies* **81**: 175–186. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyv008>.
46. Wisshak, M., Knaust, D., and Bertling, M. (2019) Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies* **65**: 24. <https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>.

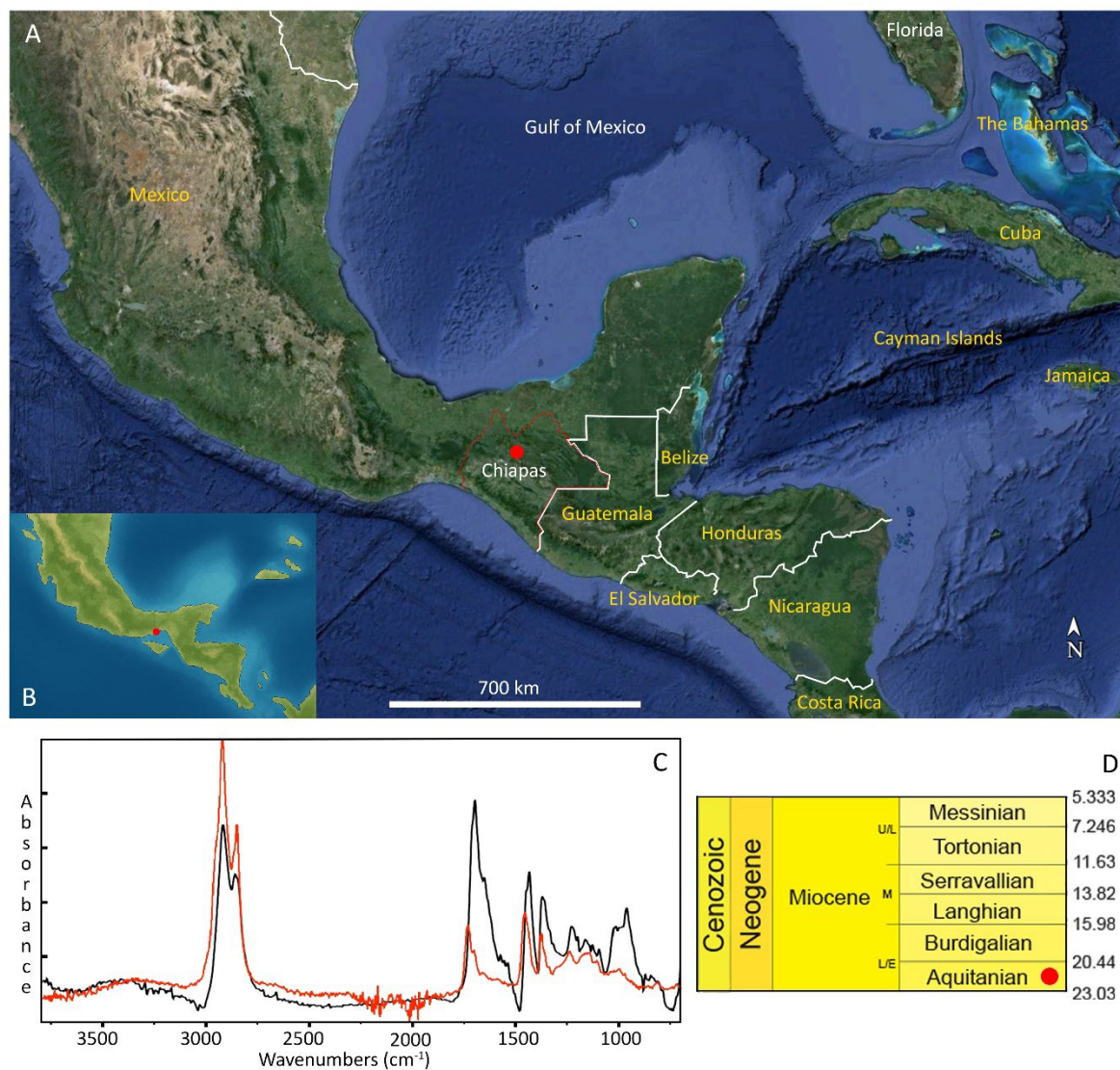


Fig. 1. Detailed information on the studied Simojovelite (Chiapas amber).

A–B, Maps of Mexico and the Gulf of Mexico. A, Modern geographic placement of Simojovel de Allende (Chiapas) and the Montecristo Mine, marked with a red dot (map based on Google Earth Pro 7.3.6.9796). B, Paleogeographic reconstruction of the region approximately 20 million years ago (after Blakey 2006).

C, Infrared (IR) spectra of simojovelite, based on MAIG 6820. The black line represents simojovelite (after Riquelme et al. 2014), while the red line indicates the matching spectrum of the studied amber specimen.

D, Miocene stratigraphy of the region, with the age of simojovelite marked by a red dot.

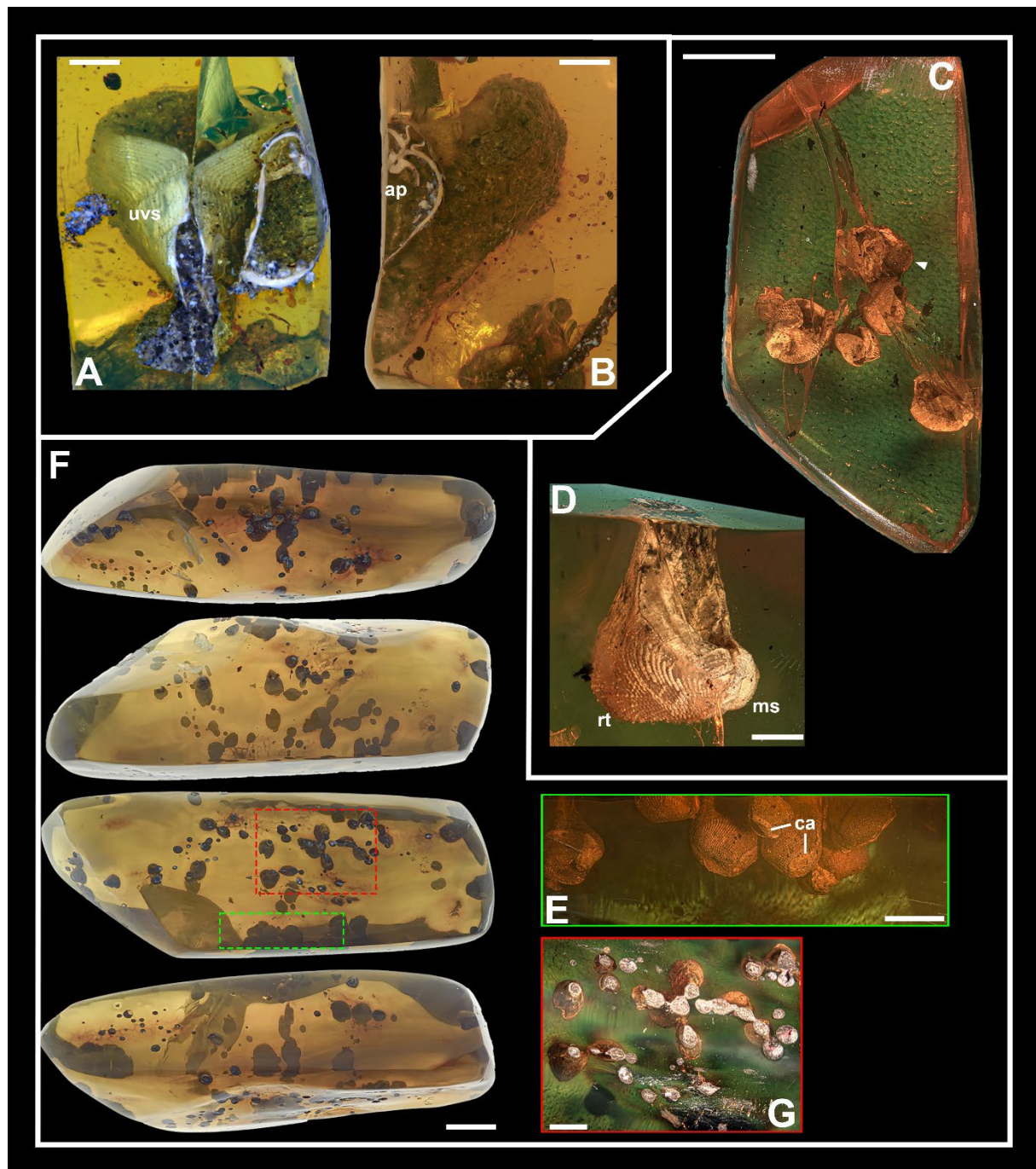


Fig. 2. General view of amber specimens MAIG 6820, 7190, and 7189 with piddock inclusions.

A–B, MAIG 6820 with morphotypes M1? and M2. A, Ventral view of the larger, juvenile M1? and a partially preserved M2. B, Lateral view, showing organic debris covering the valve of M1 and the inner shell morphology of M2.

C–D, MAIG 7190 with morphotype M3. C, General view of the beak area, with the boring *Teredolites clavatus* marked by a white arrow. D, Dorsal-lateral view of a mature piddock.

E–J, MAIG 7189 with morphotype M3. E, Lateral view of the anterior slope and beak of mature piddocks. F, Arrangement of piddock inclusions in the amber specimen. G, Surface of the amber specimen, showing piddock inclusions.

Abbreviations: ap, apophysis; ca, callum; ms, mesoplax; rt, rasping teeth; uvs, umbonal ventral sulcus.

Scale bars: A–B = 2 mm; C = 5 mm; D = 1 mm; E = 5 mm; F = 1 cm; G = 5 mm.

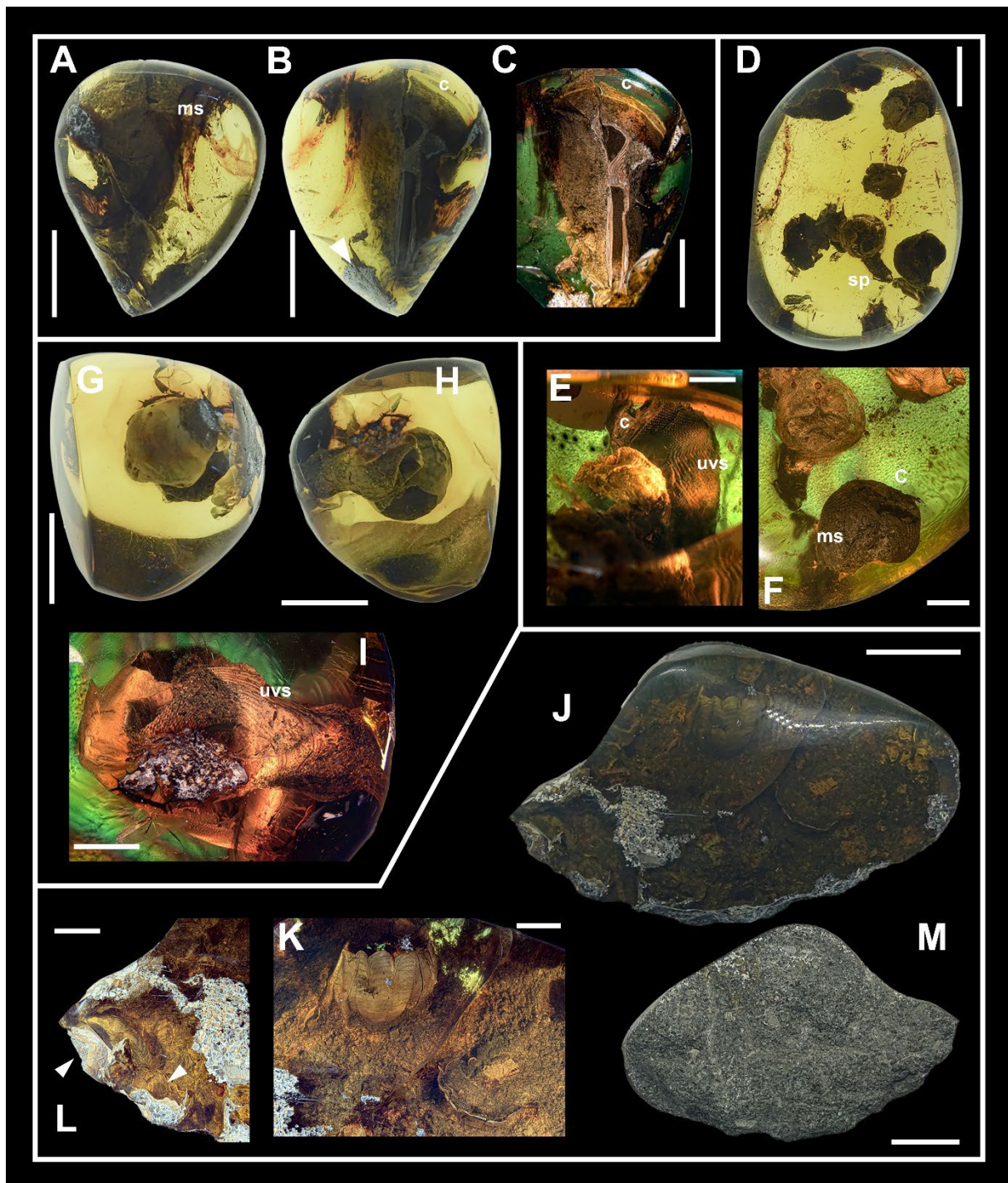


Fig. 3. General view of amber specimens MAIG 7070, 7072, 7073, and 7071 with preserved inclusions.

A–C, MAIG 7070 with morphotype M4 and a partially preserved M3. A, Dorsal view of M4. B, Ventral view of M4, with the placement of M3? marked by an arrow. C, Detailed ventral view of M4.

D–F, MAIG 7072 with morphotype M1. D, Arrangement of inclusions within the amber specimen. E, Lateral view of a mature piddock. F, Close-up view of the beak area.

G–I, MAIG 7073 with morphotype M5. G, Arrangement of piddock inclusions. H, Lateral view of the best-preserved valve. I, Beak area, showing displaced callum.

J–M, MAIG 7071 with Balanomorpha inclusions. J, Overview of the amber specimen. K, Barnacle carina submerged in sediment. L, Barnacles preserved partially in resin and sediment, marked by an arrow. M, Quartz sandstone sediment.

Abbreviations: ca, callum; ms, mesoplax; sp, siphonoplax; uvs, umbonal ventral sulcus.

Scale bars: A–D, G–H, J, M = 1 cm; E–F, I, K, L = 5 mm.

Table 1: Characteristics of fossil piddocks inclusions in studied simojovelite. (m - matured; j -juvenile; Mx – morphotype; a - absent; p - present; u- unknow)												
Collection number	Assigned taxa	Number of specimens	Development stage	Orientation	Morphotype	Additional plates					Callum	Apophysis
						Protoplax	Mesoplax	Metaplax	Hypoplax	Siphonoplax		
MAIG 6820	Martesiinae	2 (3?)	j (M1); m (M2)	Same	M1? and M2	a (M1); u (M2)	a (M1); p (M2)	a (M1); u (M2)	a (M1 and M2)	u (M1 and M2)	^a (M1); u (M2)	p (M1 and M2)
MAIG 7070	Martesiinae	2	m (M4) and u (M3?)	Same	M4 and M3?	u (M4 and M3?)	p (M4) u (M3?)	u (M4 and M3?)	u (M4 and M3?)	u (M4 and M3?)	^p (M4); ^a (M3?)	u (M4 and M3?)
MAIG 7072	Martesiinae	10	m	Same	M1	u	p	u	a	p	p	u
MAIG 7073	Pholadidae: Martesiinae?	2	m?	Same	M5	u	p	u	a	a	a	u
MAIG 7189	Martesiinae	~70	m and j(?)	Same	M3	a	p	a	a	a	p	u
MAIG 7190	Martesiinae, <i>Teredolites clavatus</i>	6	m and j(?)	Same	M3	a	p	a	a	a	u	u

IV

**Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking
insect activity and fossil resins formation**

Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation

BLAŻEJ BOJARSKI^{1,*}, KAROLINA CIEROCKA² & JACEK SZWEDO¹

¹University of Gdańsk, Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

²University of Gdańsk, Laboratory of Parasitology and General Zoology, Faculty of Biology, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

 blazej.bojarski@ug.edu.pl;  <https://orcid.org/0000-0001-6301-7959>

 karolina.cierocka@ug.edu.pl;  <https://orcid.org/0000-0003-2615-4609>

 jacek.szwedo@ug.edu.pl;  <https://orcid.org/0000-0002-2796-9538>

*Corresponding author

Abstract

The fossil record reveals palaeoecological interactions between plants and insects. This study describes a singular conifer xylite specimen from the Baltic amber-bearing deposits, with preserved resin ducts and cylindrical insect borings designated as *Bivium ichnogen. nov.* with *Bivium diluviandi ichnosp. nov.* The borings, characterized by longitudinal tunnels connected by cross tunnels and chambers, were likely created by xylophagous beetles belonging to the family Curculionidae (subfamily Scolytinae). The associated resin production reflects an adaptive plant response to insect and fungal activity, evidenced by fungal hyphae preserved within the specimen. This work contributes to the knowledge of Baltic amber stratigraphy, and the formation of resin-bearing deposits, and shows, that the wood-boring insects may have been a cause, among others, of resin exudation.

Keywords: Baltic amber, fossil resins, succinite, Talpinidae, taphonomy, xylite

Introduction

Resins are secondary metabolites of plants, complex mixtures, which include volatile and non-volatile terpenoid and/or phenolic compounds, which could be preserved in form of fossilized resin, so-called ambers and/or copals, or resinites—macerals in lignite (brown coal) that predominantly originate from resinous and waxy components of the original plant material (Langenheim, 2003; Florjan & Worobiec, 2016; Murthy, 2022). These plant exudates play a significant role in enabling plants to adapt to their environments, particularly by mediating bio-interactions and protecting plants from herbivores,

insects, and pathogens. They are synthesized by epithelial cells surrounding intercellular spaces, called ducts, where they are stored under pressure. Despite the structural and distributional differences between resin ducts in gymnosperms and angiosperms, as well as the mechanisms of resin loading, there are similarities in the importance of the role of resin in plant defense in both groups of plants (Langenheim, 2003; Cabrita, 2021; Câmara *et al.*, 2024).

The resins serve a number of functions in plant defense against fungi, viruses, bacteria and feeding herbivores. Additionally, they provide an optimal medium for the preservation of past biota in the form of inclusions following fossilization. Among the most extensively studied fossil resins known in the world, commonly referred to as ambers (Penney, 2010; Kosmowska-Ceranowicz, 2017), a significant group are those derived from conifer resins and their inclusions, particularly in the Eocene of Europe. These fossil resins frequently contain inclusions of organisms associated with the resin-producing tree (Penney, 2010; Solórzano Kraemer *et al.*, 2018). However, in the majority of cases, the tree remains are not preserved in any other manner than as resin inclusions and tissue fragments (Fergusson, 2005; Florjan & Worobiec, 2016). Consequently, amber studies are incomplete, as the fossil record of conifers provides insights into palaeoecosystems, plant-insect interactions, and plant defense mechanisms.

Conifer resin is produced, stored and translocated within specialized secretory structures, which range from single cells or blisters to interconnected resin ducts (Franceschi *et al.*, 2005; Vázquez-González *et al.*, 2020; Nagy *et al.*, 2022). It is thought that these structures rarely contain biological inclusions other than fragments of

plant tissue, given that the resin was not secreted outside the plant stem and was not in contact with the external environment. Therefore, such ambers are not a primary focus of paleontological studies.

The fossilized wood of conifer trees with preserved resin is known as far back as the Triassic period (Seyfullah *et al.*, 2018). However, studies conducted on fossil wood remains (xylites, lignites, or peat deposits) rarely refer to any resinous components other than resinites. This paper presents a distinctive specimen of a coniferous tree branch-like stem—xylite, defined as a type of fossilized plant remains, comprising stems, roots, trunks and other such elements, which are considered to represent an early stage of the process of lignification (Suárez-Ruiz & Crelling, 2008; Florjan & Worobiec, 2016) with well-preserved resin canals and insect traces from the amber deposits of the Baltic region. The wood specimen also exhibits traces of activity, which have been designated a new ichnogenus and ichnospecies of cylindrical borings. These traces may have been correlated with intense resin production in the specimen. Additionally, we discuss the potential significance of this finding in the context of the broader Baltic amber deposits and their formation.

Age and relations to Baltic amber deposits formations

The work presents a case study of a unique fossilized wood specimen, which has been preserved with fossil resin in an intact state. This is a rare occurrence within the Baltic amber material. The specimen was derived from raw Baltic amber material extracted from marine Quaternary sand deposits, which constituted the majority of the material utilized in our studies. In this instance, the detailed sedimentology and the age of the material are not ascertainable. The resin is classified as succinite (fossil resin characterized by its high content of succinic acid, typically ranging between 3% and 8% by weight; see Vávra, 2009; Wagner-Wysiecka, 2023), and is referred to as ‘Baltic amber’ based on the presence of ‘Baltic amber shoulder’ in FT-IR spectra (Stout *et al.*, 1995; Kosmowska-Ceranowicz, 2015).

The age of the succinite, which is typically referred to as exclusively Eocene, remains a topic of ongoing geological inquiry (Aleksandrova & Zaporozhets, 2008; Perkovsky & Makarkin, 2020; Kuzmina *et al.*, 2023; Kuzmina & Iakovleva, 2023; Drohojowska *et al.*, 2024). The sedimentology of Baltic amber deposits is primarily based on studies of the strata in Königsberg/Kaliningrad, where amber is most abundant in a geological stratum known as the ‘Blaue Erde’, ‘Blue earth’ or ‘Blue ground’. The term ‘Blue earth’ is used historically to refer to the middle bed of the Prussian Formation. However, it should be noted that Baltic amber is not solely sourced from this area. The fossil resins are present both above and below the strata (Kharin & Eroshenko, 2017). The

Polish section of the amber-bearing deposits (Pomeranian Formation) has been investigated through the analysis of drill samples, which have revealed similarities to the Prussian Formation (Piwocki *et al.*, 1996; Piwocki & Olszewska, 1996). This has led to the conclusion that there is a correlation between the Polish deposits and those in Kaliningrad (Piwocki *et al.*, 1985; Kosmowska-Ceranowicz, 2008).

Material and methods

A single piece of fossilized conifer stem (xylite) with fossil resin preserved in resin ducts from the Collection of the Museum of Amber Inclusions, University of Gdańsk, stored under the catalogue number MAIG 6826. The specimen measures 5.8 cm in length and 2.8 cm in width at its greatest diameter and was obtained from an amber mining company operating in the Gulf of Gdańsk, in the area close to the Port of Gdańsk. The specimen was cut from one side at approximately 5 mm in length, slightly ground, and polished in order to reveal the intricate details of wood anatomy and resin flows.

Observations were conducted in the Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions University of Gdańsk using a Leica M205A stereoscopic microscope, equipped with a Leica DFC 495 digital camera, operated under the control of the Leica Application Suite 3.7 application for microphotography. Macro and micro photographic documentation was generated using the same Leica microscope and a Canon EOS 90D DSLR (Digital Single Lens Reflex) camera. For UV photography, 350 nm light was employed. Fourier Transform Infrared (FT-IR) spectra were obtained in the Amber Experts company laboratory, Gdańsk with Thermo Scientific Nicolet 380 FT-IR Spectrometer, with ATR and baseline correction, for the reasons and according to the procedure proposed by Szewdo & Stroiński (2017). The received spectrum was compared with data provided in Kosmowska-Ceranowicz (2015).

The electronic edition of this article conforms to the requirements of the amended International Code of Zoological Nomenclature (ICZN, 1999), and hence the new names contained herein are available under that Code from the electronic edition of this article. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix “<http://zoobank.org/>”. The LSID for the publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:63A0962E-32F9-4377-9B9B-56E37C595CF0.

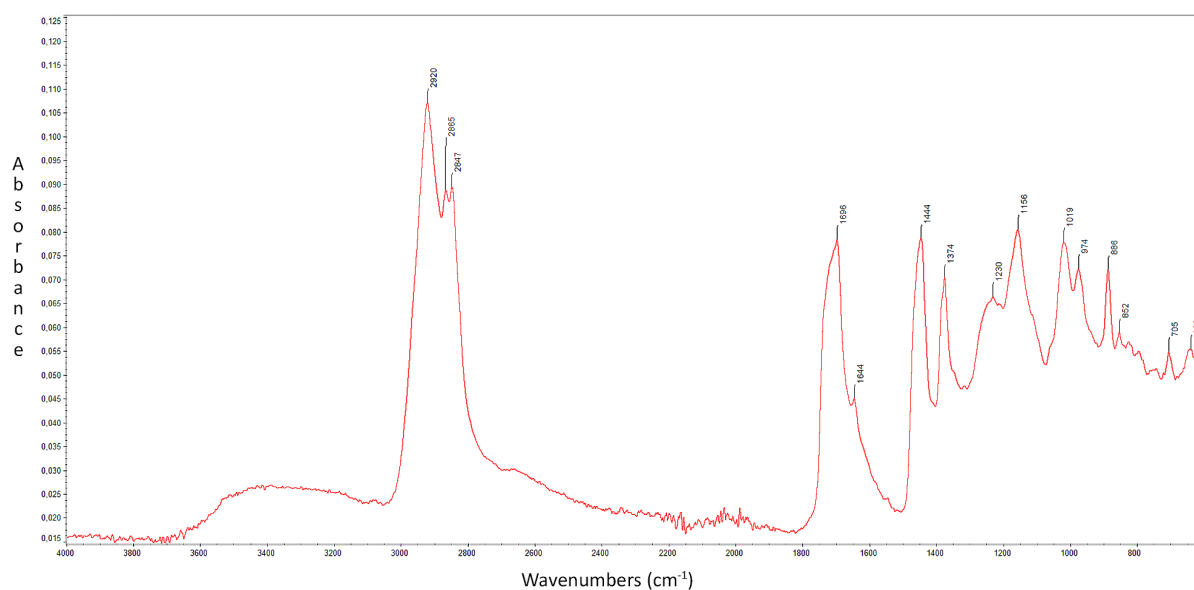


FIGURE 1. FT-IR spectrum of the resin from resin canals of the specimen.

Results

Xylite specimen as a substrate

The conifer stem specimen displays a preserved structure of wood tissues, with tracheids, parenchyma cells, and resin ducts. Additionally, it exhibits structures that have been damaged by the activity of fungi and insects, as well as open spaces (sockets) that have been filled with resin. FT-IR spectrum (Fig. 1) of the fossil resin exhibits a ‘Baltic amber shoulder’, which is an indicator of succinite (Kosmowska-Ceranowicz, 2015). On the edges of the specimen, longitudinal original resin flows are observed, with one reaching almost the full length of the preserved section of stem. In the cross-section, the flows are connected by the space between the tissues originally filled with resin, both at the top of the specimen and the bottom, which is not cut. This system of canals is recognized as an insect-originated trace fossil, assigned to the new ichnogenus and ichnospecies.

Ichnotaxonomy

Ichnofamily Talpinidae Wisshak, Knaust & Bertling, 2019

Type ichnogenus. *Talpina* Hagenow, 1840; by original designation.

Diagnostic characters. Branched cylindrical borings that may anastomose (Wisshak *et al.*, 2019).

Ichnogenus *Bivium* ichnogen. nov.

LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:FCDA1D5A-A9D3-4B80-8F6E-37F43FFB2E30

Type ichnospecies. *Bivium diluviandi* ichnosp. nov.; by present designation (Fig. 2A–E).

Ethological category. Domichnia (dwelling traces) or agrichnia (farming traces).

Etymology. Name derived from Latin noun ‘bivium’—‘a place with two ways’, ‘fork in the road’, ‘crossroad’ and refers to the shape of the tunnels. Gender: neuter.

Diagnosis. The tunnels are longitudinal, parallel to the xylitic substrate, round and straight, without lining. They have a single, short entrance perpendicular to the main tunnel axis. The branching is slightly curved and parallel to the main tunnel. The main tunnels are interconnected by curved cross tunnels, which may take the form of chambers. In those tunnels single, elongated coprolites are present (Fig. 2F).

Remarks. The known morphotypes of the Talpinidae ichnofamily can be distinguished from the described new ichnotaxon by the following characters. In the case of the boring substrate being calcareous, the following ichnogenera were described: *Cunctichnus* Fürsich, Palmer & Goodyear, 1994; *Talpina* von Hagenow, 1840; and *Lapispecus* Voigt, 1970. In the case of xylitic substrates, the new ichnogenus *Bivium* ichnogen. nov. differs in terms of both shape and content from the following ichnogenera: *Cycalichnus* Genise, 1995, is characterized by a constant width of the tunnel length (3 mm), short tangential (cross) tunnels that do not intersect with the main tunnels, and

the occurrence of hexagonal fecal pellets in *Cycalichnus* in contrast to oval coprolites in the proposed ichnogenus. *Ipites* Wisshak, Knaust & Bertling, 2019, lacks cross tunnels or chambers (Karpiński, 1962). Furthermore, it is defined by the occurrence of short radiating tunnels. In comparison, *Paleoscolytus* Walker, 1938 differs in terms of tunnel orientation and width (10 mm), which is at least twice as wide as the new genus. Additionally, *Xylonichnus* Genise, 1995 differs in terms of tunnel shape (flattened) and the absence of fungal activity (Walker, 1938; Philippe *et al.*, 2005, 2022; Donovan *et al.*, 2015; Buatois *et al.*, 2017; Wisshak *et al.*, 2019).

***Bivium diluviandi* ichnosp. nov.**

LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:0ECCF9B3-AD78-45BE-8B58-3A08454A281E

(Fig. 2A–E)

Holotype. Specimen MAIG 6826, deposited in the Museum of Amber Inclusions, University of Gdańsk, Gdańsk, Poland.

Etymology. Ichnospecific epithet is derived from Latin verb ‘*diluvio*’ meaning ‘to inundate’, ‘deluge’ which reflects the borings filled up with fossil resin.

Diagnosis. Macro boring, 2.1–5.0 mm wide. The main tunnel is 5.0–5.5 cm long, slightly wider than the parallel branching tunnel. Main and branching tunnels posteriorly conjoining to form forking ending points. Opening tunnels 4.5–7.0 mm long. Interconnected tunnels form chambers with cylindrical areas (pouches) located in the wall of the chamber. Additional tunnels in various forms branching from wider, conjuring tunnels or chambers.

Remarks. The tunnels are filled up with fossilized resin (succinite) and preserved on the edges of the conifer wood specimen, resembling modern galleries of Scolytinae formed under the bark of a stems and young trees (Ranger *et al.*, 2016; Greppi *et al.*, 2021). Opening of boring marked with a round drop of fossilized resin (Fig. 2E) formed when the tree produced resin that was pushed out of the tunnel. The chamber filled up with resin shows fungal hyphae covering chamber walls (Fig. 2G), which the authors do not interpret as an outer layer. Wooden areas tangent to borings are damaged by fungal activity (Fig. 2G, H).

Discussion

Tracemaker and the boring

The newly proposed ichnogenus, *Bivium* **ichnogen. nov.**, exhibits similarities to the *Paleoscolytus* morphotypes. It is characterized by the formation of tunnels beneath conifer bark, which bears resemblance to the activity

of modern members of the Curculionidae beetles of the subfamily Scolytinae (Walker, 1938; Labandeira, 2001; Dominik & Starzyk, 2004, 2010). Scolytine weevils (bark and ambrosia beetles) have a unique ecological significance in forest ecosystems, and intrinsically interesting biology (Cognato & Grimaldi, 2009; Huler *et al.*, 2015; Kirkendall *et al.*, 2015). Fossilized galleries of scolytines have been reported in Late Mesozoic wood (Cognato & Grimaldi, 2009; Legalov, 2024). The morphology of both *Bivium* **ichnogen. nov.** and *Paleoscolytus* galleries is similar, yet differs in detailed morphology, which leads to the conclusion that the borings were left by different representatives of the Curculionidae beetles subfamilies. The presence of fungal activity is indicated by the preservation of mycelium on the edges of resin sockets (Fig. 2G) and the occurrence of fungal damage tissue in the form of structures that resemble a modern brown rot pocket (Fig. 2H). This differs from the occurrence of coprolites, fecal pellets, or other feeding traces (Eriksson *et al.*, 1990; Tanner & Lucas, 2013; Feng *et al.*, 2019, 2021; Biswas *et al.*, 2020; Nagy *et al.*, 2022). Isolated coprolites found in tunnels represent an ichnotaxon, designated as *Coprulus* Mayer, 1952. Further investigations of the cellular structure and damage to the tissue have yet to be conducted. Conversely, if these structures are regarded as feeding traces, this would indicate the coexistence of another borer. The presence of single coprolites in the tunnels is unlikely to occur in such a small plant stem, although this cannot be fully ruled out. The presence of a gallery in the stem with high fungal activity indicates the potential involvement of an ambrosia beetle borer, a common inclusion observed in fossil resins (Nagy *et al.*, 2000; Labandeira, 2014; Peris *et al.*, 2021).

Specimen preservation and taphonomy

The growth rings in the specimen are indistinct and irregular, likely resulting from the influence of environmental factors and the angle at which the specimen grew out from the trunk. The occurrence and arrangement of the resin canal (high abundance in the observed tissues and within annual rings) resembles those often referred to as traumatic resin canals (Fig. 2H). These canals are interpreted as a plant response to damage caused by insects or fungal activity, among others (Franceschi *et al.*, 2005; Nagy *et al.*, 2000; Werker & Fahn, 1969; Xu *et al.*, 2018), which corroborate the presented interpretation of the described traces as an insect gallery.

The specimen's preparation revealed a cellular-level anatomy consistent with that of xylites, yet it was preserved in an unusual manner, namely by filling it with fossilized resin (succinite). The resinous body fossils found in fossil conifers were previously regarded as resinites (Widera, 2015; Bechtel *et al.*, 2020; Simoneit *et*

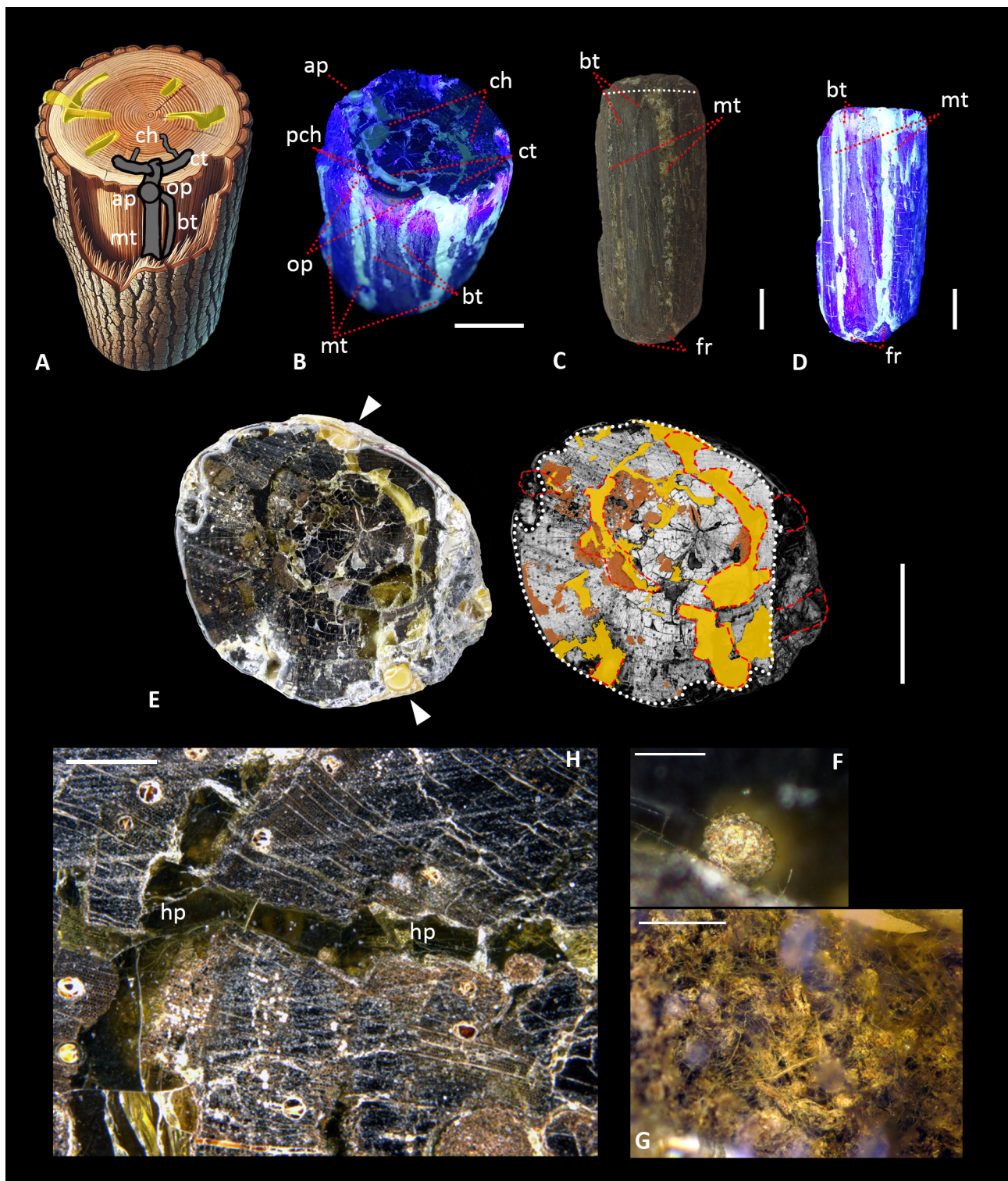


FIGURE 2. *Bivium diluviandi* **ichnogen. et ichnosp. nov.**, holotype MAIG 6826. **A**, Reconstruction of the boring. **B**, Morphology of borings in UV light. **C**, Lateral view of borings before exposing the top surface. **D**, Lateral view of the borings in UV after cutting the top, cut marked with a white dotted line. **E**, Exposed top of the specimen after preparation and a map of preserved structures: yellow zone—borings and wood blisters filled up with resin; brown zone—an area with damaged wood resembles wood-decaying fungal activity; red dashed line—openings and part of the tunnels of borings visible in the view; white dotted line—surface of the cut; arrows—opening marked by a round drop of fossilized resin. **F**, One of the coprolites preserved in tunnels. **G**, Wall of the chamber with damaged wood and hyphae. **H**, Resin ducts (round structures in wood tissue) close to one of the tunnels and fungal hyphae. ap: aperture; bt: branching tunnel; ch: chambers; ct: cross tunnel; fr: forking ending; hp: fungal hyphae; mt: main tunnel; op: opening tunnel; pch: pouch. Scale bars: **B–E** = 1cm, **F** = 500 µm, **G** = 200 µm, **H** = 1mm.



FIGURE 3. Proposed reconstruction of the specimen and wetlands it could originated from.

al., 2021; Philippe *et al.*, 2022). This type of fossil resin permineralization or impregnation, in conjunction with the evidence of rapid burial in semi-aquatic or wet terrestrial environments, is indicated by the absence of any signs of long waterlogging and its lithology. Additionally, the presence of resin within pore spaces and surface cracking indicates a pathological state and extensive damage to the living tissue, rather than the typical permineralization that occurs following burial. In such cases, spaces should be filled with minerals (such as silica for example) from groundwater. The absence of sediment from the mining site precludes the possibility of determining whether the specimen was deposited *in situ* or not. However, the evidence suggests that it was not deposited *in situ* and therefore has to be considered as allochthonous rather than parautochthonous or semiautochthonous, even though it may have been reworked in the sediment rather

than transported over a significant distance. In conclusion, the absence of phosphatised plant tissue and the absence of evidence of high-level abrasion or bioerosion (*e.g.*, molluscan borings) indicate that the piece of conifer was deposited in a terrestrial, humid environment forming lignite sediment, rather than being exposed to the marine environment before fossilization (Fig. 3) (Buurman, 1972; Fengel, 1991; Philippe *et al.*, 2005, 2022; Björdal, 2012; Mustoe, 2017; McLoughlin, 2020).

Conifer xylites can be present in the deposits, which are typically referred to as plant remains, brown coal, and lignite. These are related to the majority of the fossil resin assemblages from the region (Florjan & Worobiec, 2016). It can therefore be surmised that the specimen in question could be extracted from a lignite-bearing xenolith within the Quaternary deposits that are present in the sediments of the Baltic Sea coast. These deposits have been altered or

moved by a number of factors, including the Pleistocene ice sheet, storm surges and tsunamis (Olszak *et al.*, 2011; Widera, 2016; Piotrowski *et al.*, 2017).

Conclusions

The new ichnogenus and ichnospecies, *Bivium diluviandi* **ichnogen. et ichnosp. nov.**, a trace of the behavior of wood-boring insects within a conifer xylite specimen, offers new opportunities to study the so-called “amber forest”. This work shows that the occurrence of such borings, and resin-filled structures, most likely represents an adaptive response of resin-producing trees to xylophagous insects in the Eocene. The presence of fungal hyphae within the resin-filled borings reveals a complex interaction between plants, insects, and fungi in those palaeoecosystems preserved by fossil resin.

This study not only contributes to the ichnotaxonomic studies of trace fossils within xylitic substrates but also provides data of intense resin production correlated with insect activity. This case study may suggest that the role of wood-boring insects in amber formation is significant to consider. It also emphasizes the lignite-bearing deposits, especially xylites as sources of fossil resins data.

Future research could benefit from the integration of taphonomical, palynological, and geochemical data. This approach could improve understanding of the stratigraphic correlations between amber-bearing deposits across the Baltic region, their formation, and the Eocene palaeoenvironments.

References

- Aleksandrova, G.N. & Zaporozhets, N.I. (2008) Palynological characteristics of Upper Cretaceous and Paleogene deposits on the west of the Sambian Peninsula (Kaliningrad region), Part 1. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 16 (3), 295–316.
<https://doi.org/10.1134/S0869593808030052>
- Bechtel, A., Widera, M., Lücke, A., Groß, D. & Woszczyk, M. (2020) Petrological and geochemical characteristics of xylites and associated lipids from the First Lusatian lignite seam (Konin Basin, Poland): Implications for floral sources, decomposition and environmental conditions. *Organic Geochemistry*, 147, 104052, 1–16.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2020.104052>
- Biswas, A., Bera, M., Khan, M.A., Spicer, R.A., Spicer, T.E.V., Acharya, K. & Bera, S. (2020) Evidence of fungal decay in petrified legume wood from the Neogene of the Bengal Basin, India. *Fungal Biology*, 124 (11), 958–968.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.08.003>
- Björkdal, C.G. (2012) Microbial degradation of waterlogged archaeological wood. *Journal of Cultural Heritage*, 13 (3), S118–S122.
<https://doi.org/10.1016/j.culher.2012.02.003>
- Buatois, L.A., Wisshak, M., Wilson, M.A. & Mángano, M.G. (2017) Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. *Earth-Science Reviews*, 164, 102–181.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.009>
- Buurman, P. (1972) Mineralization of fossil wood. *Scripta Geologica*, 12, 1–43.
- Cabrita, P. (2021) A model for resin flow. In: Ramawat, K.G., Ekiert, H.M. & Goyal, S. (Eds), *Plant cell and tissue differentiation and secondary metabolites. Fundamentals and applications. Reference series in phytochemistry*. Springer Nature Switzerland AG, Cham, pp. 117–144.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-30185-9_5
- Câmara, J.S., Perestrelo, R., Ferreira, R., Berenguer, C.V., Pereira, J.A.M. & Castilho, P.C. (2024) Plant-derived terpenoids: a plethora of bioactive compounds with several health functions and industrial applications—a comprehensive overview. *Molecules*, 29 (16), 3861, 1–35.
<https://doi.org/10.3390/molecules29163861>
- Cognato, A.I. & Grimaldi, D. (2009) 100 million years of morphological conservation in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Systematic Entomology*, 34 (1), 93–100.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00441.x>
- Dominik, J. & Starzyk, J.R. (2004) *Owady uszkadzające drewno*, [Wood-damaging insects]. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 550 pp. [In Polish]
- Dominik, J. & Starzyk, J.R. (2010) *Atlas owadów uszkadzających drewno* [Atlas of wood-damaging insects]. Vols. 1 & 2. Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa, 240+232 pp. [In Polish]
- Donovan, S.K., Jagt, J.W.M. & Nieuwenhuis, E.A.P.M. (2015) The boring *Cunctichnus probans* Fürsich, Palmer and Goodyear, 1994, from the type Maastrichtian (Upper Cretaceous, Northeast Belgium). *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 22 (1), 19–21.
<https://doi.org/10.1080/10420940.2014.988211>
- Drohojowska, J., Zmarzły, M. & Szewdo, J. (2024) The discovery of a fossil whitefly from Lower Lusatia (Germany) presents a challenge to current ideas about Baltic amber. *Scientific Reports*, 14, 23102, 1–9.
<https://doi.org/10.1038/s41598-024-74197-8>
- Eriksson, K.-E.L., Blanchette, R.A. & Ander, P. (1990) Morphological aspects of wood degradation by fungi and bacteria. In: Eriksson, K.E.L., Blanchette, R.A. & Ander, P. (2012) *Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components*. Springer Science & Business Media, Berlin/Heidelberg, pp. 1–87.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-46687-8_1
- Feng, Z., Bertling, M., Noll, R., Ślipiński, A. & Rößler, R. (2019) Beetle borings in wood with host response in early Permian

- conifers from Germany. *Paläontologisches Zeitschrift*, 93 (3), 409–421.
<https://doi.org/10.1007/S12542-019-00476-9>
- Feng, Z., Wang, J., Zhou, W.M., Wan, M.L. & Pšenička, J. (2021) Plant-insect interactions in the early Permian Wuda Tuff Flora, North China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 294, 104269, 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104269>
- Fengel, D. (1991) Aging and fossilization of wood and its components. *Wood Science and Technology*, 25 (3), 153–177.
<https://doi.org/10.1007/BF00223468>
- Fergusson, D.K. (2005) Plant taphonomy: ruminations on the past, the present, and the future. *Palaaios*, 20 (5), 418–428.
<https://doi.org/10.2110/palo.2005.P05-25p>
- Florjan, S. & Worobiec, G. (2016) *Skamieniałości roślinne: zarys tafonomii roślin [Plant fossils: an outline of plant taphonomy]*. Instytut Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk, Kraków, 220 pp. [In Polish]
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E. & Krekling, T. (2005) Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167, 353–376.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>
- Fürsich, F.T., Palmer, T.J. & Goodyear, K.L. (1994) Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology*, 37, 131–171.
<https://biostor.org/reference/166064>
- Genise, J.F. (1995) Upper Cretaceous trace fossils in permineralized plant remains from Patagonia, Argentina. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal Traces*, 3 (4), 287–299.
<https://doi.org/10.1080/10420949509386399>
- Greppi, C.D., García Massini, J.L. & Pujana, R.R. (2021) Saproxylic arthropod borings in *Nothofagoxylon* woods from the Miocene of Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 571, 110369, 1–18.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110369>
- Hulcr, J., Atkinson, T.H., Cognato, A.I., Jordal, B.H. & McKenna, D.D. (2015) Morphology, taxonomy, and phylogenetics of bark beetles. In: Vega, F.E. & Hofstetter, R.W. (Eds), *Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species*. Elsevier/Academic Press, London, pp. 41–84.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00002-2>
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] (1999) International code of zoological nomenclature. Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, xxix + 306 pp. Available from: <https://code.iczn.org/> (accessed 13.11.2024).
- Karpiński, J.J. (1962) Odlew żerowisk kopalnego chrząszcza z rodziny Scolytidae z piaskowca oligomiocénskiego w Osieczowie (Dolny Śląsk) [Cast of the brood galleries of fossil beetle of the Scolytidae family from Oligocene/Miocene sandstone at Osieczów (Lower Silesia)]. *Prace Państwowego Instytutu Geologicznego*, 30, 237–239. [In Polish]
- Kharin, G.S. & Eroshenko, D.V. (2017) Amber in sediments of the Baltic Sea and the Curonian and Kaliningrad bays. *Lithology and Mineral Resources*, 52 (5), 392–400.
<https://doi.org/10.1134/s0024490217050054>
- Kirkendall, L.R., Biedermann, P.H.W. & Jordal, B.H. (2015) Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In: Vega, F.E. & Hofstetter, R.W. (Eds), *Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species*. Elsevier/Academic Press, London, pp. 85–156.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00003-4>
- Kosmowska-Ceranowicz, B. (2008) Glowing stone: Amber in Polish deposits and collections. *Przegląd Geologiczny*, 56 (8/1), 604–610+574.
- Kosmowska-Ceranowicz, B. (2015) Infrared spectra of fossil, subfossil resins and selected imitations of amber. Atlas widm w podczerwieni żywic kopalnych, subfosylnych i niektórych imitacji bursztynu. In: Kosmowska-Ceranowicz, B. (Ed.), *Atlas. Infrared spectra the World's resins. Holotype characteristics / Widma IR żywic świata. Charakterystyka ich holotypów*. Polska Akademia Nauk, Muzeum Ziemi w Warszawie, Warsaw, pp. 5–213.
- Kosmowska-Ceranowicz, B. (2017) *Bursztyn w Polsce i na świecie. Amber in Poland and in the World. Second edition*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warsaw, 316 pp. [In Polish]
<https://doi.org/10.31338/uw.9788323526117>
- Kuzmina, O.B. & Iakovleva, A.I. (2023) New spore and pollen data from the Upper Eocene deposits of the Sambian Peninsula, Kaliningrad Oblast. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 31 (3), 200–214.
<https://doi.org/10.1134/S086959382303005X>
- Kuzmina, O.B., Iakovleva, A.I. & Mychko, E.V. (2023) The age and depositional settings of the Upper Paleogene–Lower Neogene Kurshskaya Formation in its stratotype section (Kaliningrad Oblast) based on palynological data. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 31 (6), 657–675.
<https://doi.org/10.1134/S0869593823060072>
- Labandeira, C.C. (2014) Amber. In: Laflamme, M., Schiffbauer, J.D. & Darroch, S.A.F. (Eds), Reading and writing of the fossil record: Preservational pathways to exceptional fossilization Presented as a Paleontological Society Short Course at the Annual Meeting of the Geological Society of America, Vancouver, British Columbia, October 18, 2014. *Paleontological Society Papers*, 20, 163–216.
<https://doi.org/10.1017/S108933260000276X>
- Labandeira, C.C., LePage, B.A. & Johnson, A.H. (2001) A *Dendroctonus* bark engraving (Coleoptera: Scolytidae) from a middle Eocene *Larix* (Coniferales: Pinaceae): early or delayed colonization? *American Journal of Botany*, 88 (11), 2026–2039.
<https://doi.org/10.2307/3558429>
- Langenheim, J.H. (2003) *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Timber Press, Portland, 612 pp.

- Legalov, A.A. (2024) Fossil history of bark-beetles (Coleoptera: Scolytidae) with descriptions of two new species. *Historical Biology*, 36 (2), 378–388.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2157275>
- Mayer, G. (1952) Neue Lebensspuren aus dem Unteren Hauptmuschelkalk (Trochitenkalk) von Wiesloch: *Coprulus oblongus* n. sp. und *C. sphaeroideus* n. sp. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1952, 376–379.
- McLoughlin, S. (2020) Marine and terrestrial invertebrate borings and fungal damage in Paleogene fossil woods from Seymour Island, Antarctica. *GFF*, 142 (3), 223–236.
<https://doi.org/10.1080/11035897.2020.1781245>
- Murthy, H.N. (Ed.) (2022) *Gums, resins and latexes of plant origin. Chemistry, biological activities and uses*. Springer Nature Switzerland AG, Cham, 912 pp.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-91378-6>
- Mustoe, G.E. (2017) Wood petrification: a new view of permineralization and replacement. *Geosciences*, 7 (4), 119, 1–17.
<https://doi.org/10.3390/geosciences7040119>
- Nagy, N.E., Franceschi, V.R., Solheim, H., Krekling, T. & Christiansen, E. (2000) Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (Pinaceae): anatomy and cytochemical traits. *American Journal of Botany*, 87 (3), 302–313.
<https://doi.org/10.2307/2656626>
- Nagy, N.E., Norli, H.R., Fongen, M., Østby, R.B., Heldal, I.M., Davik, J. & Hietala, A.M. (2022) Patterns and roles of lignan and terpenoid accumulation in the reaction zone compartmentalizing pathogen-infected heartwood of Norway spruce. *Planta*, 255 (3), 1–16.
<https://doi.org/10.1007/s00425-022-03842-1>
- Olszak, I.J., Florek, W., Seul, C. & Majewski, M. (2011) Lithology of sediments and stratigraphy of glacial layers of some cliff sections on central and western Polish Coast. *Geologija*, 53 (1/73), 1–9.
<https://doi.org/10.6001/geologija.v53i1.1612>
- Penney, D. (Ed.) (2010) *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 304 pp.
- Peris, D., Delclòs, X. & Jordal, B. (2021) Origin and evolution of fungus farming in wood-boring Coleoptera—a palaeontological perspective. *Biological Reviews*, 96 (6), 2476–2488.
<https://doi.org/10.1111/brv.12763>
- Perkovsky, E.E. & Makarkin, V.N. (2020) A new species of *Symphorobius* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) from the late Eocene Rovno amber. *Palaeoentomology*, 3 (2), 196–203.
<https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.2.9>
- Philippe, M., Cuny, G., Suteethorn, V., Teerarungsikul, N., Barale, G., Thévenard, F., le Loeuff, J., Buffetaut, E., Gaona, T., Košir, A. & Tong, H. (2005) A Jurassic amber deposit in southern Thailand. *Historical Biology*, 17 (1–4), 1–6.
<https://doi.org/10.1080/08912960500284729>
- Philippe, M., McLoughlin, S., Strullu-Derrien, C., Bamford, M., Kiel, S., Nel, A. & Thévenard, F. (2022) Life in the woods: Taphonomic evolution of a diverse saproxylic community within fossil woods from Upper Cretaceous submarine mass flow deposits (Mzamba Formation, southeast Africa). *Gondwana Research*, 109, 113–133.
<https://doi.org/10.1016/j.gr.2022.04.008>
- Piotrowski, A., Szczuciński, W., Sydor, P., Kotrys, B., Rzdokiewicz, M. & Krzemińska, J. (2017) Sedimentary evidence of extreme storm surge or tsunami events in the southern Baltic Sea (Rogowo area, NW Poland). *Geological Quarterly*, 61 (4), 973–986.
<https://doi.org/10.7306/gq.1385>
- Piwocki, M. & Olszewska, B. (1996) Korelacja litostratygraficzna paleogenu Polski z krajami sąsiednimi. [Lithostratigraphic correlation of the Paleogene of Poland with other areas]. In: Malinowska L. & Piwocki M. (Eds), *Budowa geologiczna Polski, t. III. Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych, cz. 3a. Kenozoik, Trzeciorząd, Paleogen* [Geology of Poland, vol. III. Atlas of guide and characteristic fossils, part 3a Cainozoic, Tertiary, Paleogene]. Państwowy Instytut Geologiczny, Warszawa, 37–44. [In Polish]
- Piwocki, M., Olszewska, B. & Grabowska, I. (1996) Korelacja biostratygraficzna paleogenu Polski z innymi obszarami. [Biostratigraphic correlation of the Paleogene of Poland with other areas]. In: Malinowska L. & Piwocki M. (Eds), *Budowa geologiczna Polski, t. III. Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych, cz. 3a. Kenozoik, Trzeciorząd, Paleogen* [Geology of Poland, vol. III. Atlas of guide and characteristic fossils, part 3a Cainozoic, Tertiary, Paleogene]. Państwowy Instytut Geologiczny, Warszawa, 25–37. [In Polish]
- Piwocki, M., Olkiewicz-Paprocka, I., Kosmowska-Ceranowicz, B., Grabowska, I. & Odrzywolska-Bienkowska, E. (1985) Stratygrafia trzeciorzędowych osadów bursztynonośnych okolic Chłapowa koło Pucka [Stratigraphy of Tertiary amber-bearing sediments in the vicinity of Chłapowo near Puck]. *Prace Muzeum Ziemi*, 37, 61–77. [In Polish]
- Ranger, C.M., Reding, M.E., Schultz, P.B., Oliver, J.B., Frank, S.D., Adesso, K.M., Chong, J.H., Sampson, B., Werle, C., Gill, S. & Krause, C. (2016) Biology, ecology, and management of nonnative ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in ornamental plant nurseries. *Journal of Integrated Pest Management*, 7 (1), 9.
<https://doi.org/10.1093/jipm/pmw005>
- Seyfullah, L.J., Roghi, G., Dal Corso, J. & Schmidt, A.R. (2018) The Carnian Pluvial Episode and the first global appearance of amber. *Journal of the Geological Society*, 175 (6), 1012–1018.
<https://doi.org/10.1144/jgs2017-143>
- Simoneit, B.R.T., Otto, A., Menor-Sálván, C., Oros, D.R., Wilde, V. & Riegel, W. (2021) Composition of resinates from the Eocene Geiseltal brown coal basin, Saxony-Anhalt, Germany

- and comparison to their possible botanical analogues. *Organic Geochemistry*, 152, 104138.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2020.104138>
- Solórzano Kraemer, M.M., Delclòs, X., Clapham, M.E., Arillo, A., Peris, D., Jäger, P., Stebner, F. & Peñalver, E. (2018) Arthropods in modern resins reveal if amber accurately recorded forest arthropod communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115 (26), 6739–6744.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1802138115>
- Stout, E.C., Beck, C.W. & Kosmowska-Ceranowicz, B. (1995) Gedanite and gedano-succinite. In: Anderson, K.B. & Crelling, J.C. (Eds), *Amber, resinite, and fossil resins. American Chemical Society*, 617, 130–148.
<https://doi.org/10.1021/bk-1995-0617.ch007>
- Suárez-Ruiz, I. & Crelling, J.C. (Eds) (2008) *Applied coal petrology. The role of petrology in coal utilization*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, 388 pp.
- Szwedo, J. & Stroiński, A. (2017) Who's that girl? The singular Tropiduchidae planthopper from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha). *Palaeontologia Electronica*, 20.3.60A, 1–20.
<https://doi.org/10.26879/784>
- Tanner, L.H. & Lucas, S.G. (2013) Degraded wood in the Upper Triassic Petrified Forest Formation (Chinle Group), northern Arizona: differentiating fungal rot from arthropod boring. In: Tanner, L.H., Spielmann J.A. & Lucas, S.G. (Eds), *The Triassic System. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, 61, 582–588.
- Vávra, N. (2009) Amber, fossil resins, and copal—contributions to the terminology of fossil plant resins. *Denisia*, 26, 213–222.
- Vázquez-González, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V. & Sampedro, L. (2020) Resin ducts as resistance traits in conifers: linking dendrochronology and resin-based defences. *Tree physiology*, 40 (10), 1313–1326.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa064>
- Voigt, E. (1970) Endolithische Wurm-Tunnelbauten (*Lapispecus cuniculus* n. g. n. sp. und *Dodecaceria*(?) sp.) in Brandungsgeröllen der oberen Kreide im nördlichen Harzvorlande. *Geologische Rundschau*, 60, 355–380.
<https://doi.org/10.1007/BF01820950>
- von Hagenow, F. (1840) Monographie der Rügen'schen Kreide Versteinerungen, II. Abtheilung: Radiarien und Annulaten. Nebst Nachträgen zur ersten Abtheilung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*, 1839, 630–672.
- Walker, M.V. (1938) Evidence of Triassic insects in the Petrified Forest National Monument, Arizona. *Proceedings of the United States National Museum*, 85 (3033), 137–141.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.85-3033.137>
- Wagner-Wysiecka, E. (2023) Succinite, Baltic amber: a chemical masterpiece of nature. *Journal of Gems & Gemmology*, 25 (4), 69–87.
<https://doi.org/10.15964/j.cnki.027jgg.2023.04.007>
- Werker, E. & Fahn, A. (1969) Resin ducts of *Pinus halepensis* Mill.—Their structure, development and pattern of arrangement. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 62 (4), 379–411.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1969.tb01974.x>
- Widera, M. (2015) Compaction of lignite: a review of methods and results. *Acta Geologica Polonica*, 65 (3), 367–378.
<https://doi.org/10.1515/AGP-2015-0016>
- Widera, M. (2016) Genetic classification of Polish lignite deposits: A review. *International Journal of Coal Geology*, 158, 107–118.
<https://doi.org/10.1016/j.coal.2016.03.004>
- Wisshak, M., Knaust, D. & Bertling, M. (2019) Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65 (2), 1–39.
<https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>
- Xu, B., Chao, J., Yang, Z.Y. & Li, W.D. (2018) The occurrence of resin canals in branches of *Cedrus deodara* with different inclination angles. *Wood Science and Technology*, 52 (2), 505–517.
<https://doi.org/10.1007/s00226-017-0964-z>

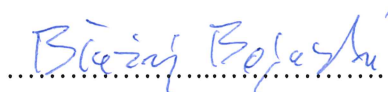
**Oświadczenia określające wkład doktoranta
w powstanie artykułów**

mgr Błażej Bojarski
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie autora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w publikację pt. "Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation" wchodzącą w skład mojej rozprawy doktorskiej wynosi 60%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji badań; przeprowadzenie badań; zebranie i opracowanie materiału; przegląd literatury; analizę i wizualizację wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.



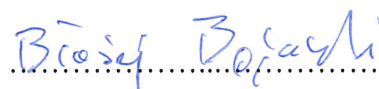
Podpis autora

mgr Błażej Bojarski
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie autora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite)" wchodzącą w skład mojej rozprawy doktorskiej wynosi 60%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji; opracowanie materiału; przegląd literatury; analizę i wizualizację wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.



Podpis autora

mgr Błażej Bojarski
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie autora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution" wchodzącą w skład mojej rozprawy doktorskiej wynosi 70%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji badań; przeprowadzenie badań; zebranie i opracowanie materiału; opracowanie metodologii; przegląd literatury; analizę i wizualizację wyników; udział w pisaniu manuskryptu.



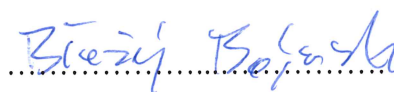
Podpis autora

mgr Błażej Bojarski
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie autora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "*Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber" wchodzącą w skład mojej rozprawy doktorskiej wynosi 55%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji badań; przeprowadzenie badań; opracowanie materiału; opracowanie metodologii; zarządzanie projektem; nadzór merytoryczny; przegląd literatury; ocenę i wizualizację wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.



Podpis autora

Oświadczenia określające wkład współautorów w powstanie artykułów

dr Karolina Cierocka
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite)" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 20%. Mój udział obejmował: przegląd literatury; analizę wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.

*Karolina
Cierocka*
.....

Podpis współautora

dr Karolina Cierocka
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "*Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 15%. Mój udział obejmował: przegląd literatury; ocenę wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.

.....*Karolina Cierocka*.....

Podpis współautora

dr Karolina Cierocka
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w publikację pt. "Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 20%. Mój udział obejmował: przegląd literatury; analizę wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.

Karolina
Cierocka
.....

Podpis współautora

dr Karolina Cierocka
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 15%. Mój udział obejmował: przegląd literatury; wizualizację wyników; udział w pisaniu manuskryptu.

Karolina
Cierocka
.....

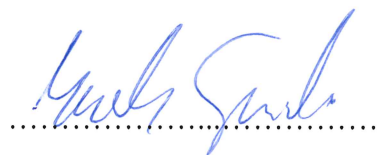
Podpis współautora

dr hab. Jacek Szwedo, prof. UG
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "Early Miocene coastal taphonomy: piddock and barnacle inclusions from Chiapas amber (simojovelite)" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 20%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji; przegląd literatury; analizę wyników; udział w poprawie manuskryptu po recenzjach.



Podpis współautora

dr hab. Jacek Szwedo, prof. UG
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. " Ichnofossils of fossil resins and the taphonomical model of their distribution" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 15%. Mój udział obejmował: analizę wyników; udział w pisaniu manuskryptu.



Podpis współautora

dr hab. Jacek Szwedo, prof. UG
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w pracę pt. "*Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 15%. Mój udział obejmował: przegląd literatury; ocenę wyników; udział w pisaniu manuskryptu i poprawie manuskryptu po recenzjach.



Podpis współautora

dr hab. Jacek Szwedo, prof. UG
Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców
i Parazytologii
ul. Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk

Gdańsk, 19.05.2025

Oświadczenie współautora publikacji

Niniejszym oświadczam, że mój procentowy wkład autorski w publikację pt. "Ichnotaxonomy of new boring taxa: linking insect activity and fossil resins formation" wchodzącą w skład rozprawy doktorskiej Pana mgr Błażeja Bojarskiego wynosi 20%. Mój udział obejmował: opracowanie koncepcji badań; przegląd literatury; analizę wyników; udział w poprawie manuskryptu po recenzjach.



Podpis współautora

Ms Sahar Azar,
Lebanese University, Faculty of Science
II, Fanar, Natural Sciences Department
Fanar - El- Matn, PO Box 26110217,
Lebanon

Fanar - El- Matn, 1705.2025

Co-Author Contribution Statement

I hereby declare that my authorship contribution to the publication entitled "*Teredolites clavatus* borings in fossil resins and its significance – new data from Cretaceous Lebanese amber". which constitutes part of Mr Błażej Bojarski's doctoral dissertation, is 15 %. My contribution to the preparation of the article mentioned above included: Resources; Visualization; Writing – review and editing.


.....
Signature of the Co Author

SUPPLEMENT

SUPLEMENT 1.

Terminologia złóż żywic kopalnych.

- autochtoniczne – oznacza, że skamieniałość pochodzi dokładnie z tego miejsca, w którym organizm żył i umarł. Nie był przemieszczany po śmierci. Środowisko życia to jego środowisko depozycji i fosylizacji.
- paraautochtoniczne – organizm żył w miejscu zbliżonym do miejsca, w którym został zdeponowany i zachowany — przemieszczenie pośmiertne było bardzo niewielkie (np. kilka metrów). Często dotyczy organizmów, które po śmierci przesunęły się nieznacznie w wyniku grawitacji, działania prądów, itp.
- semiautochtoniczne – organizm był przemieszczony na pewną (znaczniejszą względem paraautochtonicznych) odległość, ale nadal w ramach tego samego ekosystemu lub środowiska osadowego.
- allochtoniczne – oznacza skamieniałość, która została przemieszczona znacznie dalej od miejsca życia – z innego środowiska, a czasem nawet z innego regionu. Często towarzyszy temu znaczne uszkodzenie i fragmentacja szczątków.

Ważnym aspektem jest zwrócenie uwagi, że definicje te uwzględniają też relokację skamieniałości między środowiskami sedymentacyjnymi, czyli depozytami. Taka redepozycja szczątków (np. z osadów starszych do osadów młodszych) klasyfikuje je jako allochtoniczne, nawet jeżeli nie zmieniło się ich umiejscowienie geograficzne. Redepozycja w obrębie tego samego środowiska sedymentacyjnego nie sugeruje od razu, że szczątek jest uznawany za allochtoniczny.

SUPLEMENT 2.

Nomenklatura żywic kopalnych i ich zależności ze złożami lignitów.

1. Żywice kopalne jako szczątki roślinne

Pochodzenie złóż żywic kopalnych, szczególnie tych nieautochtonicznych, wymaga rozważenia wszystkich przemian jakim mogła ona podlegać. W związku z tym poniżej przedstawiono kilka definicji oraz opisów kluczowych procesów geologicznych i syntetyczną koncepcję uwzględniającą nomenklaturę petrologiczną jako narzędzie badań paleontologicznych żywic kopalnych (Florjan i Worobiec 2016; Kruszewska i Dybowa-Jachowicz 1997; van Krevelen i Schuyer 1959; van Krevelen 1993; Ryka i Maliszewska 1991; Suárez-Ruiz i Crelling 2008; Taylor i in. 1998; Vávra 2015).

W petrologii węgla stosuje się system nazewnictwa, który klasyfikuje litotypy – odpowiedniki typów skał – na podstawie dominujących macerałów. Macerały stanowią mikroskopowe, jednorodne składniki węgla, w sposób analogiczny do minerałów w skałach. Macerały dzieli się na trzy główne typy:

- grupa wityrytu/huminitu – szczątki pochodzące głównie z tkanki drzewnej (ściany komórek, drewno, tkanki przewodzące) roślin lądowych o różnym stopniu uwęglenia. W przypadku klasyfikacji macerałów węgla kamiennych grupę tę określa się jako wityryt, a w przypadku brunatnych – huminit. Do przykładowych reprezentantów tej grupy zaliczamy telinit/tekstynit, charakteryzujący się dobrze zachowanymi strukturami drewna, czy desmokolinit, wykazujący liniową lub sieciową strukturę tkanek przewodzących.
- grupa liptinitu (dawniej egzynitu) – obejmuje szczątki roślinne często niebędące uwęglonym drewnem, wysyczone biopolimerami oraz wydzieliny roślinne, takie jak np. żywice czy woski. Kluczowymi macerałami tej kategorii są sporinit (pochodzący z ziaren pyłków i zarodników), kutynit (z kutykuli liści), alginat (ze ścian komórkowych glonów) oraz rezynit (powstały z żywicy i wosków)
- grupa inertynitu – najbardziej zmieniona, silnie utleniona lub zwęglona (powstała w trakcie pożarów) materia roślinna a także szczątki grzybów i zarodników. Macerały w tej grupie to np. fuzynit, zwęglone drewno powstałe najczęściej w skutek pożarów, ale również silnego utleniania i semifuzynit, macerał przejściowy między telinitem i fuzynitem.

Najistotniejsze w tym zagadnieniu jest rozróżnienie, że w ramach badań petrologicznych mikroskopowe fragmenty żywicy kopalnych klasyfikuje się jako rezynit, podczas gdy makroskopowy fragment tej samej substancji odnaleziony w bryłce węgla bywa określany jako retynit, inkluzja organiczna czy żywica kopalna (np. wtórna akumulacja). Taka klasyfikacja wynika z definicji macerału przyjętej przez International Committee for Coal and Organic Petrology (ICCOP) i ujętej w normie ISO 7404-3:2009 „Methods for the petrographic analysis of coals — Part 3: Method of determining maceral group composition” (ISO 7404-3 2009). Mimo odmiennych nazw, obie formy to żywica przechodząca diagenезę w tych samych warunkach, zatopiona w macierzy węglowej tego samego depozytu.

Rezynity mogą występować zarówno w złożach węgla brunatnych (lignitów) jak i węgla kamiennych, jako izolowane ciała lub impregnujące komórki drewna (np. fuzynit, semifuzynit i telinit). Żywice kopalne, będące obiektem badań paleontologów, współwystępują zazwyczaj ze złożami lignitu. Lignit dzielony jest na litotypy, głównie w zależności od postaci w jakiej zostają

zachowane uwęglone (lub zwęglone) szczątki roślinne oraz warunków w jakich były deponowane. Wśród nich możemy wyróżnić węgiel ksylitowy, zbudowany głównie z fragmentów kopalnego drewna, w tym całych fragmentów drzew, takich jak pnie czy pędy. Węgiel ksylitowy często powstaje z uwęglonych szczątków drzew iglastych, które charakteryzują się wysokim stopniem wysycenia żywicami, a co za tym idzie zwiększoną odpornością na procesy rozkładu i dekompozycji. Paleontologowie zajmujący się złożami żywic kopalnych rzadko identyfikują je jako formę lignitu, zwykle opisując je jedynie jako izolowane szczątki roślinne (Frau et al. 2021; Neraudeau et al. 2020; Saint Martin et al. 2021a, b). Warto zwrócić uwagę na specyfikę terminologiczną obecną w literaturze fachowej niektórych krajów Europy Środkowej i Wschodniej, w tym Polski, gdzie żywice kopalne (np. bursztyn bałtycki) klasyfikowane są jako specyficzna odmiana węgla – tzw. liptobiolity (ang. liptobioliths). Liptobiolity powstają z nagromadzenia najbardziej odpornych na rozkład biopolimerów, takich jak żywice i woski właśnie, przy jednoczesnym rozkładzie detrytusu. Nagromadzenia liptobiolitów mogą występować w obrębie węgla brunatnych (najczęściej paleogeńskich i neogeńskich) lub jako izolowane skupiska. Dobrze udokumentowane są liptobiolity piropissytowe występujące w obrębie mioceńskich pokładów węgla brunatnego w Niemczech, zwłaszcza w rejonach Łużyc (Lausitz) oraz Nadrenii (Rheinland). Ich obecność jest związana z paleośrodowiskami sprzyjającymi akumulacji i obecności materii roślinnej bogatej w żywice i woski, w tym żywice kopalne. Proponowane środowiska takiej akumulacji obejmują zakres od słonej laguny po jeziora. Podobne nagromadzenia izolowanych „ziaren rezynitów” obserwowane są w obrębie mioceńskich złóż lignitu w Koninie (Taylor i in. 1998). Szczególne znaczenie w kontekście niniejszych rozważań mają jednak te nagromadzenia liptobiolitów z grupy substancji żywiczno-woskowych, które powstały wyłącznie lub głównie z żywic i wosków. W tym ujęciu żywice kopalne (np. bursztyny) klasyfikowane są nie jako rezynity (rozumiane jako mikroskopowe macerały), lecz właśnie jako liptobiolity – czyli forma węgla. Taka klasyfikacja znajduje uzasadnienie tafonomiczne, ponieważ żywice kopalne i lignit mogą być traktowane jako współpogrzebane produkty fosylizacji drewna. Warto zatem podkreślić, że macerały z grupy rezynitów i żywice kopalne, czasem nawet referowane jako „ziarna rezynitów”, podlegają tym samym procesom przekształcającym osady w których występują.

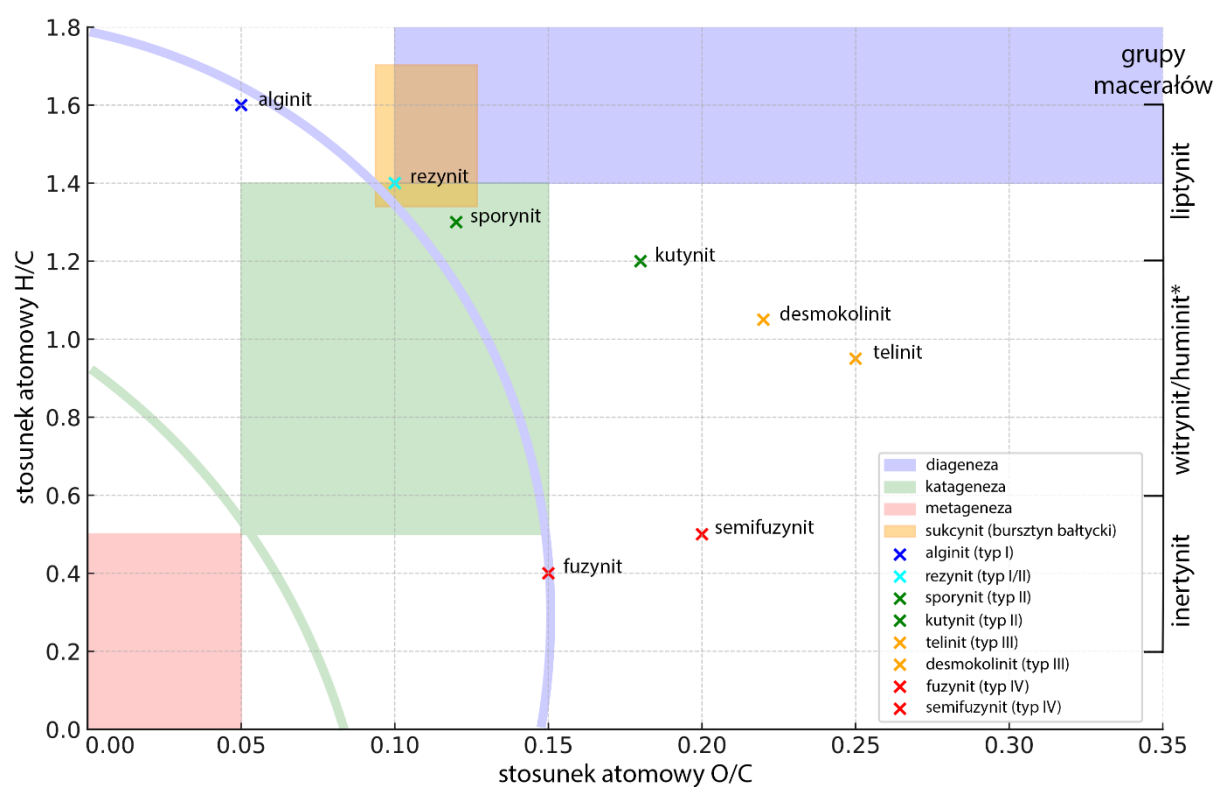
2. Etapy transformacji materii organicznej

Kerogen (czasem nazywany organoklastem) to rozproszona w skałach osadowych materia organiczna, najczęściej pochodzenia roślinnego. Stanowi on prekursor węglowodorów — to z niego, pod wpływem temperatury i czasu, powstaje ropa naftowa i gaz ziemny. Ze względu na

skład i właściwości geochemiczne, kerogen klasyfikowany jest na trzy główne typy, w sposób analogiczny do klasyfikacji węgla: liptynit (typ I i II), witrinit (typ III) i intertynit (typ IV) (Florjan i Worobiec 2016). Budowany jest też przez te same grupy macerałów co węgiel. Rezynity należą do grupy liptynitów, przy czym należy pamiętać, że silnie utlenione żywice (np. w trakcie pożaru) mogły stanowić prekursor dla macerałów z grupy intertynitów, takich jak fuzynit i semifuzynit. Proces transformacji kerogenu obrazowany jest przy pomocy diagramu van Krevelena (van Krevelen 1993; van Krevelen i Schuyet 1959), gdzie ilościowy stosunek atomowy wodoru do węgla (H/C) i tlenu do węgla (O/C) obrazuje zmiany geochemiczne w jakich powstają złoża paliw kopalnych z uwzględnieniem procesów geologicznych takich jak diageniza, kategeniza i metageniza (Taylor i in. 1998). Odpowiadają one zwiększającej się temperaturze wynikającej z ciśnienia nadkładanych osadów, co może również reprezentować czas pogrzebienia kerogenu, a określane jest mianem dojrzewania. Diageniza przebiega w warunkach płytkiego pogrzebienia, przy udziale niskiej temperatury (poniżej 50-60°C). Diagenizowane szczątki (w tym żywice-rezynity) charakteryzuje wysoki stosunek wodoru do węgla (H/C) i tlenu do węgla (O/C). Materia organiczna zachowuje jeszcze wiele cech biochemicznych, ponieważ dopiero zachodzą dopiero początkowe reakcje kondensacji i eliminacja CO₂ oraz H₂O. W tych warunkach rozpoczyna się formowanie kerogenu typu I i II (liptynit). W kolejnym etapie – kategenizie – dochodzi do rozpadu kerogenu, szczególnie typów I i II, co czyni ten etap kluczowym dla generacji węglowodorów (ropy naftowej oraz gazu ziemnego). Maksymalna aktywność tych procesów przypada na zakres temperatur od około 100 do 120°C. W wyniku dalszych reakcji powstaje kerogen typu III (witrinitowy), który jest szczególnie istotny dla formowania złóż gazu ziemnego, ale może także prowadzić do generacji ropy naftowej. Wraz z postępującą kategenizą obserwuje się spadek stosunku wodoru do węgla (H/C) oraz wzrost udziału struktur aromatycznych w budowie chemicznej kerogenu, co skutkuje przemieszczeniem jego pozycji w prawy dolny obszar na wykresie van Krevelena. Ostatni proces transformacji kerogenu to metageniza, przebiegająca przy najwyższych temperaturach (powyżej 150°C) i znacznych głębokościach. Dominują reakcje aromatyzacji i karbonizacji, więc kerogen staje się ubogi w wodór, co jest reprezentowane przez niską wartość proporcji wodoru do węgla (H/C). Produktem końcowym tych przemian jest gaz suchy (metan). Należy dodać, że kerogen typu IV, określany jako „resztkowy”, cechuje się skrajnie niską zawartością wodoru i praktycznie brakiem potencjału generowania złóż ropy czy gazu.

W niniejszym opracowaniu przyjęto podejście oparte na analizach petrologicznych, służące do rekonstrukcji warunków powstawania złóż uwęglonej materii organicznej. Po raz pierwszy zestawiono dane geochemiczne żywic kopalnych referowanych jako bursztyn bałtycki lub

sukcynit (Breithaupt 1820, Kosmowska-Ceranowicz 2017; Matuszewska 2010; Vávra 2009, 2015.) z rezynitem i innymi głównymi grupami macerałów węgla brunatnych i kamiennych wraz ze zmianami transformacji kerogenu, bazując na założeniu, że transformacja współpogrzebanych żywic kopalnych powinna przebiegać równoległe do rezynitów w węglu i kerogenie liptynit typu I/II. Zobrazowanie tych danych na diagramie van Krevelena wspiera założenie, że bursztyn bałtycki to żywica niejednorodna pod względem warunków zdeponowania (Ryc. 1). Z przeprowadzonej analizy wynika, że żywica ta podlega przede wszystkim zmianom diagenetycznym, ale również katagenetycznym, co może być obserwowane w postaci deformacji inkluzji. Obserwacja ta pozwala wysnuć wniosek, że żywice kopalne współpogrzebane w redeponowanym złożu, tak jak w przypadku tafocenozy bursztynu bałtyckiego, mogą reprezentować różne biocenozy.



Ryc. 1. Wykres van Krevelena dla bursztynu bałtyckiego. Dane przedstawione na wykresie: macerały – za Taylor i in. 1998; bursztyn bałtycki (sukcynit) – Matuszewska 2010; Vávra 2009; zakresy transformacji kerogenu – Hsu i Robinson 2019.

3. Formy żywic kopalnych bursztynu bałtyckiego

Poniżej zostaje podane klasyfikacja żywic kopalnych i ich właściwości uznawanych w tej pracy za bursztyn bałtycki.

Żywice kopalne w zmodyfikowanym ujęciu za opracowaniem Savkevicha (1983) i Vávry (2015):

3.1. Sukcynit

Główna żywica kopalna wchodząca w skład bursztynu bałtyckiego, charakteryzująca się barwą od żółtej i pomarańczowej po brunatną oraz białą, zwykle przezroczysty lub półprzezroczysty. Twardość wynosi ok. 2–2,5 w skali Mohsa. Sukcynit jest umiarkowanie rozpuszczalny w rozpuszczalnikach organicznych (np. rozpuszczalność w etanolu ~20–25%, w chloroformie ~18–23%, w benzynie ~10%), co odróżnia go od mniej przeobrażonych żywic o większej rozpuszczalności. Przy ogrzewaniu do ~140°C nie wykazuje wyraźnych zmian – pozostaje przejrzysty (nie mętnieje), co świadczy o wysokim stopniu polimeryzacji i stabilności termicznej.

Skład chemiczny charakteryzuje się stosunkowo wysoką zawartością tlenu (~10% masy) związanego m.in. w kwasie bursztynowym (3–8% masy), który jest uznawany za cechę diagnostyczną sukcyntu. Udział węgla waha się od 66 do 79%, wodoru – 9–10%, natomiast siarka obecna jest w ilościach śladowych (~0,3–0,4%). Tak znaczna zawartość tlenu i kwasu bursztynowego wynika prawdopodobnie z intensywnego utleniania żywicy w trakcie diagenety. Sukcynit ma silnie usieciowaną strukturę polimerową z wbudowanymi ugrupowaniami tlenowymi (np. estrowymi) oraz zawiera nieliczne podwójne wiązania w łańcuchach bocznych i umiarkowaną ilość struktur aromatycznych.

Warunki depozycji i fosylizacji sukcyntu warunkują złoża powstałe w środowiskach wodno-łądowych – żywica z drzew trafiła (lub została redeponowana) do płytkiego zbiornika wodnego (delta i/lub przybrzeżne bagna) z osadami piaszczysto-ilastymi. Środowisko to było bogate w tlen. Obecność glaukonitu (do ~17% w osadach), syderytu i siarczków żelaza wskazuje na intensywną diagenetę w tych osadach. Glaukonit tworzy się przy udziale jonów potasowych i żelazistych w stabilnych, płytkomorskich (szelfowych) warunkach przy obecności, ale jednocześnie ograniczonej cyrkulacji tlenu. W takich warunkach, utleniających i zasadowych, dochodziło również do chemicznej modyfikacji żywicy w trakcie jej fosylizacji. Prawdopodobnie w efekcie tych przemian mógł powstawać charakterystyczny dla sukcyntu kwas bursztynowy w formie wolnej. Kluczowe dla uformowania sukcyntu było intensywne utlenienie żywicy na etapie diagenety oraz późniejszy spoczynek w osadach o zmiennym potencjale oksydacyjno-redukcyjnym i lekko zasadowym odczynie. Te warunki zapewniły powstanie „dojrzałej” żywicy kopalnej o cechach sukcyntu.

Sukcynit przeszedł pełny cykl diagenety w środowisku wodnym – intensywnie utleniającej, ale niezbyt głębokiej fosylizacji. Po wstępnym utlenieniu i polimeryzacji w diagenety, sukcynit pozostał stosunkowo stabilny. W warunkach katagenetycznych (utworzenia kolejnej warstwy skały osadowej ponad depozytem z żywicą, wciąż zachowując stosunkowo niską temperaturę i ciśnienie) nie uległ już zasadniczym zmianom strukturalnym. Ewentualne dalsze procesy geologiczne (postępująca katageneza) mogłyby przekształcić go w formy typu rumenit, lecz w przypadku typowych złóż bursztynu bałtyckiego zwykle do tego nie dochodziło z uwagi na brak głębokiego pogrzebienia (osady platformy wschodnioeuropejskiej nie były silnie orogenicznie przeobrażone). Natomiast w strefach przypowierzchniowych sukcynit mógł ulegać wtórnym zmianom – wietrzeniu mechanicznemu i chemicznemu, np. poprzez dalszy postęp utlenienia. Niektórzy autorzy (w tym Savkevich i Vávra) nazywają tak zmienioną żywicę oksysukcynitem.

3.2. Gedanit i gedano-sukcynit

Gedanit, uznawany za mniej przekształconą formę sukcyntu, odróżnia się brakiem utlenionej warstwy powierzchniowej, niższą twardością (1,5–2 w skali Mohsa) oraz większą kruchością. Właściwości te powodują, że żywica ta łatwiej rozpada się na drobne fragmenty, nawet do frakcji pyłowej. Żywica ta ma także obniżoną temperaturę topnienia – zaczyna mętnieć już w okolicach 140°C (podczas gdy sukcynit pozostaje jeszcze przezroczysty). Wyraźną cechą jest znacznie większa rozpuszczalność w rozpuszczalnikach organicznych (np. w etanolu rozpuszcza się w ~42-45%). Świadczy to o mniej usieciowanej strukturze polimerowej – gedanit jest bardziej plastyczny. Skład chemiczny cechuje niższa zawartość tlenu niż w sukcyntie oraz praktycznie brak wolnego kwasu bursztynowego. Oznacza to, że gedanit nie przeszedł w pełni tych utleniających przemian, które odpowiadają za obecność kwasu bursztynowego – stwierdza się co najwyżej śladowe ilości (<1%). Zawartość węgla i wodoru jest relatywnie wyższa, natomiast tlenu niższa. Obecność siarki w gedanicie nie jest podwyższona, co wskazuje na brak wtórnych procesów siarkowania w trakcie diagenety.

Zakładając, że gedanit wywodzi się z żywicy o analogicznym pochodzeniu jak sukcynt, jego powstanie musiało przebiegać w odmiennych warunkach diagenetycznych. Zamiast dobrze utleniającego środowiska morskiego, część żywic mogła zostać pogrzebana w warunkach o mniejszym dostępie tlenu, np. w bagnach torfowych lub pod warstwą gleby leśnej. Żywice, które zostały pogrzebane w takim osadzie, uległy fosylizacji w środowisku redukującym (obecność rozkładającej się materii organicznej, niski poziom tlenu), co zahamowało intensywne utlenianie na początku diagenety. Dopiero późniejsze przemieszczenie (redepozycja) do osadów wodnych

(np. pod wpływem erozji i spływu kontynentalnego) mogło zmieszać gedanit z sukcyntem w tym samym złożu. Gedanit, poprzez odmienne warunki na początku diagenety, zachować swoją „tożsamość” geochemiczną, ale niewykluczone, że dalszy postęp diagenety, a w szczególności katagenety, mogły doprowadzić do przemiany gedanitu w gedano-sukcynit, czy sukcynit. Zatem, gedanit można traktować jako wczesne stadium tafonomicznego przekształcenia żywicy kopalnych. Jeżeli gedanit zostałby następnie poddany działaniu typowych czynników katagenetycznych (wyższej temperatury i ciśnienia), mógłby, podobnie jak sukcynit, przekształcić się w rumenit, przy czym ze względu na niższy poziom wyjściowego utlenienia, powstały rumenit charakteryzowałby się jeszcze mniejszą zawartością tlenu.

3.3. Rumenit (bursztyn karpacki, bursztyn rumuński, bursztyn z Sachalinu)

Rumenit zazwyczaj wykazuje barwy żółto-brązowe do czerwono-brązowych, bywa dość przezroczysty, lecz prawie zawsze poprzecinany jest gęstą siecią wewnętrznych spękań lub warstw. Rumenit jest twardszy od sukcyntu – twardość może sięgać ~3 w skali Mohsa, a także mniej skłonny do kruszenia się niż bursztyn bałtycki – raczej pęka wzdłuż wspomnianych spękań niż rozpryskuje się na drobne odłamki. Rozpuszczalność rumenitu w rozpuszczalnikach organicznych jest niższa niż sukcyntu, natomiast temperatura topnienia pozostaje zbliżona. Powyższe właściwości, wskazują na bardziej zaawansowane przeobrażenie geologiczne (katagenetyczne).

W porównaniu z sukcyntem, rumenit wykazuje niższą zawartość tlenu i znacznie mniejszą zawartość kwasu bursztynowego (poniżej 1%), co wskazuje, że podczas formowania rumenitu mogło dojść do rozpadu tego związku. Śladowe ilości kwasu bursztynowego są odpowiedzialne za mieralnie mniejszy udział tlenu w tej formie żywicy kopalnej, natomiast zawartość siarki w rumenicie jest wyższa niż w sukcyntie.

Rumenit występuje w obszarach górotwórczych, gdzie podczas diagenety i katagenety działały podwyższone temperatura i ciśnienie. Przykładem takich warunków transformacji jest żywica kopalna z rumuńskich Karpat Wschodnich – żywica ta trafiła do osadów przedgórza karpackiego, które następnie zostały sfałdowane i zmetamorfizowane w trakcie orogenezy alpejskiej. Wzrost temperatury i ciśnienia (czynniki katagenetyczne) spowodował dalszą transformację tej żywicy kopalnej.

W związku z tym, rumenit można traktować jako sukcynit, który dojrzewał dłużej przy głębszym poziomie pogrzebania. Warto zwrócić uwagę, że wyjściowo rumenit mógł powstać zarówno z typowego sukcyntu, jak i gedanitu oraz gedano-sukcyntu.

Rumenit można interpretować jako końcowy etap serii transformacji sukcyinitu – dalsze przemiany (metageneza) mogłyby już doprowadzić do zupełnej utraty cech żywicy (np. przejście w węgle lub ropę). Rumenit jednak wciąż zachowuje struktury polimerowe i wiele cech żywicy tej serii transformacji (nawet silnie sprasowane inkluzje organiczne), mimo, że prawdopodobnie znajduje się blisko granicy trwałości żywicy (w ich postaci) w geosferze.

3.4. Stantienit

Stantienit różni się zdecydowanie od wyżej omówionych żywicy – często przypomina zwęglone kawałki żywicy o ciemnobrunatnej lub czarnej barwie. Jest kruchy i niemal całkowicie nierozpuszczalny w typowych rozpuszczalnikach organicznych, co świadczy o jego skrajnie usieciowionej, silnie zwęglonej strukturze polimerowej. Cechuje się również bardzo wysoką wytrzymałością termiczną – ogrzewanie prowadzi tylko do jego rozkładu i spalania. Brakuje danych na temat jego twardości. Całkowity brak kwasu bursztynowego wpływa na niską zawartość tlenu. Utlenienie żywicy dokonało się prawdopodobnie głównie poprzez zwęglenie. Oznacza to, że stantienit jest bogatszy w węgiel i względnie uboższy w wodór. Siarka prawdopodobnie nie występuje w podwyższonej ilości (chyba że żywica paliła się w obecności związków siarki). Skład stantienitu zbliża się do składu węgla kopalnego o wysokim stopniu uwęglenia – co w klasyfikacji węgla plasuje tę żywicę w okolicy fuzynitów i semifuzynitów (Savkevich 1983). Prawdopodobny scenariusz tafonomiczny w przypadku stantienitu, obejmuje powstawanie jego pokładów przy udziale pożarów w lesie bursztynowym, co również wskazuje na związek z macerałami typu fuzynitów. W przypadku w którym nie doszło do całkowitego spalania (utlenienia do CO₂), lecz do pirolizy w warunkach ograniczonego dostępu powietrza – żywica termicznie się przeobraziła, tracąc lotne składniki i utwardzając się, zanim zdołała spłonąć w całości. Tak powstały stantienit został następnie włączony do osadów bursztynononośnych, gdzie przetrwał jako relikw po pożarów, odporny na dalsze procesy diagenetyczne i katagenetyczne. (Savkevich 1983))

Podsumowując, w porównaniu z innymi żywicami sukcyinit stanowi punkt odniesienia dla serii transformacji (tafonomii) innych żywicy kopalnych. Żywice te mogą być jego wcześniejszymi postaciami (prekursorami) albo formami przekształconymi. Przykładowo, gedanit uważa się za mniej przekształconą (mniej utlenioną) formę względem sukcyinitu, natomiast stantienit – za alternatywną ścieżkę przekształceń (przez silne podgrzanie/utlenienie przed pogrzebaniem, np. w trakcie pożarów) prowadzącą do innej formy polimeru. Z kolei rumenit jest efektem dalszych przemian (katagenetycznych) sukcyinitu, podczas gdy formy typu oksysukcyinit to odmiany

powstałe z sukcyinitu pod wpływem wtórnego utlenienia. Tym samym sukcyinit można uznać za kluczowy element serii tafonomicznej, z której wywodzą się różnorodne formy żywic w zależności od warunków geochemicznych środowiska sedymentacyjnego. Otwartym zagadnieniem pozostaje kwestia, czy opisana seria przemian dotyczy wyłącznie żywic zaliczanych do grupy bursztynu bałtyckiego, czy też znajduje zastosowanie w odniesieniu do innych żywic kopalnych o odmiennym pochodzeniu geograficznym.

Literatura

Breithaupt A. 1820. Kurze Charakteristik des Mineral-Systems. [wydane nakładem własnym], Freiberg.

Florjan S., Worobiec G. 2016. Skamieniałości roślinne: zarys tafonomii roślin. Instytut Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk, Kraków.

Frau C., Saint Martin J., Saint Martin S., Mazière B. 2021. An overview of the Santonian amber-bearing deposits of the Sainte-Baume Massif, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1–14.

Havelcová M., Sýkorová I., Trejtnarová H., Šulc, A. 2012. Identification of organic matter in lignite samples from basins in the Czech Republic: Geochemical and petrographic properties concerning lithotype. *Fuel* 99: 129–142.

Hsu, C. S., and Robinson, P. R. (2019). Petroleum System and Occurrence. *Petroleum Science and Technology*, 67–82.

Kosmowska-Ceranowicz B. 2017. Bursztyn w Polsce i na świecie / Amber in Poland and in the World. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.

Kruszewska K., Dybova-Jachowicz S. 1997. Zarys petrologii węgla. Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.

Matuszewska A. 2010. Bursztyn i inne żywice kopalne, subfossylne i współczesne. Uniwersytet Śląski. Oficyna Wydawnicza Waław Walasek, Katowice.

Néraudeau D., Saint Martin J.-P., Saint Martin S., Moreau J.-D., Philippe M., Polette F., Gendry D., Brunet J., Treguier J. 2020. Amber- and plant-bearing deposits from the Cenomanian of Neu (Mayenne, France). *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 191: 1–19.

Ryka W., Maliszewska A. 1991. Słownik petrograficzny. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.

Saint Martin J.-P., Dutour Y., Ebbo L., Frau C., Mazière B., Néraudeau D., Saint Martin S., Tortosa T., Turini E., Valentin X. 2021a. Reassessment of amber-bearing deposits of Provence, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1–22.

Saint Martin J.-P., Dutour Y., Ebbo L., Frau C., Mazière B., Néraudeau D., Saint Martin S., Tortosa T., Turini E., Valentin X. 2021b. Erratum to: Reassessment of amber-bearing deposits of Provence, southeastern France. *Bulletin de la Société Géologique de France - Earth Sciences Bulletin* 192: 1.

Savkevich S.S. 1983. Processy prevrashcheniya yantarya I yantarepodobnykh iskopaemykh smol (gedano-suktsynita) [Processes of transformation of amber and amber-like fossil resins (Gedano-succinite)]. *Transactions of VNII Geosystem* 100: 1–160.

Suárez-Ruiz I., Crelling, J.C. [red.] 2008. *Applied coal petrology: the role of petrology in coal utilization*. Academic Press.

Taylor G.H., Teichmüller M., Davis A., Diessel C.F.K., Littke R., Robert P. 1998. *Organic petrology*. Gebriider Borntraeger, Berlin.

Van Krevelen D.W., Schuyer J. 1959. *Węgiel. Chemia węgla i jego struktura*. PWN, Warszawa.

Van Krevelen D.W. 1993. *Coal: Typology-physics-chemistry-constitution*. Elsevier Science, Third Edition, Amsterdam.

Vávra N. 2009. Amber, fossil resins, and copal: Contributions to the terminology of fossil plant resins. *Denisia* 26: 213–222.