

Untersuchungen an Pollenkörnern der Gattung *Nelumbo* aus einer ober-miozänen Fundstelle des Burgenlandes (Österreich)

Investigation of Pollengrains of the genus *Nelumbo* from an Upper Miocene locality of Burgenland (Austria)

VON REINHARD ZETTER¹⁾ & CHRISTIAN KERI²⁾

(Mit 4 Tafeln und 1 Textabbildung)

Manuskript eingelangt am 25. Feber 1988

Zusammenfassung

Im Zuge der Bearbeitung der fossilen Mikroflora von Badersdorf (Bgd., Österr.), konnten zahlreiche, gut erhaltene Pollenkörner gefunden werden, deren schon im Lichtmikroskop (LM) beobachtbare pollenmorphologische Merkmale eine Zuordnung zur Gattung *Nelumbo* (Nelumbonaceae; Lotosblütler) ermöglichten. Es ist dies der erste Nachweis dieser Gattung in Österreich. Ultrastrukturelle Details erlauben weiterführend einen direkten Vergleich mit den rezenten Arten der Gattung *Nelumbo*, wobei sich jedoch Unterschiede in der Dicke der Nexine sowie im Sexineaufbau ergeben. Größte Übereinstimmung im pollenmorphologischen Aufbau zeigt der Nelumbopollen aus Badersdorf mit dem von KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) aus einer mittelmiozänen Fundstelle bei Tambovsk (UdSSR) beschriebenen Pollen der fossilen Art *Nelumbo europaea* TARASEVIĆ.

Summary

Investigating the fossil microflora of Badersdorf, the authors found well preserved pollen grains with pollenmorphological characteristics pointing to the genus *Nelumbo* (Nelumbonaceae). This is the first record of *Nelumbo* in Austria. Ultrastructural details allowed a comparison with fossil and extant species of *Nelumbo*. Regarding other discriptions of fossil *Nelumbo* pollen grains the newly found show accordance with *Nelumbo europaea* TARASEVIĆ, described by KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) from a Middle Miocene locality near Tambovsk (UdSSR).

Dank: Unser besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. M. HESSE (Inst. f. Botanik d. Universität Wien) für die zur Verfügung gestellten elektronenoptischen Geräte. Weiters sei Herrn Dr. O. CICHOCKI für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt.

Anschrift der Verfasser:

¹⁾ Dr. Reinhard ZETTER, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Universitätsstraße 7/2, A-1010 Wien. – Österreich.

²⁾ Dr. Christian KERI, Institut für Allg. und Vergl. Physiologie, Universität Wien, Schwarzspanierstraße 17, A-1090 Wien. – Österreich.

Einleitung

Die große Anzahl fossiler *Nelumbo*-Pollenkörner aus der Fundstelle Badersdorf ermöglicht neben der üblichen lichtmikroskopischen Bearbeitung auch deren genaue ultrastrukturelle Untersuchung und Beschreibung. Um weitere Erkenntnisse für die Einordnung der fossilen *Nelumbo*-Arten in das botanische System zu gewinnen, wurden umfangreiche Vergleiche mit rezemtem Pollenmaterial durchgeführt. Der fossile Nachweis von *Nelumbo* erweitert außerdem die Kenntnis über die Zusammensetzung einer Wasserpflanzengesellschaft zur Zeit des Ober-Miozän (Pont bzw. Pannon F) am Alpen-Südostrand. Nach VASILIEV (1961) sind als Verbreitungsareale für fossile *Nelumbo*-Arten rückschließend aus dem Vorkommen rezenter Arten, Bereiche in warm humidem Klima, besonders an Flußmündungen und im Uferbereich langsam fließender Gewässer, als wahrscheinlich anzusehen.

Material und Methode

Das fossile Pollenmaterial entstammt einer Fundstelle, welche in der Nähe der Ortschaft Badersdorf (SE-Burgenland, Österreich) gelegen ist. Beim Versuch, die dort anstehenden Schichten als lithostratigraphische Einheiten mit dem für die Zentrale Paratethys aufgestellten biostratigraphischen bzw. chronostratigraphischen System (PAPP & STEININGER 1973; STEININGER, RÖGL & MARTINI 1976; STEININGER 1977) zu korrelieren, gelangt NEBERT (1979) zu einer Einstufung in das Ober-Miozän (Pont bzw. Pannon F).

Die vorliegenden Proben der Kohlentone wurde nach der üblichen Methode mit HF und HCl behandelt; danach erfolgte die Azetolyse. Die Beseitigung störender anorganischer Partikel erfolgte im Anschluß daran mit einer schweren Flüssigkeit (Bromoform CHBr₃) nach der Methode von KLAUS (1973).

Nach der routinemäßigen lichtmikroskopischen Untersuchung wurden Einzelpollenkörner von *Nelumbo* auf „SEM-stubs“ übertragen und nach der Entfernung des Glycerins besputtert.

Für TEM-Untersuchungen wurden die Pollenkörner in 100% Ethanol gewaschen und in Kunststoff („SPURR“) eingebettet. Für die Kontrastierung der hergestellten Ultradünnschnitte kamen Uranylacetat (UA) und Pb-Citrat zur Anwendung.

Das zu Vergleichszwecken herangezogene Rezentmaterial umfaßt die Arten *N. caspica* (FISCH., ex DC.) FISCH. sowie *N. lutea* WILLD. und *N. nucifera* GAERTN. und entstammt dem Herbarium des Bot. Inst. der Universität Wien. Das Frischmaterial von *N. lutea* wurde uns dankenswerter Weise vom Stadtgartenamt Klagenfurt zur Verfügung gestellt. Die Aufbereitung und Präparation dieses Materials erfolgte nach den bereits erwähnten Methoden.

Die Präparate des fossilen Originalmaterials (REM-stub, Einzelkornpräparat und Glyceringelatine) sind am Naturhistorischen Museum, Abt. Geologisch-Paläontologische Abteilung, 1014 Wien, Burgring 7, unter der Inventarnummer 1988/52 hinterlegt.

Untersuchungsergebnisse

Pollenanalytische Details der fossilen *Nelumbo*-Art

Der fossile Pollentyp besitzt in der Regel eine breit-ellipsoide Umrißform (Taf. 1, Fig. 2). Meistens sind die Pollenkörner in Folge des großen Sedimentdruckes mehr oder weniger stark verpreßt. Vom Pol her verpreßte Pollenkörner zeigen eine runde bis dreilappige Kontur (Taf. 1, Fig. 1). Die Länge der Polachse beträgt zwischen 55–70 μm , der Äquatorialdurchmesser liegt zwischen 40–60 μm . Die drei Colpen (3-colpat) sind lang und zugespitzt und erstrecken sich bis in den Polbereich. Die als retirugat (reticulat-rugat) anzusprechende Sexine ist aus wellig verschlungenen glatten Maschenwänden aufgebaut, deren Wanddicke (0,8–1,2 μm) breiter ist als der Durchmesser der Lumina (Taf. 1, Fig. 7 und 8). Die Form der Lumina ist als schlitzartig zu bezeichnen. Die Dicke der Exine beträgt zwischen 2,5–4 μm , wobei das Verhältnis der Dicke von Nexine zu Sexine etwa bei 1 : 10 liegt.

Die das Reticulum tragenden Columellae sind unregelmäßig verteilt und besitzen auch eine unterschiedliche Dicke (Taf. 1, Fig. 6). Zum Teil weisen sie auch laterale Verzweigungen auf. Die Skulptur der Colpusmembran unterscheidet sich von der Skulptur am Mesocolpium durch eine eng verrucose Ausbildung der Sexineelemente (Taf. 1, Fig. 5).

Pollenmorphologische Details der rezenten Arten der Gattung *Nelumbo*

Die Pollenkörner aller *Nelumbo*arten sind tricolpat mit breit-ellipsoid-sphäroidaler Umrißform. Statistische Durchschnittswerte ergeben für die Länge der Polachse bei *N. caspica* 45–60 μm , *N. lutea* 45–65 μm und bei *N. nucifera* 50–70 μm . Die Meßwerte für den Äquatorialdurchmesser liegen bei *N. caspica* zwischen 35–45 μm , *N. lutea* 35–55 μm und bei *N. nucifera* ebenfalls zwischen 35–55 μm . Im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten erscheint der Pollen von *N. nucifera* durchschnittlich etwas größer.

Die Colpen sind einheitlich lang und im Polbereich zugespitzt. Alle Arten zeigen eine eng verrucose Ausbildung der Colpusmembran, im Gegensatz zur retirugaten Skulptur des Mesocolpiums. Pollenkörner der Gattung *Nelumbo* weisen generell einen sehr einheitlichen Aufbau der retirugaten Sexine auf. Sie besteht aus wellig verschlungenen Maschenwänden. Unterschiede zwischen den untersuchten Arten konnten nur hinsichtlich der Dimensionen der Lumina und Maschenwände gefunden werden. *N. caspica* weist sehr unregelmäßig geformte, oft weiträumige Lumina auf (Taf. 3, Fig. 6 und 7). Durch Einschnürungen der glatten Maschenwände bilden sich stark gebuchtete schlitzförmig bis runde Lumina. Allgemein gewinnt man dadurch den Eindruck einer offen aufgebauten Sexine.

Im Unterschied zu *N. caspica* zeigt *N. lutea* wesentlich stärker ineinander verschlungene Maschenwände, wodurch sich das Bild einer englumigen Oberfläche ergibt (Taf. 2, Fig. 2 und 7). Die glatten Maschenwände weisen nur selten Einschnürungen auf und sind im Unterschied zu *N. caspica* (0,9–1,2 μm) und *N. nucifera* (0,9–1,3 μm) wesentlich dünner (0,7–0,9 μm) (Taf. 2, Fig. 6). Bei *N.*

nucifera begrenzen die breit abgeflachten Maschenwände meist schlitzförmige, wenig gebuchtete Lumina (Taf. 4, Fig. 7). Einen deutlichen Unterschied zu den anderen untersuchten Arten stellen hier die Maschenwände dar, die als einzige eine leichte Granulierung der Oberfläche aufweisen (Taf. 4, Fig. 6).

Interessante Details des Sporodermaufbaues zeigen TEM-Untersuchungen an reifen Pollenkörnern von *N. lutea* (Taf. 2, Fig. 4). Die sehr mächtige Intine besteht aus zwei verschiedenen strukturierten Schichten, die gleichmäßig über das gesamte Pollenkorn verteilt sind. Als nächste umhüllende Schicht kann schollenartig angeordnetes Sporodermmaterial beobachtet werden, dessen Kontrastierung mit großer Wahrscheinlichkeit auf Sporopollenin schließen läßt. Ein weiterer Hinweis dafür sind membranartige in dieses Material eingelagerte Profile, die als „white-lines“ interpretiert werden können. Dies bedeutet, daß es sich bei diesem schollenartig angeordneten Sporopolleninmaterial um die Nexine handelt. Die darüberliegende Sexine kann in einen dicken „footlayer“ und in darauf aufbauende Columellae gegliedert werden, welche distal in ein retirugates Tectum übergehen.

Nelumbo wird heute oft als monotypische Gattung zur Familie der *Nelumbonaceae* gerechnet, bisweilen aber auch entsprechend der älteren systematischen Literatur als Gattung der *Nymphaeaceae* geführt. Vergleicht man Pollenkörner der Gattung *Nelumbo* mit dem Pollen verschiedener Gattungen der *Nymphaeaceae*, so unterscheiden sie sich voneinander grundlegend. Bei den *Nymphaeaceae* treten in der Regel Pollenkörner mit monosulcater oder zonosulcater Keimstelle auf. Schon aus diesem Grund scheint eine Abtrennung der *Nelumbonaceae* von den *Nymphaeaceae* aus pollenmorphologischer Sicht gerechtfertigt.

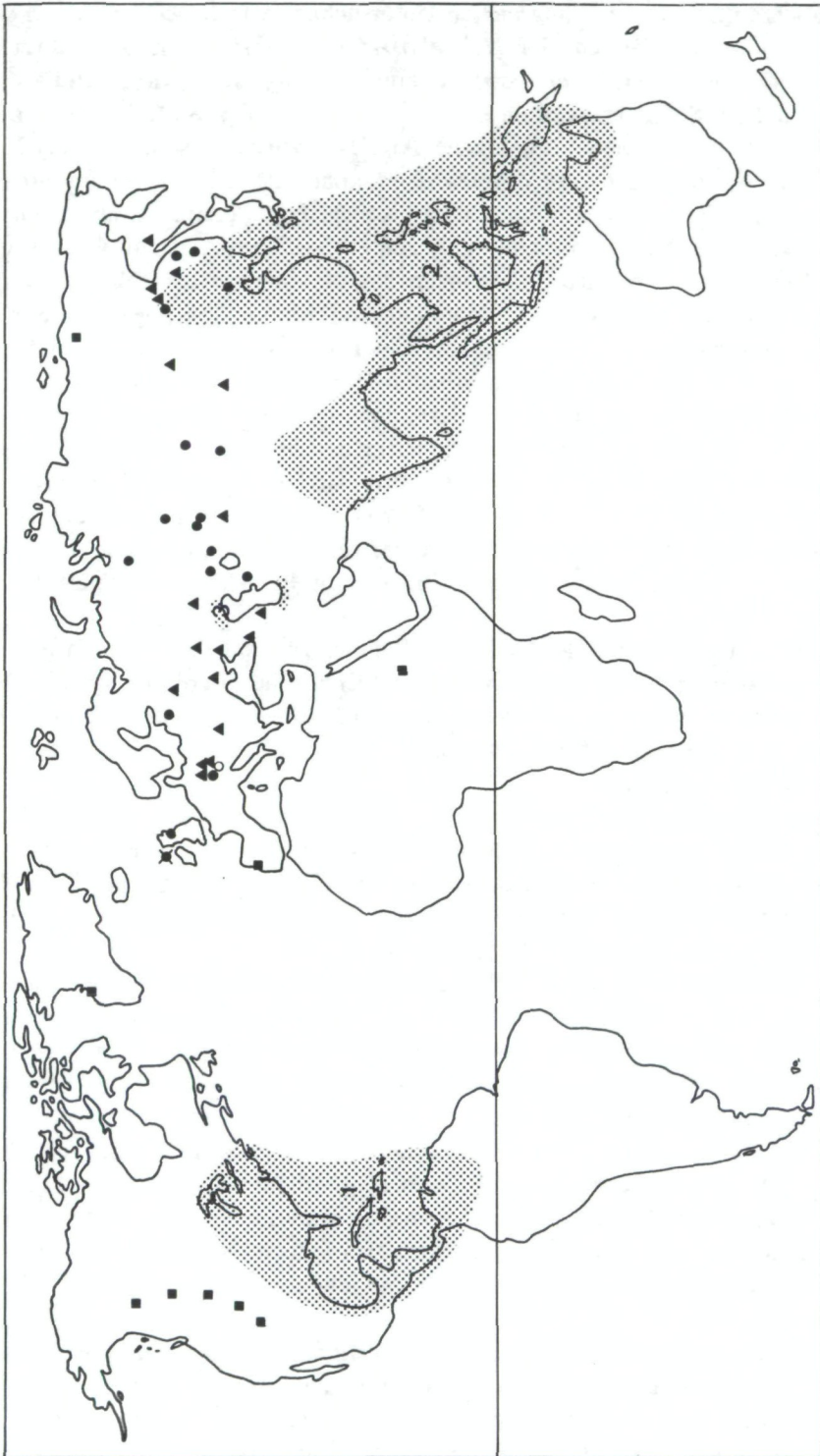
Diskussion

Beim Versuch der näheren botanischen Klassifizierung des fossilen Pollenmaterials der Gattung *Nelumbo* muß zuerst auf die Problematik der systematischen Unterscheidung der einzelnen rezenten Arten eingegangen werden. Im allgemeinen werden heute zwei *Nelumbo*-Arten unterschieden, und zwar der im südöstlichen Nordamerika, Mittelamerika und im nördlichen Südamerika beheimatete *N. lutea* WILLD. und die im asiatisch-australischen Raum verbreitete Art *N. nucifera* GAERTN. Die in zwei Arealen am kaspischen Meer gelegenen Vorkommen der Gattung *Nelumbo* wurden nach den bisher gängigen Ansichten zu *N. nucifera* gestellt.

Abb. 1: Verbreitung der Gattung *Nelumbo* (nach KUPRJANOVA & TARASEVIĆ 1983; SNIGIREVSKAJA 1964; GOOD 1964; verändert umgezeichnet).

1 – *Nelumbo lutea* WILLD.; 2 – *Nelumbo nucifera* GAERTN. u. *Nelumbo Komarovii* GROBH.;
3 – *Nelumbo caspica* FISCH.

Fundpunkte fossiler Reste der Gattung *Nelumbo*: ✖ – JURA, ■ – KREIDE, ● – PALÄOGEN, ▲ – NEOGEN, ○ – *Nelumbo europaea* TARAS. (Badersdorf, Burgenland, Österreich. – Pont bzw. Pannon F, Ober-Miozän).



Nach einer neuen umfangreichen Untersuchung von KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) werden jedoch vier *Nelumbo*-Arten unterschieden. Als Unterscheidungsmerkmale dienen Form und Anzahl der Blütenblätter sowie deren Farbe und die Anzahl der Samenanlagen im Blütenboden. Nach diesen Merkmalen wird der kaspische *Nelumbo* wieder als eigene Art, *N. caspica* (FISCH. ex DC.) FISCH., geführt. Als weitere Art wird *N. komarovii* GROBH., dessen Verbreitungsareal sich auf die fernöstliche Sowjetunion, China bis nach Japan erstreckt, anerkannt.

Die klimatischen Ansprüche der rezenten *Nelumbo*-Arten sind nicht immer klar abzugrenzen. So dürfte als einzige Art *N. nucifera* ausschließlich auf die tropische Klimazone beschränkt sein. Die von *N. nucifera* abgetrennte Art *N. komarovii*, sowie auch *N. caspica* bevorzugen nach VASILIEV (1961) warm gemäßigte humide Klimabereiche. Im südöstlichen Nordamerika deckt sich das Verbreitungsareal von *N. lutea* mit jenem der sommergrünen Laubmischwälder (KNAPP 1965). *N. lutea* ist aber auch in Mittelamerika und im nördlichen Südamerika weit verbreitet und erreicht damit auch die subtropisch bis tropische Klimazone.

Die von KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) postulierten Unterscheidungsmerkmale hinsichtlich der Pollenmorphologie der rezenten Arten können im wesentlichen durch eigene umfangreiche ultrastrukturelle Untersuchungen bestätigt werden.

Lediglich im Bereich der Größe der Pollenkörner wurden Differenzen festgestellt, die allerdings mit großer Wahrscheinlichkeit auf Veränderungen während der Präparationsvorgänge zurückzuführen sind. Allgemein muß dazu angemerkt werden, daß generelle Größenunterschiede als Unterscheidungsmerkmal nur beschränkt aussagekräftig sind.

Die Unterscheidung der Pollenkörner der einzelnen Arten mit Hilfe des Lichtmikroskops ist schwierig und liefert keine eindeutigen Ergebnisse. So wurde das Hauptaugenmerk auf die Untersuchung ultrastruktureller Details gelegt. Eine Aufstellung der den einzelnen Arten zuzuordnenden Pollentypen ist nur sehr begrenzt möglich, da häufig Übergangsformen auftreten.

Nach detaillierten Untersuchungen kann der fossile *Nelumbo*-Pollen aus Badersdorf dem von TARASEVIĆ aufgestellten Pollentyp der fossilen Art *N. europea* zugeordnet werden. Übereinstimmungen dieses fossilen Pollentyps mit dem rezenten Pollentyp von *N. lutea*, welche von KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) beschrieben wurden, können auf Grund der Untersuchungen nicht bestätigt werden.

Ähnlichkeiten der fossilen Pollenkörner mit solchen von *N. lutea* zeigen sich in Form und Architektur der Sexine, wobei vor allem die stark verschlungenen Maschenwände und engen Lumen genannt werden können. Deutliche Unterschiede zu Pollenkörnern von *N. lutea* ergaben sich jedoch hinsichtlich der wesentlich dünneren Nexine, sowie den massiver ausgebildeten Maschenwänden bei *N. europea*.

Die Schwierigkeit des Vergleichs verschiedener fossiler Pollenfunde untereinander, aber auch der Vergleich mit dem Pollen rezenter Arten der Gattung *Nelumbo* liegt großteils am Fehlen pollenmorphologischer Details, besonders im ultrastrukturellen Bereich. Erst diese gestatten zuverlässige Aussagen. Weiterge-

hende Vergleiche der Fossilfunde mit dem Pollen rezenter Arten der Gattung *Nelumbo* sind auf Grund der oben genannten Tatsachen noch schwieriger.

Ausführliche Zusammenfassungen bedeutender Fossilfunde der Gattung *Nelumbo* finden sich bei SNIGIREVSKAJA (1980) und bei KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983). Der älteste Fund von Pollen der Gattung *Nelumbo* wird von SIMPSON (1937) aus einer Jurabraunkohle dokumentiert. Über die Gattungszugehörigkeit dieses Fundes bestehen aber begründete Zweifel. Nach KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) liegt die Blütezeit und die größte Ausdehnung des Verbreitungsareals der Gattung *Nelumbo* im Eozän. Ab dem Oligozän scheint nur mehr ein disjunktes Verbreitungsareal zu bestehen.

Eine Zuordnung der fossilen Funde zu den rezenten Pollentypen von *N. lutea* und *N. nucifera* aber auch zu dem Fossiltypus von *N. europea* ist aus den geschilderten Gründen schwierig. Darauf basierende Rückschlüsse auf die Evolution der Gattung, wie sie von KUPRJANOVA & TARASEVIĆ (1983) vorgenommen wurden, erscheinen auf Grund der meist nicht optimalen Dokumentation fossiler *Nelumbo*-Pollenfunde zweifelhaft. Aus Rezentvergleichen hervorgehende Aussagen, daß *N. lutea* als die ursprünglichste Art dieser Gattung anzusehen ist, scheinen nicht genügend untermauert. Fundierte Aussagen über die Evolution der Gattung *Nelumbo* setzen eingehende ultrastrukturelle Untersuchungen des gesamten bekannten Fossilmaterials voraus.

Literaturauswahl

- KLAUS, W. (1972): Zur Aufbereitungstechnik und Stratigraphie von Trias-Sporen. – Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**: 427–435. – Wien.
- KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. – 373 S. – Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- KUPRJANOVA, L. A. & TARASEVIĆ, V. F. (1983): Pollenmorphologie rezenter und fossiler Arten der Gattung *Nelumbo* (Nelumbonaceae). – Bot. Z. Zurn., **68**: 137–146. – Leningrad.
- NEBERT, K. (1979): Die Lignitvorkommen Südburgenlandes. – Jahrb. Geol. Bundesanstalt, **122**: 143–180. – Wien.
- PAPP, A. & STEININGER, F. (1973): Die stratigraphischen Grundlagen des Miozäns der zentralen Paratethys und die Korrelationsmöglichkeiten mit dem Neogen Europas. – Verh. Geol. Bundesanstalt, 1973/1: 59–65. – Wien.
- SIMPSON, J. B. (1937): Fossil pollen in Scottish Jurassic Coal. – Nature, **139**: 3520.
- SNIGIREVSKAJA, N. S. (1964): Materialien zur Morphologie und Systematik der Gattung *Nelumbo*. – Trudy Bot. Inst. der Akad. Wiss. d. UdSSR, (Serie 1) **13**.
- (1980): Die Familie der Lotosblütler (Nelumbonaceae). – In: Das Leben der Pflanzen, 5/1. – Moskau (Prosvesceni).
- STEININGER, F. (1977): Integrated assemblage-zone biostratigraphy at marine-nonmarine boundaries: Examples from the Neogene of Central Europe. – In: KAUFMANN, E. G. & HAZEL, J. E. (Hrsg.): Concepts and methods of biostratigraphy. – S. 235–256.
- & RÖGL, F. & MARTINI, E. (1976): Current Oligocene/Miocene biostratigraphic concept of the Central Paratethys (Middle Europe). – Newsl. Stratigr., **4/3**: 174–202.
- VASILIEV, I. G. (1961): Otpiečatki listier *Nelumbo* iz trietičnych otloženij Kazachstana. – Paleont. Zurn., **1**: 139–143.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1–8: *Nelumbo europaea* TARASEVIĆ aus dem Ober-Miozän (Pont bzw. Pannon F) von Badersdorf, Burgenland.

Fig. 1: Polansicht; LM \times 1000.

Fig. 2: Äquatorialansicht; LM \times 1000.

Fig. 3: Äquatorialansicht; REM \times 1000.

Fig. 4: Querschnitt durch gedrücktes Pollenkorn. Im Zentralbereich stark aneinandergedrückte Nexine. TEM \times 6300.

Fig. 5: Colpusdetail mit verrucata ausgebildeten Skulpturelementen der Colpusmembran. REM \times 6500.

Fig. 6: Exinenbruch im Bereich des Mesocolpium. Deutlich erkennbar sind die verschieden stark ausgebildeten Columellae. REM \times 9000.

Fig. 7: Massiv ausgebildete Skulpturelemente des retirugaten Tectum. REM \times 10.000.

Fig. 8: Retirugates Tectum. REM \times 7000.

Tafel 2

Fig. 1–7: *Nelumbo lutea* WILLD, rezent; Europapark Klagenfurt; Herbar des Inst. f. Botanik, Univ. Wien.

Fig. 1 a: Struktur der Exine. LM \times 800.

Fig. 1 b: Skulpturierung der Exine. LM \times 800.

Fig. 2: Äquatorialansicht. REM \times 1000.

Fig. 3: Exinenbruch im Mesocolpiumbereich; deutlich sichtbare Dimensionsunterschiede der Columellae. REM \times 9000.

Fig. 4: Schnitt durch Pollenkorn im Mesocolpiumbereich. Exinenaufbau bestehend aus 2schichtiger Intine (i), Nexine (n), Footlayer (fl), Columellae (c) und Tectum (t). TEM \times 6500.

Fig. 5: Skulpturdetail im Bereich des Colpus. REM \times 6000.

Fig. 6: Deutlich erkennbare Einschnürungen (Pfeile) der Maschenwände. REM \times 10.000.

Fig. 7: Retirugates Tectum. REM \times 7000.

Tafel 3

Fig. 1–7: *Nelumbo caspica* FISCHER, rezent; Herbar des Inst. f. Botanik, Univ. Wien.

Fig. 1 a: Exinenstruktur. LM \times 800.

Fig. 1 b: Exineskulptur. LM \times 800.

Fig. 2: Äquatorialansicht. REM \times 1000.

Fig. 3: Bruch der Exine im Mesocolpiumbereich. REM \times 9000.

Fig. 4: Apocolpium. Colpen erstrecken sich weit in den Polbereich. REM \times 3000.

Fig. 5: Detail der Skulpturierung im Colpusbereich. REM \times 6000.

Fig. 6: Detail des retirugaten Tectum.

Fig. 7: Retirugates Tectum; auffällig ist die starke Gliederung der Skulpturelemente, wodurch vielfach eingebuchtete Lumina entstehen.

Tafel 4

Fig. 1–7: *Nelumbo nucifera* GAERTNER, rezent; Herbar des Inst. f. Botanik, Univ. Wien.

Fig. 1 a: Exinenstruktur. LM \times 800.

Fig. 1 b: Exineskulptur. LM \times 800.

Fig. 2: Äquatorialansicht. REM \times 1000.

Fig. 3: Exinenbruch im Mesocolpiumbereich; REM \times 9000.

Fig. 4: Apocolpium; Colpen erstrecken sich extrem weit in den Polbereich. REM \times 3000.

Fig. 5: Skulptur der Colpusmembran. REM \times 3000.

Fig. 6: Detail des retirugaten Tectum; an der Oberfläche der massiven Tectumelemente ist eine deutliche Granulierung sichtbar. REM \times 10.000.

Fig. 7: Retirugates Tectum; massive Tectumelemente begrenzen enge schlitzförmige Lumina.

